

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт океанологии им. П.П. Ширшова
Российской академии наук
Атлантическое отделение
(АО ИО РАН)

На правах рукописи

Андронов Владимир Николаевич

РЕВИЗИЯ СИСТЕМЫ И ФИЛОГЕНИЯ ВЕСЛОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ
ОТРЯДА CALANOIDA
(COPEPODA, CRUSTACEA)

03.02.04 – зоология

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург
2015

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
ГЛАВА 1. Методологические основы исследования	11
ГЛАВА 2. Морфологические признаки Calanoida и обоснование их применения в макроклассификации отряда	21
2.1. Тело	23
2.2. Рострум	28
2.3. Антеннула	29
2.4. Антенна	43
2.5. Мандибула	47
2.6. Максиллула	47
2.7. Максилла	49
2.8. Максиллипеда	49
2.9. Торакоподы	51
ГЛАВА 3. Филогенетические отношения таксонов Calanoida группы семейства	61
3.1. Краткая история становления макроклассификации Calanoida	61
3.2. О гипотетическом предковом виде Calanoida	81
3.3. Основные направления эволюции предка Calanoida	84
3.4. Эволюция подотряда Calanoidei	89
3.5. Эволюция подотряда Diaptoimoidei	95
ГЛАВА 4. Классификация	100
4.1. Подотряд Calanoidei subordo novum	100
4.2. Подотряд Diaptoimoidei subordo novum	169
4.3. Определительная таблица надсемейств отряда Calanoida	241
ВЫВОДЫ	243
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	244
ПРИЛОЖЕНИЕ	293

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Веслоногие раки отряда Calanoida (Crustacea) – один из важнейших компонентов фауны морей и континентальных вод. Эти раки особенно многочисленны в морском мезозоопланктоне, где они обычно доминируют как по количеству видов, так и по числу особей, вследствие чего в продуктивных районах на их долю нередко приходится до 90 % и более всей биомассы мезозоопланктона.

Calanoida освоили не только моря. Около 600 видов, относящихся к 65 родам, обитают в континентальных водах (Bowman, 1986). К последним относятся и представители обширного семейства Diaptomidae, включающего более 50 родов и более 400 видов исключительно континентальных вод (Боруцкий и др., 1991). Немало видов относится к донным и придонным (околодонным) Calanoida, виды более 30 родов – обитатели морских и континентальных пещер, но фауна и тех, и других изучена значительно хуже.

По разным оценкам Calanoida включают около 2300–2500 видов, относящихся примерно к 250 родам и к 43–44 семействам (Bowman & Abele, 1982; Bowman, 1986; Voxshall & Hulsey, 2004; Razouls et al., 2005–2013; и др.). Примерно четверть семейств представлена единственным родом.

Видовой и родовой составы отряда постоянно пополняются, но таксономисты до сих пор пользуются системой семейств, предложенной Г.О. Сарсом еще в начале XX века (G.O. Sars, 1903; 1924–1925). К настоящему времени стало очевидно, что она нуждается в существенной корректировке.

Дело в том, что в конце XIX – начале XX века, в период становления современной системы Calanoida, в трудах В. Гисбрехта (Giesbrecht, 1882, 1893 a, 1893 b) и Г.О. Сарса (Sars, 1903, 1924–1925) количество описанных видов и родов было значительно меньшим, чем сейчас. Известные в то время группы близких родов действительно могли отличаться друг от друга достаточно четко, что давало повод устанавливать для них самостоятельные семейства. Однако по мере увеличения родового состава последних, по мере описания все новых и

новых родов границы этих семейств размывались, тем более что некоторые роды могли нести признаки сразу нескольких традиционных семейств. В качестве примера можно привести роды *Pseudotharybis*, *Valdiviella*, *Senecella*, *Temoropia*, *Alrhabdus* и другие, в отношении таксономического положения которых до сих пор нет единого мнения (см., напр.: Markhaseva, 1996; Park, 2000; Boxshall & Halsey, 2004; и др.). Размытость границ таких семейств приводила к установлению новых семейств для отдельных родов, признаки которых не вписывались в ранее оконтуренное традиционное семейство (Ryocalanidae, Parkiidae, Arctokonstantinidae, некоторые семейства секции *Isokerandria* и некоторые другие).

Анализ характера распределения морфологических признаков у представителей разных семейств показывает, что филогенетические связи между последними могут быть иными, чем это принималось ранее (Андронов, 1974 б; Park, 1986), и родовой состав, по крайней мере некоторых семейств, ограничен искусственно (см., напр.: Андронов, 2003).

Нет единого мнения по вопросу об исходном, наиболее примитивном виде Calanoida. По мнению одних исследователей на эту роль претендуют виды семейства Calanidae, (как это считали, например, К.А. Бродский, 1950; К.А. Бродский и др., 1983, и многие его предшественники), по мнению других (R. Gurney, 1931, и последователи его системы) – виды семейства Centropagidae. Вместе с тем существует группа эпибентических и бентических видов (надсемейства Pseudocyclopoidea и Ecrateriscoidea), также сохранивших комплекс плезиоморфных признаков (Андронов, 1974 б; Park, 1986), но, как будет показано далее, они тоже не могут считаться предками всех Calanoida.

По-прежнему неоправданно большой таксономический вес в макроклассификации придается особенностям строения околоротовых конечностей, не обращая внимания на то, что редукция и специализация этих конечностей в разных таксонах может идти с разной скоростью и в разных направлениях в зависимости от способа питания раков. И в то же время из анализа нередко упускаются вроде бы незначительные признаки, способные

пролить свет на общность происхождения таксонов. В частности, это касается особенностей строения геникулирующей антеннулы самца, экзоподита антенны, характера слияния члеников торакопод (P1–P5), редукция определенных щетинок на них и т.п.

Вследствие размытости границ между традиционными семействами усложняются определительные таблицы, что в свою очередь затрудняет практическую работу по идентификации родов и видов. Все это заставляет критически подойти к проблемам объединения родов в семейства, пересмотреть, переоценить значимость и относительную величину таксономического «веса», придаваемого основным признакам, на базе которых и строится макроклассификация.

Цель настоящего исследования определена перечисленными доводами: провести ревизию макроклассификации отряда Calanoida, усовершенствовать ее на уровне таксонов группы семейства, уточнить характер филогенетических отношений надсемейств отряда, упорядочить систему семейств и их родовой состав.

Для достижения этой цели необходимо решить следующие **задачи**:

1. Переоценить, переосмыслить таксономический «вес» ключевых морфологических признаков, используемых в макроклассификации отряда Calanoida: особенности строения антеннул с акцентом на строение геникулирующей антеннулы самцов, околотротовых и плавательных конечностей, особенно антенны, максиллы, первой и пятой пар торакопод (P1 и P5).
2. Обосновать предполагаемые направления эволюционных преобразований представителей отряда Calanoida.
3. Уточнить характер филогенетических отношений между близкими группами традиционных современных семейств.
4. Обосновать и оконтурить границы таксонов группы семейства.
5. Провести ревизию родového состава семейств.

В соответствии с этими задачами и построено настоящее исследование. Прежде всего, были критически проанализированы основные признаки, используемые в макроклассификации Calanoida, привлечены новые признаки, на которые прежде не обращали должного внимания. Это, а также многочисленные публикации по систематике и функциональной морфологии веслоногих раков, появившиеся в последние десятилетия, позволили пересмотреть и уточнить характер филогенетических отношений между семействами, принимаемыми в их традиционном родовом составе. На заключительном этапе ревизованы и обоснованы родовые составы семейств, произведены необходимые перемещения родов, разработана новая определительная таблица надсемейств Calanoida.

Научная новизна и теоретическое значение. Проведена ревизия макроклассификации отряда Calanoida. Представлены дополнительные признаки в пользу удаления семейства Platycopiidae из состава отряда Calanoida и повышения его ранга до самостоятельного отряда. Особенности строения геникулирующего устройства на антенлах самцов разных семейств Calanoida послужили основой для заключения о том, что это устройство в разных семействах Calanoida возникало независимо, поэтому неизменная антеннула самца – первична, плезиоморфна. На основании морфологических признаков даны предполагаемые направления эволюционных преобразований Calanoida. Уточнен характер филогенетических отношений между близкородственными группами традиционных современных семейств Calanoida. Выявлены случаи искусственного дробления групп близкородственных родов на самостоятельные семейства, обоснованы и оконтурены границы таксонов группы семейств и осуществлена ревизия их родового состава. Проведена переоценка таксономического «веса» признаков, используемых для обособления таксонов группы семейства, в результате чего система Calanoida стала более логичной и компактной. Ранг триб Amphaskandria и Heterarthrandria повышен до ранга подотряда с заменой их описательных названий на типифицированные (соответственно: Calanoidei и Diaptomoidei). Число

надсемейств уменьшено с 11 до 7, семейств – с 44 до 18. Обосновано выделение нового семейства Mecynoceridae и его включение в состав надсемейства Eucalanoidea. Установлены 4 новых подсемейства: Undinulinae, Parvocalaninae, Eurytemorinae и Heterocopininae. Ранг семейства Ryocalanidae и надсемейства Ryocalanoidea понижены до ранга подсемейства Ryocalaninae в составе семейства Spinocalanidae. Описаны 7 новых родов (*Parvocalanus*, *Bestiolina*, *Delibus*, *Xantharus*, *Miheptneria*, *Bradfordiella*, *Pertsovius*) и более 40 новых видов, относящихся к 15 семействам.

Практическое значение. Настоящая работа – развитие представлений о макроклассификации и филогении отряда Calanoidea, принятых и используемых российскими и зарубежными систематиками, изучающими веслоногих ракообразных. Предлагаемая усовершенствованная система Calanoidea служит методологической основой для дальнейших исследований морских и пресноводных представителей этой группы. Являясь более компактной и логичной, она способствует точной видовой идентификации ракообразных этого отряда.

Результаты проведенного исследования способствуют познанию и современной оценке биоразнообразия веслоногих раков. Основные положения диссертации используются в лекционных и практических университетских курсах по зоологии беспозвоночных, экологии и гидробиологии.

На защиту выносятся усовершенствованная макроклассификация Calanoidea, основные положения которой базируются на разработанных представлениях:

- о независимом формировании геникулирующей антеннулы самцов в разных семействах,
- о слабо обоснованном объединении некоторых групп родов Calanoidea в самостоятельные семейства,
- о таксономическом единстве группы «брэдфордских» семейств,
- о таксономическом единстве первичнодонных Calanoidea, надсемейства Pseudocyclopoidea, и его близости к надсемейству Diaptomoidea.

Апробация работы. Материалы диссертации неоднократно докладывались на заседаниях Ученого Совета Атлантического отделения Института океанологии им. П.П.Ширшова РАН (АО ИО РАН, Калининград), коллоквиумах Отдела планктона Института биологии южных морей (ИНБЮМ, Севастополь, 2003), Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН (ИО РАН, Москва, 2006), Лаборатории морских исследований Зоологического института РАН (СПб, 2006, 2014), Кафедры Зоологии беспозвоночных Биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (МГУ, Москва, 2008).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 35 работ, в том числе 1 монография, общим объемом около 15 условных печатных листов. Более 20 статей опубликованы в журналах, рекомендованных ВАК.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, включающего разделы по задачам и содержанию работы, материалам и методологическим основам исследования, 4 глав, выводов, списка литературы и 7 комплектов приложений (А–Е: 6 таблиц и Ж: расширенные латинские названия таксонов). Общий объем диссертации: 320 страниц. Основная часть содержит 243 страницы текста, включающие 41 блок рисунков и 6 таблиц. Список литературы на 49 страницах включает 471 название (из них 82 на русском языке).

Благодарности. В период проведения настоящего исследования руководители подразделений, очень многие мои друзья и коллеги, сотрудники учреждений, в которых мне посчастливилось работать, оказывали мне всестороннюю посильную помощь.

Юрий Александрович Комаров, заведующий лабораторией Юго-Восточной Атлантики (АтлантНИРО, Калининград), с большим пониманием и доброжелательностью относился к моим интересам в области планктологии и систематики Calanoida. Н.В. Вышкварцева и Е.Л. Мархасева (ЗИН РАН, СПб), М.В. Гептнер, К.Н. Кособокова (ИО РАН, Москва), оказали мне большую помощь советами и в получении необходимой для работы специальной

литературы. А.В. Ковалев, И.Ю. Прусова и А.А. Шмелева (ИнБЮМ, Севастополь), помогли получить пробы зоопланктона из Средиземного моря и Индийского океана. И.А. Трунов, С.В. Михайлин, В.Н. Чур, Л.Л. Роменский (АтлантНИРО, Калининград), Ю.В. Кончина (ВНИРО, Москва), Л.С. Тюлева (АзЧерНИРО, Керчь) собрали в экспедициях и передали мне для работы пробы зоопланктона из разных районов Мирового океана. В.М. Слободяник (АО ИО РАН), начальник геологического отряда в 40-м рейсе НИС «Академик Курчатов», виртуозно работавший с палубной лебедкой и дночерпателем «Океан», помог собрать уникальный материал по глубоководным и придонным видам Calanoida из центральных районов Атлантики, позволив прикреплять планктонную сеть Джели близ дночерпателя. Н.А. Заренков, доцент кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, и Р.Н. Буруковский, профессор, заведующий кафедрой ихтиопатологии и гидробиологии ФВГБОУ ВПО «КГТУ» (Калининградский государственный технический университет), прочитали эту работу еще в рукописи и сделали ряд серьезных и конструктивных замечаний. На заключительном этапе работы над рукописью ряд полезных советов дал д.б.н. Н.М. Коровчинский (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, Москва).

Трудно переоценить помощь иностранных коллег, регулярно присылавших мне свои книги и оттиски статей. Dr M. Grosslein (Northeast Fisheries Science Center Woods Hole, USA) в начале 1970-х годов, в период совместных работ в районе Северо-Восточной Атлантики, очень поспособствовал мне в изготовлении ксерокопий с многочисленных научных публикаций, в том числе, иллюстраций работ Г.О. Сарса (1903, 1919–1921, 1924–1925), которыми я постоянно пользуюсь до сих пор. Dr J.M. Bradford-Grieve (National Institute of Water and Atmospheric Research, Kilbirnie, Wellington, New Zealand), Dr A. Fosshagen (University of Bergen, Norway), Dr E. Suárez-Morales (ECOSUR, El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, México),

переисследовали по моей просьбе типовые материалы по некоторым видам Calanoida с целью уточнения важных для систематики признаков.

Многие сотрудники АО ИО РАН, особенно С.А. Ханаев, Л.В. Сериков, В.И. Баранов, В.Ю. Топчая, оказали мне большую помощь в освоении ряда программ на ПК, существенно облегчившим мою работу. В.С. Андропова, жена, вложила большой труд в компьютерную обработку рисунков. Всем им я хотел бы выразить свою самую искреннюю благодарность.

Вадим Тимофеевич Пака с 1980 г. возглавлял АО ИО РАН (Калининград). Я хотел бы выразить ему особую благодарность, поскольку без его доброжелательного и тактичного отношения к моим исследованиям эта работа никогда не была бы выполнена.

ГЛАВА 1. МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Согласно Э. Майру (Майр, 1971, стр. 117) семейство – это «таксономическая категория, содержащая один род или монофилетическую группу родов и отделенная от других семейств явным разрывом». В цитируемой книге этот исследователь поддерживал мнение, согласно которому величина разрыва, определяющего выделение высшего таксона, должна находиться в обратной зависимости от величины таксона (стр. 113, 271).

Упомянутая ранее проблема раздробленности некоторых семейств Calanoida заставила критически подойти к критериям объединения родов в семейства, переоценить значимость и относительную величину таксономического веса, придаваемого основным признакам, на базе которых и строилась макроклассификация.

К таким базовым признакам отнесены, в частности, наличие или отсутствие геникулирующей антеннулы у самцов, положение геникулирующей антеннулы (левое или правое) и особенности ее строения, полное или частичное слияние или разделение определенных групп члеников антеннулы, наличие или отсутствие видоизмененных щетинок на максилле у представителей надсемейства Clausocalanoidea, степень и характер изменения экзо- и эндоподитов P1–P4 и, особенно, строение P5 самок, наличие или отсутствие внешней щетинки или шипика на базиподите P1 и P5, и другие. Подробнее эти вопросы рассмотрены в соответствующих разделах.

В ряде случаев, особенно в группе так называемых «брэдфордских семейств», по-прежнему неоправданно большой таксономический вес в макроклассификации придается особенностям строения околототовых конечностей, не обращая внимания на то, что редукция и специализация этих конечностей в разных таксонах может идти с разной скоростью и в разных направлениях в зависимости от способа питания раков.

Совершенствованию схемы филогенетических отношений Calanoida, выявлению видов, близких к предковым, способствовали прежде всего хорошо

известные законы Копа [Правило происхождения новых групп от неспециализированных предков Копа (E.D. Cope): новые группы организмов происходят от малоспециализированных форм, сохраняющих эволюционную пластичность]] и Долло [правило необратимости эволюции Долло (L. Dollo): эволюция является процессом необратимым, и организм (популяция, вид) не может вернуться к прежнему состоянию, уже «осуществленному» в ряду его предков] (см., напр.: Шмальгаузен, 1969, стр. 404; Тимофеев-Ресовский и др., 1977, стр. 188–191). Вместе с концепцией об олигомеризации гомологичных органов в эволюции животных (Догель, 1954) они привели к общепринятым среди копеподологов критериям, согласно которым «эволюция веслоногих ракообразных характеризуется олигомеризацией и идет в основном по пути редукций, слияний и утрат (Voxshall et al., 1984), то есть примитивным считается состояние максимального расчленения и вооружения конечностей» (Мархасева, 2008).

Принималось во внимание и то, что макротаксон (род, семейство) может пребывать как в начале обособления, когда границы с близкими таксонами того же ранга достаточно размыты (*Clausocalanidae* – *Aetideidae*), так и в стадии явного обособления (*Eucalanidae*). Понятно, что между этими состояниями в ряде случаев могут существовать и переходные стадии.

Учитывалось также, что в процессе эволюции специализация отдельных частей тела и органов может:

- в разных семействах происходить независимо друг от друга и приводить к сходным результатам (параллелизм эволюции). В качестве примера можно указать на сходство в строении P5 самки у *Temorites spp.* (*Bathypontiidae*), *Paracalanus spp.* (*Paracalanidae*), *Tharybis compacta* (*Tharybidae*), *Scolecithricella tropica* (*Scolecitrichidae*) и др. Поэтому при установлении состава близких таксонов прилагались все усилия, чтобы исключить случаи параллелизма эволюции;

- в близких родах затрагивать разные системы; специализация чаще заключается в характерных изменениях околоротовых конечностей,

усложнении строения антеннулы и P5 самца, редукции P5 самки. Так, М.В. Гептнером (1972) убедительно показаны сформировавшиеся различия в строении околотротовых конечностей у представителей родов семейства *Heterorhabdidae*. Общеизвестны примеры изменения правой антеннулы самцов в семействе *Megacalanidae*, преобразование одной из P5 самца у видов *Undinula* и *Cosmocalanus* в хватательную и другие.

– различаться по темпам преобразования; направления специализации разных структур организмов относительно независимы в разных группах (Орлов С.А., 1975, цит. по: Воронцов, 1999, стр. 587), вследствие чего степень различий между подчиненными таксонами в близких группах по разным признакам может существенно различаться (гетеробатмия);

– протекать на всех стадиях развития раков, включая и самые ранние (филэмбриогенез). В самом деле, в результате конвергенции признаков науплии видов, принадлежащих к достаточно далеким друг от друга таксонам, могут приобрести определенное сходство. Поэтому к выводам о родственных отношениях представителей родов и семейств, формально основываясь только на этих признаках, следует подходить очень осторожно. Именно поэтому при решении поставленных задач не использованы признаки, касающиеся особенностей строения науплиев.

В известных мне филогенетических схемах, созданных исключительно на базе морфологии и системы мускулатуры науплиев, простой или сложной (Björnberg, 1972; Dussart, 1984) родственные связи, на мой взгляд, отражены совершенно неадекватно.

Помимо того, что эти схемы основаны на видах очень немногих родов и довольно ограниченного количества известных семейств *Calanoida* (14 и 10 соответственно), у обоих авторов семейство *Metridinidae* выводится из *Calanidae*, а *Pseudocalanidae* (ныне – *Clausocalanidae*) из *Paracalanidae*. Более того, если принять эту систему, то придется отойти от основного принципа деления *Copepoda* на *Gymnoplea* и *Podoplea*. Поскольку, следуя логике этих авторов, придется признать, что достаточно примитивно устроенные виды

семейства Centropagidae (отряд Calanoida) должны выводиться даже не от предков, а от сильно специализированных видов рода *Oithona* (отряд Cyclopoida) [В.Н. Dussart: «En première approximation et pour tenir compte de l'étude de Björnberg (1972) sur les premiers stades des Copépodes, la filiation de Kabata (1979) pourrait être modifiée en faisant descendre les Calanoida des Cyclopoida par la famille des Oithonidae...»].

В более поздней работе (Björnberg, 1986), основываясь на особенностях строения науплиев, была предложена иная структура состава традиционного семейства Eucalanidae, отличная от представлений Ю.В. Гелетина (1976). Помимо других таксономических преобразований, в ней предложено роды *Paraeucalanus* и *Subeucalanus* выделить в самостоятельное семейство Subeucalanidae и переместить его в надсемейство Centropagoidea («The family Subeucalanidae Geletin 1976, redefined to contain the two genera *Paraeucalanus* and *Subeucalanus* should be placed in the superfamily Centropagoidea Giesbrecht, 1892, because the nauplii of *Centropages* and of *E. attenuatus*, *E. pileatus* and *E. crassus* are very similar»).

Количество родов, входящих в семейства, может сильно различаться. Нередко в его составе могут быть всего 1–2 рода, например, семейства Euchaetidae, Parkiidae, Candaciidae, в других – десятки родов (Scolecitrichidae, Aetideidae, Diaptomidae и др.). В последних случаях объединение искусственно разделенных семейств в единое семейство логично, несмотря на то что в результате образуется довольно объемный таксон. Но «... величина таксона ..., объем его, должны определяться только естественностью этой группировки, а не прагматической задачей хранения и извлечения информации» – писал В.Г. Гептнер в предисловии к русскому изданию книги Э. Майра (1971). И далее: «... должно действовать старое ламарково правило, требующее, чтобы границы (таксонов – В.А.) проводились там, где их провела Природа, и не проводились там, где она их не проводила». Ранее им же (В.Г. Гептнер, 1965) было показано, что естественными оказываются как маленькие по объему, так и большие таксоны, что внутреннее строение систематических

групп ассиметрично. Логично и мнение систематиков, поддерживаемое Э. Майром (1971), что чем крупнее ранг таксона, тем четче должен быть выражен разрыв между близкими таксонами этого ранга.

Анализ предлагаемой схемы филогении Calanoidea (см. раздел 3.1.) показывает, что объединению, как правило, подлежат наиболее объемные по количеству родов семейства, в частности, семейства, входящие в состав надсемейств Clausocalanoidea, Arietelloidea и Diaptoimoidea. И это естественно, так как во многих из них идет интенсивный процесс видообразования, поскольку некоторые роды состоят из многих, иногда десятков видов.

Казалось бы, объединение крупных семейств в единое должно усложнить систему семейств, затруднить процесс извлечения информации. Но это не так. Объединение родов в объемное монолитное семейство вовсе не отрицает существование внутри него таксонов, промежуточных между родом и семейством. Коль скоро внутри него группа родов более или менее хорошо обособляется, она может быть выделена в подсемейство, трибу, подтрибу, надрод и т. п. Таксонами таких рангов широко пользуются, например, энтомологи.

Иногда в составе объединенного семейства могут оказаться роды, которые при существующей изученности особенностей их строения нельзя отнести ни к одному из этих таксонов. В этом случае будет целесообразно образовать из них самостоятельную группу родов *incertae sedis*, своего рода «отстойник» для родов с неясным систематическим положением в составе данного обширного семейства или подсемейства до тех пор, пока последующие более детальные исследования позволят объединить некоторые из этих родов (или все) в соответствующее подсемейство или трибу. В этом случае группа родов *insertae sedis* окажется внутри семейства (подсемейства), среди близких родов, а не среди родов всего отряда Calanoidea.

Практика показывает, что во многих случаях, когда объем таксона рангом выше видового невелик, вполне можно обходиться основными категориями: вид – род – семейство – отряд и т. д. В случаях, когда группа организмов

изучена недостаточно полно, польза от добавления промежуточных таксонов (подсемейство, надсемейство) сомнительна, поскольку усложняет, загромождает систему, нередко мало что давая взамен. Видимо, введение дополнительных, промежуточных таксонов ранга подсемейства и надсемейства применительно к Calanoida оправдано лишь в тех случаях, когда таксон ранга выше видового достаточно полно изучен и когда этот таксон включает многие десятки таксонов более низкого ранга (род включает многие десятки видов, или семейство включает десятки родов). В этих случаях, безусловно, оправдано выделение категорий промежуточного ранга (подсемейство, триба) для облегчения извлечения информации. В случаях, когда неясен ранг группы таксонов, не стоит пренебрегать и объединениями, не несущими название некоего таксономического ранга, вроде «группа видов», «группа родов» и так далее, как это предлагал еще Э. Майр (1971, стр. 64).

В процессе создания предлагаемой здесь схемы филогенетических отношений надсемейств Calanoida осуществлялись перебор возможных вариантов и «притирка» двух взаимодополняющих процессов:

а) объединение близких родов в семейство с четкими границами, не обращая внимания на то, что в результате такого объединения семейство в ряде случаев может стать очень объемным, и

б) поиск и обоснование места обособленного таким образом семейства в этой системе.

Взаимодействие этих двух процессов помогало логичному объединению родов в семейства и выяснению положения последних на филогенетическом древе. В результате оказалось, что количество семейств и надсемейств значительно меньше, чем принималось ранее.

Обособление группы близкородственных родов в семейство осуществлялось с таким расчетом, чтобы можно было четко обозначить границы семейств и по максимуму ограничить исключения. Как правило, это удавалось сделать лишь в тех случаях, когда разграничение семейств можно было провести на основании не единственного, хотя и очень броского признака,

который предок рода вполне мог приобрести самостоятельно (например, наличие геникулирующей антеннулы у видов *Ryocalanus*), а целого комплекса признаков. Исключения редки, и они касаются тех случаев, когда этот единственный признак обладает очень солидным таксономическим весом, имеет принципиальное значение, например, в случае с особенностями строения экзоподита антенны у видов надсемейства *Eucalanoidea*. Если же отличия некой группы родов от близких групп заключается в каком-нибудь единичном или нескольких малозначимых признаках, то этой группе родов придается ранг подсемейства или трибы.

Для описания строения тела *Calanoidea* принята терминология, наиболее часто употребляемая в основных отечественных публикациях (Рылов, 1922, 1930; Бродский, 1950; Бродский и др., 1983; Боруцкий и др., 1991 и др.). Нумерация свободных члеников антеннулы приведена арабскими цифрами (от 1 до 28), анцестральных – римскими (от I до XXVIII). Названия отделов околоротовых конечностей, кроме максиллипеды, приведены по: Huys & Boxshall (1991), расчленение синкоксы максиллипеды принято по: Ferrari & Markhaseva (2000 b); Ferrari, Ivanenko (2001), согласно которым она состоит из трех прекоксальных и одного коксального эндитов. В некоторых случаях в скобках приведены иные термины, применяемые другими исследователями. Даты жизни известных карцинологов прошлых лет приведены по: Damkaer (1978).

Во избежание путаницы во всем тексте при цитировании названия семейств и родов почти всегда приводятся в том виде, в каком они употреблялись авторами, на которых приводятся ссылки. Однако широко употребляемое прежде название семейства *Pseudocalanidae* заменено на валидное название *Clausocalanidae*, название семейств *Scolecithridae*, *Scolecithricidae* и *Scolecithrichidae* – на *Scolecitrichidae*, а *Metridiidae* – на *Metridinidae*. Вследствие того, что родовой состав некоторых таксонов группы семейства существенно изменился, названия семейств и надсемейств, образовавшиеся в результате объединения филогенетически близких таксонов, имеют добавление «s. l.». В тех случаях, когда речь идет о семействе, родовой

состав которого принимается в общеупотребительном к настоящему времени виде, оно называется традиционным.

С целью сокращения объема фраз в тексте, для облегчения восприятия информации, расширенные латинские названия видов и родов, как правило, приводятся без указания их автора и года описания. Все эти сведения приведены в приложении Ж. В тех случаях, когда вид или род просто упоминается в тексте, и его название не связано с конкретной, цитируемой работой, в этом приложении между автором и годом описания таксона запятая отсутствует.

Основу литературных источников при работе с Calanoida составили общеизвестные сводки и определители авторитетных исследователей прошлых и недавних лет (Claus, 1863; Giesbrecht, 1882, 1893 a, 1893 b, 1902; Brady, 1883, 1918; Guerne de & Richard, 1889; T.Scott, 1894, 1899; G.O. Sars, 1900, 1903, 1924–1925; A. Scott, 1909; Wolfenden, 1905, 1911; With, 1915; Steuer, 1924, 1926; Farran, 1908, 1926, 1929, 1936, 1939; Sewell, 1912, 1914, 1929, 1932, 1947; Рылов, 1930; C.B. Wilson, 1910, 1932, 1950; Rose, 1933, 1956; Mori, 1937; Dakin & Colefax, 1940; Vervoort, 1946, 1949, 1951, 1957, 1963, 1965; Бродский, 1950, 1957, 1962, 1972; Tanaka, 1956 a, 1956 b, 1957 a, 1957 b, 1958, 1960, 1961, 1962, 1963, 1964 a, 1964 b, 1964 c, 1965, 1966; Tanaka & Omori, 1971; Grice, 1963; Hulsemann, 1966; Frost & Fleminger, 1968; Park, 1968, 1970, 1980, 1983 a, 1983 b, 1993, 1995, 2000; Matthews J.B.L., 1972; Vaupel Klein, 1984 a, 1984 b; Bradford, 1971, 1972; Bradford et al., 1983; Bradford-Grieve, 1994, 1999; Bradford-Grieve et al., 1999; Боруцкий и др., 1991; Markhaseva, 1996; Vives F. y Shmeleva A., 2007, 2010). Кроме них использованы и иные публикации этих и многих других исследователей. Ссылки на них приведены в соответствующих местах текста. Очень информативны материалы, размещенные в Интернете. В частности, это компилятивная работа коллектива французских авторов (C. Razouls et al., 2005–2015), предоставляющая, в сущности, энциклопедические сведения по всем разделам изучения свободноживущих раков подкласса Copepoda, в том числе иллюстрации большинства видов. Режим доступа: <http://copepodes.obs->

banyuls.fr. Другой источник: Walter, T.C., Voxshall, G. (Eds) (2013). World Copepoda database. Accessed through: World Register of Marine Species, URL: <http://www.marinespecies.org/copepoda/aphia.php?p=taxdetails&id=1100>.

Оригинальным материалом для исследования послужили многие сотни экземпляров веслоногих раков, отобранных из нескольких сотен планктонных и нескольких десятков бентосных проб. Эти пробы были собраны мною в научно-исследовательских рейсах Атлантического научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО) в период с 1967 по 1991 годы, а также на ЭОС «Василий Головнин» (1978 г.), в 40-м рейсе НИС «Академик Курчатов» (1984 г.) и во время научной командировки в CNROP (Centre National de Recherche Océanographiques et des Pêches), г. Нуадибу, Мавритания (1979–1980 гг.). Также использованы материалы из нескольких десятков проб зоопланктона и бентоса, собранных сотрудниками АтлантНИРО И.А. Труновым, С.В. Михайлиным, Л.Л. Роменским, В.Н. Чуром. Помимо этого сотрудник Азово-Черноморского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (АзЧерНИРО) Л.С. Тюлева еще в 1970-е годы любезно передала в АтлантНИРО уже обработанные ею пробы зоопланктона, собранные в рейсах АзЧерНИРО в северных и западных районах Индийского океана, вполне пригодные для дальнейшей работы по таксономии видов Calanoida.

Перечисленные материалы позволили не только выяснить особенности распределения всего зоопланктона на исследуемых акваториях, уточнить видовой состав планктонных Calanoida и некоторые стороны их биологии (Андронов, 1971; 1975; 1976 а; 1976 б; 1979 б; 2000; Andronov et Maigret, 1980), но и описать новые виды и роды, установить новые семейства (Андронов, 1974 а; 1976 в; 1977; 1979 а; 1981; 1985; 1986 а; 1986 б; 1992; 1995; 2003; 2007 а; 2007 б; 2013 а; 2013 б; Andronov & Kosobokova, 2011). Нередко приходилось сталкиваться с немалыми трудностями при выявлении места того или иного рода в системе традиционных семейств, которые, в конце концов, и привели к настоящему исследованию.

В тексте, таблицах и на рисунках приняты следующие условные обозначения: сем. и надсем – соответственно семейство и надсемейство; A1 – антеннула, A2 – антенна, B2 – базиподит, CDH (cephalic dorsal hump – англ.) – килевидный вырост на спинной стороне самцов *Mecynocera clausi* и многих видов надсемейства Calanoidea, Cox – коксоподит, Gn – генитальный сегмент (у самки он всегда слит с первым сегментом уросомы), Li 1–5 – лопасти 1–5 на Mx2, Md – мандибула, Mx1 – максиллула, Mx2 – максилла, Mxp – максиллипеда, P1–P5 – 1–5 пары торакопод (= плавательных ног), R – рострум, Re – экзоподит, Ri – эндоподит, Th1–Th5 – сегменты торакса, несущие 1–5 пары торакопод (P1–P5), VVKo – внешняя лопасть на Ri P1 (аббревиатура от термина «Von Vaupel Klein's organ», введенная сравнительно недавно (Ferrari & Stebbing, 1993, цит. по: Schulz, 1996 a), довольно часто несущая щетинки и шипики, рядом с которой располагается внутренняя щетинка B2, покрытая волосками.

В приводимых таблицах для уменьшения их объема использованы следующие символы: (+) – признак присутствует; (–) – признак отсутствует; (±) – признак присутствует у данного вида, но может отсутствовать у некоторых других видов этого рода; (:) – признак отсутствует у данного вида, но может присутствовать у некоторых других видов этого рода; (?) – нет сведений по этому признаку.

ГЛАВА 2. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ CALANOIDA И ОБОСНОВАНИЕ ИХ ПРИМЕНЕНИЯ В МАКРОКЛАССИФИКАЦИИ ОТРЯДА

Calanoida, возможно, единственный из отрядов свободноживущих Copepoda, все виды которого примечательны асимметрией тела или каких-либо его придатков. Чаще асимметрия заключается в строении рострума, антеннул, последнего торакального сегмента, генитального сегмента, каудальных ветвей и щетинок на них, некоторых торакопод и, в особенности, P4 и P5. Несмотря на то что самки многих видов обычно вполне двусторонне симметричны, самцы, особенно их P5, почти всегда асимметричны. Очень близки к симметричным P5 самцов некоторых видов Augaptilidae, например, у *Pseudaugaptilus longiremis*, *Pontoptilus spp.* (Sars, 1924, pls. CIX, CXI), и некоторых других. Но, пожалуй, только у *Euaugaptilus digitatus* P5 самца практически двусторонне симметричная (Sars, 1924, pl. LXXXVII, 16), и это одно из очень немногих исключений.

Древнейшие дошедшие до нас ископаемые остатки Copepoda, жившие на дне, известны с триаса, то есть им более 190 млн. лет (см.: Биологический энциклопедический словарь, 1986, стр. 92). По мнению J.M. Bradford-Grieve (2002 a), предки современных пелагических Calanoida вышли в пелагиаль еще в силуре–девоне, то есть около 400 миллионов лет назад.

За эти годы один из основных параметров среды их обитания, плотность воды, остался тем же, что и миллионы лет назад. Поэтому можно ожидать, что изменения локомоторных структур претерпели меньшие изменения по сравнению с околоротовыми конечностями, и они заключались, главным образом, в слиянии или редукции некоторых члеников и уменьшения количества щетинок и шипиков на них. Околоротовые конечности, обеспечивая питание рачков и выживание вида, обязаны наиболее быстро и тонко приспосабливаться к меняющимся условиям окружающей среды. Консерватизм в их строении мог бы быть обусловленным лишь малой изменчивостью их

образа жизни. Поэтому при выявлении родственных связей между семействами и группами родов основной упор делался на наиболее консервативные структуры и системы представителей Calanoida, способные сохранить максимум плезиоморфных признаков (см. также Кабата, 1983). В частности, это общее расчленение тела, строение роострума, степень сохранения плезиоморфных признаков антеннулами и торакоподами P1–P5 как носителями локомоторной функции, особенности изменения строения антеннулы и P5 самца как структур, направленных на оптимизацию репродуктивной функции.

У наиболее массовых видов Calanoida, а они преимущественно фитофаги–фильтраторы, план строения околототовых конечностей практически одинаков, и они устроены наиболее просто. При переходе от фильтрующего способа питания к всеядности и хищничеству, в процессе адаптивной эволюции эти конечности, естественно, подвергаются той или иной специализации, причем эти изменения могли быть более быстрыми и значимыми, чем изменения P1–P5. Даже в пределах одного семейства их морфология может очень сильно различаться и выступать в роли системы признаков межродовой диагностики (Гептнер, 1972; Ohtsuka et al., 1997). Очевидно, что переоценка их таксономического «веса» при рассмотрении сходства, с той или иной вероятностью отражающего наличие родственных связей между таксонами более высокого ранга, чем род, может привести к ошибочным выводам, поэтому особенности морфологии околототовых конечностей при филогенетических построениях принимались во внимание с большей осторожностью.

Ранее (Андронов, 1974 б) уже были приведены некоторые примеры примитивного строения отделов тела рачков и некоторых их конечностей. Подробнее это сделано в монографии R. Huys & G.A. Boxshall (1991, стр. 48–53) и в работе французских карцинологов С. Razouls & А. Raibaut (1996). Более того, Huys & Boxshall привели много тщательно выполненных оригинальных рисунков конечностей редко встречающихся эпибентических видов Calanoida,

мало доступных для исследования большинству планктологов (по поводу правильного употребления термина «планктолог» см.: Яшнов, 1969).

2.1. Тело

Тело рачка (рисунки 1 и 2) подразделяется на 2 крупных отдела, между которыми существует подвижное сочленение. Передний из них, широкий – просома (в русскоязычной литературе у Calanoidea его часто называют цефалотораксом), и задний отдел, узкий и обычно более короткий – уросома. Просома включает головной отдел, *синцефалон* (цефалосома, Ce), с полностью слившимися сегментами, и следующие за ним торакальные (грудные, Th1–Th5) сегменты (*метасома*), каждый из которых несет по паре плавательных ног, торакопод (P1–P5). Синцефалон в свою очередь включает головной отдел, *цефалон*, несущий роstrum, антеннулы и окоlorотовые конечности (антенны, мандибулы, максиллулы, максиллы) и всегда слитый с ним сегмент, несущий ногочелюсти, максиллипеды (рисунок 2: 7). Последний фактически является передним торакальным сегментом, а сегмент, несущий P1, первую пару плавательных ног, по существу является вторым грудным сегментом (хотя обычно в литературе он чаще обозначается как Th1, как сегмент, несущий первую пару плавательных ног, торакопод).

Головной отдел спереди чаще закруглен. Иногда он сильно заострен (*Haloptilus acutifrons*), несет крупный шип (*Gaetanus spp.*), гребень (*Calanus cristatus*), кутикулярные линзы (*Labidocera*, *Cephalophanes*), небольшой бугорок (папиллу). Последнее образование обычно у видов семейств Metridinidae, Lucicutiidae и Heterorhabdidae (Бродский, 1950), у некоторых Augartilidae, например, у *Euaugartilus austrinus*, *E. laticeps*, и других (Park, 1993). Значительно реже оно может встречаться и у представителей других семейств.

Самцы некоторых родов надсемейства Calanoidea и монотипического рода *Mesocyclops* на спинной стороне головного отдела несут своеобразный и довольно сложно устроенный килевидный вырост, CDH (рисунок 1: б),

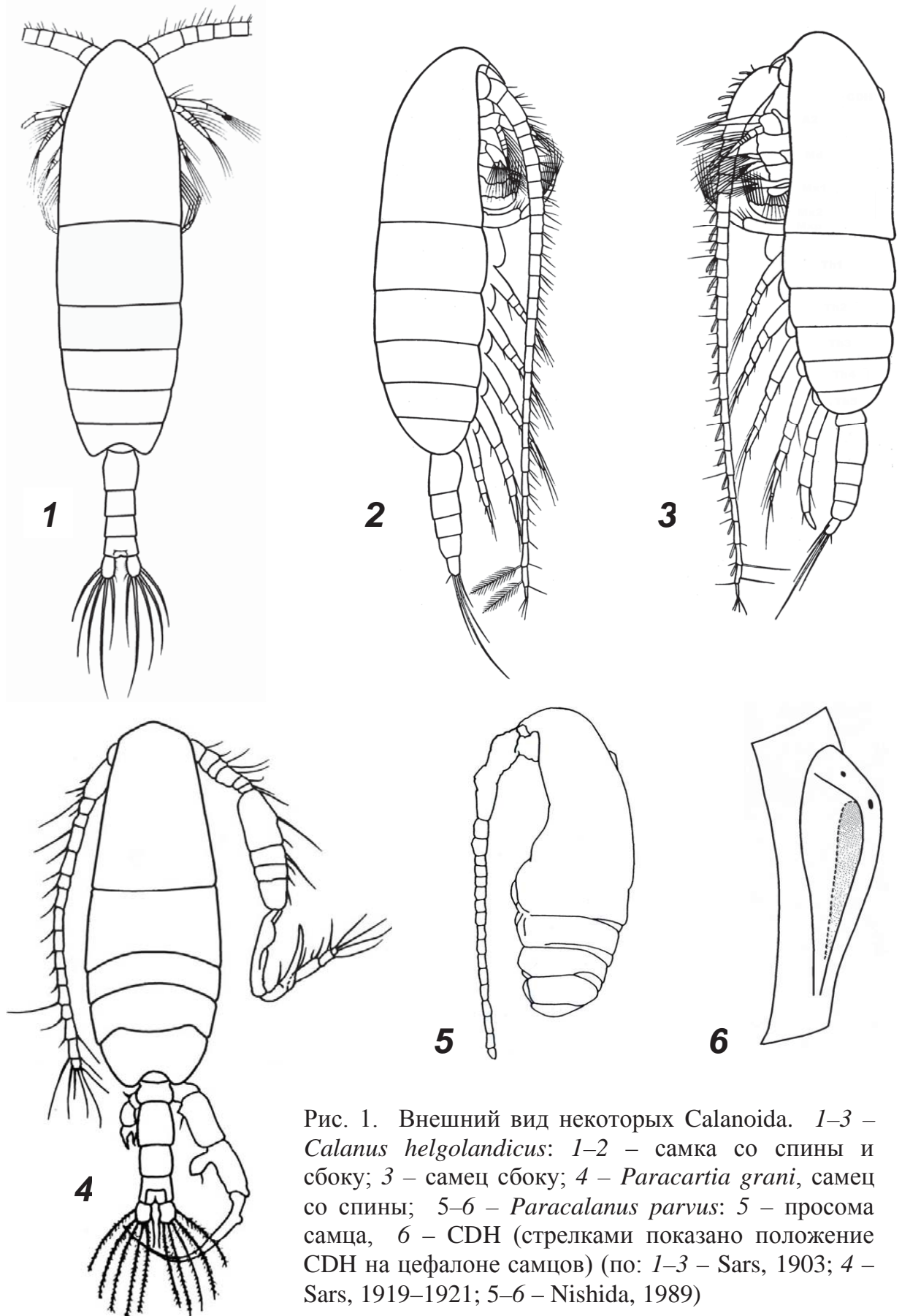


Рис. 1. Внешний вид некоторых Calanoida. 1–3 – *Calanus helgolandicus*: 1–2 – самка со спины и сбоку; 3 – самец сбоку; 4 – *Paracartia grani*, самец со спины; 5–6 – *Paracalanus parvus*: 5 – просома самца, 6 – CDH (стрелками показано положение CDH на цефалоне самцов) (по: 1–3 – Sars, 1903; 4 – Sars, 1919–1921; 5–6 – Nishida, 1989)

являющийся, видимо, хеморецептором, предназначение которого не до конца понятно (Nishida, 1989).

Грудных сегментов, несущих плавательные ноги, – 5. Последний торакальный сегмент, Th5, у самок некоторых видов *Calanoida* может быть лишен конечностей. Синцефалон и Th1, Th4 и Th5 иногда могут быть полностью или частично попарно слитыми друг с другом.

Уросома состоит не более чем из 5 сегментов. Первый из них – генитальный, несет половые отверстия, поэтому фактически представляет собой последний торакальный сегмент. Второй–пятый членики уросомы представляют собой абдомен. На на его терминальном сегменте, несущем каудальные ветви, располагается анальное отверстие, обычно, но не всегда (*Pseudocyclopidae*) прикрытое анальной крышечкой. С. Razouls et al., (2005–2013) обращают внимание на то, что некоторые авторитетные специалисты по *Copepoda* (Bowman, Kabata, Vaupel Klein) считают этот терминальный сегмент истинным сегментом абдомена, несущим тельсон, редуцированный до анальной крышечки, и каудальные ветви, гомологичные паре уропод *Malacostraca*. По мнению других (Huys & Boxshall, 1991, p. 315), онтогенетическое развитие *Calanoida* показывает, что анальный сегмент на самом деле не является истинным члеником абдомена, а представляет собой тельсон. Ввиду того, что между карцинологами до сих пор нет единого мнения по поводу названия этого сегмента, впредь он будет называться здесь анальным сегментом.

У самок *Calanoida* абдомен состоит не более, чем из 3 сегментов, из-за слияния первого сегмента абдомена с генитальным. У самок других отрядов свободноживущих *Copepoda* эти сегменты могут быть полностью разделенными, в частности, у видов *Platycopioida* (Fosshagen, 1972, fig. 4 E; Fosshagen & Piffé, 1985, 1988; Андронов, 1985; и др.). У некоторых представителей отряда *Misophrioida* эти сегменты также разделены полностью (см. напр., Sars, 1909; Hulsemann & Grice, 1964; Boxshall, 1983; Alvarez, 1985 b;

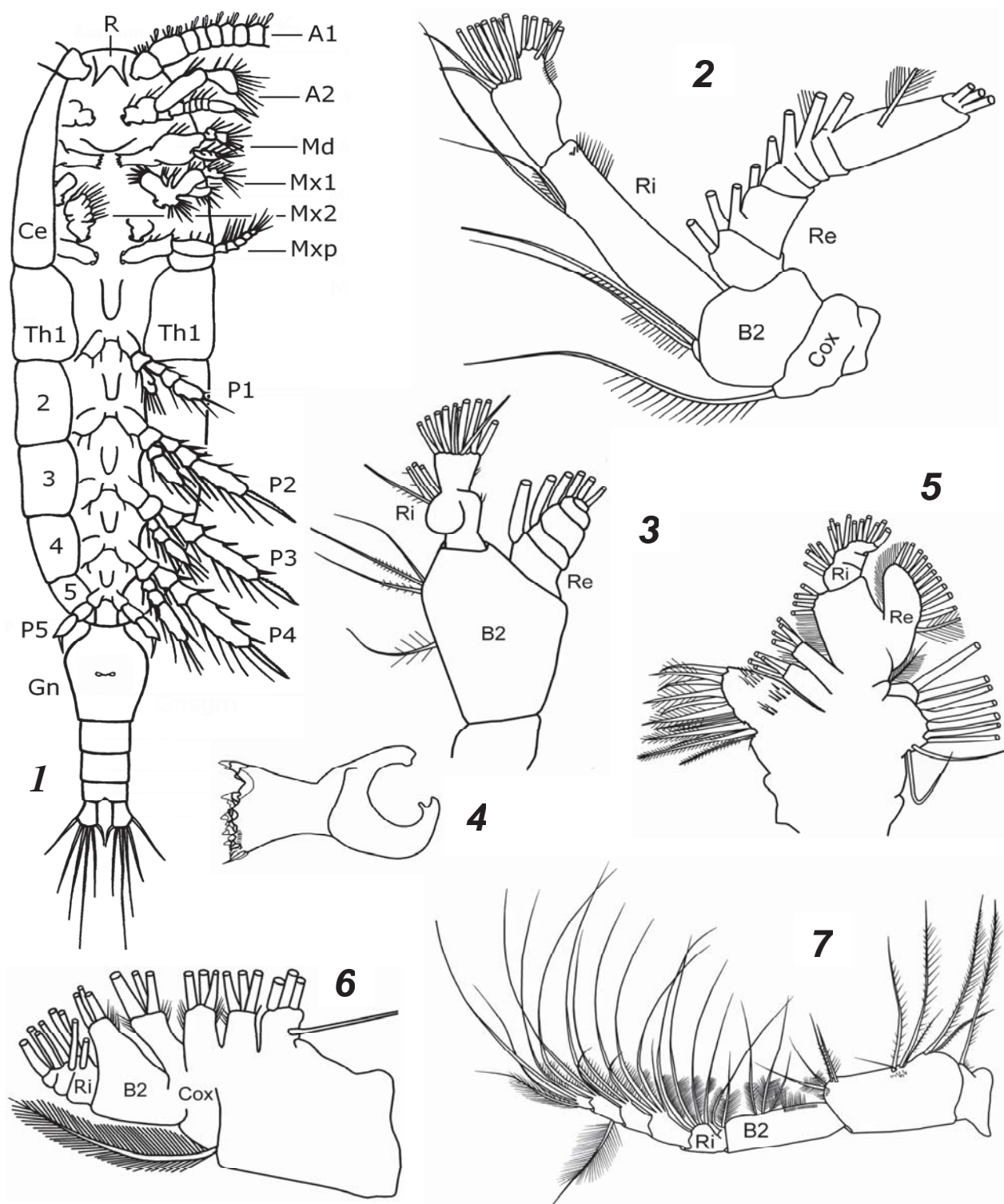


Рис. 2. Общий вид представителя надсемейства Clausocalanoidea (1) и расчленение околоротовых конечностей у *Calanus propinquus*, Calanoidea (2–7). 1 – самка, с брюшной стороны; 2 – антенна; 3 – щупик мандибулы; 4 – жевательная пластинка мандибулы; 5 – максиллула; 6 – максилла; 7 – максиллипеда (по: 1 – Giesbrecht & Schmeil, 1898, Fig. 1; остальные – Вышкварцева, 1977 б; все рисунки с изменениями)

Ohtsuka et al., 1992; Jaume & Voxshall, 1997), у других лишь частично, и шов на дорсальной или вентральной стороне заметен хуже (Jaume & Voxshall, 1996; Voxshall & Jaume, 2000; и др.). Частично эти сегменты разделены и у самок некоторых Harpacticoida (Huys & Voxshall, 1991, стр. 113, Martínez Arbizu & Moura, 1997; см. также Bradford & Wells, 1983: на их рисунке у *Tisbe spinulosa* сегменты разделены на спинной стороне).

У самцов Calanoida уросома, за очень небольшим исключением (Rhincalanidae, некоторые Eucalanidae, Heterorhabdidae), состоит из 5 свободных сегментов. У видов *Eucalanus* и *Rhincalanus* анальный сегмент слит с каудальными ветвями. У представителей семейства Heterorhabdidae левая каудальная ветвь очень часто, но не всегда (напр., некоторые виды *Neorhabdus*, *Paraheterorhabdus compactus*), тоже слита с анальным сегментом (Park, 2000).

Каудальные ветви чаще симметричные, но в ряде родов могут быть и асимметричными по длине. Этот признак характерен по крайней мере для видов *Gloinella* (Eрacteriscidae), многих видов семейства Heterorhabdidae, *Hyperbionyx* (Hyperbionychidae), родов *Metridia* (Metridinidae), некоторых видов семейств Calocalanidae и Spinocalanidae. Очень большие различия в их длине существуют у *Caudacalanus mirus* Markhaseva & Schulz, 2008. В семействах Pontellidae и Tortanidae каудальные ветви часто бывают асимметричными по форме. Ветви могут нести до 7 щетинок (например, у *Erebonectes nesioticus* (см.: Huys & Voxshall, 1991, fig. 2.2.27, G, H), *Enantiosis belizensis*, *Hyperbionyx pluto*, *H. athesphatos*), обычно же их бывает не более 6.

Уникальный случай среди Calanoida описан в родах *Enantiosis*, *Eрacteriscus* (сем. Eрacteriscidae), *Exumella* (сем. Ridgewayiidae) и *Boholina* (сем. Boholinidae), самцы которых имеют 4-сегментную уросому, но образованную не за счет слияния анального сегмента с каудальными ветвями, как у видов Eucalanidae (Barr, 1984; Fosshagen, 1970, 1983; Fosshagen & Iliffe, 1989). В недавно приведенной характеристике семейства Eрacteriscidae, в состав которого входят первые два рода, сообщается, что у представителей семейства

уросома самки 4-сегментная, самца – 5-сегментная (Fosshagen et al., 2001). Не исключено, что переисследование самцов *Exumella* позволит обнаружить пятый сегмент и у представителей этого рода.

Что касается видов *Boholina*, то, судя по иллюстрациям (Fosshagen & Piffie, 1989, figs. 1 B, 1 D), можно заключить, что уросома у самок не 3-, а 4-сегментный, а у самца *B. crassicephala* уросома не 4-сегментная, как следует из текста статьи, а явно 5-сегментная (там же, fig. 3 A). У двух недавно описанных видов *Boholina* уросома у самки 4-сегментная, а у самца – 5-сегментная, причем вследствие телескопического складывания анальный сегмент в обоих случаях полностью скрыт предшествующим члеником абдомена (Boxshall & Jaume, 2012, figs. 5D, 9 C, 11 B).

2.2. Рострум

Это более или менее хорошо заметный выступ передней части головного щита, хотя нередко он почти не выражен. Если он присутствует, то спереди на нем часто располагаются выросты разной формы, отделенные от него или сросшиеся с ним. Обычно они представляют собой пару нитевидных или колбасовидных образований, иногда в виде одного или пары очень мощных зубцов. Варианты строения рострума хорошо видны, например, у первичнодонных *Calanoida* (см. стр. 175 и далее).

У придонных *Calanoida* рострум очень часто похож на рострум *Cyclopoidea* и *Haracticoida*, то есть обычно, но не всегда, он в виде заостренной, не раздвоенной пластинки, что свидетельствует о близости к предковому виду. С другой стороны, видимо, именно такая форма рострума необходима рачкам, обитающим между частицами субстрата, поскольку она появляется вновь у потомков пелагических видов при переходе к придонному образу жизни. Примером могут служить представители семейства *Pseudocyclopiidae*. Иногда такая форма рострума, утраченная по каким-то причинам, появляется в виде псевдорострума, пластинки, отделенной от головного щита. Этот случай описан

для самцов *Pseudocyclops bahamensis* и *P. mirus* (сем. Pseudocyclopidae) (см.: Huys & Boxshall, 1991, fig. 2.2.24.: В; Андронов, 1986 б, рис. 2: 15 и 16). Видимо, то же самое можно сказать и о роструме самки *Thompsonopia mediterranea* (сем. Pseudocyclopiidae) (см.: Jaume et al., 1999, fig. 1 В).

2.3. Антеннула

Особенности строения антеннул самки и самца – один из основных признаков, используемых при выяснении филогенетических связей между таксонами группы семейства. Согласно R. Huys & G.A. Boxshall (1991) у предковой формы Соперода антеннула в своей основе была 28-члениковой, но у современных Calanoida анцестральные членики XXVII и XXVIII слиты, поэтому максимальное количество свободных члеников не бывает более 27. Тем не менее в некоторых случаях членики XXVII и XXVIII могут быть частично разделенными. Это достаточно хорошо видно на фотографии дистального конца антеннулы самки *Euchirella messinensis* (Vaupel Klein, 1982, Pl. 11 e; fig. 5 a), у самца *Parabradydium angelikae* Schulz & Markhaseva (2000, fig. 5: C, D), у самок *Rostrocalanus* spp. Markhaseva et al. (2008, figs. 1: K; 6: B, C); Markhaseva et al. (2009); у самки и самца *Frigocalanus rauscherti* Schulz (1996 b, figs. 1 D, E; 3 F); *Procenognatha semisensata* Markhaseva & Schulz (2010, figs. 6 B, D; 7 B, C); *Ranthaxus vermiformis* Markhaseva & Schulz (2010, figs. 10: A, B); у самки *Paradisco nudus* Schulz (1993, fig. 3: H). У *Xantharus cryeri* Bradford-Grieve (2005, fig. 3 B), судя по рисунку, членики антеннулы XXVII и XXVIII полностью разделены, хотя в тексте статьи в описании вооружения члеников антеннулы щетинками и эстетасками они упомянуты как единое целое (XXVII–XXVIII–5 + aesthetasc). T. Park (2000, fig. 32 C), рисунки которого всегда очень тщательно проработаны, и в тексте, и на крупном рисунке специально акцентирует внимание на полностью разделенных дистальных XXVII и XXVIII сегментах антеннулы самца *Hemirhabdus grimaldii*.

Членики антеннулы XXIV–XXVIII несут щетинки не только на переднем крае, но и на заднем. Наличие проксимальной задней щетинки всегда позволяет идентифицировать XIV членик даже в том случае, если, например, у самцов некоторых видов он слит с предыдущим или последующим члениками.

Самки. У подавляющего большинства самок Calanoida антеннула состоит не более, чем из 25 обособленных члеников, поскольку первые четыре проксимальных членика в большинстве случаев слиты между собой в разных вариантах. Обычно первые 3 анцестральных членика полностью слиты у видов надсемейства Arietelloidea; в исключительных случаях они могут быть частично разделенными (*Hyperbionyx pluto*). У представителей остальных надсемейств (за исключением некоторых донных видов) первый членик отделен от слившихся члеников II–IV. По этой причине в специальной литературе до недавнего времени речь практически всегда шла о не более, чем 25-члениковой антеннуле.

У видов надсемейства Pseudocyclopoidea разнообразие вариантов слияния первых четырех члеников антеннулы самки значительно большее. У подавляющего большинства из них первый членик антеннулы отделен от трех последующих, как у большинства видов Amphaskandria и надсемейства Diaptomoidea (Heterarthrandria). В свою очередь эти три членика могут быть слитыми между собой полностью или частично в разных вариантах. Так, у *Ridgewayia fosshageni* членики II и III слиты полностью, у *Exumellina bucculenta*, *Enantronia canariensis* они слиты лишь частично, но у этих видов членики II+III полностью отделены от IV. У *Brattstromia longicaudata* членики II, III и IV частично отделены друг от друга. Этот же признак отмечен у достаточно далекого от Pseudocyclopoidea вида *Ryocalanus admirabilis* (сем. Ryocalanidae).

У нескольких видов семейства Epacteriscidae (*Azygonectes intermedius*, *Erebionectes nesioticus*, *E. macrochaetus*, *Edaxiella rubra*, *Bomburiella gigas*, *Bofuriella vorata*) и у *Exumellina bucculenta* (Ridgewayiidae) проксимальные четыре членика полностью отделены друг от друга, и их антеннулы – 27-члениковые. У *Balinella ornata* (Epacteriscidae) эти членики также полностью разделены, но из-за неполного слияния члеников XXVI и XXVII+XXVIII его

антеннула – 26-члениковая. В некоторых случаях (виды родов *Boholina*, *Enantiosis*, *Bunderia* и др.) частично слиты также и членики X–XI – признаки, характерные для некоторых видов семейства Calanidae. У *Glionella yagerae* членики антеннулы I–III слились полностью, но отделены от IV. И, наконец, у видов рода *Epacteriscus* все членики I–IV полностью слиты между собой.

У небольшой части зарывающихся в субстрат видов, относящихся к разным надсемействам (*Pseudocyclops*, *Pseudocyclopia*, некоторые виды Arietellidae и др.), полностью сливается большее количество проксимальных члеников. В ряде случаев полностью сливаются членики IX и X (*Pleuromamma* spp., *Metridia* spp.), чаще X и XI (виды семейств Bathypontiidae, Fosshageniidae, Eucalanidae, Месyncoceridae, Spinocalanidae, Arctokonstantinidae, Ryocalanidae, Clausocalanidae, Pseudocyclopiidae, Stephidae, Mesaiokeratidae, Aetideidae, Euchaetidae, Phaennidae, Scolecitrichidae, Tharybidae, Diaixidae, Parkiidae, Rostrocalanidae и Κυphocalanidae), в некоторых случаях – членики XII и XIII. С комплексом слившихся члеников XXVII и XXVIII нередко сливается и членик XXVI.

Слияние члеников X и XI – признак очень важный и далеко не однозначный. Было показано (Bowman, 1978), что их слияние может быть полным и частичным, у некоторых видов разделительный участок шва между члениками занимает разную часть периметра членика даже у рачков одного и того же вида. Этот шов, как правило, более тонкий, заметно менее выраженный, чем между соседними члениками.

Самцы. Антеннулы самцов обычно существенно отличаются от антеннул самок своего вида. Они могут быть практически одинакового строения, но и в этом случае, как правило, у самцов они обильнее снабжены эстетасками. Количество слившихся члеников может быть значительно бóльшим, чем у самок, и различным на правой и левой антеннулах. Одна из антеннул может быть геникулирующей, видоизмененной таким образом, что образует своеобразное приспособление для удерживания самки при спаривании (рисунки 3–8).

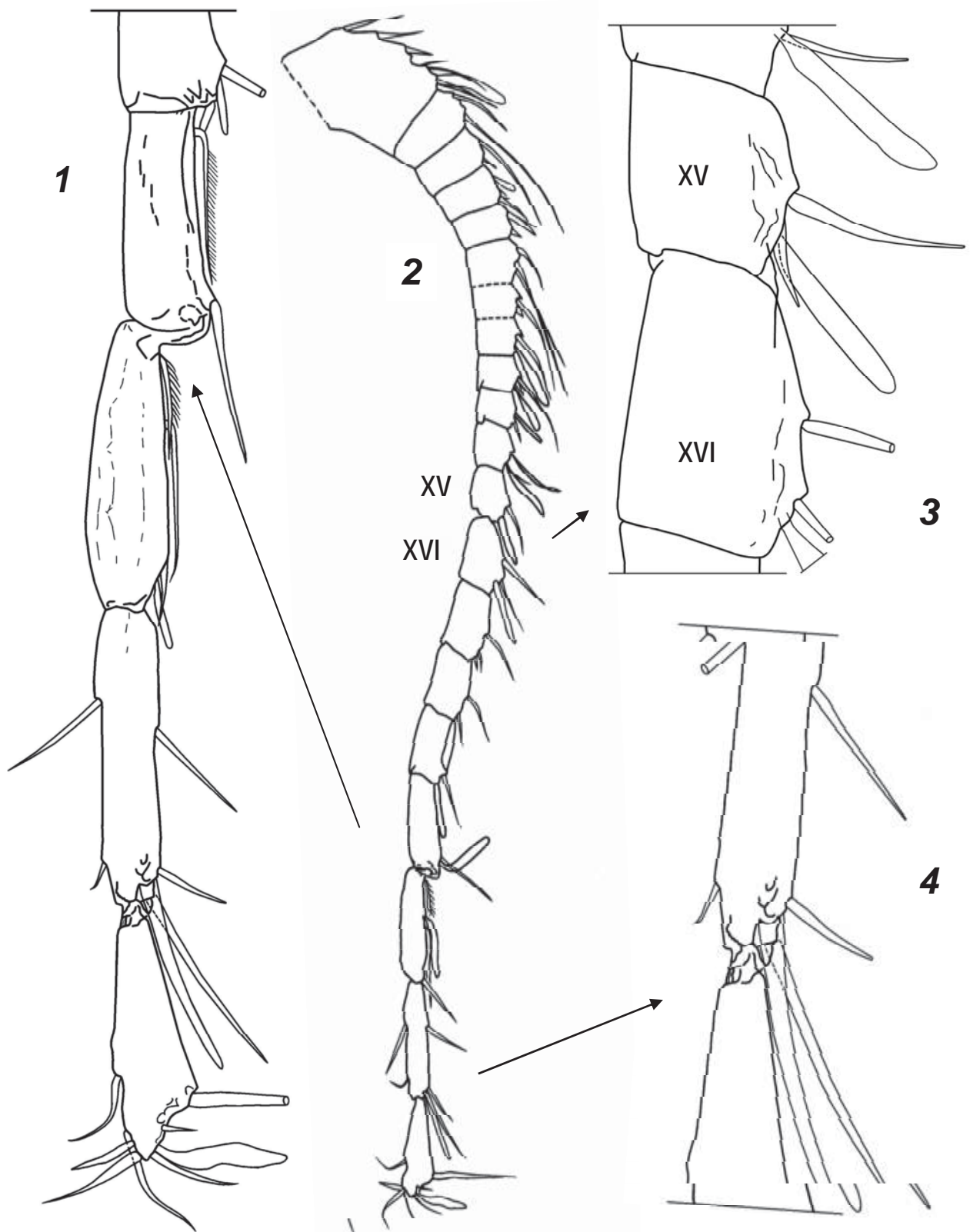


Рис. 3. Левая геникулирующая антеннула самца *Metridia lucens* Boeck.
 1 – дистальная часть антеннулы; 2 – общий вид; 3 – проксимальное дополнительное геникулирующее сочленение; 4 – дистальное дополнительное геникулирующее сочленение (оригинальный рисунок В.Ф. Грудина)

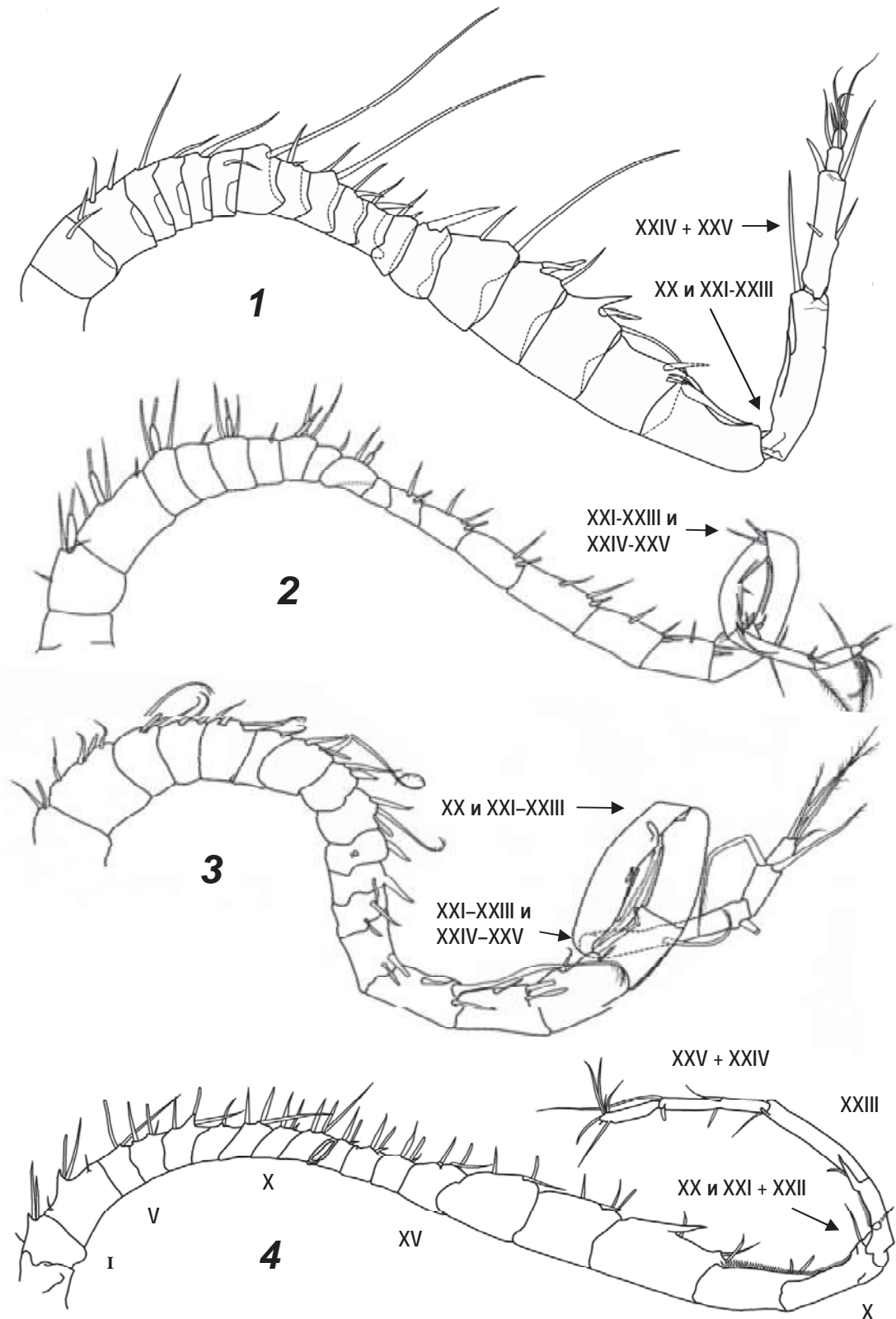


Рис. 4. Геникулирующие антеннулы самцов Diptomoidea. 1 – *Hemidiaptomus tarnogradskii*; 2 – *Epischura massachusettsensis*; 3 – *Boeckella spinogibba*; 4 – *Centropages typicus* (по: 1 – оригинал; 2 – Humes, 1954; 3 – Defaye, 1998 – реконструкция; 4 – Lawson & Grice, 1970; положение «сустава», места перегиба антеннулы, показано стрелкой)

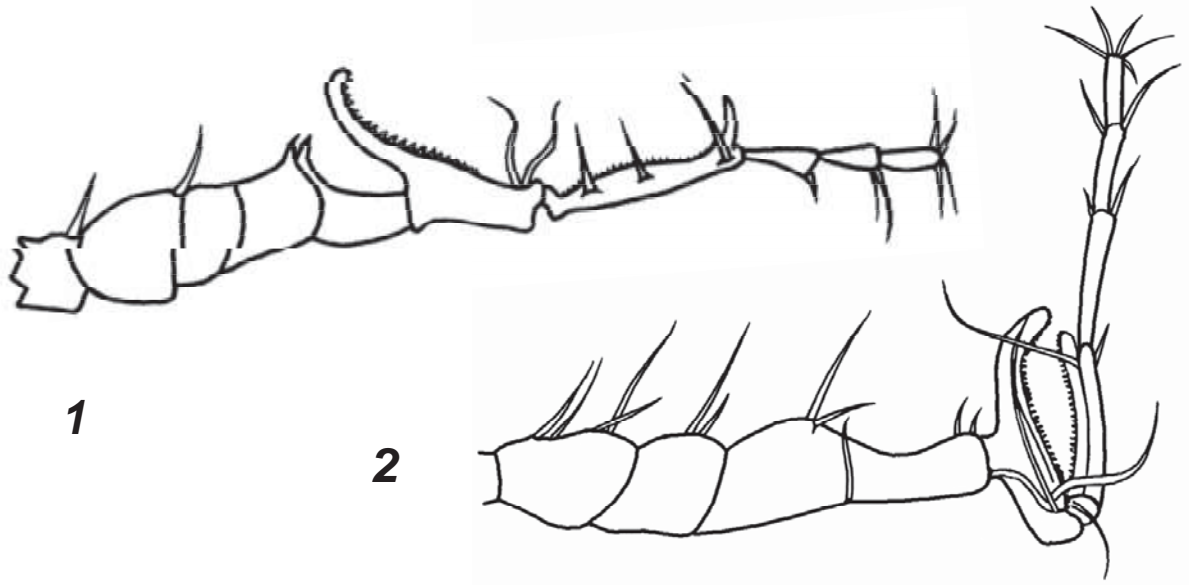


Рис. 5. Дистальный конец геникулирующей антеннулы самцов некоторых видов Pontellidae. 1 – *Labidocera tenuicauda*; 2 – *Labidocera insolita* (по: С.В. Wilson, 1950)

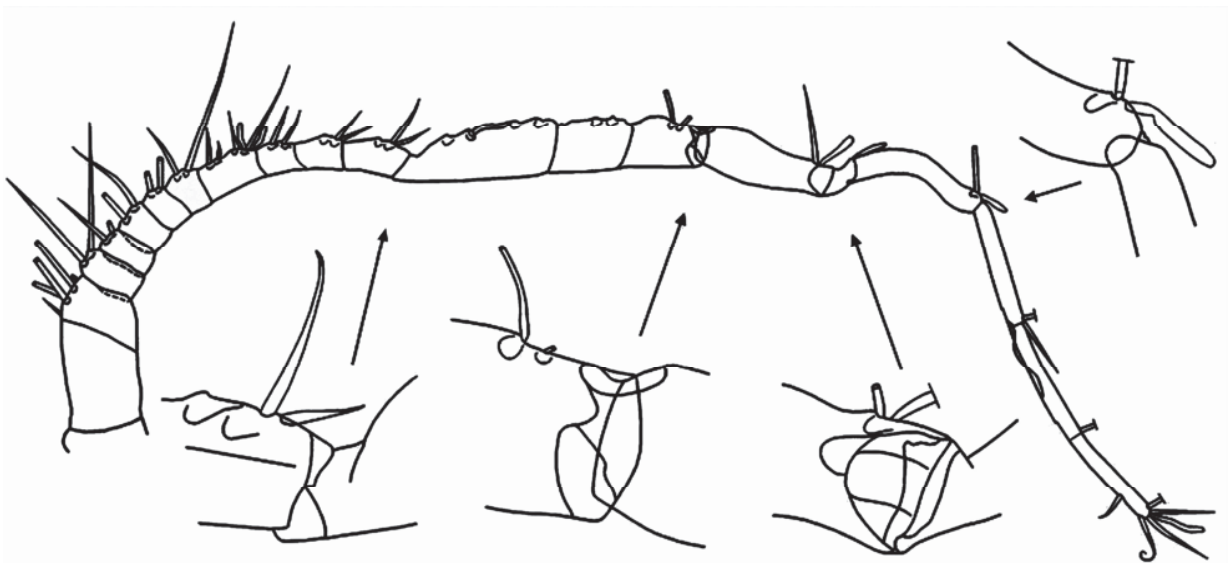


Рис. 6. Правая геникулирующая антеннула самца *Temorites elongata* (оригинальный рисунок В.Ф. Грудина).

У всех самцов Heterarthrandria геникулирующее устройство всегда представлено отчетливо выраженным местом коленчатого сгиба, своего рода «суставом», иногда очень мощным и специализированным (рисунки 3–5).

У подавляющего большинства видов он образован члениками XX и, как правило, комплексом слившихся между собой члеников XXI–XXIII, хотя в ряде случаев членики XXI и слившиеся XXII–XXIII могут быть разделенными. Например, у самца *Diaptomus sanguineus* членики правой антеннулы XXI и XXII+XXIII разделены почти полностью (Humes & Wilson, 1951). То же самое отмечено у видов *Erebonectes* и *Erebonectoides*. У некоторых видов Heterorhabdidae (напр., у *Hemirhabdus grimaldii*) членик XXIII отделен от слившихся XXI+XXII (Park, 2000, fig. 32 b).

Помимо основного могут присутствовать и дополнительные «суставы», по отношению к нему проксимальные и дистальные, морфологически всегда отличающиеся от него. Так, например, у самцов *Metridia lucens* (сем. Metridinidae) помимо «традиционного» имеется еще два «сустава», образованных соответственно члениками XV и XVI, а также XXV и комплексом слившихся члеников XXVI–XXVIII (рисунок 3). Присутствие проксимального «сустава», образованного аналогичными члениками антеннулы, известно и для некоторых видов *Heterorhabdus* (сем. Heterorhabdidae) (Boxshall & Huys, 1998). Достаточно отчетливо такое же подвижное сочленение видно у *Mesorhabdus brevicaudatus* и *Disseta palumbii* (см.: Park, 2000, figs. 3 c; 12 c).

Проксимальный «сустав» присутствует у самцов и других семейств надсемейства Arietelloidea. Большинство авторов не акцентирует на нем внимание, но на представленных ими рисунках «сустав» виден отчетливо: *Euaugaptilus nodifrons* (см.: Park, 1993, fig. 11, a), *Campaneria latipes* (см.: Ohtsuka et al., 1994, fig. 9 B–D – как *Scutogerulus pelophilus*; Bradford, 1969, fig. 186). Весьма вероятно, такое же сочленение можно видеть и у *Crassarietellus sp.*, и у *Paraugaptilus similis* (Ohtsuka et al., 1994, fig. 7 A; fig. 30 C – если у последнего второй очень крупный свободный членик на рисунке трактовать как слившиеся членики V и VI), и у *Lucicutia flavicornis* (см.: Bradford-Grieve, 1999, fig. 60 B). Достаточно уверенно такое сочленение, образованное аналогичными члениками, можно распознать у *Metacalanus acutioperculum* и *M. curvirostris*

(см.: Ohtsuka, 1984, fig. 3, 3; 1985, fig. 9 H). В последнем случае для выяснения положения сочленения можно просто отсчитывать членики антеннулы от геникулирующего сочленения в сторону проксимального конца.

У представителей семейства Centropagidae комплекс слившихся члеников XXI–XXIII образуют со слившимися XXIV–XXV члениками еще одно сочленение, дистальный «сустав», позволяющий антеннуле при необходимости образовывать петлю (рисунок 4: 2–3). То же самое можно сказать и об антеннуле самца *Hemidiaptomus tarnogradskii* (сем. Diaptomidae) (рисунок 4: 1). Дистальный «сустав», образованный аналогичными комплексами члеников, описан и у *Enantiosis cavernicola*, (см.: Huys & Boxshall, 1991, figs. 2.2.4. C, D; 2.2.5. C, D). А у некоторых видов *Pseudocyclops*, *Badijella jalzici* он расположен, скорее всего, между члениками XXV и XXVI (см.: Huys & Boxshall, 1991, fig. 2.2.8. B; Kršinić, 2005, fig. 5 B). У *Paracandacia worthingtoni* Grice сочленения между свободными члениками 15-м и 16-м, 16-м и слившимися 17+18-м, 17+18-м и слившимися 19+20-м (по аналогии с рисунками геникулирующих антеннул других видов Candaciidae, речь идет об анцестральных члениках XVII, XVIII, XIX+XX, XXI+XXII) представляют собой довольно сложно устроенный комплекс «суставов», среди которых трудно выявить основной (Bradford-Grieve, 1999, fig. 129 F).

По крайней мере у некоторых видов *Temorites* может быть до 4 морфологически различающихся «суставов», но проксимальный из них, в отличие от приведенных выше примеров, образован не XV и XVI члениками, а XIV и XV (рисунок 6; см. также: Ohtsuka & Huys, 2001, fig. 2). Такой же парой члеников образован проксимальный сустав и у видов *Temoropia* (рисунок 7: 5) и, вероятно, у *Zenkevitchiella* (Grice & Hulsemann, 1967, figs. 293–294).

Очень своеобразно изменены членики IX–XV правой антеннулы у *Stargatia palmeri*, помимо основного «сустава» образующие еще 2 подвижных сочленения парами члеников XI–XII и XV–XVI (Fosshagen, Iliffe, 2003, fig. 3). У многих представителей первичнодонных Calanoidea, входящих в состав надсем. Pseudocyclopoidea s. l., положение основного «сустава» довольно изменчиво. У

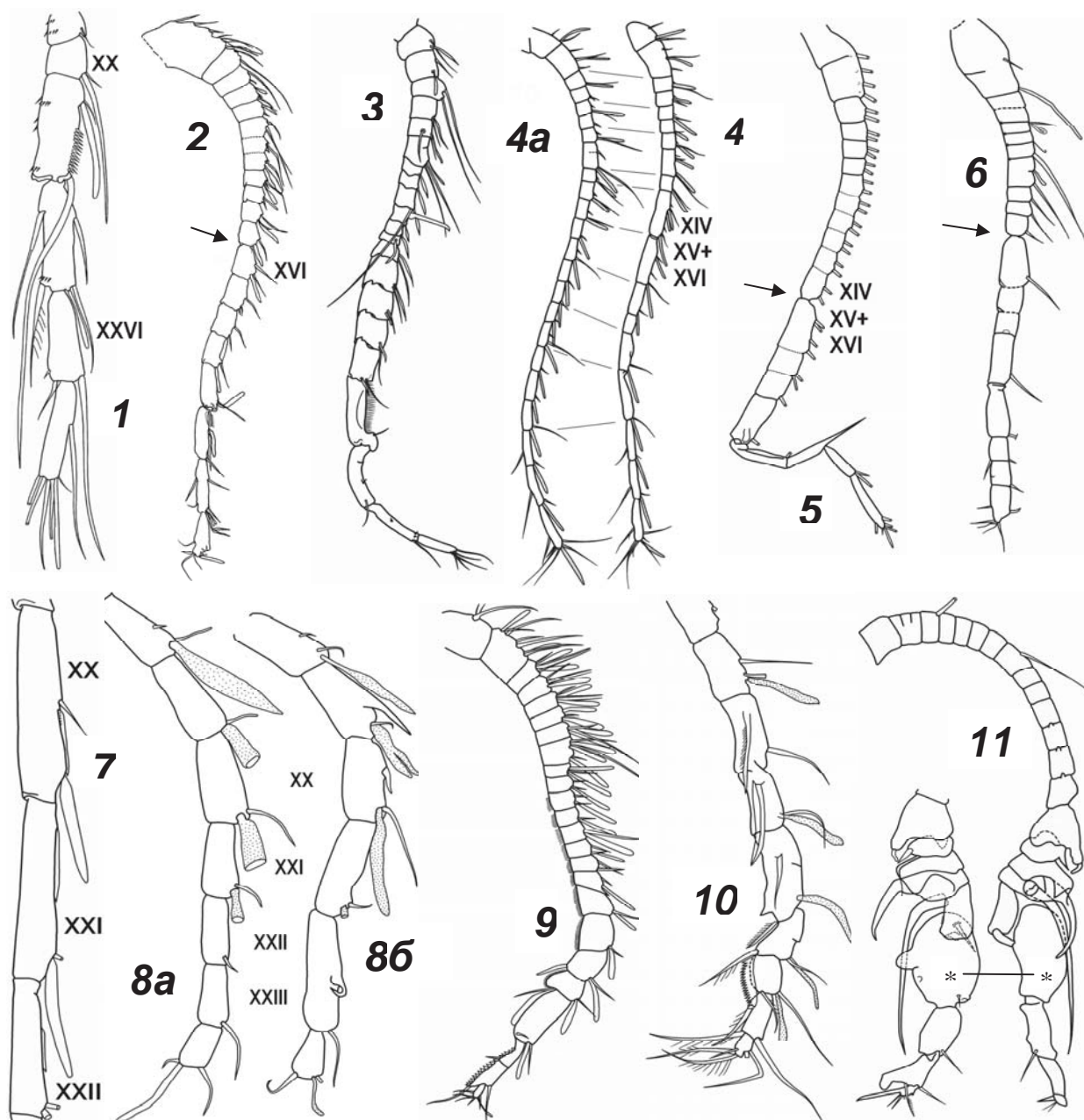


Рис. 7. Геникулирующие антеннулы самцов (кроме 4a) некоторых видов Calanoida. 1 – *Ridgewayia gracilis*, дистальный конец; 2 – *Metridia lucens*; 3 – *Pseudodiaptomus marinus*; 4 – *Fossahenia suarezi*: 4a – A1 самки, 4б – правая A1 самца; 5 – *Temoropia setosa*; 6 – *Temorites discoveryae*; 7 – членики XX-XXII правой A1 *Megacalanus princeps*; 8a, 8б – *Sensiava longiseta*: членики XVIII-XXIV левой и правой A1; 9 – *Ryocalanus infelix*; 10 – *Ryocalanus bowmani*, дистальный конец A1; 11 – *Ryocalanus admirabilis*. Стрелка указывает на дополнительный, проксимальный «сустав» геникулирующей антеннулы. Рис. 1, 5, 8a и 8б с изменениями (по: 1 – M.S. Wilson, 1958; 2 и 6 – оригинал; 3 – Grindley & Grice, 1969; 4 – Fosshagen & Piffie, 2004b; 5 – Schulz, 1986; 7 – Bradford-Grieve, 1994; 8 – Markhaseva & Schulz, 2006a; 9 – Tanaka, 1956a; 10 – Markhaseva & Ferrari, 1996; 11 – Андронов, 1992)

большинства видов геникулирующее устройство также образовано члениками XX и слившимися между собой XXI–XXIII. Структура «сустава», по крайней мере внешне, обычно не отличается от «суставов» Diaptomoida. Однако у видовнекоторых родов он образован другими парами члеников и морфологически отличается от типичного. Так, у видов *Ridgewayia* такой «сустав» явно сформирован комплексом слившихся между собой члеников антеннулы XXI–XXIII и члеником XXIV, который в свою очередь может быть слитым с члеником XXV (*R. gracilis*, *R. wilsoni*) (рисунок 7: 1) или быть отделенным от него (*R. shoemakeri*, *R. marki*, *R. klausruetzleri*, *R. fosshageni*) (см.: M.S. Wilson, 1958 a, figs. 22, 29; Yeatman, 1969, fig. 6; Ferrari, 1995, fig. 2 E; Humes et Smith, 1974, figs. 26–27). При этом вид сочленения между XX и XXI–XXIII члениками, как правило, обычный, не измененный, ничем не отличающийся от сочленений между другими парами члеников антеннулы. Но в отдельных случаях, например у *R. wilsoni*, все же можно видеть остатки основного «сустава» (Huys & Boxshall, 1991, Fig. 2.2.4.: C, D), хотя такой «сустав», скорее всего, не функционирует.

У *Robpalmeria asymmetrica* и *Normancavia minuta* (Ridgewayiidae), судя по рисункам (Fosshagen & Iliffe, 2003, figs. 7 C, 10 H), членики XX–XXI частично слиты и, таким образом, «сустав» образован члениками XXI и слившимися XXII–XXIII.

По всей вероятности у самцов двух видов рода *Exumella* (сем. Ridgewayiidae) «сустав» образован сегментами XIX и XX поскольку, по данным авторов видов, у *E. polyarthra* правая антеннула состоит из 20 свободных члеников и слабо выраженный «сустав» образован свободными члениками 15-м и 16-м (Fosshagen, 1970, fig. 7 B), а у *E. tuberculata* – из 19 свободных сегментов, и «сустав» образован члениками 14-м и 15-м (Grahame, 1979, fig. 5 a). Иначе говоря, у обоих видов «сустав» сформирован 5-м и 6-м свободными члениками антеннулы, если их отсчитывать от дистального конца. Положение комплексного сегмента, состоящего из слившихся сегментов XXIV и XXV (каждый из которых несет по одной щетинке на заднем крае), дает основание

утверждать, что членик, предшествующий ему, представляет собой слившиеся членики XXI–XXIII, поскольку у самца *E. polyarthra* он несет 3 щетинки, в то время как у самки членики XXI–XXIII несут лишь по 1 щетинке. Дистальная из этих 3 щетинок значительно длиннее предыдущих двух и явно аналогична длинной щетинке на XXIII членике антеннулы самки. Пятый с дистального конца свободный членик, несущий длинную щетинку, является, вероятно, сегментом XX, поскольку одна из щетинок аналогичного членика антеннулы самок тоже очень длинная. Если все эти рассуждения верны, то получается, что «сустав» на правой антеннуле самцов *Exumella* образован XIX и XX анцестральными члениками.

У третьего вида этого рода, *Exumella tsonot*, отчетливо видно, что «сустав» образован (опять-таки отсчитывая сегменты от дистального конца антеннулы) комплексами слившихся сегментов XXI–XXIII, (возможно, XXII+XXIII, на оригинальном рисунке помеченного цифрой 16), и XXIV+XXV (Suárez-Morales & Iliffe, 2005, fig. 7 b), в то время как сочленения между предшествующими сегментами обычные, ничем не примечательные.

У видов семейств Amphaskandria антеннулы самцов обычно почти билатерально симметричные, хотя чаще очень существенно отличаются от антеннул самок. Асимметрия касается главным образом самцов надсемейства Clausocalanoidea и Spinocalanoidea, для очень многих видов которых характерно полное слияние члеников XXII и XXIII на одной из антеннул, преимущественно на правой, в то время как на другой антеннуле они остаются разделенными. Вместе с тем известны виды, у самцов которых правая антеннула также заметно отличается от левой, и не только этим, но и другими признаками. Так, у *Azygokeras columbiae* (сем. Aetideidae) последние 6 свободных сегментов правой антеннулы самца расширены (дистальная часть согнута назад и немного вовнутрь), и их щетинки превращены в крепкие шипы (Koeller & Littlepage, 1976). Авторы, описавшие этот монотипический род, считают правую антеннулу геникулирующей, хотя резко выраженный перегиб, «сустав», характерный для геникулирующей антеннулы самцов Heterarthrandria,

отсутствует. Сходным образом преобразованы членики правой антеннулы у *Sensiava longiseta* (рисунок 7: 8 б) и *Procenognatha semisensata* (см.: Markhaseva & Schulz, 2010, fig. 7).

Менее выраженные, но достаточно хорошо заметные различия между дистальными концами левой и правой антеннул самца отмечены у *Brodskius sp.*, представителя семейства Tharybidae (Markhaseva & Ferrari, 2005, Fig. 10).

В семействе Megacalanidae антеннулы самцов различаются иными признаками. У видов *Bathycalanus* правая антеннула устроена таким образом, что XX анцестральный членик (восьмой от дистального конца) образует отчетливый перегиб и с предыдущим, и с последующим члениками, и эти членики имеют вид, отличный от аналогичных члеников левой антеннулы. Не менее отчетливые различия между правой и левой антеннулами существуют у *Megacalanus princeps*. Помимо слившихся на правой антеннуле члеников IX–XI и XIV–XV, членики XIX+XX, XXI и XXII (свободные седьмой и шестой членики, считая от дистального конца) несут килевидный вырост на внешнем крае (Bradford-Grieve, 1994, fig. 5: С, С'), но место основного перегиба антеннулы трудно идентифицировать однозначно, скорее всего, их несколько (рисунок 7: 7). Однако у *Bradycalanus pseudotypicus enormis* единственного известного самца этого рода антеннулы одинаковые.

Отчетливо геникулирующие антеннулы присутствуют и у видов некоторых семейств, которые, как это будет показано далее, тоже следует относить к Amphaskandria. В частности, у видов *Ryocalanus s. l.*, насчитывающего всего 8 видов, правая антеннула – геникулирующая, с «суставом», но его положение неоднозначно и не всегда понятно. К тому же геникулирующее устройство сформировано таким образом, что дистальная часть антеннулы при складывании направлена назад, в сторону тела (а не вперед, кнаружи, как у «истинных» Heterarthrandria). У *Ryocalanus bowmani*, «суставов», вероятно, 2, и они образованы парами сегментов XX+XXI и XXIII+XXIV (рисунок 7: 10). Возможно, 2 «сустава» присутствуют у *R. admirabilis* и у *R. antarcticus*, образованные комплексами слившихся члеников

XXII+XXIII+XXIV и XXIV+XXV, из которых членик XXIII – очень маленький (рисунок 7: 11). У *R. infelis* единственный перегиб антеннулы образован члениками XXIV и XXV (рисунок 7: 9).

Судя по иллюстрациям в монографии Сарса (Sars, 1924, pl. CXXVI) и личным наблюдениям, по крайней мере, у некоторых видов *Temorites* (syn.: *Bathypontia*), например, у *T. elongata*, *T. spinifera*, *T. elegans* четвертый свободный членик от дистального конца изогнут таким образом, что естественное его положение в сложенном состоянии также должно быть достигнуто при сгибании геникулирующей антеннулы назад, как у видов *Ryocalanus* или, по крайней мере, в дорсальную сторону (см. также: Deevey, 1973; 1979; Ohtsuka & Huys, 2001, fig. 3). Помимо этого основного «сустава» у видов *Temoropia*, *Temorites*, *Zenkevitchiella* присутствуют не менее четко выраженные «суставы», образованные члениками XIV и XV, а также XXIII и XXIV (Grice & Hulsemann, 1967, figs. 293, 294; Deevey, 1973, fig. 4 b; 1979, fig. 9 b; рисунок 7: 5–6; 8).

Приведенные примеры отчетливо показывают, что у представителей разных семейств Calanoida геникулирующее устройство на антеннуле самцов сформировано разными парами члеников. Это позволяет утверждать, что оно возникало явно независимо друг от друга, то есть не унаследовано от общего предка. Следовательно, измененная, геникулирующая антеннула вторична по отношению к неизменной.

Еще одним аргументом в пользу независимого возникновения геникулирующей антеннулы у самцов Copepoda могут служить представители четырех известных родов отряда Platycopioidea.

У представителей родов *Platycopia* и *Nanoscopia* антеннулы самцов без геникулирующего устройства (Sars, 1911; M.S. Wilson, 1946; Fosshagen, 1972; комментируется подписью к рисунку. Правда, учитывая, что у видов этого отряда XXVII и XXVIII членики антеннулы полностью разделены (Huys & Boxshall, 1991, стр. 33), на мой взгляд, в случае с *Sarsicopia polaris* речь идет скорее о XXII и XXIII анцестральных члениках, если отсчет члеников вести с

Сегменты антеннулы	Анцестральный вид	<i>Boeckella spinogibba</i>	<i>Metridia lucens</i>	<i>Stargatia palmeri</i>	<i>Ridgewayia wilsoni</i>	<i>Normancavia minuta</i>	<i>Exumella polyarthra</i>	<i>Fosshagenia suarezi</i>	<i>Temoropia setosa</i>	<i>Temorites elongata</i>	<i>Ryocalanus infelix</i>
I	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
II	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
III	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
IV	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
V	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
VI	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
IIIIV	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
IX	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
X	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XI	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XII	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XIII	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XIV	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XV	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XVI	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XVII	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XVIII	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XIX	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XX	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XXI	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XXII	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XXIII	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XXIV	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XXV	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XXVI	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XXVII	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
XXVIII	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

Рис. 9. Схематическое положение гомологичных сегментов и геникулирующих сочленений на антеннуле самцов некоторых видов Calanoida

дистального конца антеннулы и второй по счету членик принять за 3 слившихся. Примечательно, что, если у самцов *Antrisocopia* и, возможно, *Sarsicopia* (дистальные членики P5 не сохранились) P5 такого же строения, как у самок (Fosshagen & Pliffe, 1988; Huys & Boxshall, 1991), то у видов *Platycopia* и *Nanocopia* P5 самок и самцов сильно различаются (Fosshagen, 1972; Андронов, 1985; Martínez Arbizu, 1997).

Приведенные примеры свидетельствуют о том, что, во-первых, геникулирующие устройства на антеннулах самцов у видов разных родов Calanoida и Platycopioidea сформировались независимо друг от друга и, во-вторых, неизменная антеннула первична, плезиоморфна. Мнение о первичности неизмененного типа строения антеннулы у Copepoda еще ранее высказывал К. Ланг (Lang, 1948, стр. 24). В качестве примера он приводит строение антеннулы у самцов «Pocilostomes», которые, в отличие от антеннулы «Gnathostomes», никогда не бывают геникулирующими. Поэтому невозможно согласиться с мнением карцинологов, специалистов по Copepoda, считающих геникулирующую антеннулу более примитивной по сравнению с неизменной (Giesbrecht, 1893 b, стр. 16; Gurney, 1931, стр. 82; Huys & Boxshall, 1991, стр. 51; Ohtsuka & Huys, 2001, стр. 464; Markhaseva & Schulz, 2006 a; и др.).

2.4. Антенна

Эта двуветвистая конечность у самок разных семейств устроена достаточно сходно (рисунок 2: 1). Экзо- и эндоподиты антенны могут быть одинаковыми по длине, в ряде случаев одна из ветвей, обычно экзоподит, может быть значительно длиннее эндоподита (например, у *Tharybis spp.*, *Euchirella spp.*), однако в других случаях экзоподит может быть в несколько раз короче эндоподита, например, у *Haloptilus longicornis* (см.: Sars, 1903, pl. LXXXII), и, в исключительных случаях, полностью редуцирован (*Sulcanus conflictus*).

Максимальное количество члеников эндоподита – 4, но даже у наиболее близкого к анцестральному плану строения эндоподита, например, у *Erebnectes nesioticus*, второй и третий членики частично слиты, а четвертый, дистальный – очень маленький, несет всего 2 щетинки (Huys & Voxshall, 1991, стр. 51). У большинства других Calanoidea членики 2–4 слиты между собой полностью.

Экзоподит в своей основе 10-члениковый (рисунок 9: 1, 12, 14). Членики II–IV обычно слиты в той или иной комбинации, но иногда некоторые из них могут быть и отделенными. Так, у самок пресноводного вида *Osphranticum labronectum* (сем. Centropagidae) III и IV членики экзоподита антенны разделены достаточно отчетливо (Gutiérrez-Aguirre & Suárez-Morales, 1999, fig. 5). Не менее отчетливо, хотя и не полностью, разделены членики II–IV у *Sinodiaptomus valkanovi* (сем. Diaptomidae) (Ueda & Ohtsuka, 1998, fig. 2, A), *Rhincalanus gigas* (сем. Rhincalanidae) (Ferrari & Markhaseva, 2000 a, fig. 6, A). Т. Парк (Park, 1986) обращает внимание на то, что у всех Calanoidea каждый членик экзоподита антенны с одной щетинкой, кроме дистального, несущего 3 щетинки, однако К. Шульц, судя по рисункам к статье (Schulz, 2005, figs. 2, A; 7, F), считает, что дистальный членик в ряде случаев может представлять из себя 2 членика, анцестральные X и XI (рисунок 9: 6 и 7). У видов надсемейств Pseudocyclopoidea и Arietelloidea все членики экзоподита, кроме двух дистальных, часто полностью или частично разделены, но, ориентируясь на количество щетинок, в общей сложности у них удается насчитать не более 9 члеников. Следовательно, если считать экзоподит исходно 10-члениковым, то какой-то, вероятно, один из проксимальных члеников состоит из двух слившихся, хотя каждый из них несет не более одной щетинки. Это слияние произошло, видимо, еще у предков этих линий эволюции и, вероятно, независимо друг от друга.

Судя по иллюстрациям, прилагаемым к публикациям разных лет, девятый и десятый членики экзоподита антенны в большинстве случаев слиты вместе, причем 3 щетинки, принадлежащие десятому членику, отходят

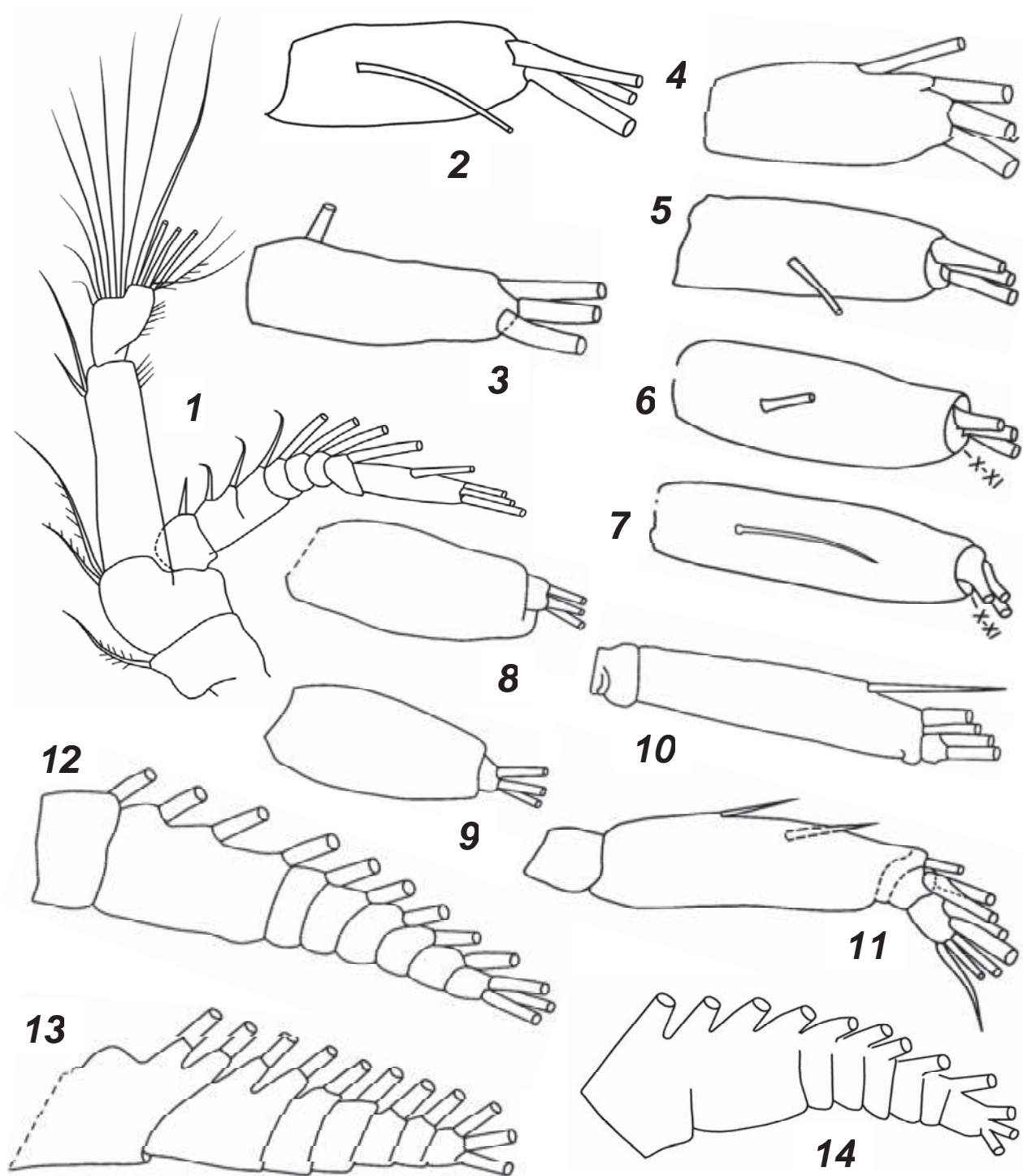


Рис. 9. Варианты строения антенны (1), экзоподитов антенны (10–14) и дистальных члеников антенны (2–9) у самок Calanoida. 1 – *Bradycalanus sarsi*; 2 – *Centropages typicus*; 3 – *Notodiaptomus caperatus*; 4 – *Ctenocalanus heronae*; 5 – *Gaetanus intermedius*; 6 – *Brachicalanus antarcticus*; 7 – *Scolecitrichopsis elenae*; 8 – *Stephos maculosus*; 9 – *Diaixis tridentata*; 10 – *Tortanus komachi*; 11 – *Labidocera boxshalli*; 12 – *Rhincalanus nasutus*; 13 – *Pareucalanus attenuatus*; 14 – *Mecynocera clausi* (по: 1 – Sars, 1924 – 1925, как *Megacalanus princeps*; 2 – Lawson & Grice, 1970; 3 – Bowman, 1979; 4 – Vega-Perez & Bowman, 1992; 5 – Park, 1973; 6–7 – Schulz, 2005; 8–9 – Андронов, 1974 а; 10 – Itoh et al., 2001; 11 – El-Sherbiny & Ueda, 2001; 12 – Sars, 1903; 13 – Sewell, 1947; 14 – Bradford-Grieve, 1994)

непосредственно от его дистального края (рисунок 9: 1–4). Иногда трудно понять, слиты IX и X членики или разделены (см. например, тщательно выполненные крупные рисунки: Vaupel Klein, 1982, figs. 6: b, e, f). На некоторых рисунках отчетливо видно, что основание этих щетинок значительно толще их самих и прикреплено к несущему их членику наклонно (напр., рисунок 9: 2, 4; см. также Vaupel Klein, 1984 a, fig. 7s; Markhaseva & Semenova, 2005). Обычно этот объединенный членик помимо трех апикальных может нести и четвертую щетинку, принадлежащую IX членику, слитому с X. Чаще она находится в средней части такого объединенного членика или ближе к его основанию (рисунок 9: 1–3, 5–7), но может располагаться и на дистальном конце, очень близко к апикальным щетинкам (многие виды надсемейств Arietelloidea, Pseudocyclopoidea). В ряде случаев она может вообще отсутствовать (*Diaixis hibernica* и др.).

Значительно реже IX и X членики разделены частично или полностью, причем граница между ними может быть как едва заметной, как, например, у *Euaugaptilus angustus*, *E. gibbus*, так и четко выраженной, как у *E. parasetosus*, *E. aliquantus* (см.: Park, 1993). Последнее особенно хорошо видно в тех случаях, когда X членик отчетливо обособлен по бокам, более узкий, чем IX, как, например, у *Exumella mediterranea*, *Kyphocalanus spp.* и др. (Jaume & Voxshall, 1995 a, fig. 2 a; Markhaseva & Schulz, 2009, figs. 2 C, 7 A; см. также рисунок 9: 8, 9).

У видов семейств Eucalanidae, Rhincalanidae и Месуноцериде, в отличие от прочих Calanoidea, дистальная половина экзоподита антенны метамерно расчленена. Проксимальные четыре членика могут быть слитыми в разных комбинациях, но шесть дистальных, включая IX и X членики, полностью отделены друг от друга и мало различаются по длине (рисунок 9: 12–14). Этот тип расчленения экзоподита надежно отличает виды этих семейств от видов двух других групп семейств Calanoidea. Одна из них – семейства Pontellidae, Parapontellidae, Tortanidae и Acatiidae, виды которых примечательны тем, что второй проксимальный свободный членик, представляющий ряд слившихся не

всегда понятно сколько члеников, гипертрофирован настолько, что его длина заметно превышает общую длину остальных дистальных члеников (рисунок 9: 10, 11). У видов остальных семейств, и *Amphaskandria*, и *Heterarthrandria* IX членик очень крупный, и общая длина IX членика, слитого с X или отделенного от него, в несколько раз больше общей длины двух предшествующих члеников (рисунок 9: 1).

2.5. Мандибула

Мандибула – двуветвистая конечность (рисунок 2: 3, 4). Коксоподит превращен в гнатобазу, своего рода жующую пластинку; базиподит несет 2 ветви: 5-членистый экзоподит и 2-членистый эндоподит. Часть мандибулы без коксоподита обычно называют щупиком мандибулы.

У фитофагов–фильтраторов и у видов со смешанным типом питания щупик мандибулы обычно развит нормально. У хищников ветви щупика могут быть редуцированными в разной степени. Так, может редуцироваться частично или полностью эндоподит. Это наблюдается в разных семействах. В семействе *Arietellidae* полная или частичная редукция эндоподита – обычное явление (Ohtsuka et al., 1994). У представителей надсемейства *Pseudocyclopoidea* экзоподит может редуцироваться частично (*Exumella*, *Enantiosis*), иногда от него остается лишь единственная щетинка (*Bunderia*), иногда он редуцируется полностью (*Eracteriscus*) (подробнее см. раздел 4.2.1).

У видов семейства *Eucalanidae* s. str. большей редукции подвергся эндоподит щупика мандибулы, который заметно меньше по размеру по сравнению с экзоподитом (см., например: Prusova et al., 2012: figs. 73 G, 77 H, 95 G).

Собственно гнатобаза устроена достаточно разнообразно; ее строение зависит от способа питания и может сильно различаться даже в пределах одного семейства (см., например: Гептнер, 1972).

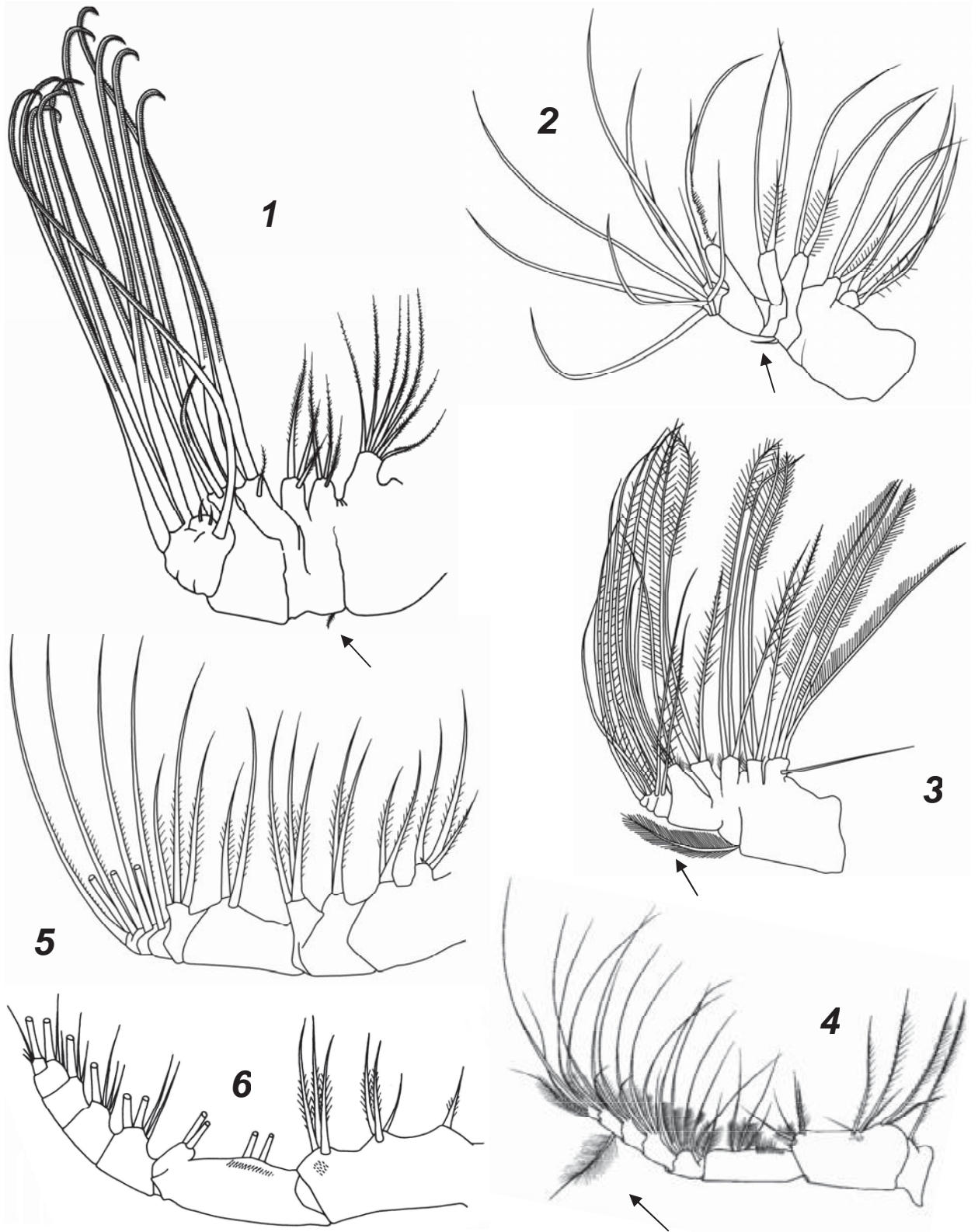


Рис. 10. Максиллы (1, 2, 3, 5) и максиллипеды (4 и 6) некоторых Calanoida. 1 – *Bathycalanus sverdrupi*; 2 – *Zenkevichiella abyssalis*; 3 и 4 – *Calanus propinquus*; 5 и 6 – *Euaugaptilus maxillaris*. Стрелкой показана внешняя щетинка (по: 1 – Johnson, 1958; 2 – Бродский, 1955; 3 и 4 – Вышкварцева, 1977б; 5 и 6 – Park, 1993)

У эврифагов и хищников (например, у видов *Candacia* и др.), у многих батипелагических видов, у многих самцов *Amphaskandria* внешне максиллула может выглядеть иначе, некоторые щетинки и целые лопасти могут быть редуцированными или даже утраченными, в других случаях эндоподит сильно гипертрофирован (*Exumellina bucculenta*, *Stargatia palmeri*) (Pseudocyclopoidea) (см. стр. 175 и далее).

2.7. Максилла

Максилла – одноветвистая конечность, включающая прекоксоподит и коксоподит, каждый с 2 коксальными эндитами, а также базиподит и эндоподит (рисунок 2: 6; 10: 1–3, 5). Последний включает до 4 сегментов и может нести в общей сложности до 11 щетинок (Huys & Boxshall, 1991, figs. 2.2.21 B–D; 2.2.22 B; 3.10.1). Однако обычно количество щетинок редко превышает 8–9. У видов некоторых семейств эти щетинки могут существенно изменяться, превращаясь, вероятно, в сенсорные образования самой разной формы (например, у видов семейства *Bathypontiidae*, у видов «брэдфордской» группы семейств, и других).

Среди *Copepoda* только у *Calanoida* на коксоподите максиллы может присутствовать внешняя щетинка, вероятно, представляющая собой остаток эпиподита (Huys & Boxshall, 1991, p. 345). Эта щетинка имеется у видов семейств *Megacalanidae*, *Calanidae*, *Paracalanidae*, *Eucalanidae*, *Ryocalanidae*, некоторых *Bathypontiidae*, *Calocalanidae* и *Spinocalanidae* (рисунок 10: 1–3). По мнению Т. Парка (Park, 1986), такая щетинка присутствует и у *Centropagidae*, но он, к сожалению, не упомянул род, виды которого имеют этот признак. Мне не известен ни один вид этого семейства с упомянутым признаком.

2.8. Максиллипеда

Максиллипеда (рисунок 2: 7; 10: 4, 6) – одноветвистая конечность, состоящая из синкоксы, несущей 3 прекоксальных и 1 коксальный эндит

(Ferrari & Markhaseva, 2000 b; Ferrari & Ivanenko 2001), базиподита и шести члеников эндоподита. У некоторых видов семейства Metridinidae на синкоксе максиллипеды может присутствовать внешняя щетинка. Считается, что она является собой остаток эиподита – признак уникальный не только для Calanoida, но и для остальных отрядов Copepoda (Huys & Boxshall, 1991). Однако, если учесть данные цитированных авторов и принять предлагаемую здесь макроклассификацию Calanoida, то придется признать, что наличие этой щетинки – апоморфный признак, появившийся лишь у предка Metridinidae.

Первый членок эндоподита обычно с 2 щетинками; чаще он полностью или частично слит с базиподитом или вторым членком эндоподита, но иногда отчетливо отделен от них, как, например, у *Ridgewayia fosshageni* (см.: Humes & Smith 1974, fig. 16); *Exumella mediterranea* (см.: Jaume & Boxshall 1995 a, fig. 3, D); *Boholina parapurgata* (см.: Boxshall & Jaume, 2012, fig. 7, C); *Pleuromamma xiphias* (см.: Huys & Boxshall, 1991, fig. 2.2.23. C); *Thompsonopia stephoides* (см.: Jaume et al., 1999, fig. 6, B); и др. Дистальные щетинки максиллипеды у некоторых видов семейств Augaptilidae (например, у *Euaugaptilus truncatus*, *Centraugaptilus rattrayi* и др.) на концах своих длинных щетинок вместо волосков нередко несут грибовидные выросты в виде полумесяца; у разных видов они разного размера (Sars, 1925, LXXXIII, CVI). Примечательно, что внешне похожие морфологические структуры обнаружены и у некоторых видов Aetideidae (*Pseudeuchaeta magna*, *P. spinata*; и др.).

У представителей большинства семейств Calanoida на предпоследнем членике эндоподита (Ri5 Mxp) присутствует внешняя щетинка, нередко хорошо заметная даже в тех случаях, когда несущий ее членок сливается с дистальным. Но она отсутствует у видов надсемейства Arietelloidea, самцы которых характеризуются преимущественно левой геникулирующей антеннулой, а также у видов *Temorites* (сем. Bathypontiidae), *Sognocalanus*, *Foxtonia*, *Foxtosognus* (сем. Arctokonstantinidae), и *Spicipes* (сем. Clausocalanidae).

2.9. Торакоподы

Несмотря на то что основная функция торакопод (плавательных ног, P1–P5) – локомоторная, все они, так или иначе, морфологически различаются между собой. Из них наиболее консервативная по строению – P3. Очень близка к ней, нередко одинакового с ней строения – P4. Далее, в сторону большей редукции члеников и щетинок идут P2, затем P1 и P5. Последняя бывает редуцированной до небольшого количества члеников, нередко может вообще отсутствовать.

P1–P4 самок обычно билатерально симметричны. У самцов иногда могут различаться левый и правый экзоподиты. Так, различны по форме и размеру члеников экзоподиты P1 у самца *Hetercope borealis* (Sars, 1903, pl. LXXIII). На втором членике экзоподита правой P2 самца у видов *Temorites* и *Labidocera* внешний шип может сильно отличаться от шипа на левой P2 большей длиной и иной формой (Tanaka, 1965; Deevey, 1979; Fleminger, 1979). У самца *Hetercope septentrionalis* все внешние шипы на экзоподите P2 отличаются размером и формой от соответствующих шипов на левой ноге (см.: Marsh, 1933, pl. 14, 2). У самцов *Pleuromamma* (семейство Metridinidae) на первом членике эндоподита P2 внутренний крючок чаще присутствует лишь на одной ноге и отсутствует на другой (Rose, 1933), например у *P. xiphias* (см.: Sars, 1925, pl. LV, 9).

У некоторых эпибентических видов могут существенно различаться левая и правая ноги P4. Так, у некоторых видов *Diaixis* левый и правый коксоподиты P4 различаются величиной покрывающих их шипов и формой внутренних щетинок (например, у *D. asymmetrica*; и др., см.: Андронов, 1979 а). Заметно асимметричны по форме и размеру протоподиты P4 у самцов *Tharybis neptuni* и *T. inflata*, а у последнего вида к тому же асимметричны и терминальные шипы экзоподитов.

Наиболее изменчивые P1 и P5 – самые значимые для выяснения филогенетических связей между семействами. Можно ожидать, что наименее

измененными по сравнению с P2–P4 эти торакоподы присутствуют у ближайших к предковым видам. Их внешние и внутренние ветви 3-члениковые, базиподиты P1 несут и внутреннюю, и внешнюю щетинку или шипик, в которую превратилась эта щетинка.

Наличие внешней щетинки на базиподите P1–P5 – признак довольно примечательный. Р. Герней (Gurney, 1931, p. 69), известный специалист по копеподам, с удивлением отмечал, что внешняя щетинка на базиподитах (торакопод. – *В.А.*), практически всегда присутствующая у Cyclopoidea и Harpacticoida, обычно отсутствует у Calanoida, хотя внутренняя щетинка обычно имеется. На самом деле это не всегда так. Несмотря на то что у представителей некоторых семейств этот признак действительно отсутствует, он обычен в семействах Ridgewayiidae, Epraeteriscidae, Boholinidae, Arietellidae, Augaptilidae, Megacalanidae, Calanidae, Bathypontiidae, Spinocalanidae, Scolecithricidae и некоторых других, особенно на базиподитах P1 и P5 как, например, в семействах Augaptilidae, Arietellidae и Metridinidae. У представителей некоторых эпибентических семейств (Pseudocyclopoidea и др.) этот признак сохранился лучше, чем у видов других семейств. Очень редко щетинка или шипик присутствуют на всех ногах (*Erebonectes nesioticus*). В семействах Megacalanidae и Calanidae внешний шипик или щетинка на базиподите нередко отсутствует лишь на P1.

Примечательно сходство в наличии и особенностях строения этих внешних шипов у видов близких между собой семейств Calanidae и Megacalanidae с одной стороны, и монотипического рода *Azygonectes* (Epraeteriscidae) – с другой. Правда, у *Azygonectes* на базиподите P2 нет отделенного внешнего шипа. На базиподитах P1 у их представителей отсутствует внешняя щетинка или зубец, но у всех присутствует шип на P3–P5 (Bradford-Grieve, 1994; Fosshagen & Iliffe, 2004 a). Примечательно, что на P2 (кроме *Azygonectes*) и P3 этот зубец отделен от базиподита (рисунок 11: 1, 3), а на P4 и P5 он слит с члеником (рисунок 11: 4–5). При этом у представителей обсуждаемых семейств из пазухи этих неотделенных шипов на P4 и P5 отходит

очень тонкая и достаточно длинная щетинка – уникальный признак, отмеченный только у них (рисунок 11: 5 – щетинка показана стрелкой), а на P2 и P3 такой щетинки нет. Маловероятно, что такой комплекс редко встречающихся признаков мог появиться случайно, и, следовательно, можно с большой долей вероятности предполагать, что обсуждаемые роды унаследовали его от общего предка.

Первая пара торакопод – P1. Строение исходно 3-члениковых экзо- и эндоподитов P1 может меняться от семейства к семейству: количество члеников может редуцироваться до 1–2, внешние шипики на двух проксимальных члениках экзоподита иногда исчезают, в ряде семейств уменьшается количество внутренних щетинок на третьем членике экзоподита (рисунки 12 и 13).

У представителей некоторых семейств (*Spinocalanidae*, *Aetideidae* и др.) на единственном оставшемся членике эндоподита появляется четко выраженная лопасть, VVKo, довольно часто несущая ряд зубчиков, щетинок и волосков, рядом с которой располагается внутренняя щетинка базиподита, покрытая волосками. Весь этот комплекс образует, как считается, сенсорный орган (Vaupel Klein, 1972). У видов некоторых родов он может редуцироваться, но следы его бывшего присутствия у предков могут остаться заметными (например, у видов *Diaixis*), а нередко он бесследно исчезает (Андронов, 2003). Иногда даже в пределах одного рода эндоподит P1 может быть как с лопастью, так и без нее (рисунок 12: 11–12).

Вполне вероятно, что VVKo как-то связан с процессом добывания пищи рачками. Располагаясь непосредственно за околоротовыми конечностями, помимо локомоторной функции у видов-фильтраторов P1 вполне могут способствовать отфильтровыванию пищевых частиц, прикрывая брешь, существующую между основаниями максиллипед. Более того, поскольку волоски и щетинки VVKo располагаются на передней стороне P1, они вполне могут выполнять и сенсорную функцию. Не исключено, что ноги P1 оказываются полезными и при активном захвате крупных пищевых частиц

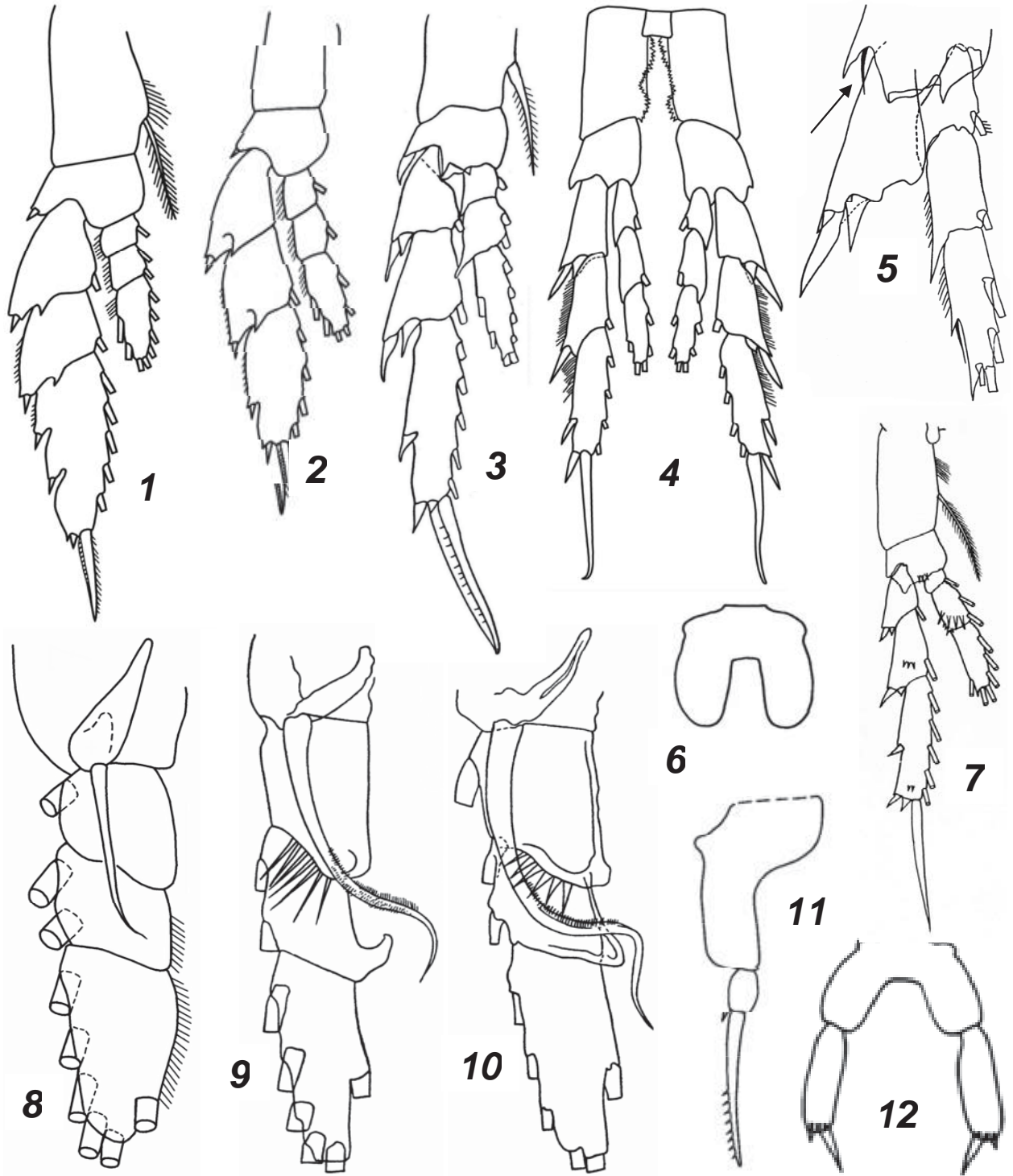


Рис. 11. Торакоподы некоторых представителей надсемейства Calanoidea. 1 и 2 – P3 и P5 *Bathycalanus richardi*; 3 – P3 *Calanus sinicus*; 4 – P5 *Calanus glacialis*; 5 – фрагмент P5 самки *Nannocalanus minor* (стрелкой показан волосок на внешнем дистальном крае базиподита; 6 и 7 – P5 и P3 *Bestiolina zeylonica*; 8–10 – дистальная часть B2 P1 и Ri P1: 8 – *Megacalanus princeps*; 9 – *Neocalanus gracilis*; 10 – *N. robustior*; 11 – P5 *Delibus nudus*; 12 – P5 *Parvocalanus elegans* (по: 1–3 – Бродский и др., 1983; 4, 5, 9, 10 – Бродский, 1972; 6 и 7 – Андронов, 1972 б; 8 – Bradford-Grieve, 1994, с изменением; 11 и 12 – Андронов, 1972 в и 1972 а)

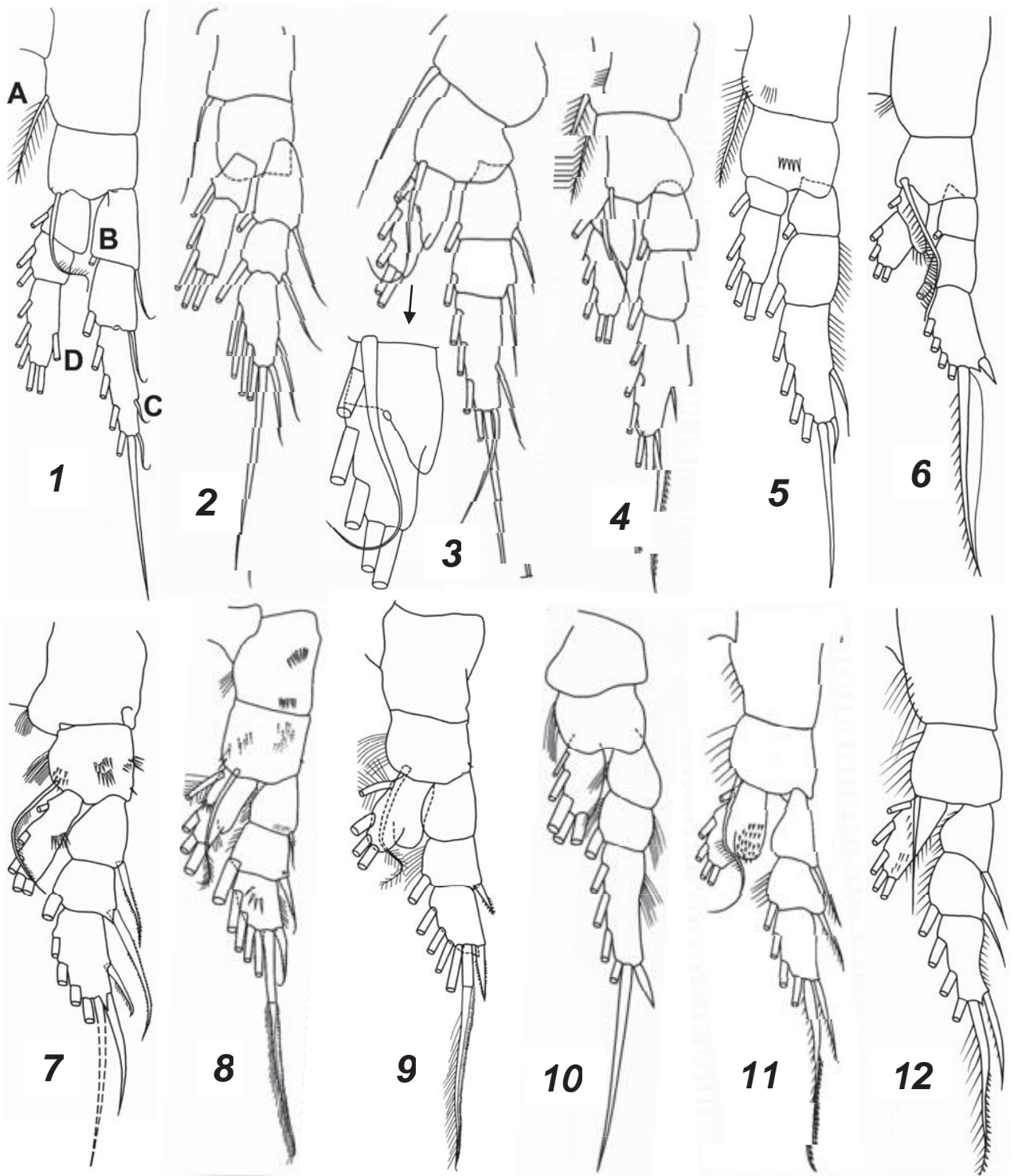


Рис. 12. Варианты строения первой пары торакопод (P1) самок Amphiscandria. 1 – *Nannocalanus elegans*; 2 – *Fosshagenia suarezi*; 3 – *Zenkevitchiella atlantica*; 4 – *Temorites elongata*; 5 – *Calocalanus pavo*; 6 – *Subeucalanus longiceps*; 7 – *Yrocalanus antarcticus*; 8 – *Spinocalanus spinosus*; 9 – *Mimocalanus nudus*; 10 – *Foxtonia barbatula*; 11 – *Aetideopsis carinata*; 12 – *Aetideopsis temorosa*. (По: 1 – Andronov, 2001; 2 – Fosshagen & Iliffe, 2004; 3, 5 – оригинал; 4 – Sars, 1924; 6 – Bradford-Grieve, 1994; 7 – Renz et al., 2012; 8–9 – Damkaer, 1975; 10 – Hulsemann & Grice, 1963; 11–12 – Markhaseva, 1996)

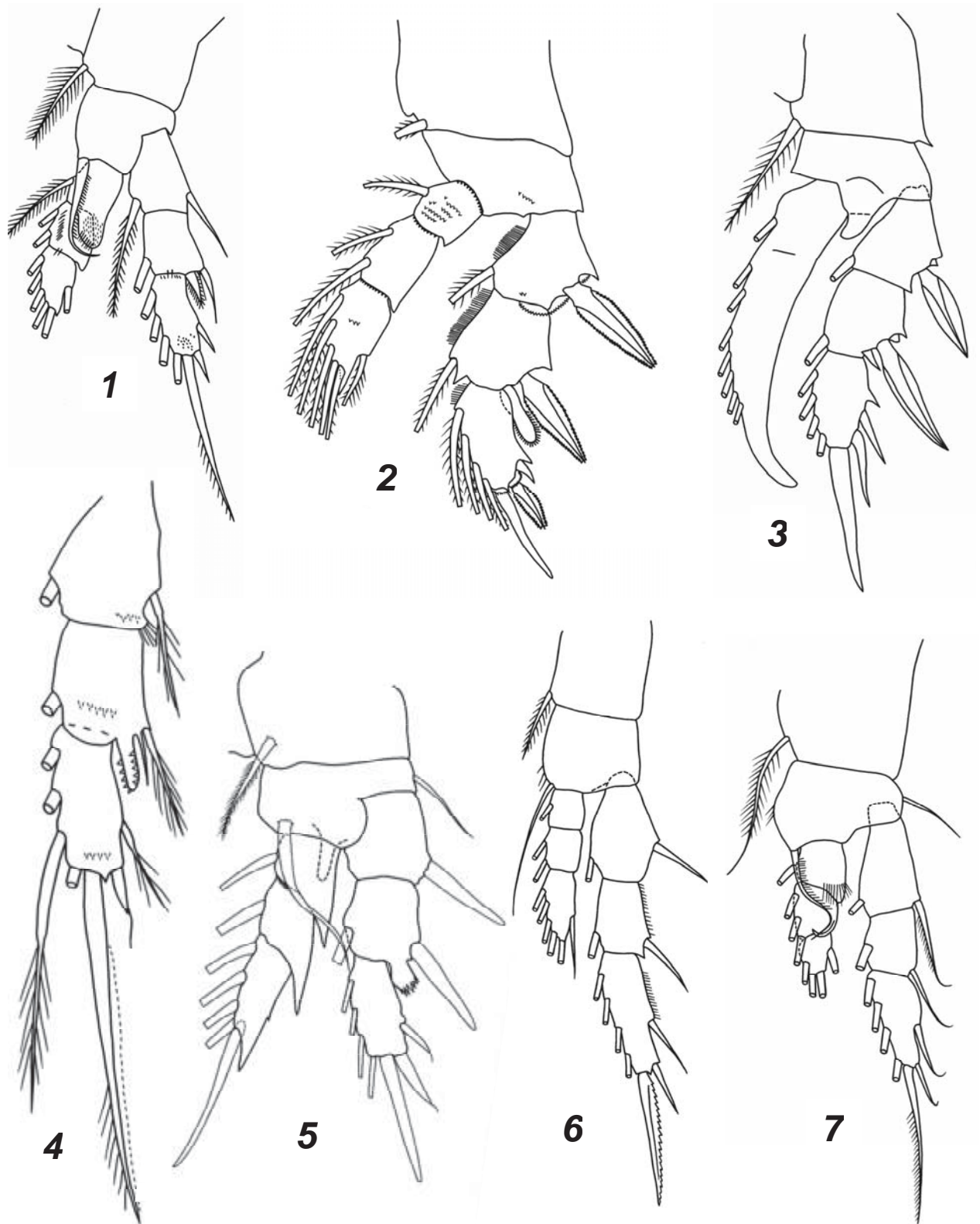


Рис. 13. Варианты строения первой пары торакопод (P1) самок Heterarthrandria. 1 – *Ridgewayia fosshageni*; 2 – *Pseudocyclops lakshmi*; 3 – *Pseudocyclops mirus*; 4 – Re P1 *Ridgewayia klausruetzleri*; 5 – *Boholina crassicephala*; 6 – *Centropages typicus*; 7 – *Metridia ferrari*. (по: 1 – Humes & Smith, 1974; 2 – Haridas et al., 1994; 3 – Андронов, 1986; 4 – Ferrari, 1995; 5 – Fosshagen & Piffé, 1989; 6 – Sars, 1903; 7 – Markhaseva, 2001); рис. 4 и 7 с изменениями)

вместе с зачерпывающими движениями околотротовых конечностей. Во всяком случае при описании 2-го и 3-го (из 4) способов добывания пищи рачками рода *Calanus* Н.В. Вышкварцева (1977 а) прямо указывает, что отлов пищевых частиц осуществляется как околотротовыми конечностями, так и с помощью ударов P1 и других плавательных ног. В этой же статье (на ее рис. 1 б) этот автор приводит иллюстрацию питающегося рачка сбоку с подогнутыми к головному концу P1–P5. И по моим наблюдениям живые морские и пресноводные Calanoida в естественном спокойном состоянии обычно держатся почти вертикально, слегка откинувшись на спину, с P1–P5, подогнутыми к головному концу.

Подобно геникулирующей антеннуле самца, VVKo и близкие структуры, видимо, образовывались неоднократно и независимо в разных группах (рисунки 12: 6, 11; 13: 1, 7). Так отчетливо видно, что у некоторых представителей Ridgewayiidae, например, у *Ridgewayia fosshageni* (рисунок 13: 1) и *R. typica* (см.: Por, 1979, fig. 9) первый членик эндоподита образует хорошо заметную, выдающуюся на внешнем крае лопасть, более длинную с переднего края, дистальный край которой покрыт волосками. Рядом с ней располагается щетинка, принадлежащая базиподиту, с одного боку покрытая тонкими волосками, обращенными в сторону лопасти. Такие же структуры можно заметить и у других видов рода, например у *R. wilsoni*. Достаточно близок по строению эндоподит P1, включая и более длинный передний край первого членика эндоподита P1, у некоторых Eраcteriscidae, например у *Bomburiella gigas*, у видов *Enantiosis*. Сходная по строению структура существует и у представителей семейства Metridinidae (рисунок 13: 7).

Виды Megacalanidae, пожалуй, наиболее близкие к предковому виду из ныне живущих пелагических Amphaskandria, несущие наибольшее количество плезиоморфных признаков, не сохранили этот орган, но в очень близком к нему семействе Calanidae, по крайней мере у некоторых видов *Calanus* s. l. (*C. tenuicornis*, *C. gracilis*, *C. robustior*, *C. lighti*, *C. sinicus*), эта структура на P1 самки хорошо развита (Бродский, 1972, рис. 58: 5, 6, 12, 18, 22), (рисунок 11: 9–

10). Весьма вероятно, у всех перечисленных видов это образование выполняло какую-то сходную функцию.

Не исключено, что устроенный иначе сенсорный орган со сходными функциями у видов разных родов мог возникать и независимо друг от друга. Так, у *Calanus australis* (см.: Bradford-Grieve, 1994, fig. 6J, 7J) P1 соответственно самки и самца с внутренней щетинкой B2, опушенной как у видов Aetideidae, но встречающиеся волоски располагаются не на первом членике эндоподита, а на первом и втором члениках экзоподита (на рисунке P1 самки они не показаны, но на P1 самца они хорошо видны). У *Neocalanus gracilis* структура этого органа иная. Возможно, подобным же образом смещение функции лопасти эндоподита к покрытой волосками внутренней поверхности первого и второго члеников происходит и у некоторых Spinocalanidae, например, *Spinocalanus longicornis*, *S. spinosus*, *S. elongatus* (Damkaer, 1975, figs. 18, 84, 101 и др.), *S. abyssalis*, *S. longispinus*, (Бродский и др., 1983, рис. 114, 129 и др.) и Clausocalanidae (*Clausocalanus brevipes*, *Drepanopus pectinatus* – см. Bradford-Grieve, 1994, figs. 60 M, 74 O). У перечисленных видов внешняя лопасть на эндоподите P1 хотя и присутствует, но заметно редуцирована.

Своеобразно устроен этот сенсорный комплекс у видов семейства Eucalanidae. По крайней мере у самки *Subeucalanus longiceps* волосками покрыт внешний край первого членика эндоподита, а внутренняя щетинка на базиподите P1 изогнута таким образом, что касается волосками его края с внешней стороны (рисунок 12: б). Примерно так же выглядит аналогичный участок P1 у *Rhincalanus nasutus* (Bradford-Grieve, 1994, fig. 41, O). Вполне возможно, что всякий раз, встречая в публикации иллюстрацию P1 с более или менее причудливо изогнутой внутренней щетинкой на B2 P1, можно считать, что она представляет собой часть VVKo или его модификации. Если на рисунке не показаны волоски на этой щетинке или на соответствующем участке эндо- или экзоподита P1, то можно предполагать, что автор публикации не обратил внимание на эти мелкие детали, или в процессе печати эти тонкие детали иллюстрации не пропечатались.

Если это предположение верно, то, помимо некоторых видов *Ridgewayia*, такие структуры могут, например, присутствовать на P1 *Epacteriscus rapax*, *Erebonectes nesioticus* и др. В случае, когда пропадает надобность в этой функции VVKo, соответствующие структуры со временем также исчезают. Так, у видов *Placocalanus* внутренняя щетинка на базиподите P1 редуцируется частично или полностью (Fosshagen, 1970, Ohtsuka et al., 1996). У видов *Pseudocyclops* она также обычно отсутствует, например у *P. umbraticus*, *P. rostratus*, *P. magnus*, *P. arguinensis*, *P. lakshmi* и др. (Giesbrecht, 1893 a; Bowman & González, 1961; Yeatman, 1975; Андронов, 1986 б; Haridas et al., 1994), хотя у некоторых видов может и присутствовать (*P. lepidotus*).

Пятая пара торакопод – P5. В процессе эволюции ноги P5 претерпели, пожалуй, наибольшие изменения как в сторону усложнения ее строения, специализации у самцов, так и в сторону редукции члеников вплоть до полного исчезновения P5 у самок, причем в разных семействах этот процесс происходил независимо. Учитывая это, для выявления филогенетических отношений признаками, отражающими особенности строения P5, следует пользоваться с большой осторожностью. Характер изменения P5 может способствовать пониманию направления эволюции видов в пределах рода и семейства.

Наиболее примитивная P5 самок – двуветвистая, с 3-члениковыми ветвями. На внутренней поверхности третьего членика экзоподита P5 присутствует не более 4 щетинок. Второй членик эндоподита – как правило, с одной, очень редко с двумя щетинками [например, у *Euaugaptilus digitatus*, *Centraugaptilus rattrayi* (см.: Sars, 1924, pl. LXXXVII, 14; pl. CVI, 13)]. Третий членик эндоподита P5 не более, чем с шестью щетинками (виды семейств Megacalanidae, Calanidae, многие Ridgewayiidae, Epacteriscidae, Augaptilidae, Centropagidae, и другие).

У самцов некоторых семейств P5 превратились в просто устроенные, порой одноветвистые (Bathypontiidae, Clausocalanidae и др.) и даже непарные (некоторые Aetideidae) конечности, у видов других семейств – это очень сложные образования, в строении которых порой бывает трудно понять,

эволюция какого членика P5 привела к появлению того или иного отростка или выроста (*Pseudocyclopidae*, *Pontellidae*, *Diaixidae* и др.).

Наименьшие морфологические различия между P5 самцов и самок отмечаются у некоторых видов семейств *Calanidae* (*Calanus hyperboreus*), *Megacalanidae*, *Epacteriscidae* (*Epacteriscus rapax* Fosshagen), и некоторых *Augartilidae*. P5 их самцов нередко почти симметричные, сохраняют плавательный тип строения. Дистальные членики экзоподитов P5 этих видов обычно немного различаются морфологически и, в отличие от P5 самок, утрачивают внутренние щетинки. У некоторых видов *Calanidae* (например, у *Calanus hyperboreus*) P5 самца очень близка к симметричной, хотя дистальные членики экзоподитов немного различаются морфологически (Sars, 1903, pl. V). У видов семейства *Megacalanidae*, P5 самцов отличается от P5 самок главным образом отсутствием внутренних щетинок на третьем членике экзоподита и тем, что внутренняя щетинка на втором членике экзоподита левой P5 превращена в короткий, изогнутый шипик (Sars, 1924–25, pl. II: 4, 10, 11; pl. IV: 12 и pl. V: 6; Бродский и др., 1983, рис. 85; Bradford-Grieve, 1994, fig. 4: N; fig. 5: N, O).

Тем не менее даже в пределах одного семейства план строения P5 самцов может существенно различаться. Так, у видов того же семейства *Calanidae*, наряду с упомянутыми выше примерами слабо измененной P5, у самцов *Undinula* и *Cosmocalanus* левая P5 превращена в очень сложно устроенную специализированную конечность, явно предназначенную для захвата. И эти примеры показывают, что специализация представителей близких родов может идти в разных направлениях.

Как можно видеть, основными признаками, позволяющими обособить таксоны группы семейства, являются особенности строения антеннулы, антенны, максиллы, P1 и, в меньшей степени, P5.

ГЛАВА 3. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ТАКСОНОВ ГРУППЫ СЕМЕЙСТВА

3.1. Краткая история становления макроклассификации Calanoidea

История становления системы семейств веслоногих раков отряда Calanoidea насчитывает более полутора веков. С той или иной подробностью она уже рассмотрена в рамках всего подкласса Copepoda (Claus, 1863; Giesbrecht, 1893 b; C.V. Wilson, 1910; Huys & Boxshall, 1991; Razouls & Raibaut, 1996; и др.). Поэтому, основываясь преимущественно на данных, приводимых этими авторами, остановлюсь лишь на основных вехах становления системы, касающихся только отряда Calanoidea.

Н. Milne-Edwards первым начал рассматривать свободноживущих веслоногих раков в качестве самостоятельного таксона (класса, отряда) веслоногих раков (Copépodes) (см.: Razouls et al., 2005–2013. Introduction; D. Damkaer: «Introduction to History of Copepodology», режим доступа: <http://www.monoculus.org/history-of-copepodology.html>). Таксон включал два семейства, Pontiens и Monocles (= *Monoculus* – один из синонимов рода *Calanus*. – В.А.), входящих в один из трех выделяемых им подклассов ракообразных – Maxillés. Немного позднее J. Dana (1848, цит. по Claus, 1863), в составе свободноживущих веслоногих, обозначенных им как Cyclopacea, различал уже 5 семейств: Cyclopidae, Harpacticidae, Calanidae, Corycaeidae и Miracidae. W. Baird (1850, цит. по Claus, 1863) виды свободноживущих Copepoda включал в три семейства: Cyclopidae, Diaptomidae и Cetoichilidae (от *Cetoichilus* – один из синонимов рода *Calanus*).

C. Claus (1863) подразделил Copepoda на 2 группы: Copepoda Carcinoidea и Copepoda Parasitica. Среди первых у него уже присутствовали два семейства из интересующей нас группы веслоногих: Calanidae и Pontellidae. Уже он обратил внимание на то, что в первом из них существуют 2 группы родов, у

видов одной из которых левая и правая антеннулы самцов одинаковые [*Cetochilus* (= *Calanus*), *Calanus*, *Calanella* (= *Eucalanus*), *Phaëna*, *Euchaeta*, *Undina* (= *Undinula*), *Heterochaeta* (= *Heterorhabdus*)], тогда как у видов другой одна из антеннул геникулирующая [*Dias* (= *Acartia*), *Temora*, *Candace* (= *Candacia*), *Pleuromma* (= *Pleuromamma*), *Hemicalanus* (= *Haloptilus*), *Leucartia* (= *Lucicutia*), *Diaptomus*, *Ichthyophorba* (= *Centropages*)].

Несколько лет спустя В. Гисбрехт (Giesbrecht, 1882) разбил отряд свободноживущих Copepoda на 2 подотряда, Gymnopleoden и Podopleoden; в более поздней работе (Giesbrecht, 1893 b) они названы им соответственно Gymnoplea и Podoplea. Основанием для этого послужило положение места подвижного сочленения между передней и задней частями тела, просомой и уросомой. В составе Gymnoplea Гисбрехт различал семейства морских копепод Calanidae, Pontellidae и, предположительно, Misophriidae. К свободноживущим Podoplea он отнес семейства Harpacticidae, Cyclopidae и Corycaidae; позднее (1893 b) в этот подотряд он переместил и семейство Misophriidae.

Немного позднее Г.О. Сарс (Sars, 1886, цит. по: Giesbrecht, 1893 b, стр. 5) поделил всех Copepoda на трибы Calanoidea, Harpacticoidea, Cyclopoidea, Lernäoidea. Calanoidea (= Gymnoplea у Гисбрехта) представлены уже тремя семействами: Calanidae с родами *Calanus* и *Euchäta*, Pontellidae с родами *Anomalocera* и *Dias* (= *Acartia*) и Diaptomidae (роды *Centropages*, *Temora* и *Diaptomus*).

Через несколько лет В. Гисбрехт (Giesbrecht, 1893 b) свой подотряд Gymnoplea подразделил на 2 секции: Amphaskandria и Heterarthrandria. Принципиальные различия между ними заключались в особенностях строения антеннул самцов: у видов первой из них они одинакового строения, тогда как у видов второй секции одна из антеннул преобразована в геникулирующую. Вдвое увеличился состав семейств, установлены семейства Centropagidae и Candaciidae, образованы 10 подсемейств (Таблица 1).

Дальнейшее развитие системы Calanoida продолжено Г.О. Сарсом. Его научная биография сложилась так, что фундаментальные исследования по

Таблица 1. Состав семейств, подсемейств и родов Calanoida по:
Giesbrecht (1893 b) и Sars (1903)

Giesbrecht, 1893	Sars, 1903
Триба Amphaskandria	Секция 1. Amphascandria
Сем. Calanidae Dana 1849 <i>Calanina: Calanus</i>	1. Calanidae Dana 1849: <i>Calanus, Undina (=Undinula)</i>
Eucalanina Giesbrecht 1893: <i>Eucalanus, Rhincalanus, Mecynocera</i>	2. Eucalanidae Giesbrecht 1893: <i>Rhincalanus, Eucalanus, Mecynocera</i>
Paracalanina Giesbrecht 1893: <i>Paracalanus, Acrocalanus, Calocalanus</i>	3. Paracalanidae Giesbrecht 1893: <i>Paracalanus, Acrocalanus, Calocalanus</i>
Clausocalanina Giesbrecht 1893: <i>Clausocalanus, Stenocalanus, Pseudocalanus, Drepanopus, Möbianus (=Stephos), Spinocalanus</i>	4. Pseudocalanidae Sars 1902: <i>Clausocalanus, Stenocalanus, Pseudocalanus, Drepanopus, Spinocalanus</i>
Aëtidiina Giesbrecht 1893: <i>Aëtidius, Gaëtanus, Chiridius, Undeuchäta, Euchirella</i>	5. Aetideidae Giesbrecht 1893: не менее 9 родов, в том числе, <i>Aetideus, Chridius, Gaidius, Undinopsis, Bryaxis, Aetideopsis</i>
Euchätina Giesbrecht 1893: <i>Euchäta</i>	6. Euchaetidae Giesbrecht 1893: <i>Euchaeta</i>
Scolecithrichina Giesbrecht 1893: <i>Phaëna, Xanthocalanus, Scolecithrix</i>	7. Phaennidae Sars 1902: <i>Phaëna, Pseudophaëna, Xanthocalanus</i>
	8. Scolecithricidae Giesbrecht 1893: <i>Scolecithrix, Lophothrix, Amalophora, Scolecithricella</i>
	Секция Isokerandria
	9. Diaixidae Sars 1902: <i>Diaixis</i>
	10. Stephidae Sars 1902: <i>Stephos, Parastephos</i>
	11. Tharybidae Sars 1902: <i>Tharybis</i>
	12. Pseudocyclopiidae Sars 1902: <i>Pseudocyclopia</i>
Триба Heterarthrandria	Секция Heterarthrandria
Сем. Centropagidae Giesbrecht 1893 Centropagina: <i>Centropages</i> , а также <i>Limnocalanus, Osphranticum, Boeckella</i>	13. Centropagidae Giesbrecht 1893: <i>Centropages, Limnocalanus, Osphranticum, Boeckella, Isias</i>
	14. Diaptomidae Baird 1850: <i>Diaptomus</i> – Pseudodiaptomidae Sars, 1902: <i>Pseudodiaptomus, Poppella</i>
Temorina Giesbrecht 1893: <i>Isias, Temora, Metridia, Pleuromma (=Pleuromamma)</i> а также <i>Poppella (=Calanipeda), Diaptomus, Heterocope, Eurytemora, Epischura</i> ,	15. Temoridae Giesbrecht 1893: <i>Temoropia, Temorites, Eurytemora, Heterocope, Epischura, Lamellipodia</i>
Leuckartiina Giesbrecht 1893: <i>Isochäta, Leuckartia (=Lucicutia), Disseta</i>	16. Metridiidae Sars 1902: <i>Metridia, Pleuromamma</i> – Lucicutiidae Sars 1902: <i>Lucicutia, Isochaeta, Disseta</i>
Heterochätina Giesbrecht 1893: <i>Heterochäta (=Heterorhabdus), Hemicalanus (=Haloptilus), Augaptilus, Phyllopus, Arietellus</i> ,	17. Heterorhabdidae Sars 1902: <i>Heterorhabdus, Haloptilus, Augaptilus</i>
	18. Arietellidae Sars 1902: <i>Arietellus, Scottula, Paramisophria</i>
Pseudocyclopina Giesbrecht 1893: <i>Pseudocyclops Brady</i>	19. Pseudocyclopiidae Giesbrecht 1893: <i>Pseudocyclops</i>
Сем. Candaciidae Giesbrecht 1893: <i>Candace</i>	20. Candaciidae Giesbrecht 1893: <i>Candacia</i>
Сем. Pontellidae Dana 1853 Pontellina Dana 1853: <i>Pontellina, Calanopia, Labidocera, Pontella, Anomalocera, Monops</i> , Parapontellina Giesbrecht 1893: <i>Parapontella, Acartia, Corynura (=Tortanus)</i>	21. Pontellidae Dana 1853: <i>Anomalocera, Labidocera, Pontella, Pontellopsis, Ivelopsis, Monops, Pontellina, Calanopia</i>
	22. Parapontellidae Giesbrecht 1893: <i>Parapontella</i>
	23. Acartiidae Sars 1903: <i>Acartia, Paracartia</i> – Tortanidae Sars 1903: <i>Tortanus, Mormonilla</i>

систематике *морских* Calanoida были опубликованы, когда ему было уже около 60 лет. Однако немало его публикаций, посвященных пресноводным и солоноватоводным Calanoida, появилось значительно раньше.

Ранг подсемейств Гисбрехта Сарс поднял до ранга семейства (Sars, 1900; 1903), подразделив некоторые из них на 2–3 самостоятельных семейства (Таблица 1). Аргументация этого таксономического преобразования проста (Sars, 1903). Согласно классификации Гисбрехта, его первая секция, Amphaskandria, включает только 1 семейство Calanidae, в то время как вторая, Heterarthrandria, – 3: Centropagidae, Candaciidae и Pontellidae. Два первых семейства в свою очередь подразделены на большое количество подсемейств, тогда как третья включает лишь одно, а четвертое – только два подсемейства. Диспропорция такой классификации, по мнению Сарса, слишком очевидна, и это послужило ему поводом к изменению статуса подсемейств Гисбрехта. И в этой и последующих публикациях ранг подсемейства в группе семейств Calanoida Сарс не применял.

Таким образом, поднятие ранга таксонов от подсемейства до семейства было вызвано, скорее, желанием уравнивать секции в количестве семейств (а, может быть, уменьшить различия в их объеме), чем установить истинный ранг таксонов. Этот элемент искусственности системы привел к тому, что наряду с четко оконтуренными семействами (например, Eucalanidae, Metridinidae) были образованы и такие, границы между которыми проводились с большим трудом и массой оговорок. В результате некоторые роды по своим признакам нередко оказывались промежуточными между ними – группы его семейств Phaennidae – Scolecitrichidae – Tharybidae, Pseudocalanidae – Aetideidae – Stephidae, и некоторые другие.

Приняв систему Гисбрехта, его деление семейств Calanoida на трибы Amphaskandria (у Сарса – Amphascandria) и Heterarthrandria за основу, Сарс переименовал их в секции и добавил к ним третью секцию, Isokerandria. В нее он поместил им же установленные семейства Diaixidae, Stephidae, Tharybidae и Pseudocyclopiidae (не путать с Pseudocyclopidae Giesbrecht 1893 a). При этом по

тексту семейство Stephidae оказалось расположенным между близкими семействами Diaixidae и Tharybidae, то есть такому признаку, как наличие специфических видоизмененных щетинок на максилле у видов Diaixidae и Tharybidae Сарс в то время не придавал должного таксономического веса. Позднее в секцию были добавлены семейства Platycopiidae (Sars, 1911) и Mesaiokeratidae (Matthews, 1961). Примечательно, что представители всех семейств этой секции обитают близ дна, на грунте или между частичками субстрата.

Основанием для объединения этой группы семейств в отдельную секцию послужило наличие у их представителей двух основных признаков:

1. Отсутствие специфических различий в строении антеннул у самок и самцов: у самцов Isokerandria, по мнению Сарса, антеннулы симметричные и одинакового строения с антеннулами самок, тогда как у самцов Amphaskandria антеннулы хотя и одинаковые (без геникулирующего устройства, как у видов секции Heterarthrandria), но отличаются от антеннул самок более или менее выраженным слиянием отдельных ее члеников и бóльшим количеством эстетасков.

2. Как правило, одинаковое строение околоротовых конечностей у самок и самцов вследствие отсутствия их редукции у последних.

Что касается слабо модифицированной антеннулы самцов, то этот признак присутствует у видов не только этих семейств. Так, у самцов надсемейства Clausocalanoidea несложно найти все стадии перехода от сильно модифицированных до практически неотличимых от антеннулы самки и без эстетасков. Например, у *Euchirella rostrata*, *E. truncata* Esterly 1911 (см.: Sars, 1924, pl. XX, как *E. intermedia* With 1915) антеннулы самцов такие же, как и у самок. Наряду с этим практически всегда у всех самцов перечисленных семейств Isokerandria, кроме Platycopiidae, анцестральные членики XXII и XXIII на одной из антеннул, обычно на правой, слиты, тогда как на другой, обычно на левой, они разделены. Исключения: у *Stygocyclopia balearica* Jaume & Voxshall,

1995 б, членики XXII и XXIII слиты на обеих антеннулах и у самца, и у самки; у самцов сем. Euchaetidae эти членики разделены на обеих антеннулах.

Следовательно, левая и правая антеннулы у самцов четко различаются по этому признаку, причем этот признак характерен не только для видов *Isokerandria*, но и для многих семейств *Amphaskandria*. Кроме того, у самцов рода *Tharybis*, отнесенных Карсом к *Isokerandria*, отдельные членики антеннулы нередко сливаются между собой, как у многих истинных видов *Amphaskandria* (Андронов, 2003).

Второй пункт неверен, по крайней мере, по отношению к семейству *Diaixidae*, у большей части видов которого околоротовые конечности самцов в той или иной степени редуцированы, а гнатобаза мандибулы нередко вообще отсутствует (Андронов, 1979 а, 2003; Ferrari & Markhaseva, 1996). Более того, очень небольшие отличия в строении этих конечностей у самцов по сравнению с самками или вообще отсутствие таковых встречаются и в других семействах. Так, у некоторых *Scolecitrichidae*, не входящих в эту секцию, например у *Brachycalanus minutus*, околоротовые конечности самки и самца одинаковы, у самцов *Scolecitrichopsis* они почти не редуцированы. У самца и самки *Bradycalanus pseudotypicus enormis* (семейство *Megacalanidae*) небольшие отличия в их строении заключаются лишь в количестве щетинок на антенне и максиллуле.

И вообще, степень редукции околоротовых конечностей самцов по сравнению с самками – очень ненадежный признак. Как было показано на примере семейства *Calanidae* (Вышкварцева, 1977 б), у ряда видов этого семейства отмечена редукция, вплоть до полного исчезновения, щетинок протоподита антенны, щетинок на основании щупика мандибулы и зубцов на гнатобазе мандибулы, эндитов и эндоподита максиллулы, щетинок на синкоксе максиллипеды и, наконец, максиллы, которая исчезает почти целиком. Более того, в пределах одного рода *Calanus* s. l., (но без рода *Undinula*) по особенностям строения ротового аппарата все виды *Calanus* s. l. можно разделить на три группы. В первой из них и взрослые самки, и самцы имеют

полностью развитые околоротовые конечности (*C. finmarchicus* и др.). Во второй эти конечности нормально развиты только у самок; у самцов структуры, связанные с захватом и измельчением пищи, атрофированы, утратили свое функциональное значение (*C. carinatus* и др.). У видов третьей группы, *C. plumchrus* и *C. cristatus*, эти структуры редуцированы как у взрослых самок, так и у самцов.

В более поздней своей работе Сарс усомнился в валидности секции *Isokerandria* (Sars, 1919, стр. 11). Эти сомнения были высказаны при попытке найти в ней место для рода *Platycopia* (который по современным представлениям вообще не входит в состав *Calanoida*), сравнивая этот род с родами *Pseudocyclops* (*Heterarthrandria*) и *Pseudocyclopia* (*Isokerandria*). Приведенные аргументы подводят к выводу о том, что в секцию *Isokerandria* были объединены копеподы из разных семейств, приобретшие сходные морфологические признаки в связи с одинаковыми условиями среды их обитания (близ дна и на покрывающем его субстрате).

В этой же работе (Sars, 1919, стр. 11) в сноске к описанию рода *Platycopia* Сарс упоминает о другом поразившем его случае: у самца *Bathycalanus richardi*, по его мнению, вне всякого сомнения, очень близкого к роду *Megacalanus* (в то время входившего в состав семейства *Calanidae*), правая антеннула оказалась отчетливо геникулирующей. На этом основании род *Bathycalanus* не только должен быть выведен из состава семейства *Calanidae*, но и, если придерживаться принципов деления Гисбрехтом *Calanoida* на трибы, должен бы быть перемещен в секцию *Heterarthrandria*, что, по мнению Сарса, совершенно неприемлемо.

Позднее (Sars, 1924–1925, р. 16) в характеристике рода *Bathycalanus* он более подробно обсудил создавшуюся проблему, заметив, что имел возможность исследовать несколько взрослых самцов *B. richardi* и обнаружил у них этот неожиданный и поразительный (*frappant*) признак. Последний, по его мнению, должен полностью аннулировать валидность бинарной классификации

копепод Гисбрехта, деление их на *Amphaskandria* и *Heterarthrandria*, в общем, принятой карцинологами.

Этот факт, а также предшествующие проблемы с секцией *Isokerandria*, привели к тому, что в упомянутой монографии Сарс (1924–1925) отказался от деления *Calanoida* на трибы *Amphaskandria* и *Heterarthrandria*, секцию *Isokerandria* даже не упомянул, а роды просто разместил в ряде семейств, расположенных, по его словам, в окончательном порядке следования. Создавая секцию *Isokerandria*, Сарс вывел роды *Stephos* и *Diaixis* из подсемейств Гисбрехта, соответственно, *Clausocalanina* и *Scolecithrichina* и установил для них самостоятельные семейства. К сожалению, после отказа от этой секции Сарс (1919) не вернулся к обсуждению систематического положения упомянутых родов.

Несмотря на приведенные замечания Сарса, отношение к трибам Гисбрехта не было однозначным. Некоторые карцинологи отказались от деления *Calanoida* на трибы (секции), однако, ряд авторитетных специалистов (Sewell, 1929, 1932; Rose, 1933; Vervoort, 1949; Бродский, 1950; Bradford, 1969; Бродский и др., 1983; Боруцкий и др., 1991) приняли такое деление, включая и секцию *Isokerandria*.

Таким образом, уже в конце XIX – начале XX века фактически сложилась современная система *Calanoida*, прежде всего благодаря трудам выдающихся специалистов по *Copepoda*, Гисбрехта (Wilhelm Giesbrecht, 1854–1913) и Сарса (Georg Ossian Sars, 1837–1927).

Р. Герней (Robert Gurney, 1879–1950) предложил отказаться от крупных секций *Calanoida*, установленных на особенностях строения только антеннул, но сохранить семейства Сарса, сгруппировав их в шесть надсемейств и группу из семейств *Incertae sedis* (Gurney, 1931). Для построения своей системы он использовал такие признаки, как особенности строения антеннул и околоротовых конечностей самцов, членистости плавательных ног и особенно P5 самки и самца. Он не считал свою систему совершенной из-за того, что она построена без учета особенностей строения стадий развития рачков.

Следует отметить, что этот очень авторитетный исследователь занимался преимущественно пресноводными ракообразными, среди которых, конечно же, нет такого видового разнообразия Calanoida, как в океане.

Недостатки системы Гернея очевидны, некоторые из них уже обсуждались раньше (Андронов, 1974 б; Бродский и др., 1983). Система не была принята большинством карцинологов, однако и у нее были авторитетные сторонники, например, Rose & Vaissiere (1952); Rose (1956), Fleminger (1957), M.S. Wilson (1958 a). До этого первый из упомянутых авторов (M. Rose) уже применил ее в известном руководстве по зоологии (Traité de Zoologie, dirigé par P.P. Grasse, édité par Masson, Paris).

Через 40 с лишним лет была предложена иная система Calanoida (Андронов, 1974 б). В ней все известные к тому времени традиционные семейства были сгруппированы в 9 надсемейств (рисунок 14 а), 4 из которых включали лишь 1 семейство. Объединение семейств в надсемейства было выполнено преимущественно на основании особенностей строения антеннул, торакопод самок и самцов и правого или левого положения геникулирующей антеннулы самца. В этой системе, вслед за Сарсом, к Calanoida было отнесено и семейство Platycopiidae в составе надсемейства Platycopioidea, хотя ранее из-за наличия двух внешних шипов на первом членике экзоподитов P2–P4 К. Ланг (Lang, 1948) предлагал выделить семейство Platycopiidae в самостоятельный подотряд Progymnorplea, то есть в ранге, равном Calanoida (= Gymnorplea).

В более поздней публикации (Андронов, 1985), посвященной описанию одного из видов *Platycopia*, было показано, что помимо общеизвестного упомянутого выше признака у видов этого рода, в отличие от видов Calanoida:

- уросома не только самцов, но и самок состоит из 5 члеников и
- место подвижного сочленения, место перегиба между просомой и уросомой у видов *Platycopia* располагается не между торакальным сегментом, несущим P5, и генитальным сегментом, как у всех видов Calanoida (рисунок 15: 3), а между генитальным сегментом и следующим за ним первым сегментом

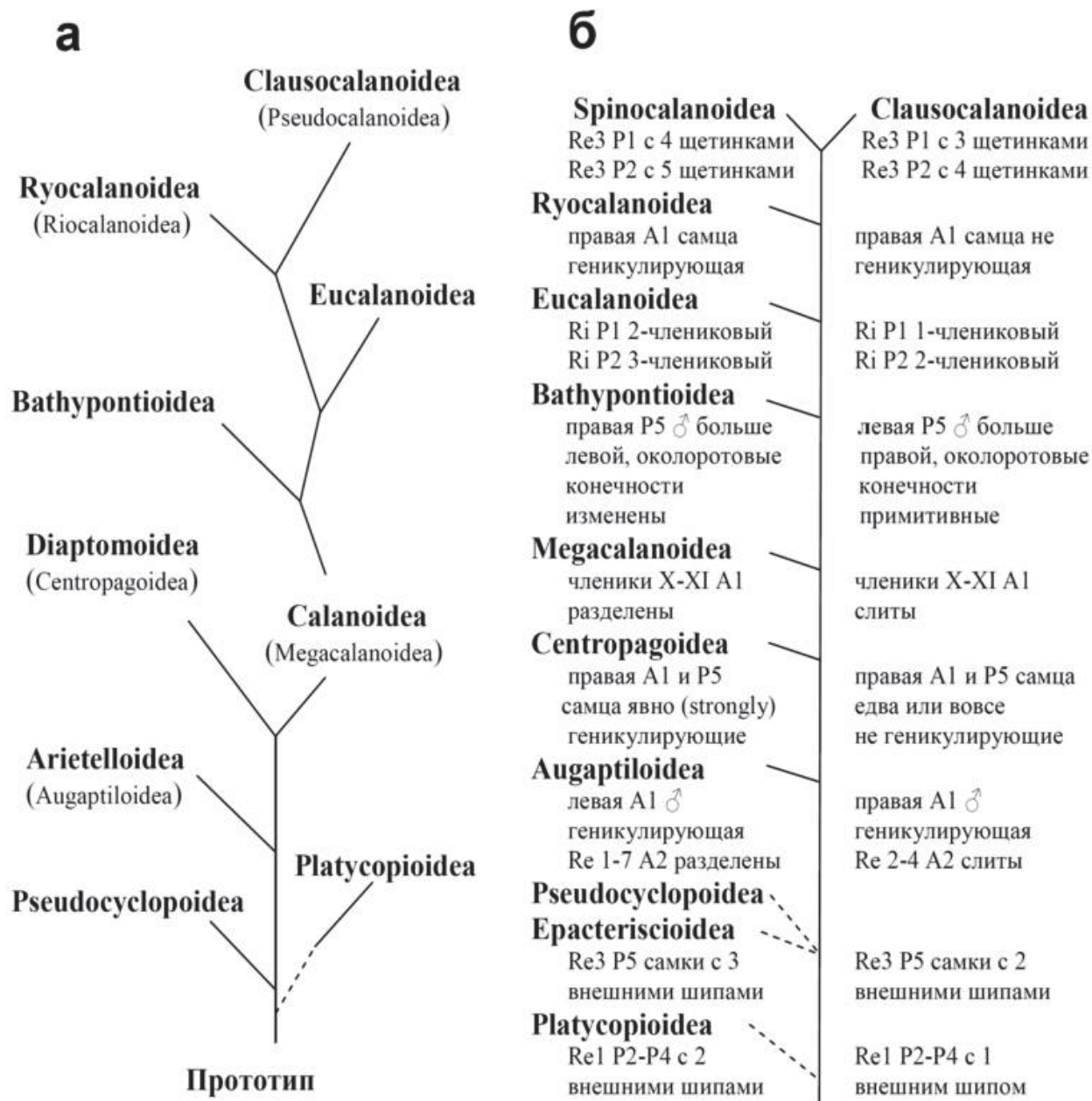


Рис. 14. Схемы филогенетических отношений надсемейств Calanoidea (Crustacea, Copepoda) (а) по: Андронов (1974), в скобках – названия надсемейств, замененные на приоритетные (Андронов, 1991); (б): Park (1986)

абдомена (рисунок 15: 1–2). Эти же признаки характерны и для остальных родов семейства Platycopiidae, *Antrisocopia* Fosshagen, *Nanocopia* Fosshagen и *Sarsicopia* Martinez Arbizu.

Известный американский исследователь Т. Парк (Park, 1986) принял эту систему (Андронов, 1974 б) за основу (рисунок 14 б). В перечень рассматриваемых признаков он включил также некоторые особенности

морфологии околоротовых конечностей представителей семейств. Количество надсемейств увеличил до 11, добавив надсемейства *Eracteriscoidea* (включавшее тогда 1 семейство с 3 родами) и *Spinocalanoidea* (тоже 1 семейство с 9 родами, известными к тому времени). Однако и надсемейство *Platycorpioidea* было сохранено в составе отряда.

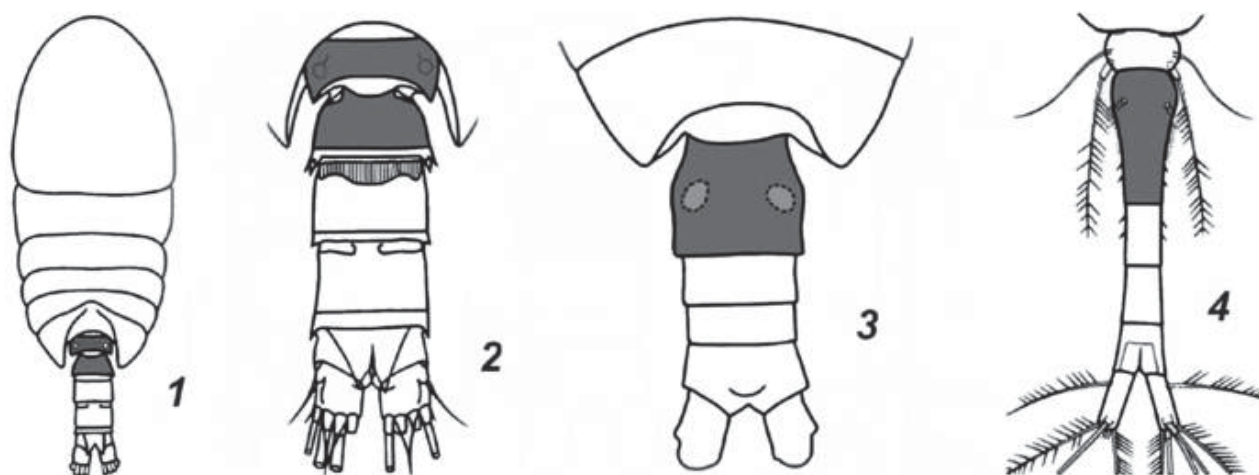


Рис. 15. Расчленение уросомы у самок *Platycorpioidea* (1 и 2), *Calanoidea* (3) и *Cyclopoidea* (4). 1-2 – *Platycopia robusta*, общий габитус со спины и уросома; 3 – *Calanus sinicus*; 4 – *Oithona spinulosa* (по: 1 и 2 – Андронов, 1985; 3 – Бродский и др., 1983; 4 – Шувалов, 1980; генитальный и следующий за ним сегмент уросомы, отделенный или слитый с ним, выделены серым цветом)

В последующие годы появились модификации и корректировка схемы Т. Парка. В некоторых из них, наряду с детализацией отличительных признаков надсемейств, отражающих ряд морфологических признаков, стороны экологии их представителей (см.: например, сайт из: Razouls et al., 2005–2013, режим доступа: <http://www.pbrc.hawaii.edu/~lucifer/gifs/copepod-taxo-evol.gif>), надсемейство *Platycorpioidea* сохранено в составе отряда. В других, вслед за А. Fosshagen & Т.М. Pliffe (1985), установивших для него отряд *Platycorpioidea*, оно было вынесено за пределы отряда *Calanoidea* (Ohtsuka & Huys, 2001; и др.).

Несмотря на приведенные замечания, упомянутая статья Т. Парка представляет большой интерес и тем, что в ней акцентировано внимание на присутствии у видов некоторых семейств *Calanoidea* ряда очень важных для систематики признаков, на которые не всегда обращают внимание: количество

внешних шипов и внутренних щетинок на дистальном членике экзоподита P1, особенности строения экзоподита антенны у видов Eucalanoidea и наличие трех внешних шипов на дистальном, третьем членике экзоподита P5 самок большинства видов надсемейства Pseudocyclopoidea.

Одним из существенных недостатков этих систем, моей и Т. Парка, было то, что при их создании семейства принимались без критической ревизии их родового состава, то есть в тех границах, в которых его видели Сарс и последующие исследователи. Ни в одной из этих двух систем не упоминаются секции Amphaskandria и Heterarthrandria.

В последующие годы были переисследованы известные и описаны новые виды и роды Calanoidea, в том числе, обитающие близ дна, на субстрате, в таких рефугиях, как пещерные воды. Они чрезвычайно интересны и важны для понимания филогенетических отношений между представителями этого отряда. Переосмысление опубликованных данных, переисследование оригинального материала по некоторым Calanoidea показало, что ни одна из последних упомянутых систем семейств, ни моя, ни Т. Парка не может быть признана удовлетворительной. Стало ясно, что семейства, считавшиеся естественными порой еще с работ Сарса, оказались искусственно раздробленными, а установление некоторых надсемейств слабо обоснованным. В частности, было высказано сомнение в целесообразности выделения из Clausocalanoidea надсемейства Spinocalanoidea, поскольку у представителей и тех, и других существует большое сходство по многим морфологическим признакам, в том числе, в расположении покровных органов (Mauchline, 1987). Статус надсемейств Ryocalanoidea, Ecrateriscoidea и Fosshagenioidea будет рассмотрен далее. Стало ясно, что в ряде случаев логичнее использовать категории таксонов рангом ниже семейства. Систематическое положение некоторых семейств (Bathypontiidae, Pseudocyclopidae, Ryocalanidae) и родов (*Foxtonia*, *Fosshagenia* и некоторых других) по-прежнему оставалось достаточно спорным.

Работы по систематике Calanoida до начала XX века носили главным образом описательный характер и выполнялись с помощью традиционного сравнительно-морфологического метода. Появление определителей по Calanoida, созданных преимущественно по материалам из омывающих Европу морей (Breemen, 1908; Rose, 1933; и др.), позволило более уверенно ориентироваться в системе этих рачков, поскольку определительные таблицы акцентировали внимание на наиболее существенных отличительных признаках, фактически представляя сравнительно-морфологический анализ на уровне родов и видов. Отсутствие в них определительных таблиц семейств существенно усложняло определения родов, однако этими книгами планктологи успешно пользуются до сих пор.

Насколько мне известно, К.А. Бродским (1950) впервые была предпринята попытка составить определительную таблицу семейств. К сожалению, из-за досадных опечаток и неполного перечня приводимых в таблице семейств (только 28) при пользовании ею возникали определенные трудности. Более того, родовые составы семейств представлены им почти в том же виде, что и у Сарса, с добавлением установленного им самим семейства Bathypontiidae.

Во второй половине XX века помимо традиционного метода решения проблем систематики и филогенетики все шире стал использоваться кладистический метод Хеннига. Этот метод применяют в равной мере при работе и с традиционными морфологическими признаками, и с результатами разработанного позднее молекулярно-генетического анализа, связанного с изучением нуклеотидных последовательностей. В последние десятилетия его сильно модифицированный вариант получил распространение в виде математической кладистики. Применение компьютера позволяет показать таксономическое сходство в виде модных ныне кладограмм, похожих на филогенетические деревья. Кладограмму строит компьютер, в который закладываются данные о распределении признаков, признаваемых равноценными. Существует немало непрерывно совершенствуемых программ

для их вычисления. По замыслу их авторов, все программы объективны. Между тем результаты вычислений по разным программам могут существенно различаться, поэтому последнее слово в их выборе остается за исследователем.

Результаты полученных выводов справедливо подвергаются серьезной критике. Применение кладистического метода и процедуры математической кладистики не повышают объективность суждений о сходстве, и, следовательно, о филогенетическом родстве, они неизбежно связаны со значительным редуционизмом (см., напр., Кержнер, Коротяев, 2004; Павлинов, 2005, 2006; Васильева, 2009; и др.). По мнению Н.Ю. Клюге (2010) процедура подсчета признаков, входящая во все используемые сейчас компьютерные кладистические программы, делает все эти программы начисто лишены научного смысла. Благодаря этим методикам «эволюция сводится к “минимальной” модели, организм сводится к сумме нескоррелированных признаков, филогенетическое единство – к суммарному сходству по этим признакам и т. п. А творчество исследователя подчас сводится к “ремеслу” – к сумме навыков манипулирования определёнными техническими устройствами и компьютерными программами» (Павлинов, 2006). И.М. Кержнер и Б.А. Коротяев (2004), ссылаясь на опыт работы А.П. Расницына, использовавшего все три подхода (традиционная систематика, Хеннигова кладистика и математическая кладистика) для выяснения филогении Hymenoptera, констатируют, что он пришел к выводу, что «традиционные методы дают лучшие результаты при восстановлении филогении, чем Хеннигова и особенно математическая кладистика».

Что касается использования методов молекулярно-генетического анализа, то помимо упомянутых проблем построения кладограмм с помощью компьютера присутствуют и иные существенные ограничения и недостатки, некоторые из которых упомянуты в недавних публикациях (см., напр.: Абрамсон и др., 2004; Абрамсон, 2009, 2013; Крылов, Белова, 2004; и др.). Применительно к видам Calanoida добавляется и их слабая изученность этим методом. Судя по размещенным в Интернете материалам (сайт, режим доступа:

<<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi?id=6833>>), к середине 2011 года были исследованы представители порядка 75 родов Calanoida (из более чем 200), относящихся к 25 традиционным семействам (из более чем 40), и 11 родов (из более чем 60) огромного (более 420 видов) пресноводного семейства Diaptomidae. Отсутствуют сведения по наиболее проблемным в систематическом плане видам, нередко известным лишь по единичным экземплярам (например, виды семейств Ryocalanidae, Fosshageniidae, некоторые роды надсемейства Pseudocyclopoidea и другие), по которым сложно получить материалы для подобного анализа. К этим трудностям прибавляется и проблема точного видового определения исследуемых экземпляров, которое пока возможно лишь с помощью опытного систематика, применяющего традиционные сравнительно-морфологические методы определения вида. Более того, при составлении филогенетических схем с помощью кладистического метода то или иное семейство нередко представлено очень немногими родами и видами, часто вообще единственным видом. Следовательно, полученный результат в значительной мере субъективен, поскольку в огромной мере зависит от опыта систематика, работающего с этим материалом.

Так, в недавних публикациях по филогении Calanoida (Bradford-Grieve et al., 2010; Blanco-Bercial et al., 2011; Figueroa, 2011) представлены филограммы, полученные эвристическим методом с применением кладистического анализа. В первой из них филограмма построена по морфологическим признакам, в двух других (рисунок 16) – по молекулярно-генетическим данным.

Эти филограммы существенно отличаются не только от предлагаемой здесь схемы филогенетических отношений надсемейств и семейств, созданной на более обширном материале (рисунок 17), они заметно различаются и между собой.

То, что некоторые выводы, сделанные этими исследователями, не всегда выглядят достаточно убедительными, обусловлено рядом причин. Прежде всего, в отношении первой из упомянутых работ (Bradford-Grieve et al., 2010)

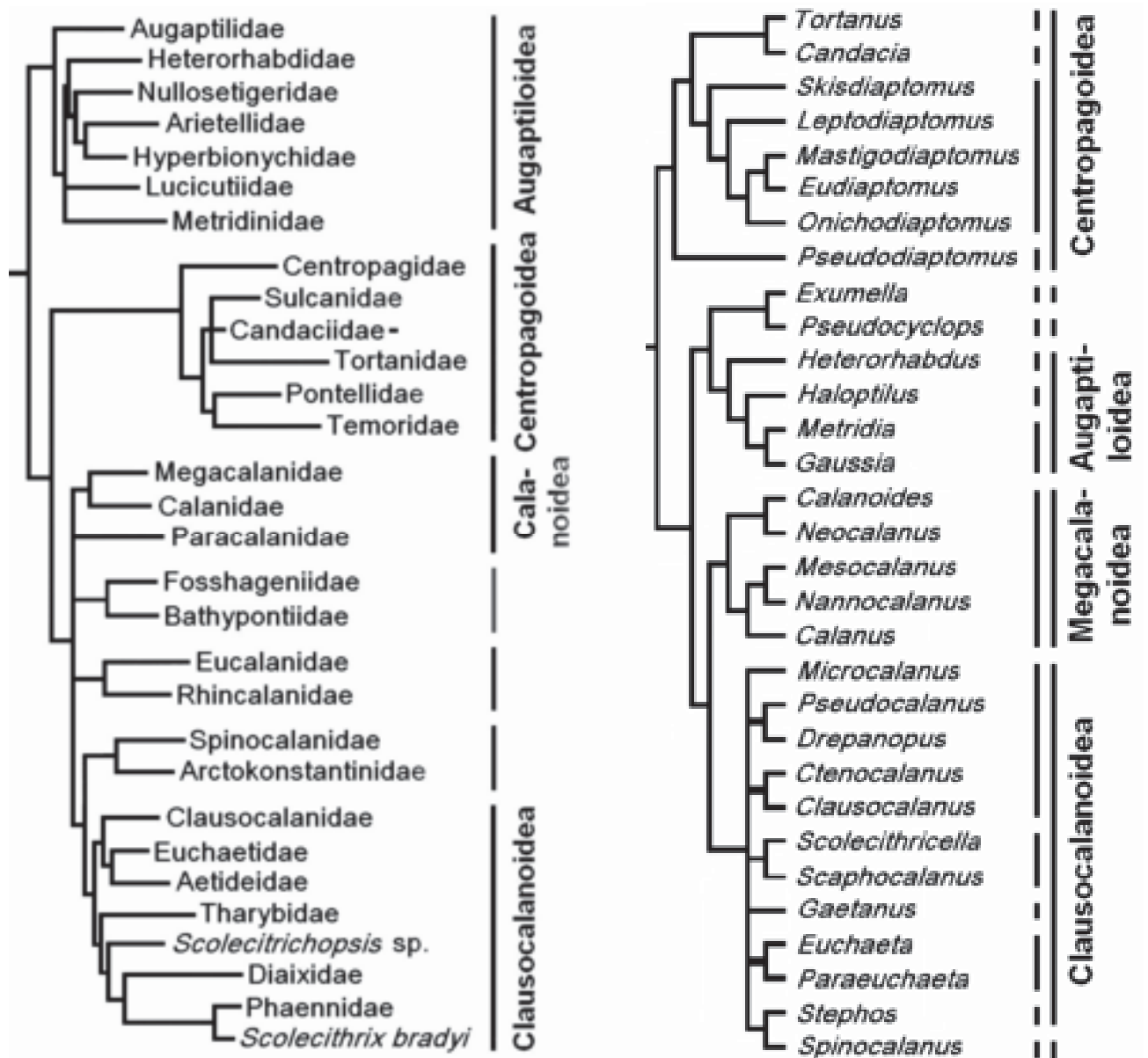


Рис. 16. Филограммы семейств Calanoidea, созданные по молекулярно-генетическим маркерам (a – по: Blanco-Bercial et al., 2011; b – по: Figueroa, 2011) (оба рисунка с изменениями)

следует отметить, что все построения выполнены по материалам, подобранным субъективно, хотя и очень авторитетными исследователями: каждое семейство в его традиционном составе представлено, за тремя исключениями, единственным видом. Но общеизвестно, что каждое семейство Calanoidea в большинстве случаев состоит из нескольких, иногда десятков родов, а те, в свою очередь, могут включать до нескольких десятков видов. Естественно, что

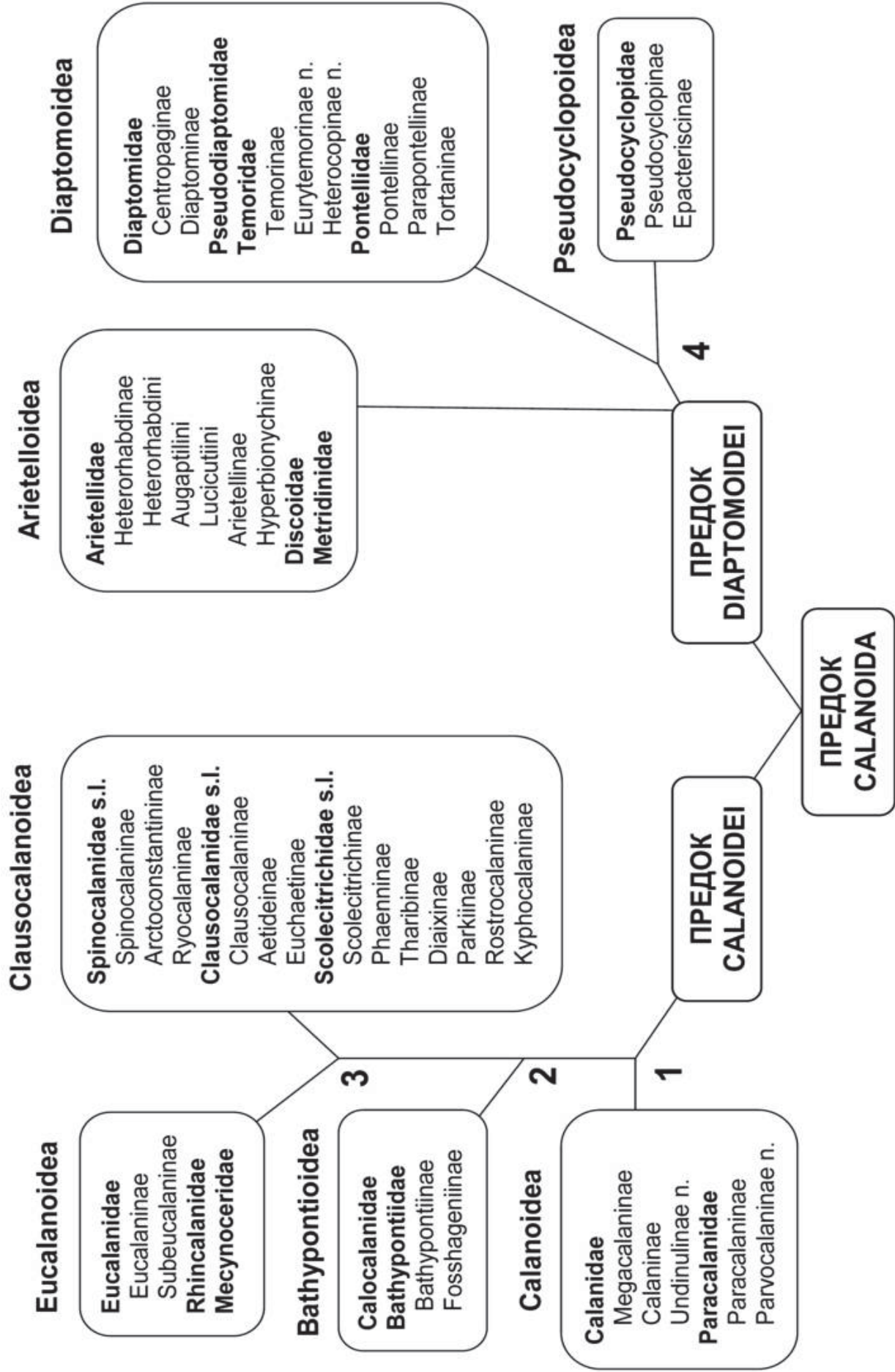


Рис. 17. Филогенетические отношения надсемейств Calanoidea

они, так или иначе, различаются морфологически, и группы плезиоморфных признаков, используемые для анализа, могут присутствовать у одних видов и отсутствовать у других. Значит, выбор вида, представляющего семейство, зависит от субъективного мнения и опыта исследователя. Поэтому, строго говоря, филограммы показывают взаимоотношения не семейств, а четырех десятков видов, представляющих разные семейства Calanoidea, да и то не все.

Нельзя забывать и о том, что родовой состав семейства в представлении разных авторов также может существенно различаться (см., напр., представления разных исследователей о родовом составе группы «брэдфордских семейств», о которых речь пойдет далее). Видимо, по этой же причине, судя по рис. 14 и 15 из обсуждаемой статьи, семейства Boholinidae, Pseudocyclopidae и Ridgewayiidae на приведенных филограммах (Bradford-Grieve et al., 2010, figs 14, 15) оказались разобщенными в разных вариантах, хотя сравнительно недавно была показана их несомненная близость друг другу (Андронов, 2007 б). Заметно разобщенными оказались близкие семейства Aetideidae и Clausocalanidae, и перечень таких примеров можно продолжить. Приведенные примеры позволяют понять, почему представленные схемы местами заметно отличаются от схем, составленных на базе логических выкладок.

Некоторые из упомянутых выше проблем характерны и для другой, более поздней статьи, посвященной филогении Calanoidea (Blanco-Bercial et al., 2011). В частности, это относится и к количеству исследованного материала (30 видов, представляющих 29 из 44 семейств и 7 из 10 надсемейств), и к тому, что использование разных молекулярных маркеров приводят к разным вариантам объединения таксонов. Сами авторы признают существующие проблемы в решении вопросов филогении методами молекулярно-генетического анализа. Недостаточное количество необходимого материала вынуждает авторов выдвигать несколько предположений и условностей, приведенных, в частности, в разделе «4. Discussion». Трудно согласиться с выводами авторов статьи в том, что, например, надсемейство Arietelloidea противопоставляется остальным

Calanoida, тем более что на филограмме семейств Calanoida в статье Figueroa (2011, fig. 6) такой группой оказались Centropagoidea (= Diaptomoidea) (рисунок 16 б).

Несмотря на нехватку молекулярно-генетических данных по отдельным видам, родам и семействам, в статье Blanco-Bercial et al. (2011), в сущности, подтверждены предложенные ранее (Андронов, 1974 б) объединения групп семейств в надсемейства, полученные на базе сопоставления морфологических признаков. Исключение составляет объединение, сближение семейств Bathypontiidae и Fosshageniidae, которое ранее не предлагалось, поскольку последнее из них было установлено значительно позже (Suárez-Morales & Pliffe, 1996). Отсутствие необходимых данных по представителям семейств, входящих в надсемейства Ryocalanoidea, Eracteriscoidea и Pseudocyclopoidea, оставило без ответа вопрос об их положении в системе Calanoida.

Приведенные аргументы призваны объяснить, почему решение поставленных в настоящей работе задач выполнено с помощью традиционного метода, основанного на сопоставлении морфологических признаков представителей многих десятков известных родов, правда, в большинстве случаев, без учета их значений в адаптивной эволюции видов.

Предлагаемая схема филогенетических отношений таксонов Calanoida ранга семейства (рисунок 17) была разработана после критического анализа фундаментальных работ В. Гисбрехта (Giesbrecht, 1893 б), Г.О. Сарса (Sars, 1903; 1924–1925) и более поздних публикаций многих других цитируемых далее исследователей. В числе последних – многочисленные и подробно иллюстрированные детальными крупными рисунками работы А. Фоссхагена и его соавторов (Fosshagen, 1968, 1970, 1973, 1983; Fosshagen & Pliffe, 1985, 1989, 1991, 1994, 1998, 2001, 2003, 2004 а, 2004 б, 2007; Fosshagen et al., 2001), и некоторые работы других авторов (Bowman & González, 1961; Grahame, 1979; Barr & Ohtsuka, 1989; Jaume & Humphreys, 2001; Voxshall & Jaume, 2003; Suárez-Morales & Pliffe, 2005, 2007; и другие), посвященные достаточно редким группам морских пещерных (anchialine) и донных Calanoida, очень интересных для понимания филогенетических связей семейств Heterarthrandria.

Примечание. В 1991 году некоторые непригодные названия установленных мной надсемейств (Андронов, 1974 б), противоречащие статье 23 (d) МКЗН (1988), позднее (Андронов, 1991) были заменены на валидные: *Centropagoidea* Giesbrecht 1893 на *Diaptomoidea* Baird 1850, *Megacalanoidea* Sewell 1947 на *Calanoidea* Dana 1846 и *Augaptiloidea* Sars 1905 на *Arietelloidea* Sars 1902. Однако в последние годы некоторые авторитетные специалисты по *Calanoida* (Bradford-Grieve, 2010; Bradford-Grieve & Ahyong, 2010; Blanco-Bercial & al., 2011; возможно, и другие авторы) в своих работах, вслед за Ferrari & Ueda (2005), вернулись к прежним, непригодным названиям надсемейств (*Centropagoidea*, *Megacalanoidea* и *Augaptiloidea*), аргументируя это тем, что произведенная замена названий противоречит статье 64 МКЗН (1988). Трудно согласиться с их мнением, поскольку в статьях 23 и 64 речь идет о разных понятиях.

В первом случае речь идет о приоритетном названии таксона группы семейства: согласно статье 23 (d) МКЗН (1988) «Принцип приоритета требует, чтобы таксон, образованный объединением (подчеркнуто мной. – В.А.) в единый таксон одного ранга двух или более ранее установленных номинальных таксонов группы семейства (слова «одного ранга», насколько я понимаю, относятся к следующим за ним словам. – В.А.), ... получал в качестве валидного название, определенное в соответствии с принципом приоритета [раздел (а) настоящей статьи], ...». Раздел 23 а: «Валидным названием таксона является старейшее из данных ему пригодных названий...». Из приведенных цитат видно, что о типовых родах этих семейств в цитируемой статье МКЗН речи не идет.

Во втором случае (Статья 64. Выбор типового рода) «Автор, устанавливающий номинальный таксон группы семейства, может выбрать в качестве типового рода любой включенный номинальный род ..., а не обязательно тот род, который имеет старейшее название». То есть в этой статье речь идет о выборе типового рода для устанавливаемого (подчеркнуто мной. – В.А.) номинального таксона группы семейства из нескольких родов (не

семейств, триб или таксонов иного ранга группы семейства. – В.А.). И если принять точку зрения Ferrari & Ueda (2005) на трактовку статьи 64 МКЗН, то придется искать объяснение необходимости присутствия в МКЗН статьи 23.

3.2. О гипотетическом предковом виде *Calanoida*

Логично предположить, что гипотетический предок *Calanoida* должен был обладать всем комплексом плезиоморфных признаков, которые в той или иной комбинации могут присутствовать у его потомков в разных ветвях эволюции.

Естественно, что в процессе эволюции некоторые из них были утрачены, другие были унаследованы видами, впоследствии давшими начало таксонам более высокого ранга. Со временем к ним добавлялись вновь приобретенные (прогрессивные, апоморфные) признаки, в свою очередь передаваемые потомкам своей линии, позволяющие выявить их более поздних предков.

По мнению З. Кабаты (Кабата, 1983) одним из доказательств примитивности морфологических структур может служить встречаемость данного признака более чем в одной группе таксонов, хотя по другим признакам эти таксоны могут различаться как морфологически, так и биологически. В плане уточнения этой без сомнения справедливой мысли, чтобы отличить плезиоморфный признак от синапоморфного, на мой взгляд, необходимо исключить возможность независимого появления или утраты последнего у нескольких таксонов. Например, наличие VVKo не только у большинства видов *Clausocalanoidea* s. str., но и у некоторых *Calanidae*, *Metridinidae* и *Ridgewayiidae*, или утрата внешней щетинки на пятом членике эндоподита максиллипеды у всех видов *Temorites* (*Bathypontiidae*) и у всех *Arietelloidea* не может свидетельствовать о том, что речь идет о синапоморфных признаках, поскольку они возникли в этих семействах явно независимо друг от друга.

Перечень основных плезиоморфных морфологических признаков Calanoida с краткими комментариями к ним мне представляется следующим:

1. Разделенные синцефалон и первый торакальный сегмент (признак встречается довольно часто).

2. Разделенные 4-й и 5-й сегменты торакса (признак встречается довольно часто).

3. Рострум в виде треугольной пластинки, не раздвоенный, без ростральных нитей. Признак, обычный в других отрядах свободноживущих Copepoda, среди Calanoida встречается преимущественно у представителей семейств Ridgewayiidae и Pseudocyclopidae.

4. 4-сегментная уросома самки (признак встречается довольно часто).

5. Полностью разделенные проксимальные членики антеннулы, при максимально возможном количестве свободных члеников у Calanoida – 27. Этот признак встречается довольно редко, в частности у видов *Erebonectes* (сем. Epracariscidae) и *Exumellina* (сем. Ridgewayiidae).

6. Сходное строение околотротовых конечностей (отсутствие заметной редукции) у самок и самцов одного вида (признак встречается довольно часто, особенно у видов Heterarthrandria).

7. Метамерное расчленение дистальной половины экзоподита антенны с четким разделением IX и X близких по длине члеников. Признак присущ только видам надсемейства Eucalanoidea.

8. Наличие внешней щетинки на коксоподите максиллы. Признак обычен у наименее специализированных видов Amphaskandria (см. раздел 2.7.), но не обнаружен у видов Heterarthrandria.

9. Наличие внешней щетинки на пятом, предпоследнем членике эндоподита максиллипеды. Признак встречается часто, но отсутствует у всех представителей надсемейства Arietelloidea, у видов сем. Bathypontiidae и некоторых родов других семейств, у представителей которых дистальные членики максиллипеды сильно редуцированы или слились.

10. Наличие внешней щетинки или шипика на базиподитах P1–P5. Признак встречается значительно чаще, чем мне представлялось раньше, поэтому слишком большой таксономический вес, придаваемый этому признаку прежде (Андронов, 1974 б), следует считать малооправданным.

11. Наличие 2 внутренних щетинок на втором членике эндоподита P1 (признак встречается очень часто).

12. Наличие 6 щетинок на третьем (дистальном) членике эндоподита P1 – признак, обычный у видов большинства семейств, но у видов надсемейства *Arietelloidea* щетинок на этом членике не более 5.

13. P5 самки плавательного типа, то есть экзо- и эндоподиты P5 3-члениковые, симметричные, со сравнительно небольшими отличиями от ветвей P3–P4 (признак встречается довольно часто).

14. Минимальные различия в строении P5 самки и самца, хотя даже у наименее специализированных *Calanoida*, например, у видов семейства *Megacalanidae*, P5 самки и самца все же немного различаются.

15. Наличие 3 внешних шипов на дистальном, третьем членике экзоподита P5 самки – признак обычен только у видов надсемейств *Pseudocyclopoidea* и *Eracleriscoidea*.

16. Наличие внутренней щетинки на коксоподите P5 самки – довольно редкий признак, пока обнаруженный только у *Pseudocyclops pumilis* и у всех видов *Boholina*.

17. Наличие внутренней щетинки на первом членике экзоподита P5 самки. Признак встречается лишь у видов некоторых родов надсемейств *Pseudocyclopoidea* и *Eracleriscoidea*.

Многие из этих признаков (1, 2, 4, 6, 8, 9, 11–14) достаточно часто встречаются у представителей разных семейств, другие – значительно реже, иногда в единственном семействе (например, признаки 7, 15–17). Но ни в одном из ныне существующих семейств *Calanoida* перечисленные признаки не встречаются все вместе.

Несмотря на то что подавляющее большинство современных видов *Calanoida* – это обитатели пелагиали, все же логично допустить, что гипотетический предковый вид *Calanoida* изначально обитал на дне, поскольку таковы первичнодонные виды надсемейств *Pseudocyclopoidea* и *Eracleriscoidea*, сохранившие уникальные плезиоморфные признаки (5, 15–17 из приведенного выше списка). То же относится к представителям близких к *Calanoida* – видам *Platycorpioidea* и, за очень небольшим исключением, *Misophrioida* и *Harpacticoida*.

З. Кабата (1983), обсуждая вероятные особенности строения предка *Copepoda*, отмечал, что бентический или нектобентический образ жизни наиболее распространен среди водных членистоногих, и что пелагический образ жизни у них – вторичное явление. Поэтому, по его мнению, исходная «архикопепода» жила на дне или у дна, и ее слабо дифференцированное и не подразделенное на отделы тело состояло, как у примитивных метамерных животных, из серии сходных сегментов. Со временем, вследствие общей для таких организмов тенденции к развитию более высокой степени межсегментной интеграции, обособились два отдела тела с жестким и полужестким сочленением. У предка одной из групп копепод, *Calanoida*, основное сочленение произошло в «гимноплейном» положении, то есть позади сегмента торакса, несущего P5.

3.3. Основные направления эволюции гипотетического предка *Calanoida*

Несмотря на то что родовой состав некоторых семейств *Calanoida* до сих пор вызывает разногласия среди карцинологов (напр., семейства *Paracalanidae*, *Tharybidae*), их основной состав все же хорошо известен и не вызывает сомнений. И если в дополнение к общеупотребительным признакам привлечь и менее заметные, менее броские признаки, переоценить их таксономический «вес», то по уже известным материалам можно составить достаточно четкое представление о филогенетических связях между традиционными семействами.

В системах Гисбрехта и Сарса (таблица 1) один из основных признаков, на основе которого семейства объединялись в трибы (= секции у Сарса) *Amphaskandria* и *Heterarthrandria*, – это особенности строения антеннул самцов. Внимание обращалось лишь на одну сторону проявления признака – наличие или отсутствие геникулирующего устройства без уточнения места его положения на антеннуле и его морфологических особенностей. В частности, не обращалось внимания на то, сформировано ли это устройство анцестральными члениками антеннулы XX и XXI или иной парой члеников.

Действительно, для видов *Heterarthrandria*, включая также виды надсемейства *Pseudocyclopoidea* s. l., обязательно наличие геникулирующей антеннулы самца (правой или левой), «сустав» которой сформирован XX члеником и, в большинстве случаев, слившимися вместе с анцестральными члениками XXI–XXIII. Исключений очень немного (см. раздел 2.3).

Как оказалось позднее, и у видов некоторых родов *Amphaskandria* (у самцов которых, по мысли Гисбрехта, антеннулы морфологически не различаются), правая антеннула самца иногда тоже может быть так или иначе измененной (рисунок 7: 4–11) и в ряде случаев иметь геникулирующее устройство. Так, наряду с представителями семейства *Megacalanidae*, у самцов большинства видов которого правая антеннула заметно отличается от левой (рисунок 7: 7), в секцию *Amphaskandria* достаточно естественно включаются (и это будет показано далее) представители родов *Ryocalanus*, *Temorites*, *Temoropia*, *Fosshagenia* и *Zenkevitchiella*, у самцов которых правая антеннула отчетливо геникулирующая (Tanaka, 1956 a; Grice & Hulsemann, 1967; Deevey, 1972, 1973, 1979; Андронов, 1974 б, 1992; Schulz, 1986; Markhaseva & Ferrari, 1996; Suárez-Morales & Iliffe, 1996; Fosshagen & Iliffe, 2004 b; Renz et al., 2012). Однако, как было показано ранее, это геникулирующее устройство чаще сформировано иначе, чем у видов «истинных» *Heterarthrandria*. Более того, геникулирующая антеннула нередко может иметь и второй, проксимальный «сустав», который сформирован иной парой члеников, чем у некоторых самцов *Heterarthrandria*, тоже имеющих проксимальный сустав (рисунки 3: 3; 7: 2).

Следовательно, основываясь только на этом признаке (наличие или отсутствие геникулирующей антеннулы самца), аргументировать деление семейств Calanoida на обсуждаемые секции (трибы) достаточно сложно.

Существует ряд других признаков, позволяющих, с одной стороны, размежевать Amphaskandria и Heterarthrandria, с другой – включить упомянутые выше «уклоняющиеся» роды в состав Amphaskandria. Такие признаки как а) полное слияние члеников антеннулы X и XI у самок (кроме некоторых видов *Ryocalanus*), б) утрата внешней щетинки (рисунок 12: 1: признак «D») на дистальном конце эндоподита P1 (рисунок 12: 2–12;) и в) наличие лопасти на внешней стороне 1-членикового эндоподита P1 у большинства видов *Ryocalanus* и *Zenkevitchiella*, сближает их представителей с «истинными» Amphaskandria, с видами надсемейств Clausocalanoidea и Spinocalanoidea.

У наиболее близких к гипотетическому предковому виду Amphaskandria, у представителей семейств Megacalanidae, Calanidae, Paracalanidae, Eucalanidae, а также у многих Spinocalanidae (см.: Park, 1970; Damkaer, 1975), Ryocalanidae (по крайней мере, у *Ryocalanus infelix*, *R. admirabilis*, *R. antarcticus* и *R. bowmani*), Fosshageniidae (в частности, у видов рода *Zenkevitchiella*) и Calocalanidae (напр., у *Calocalanus pavo*), на коксоподите максиллы присутствует внешняя щетинка (рисунок 10: 1–3), которую трактуют как эпиподит (Huys & Voxshall, 1991). В связи с тем, что эта щетинка отсутствует даже у наименее специализированных видов Heterarthrandria, с большой долей вероятности можно утверждать, что уже предковые виды данных секций различались по этому признаку.

Еще один довод в пользу деления отряда Calanoida на обсуждаемые группы семейств касается физиологической особенности некоторых из их представителей.

J.M. Bradford-Grieve (2002 a), ссылаясь на работы современных исследователей (в частности, на Davis et al., 1999; Weatherby et al., 2000; Lenz et al., 2000 и персональное сообщение Dr Lenz), пишет о том, что у одной группы видов (*Bathycalanus* sp., 3 вида *Calanus*, *Undinula vulgaris*, *Neocalanus gracilis*,

Bestiolina similis, *Eucalanus bungii*, *Pseudocalanus moultoni*, *Euchirella* sp., *Euchaeta rimana*, *Paraeuchaeta* sp.) отростки нервных клеток, аксоны, окружены миелиновой оболочкой, а у видов другой группы (*Pleuromamma xiphias*, *Gaussia princeps*, *Acartia fossae*, *Candacia aethiopica*, *Labidocera pavo*, *L. madurae*, *Epilabidocera longipedata*, *Temora longicornis*) такой оболочки нет. Вследствие того, что скорость проведения импульсов в миелинизированных нервных волокнах выше, чем в немиелинизированных, этот фактор может давать представителям первой группы видов какие-то дополнительные преимущества в борьбе за выживание. Отчетливо видно, что первая группа видов относится только к Amphaskandria, а вторая – только к Heterarthrandria (см. также: Waggett, 2005, fig. 1.2.; Lenz, 2012, fig. 1).

Приведенные примеры со всей очевидностью подтверждают обоснованность предложенного ранее Гисбрехтом (Giesbrecht, 1893 b) деления Calanoida на упомянутые группы семейств (Amphaskandria и Heterarthrandria), фактически на существование двух направлений эволюции гипотетического предка Calanoida, не принятое позднее некоторыми исследователями (Sars, 1924–1925; Gurney, 1931; Андронов, 1974 б; Park, 1986; Ohtsuka & Huys, 2001; и др.).

Предковый вид отряда Calanoida нам не известен, но два вида из его потомков дали все современное видовое разнообразие этого отряда, две ветви его родословного древа (Amphaskandria и Heterarthrandria). Безусловно, в каждой из этих групп семейств в процессе эволюции произошла специализация, однако связь наиболее продвинутых в эволюционном плане семейств с наиболее примитивными (наименее специализированными) видами прослеживается достаточно отчетливо.

В каждой из ветвей наблюдается тенденция к слиянию как сегментов тела, так и члеников торакопод, их экзо- и эндоподитов, редукции не только щетинок, но и свободных члеников вплоть до их полной утраты. Особенно хорошо это заметно на примере P5 самок, которая редуцируется до 1–2 члеников, а у многих видов может быть утраченной полностью. Буквально для

любого надсемейства, исключая, может быть, немногочисленных представителей Eucalanoidea, несложно построить такие ряды изменения P5 самок от видов с наименее измененной P5 до видов, нередко, с полностью редуцированной конечностью. В качестве примера можно предложить такие ряды:

Calanus – Paracalanus – Bestiolina – Acrocalanus,

Zenkevitchiella – Temorites – Foxtonia,

Augaptilus – Nullosetigera – Disco,

Centropages – Isias – Anomalocera – Acartia,

Ridgewayia – Pseudocyclops – Boholina – Hondurella – Normancavia.

Список таких примеров можно продолжить. Поэтому ценность такого признака, как особенности строения P5 самок, для целей филогении на уровне таксонов ранга семейства довольно скромна.

Вследствие того, что Amphaskandria и Heterarthrandria объединяют таксоны ранга надсемейства, а их собственный ранг – ниже ранга отряда, очевидно, что этим объединениям семейств (трибам у Гисбрехта или секциям у Сарса) придан ранг подотряда (Андронов, 2014).

Учитывая существенное изменение состава входящих в них семейств и во избежание путаницы при дальнейшем применении этих описательных названий, подотрядам присваиваются типифицированные названия, соответственно Calanoidei и Diaptomoidei.

Подотряд Calanoidei Andronov 2014 (syn.: Amphaskandria; Isokerandria – кроме сем. Platycopiidae; Heterarthrandria – частично, только семейства Bathypontiidae и Fosshageniidae).

Диагноз. Левая и правая антеннулы самцов могут быть одинаковыми или немного отличаться формой члеников и количеством слившихся члеников; у видов семейств Bathypontiidae и Ryocalanidae правая антеннула отчетливо геникулирующая. Проксимальный «сустав», если присутствует, образован XIV и XV члениками. На коксоподите максиллы обычно (кроме видов семейств Clausocalanidae s. l. и Scolecitrichidae s. l.) присутствует внешняя щетинка (см.

раздел 2.7.). Отростки нервных клеток, аксоны, покрыты миелиновой оболочкой у всех видов, исследованных по этому признаку.

Состав: надсемейства Calanoidea, Bathypontioidea s. l., Eucalanoidea и Clausocalanoidea s. l.

Подотряд Diaptomoidei Andronov 2014 (syn.: Heterarthrandria – частично).

Диагноз. Левая или правая антеннула самца всегда геникулирующая. Основное геникулирующее устройство, «сустав», за исключением родов *Ridgewayia* и *Exumella*, образован XX и XXI члениками (см. раздел 2.3.). Проксимальный «сустав», если присутствует, образован XV и XVI члениками. Внешняя щетинка на коксоподите максиллы всегда отсутствует. Аксоны нервных клеток без миелиновой оболочки у всех видов, исследованных по этому признаку.

Состав: надсемейства Pseudocyclopoidea, Diaptomoidea и Arietelloidea.

3.4. Эволюция подотряда Calanoidei

Первичнодонные виды подотряда Calanoidei, то есть потомки исходно донных видов, оставшиеся жить на дне, до наших дней, видимо, не сохранились. Виды родов *Pseudocyclopia*, *Stephos*, *Bradyidius*, *Tharybis*, *Ryocalanus* и некоторые другие явно вторично перешли к придонному образу жизни, приобретя черты специализации, необходимые для жизни в этих условиях. Особенности строения их P1–P5 как самок (если P5 сохранились), так и самцов такие же, как у пелагических близких к ним родов, то есть у них сохранились те же апоморфные признаки слияния и редукции члеников, что и у пелагических видов.

Поскольку современные наименее специализированные виды обитают в пелагиали, есть все основания считать, что гипотетический предок Calanoidei уже вел пелагический образ жизни. С большой долей вероятности можно предполагать, что его взрослые самцы морфологически отличались от самок, скорее всего, лишь особенностями строения уросомы. Их антеннулы

оставались симметричными, как и у самок, околоротовые конечности нормально развитыми, и P5 была практически симметричной, плавательного типа, мало отличаясь от P5 самок. Из современных видов, на мой взгляд, к ним ближе всего некоторые виды семейства Megacalanidae, например, *Bradycalanus sarsi* Farran (см., напр., в: Sars, 1924, Pl. III, как *Megacalanus princeps*). Правда, у современных самцов родов *Megacalanus* и *Bathycalanus* правая антеннула немного изменена (Sars, 1925; Bradford-Grieve, 1994), однако у *Bradycalanus pseudotypicus enormis*, единственного вида этого рода, у которого известен самец, обе антеннулы практически одинаковые (Björnberg, 1968). У видов семейства Calanidae, очень близкого к Megacalanidae, нет и намека на формирование геникулирующего устройства, хотя морфологически симметричные антеннулы самцов обычно заметно отличаются от антеннул самок.

От гипотетического предка Calanoidei до наших дней сохранились потомки лишь двух из, вероятно, многих вымерших видов, давших соответственно две ветви эволюционного древа.

Одна из них представляет собой группу очень близких между собой семейств, объединенную в компактное надсемейство Calanoidea (Андронов, 1974 б, 1991; Park, 1986). Оно включает семейство Megacalanidae вместе с произошедшими от него семействами Calanidae и Paracalanidae (последнее – без родов *Calocalanus* и *Mecynocera*). Принципиальное отличие видов двух последних семейств от видов Megacalanidae заключается в утрате одного из наружных шипов на третьем, дистальном членике экзоподитов P2–P4. Paracalanidae явно ответвились от Calanidae и эволюционировали в сторону уменьшения размеров тела и существенной редукции P1 и P5 самок и самцов.

Специализация мало коснулась наиболее примитивных из Calanidae: сохранились максимально возможное расчленение тела, околоротовые конечности фильтрующего типа питания, P1 и P5 плавательного типа строения, незначительные различия в строении P5 самок и самцов у наименее специализированных видов. Членики X и XI антеннулы самки никогда не

сливаются полностью, хотя бы частично они разделены. Тем не менее граница сочленения, «шов» между этими члениками, если они полностью разделены, обычно заметно тоньше, чем между остальными члениками, и, если антеннулы обламываются, то чаще это происходит именно по этому «шву» (Bowman, 1978). У самцов родов *Undinula*, *Cosmocalanus*, *Canthocalanus* и, в меньшей степени, *Nannocalanus* левая P5 преобразуется в хватательную конечность, морфологически отличающуюся от правой P5 не только у взрослых особей, но и у самцов старших копеподитных стадий (Андронов и др., 2001, 2005).

Предок другой ветви эволюции Calanoidei привел к формированию, на первый взгляд, довольно далеких друг от друга, групп семейств, входящих в установленные ранее надсемейства Eucalanoidea, Bathypontioidea, Fosshagenioidea, Ryocalanoidea, Spinocalanoidea и Clausocalanoidea (Андронов, 1974 б; Park, 1986; Suárez-Morales & Pliffe, 1996) и перемещаемое сюда из семейства Paracalanidae род *Calocalanus*, образующее самостоятельное семейство Calocalanidae. На рисунке 17 моменту расхождения предка этих надсемейств с предком надсемейства Calanoidea соответствует узел дивергенции (1).

Как можно видеть, в эту эволюционную ветвь включены надсемейства Bathypontioidea, Fosshagenioidea и Ryocalanoidea, у самцов которых правая антеннула всегда геникулирующая. В составе Clausocalanoidea тоже известны несколько видов, у самцов которых левая и правая антеннулы заметно различаются. Геникулирующее устройство их антеннул может различаться морфологически даже у видов одного рода (например, у самцов видов *Ryocalanus* Tanaka), поскольку оно сформировано разными члениками (рисунок 7: 9–11). В сущности, появление специализированной антеннулы самцов, сформированной по-разному в разных родах, – это всего лишь появление нового, апоморфного признака, возникшего в разных родах Calanoidei независимо друг от друга и от видов Diaptomoidae (рисунок 8).

Все виды перечисленных надсемейств, а также виды надсемейств Eucalanoidea, Spinocalanoidea, Clausocalanoidea и семейства Calocalanidae, и

только их, объединяет, на первый взгляд, не очень бросающийся в глаза признак – отсутствие внешней щетинки на дистальном конце эндоподита P1 (признак «D» на рисунке 12: 1), с большой долей вероятности свидетельствующий об их происхождении от общего предка, уже имевшего этот «дефект» (рисунок 12: 2–12; таблица 2).

Таблица 2. Сравнительная характеристика надсемейств Calanoidei

Признаки	Calano- idea	Bathypor- tioidea	Eucalano- idea	Clausoca- lanoidea
Внешняя щетинка на дистальном конце эндоподита P1 имеется (+)	+	–	–	–
IX и X членики Re A2 всегда разделены и мало различаются по длине	–	–	+	–
Внутренняя щетинка на B1P1	+	+*	–	–
Внутренняя щетинка на Re1 P1	+	+	+	–
Количество щетинок на Ri2 P2–P4	2	1–2	1	1
Количество щетинок на Ri3 P2–P4	6–8	5–7	5	5–6
Количество члеников Ri P2	3	3	3	2

* У видов *Calocalanus* этот признак присутствует не всегда, но он обнаружен по крайней мере у *C. pavo* (рисунок 12: 5), *C. neptunus*, *C. plumulosus*, *C. tenuis*, *C. gracilis* (см.: Corral, 1972 а).

Действительно, довольно часто у представителей разных родов и семейств Calanoidea можно видеть утрату некоторых щетинок и шипиков на члениках P1–P4. Однако, упомянутый признак, утрата внешней щетинки на эндоподите P1, не удалось обнаружить ни у представителей надсемейства Calanoidea (кроме рода *Calocalanus*, обычно включаемого в семейство Paracalanidae), ни у большинства видов, традиционно относимых к Diaptomoidei (исключение: представители родов *Eurytemora*, *Epischura* и *Heterocope* из небольшого семейства Temoridae). Наличие именно этого признака позволяет вывести род *Calocalanus* за пределы семейства Paracalanidae и подтвердить установление для него самостоятельного семейства Calocalanidae Bernard 1958

Этот же признак свидетельствует и против включения *Mecynocera clausi* в состав семейства Paracalanidae (подробнее об этом см. раздел 4.1.).

Помимо утраты внешней щетинки на эндоподите P1 для представителей этой ветви эволюции характерны:

1 – Тенденция к слиянию анцестральных члеников антеннулы X и XI. У *Calocalanus* spp. эти членики обычно разделены, но у некоторых его видов они могут быть слитыми полностью (по крайней мере, у *C. pavoninus*, *C. styliremis*, *C. tenuis*) или частично (у *C. gracilis*) (Corral, 1972 a). Эти членики могут быть полностью разделенными у самок и лишь частично разделенными или полностью слитыми у самцов *Ryocalanus* spp. (Tanaka, 1956 a; Андронов, 1992; Markhaseva & Ferrari, 1996; Shimode et al., 2000; Renz et al., 2012). Они полностью слиты у всех видов надсем. Eucalanoidea, у многих видов сем. Bathypontiidae (без *Temoropia* spp.) и у всех видов надсем. Clausocalanoidea, но могут быть частично разделенными у самцов Fosshagenia (сем. Fosshageniidae) и очень немногих Spinocalanidae (Damkaer, 1975; Schulz, 1996 a; Fosshagen & Iliffe, 2004 b). Наличие именно этого признака у видов надсемейств Ryocalanoidea и Bathypontioidea, несмотря на присутствие у их самцов правой геникулирующей антеннулы, стало одним из основных аргументов в пользу их размещения на схеме филогенетических отношений макротаксонов Calanoidea (рисунок 14, а) близ надсемейства Clausocalanoidea.

2 – Тенденция к слиянию анцестральных члеников антеннулы XXVI–XXVIII.

3 – Тенденция к утрате внутренней щетинки на коксоподите P1 (признак «А» на рисунке 12: 1); у видов Calocalanidae и Bathypontiidae эта щетинка присутствует.

4 – Тенденция к утрате внутренней щетинки на первом членике экзоподита P1 (признак «В» на рисунке 12: 1); у видов Calocalanidae и Bathypontiidae она присутствует.

5 – Тенденция к утрате проксимальной внешней щетинки (или шипика) на дистальном членике экзоподита P1 (признак «С» на рисунке 12: 1),

вследствие чего на нем остается лишь одна щетинка (или шипик). У видов Calocalanidae и Bathypontiidae вторая щетинка присутствует, у видов *Ryocalanus*, если судить только по иллюстрациям, она присутствует у всех известных самцов и у самок *R. spinifrons* и *R. antarcticus*, но отсутствует у самок *R. asymmetricus* и *R. bicornis* (Tanaka, 1956 a; Андронов, 1992; Markhaseva & Ferrari, 1996; Shimode et al., 2000; Renz et al., 2012). У видов Spinocalanidae, Clausocalanidae, Aetideidae, Euchaetidae, Scolecitrichidae и близких к ним семейств на этом членике присутствует лишь единственная дистальная щетинка.

6 – Уменьшение количества члеников эндоподита P1 до двух или одного, причем у всех видов надсемейств Spinocalanoidea, Ryocalanoidea и Clausocalanoidea, он 1-члениковый, в большинстве случаев с внутренней лопастью, частью VVКо.

7 – Наличие у всех видов, кроме видов рода *Temorites* и *Temoropia mayumbaensis*, лишь одной щетинки (а не двух) на втором членике эндоподитов P2–P4, причем у *Temoropia minor* и *T. setosa* этот членик несет единственную щетинку.

8 – Уменьшение количества члеников P5 самок и самцов вплоть до полной редукции P5 самки.

Если абстрагироваться от существующего в настоящее время объединения родов в традиционные семейства, то в этой ветви эволюционного древа удастся четко обособить лишь 8 групп родов с хорошо очерченными границами между ними, соответственно, 8 семейств с приоритетными названиями: Calocalanidae, Bathypontiidae s. l., Eucalanidae s. str., Rhincalanidae, Mecynoceridae, Spinocalanidae s. l., Clausocalanidae s. l. и Scolecitrichidae s. l.

В свою очередь эти семейства образуют, на мой взгляд, 3 естественные группы близких семейств, объединяемые здесь в надсемейства: Bathypontioidea, включающее первые 2 семейства, первыми отделившиеся от обсуждаемой ветви эволюции (на рисунке 17 точка дивергенции – 2), Eucalanoidea с семействами Eucalanidae, Rhincalanidae, Mecynoceridae, и Clausocalanoidea s. l.,

объединяющее 3 последние семейства из этого списка (на рисунке 17 точка дивергенции 3). При этом в ряде случаев изменились традиционные родовые составы некоторых из семейств вследствие их объединения с другими семействами или перемещения некоторых родов из одного из них в другое.

3.5. Эволюция подотряда *Diaptomoidi*

Взрослые самцы гипотетического предка *Diaptomoidi*, вероятно, как и самцы *Calanoidei* тоже морфологически мало отличались от самок. В некоторых случаях и сейчас эти различия сравнительно невелики, исключая особенности строения уросомы. Одна из антеннул у самцов всегда геникулирующая. Особенности ее строения рассмотрены в разделе 2.3. Этот предковый вид был уже без внешней щетинки на коксоподите максиллы, и у современных видов ее тоже нет (рисунок 10: 5).

В дальнейшем в процессе эволюции обстоятельства сложились так, что у одного из его потомков геникулирующее устройство формировалось преимущественно на левой антеннуле (для краткости в дальнейших рассуждениях эти виды условно названы «левшами»). Исключения – представители сем. *Metridinidae*, у которых виды даже одного рода, например, *Metridia* и *Pleuromamma*, могут быть как «левшами», так и «правшами» (Andronov, Grudina, 2007; Ершова, Кособокова, 2012). У другого потомка геникулирующее устройство присутствует только на правой антеннуле (условно названы «правшами»). Помимо этих различий «левши» отличались от «правшей» и комплексом других специфических признаков. У самок «левшей» анцестральные членики антеннулы I–III всегда слиты вместе (у *Hyperbionyx pluto* они частично разделены). Дистальный, третий членик эндоподита P1 «левшей» несет не более 5 щетинок (у наименее специализированных «правшей» их 6). В пользу обособления «левшей» свидетельствует и такой признак, как наличие у их представителей на базиподите P1 своеобразного выроста разной формы, в виде крючка или простого бугорка, отмеченного, по

крайне мере, у некоторых видов родов *Metridia*, *Pleuromamma*, *Heterorhabdus*, *Heterostylites*, *Mesorhabdus*, *Disseta*, *Lucicutia*, *Nullosetigera*, *Pseudhaloptilus* (последний из родов см.: Sewell, 1947, textfig. 44, как *Pachyptilus*), а также у *Hyperbionyx pluto* и *Lamiantennula longifurca* (Ohtsuka et al., 1993; Markhaseva & Schulz, 2006 b). Видимо, уже предок «левшей» утратил внешнюю щетинку на предпоследнем, пятом членике эндоподита максиллипеды, поскольку она отсутствует у всех ныне живущих видов этой группы семейств. Примечательно также, что многие «левши», по меньшей мере виды семейств Lucicutiidae, Heterorhabdidae и Metridinidae относятся к светящимся копеподам (Гептнер, 1973).

На основании перечисленного комплекса признаков «левши» объединены в надсемейство Arietelloidea.

Виды «левшей» – преимущественно батипелагические, но среди них немало и вторично перешедших к донному образу жизни. В продуктивных зонах океана отдельные виды могут образовывать плотные скопления в верхнем 200-метровом слое (Андронов, 1971; 1975; Тимонин, 1990, 1993, 1997; и др.).

«Правши» примечательны тем, что геникулирующее устройство формируется исключительно на правой антеннуле самца. Членики антеннулы, предшествующие основному геникулирующему «суставу», у «правшей» обычно более крупные, мощные, часто с крепкими зубцами (рисунок 4: 5), в отличие от «левшей», у которых аналогичные членики обычно мало отличаются от предшествующих члеников по длине и ширине.

Первый членик антеннулы, как правило, отделен от второго. Исключение составляют лишь единичные представители первичнодонных Calanoida (см. раздел 4.2.1). У видов надсемейства Diaptomoidea членики антеннулы II–IV самок всегда полностью слиты между собой, у видов Pseudocyclopoidea они могут быть разделенными полностью или частично. Членики X и XI никогда не бывают полностью слитыми, хотя бы частично они разделены (Bowman, 1978). Виды родов *Placocalanus* (сем. Ridgewayiidae) и *Pseudocyclops* (сем. Pseudocyclopidae) с очень короткой антеннулой, у которых на проксимальном конце в единый комплекс слито большее количество члеников. У самцов обоих

родов количество слившихся члеников антеннулы обычно большее, чем у самок.

Эволюция предкового вида «правшей» привела к формированию видов двух групп семейств, объединяемых в надсемейства Pseudocyclopoidea и Eраcteriscoidea с одной стороны и Diaptomoidea с другой (Андронов, 1974; Park, 1986), представители которых различаются не только по морфологическим признакам, но и экологически. На рисунке 17 моменту расхождения предков этих групп семейств соответствует узел дивергенции (4).

Подобно предкам, живя близ дна, на субстрате и между его фрагментами, виды Pseudocyclopoidea и Eраcteriscoidea сохранили ряд анцестральных признаков (признаки 3, 5, 15, 16, 17 из их перечня в начале раздела 3.2., стр. 82–83), не встречающихся в других надсемействах. Из упомянутого перечня они утратили 8-й признак, сохранившийся у видов других ветвей эволюции, и приобрели некоторые признаки специализации. У некоторых видов рострум стал раздвоенным, окологотовые конечности в ряде случаев подверглись существенной редукции, а P5 самца в большинстве случаев стала сильно специализированной.

Комплекс из 3 признаков встречается исключительно у видов этих надсемейств: а) наличие лишь 2 внешних зубцов на третьем членике экзоподитов P2 (всегда), при наличии б) 3 внешних зубцов на аналогичном членике P3 и P4 (у подавляющего большинства видов) и в) наличие 3 внешних шипов на третьем членике экзоподитов P5 самок (исключения: *Erebonectes nesioticus*, *Erebonectoides macrochaetus* и *Cryptonectes brachiceratus* – у этих видов здесь только 2 шипа). У всех видов на экзоподите антенны удается различить не более 9 члеников, принимая во внимание и слившиеся членики, сохранившие свои щетинки. Наличие этого комплекса признаков позволяет с большой долей вероятности утверждать, что все виды этой группы произошли от одного предка, уже обладавшего перечисленными уникальными признаками. Этот комплекс признаков позволяет считать установление надсемейства Eраcteriscoidea недостаточно обоснованным, а входящие в него роды

переместить в надсемейство Pseudocyclopoidea с единственным семейством Pseudocyclopidae (Андронов, 2007 б). И хотя представители первичнодонных Calanoida сохранили больше анцестральных, плезиоморфных признаков, чем пелагические, на примере строения сложно устроенных P5 самцов и некоторых других признаков отчетливо видно, что они, обитая на дне, близ дна и в пещерах с океанической водой, прошли не менее сложный самостоятельный эволюционный путь, чем представители остальных надсемейств.

Надсемейство Pseudocyclopoidea вряд ли можно назвать процветающим. В обычных условиях в океане живут представители лишь нескольких входящих в него родов: *Pseudocyclops*, *Ridgewayia*, *Placocalanus*, *Exumella*, *Epacteriscus*, *Miheptneria* и некоторые другие, большинство из которых, кроме первого, включают в себя очень небольшое количество видов. Виды большинства остальных известных родов этих надсемейств – троглобионты, и, вероятно, именно это обстоятельство помогло им сохраниться до наших дней.

Для самок надсемейства Diaptomoidea характерно полное слияние внутренней щетинки второго членика экзоподита P5 с несущим ее члеником, и этот признак прослеживается и на пятой копеподитной стадии, по крайней мере, у видов семейств Centropagidae, Diaptomidae, Temoridae (Grice, 1969, 1971 a; Lawson & Grice, 1970; Chapman & Burns, 1976; Степанова, 1982; Ferrari & Ueda, 2005; и др.). Справедливости ради, следует отметить, что в ряде публикаций на рисунках P5 самок V копеподитной стадии показано, что эта гипертрофированная щетинка отделена от членика (Humes & M.S. Wilson, 1951; Humes, 1960; Pezzani Hernandez, 1975). Но в этих случаях линия раздела между шипом и несущим его члеником – это, возможно, не истинный шов, а складка, возникающая на препарате вследствие деформации P5, придавленной покровным стеклом.

Внешний вид P5 самки может быть от едва измененной двуветвистой, близкой к плавательному типу строения (многие Centropagidae) до сильно редуцированной, одноветвистой, порой лишь с 2–3 свободными члениками (Temoridae, Candaciidae, Acartiidae). P5 самцов бывают от слабо измененных,

двуетвистых, с клешневидным образованием (*Centropages spp.*) или без него (роды *Gladioferens*, *Dussartopages*), до сильно специализированных одноветвистых, тоже с клешневидным образованием но другого плана строения (*Pontellidae*, *Candaciidae* и другие) или без него (*Acartiidae*, *Parapontellidae* и др.).

В отличие от *Pseudocyclopoidea* надсемейство «правшей», *Diaptomoidea* – процветающая группа *Calanoida* – обитатели верхних слоев воды. Они освоили все биотопы, обитают как в пелагиали и эпипелагиали, так и у дна, как в морской, так и в распресненной и пресной водах, способны повсеместно образовывать массовые скопления.

ГЛАВА 4. КЛАССИФИКАЦИЯ

4.1. Подотряд *Calanoidei*

Предок *Calanoidei* должен был нести все плезиоморфные признаки, встречающиеся у современных наименее специализированных видов подотряда (*Bathycalanus* spp., *Calanus* spp.): полностью разделенные грудные сегменты тела, антеннулы самки и самца из 25 свободных члеников, примитивные околоротовые конечности фитофага-фильтратора, одинаково хорошо развитые у самки и самца, плавательный тип строения P1–P5, нормально развитый CDH.

Морфологические особенности околоротовых конечностей у видов семейств этого подотряда отражают тип и направление специализации питания рачков и фактически указывают на сходство в условиях обитания большинства видов. Такая специализация в результате конвергентной эволюции может привести к их морфологическому сходству в разных ветвях эволюции и этим замаскировать родственные связи, затрудняя выявление направления путей эволюции. В качестве примера можно указать на определенное сходство в изменении строения крупных щетинок на максилле у видов крупных *Calanoida*, обитателей батипелагиали, *Bathycalanus* (сем. *Megacalanidae*) и *Temorites* (сем. *Bathypontiidae*), дистальный конец которых приобрел червеобразную гибкость и несет плотный ряд мелких волосков (Wolfenden, 1911, Taf. XXIII, 2, 3; Sars, 1924, pls. IV, 8; CXXXVI, 9; Deevey, 1973, fig. 2; 1979, figs. 2 b, 5 a; Бродский и др., 1983, рис. 85–87). Поэтому признаки, отражающие особенности строения околоротовых конечностей, использовались с большой осторожностью. Исключение составляют виды более 40 родов группы «брэдфордских» семейств, представители которых несут своеобразно измененные щетинки в дистальной части эндоподита максиллы и на синкоксе максиллипеды.

Строение торакопод, кроме P1 и P5, наиболее консервативно, и основные изменения, затрагивающие их, заключаются в степени редукции члеников их экзо- и эндоподитов и количества щетинок на них. Довольно изменчивая P1

дает, пожалуй, наибольшее количество признаков, необходимых для классификации этого подотряда (рисунок 18).

Надсемейство Calanoidea. Общие признаки: X и XI членики антеннулы самки полностью или частично разделены; IX и X анцестральные членики экзоподита антенны слиты, причем их общая длина многократно больше длины предшествующего членика; внутренняя щетинка на Re1 P1, как правило, имеется, внешний край Re3 P1 с 2 щетинками, щетинка на внешней стороне дистального членика Ri P1 присутствует (см. соответственно признаки «В», «С» и «D» на рисунке 12: 1).

Состав: традиционные очень близкие между собой семейства Megacalanidae, Calanidae и Paracalanidae (без родов *Calocalanus* и *Mecynocera*) (приложение, таблица А).

Одно из четырех надсемейств Calanoidei, наиболее примитивные виды которых из первых двух семейств довольно близки к гипотетическому предковому виду этой ветви эволюции Calanoidea. Их самки, как правило, сохранили нормально развитые околоротовые конечности, 2-ветвистые торакоподы P1–P4 с 3-члениковыми ветвями. P5 плавательного плана строения с незначительными различиями у некоторых видов между P5 самок и самцов. У видов семейства Paracalanidae ноги P5 сильно редуцированы, 1-ветвистые, иногда вообще отсутствуют. Половой диморфизм обычно выражен весьма отчетливо. Для самок характерны полностью или частично разделенные X и XI членики антеннулы, для самцов многих, но не всех родов этих семейств – присутствие килевидного выроста (CDH) на спинной стороне синцефалона самцов.

Семейство Calanidae s. l. В системе Гисбрехта семейство Calanidae включало несколько подсемейств, в том числе Calanina и Paracalanina, ранг которых Carc (Sars, 1924–1925) поднял до ранга семейства, ставших соответственно семействами Calanidae и Paracalanidae (Приложение, таблица А). Позднее в состав первого из них Carc включил также роды *Megacalanus*, *Bathycalanus*, и *Bradycalanus*, которые впоследствии были выделены в самостоятельное семейство Megacalanidae (Sewell, 1947).

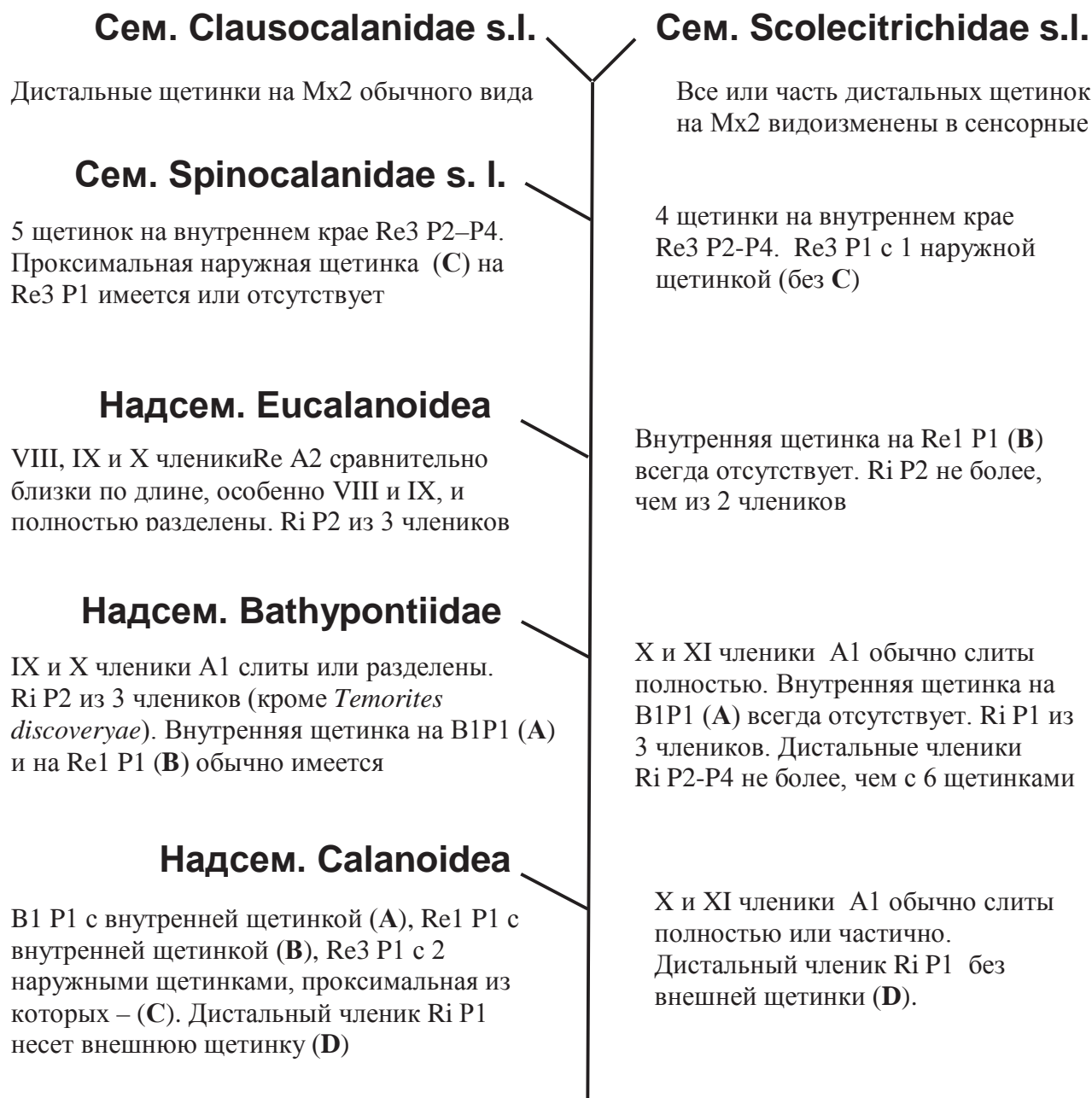


Рис. 18. Филогенетические отношения надсемейств и некоторых семейств подотряда Calanoidei (местоположение щетинок A–D на P1 см. на рис.: 12, 1)

Для самцов многих, но не всех, родов этих семейств характерно присутствие килевидного выроста на спинной стороне синцефалона, CDH (см., напр., рисунок 1: 3, 5, 6). Этот признак обнаружен только в упомянутых трех семействах, а также в монотипическом семействе *Mecynoceridae* (Corral, 1972 a, 1972 b; Андронов, 1973 в; Nishida, 1989). Несмотря на то что предназначение

CDH не совсем понятно, его наличие или отсутствие позволяет в ряде случаев уточнить родственные связи в этой группе семейств (приложение, таблица А).

Данные этой таблицы отчетливо показывают, что представленные в ней роды надсемейства Calanoidea распадается на две группы: 1) Megacalanidae (роды *Bathycalanus*, *Bradycalanus* и *Megacalanus*) + Calanidae и 2) Paracalanidae. Различия между этими группами семейств отражены в пунктах 9–10, 14–15 и 21–22 таблицы и касаются особенностей строения P2–P5. В таблице не отражено, что у самок и самцов Megacalanidae и Calanidae ноги P5 всегда 2-ветвистые, ветви P5 самки всегда 3-члениковые, хотя у самцов эндоподиты могут быть сильно редуцированными. Наряду с этим видно, что в обеих группах CDH присутствует у видов не всех родов.

С учетом наличия или отсутствия CDH у самцов семейство Calanidae, казавшееся до недавнего времени достаточно монолитным, распадается на две естественные группы родов. Одна из них, с CDH у самцов (Nishida, 1989, Table 3) и с разделенными синцефалом и первым торакальным сегментом, включает роды *Calanus*, *Calanoides*, *Mesocalanus* и *Neocalanus*. У их самцов ноги P5 асимметричны по длине и степени редукции члеников, но они никогда не видоизменены в хватательные конечности (рисунок 19: 2–6).

Самцы другой группы, включающей роды *Undinula*, *Cosmocalanus*, *Nannocalanus* и *Canthocalanus*, не имеют CDH, и их синцефалон слит с первым торакальным сегментом. Левая P5 самцов превращена в хватающие приспособления. В каждом роде план строения P5 сильно отличается от P5 других, и приспособление для захвата образовано разными члениками, видоизмененными в каждом случае по-своему (рисунок 19: 7–11). У самцов рода *Nannocalanus* P5 изменена менее, чем у остальных родов. И если на V копеподитной стадии самцы первой группы внешне неотличимы от самок этой же стадии, то, по крайней мере, у первых двух родов второй группы P5 самцов асимметричная не только на V, но и на IV копеподитной стадии и отчетливо отличается от P5 самок своего вида (Андронов и др., 2001, 2005) (рисунок 20).

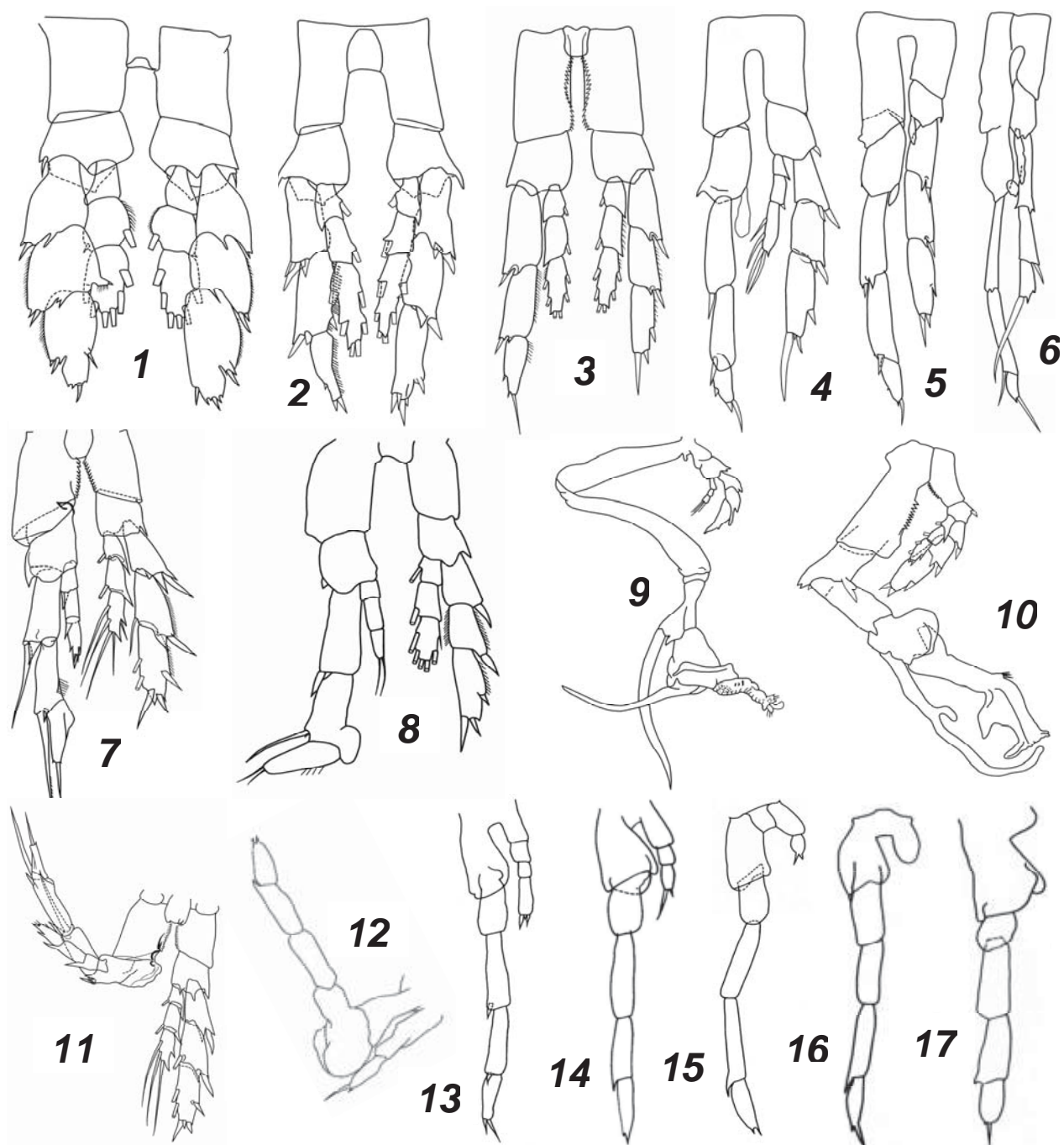


Рис. 19. Варианты строения P5 самцов семейств Calanidae s. l. (1–11), Paracalanidae (12, 14–17) и Calocalanidae (13). 1 – *Megacalanus princeps*; 2 – *Calanus tonsus*; 3 – *Calanus finmarchicus*; 4 – *Calanoides carinatus*; 5 – *Calanoides philippinensis*; 6 – *Calanoides patagoniensis*; 7 – *Nannocalanus elegans* Andronov; 8 – *Canthocalanus pauper*; 9 – *Undinula vulgaris*; 10 – *Cosmocalanus darwinii*; 11 – *Nannocalanus elegans* с согнутой левой ногой P5; 12 – *Paracalanus parvus* с согнутой левой ногой P5; 13 – *Calocalanus pavo*; 14 – *Parvocalanus elegans*; 15 – *Paracalanus nanus*; 16 – *Bestiolina zeylonica*; 17 – *Delibus nudus* (по: 1 – Бродский и др., 1983; 2 – Бродский, 1964; 3 – Sars, 1903; 4 – Ramirez, 1966; 5 – Kitou & Tanaka, 1969; 6, 10 – Бродский, 1972; 7, 11 – Andronov, 2001; 8, 12 – Wolfenden, 1906 а; 9 – Owre & Foyo, 1967; 13, 15 – оригинал; 14, 16, 17 – Андронов, 1972 а, 1972 б, 1972 в)

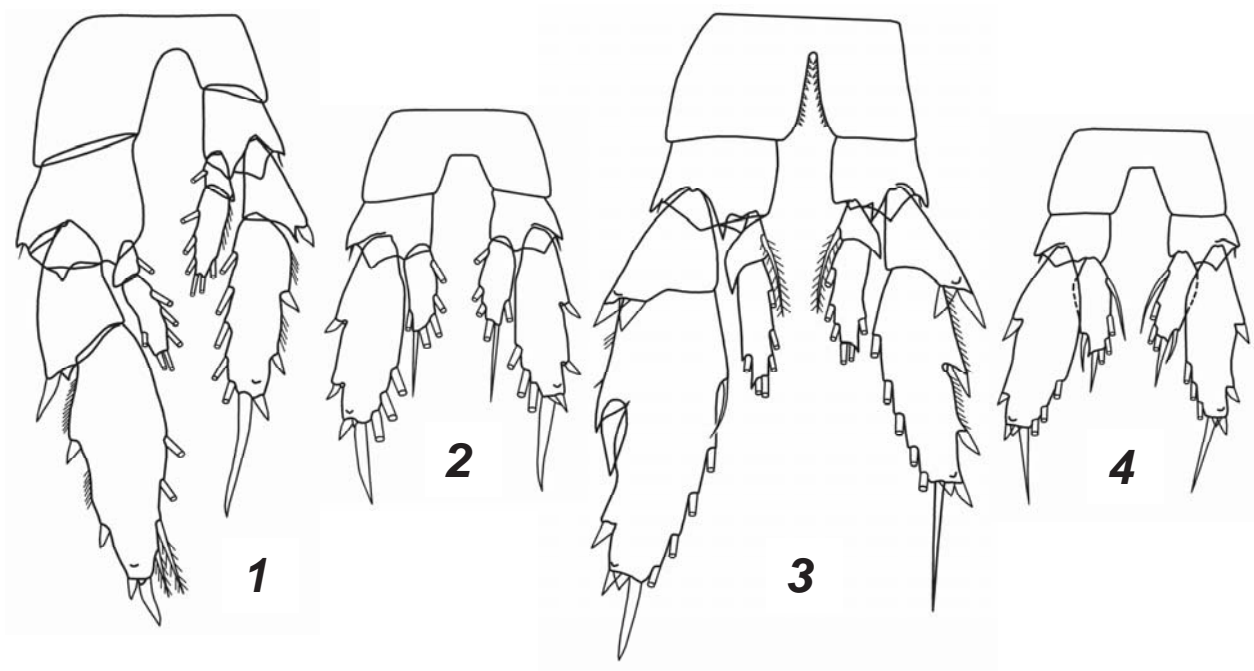


Рис. 20. Строение P5 самцов *Undinula vulgaris* (1 и 2) и *Cosmocalanus darwinii* (3 и 4). 1 и 3 – V копепоидитная стадия, 2 и 4 – IV копепоидитная стадия (по: Андронов и др., 2005)

Самцы группы родов с CDH отличаются от самок не только 5-сегментной уросомой и асимметричной P5, но и половым диморфизмом, хорошо заметными различиями во внешнем виде цефалоторакса. У самцов без CDH цефалоторакс внешне почти такого же вида, как у самок, лишь немного отличаясь пропорциями длины и ширины, более вытянутый или, наоборот, более коренастый, но с такими же, как у самки плавными обводами тела. Таким образом, половой диморфизм в строении цефалоторакса у этой группы родов проявляется относительно слабо, хотя характерные половые отличия в строении уросомы и P5 сохраняются в обеих группах.

Объективность обособления упомянутых групп родов семейства недавно была показана и средствами кладистического анализа (Bradford-Grieve & Ahyong, 2010). Эти же авторы отмечают, что представители первой группы родов (с CDH у самцов) совершают онтогенетические миграции, тогда как виды другой группы таких миграций не совершают.

На основании представленных различий обсуждаемым группам родов семейства Calanidae s. str. Dana придается ранг подсемейства: номинативное, подсемейство Calaninae Dana 1849 (с родами *Calanus*, *Calanoides*, *Mesocalanus* и *Neocalanus*) и подсемейство Undinulinae Andronov 2014 (с родами *Undinula*, *Cosmocalanus*, *Nannocalanus* и *Canthocalanus*).

Сопоставление видов семейства Megacalanidae с видами Calanidae показывает, что принципиальные различия между ними заключаются лишь в количестве шипов на внешнем крае дистального членика экзоподитов P2–P4: у первых их 3, у вторых – только 2. Даже уникальный признак, загнутый к основанию членика крючковидный отросток на базиподите P1, хотя и присутствует не у всех видов, но отмечен и в семействе Calanidae (род *Neocalanus*), и в семействе Megacalanidae (род *Megacalanus*) (рисунок 11: 8–10).

У видов Megacalanidae ветви P1 – 3-члениковые, за исключением *Bathycalanus richardi*, у которого 2-й и 3-й членики экзоподита P1 слились. На базиподитах P2 и P3 всегда присутствует отделенный от него наружный шипик. На базиподитах P4 и P5 этот шипик, точнее, заостренный вырост, присутствует, но он слит с члеником (Bradford-Grieve, 1994, fig. 4, K–N. В пазухе, образованной его основанием и внешним краем базиподита P4 и P5 присутствует обычно достаточно хорошо заметный волосок (на рисунке 11: 5 показан стрелкой). Такой комплект признаков, как уникальный набор отделенных и не отделенных шипов на базиподитах P2–P5, насколько мне известно, имеется лишь в этих двух семействах Calanoidei, что лишний раз подтверждает близость входящих в них родов. Примечательно, что такое же распределение отделенных и неотделенных шипов на базиподитах P3–P5 (исключая P2 – см. раздел 2.9.), включая наличие внутренних волосков в пазухах шипов на базиподитах P4 и P5, присутствует и у *Azygokeras* (Pseudocyclopoidea, Diaptomoidei). Следовательно, эти признаки изначально присутствовали и у общего для обоих подотрядов предка Calanoidea.

На основании приведенных аргументов семейство Megacalanidae с 3 родами логично вернуть в состав семейства Calanidae в ранге подсемейства.

Таким образом, в результате предлагаемых таксономических преобразований в семействе Calanidae s. l. обособляются 3 подсемейства: Megacalaninae Sewell 1947, Calaninae Dana 1849 и Undinulinae Андронов 2014. Диагноз подсемейства Megacalaninae соответствует диагнозу традиционного семейства Megacalanidae. Диагноз подсемейства Calaninae – соответствует диагнозу семейства Calanidae, включая уточнение: синцефалон и Th1 разделены, на синцефалоне взрослых самцов присутствует CDH, P5 самцов в той или иной степени асимметричная, но не превращена в хватательную конечность.

Дифференциальный диагноз подсемейства Undinulinae Andronov 2014:

Соответствует диагнозу семейства Calanidae, но с уточнением: синцефалон и Th1 слиты, на дорсальной стороне синцефалона взрослых самцов CDH отсутствует, левая нога P5 самцов преобразована в хватательную конечность. Типовой род: *Undinula* A.Scott, 1909.

Примечание. Несмотря на то, что между авторитетными специалистами, занимавшимися систематикой семейства Calanidae s. str. в последние годы (Бродский, 1972; Бродский и др., 1983; Bradford & Jillette, 1974; Bradford, 1988; Bradford-Grieve, 2002 b), нет единого мнения о родовом составе семейства и составе родов, это мало что меняет, поскольку их разногласия касаются только таксонов, находящихся внутри выделенных подсемейств.

Виды подсемейства Megacalaninae довольно малочисленны и являются типичными представителями глубоководного планктона. Виды двух других подсемейств играют определяющую роль в формировании продуктивности морских вод. Систематике и биологии этих видов посвящена огромная литература. По способу питания Calaninae и Undinulinae – типичные фильтраторы, преимущественно фитофаги (Арашкевич, 1969; Андронов, 1979 б; и др.), хотя в отсутствие растительной пищи могут питаться и мелкими животными (Беклемишев, 1954).

В умеренных и полярных широтах, а также у западных берегов материков доминируют представители подсемейства Calaninae. Общеизвестна роль

Calanus finmarchicus в Северной Атлантике, других близких ему видов – в дальневосточных морях (см., например, Бродский, 1950; Бродский и др., 1983). У западных берегов Африки, в зонах прибрежного апвеллинга, не меньшую роль играет *Calanoides carinatus*, специфика развития которого определяет всю сезонную динамику биомассы кормового для рыб планктона (Андронов, 1971, 1975, 1976 а, 1976 б, 2000). Наибольшее количество рачков отмечается в верхнем 200-метровом слое, хотя на стадии старших копеподитов их можно нередко встретить и на значительно бóльших глубинах, до 1000 м и более.

В тропических и субтропических водах открытого океана доминируют виды подсемейства Undinulinae. Их появление близ берегов свидетельствует о вторжении сюда поверхностных вод открытого океана.

Семейство Paracalanidae s. str. Не вызывает сомнения близость семейств Calanidae s. l. и Paracalanidae (без родов *Calocalanus* и *Mecynocera*). Эта близость выражается в сходстве внешнего облика и расчленении тела, сходном строении окологротовых конечностей, наличии внешней щетинки на коксоподите максиллы, внутренней щетинки на коксоподите P1 (среди Paracalanidae только у видов *Paracalanus*) (признак «А» на рисунке 12: 1) и CDH на синцефалоне самца у видов некоторых родов. Представители Paracalanidae существенно меньше размером, эндоподит их P1 не более, чем из 2 члеников, и P5 самок и самцов сильно редуцирована, без эндоподитов, сильно отличается от P2–P4. У самок P5 может вообще отсутствовать, но для всех видов характерно то, что экзо- и эндоподиты P2–P4 3-члениковые, на внутреннем крае дистального членика экзоподита P2–P4 всегда присутствуют 5 щетинок, а на дистальном членике эндоподитов P2–P4 присутствуют обычно 7 щетинок, хотя у видов *Bestiolina* их может быть только 6 (Sewell, 1914; Shen & Lee, 1966; Андронов, 1972 б; Li & Huang, 1984; Ali et al., 2007). На внешнем крае дистального членика экзоподитов P2–P4, как и у видов Calaninae и Undinulinae, присутствуют только 2 шипа (приложение, таблица А).

Ревизия видового состава родов *Paracalanus* и *Acrocalanus* привела к выделению из них самостоятельных родов *Parvocalanus*, *Delibus* (= *Delius*) и

Bestiolina (= *Bestiola*) (Андронов, 1970, 1972 а, 1972 б, 1972 в, 1991). Выяснилось, что, подобно родам семейства Calanidae, роды семейства Paracalanidae по наличию или отсутствию CDH также отчетливо распадаются на 2 группы. У самцов *Acrocalanus*, *Bestiolina* и *Paracalanus* CDH имеется, тогда как у самцов *Parvocalanus* и *Delibus* его нет, и половой диморфизм во внешнем облике слабо выражен. Подобно самцам, например, видов *Nannocalanus*, спинная сторона цефалоторакса последних гладкая, пучки мышц мало контрастные, обводы тела округлые (González & Bowman, 1965; Андронов, 1972 а; 1972 в; Bradford-Grieve, 1994; Andronov, 2001; Andronov et al., 2006). Наряду с этим у видов *Acrocalanus*, *Paracalanus* и *Parvocalanus* присутствует второй признак, не встречающийся у других Calanoida – наличие мелких зубчиков на внешнем крае экзоподитов P2–P4, представляющие собой измененные, утолщенные волоски, которые обычны на внешнем крае экзоподитов у очень многих Calanoida. Однако у видов *Delibus* и *Bestiolina* такие зубчики отсутствуют.

То, что обе группы родов Paracalanidae имели общего с видами Calanidae предка, не вызывает сомнения. Трудности заключаются в попытках дать однозначный ответ: был ли у этих групп родов один общий предок, или их было два, поскольку группы родов Paracalanidae с CDH у самцов, с одной стороны, и без него, с другой, совмещают такие признаки, как:

1 – наличие зубчиков на внешнем крае экзоподитов P2–P4 и у видов *Parvocalanus* (без CDH), и у *Paracalanus* (имеющего CDH) – уникальный признак, встречающийся только у видов семейства Paracalanidae, и

2 – отсутствие этих зубчиков у видов *Bestiolina* (при наличии CDH) и у *Delibus* (без CDH).

Более логичным выглядит предположение о том, что у всех Paracalanidae был общий предковый вид, имевший CDH, зубчики на внешнем крае экзоподитов P2–P4 и редуцированные до их современного состояния P1 и P5. В дальнейшем один из его потомков сохранил CDH и сформировал роды первой группы. Второй потомок по каким-то причинам утратил CDH, сформировав

вторую группу родов. Зубчики на внешнем крае P2–P4 в разных группах родов были утрачены независимо друг от друга.

Следовательно, семейство Paracalanidae s. str. в традиционном объеме включает 2 группы родов, различающихся наличием или отсутствием CDH. На основании наличия или отсутствия этого признака роды *Paracalanus*, *Acrocalanus* и *Bestiolina* выделяются в номинативное подсемейство Paracalaninae Giesbrecht 1893, роды *Parvocalanus* и *Delibus* – в подсемейство Parvocalaninae Andronov 2014.

Диагнозы подсемейств:

Подсемейство Paracalaninae Giesbrecht 1893. Синцефалон и торакс слиты, два последних сегмента торакса разделены. На спинной стороне синцефалона самца килевидный вырост, CDH, присутствует. Уросома самки из 4 сегментов, самца – из 5. Рострум с 2 сильно удлинненными и заостренными на дистальном конце отростками. Антеннула самки 25-члениковая со следами слияния между 8 и 9 свободными члениками. Антеннула самца короткая, вздутая при основании, терминальный членик очень маленький, иногда слит с предыдущим. Эндоподит P1 2-члениковый, P2–P4 3-члениковый, с шипиками на задней поверхности. Внешний край терминального членика экзоподитов P2–P4 с мелкими зубчиками на внешнем крае или без них. P5 самки 0–3-члениковая. Левая P5 самца 5-члениковая, правая 0–3 члениковая.

Типовой род *Paracalanus* Voeck 1864. Род мужской.

Подсемейство Parvocalaninae Andronov 2014. Синцефалон и торакс слиты, два последних сегмента торакса слиты или разделены. На спинной стороне синцефалона самца килевидный вырост, CDH, отсутствует. Уросома самки из 4 сегментов, самца – из 5. Рострум раздвоенный, в виде двух крепких и широких отростков треугольной формы. Антеннула самки 25-члениковая. Антеннула самца короткая, вздутая при основании, терминальный членик очень маленький, иногда слит с предыдущим. Эндоподит P1 1–2-члениковый, P2–P4 3-члениковый, с шипиками на задней поверхности. Внешний край второго и третьего члеников экзоподитов P2–P4 с мелкими зубчиками или без них. P5

самки 2-члениковая, правая P5 может отсутствовать. Левая P5 самца 5-члениковая, правая 2–3-члениковая, либо отсутствует.

Типовой род: *Parvocalanus* Andronov, 1970. Род мужской.

В состав семейства Paracalanidae обычно включают и род *Calocalanus* Giesbrecht 1888, насчитывающий к настоящему времени около 50 видов, хотя R.B.S. Sewell (1929) относил этот род к семейству Pseudocalanidae (ныне – Clausocalanidae).

М. Bernard (1958) предложила выделить род *Calocalanus* вместе с двумя описанными ею родами *Leptocalanus* и *Dolichocera* в самостоятельное семейство Calocalanidae. Валидность новых родов, позднее переименованных соответственно в *Ischnocalanus* и *Dolichocera* (см.: Bernard, 1963), вызывает сомнение, поскольку их диагнозы не несут принципиальных отличий от диагноза рода *Calocalanus*. Более того, описания видов, кроме самки *Leptocalanus* (= *Ischnocalanus*) *equalicauda* (Bernard, 1958, pl. IV, c–f), сделаны по неполовозрелым особям V копепоидитной стадии, видовую принадлежность которых по авторским текстам и рисункам определить довольно сложно. Самка и самец *Dolichocera tenuis*, судя по figs. 15 и 16 из упомянутой статьи (1958), описаны по экземплярам самца *Mecynocera clausi* V копепоидитной стадии.

Некоторые карцинологи приняли семейство Calocalanidae (Corral, 1970, 1972 a, 1972 b; Björnberg, 1972; Bowman & Abele, 1982; и другие), другие сочли его установление мало обоснованным (Андронов, 1970, 1973 б; Бродский и др., 1983; Huys & Boxshall, 1991; Bradford-Grieve, 2002 b; Vives, Shmeleva, 2007; и другие).

Ряд признаков действительно сближает виды рода *Calocalanus* с родами семейства Paracalanidae: 3-члениковые ветви P2–P4 (кроме самых мелких видов, вроде *C. minutus*), наличие лишь 2 внешних шипов на дистальных члениках их экзоподитов, план строения P1, присутствие характерных рядов шипиков на задней поверхности P2–P4, одноветвистые P5 самок и самцов. Но эти признаки свойственны представителям и других семейств подотряда Calanoidei. Внешний облик самок и особенно самцов, очень короткая уросома

самок (из 2–3 члеников, а не из 4, как у Paracalanidae) сближает этот род скорее с родами Eucalanidae. Известны описания самок *Calocalanus* с 4-члениковой уросомой (Shmeleva, 1965; Шмелева, 1973, 1975 а, 1975 б; Bernard, 1958), но, по крайней мере, некоторые из этих видов (например, *C. gresei*, *C. longifurca*, *C. lomonosovi*, *C. longisetosus*, *C. omaniensis*, *C. pseudocontractus*) описаны, судя по иллюстрациям к их описаниям, скорее всего, по самкам V копеподитной стадии, видовую принадлежность которых еще предстоит выяснить.

Самцы *Calocalanus* обычно описаны довольно кратко и пока известны лишь для немногих видов (Corral, 1972 а, 1972 б; Shmeleva, 1965; Шмелева, 1973; Bradford-Grieve, 1994). У них отсутствует CDH, некоторые околоротовые конечности сильно редуцированы, P5 – 1-ветвистые (рисунок 19: 13) и морфологически весьма похожи на P5 видов Paracalanidae (рисунок 19: 14–17), половое отверстие на генитальном сегменте самца может располагаться как слева (обычное положение у большинства Paracalanidae), так и справа, например, у *C. pavoninus*, *C. contractus* (Corral, 1972 б).

Несмотря на наличие у них ряда общих с остальными родами семейства Paracalanidae признаков, у всех видов *Calocalanus*, в отличие от прочих видов надсемейства Calanoidea, отсутствует внешняя щетинка на дистальном конце эндоподита P1 (признак «D» на рисунке 12: 1). Наличие данного признака у видов *Calocalanus* и полное слияние X и XI члеников антеннулы у самок некоторых видов рода, упомянутое ранее, позволяет вывести этот род из семейства Paracalanidae и рассматривать его как самостоятельный таксон в ранге семейства Calocalanidae, располагая его на одной эволюционной ветви вместе с надсемействами Bathypontioidea, Eucalanoidea и Clausocalanoidea.

Основное отличие видов *Calocalanus* от видов Eucalanoidea заключается в строении экзоподита антенны, IX и X дистальные членики которого у видов *Calocalanus* слиты вместе, тогда как у видов Eucalanoidea они всегда разделены. Помимо этого, в отличие от представителей последнего, у видов Eucalanoidea отсутствуют внутренняя щетинка на коксоподите P1 (признак «A» на рисунке 12: 1) и проксимальная щетинка на внешнем крае дистального, третьего

членика экзоподита P1 (признак «С» на рисунке 12: 1), а количество щетинок на втором и третьем члениках эндоподитов P2–P4 составляет всего 1 и 5 соответственно. На мой взгляд, по наличию упомянутых признаков «А», «В» и «С» семейство Calocalanidae наиболее близко к семействам надсемейства Bathypontioidea s. l.

Многочисленные виды семейства Paracalanidae – типичные обитатели поверхностных вод всех океанов, особенно тропических и субтропических, но в полярных водах, видимо, не встречаются. Большинство видов, как неритических, так и океанических, живут в воде с нормальной морской соленостью. Некоторые виды обнаружены в распресненных водах эстуариев рек, Балтийском и Черном морях (см., например: Shen & Li, 1963; Бродский и др., 1983; Губанова и др., 2002; Селифонова, Шмелева, 2007; Селифонова, 2012; и другие). По способу питания – это типичные фильтраторы-фитофаги (Арашкевич, 1969).

Надсемейство Bathypontioidea. К систематике семейств Bathypontiidae и Fosshageniidae. *Общие признаки:* внутренние щетинки на B1 P1 (кроме некоторых видов *Calocalanus*) и на Re1 P1 имеются (соответственно признаки «А» и «В» на рисунке 12: 1), дистальная щетинка на внешней стороне эндоподита P1 (признак «D») всегда отсутствует, внешний край дистального членика Re3 P1 (признак «С») с 2 щетинками, IX и X анцестральные членики экзоподита антенны у самки обычно слиты (кроме некоторых видов *Calocalanus*), и их общая длина многократно больше длины VIII членика.

Состав: традиционные семейства Calocalanidae, Bathypontiidae, Fosshageniidae.

Положение семейств Bathypontiidae и Fosshageniidae в системе Calanoida и выделение последнего из них в самостоятельное надсемейство все еще остается дискуссионным, и родовые составы семейств нельзя считать устоявшимся (Boxshall & Halsey, 2004; Ferrari & Ueda, 2005; WoRMS, 2009: Bathypontiidae. Fosshageniidae. Temoridae).

Семейство Bathypontiidae установлено К.А. Бродским (1950) для двух близких, по его мнению, родов, *Bathypontia* и *Temorites*, прежде относимых, соответственно, к семействам *Parapontellidae* и *Temoridae*. Какого-либо обоснования для установления этого семейства автором приведено не было. В последующие годы состав семейства неоднократно пополнялся, в него включали роды, систематическое положение которых в год их описания также было не совсем понятным, в частности, роды *Alloiopodus*, *Foxtonia*, *Zenkevitchiella*. К монотипическому роду *Temorites* был отнесен второй вид, *Temorites discoveryae*, заметно отличающийся от типового вида, поэтому при дальнейшем обсуждении таксономической близости родов *Bathypontia* и *Temorites* речь будет идти только о *Temorites brevis*.

Несмотря на некоторые различия, виды родов *Bathypontia* и *Temorites* действительно очень близки друг к другу. Сравнение оригинального материала и иллюстрированных описаний *Temorites brevis* (Sars, 1900; Tanaka, 1965) с материалами и видами *Bathypontia* (Sars, 1924–25; Бродский, 1950; Tanaka, 1965; Park, 1970; Wheeler, 1970; Deevey, 1973, 1979; Roe, 1975) показывает, что все признаки перекрываются, и что *Temorites brevis* отличается от видов *Bathypontia* не более, чем последние отличаются друг от друга.

В самом деле, согласно характеристике, приводимой G.V. Deevey (1973) для рода *Bathypontia*, представители *Temorites* по всем признакам сходны с ним. Только у самцов этих родов Calanoida встречается такой по-своему уникальный признак, как отличающиеся большим размером и иной формой внешний шип на втором членике экзоподита правой P2, в то время как на левой P2 он нормальных размеров и формы. Единственные качественные отличия *Temorites* от *Bathypontia* заключаются в относительно разной длине экзо- и эндоподитов антенны (Tanaka, 1965) и в строении P5 самца. У самца *Temorites brevis* предпоследний членик правой P5 расширен, чего не наблюдается у видов *Bathypontia*. Однако упомянутые различия в строении P5 самцов *Bathypontia* не столь существенны по сравнению с наличием упомянутого уникального признака. Более того, среди видов, включаемых в состав *Bathypontia*,

выделяются по меньшей мере три группы видов с весьма сходным строением P5 самцов в каждой из них:

- виды, базиподит левой P5 которых несет длинную, опушенную внутреннюю щетинку (*B. similis* и *B. spinifera*), являющуюся, вероятно, рудиментом эндоподита,

- виды с одноветвистыми ногами P5, без упомянутой щетинки на базиподите левой P5, с длинными и вытянутыми дистальными члениками (*B. longicornis*, *B. minor*, *B. elongata*, *B. elegans*),

- *B. sarsi*, правая P5 которого с довольно коротким треугольным члеником, резко отличным от других видов (Deevey, 1979), а внешний шип на втором членике экзоподита правой P2 меньше, чем таковой на левой P2 (Roe, 1975, fig. 30: n, o); у ранее упомянутых видов на правой P5 он крупнее, чем на левой, и часто иной формы.

Как можно видеть, отличия *Temorites brevis* от этих групп видов *Bathypontia* не бóльшие, чем различия между этими группами.

Второй вид *Temorites* («*T.*» *discoveryae* Grice & Hulsemann, 1965) явно принадлежит к самостоятельному роду, поскольку отличается от *T. brevis* по меньшей мере:

- слитыми вместе четвертым и пятым торакальными сегментами,
- сильной редукцией эндоподитов P1–P4,
- отсутствием внешнего зубца на базиподитах P3–P4, и, в частности, очень длинного зубца на P3,

- иным типом строения P5 самки, внутренний зубец дистального членика которой располагается почти посередине членика, а не в его дистальной части, как у *T. brevis*.

Учитывая наличие перечисленного комплекса отличительных признаков, следует согласиться с мнением J.M. Bradford-Grieve (1999, p. 21), предложившей вывести этот вид за пределы рода *Temorites*. Не исключено, что в состав этого пока монотипического рода очень мелких Calanoida на самом деле входит несколько видов, поскольку существуют заметные различия не

только в размерах самок и самцов, но и в строении P5 обоих полов (Wheeler, 1970, figs 95, 96; собственные наблюдения).

Положение монотипического рода *Alloiopodus* не совсем понятно из-за отсутствия описания самца и некоторых морфологических особенностей самки, отсутствующих в первоначальном описании. По моей просьбе автор рода (Dr Janet M. Bradford-Grieve), любезно согласилась переисследовать этот вид и в письме сообщила дополнительные детали строения самки. По ее уточненным данным, сегменты I–IV и X–XI слиты на обеих антеннулах, максиллипеда заметно редуцирована, а пара гонопор в средней части вентральной стороны генитального сегмента прикрыта щитком.

Комплекс признаков, как-то: слияние члеников X–XI на обеих антеннулах, редукция количества щетинок на каудальных ветвях до трех и особенности строения эндоподита P1, два членика которого слились, но разграничительная линия между которыми все же видна, позволяют отнести этот род к семейству Bathypontiidae. Можно с большой долей вероятности предположить, что у взрослого самца правая антеннула окажется геникулирующей с дополнительным «суставом» между XIV и XV члениками. Но редуцированный до четырех члеников эндоподит максиллипеды не позволяет понять, имеется ли наружная щетинка на его дистальном конце или нет, и это не позволяет определить более точное систематическое положение рода. Слияние первых четырех члеников заметно различающихся по длине левой и правой антеннул и P5 самки с редуцированным до одного членика эндоподитом, имеющей почти плавательный тип строения, отличают его от видов прочих родов семейства. Возможно, этот набор признаков после описания самца станет аргументом в пользу выделения *A. pinguis* в самостоятельное подсемейство в пределах семейства Bathypontiidae.

Foxtonia barbatula Hulsemann & Grice, 1963, на первый взгляд очень близка к «*Temorites*» *discoveryae*. Сильно редуцированные максиллулы, очень мощные по сравнению с максиллипедами максиллы, отсутствие внешней щетинки на пятом членике эндоподита максиллипеды (перепроверено мною на

оригинальном материале), сильная редукция P1–P4, план строения которых у обсуждаемых видов очень близок, все это, вроде бы, позволяет вслед за авторами таксонов отнести их к семейству Bathypontiidae. Эти исследователи справедливо отмечали близость *F. barbatula* к представителям семейства Spinocalanidae, хотя, по их мнению, сильно редуцированные максиллула и максилла препятствуют этому сближению. Но если учесть, что у *F. barbatula* на коксоподите и первом членике экзоподита P1 отсутствует внутренняя щетинка, имеются лишь один внешний шипик и пять внутренних щетинок на третьем членике экзоподита P1, одна и пять (не семь) щетинок соответственно на втором и третьем члениках эндоподита P4 (а это комплекс признаков семейства Spinocalanidae), то близость *F. barbatula* к этому семейству становится очевидной. И это несмотря на отсутствие внешней щетинки на максиллипеде, которую этот вид мог утратить независимо от видов *Temorites*. Е.Л. Мархасева (2008) ввела род *Foxtonia* в состав семейства Arctoconstantinidae.

Вследствие того, что названия родов *Bathypontia* Sars, 1905 и *Temorites* Sars, 1900 сведены в синонимы согласно правилу приоритета, статьям 23.1. и 23.3. МКЗН (2000), название объединенного рода должно принадлежать *Temorites* Sars, 1900 как старшему синониму. Наряду с этим, согласно Статье 40.1. МКЗН (2000), название семейства Bathypontiidae не должно быть замещено из-за того, что прежнее название типового рода стало рассматриваться в качестве младшего синонима названия другого номинального рода. Поэтому, несмотря на таксономические преобразования, название семейства остается прежним, а именно: семейство Bathypontiidae Brodsky 1950.

О семействе Fosshageniidae. Сравнительно недавно был описан очень интересный, с точки зрения систематики Calanoida, представитель пещерной фауны, *Fosshagenia ferrarii* Suárez-Morales et Iliffe, 1996. Этот монотипический в то время род, по мнению описавших его авторов, оказался настолько отличным от известных Calanoida, что для него они установили самостоятельное семейство и надсемейство. Через несколько лет был описан

второй вид рода, *F. suarezi* Fosshagen et Iliffe, 2004 b. Вслед за G.A. Voxshall & S. Halsey (2004) авторы этого вида не приняли надсемейство Fosshagenioidea, а семейство Fosshageniidae в составе родов *Fosshagenia* (2 вида) и *Temoropia* T.Scott, 1894 с тремя видами (*T. mayumbaensis*, *T. minor* и *T. setosa*) включили в состав надсемейства Diaptomoidea (Diaptomoidei). В работе J.M. Bradford-Grieve (2004 b) это семейство также было помещено в состав последнего, однако в более поздних статьях (Bradford-Grieve et al., 2010; Blanco-Bercial et al., 2011) оно перемещено в надсемейство Bathypontioidea.

Род *Temoropia* традиционно относили к семейству Temoridae, но большие различия между этим и прочими родами семейства Temoridae отмечал еще В.М. Рылов (1930). Действительно, сопоставление морфологических признаков видов *Temoropia* и *Fosshagenia* (приложение, таблица Б) свидетельствует об их большой близости.

К этим двум родам, несомненно, очень близок и род *Zenkevitchiella* Brodsky, 1955 с 4 видами: *Z. abyssalis* (самка), *Z. atlantica* (самка и самец), *Z. crassa* (самец) и *Z. tridentae* (самка). Эта близость становится особенно очевидной, если сравнить тщательно иллюстрированные подробные описания *Fosshagenia suarezi*, *Temoropia setosa* и *Zenkevitchiella atlantica* (Fosshagen & Iliffe, 2004 b; Schulz, 1986; Grice & Hulsemann, 1965). Сравнительному анализу поспособствовало и то, что в моем распоряжении оказались оригинальные материалы по *T. mayumbaensis* и *T. minor* из Юго-Восточной Атлантики, а также несколько самок *Z. atlantica* из Центрально-Восточной Атлантики (НИС «Академик Курчатов», ст. 4387: 20°57' с. ш. и 21°39' з. д.). Этот материал позволил более детально исследовать некоторые наиболее важные для систематики морфологические признаки *Z. atlantica*. Выяснилось, что у восточно-атлантических экземпляров этого вида:

1) пятый, предпоследний членик эндоподита максиллипеды несет внешнюю щетинку (имеющуюся, в том числе и у *Z. abyssalis*: по данным Н.В. Вышкварцевой, по моей просьбе переисследовавшей типовой экземпляр самки),

2) слиты именно X и XI сегменты антеннулы, а не 7 и 8 (IX и X), как это было исправлено позднее авторами вида (Grice et Hulsemann, 1967),

3) эндоподит P1 2-члениковый, но членики разделены *косым* швом лишь частично и лишь на одной стороне (рисунок 12: 5); внешний край ветви формирует небольшую, но хорошо заметную лопасть,

4) маленький шипик на внешнем дистальном крае базиподита имеется не только на P3, но и на P4, и

5) внутренний зубец (= модифицированная щетинка) на первом свободном членике экзоподита P5 самки, по аналогии с P5 других видов рода явно состоящем из двух первых сросшихся члеников (рисунок 21: 2), несет признаки слияния этого зубца с члеником в виде полоски более тонкого хитина, а не образует с ним монолитное целое, как у представителей надсемейства Diaptomioidea. У самок *Z. abyssalis* и *Z. tridentae* этот зубец отчетливо отделен от несущего его членика (Бродский, 1955, рис. 14 а, 14 н; Wheeler, 1970, fig. 109).

В дополнение к пункту 3 можно добавить следующее: хотя у *Z. tridentae* членики эндоподита P1 разделены полностью, у двух других видов, *Z. abyssalis* и *Z. crassa*, эндоподиты P1 – 1-члениковые. У первого из них отчетливо виден длинный косой шов (Бродский, 1955, рис. 14 а, 14 к), а у второго имеется небольшая, но достаточно дифференцированная внешняя лопасть (Grice & Hulsemann, 1967, fig. 301), характерная для очень многих Clausocalanoidea. Дистальная часть эндоподита с полуслившимися члениками утратила внешнюю щетинку, и преобразованный таким образом членик с оставшимися 5 щетинками очень напоминает эндоподит P1 видов семейства Spinocalanidae. Таким образом, строение P1 видов *Zenkevitchiella*, с одной стороны, демонстрирует один из возможных путей формирования VVKo у большой группы родов секции Calanoidei, а с другой – близость одного из представителей семейства Bathypontiidae к семейству Spinocalanidae.

Морфологически к ним очень близка P1 многих видов *Temorites*, хотя у них членики эндоподита полностью разделены косым швом, и наружная лопасть отсутствует (Sars, 1924; Park, 1970; Deevay, 1973, 1979; и др.).

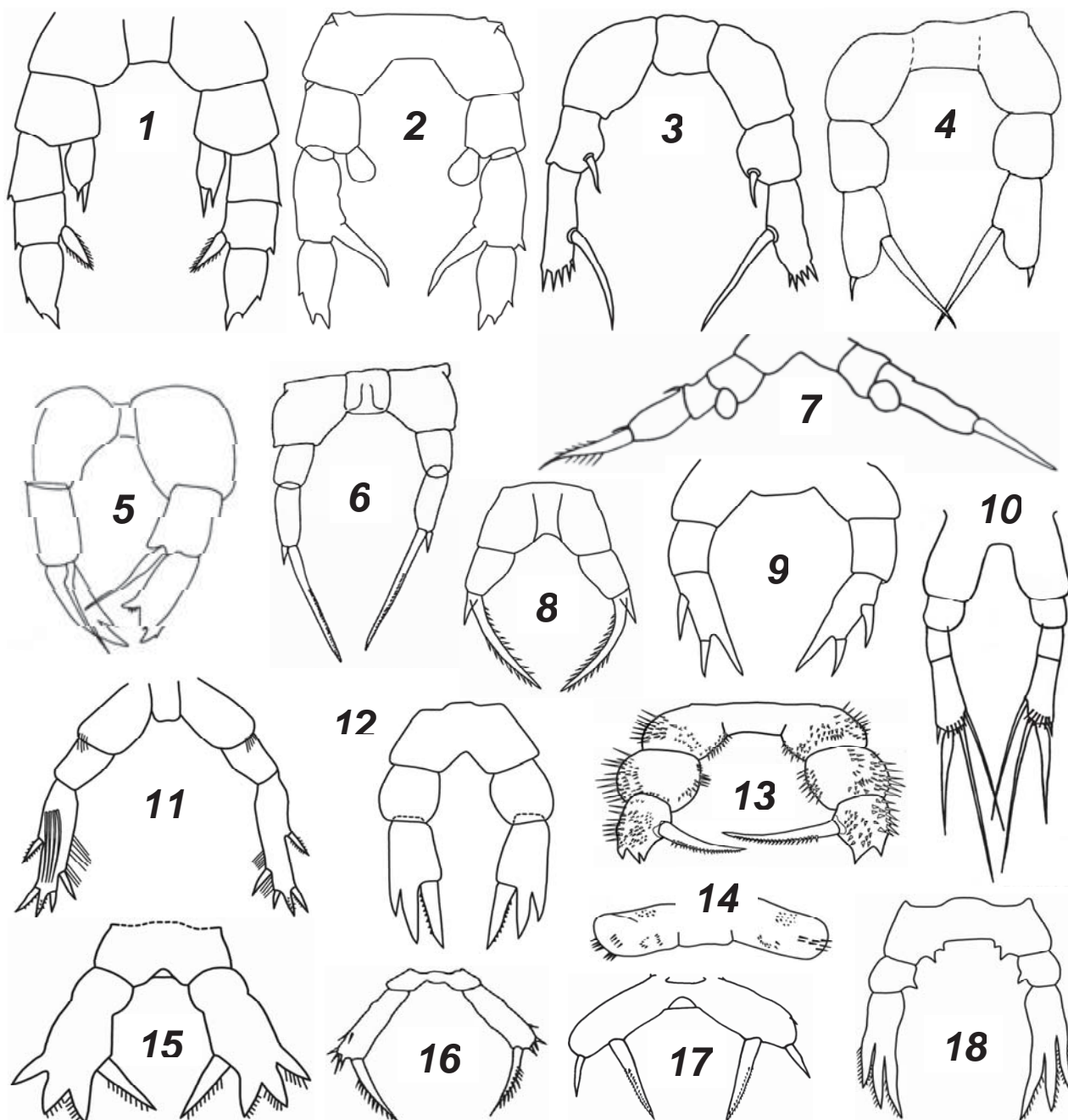


Рис. 21. Варианты строения P5 самок надсемейств Bathypontioidea и Clausocalanoidea. 1 – *Zenkevitchiella tridentatae*; 2 – *Zenkevitchiella atlantica*; 3 – *Fosshagenia ferrarii*; 4 – *Fosshagenia suarezi*; 5 – *Temoropia mayumbaensis*; 6 – *Temorites similis*; 7 – *Comantenna recurvata*; 8 – *Mesaiokeras heptneri*; 9 – *Pseudotharybis zetlandicus*; 10 – *Calocalanus tenuis*; 11 – *Neoscolecithrix magna* (= *Oothrix*); 12 – *Tharybis tumidula*; 13 – *Scolecitrichopsis elenae*; 14 – *Puchinia obtusa*; 15 – *Parundinella emarginata*; 16 – *Scolecitrichopsis tenuipes*; 17 – *Scolecithricella paramarginata*; 18 – *Pseudocyclopia stephoides* (по: 1 – Wheeler, 1970; 2, 10 – оригинал; 3 – Suárez-Morales & Iliffe, 1996; 4 – Fosshagen & Iliffe, 2004; 5 – Deevey, 1972; 6 – Deevey, 1973; 7 – Grice & Hulsemann, 1970; 8 – Андронов, 1973а; 9 – Th. Scott, 1909; 11 – Grice, 1972; 12, 15 – Андронов, 2003; 13 – Schulz, 2005; 14 – Вышкварцева, 1989 а; 16 – Vyshkvartzeva, 2001; 17 – Schulz, 1991; 18 – Андронов, 1986 а)

Помимо перечисленных признаков большое морфологическое сходство между видами родов *Fosshagenia*, *Temoropia* и *Zenkevitchiella* заключается также и в том, что у них синцефалон отделен от торакса, и четвертый сегмент торакса отделен от пятого. У видов всех родов, кроме *Zenkevitchiella*, на каудальных ветвях осталось лишь по 3 апикальных щетинки и 1 внутренней, X и XI членики антеннулы самки слиты полностью (у *Fosshagenia* они слиты частично), пятый членик эндоподита максиллипеды с внешней щетинкой. На правой антеннуле самца располагается проксимальный «сустав», образованный члениками XIV и XV, как и у видов Bathypontiidae.

Ветви P2–P5 расчленены одинаково, но количество щетинок на эндоподитах P2–P4 разное: у видов *Fosshagenia* и *Temoropia* второй членик эндоподита лишь с 1 щетинкой, у *Zenkevitchiella* – с двумя, на третьем членике количество щетинок может быть от 5 до 7. По этим признакам могут различаться виды даже одного рода. Так, судя по литературным данным и личным наблюдениям, у *Temoropia mayumbaensis* второй членик эндоподитов P2–P4 с 2, а третий – с 7 щетинками (T. Scott, 1984, pl. 9: 7); у *T. setosa* эти членики соответственно с 1 и 5 щетинками (Schulz, 1986, Abb. 1: O, P, R), а у *T. minor* третий членик эндоподитов P2–P4 с 5, 6 и 7 щетинками соответственно (Deevey, 1972, fig. 4: b, h, g, и личные наблюдения).

План строения P5 самок обсуждаемых родов достаточно сходен (рисунок 21: 1–6). Несложно проследить путь упрощения P5 от наиболее сложно устроенной у *Zenkevitchiella tridentae*, с 3-члениковым экзоподитом и 1-члениковым эндоподитом с терминальными зубцами, до одноветвистых у видов *Temorites* spp. Наиболее редуцированные P5 очень похожи на P5 видов Clausocalanidae s. l. и Scolecitrichidae s. l. (рисунок 21: 4, 6, 9–13).

План строения P5 самцов, в сущности, также одинаков: их экзоподиты в той или иной степени округлены, эндоподиты редуцированы до 1–2 сильно измененных члеников (рисунок 22: 1–6) и внешне очень похожи на P5 видов некоторых Spinocalanidae и Clausocalanidae s. l. (рисунок 22: 2, 5, 6 и, напр., 7, 12 и др.). Но важнейший признак, объединяющий эти роды, – наличие на

правой антеннуле самца второго, проксимального «сустава», располагающегося между члениками антеннулы XIV и XV; он более выражен у *Zenkevitchiella* и *Temoropia* (Grice & Hulsemann, 1967, figs. 293, 294; Schulz, 1986, Abb. 2: I, K) и менее заметен у *Fosshagenia suarezi* (Fosshagen & Iliffe, 2004 b, fig. 4 B). Проксимальный «сустав» имеется также и у самца *F. ferrari* (по свидетельству Dr E. Suárez-Morales, по моей просьбе переисследовавшего самца этого вида), хотя в описании вида об этом признаке нет упоминания.

Классификация традиционных семейств, их ранг и систематическое положение. Особенности морфологии видов семейств Bathypontiidae и Fosshageniidae, включая своеобразие строения правой антеннулы самцов, позволяет сделать вывод о большой их близости между собой.

Слившиеся X и XI членики антеннулы, уникальный план строения правой геникулирующей антеннулы самцов, несущей дополнительный проксимальный «сустав», образованный аналогичными члениками, наличие лишь 3 терминальных щетинок на каудальных ветвях большинства видов семейств Bathypontiidae и Fosshageniidae позволяет объединить их в единое семейство с приоритетным названием Bathypontiidae. Особенности строения правой антеннулы самца, характерные только для этой группы родов, позволяют с большой долей вероятности судить об их происхождении от общего предка.

Наличие внешней щетинки (коксального эпиподита) на максилле некоторых видов Bathypontiidae (по крайней мере, у *Zenkevitchiella abyssalis*), характерной только для видов надсемейств Calanoidea, Eucalanoidea и некоторых Clausocalanoidea s. l. (рисунок 10: 2, 3) и отсутствующей даже у наиболее плезиоморфных представителей подотряда Diaptomoidei, служит еще одним аргументом в пользу включения семейства Bathypontiidae в состав подотряда Calanoidei.

В зависимости от наличия или отсутствия внешней щетинки на пятом членике эндоподита максиллипеды роды обсуждаемых семейств естественным образом распадаются на две группы. Им придается ранг подсемейств в составе семейства Bathypontiidae: номинативное подсемейство Bathypontiinae Brodsky

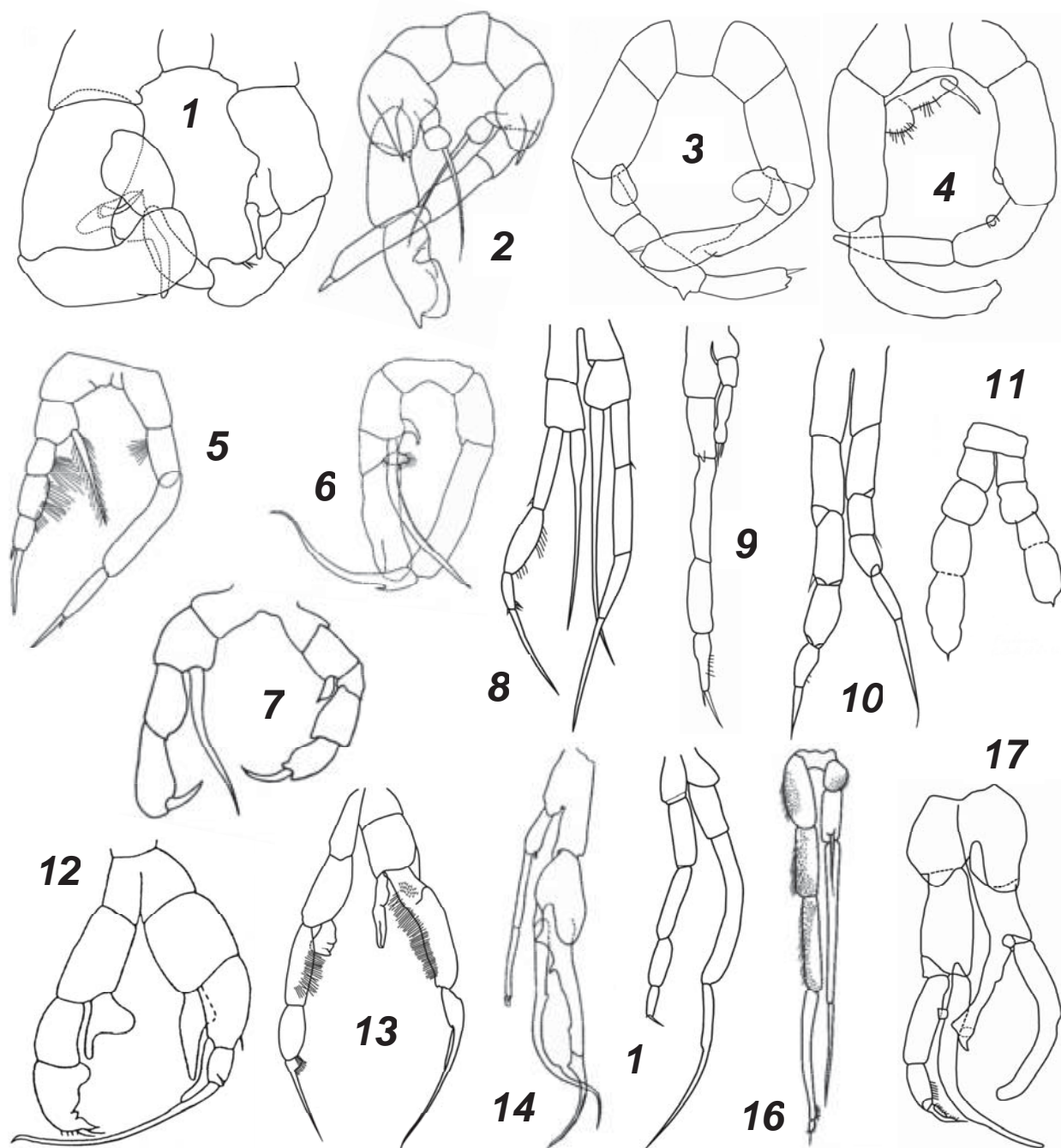


Рис. 22. Варианты строения P5 самцов Bathypontioidea и Clausocalanoida.
 1 – *Fosshagenia ferrarii*; 2 – *Fosshagenia suarezi*; 3 – *Zenkevitchiella atlantica*;
 4 – *Zenkevitchiella crassa*; 5 – *Temorites spinifera*; 6 – *Temoropia minor*; 7 – *Monacilla typica*; 8 – *Spinocalanus validus*; 9 – *Spinocalanus sp.*; 10 – *Mimocalanus crassus*;
 11 – *Foxtonia barbata* (V копепоидитная стадия); 12 – *Senecella calanoides*;
 13 – *Jaschnovia brevis*; 14 – *Euchirella similis*; 15 – *Chiridius gracilis*;
 16 – *Neoscolecithrix farrani*; 17 – *Parundinella manicula* (по: 1 – Suárez-Morales & Iliffe, 1996; 2 – Fosshagen & Iliffe, 2004 b; 3 – Grice & Hulsemann, 1965; 4, 8, 9 – Grice & Hulsemann, 1967; 5 – Deevey, 1973; 6 – Schulz, 1986; 7 – C.B. Wilson, 1950; 10 – Park, 1970; 11 – оригинал; 12–15 – Marshaseva, 1996; 16 – Прыгункова, 1972; 17 – Андронов, 2003)

1950, включающее роды истинных *Temorites* и «*Temorites*». *discoveryae* без внешней щетинки на максиллипеде, а также подсемейство Fosshageniinae Suárez-Morales et Iliffe 1996 с родами *Fosshagenia*, *Temoropia* и *Zenkevitchiella* с наружной щетинкой на максиллипеде. Помимо основного диагностического признака виды Bathypontiinae характеризуются одноветвистыми торакоподами P5 самки (рисунок 21: б); у видов Fosshageniinae они чаще двуветвистые, хотя и существенно редуцированные, особенно их эндоподиты (рисунок 21: 1–4).

Почти все представители этих семейств – обитатели глубинных вод открытого океана, виды *Fosshagenia* живут в пещерных водах с соленостью на поверхности около 23‰. Половой диморфизм выражен слабо. Виды семейства Calocalanidae – обитатели верхних слоев главным образом тропических и субтропических вод, но отдельные виды распространены до 50° ю. ш. (Шмелева, 1978, 1979).

Надсемейство Eucalanoidea. К систематике семейств Eucalanidae, Rhincalanidae и Mecynoceridae. Общие признаки: X и XI членики антеннулы самки слиты; IX и X анцестральные членики экзоподита антенны разделены, причем длина IX членика сопоставима с длиной соседних VIII и X члеников; внутренняя щетинка на коксоподите P1 отсутствует, на первом членике экзоподита P1 таковая присутствует (см. признаки «А» и «В» на рисунке 12: 1); внешний край дистального членика Re3 P1 с 2 щетинками или отделенными от членика зубцами (см. там же признак «С»), дистальная щетинка (признак «D») на внешней стороне эндоподита P1 всегда отсутствует.

Состав: традиционные семейства Eucalanidae, Rhincalanidae и Mecynoceridae.

В системе Гисбрехта (1893 b) семейство Eucalanidae в ранге подсемейства включало 3 рода: *Eucalanus*, *Rhincalanus* и монотипический род *Mecynocera*. Сопоставление морфологических признаков представителей родов *Eucalanus* s.l. и *Rhincalanus* показывает, что они близки только на первый взгляд. Действительно, у видов этих родов обнаруживается сходство в расчленении тела, в строении антеннулы с полностью слившимися четырьмя

проксимальными члениками, в слиянии анального сегмента с каудальными ветвями самки, в одинаковом расчленении экзо- и эндоподитов P2–P4 и количестве щетинок на их члениках. Вместе с тем между этими родами существуют и достаточно серьезные различия. Они касаются как внешнего облика рачков, так и их конечностей. У них совершенно различны типы строения роострума, эндоподита щупика мандибулы, детали строения базиподита и члеников эндоподита P1. Внешние шипы на экзоподитах P2–P4 отделены от члеников у видов *Eucalanus* s. l. и слиты с ними у видов *Rhincalanus*. У самок *Eucalanus* P5 отсутствует полностью, у *Rhincalanus* она всегда имеется. Сильно различается и план строения P5 у самцов этих родов. Тип развития уросомы в онтогенезе у видов *Rhincalanus* совсем иной, чем у трех групп видов *Eucalanus* s. l., и он сходен с типом развития таковой у *Mecynocera clausi* (Гелетин, 1976). На этом основании Ю.В. Гелетин для рода *Rhincalanus*, включающего всего 4 морфологически очень близких между собой вида, устанавливает самостоятельное подсемейство Rhincalaninae, ранг которого позднее повысили до семейства Rhincalanidae Geletin 1976 (Boxshall & Halsey, 2004; Kouwenberg, 2009). Т.К.С. Björnberg (1981, p. 619), также считает, что семейство искусственно объединяет обсуждаемые роды: «La familia Eucalanidae engloba, artificialmente, dos géneros: *Eucalanus* y *Rhincalanus*».

По особенностям расположения на теле у рачков так называемых «покровных органов» А. Fleminger (1973) выделил внутри рода *Eucalanus* s. l. четыре группы видов: «*elongatus*», «*attenuatus*», «*subtenuis*» и «*pileatus*». Ю.В. Гелетин (1976), основываясь на особенностях развития уросомы в онтогенезе и строения некоторых окологротовых конечностей и P5 самца, в пределах рода *Eucalanus* s. l. различал только 3 группы видов, образующие 3 рода: *Eucalanus* s. str. Dana, и установленные им роды *Pareucalanus* Geletin и *Subeucalanus* Geletin. Последнее разделение рода *Eucalanus* s. l. на 3 самостоятельных рода выглядит более убедительным и по мнению J.M. Bradford-Grieve (1994).

Эти 3 рода, по мнению Гелетина, образуют 2 подсемейства: номинативное подсемейство Eucalaninae Giesbrecht 1893, включающего роды

Eucalanus s. str. Dana 1852 и *Pareucalanus* Geletin 1976, и подсемейство Subeucalaninae с единственным родом *Subeucalanus* Geletin 1976. Эти подсемейства вместе образуют компактное монолитное семейство Eucalanidae s. str.

Систематическое положение монотипического рода *Mecynocera* (*M. clausi*) и его отличие от родов *Eucalanus* s. l. и *Rhincalanus* рассмотрено ранее (Андронов, 1970, 1973 в). Более тщательное сопоставление характеристик упомянутых родов показало, что первый из них в причудливой комбинации соединяет в себе комплексы признаков семейств Rhincalanidae, Eucalanidae (в частности, родов *Pareucalanus* и *Subeucalanus*), Paracalanidae (род *Paracalanus*) и Calocalanidae. Эти комплексы сходных признаков можно представить в следующем виде:

А) Основные признаки, общие для самок семейств Mecynoceridae, Eucalanidae и Rhincalanidae:

- 1) полностью слившиеся X и XI членики антеннулы,
- 2) метамерно расчлененная дистальная половина экзоподита антенны, членики которой мало различаются по длине, причем членики IX и X всегда полностью разделены,
- 3) наличие обычно лишь одного внешнего шипа на третьем членике экзоподита P1 (однако, по крайней мере, у *Eucalanus bungii* Giesbrecht и *Eucalanus californicus* Johnson их два),
- 4) одинаковое количество щетинок на члениках эндоподитов P2–P4 (соответственно, 1, 1, 5),
- 5) 3-сегментная уросома самки (у видов *Eucalanus* s. str. уросома 4-сегментная),
- 6) отсутствие внешней щетинки на дистальном конце эндоподита P1.

Б) Основные признаки, общие для видов *Mecynocera* и *Paracalanus*:

- 1) анцестральный I членик антеннулы самки отделен от комплекса из слившихся II–IV члеников (это хорошо видно на препарате, окрашенном метиленовым синим),

- 2) ярко выраженный половой диморфизм, большое внешнее сходство самцов,
- 3) наличие CDH у самцов,
- 4) одинаковый план строения антенны самца: утрата дистальных члеников экзоподита,
- 5) тенденция к слиянию проксимальных члеников антеннулы самца, в результате чего формируются 2 крупных членика,
- 6) наличие только 2 внешних шипов на третьем членике экзоподитов P2–P4,
- 7) план строения P5 самца с 5-члениковой левой P5.

В) Основные признаки, общие для видов *Mecynocera* и *Calocalanus*:

- 1) сильно вытянутое тело самки, огромные сперматеки и очень длинные антеннулы как у некоторых видов *Calocalanus*,
- 2) строение P5 самки *M. clausi* по типу P5 некоторых видов *Calocalanus* (например, *C. pavo*),
- 3) план строения P5 самца *M. clausi* с 5-члениковой левой P5,
- 4) отсутствие внешней щетинки на дистальном конце эндоподита P1 (см. признак «D» на рисунке 12: 1).

Характер распределения признаков у самки показывает, что I членик антеннулы, отделенный от комплекса слившихся II–IV члеников у самки, анальный сегмент, отделенный от каудальных ветвей (пункты Б: 1 и 2), а также, в какой-то мере, наличие CDH у самца *M. clausi* свидетельствуют против его включения в состав Eucalanidae или Rhincalanidae.

Полностью разделенные и близкие по длине VIII, IX и X членики экзоподита антенны самки *M. clausi* не позволяют объединить его в единое семейство с родом *Calocalanus*, план расчленения экзоподита которого как у видов надсемейства Calanoidea.

Полностью слившиеся X–XI членики антеннулы самки, специфически разделенные IX и X членики экзоподита антенны самки, количество щетинок на 1–3 члениках эндоподитов P2–P4 (пункты А: 1, 2, 4) и отсутствие внешней

щетинки на дистальном конце эндоподита P1 выводят *M. clausi* за пределы семейства Paracalanidae, сближая этот вид с семействами Eucalanidae и Rhincalanidae.

Многие из приведенных аргументов ранее стали поводом для выделения рода *Mecynocera* в самостоятельное семейство Mecynoceridae (Andronov, 1973).

Недавно (Bradford-Grieve, 2008) было высказано мнение о том, что *M. clausi* следует переместить в семейство Paracalanidae, в традиционном составе включающее и род *Calocalanus* (Bradford-Grieve, 2002 b). Аргументация основана главным образом:

- на сходстве внешнего облика самцов *Mecynocera* и *Paracalanus* и наличии CDH у видов этих родов,

- на сходных различиях в строении антеннулы у самок и самцов и сильно редуцированных околотротовых конечностей у самцов этих родов по сравнению с этими конечностями у самок,

- на особенности строения и вооружения щетинками экзоподита антенны самца, утратившего дистальные сегменты у видов *Mecynocera*, *Paracalanus* и *Calocalanus*,

- на строении и своеобразии расположения щетинок на дистальном конце максиллипеды у самцов *Mecynocera* и *Paracalanus*.

Действительно, если сравнить внешний облик только самцов *M. clausi* и *Paracalanus spp.*, морфологические особенности сходным образом измененных экзоподитов их антенн и дистального конца максиллипеды, то трудно отделаться от впечатления, что речь идет об очень близких между собой родах. Однако, если привлечь к рассмотрению некоторые другие признаки, то сходству в характере редукции околотротовых конечностей у видов этих родов можно предложить и другое объяснение.

Анализ литературных данных и собственный опыт работы с Calanoidea показывают, что половой диморфизм во внешнем облике самок и самцов – обычное явление среди видов подотряда Calanoidei. Редукция околотротовых конечностей у самцов, иногда очень резко выраженная, характерна не только

для видов семейств Calanidae, Paracalanidae и Eucalanidae s. l., но и для большинства семейств всего подотряда. При этом их редукция может быть выраженной по-разному даже у видов одного рода (см., напр.: Giesbrecht, 1893 b; Sars, 1903, 1924; Вышкварцева, 1977 б; Бродский и др., 1983; Bradford-Grieve, 1994; и другие). Даже своеобразие изменения дистального конца максиллипеды самца с гипертрофированными двумя внешними и терминальной щетинками, загнутыми в сторону тела рачка, морфологически сходно у самцов перечисленных семейств (рисунок 23: 1–5). Более того, подобный план строения максиллипеды самца характерен не только для них, но и для некоторых представителей семейств Spinocalanidae, например, *Mospicalanus schielae* (см: Schulz, 1996 a, fig. 2D), Scolecitrichidae, в частности, для *Scaphocalanus magnus* (см.: Sars, 1903, pl. XXXIV – как *Amallopheora magna* Scott), *Amallothrix longispina* Schulz, *Lophothrix frontalis* (см.: Schulz, 1991; Sars, 1924, pl. XLVI: 6; и другие, а также рисунок 23: 6).

Что касается наличия CDH у самца *M. clausi*, то морфологически этот орган может существенно различаться даже у представителей одного семейства. S. Nishida (1989) подробно описывает 6 типов его строения. Они различаются набором специфических морфологических структур, их формой и редукцией некоторых из них вплоть до почти полной утраты у представителей отдельных родов. Большинство исследованных им видов имеют CDH первого типа: наиболее вытянутые вдоль тела и с полным набором характерных морфологических структур. К этой группе принадлежат виды родов *Calanus*, *Paracalanus*, *Acrocalanus* и *Bestiolina*. Что касается *M. clausi*, то по относительно крупному размеру и особенностям строения CDH этот вид вместе с *Neocalanus cristatus* относится ко второму типу, CDH которых отличается от CDH у первой группы видов лишь отсутствием поры на его переднем конце. У исследованного этим автором самца *Bathycalanus sp.*, размер тела которого значительно больший, чем у представителей перечисленных родов, никаких морфологических структур CDH не обнаружено, исключая группу кутикулярных пор, окружающих место, где должен бы располагаться CDH. То

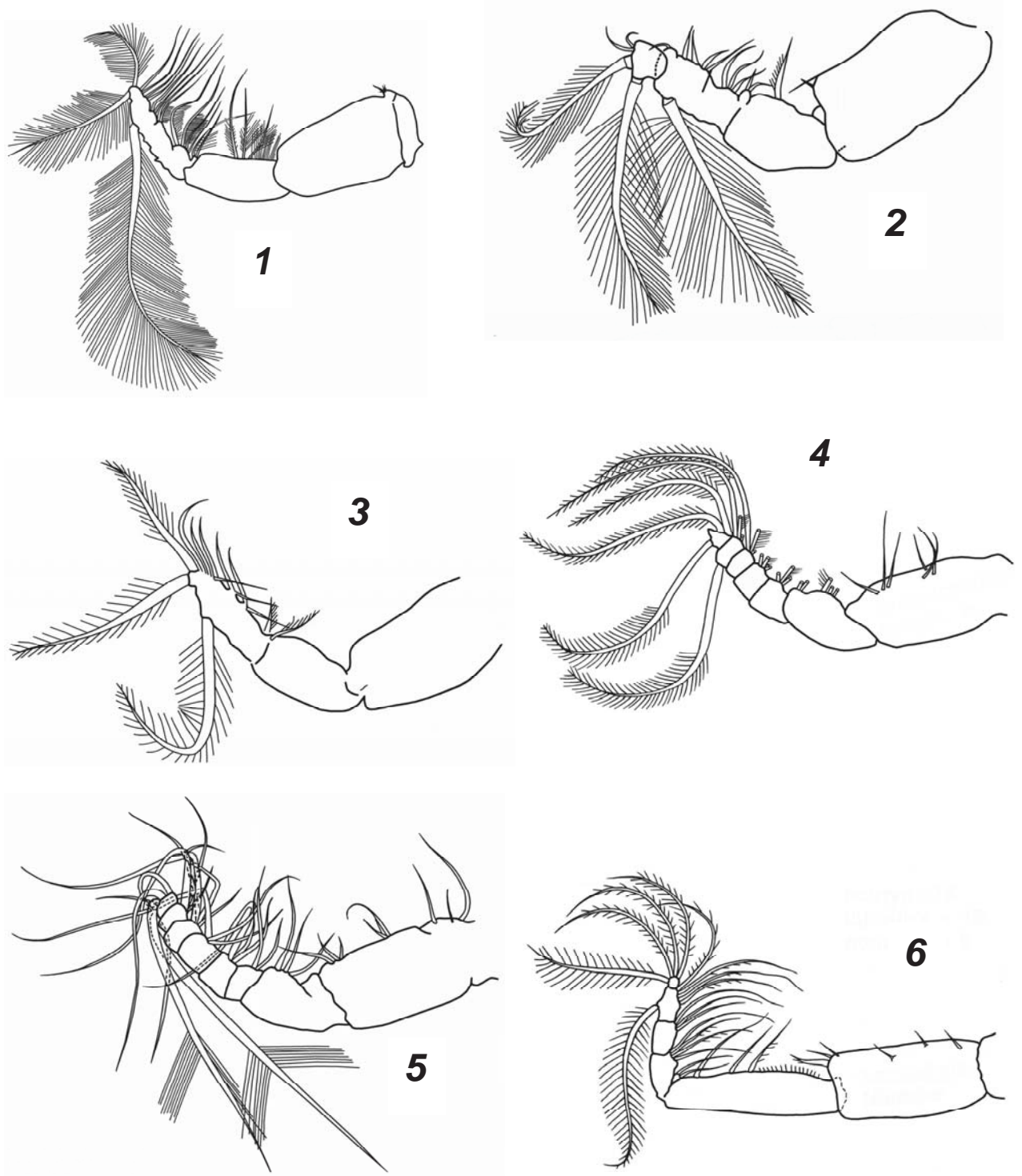


Рис. 23. Видоизмененные максиллипеды самцов некоторых видов подотряда Calanoidei (Calanoida). 1 – *Neocalanus gracilis*; 2 – *Mecynocera clausi*; 3 – *Paracalanus indicus*; 4 – *Subeucalanus longiceps*; 5 – *Subeucalanus flemingeri*; 6 – *Lophothrix frontalis* (по: 1 – Вышкварцева, 1977 б; 2 – Bradford-Grieve, 2008; 3, 4 – Bradford-Grieve, 1994; 5 – Prusova et al., 2001; 6 – Sars, 1924)

есть приходится признать, что у этого вида CDH редуцирован почти полностью.

Весьма вероятно, CDH присутствовал у самцов гипотетического предка всех Calanoidei. В процессе эволюции некоторые его потомки сохраняли CDH, другие утрачивали отдельные его структуры вплоть до полной редукции даже у видов одного семейства (все виды подсемейства Undinulinae семейства Calanidae и все виды подсемейства Parvocalaninae семейства Paracalanidae). Не исключено, что самцы гипотетического предка Eucalanoidea также имели CDH.

J.M. Bradford-Grieve (2008), ссылаясь на свою более раннюю работу (1994), пишет о полностью разделенных IX и X анцестральных члениках экзоподита антенны у самки *M. clausi* (см. рисунок 9: 14), тогда как у видов *Paracalanus* эти сегменты слиты. В этой же ее работе (1994) обращается внимание на меньшее количество щетинок на втором и третьем члениках эндоподитов P2–P4 (соответственно 1 и 5, как у видов Eucalanidae, а не 2 и 7 как у видов Paracalanidae s. str. – B.A.), и на то, что восьмой и девятый свободные членики антеннулы самки (то есть анцестральные членики X и XI) полностью слиты, и это действительно так, – признак, как известно, отсутствующий у видов семейства Paracalanidae.

Перечисленные признаки, а также отсутствие наружной щетинки на дистальном членике эндоподита P1 (общий признак для всех Bathypontioidea, Eucalanoidea и Clausocalanoidea s. l.) и особенность расчленения экзоподита антенны, сходная с таковой для видов Eucalanidae s. l. и Rhincalanidae (рисунок 9: 12–14), доказывают их происхождение от общего предка и позволяют рассматривать *M. clausi* в составе надсемейства Eucalanoidea.

Что касается признаков, сближающих самцов *M. clausi* и *Paracalanus spp.* (внешний вид, наличие CDH, особенности строения антеннул, антенн, максиллипед, существенная редукция мандибул и максиллул), то сходство в их изменчивости можно объяснить проявлением «Закона гомологических рядов в наследственной изменчивости организмов» Вавилова, устанавливающего параллелизм в изменчивости организмов. Согласно одному из его положений,

«виды и роды, генетически близкие между собой, характеризуются тождественными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм для одного вида, можно предвидеть нахождение тождественных форм у других видов и родов» (цит. по: Биологический энциклопедический словарь, 1986, стр. 152: Гомологических рядов наследственной изменчивости закон). Как было показано позже (см.: Вавилов Николай Иванович, Большая Энциклопедия Кирилла и Мефодия, 2006. 1 электрон. опт. диск, DVD-ROM), в основе этого явления лежат мутации гомологичных генов и гомология (сходство) в порядке их расположения в хромосомах у родственных видов.

Наличие двух упомянутых выше признаков (отсутствие наружной щетинки на эндоподите P1 и, особенно, метамерно разделенные членики дистальной половины экзоподита антенны, включая разделенные IX и X членики) ставят перед необходимостью вернуться к классификациям Гисбрехта (1893 б) и Сарса (1903), согласно которым роды *Eucalanus* s. l., *Rhincalanus* и *Mecynocera* следует рассматривать в составе единой группы. С учетом таксономических преобразований, сделанных в более поздние годы – установление надсемейства Eucalanoidea (Андронов, 1974 б) и самостоятельных таксонов группы семейства для последних двух родов (Гелетин, 1976; Андронов, 1973 в) – система надсемейства Eucalanoidea предстает в следующем виде:

Надсемейство Eucalanoidea Giesbrecht 1893

Семейство Eucalanidae Giesbrecht 1893

Подсемейство Eucalaninae Giesbrecht 1893

Подсемейство Subeucalaninae Geletin 1976

Семейство Rhincalanidae Geletin 1976

Семейство Mecynoceridae Andronov 1973

Есть все основания полагать, что у гипотетических предковых видов надсемейств подотряда Calanoidei, кроме надсемейства Calanoidea был общий предок, утративший наружную щетинку на эндоподите P1. У представителей

надсемейства Eucalanoidea эндоподиты P2–P4 остались 3-члениковыми, но количество щетинок на втором и третьем члениках эндоподитов P2–P4 уменьшалось соответственно до 1 и 5, то есть их редукция происходила таким же образом, как и у представителей Clausocalanoidea. Сохранилась очень просто устроенная P5 самок.

Судя по степени редукции P1–P5, предок надсемейства Eucalanidae отделился от остальных семейств этой эволюционной ветви уже после обособления Bathypontioidea (узел дивергенции 2 на рисунке 17), но до обособления Clausocalanoidea, у видов которого эндоподит P2 не более, чем из 2 члеников. Строение левой и правой антеннул самца оставалось практически одинаковым, с равным количеством члеников, без геникулирующего устройства.

В дальнейшем один из его потомков, сохранивший CDH у самца, привел к становлению монотипического рода *Mecynocera*, семейства Mecynoceridae. Другой потомок утратил CDH, его анальный сегмент слился с каудальными ветвями, все 4 проксимальных членика антеннул слились вместе. Эндоподиты P1 остались 2-члениковыми, как у общего предка этой ветви. Дальнейшая эволюция уже его потомков привела к обособлению групп родов, объединяемых ныне в семейства Eucalanidae и Rhincalanidae.

Виды Eucalanoidea – обитатели эпипелагиали. Судя по строению околоротовых конечностей, фитофаги. Некоторые из них обитают у берегов, другие – в открытом океане, от тропических до полярных вод. Они способны образовывать довольно плотные скопления, особенно в продуктивных зонах. Например, у юго-западных берегов Африки биомасса *Rhincalanus nasutus* временами сопоставима с биомассой фонового вида, *Calanoides carinatus* (Calanidae) (Тимонин, 1990; 1993).

Mecynocera clausi – типичный представитель тропических и субтропических поверхностных вод открытого океана. Появление этого вида в зонах прибрежного апвеллинга свидетельствует о вторжении в прибрежную

зону поверхностных вод открытого океана (Андронов, 1971). Ж.П. Селифонова (2012) указывает на присутствие этого вида и в Черном море.

Надсемейство Clausocalanoidea s. l. Общие признаки: у самки X и XI членики антеннулы слиты вместе, IX и X анцестральные членики экзоподита антенны обычно слиты, но могут быть и разделенными, внутренние щетинки на коксоподите P1 и на первом членике экзоподита P1 отсутствуют (признаки «А» и «В» на рисунке 12: 1), внешний край дистального членика экзоподита P1 с 1 щетинкой, (признак «С»), дистальная щетинка на внешней стороне эндоподита P1 всегда отсутствует (признак «D»). Эндоподиты P1 всегда 1-члениковые, а P2 – не более, чем из 2 члеников. Исключение – некоторые виды *Ryocalanus*, у которых X и XI членики антеннулы могут быть разделенными, а внешний край дистального членика экзоподита P1 может нести 2 щетинки.

Состав: традиционные семейства Spinocalanidae, Arctoconstantinidae, Ryocalanidae, Clausocalanidae, Aetideidae, Euchaetidae, Pseudocyclopiidae, Stephidae, Mesaiokeratidae, Phaennidae, Scolecitrichidae, Tharybidae, Diaixidae, Parkiidae, Rostrocalanidae и Kyphocalanidae.

К систематике семейств Spinocalanidae, Arctokonstantinidae и Ryocalanidae. Довольно монолитное традиционное семейство Spinocalanidae ныне включает роды: *Damkaeria*, *Issacsicalanus*, *Kunihulsea*, *Methanocalanus*, *Mimocalanus*, *Monacilla*; *Mospicalanus*, *Rhinomaxillaris*, *Spinocalanus* и *Teneriforma*.

Помимо признаков, указанных для всего надсемейства Clausocalanoidea s. l., виды этих родов объединяет следующий комплекс признаков:

- наличие 4 внутренних щетинок на третьем, дистальном членике экзоподита P1,
- наличие 5 внутренних щетинок на третьем членике экзоподитов P2–P4,
- наличие 6 щетинок на третьем членике эндоподитов P3 и P4 (за исключением *Mimocalanus spp.*, *Spinocalanus polaris* и, возможно, некоторых других видов, у которых их может быть только 5),
- отсутствие P5 у самок всех видов этого семейства.

XXII и XXIII членики правой антеннулы самцов слиты вместе, на левой антеннуле они разделены. Исключение составляют *Spinocalanus polaris* и *Spinocalanus similis*, у которых эти членики слиты на левой антеннуле, вследствие чего правая P5 крупнее левой (Damkaer, 1975), тогда как у остальных видов семейства левая P5 крупнее правой. P5 самца устроена очень просто (рисунок 22: 7–10): эндоподиты 1-члениковые, обычно сильно вытянутые, в ряде случаев могут отсутствовать, и тогда ноги P5 1-ветвистые, правая может быть сильно редуцированной, иногда вообще отсутствовать (*Damcaeria*).

Насколько можно судить по очень краткому описанию, к этому же семейству следует отнести и «*Bradyetes*» *florens* Grice et Hulsemann, 1967, третий членик экзоподита P1 которого с 4 внутренними щетинками, а не с 3, как у видов Aetideidae, в состав которого входит род *Bradyetes*. По мнению J.M. Bradford & J.V. Jillette (1980), этот вид ближе к представителям семейства Bathypontiidae. Но, несмотря на отсутствие внешней щетинки на пятом членике эндоподита максиллипеды, сближающее этот вид с видами Bathypontiidae, препятствием для такого сближения служит отсутствие внутренней щетинки на коксоподите P1 и первом членике экзоподита P1, а также наличие внешней лопасти на 1-члениковом эндоподите P1. Эти признаки, отсутствующие у видов *Temorites*, характерны для видов Spinocalanidae. Несмотря на отсутствие рострума, этот вид очень близок к *Rhinomaxillaris batibia*.

К этой группе родов очень близко примыкает семейство Arctoconstantinidae (приложение, таблица Б), включающее, помимо рода *Arctoconstantinus*, перемещенные в него монотипические роды *Foxtonia*, *Foxtosognus* и *Sognocalanus* (Markhaseva & Kosobokova, 2001; Мархасева, 2008).

Основные отличия видов этого семейства от видов Spinocalanidae заключаются в уменьшении количества щетинок на околоротовых конечностях, особенно на максиллуле, максилле и максиллипеде, а также в строении P1. Из таблицы признаков, приведенных Е.Л. Мархасевой (2008, стр. 18), видно, что количество щетинок на этих конечностях действительно меньше, чем у видов

Spinocalanidae s. str., но и у последних оно варьирует достаточно широко. Характер изменения упомянутых конечностей, особенно превращение щетинок на дистальной половине максиллы и максиллипеды в мощные шипы, свидетельствует о том, что по способу питания они хищники (Арашкевич, 1969). Такой способ питания и привел этих глубоководных обитателей к сходным, но все же морфологически заметно отличающимся изменениям околоротовых конечностей, и эти изменения вполне могли произойти независимо у предков этих родов.

Также независимо в каждом из этих родов могли возникнуть признаки, заключающиеся в утрате внешней лопасти на эндоподите P1 и внутренней щетинки в дистальной части базиподита P1, поскольку такие примеры известны для видов одного и того же рода из достаточно близких семейств. Так, *Aetideopsis carinata* и *Aetideopsis temotosa* (Aetideidae) различаются по наличию и отсутствию внешней лопасти на эндоподите P1 (рисунок 12: 11–12). У двух видов *Rostrocalanus* (из группы «брэдфордских» семейств) *R. peracutus* имеет внутреннюю щетинку на базиподите P1, а у *R. cognatus* ее нет, и авторы вида акцентируют на этом внимание (Markhaseva et al., 2008).

Несмотря на приведенные замечания, роды *Arctoconstantinus*, *Foxtonia*, *Foxtosognus* и *Sognocalanus* образуют достаточно монолитную группу и в ранге подсемейства *Arctoconstantininae* органично вписываются в состав семейства *Spinocalanidae*. На мой взгляд, к этой же группе родов следует отнести и род *Caudacalanus* с двумя видами. Околоротовые конечности самок этого рода изменены по такому же типу, как и у остальных родов этой группы. План строения их P1 также одинаков с ними: внутренняя щетинка на дистальном краю базиподита P1 отсутствует, а внешняя лопасть на эндоподите P1 редуцирована практически полностью.

Не вызывает сомнения близость к родам семейства *Spinocalanidae* рода *Ryocalanus* Tanaka, выделенного ранее в самостоятельное семейство *Ryocalanidae* и надсемейство *Ryocalanoidea* из-за наличия у самцов правой геникулирующей антеннулы (Андронов, 1974 б). Недавно (Renz et al., 2013) 4

вида, прежде включаемые в этот род, были выделены в самостоятельный род *Yrocalanus*. Ныне оба рода включают 8 видов. Внешний вид рачков, полностью слившиеся X и XI членики антеннулы, по крайней мере у некоторых видов, особенности строения роострума, околоротовых конечностей и расчленение P1–P4, включая наличие остатка внешней лопасти на эндоподите P1, наличие 5 щетинок на внутренней стороне третьего членика экзоподитов P2–P4 и лишь 6 щетинок на третьем членике эндоподитов P3–P4, отсутствие P5 у самок, очень просто устроенная P5 самцов – все эти признаки свойственны и представителям семейства Spinocalanidae. О. Танака (Tanaka, 1956 a), установивший этот род по единственному экземпляру самца, включил его вместе с видами *Spinocalanus*, *Mimocalanus* и некоторыми другими родами в состав семейства Pseudocalanidae (ныне – Clausocalanidae).

Один из немногих признаков, правда, довольно весомый, надежно отличающий род *Ryocalanus* s.l. от остальных родов Spinocalanidae – наличие у самцов геникулирующей правой антеннулы. Но она устроена иначе, чем у видов Diaptomoidei, и О. Танака акцентировал на это внимание. Среди ныне известных самцов, относящихся к трем видам этого рода, степень изменения геникулирующей антеннулы по сравнению с левой, неизменной, различна. У самца *R. admirabilis* измененные членики, формирующие геникулирующее устройство, различаются очень сильно. У *R. infelix* несколько члеников, предшествующих трем дистальным, заметно шире остальных, не очень сильно различаясь между собой. У *R. bowmani* членики дистальной части антеннулы довольно мало отличаются от прочих члеников по размеру и форме (рисунок 7: 9–11), приближаясь по этому признаку к *Azygokeras columbiae* (сем. Aetideidae) и *Sensiava longiseta* (сем. Diaixidae, рисунок 7: 8 а и 8 б).

Другим отличительным признаком может служить наличие у самцов некоторых видов *Ryocalanus* s. l. (*R. infelix*, *R. admirabilis*, *R. bowmani*, *R. antarcticus*) второй внешней щетинки на третьем членике экзоподита P1. У самок *R. asymmetricus*, *R. bicornis* и, возможно, *R. admirabilis* эта щетинка не обнаружена. Примечательно, что и в подсемействе Bathypontiinae некоторые

виды (напр., *Temorites unispina*) на дистальном членике P1 несут 2 внешних шипа, а другие – лишь 1 (*T. brevis*; самец *T. sarsi*: см. : Wheeler, 1970, fig. 85).

Учитывая, что виды *Ryocalanus* и *Yrocalanus* несут основные признаки видов семейства Spinocalanidae, отличаясь от них главным образом лишь преобразованием правой антеннулы самца в геникулирующую и наличием упомянутой второй щетинки на Re3 P1 у некоторых видов, логично отказаться от выделения этих родов в надсемейство Ryocalanoidea, понизить ранг семейства Ryocalanidae до подсемейства Ryocalaninae и включить его в состав семейства Spinocalanidae.

Итак, после предлагаемых таксономических преобразований семейство Spinocalanidae s.l. будет включать три подсемейства: номинативное подсемейство Spinocalaninae Vervoort 1951, подсемейство Arctokonstantininae Markhaseva et Kosobokova 2001 и подсемейство Ryocalaninae Andronov 1992. Диагнозы подсемейств совпадают с диагнозами семейств, которые прежде включали эти группы родов.

Виды Spinocalanidae – обитатели мезо- и батипелагиали, редко встречающиеся на глубинах менее 100 м, некоторые роды – обитатели придонных вод (*Damkaeria*, *Ryocalanus* и др.). По способу питания – это преимущественно эврифаги, они могут питаться и растительной, и животной пищей, а также детритом (Арашкевич, 1969). Представители подсемейства Arctoconstantininae, вероятно, плотоядные.

К систематике семейств Clausocalanidae s. str., Aetideidae, Euchaetidae, Stephidae, Mesaiokeratidae и Pseudocyclopiidae. Семейство Clausocalanidae s.l. Представителей традиционных семейств Clausocalanidae, Aetideidae, Euchaetidae, Stephidae, Mesaiokeratidae и Pseudocyclopiidae объединяет комплекс признаков, которые они явно унаследовали от общего с видами семейства Spinocalanidae предка (приложение, таблица В). У их видов, за очень небольшим исключением помимо полного слияния члеников X и XI антеннулы самки и члеников XXII и XXIII на правой антеннуле самца, одинаковы с видами Spinocalanidae и такие признаки, как отсутствие внутренних щетинок на

коксоподите P1, на первом членике экзоподита P1 и характер расчленения экзо- и эндоподитов P1–P4. Экзоподиты P1–P4 и эндоподиты P3–P4, за очень небольшим исключением, 3-члениковые. Эндоподит P1, обычно несущий внешнюю лопасть, 1-члениковый, эндоподит P2 – не более, чем из 2 члеников. Как и у *Spinocalanidae* на терминальном членике экзоподита P1 присутствует лишь 1 внешний шип и 1 терминальный, но внутренних щетинок на членике только 3 (у *Spinocalanidae*, кроме *Arctoconstantinus*, их 4). На P2–P4 здесь присутствуют лишь 4 внутренние щетинки (у видов *Spinocalanidae* их всегда 5). У видов всех родов этих семейств на дистальном членике эндоподитов P3–P4 присутствует не более 5 щетинок (у видов *Spinocalanidae* их обычно 6).

Примечание. Судя по литературным данным (Frost & Fleminger, 1968), у самцов рода *Clausocalanus* членики XXII и XXIII слиты на обеих антеннулах. Помимо этого, у *C. furcatus*, в отличие от прочих видов рода, правая P5 обычно длиннее левой, и генитальное отверстие располагается чаще на правой стороне. У *Stygocyclops balearica* XXI и XIII членики обеих антеннул слиты и у самцов, и у самок, тогда как у видов семейства *Euchaetidae* они разделены и у тех, и у других.

К.А. Бродский (1950) подразделил роды очень крупного семейства *Aetideidae* на 2 подсемейства, *Aetideinae* и *Euchirellinae*, и род *Chiridiella*, однако в публикациях последующих лет такое деление не было поддержано специалистами по *Calanoida*. По крайней мере в более поздних публикациях мне не удалось обнаружить упоминаний о подсемействах семейства *Aetideidae*. Нет их и в сравнительно недавно вышедшей монографии по этому семейству (Markhaseva, 1996). К сожалению, в упомянутой монографии отсутствует диагноз семейства *Aetideidae*, что затрудняет сравнение его с диагнозом семейства *Clausocalanidae*, приводимым, например, Bradford-Grieve (1994). Диагноз же семейства *Aetideidae*, приведенный ранее (Bradford & Jillett, 1980), дан по Розу (Rose, 1933).

Роды семейств *Stephidae*, *Mesaiokeratidae* и *Pseudocyclopiidae* очень близки не только друг к другу, но и к представителям *Clausocalanidae* и *Aetideidae*, вследствие чего диагнозы этих семейств практически идентичны.

Монолитное семейство хищных *Euchaetidae*, виды которого выделяются среди ближайших родов своеобразным нераздвоенным рострумом клювовидной формы, мощными максиллипедами, 2-члениковыми экзоподитами P1 и 1-члениковыми эндоподитами P2, включает лишь 2 рода. Но эти же признаки по отдельности присущи и видам некоторых родов *Aetideinae*.

Виды немногих уклоняющихся родов обсуждаемой группы семейств сохраняют большую часть признаков, характерных для прочих семейств надсемейства. Их «уклонение» выражается в слиянии некоторых члеников конечностей или утрате нескольких щетинок. Так, род *Valdiviella*, также имеющий мощные максиллипеды, ранее включаемый в семейство *Euchaetidae*, явно ближе к семейству *Aetideidae*. Ж.А. Зверева (1975) предлагала выделить этот род в самостоятельное семейство, поскольку он по ряду признаков занимает промежуточное положение между этими семействами. У видов этого рода проксимальные членики ветвей P1–P4 могут сливаться полностью или частично, но принадлежащие им щетинки сохраняются (Sars, 1924–25; Зверева, 1975; и др.).

У *Spicipes nansenii* членики экзоподита P1, и эндоподитов P2–P4 полностью слились, они 1-члениковые и лишь с 5 щетинками на эндоподитах P2–P4, но на внутренней стороне третьего членика экзоподитов P2–P3 (экзоподиты P4 не сохранились) присутствуют лишь по 4 щетинки, как и у остальных видов семейства.

Характер распределения наиболее весомых признаков между родами обсуждаемой группы семейств, представленных в упомянутой таблице (приложение, таблица В), показывает, что не удастся обнаружить признаки, несущие принципиальные различия, которые позволили бы выделить и разобщить какие-то группы близких родов. Степень близости между отдельными родами или группами родов может быть различной, и это вполне

естественно, поскольку различны места обитания и способы питания их представителей. На мой взгляд, роды, входящие в состав этих традиционных семейств, представляют собой единый комплекс родов, единое семейство с приоритетным названием Clausocalanidae s. l. В пределах этого огромного преобразованного семейства все же можно выделить группы родов с очень нечеткими границами между ними, многие из которых в традиционной системе Сарса имели ранг семейства.

Сопоставление диагнозов семейств Clausocalanidae, Aetideidae, Stephidae, Mesaiokeratidae и Pseudocyclopiidae, представленных J.M. Bradford-Grieve (2002 b), показывает, что у видов семейств Clausocalanidae, Stephidae и Mesaiokeratidae щетинка VII (внутренняя) располагается на дорсальной стороне каудальной ветви или латерально, тогда как у видов Aetideidae, Euchaetidae и Pseudocyclopiidae она располагается на вентральной стороне. Все остальные признаки, упоминаемые этим автором, перекрываются.

Эти различия очень невелики, но они, пожалуй, единственные, позволяющие хоть как-то подразделить такую большую группу родов, отнесенных к традиционным семействам. Поэтому есть смысл первую группу семейств объединить в подсемейство Clausocalaninae Giesbrecht 1893 (роды традиционных семейств Clausocalanidae s. str., Stephidae и Mesaiokeratidae), а семейства Aetideidae и Pseudocyclopiidae из второй группы – в подсемейство Aetideinae Giesbrecht 1893. В состав последнего следует включить и проблемный род *Senecella* Juday, поскольку упомянутые щетинки VII на каудальных ветвях занимают вентральное положение (см., напр., Vyshkvartzeva, 1994, fig. 1: 6).

Несмотря на характер расположения внутренней щетинки на каудальных ветвях, по наличию немного ранее перечисленных признаков хорошо выделяются роды семейства Euchaetidae, поэтому их можно выделить в самостоятельное подсемейство Euchaetinae.

Ряд специфических признаков, приобретенных видами традиционного семейства Pseudocyclopiidae в связи с придонным образом жизни

(включающего роды *Frigocalanus*, *Paracyclopia*, *Pseudocyclopia*, *Stygocyclopia* и *Thompsonopia*), все же не позволяет выделить роды этого традиционного семейства в самостоятельное подсемейство, поскольку не удастся обнаружить признаки, присущие только им.

Роды *Valdiviella* и *Spicipes* примерно с равным успехом можно отнести как к Clausocalaninae, так и к Aetideinae. Учитывая, что среди родов последнего обнаруживается тенденция к слиянию члеников эндоподита торакопод, в частности, P2, эти проблемные роды пока включаются в подсемейство Aetideinae. Можно ожидать, что специально проведенные исследования по филогении родов этого подсемейства позволят обособить внутри него какие-то группы родов, придать им соответствующий ранг.

Виды Clausocalanidae очень многочисленны, обитают как в поверхностных водах, так и на значительных глубинах, по крайней мере до 5000 м (Grice & K. Hulsemann, 1965, fig. 4). Среди Clausocalanidae известны и вторичнодонные виды, потомки пелагических видов (роды *Lumatator*, *Sursamucro*, *Pseudotharybis*, *Stephos* и др.), все виды Pseudocyclopiinae и некоторые другие. По способу питания немногие из Clausocalanidae – фильтраторы-фитофаги (*Pseudocalanus* и другие), другие – эврифаги, фильтраторы и хвататели (очень многие глубоководные), хищники (Euchaetinae), и даже известен один паразитический вид (*Pterochirella tuerkayi* Schulz, 1990).

К систематике семейств Scolecitrichidae s. str., Phaennidae, Tharybidae, Diaixidae, Parkiidae, Rostrocalanidae и Κυphocalanidae. Семейство Scolecitrichidae s. l. Вопросам систематики группы так называемых «брэдфордских» семейств – Scolecitrichidae, Phaennidae, Tharybidae, Diaixidae, Parkiidae, Rostrocalanidae и Κυphocalanidae – посвящены многочисленные публикации. До сих пор у специалистов по Calanoidea не существует единого мнения о видовом составе некоторых родов и родовом составе первых четырех из этой группы семейств, продолжают перемещения родов из одного семейства в другое (из публикаций последних лет см., например Андронов,

2003; Boxshall & Halsey, 2004; Vyshkvartzeva, 2005; Markhaseva & Ferrari, 2005; Markhaseva & Schulz, 2009; Markhaseva et al., 2013; и др.), поэтому проблемы состава и классификации этой группы семейств заслуживают более подробного рассмотрения.

По строению и расчленению тела, особенностям строения антеннулы и P1–P4 самок и самцов, полной или частичной редукции P5 самок виды этой группы семейств очень близки к видам семейства Clausocalanidae s. l. Принципиальное отличие от видов последнего заключается в том, что у представителей обсуждаемой группы семейств на некоторых околотротовых конечностях, преимущественно на максилле и максиллипеде, часть обычных щетинок видоизменена в мало похожие на них и нередко сильно различающиеся между собой образования, в так называемые «сенсорные» щетинки (рисунок 24), далее в тексте этого раздела для краткости именуемые просто «щетинками» в кавычках. Ныне эти виды и роды объединены в 7 семейств с достаточно условными границами между ними. К ним относятся более 30 родов, включающих около 300 видов. Даже специалисты по этой группе семейств порой испытывают немалые трудности с определением систематического положения того или иного рода. Возникают закономерные вопросы:

- 1) Насколько естественны объединения родов именно в эти перечисленные семейства?
- 2) Не относятся ли все входящие в их состав роды к единому семейству или таксону иного ранга?

Мною не ревизован состав большинства обсуждаемых родов, поэтому возможны ссылки на роды, впоследствии сведенные в синонимы с другими, или ныне принимаемые как подроды. В принципе это малосущественно, поскольку основная задача состоит в том, чтобы ссылка на нужный таксон была однозначной и легко проверяемой. Орфография названий родов и видов приводится в том виде, в каком она употреблялась авторами публикаций.

Видоизмененные щетинки (рисунки 24–26). У наименее специализированных видов крупных Calanoidei, например у многих

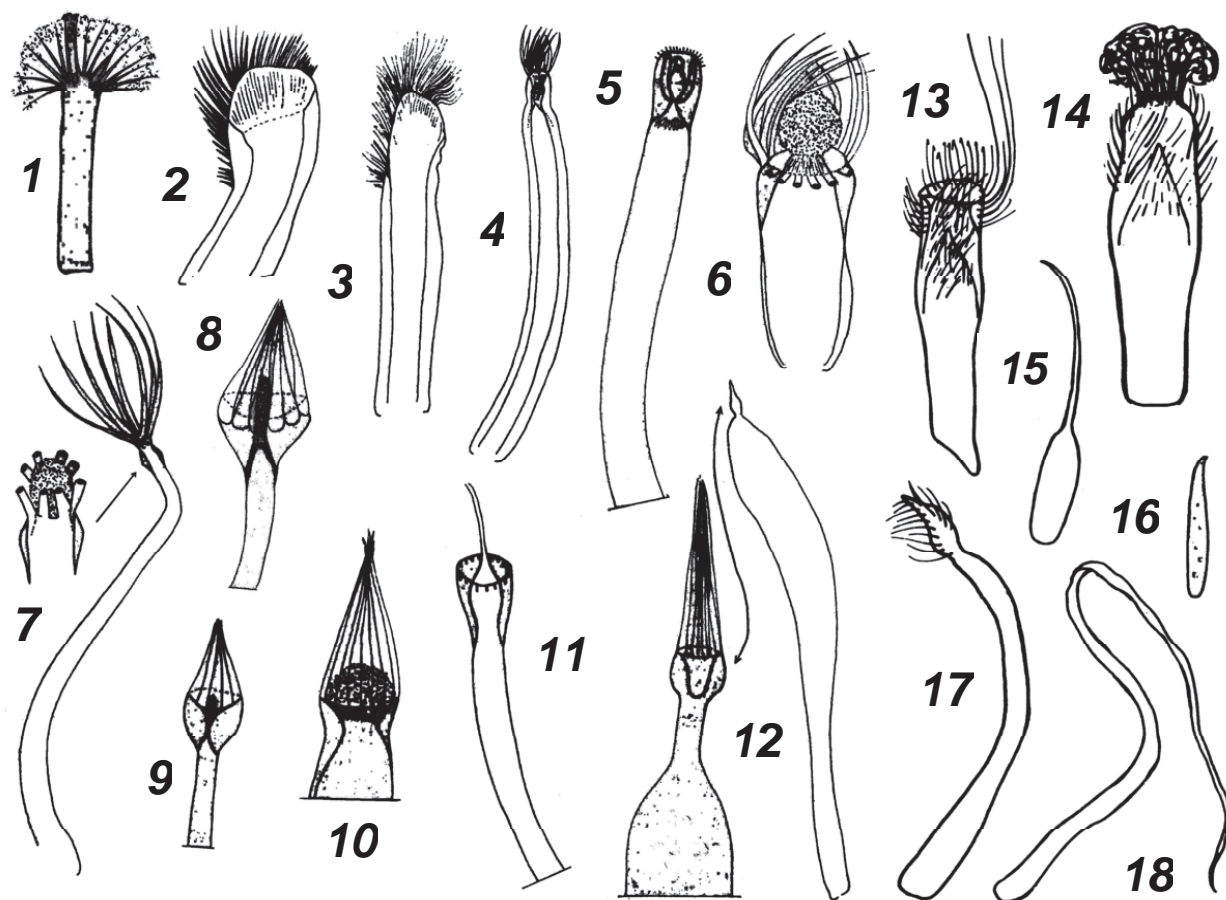


Рис. 24. Морфологическое разнообразие видоизмененных щетинок у представителей группы «брэдфордских» семейств (по: 1–12 – Bradford, (1973), 13–18 – Campaner, 1978)

представителей семейства Calanidae, дистальная часть максиллы, эндоподит, расположенный на базиподите, несущем пятую лопасть, может иметь до 10 простых щетинок (Вышкварцева, 1976).

У видов обсуждаемой группы семейств на этом участке максиллы обычно остаются лишь 8–9 в той или иной степени преобразованных «щетинок». Например, все 9 «щетинок» хорошо видны у *Scolecithricella paravalida* (см.: Tanaka, 1962, fig. 144), у *Tharybis angularis* и *T. crenata* (см.: Schulz & Beckman, 1995, fig. 4 В и 6 В), у *Brachycalanus antarcticus* (см.: Schulz, 2005, fig. 3 В), и других. У некоторых видов общее количество щетинок может быть всего лишь 2–5. Так, у *Undinella stirni* здесь сохранились лишь 2 щетинки, обычные, не измененные. Судя по литературным данным (Farran, 1926, Grice & Hulsemann,

1965), у *Bradfordiella fowleri* (= *Scolecithrix fowleri* Farran 1926) эндоподит редуцирован полностью, о наличии сенсорных щетинок на максиллипеде также ничего не сообщается. Правда, в отношении последнего вида опубликованная информация, видимо, не совсем точна. У самки другого вида этого же рода, *B. kurchatovi*, с внутренней стороны пятого эндита (на базиподите) правой и левой максилл отчетливо видна проксимальная часть чрезвычайно тонких и почти прозрачных видоизмененных (червеобразных?) по меньшей мере шести «щетинок», сидящих на небольшом бугорке – слившихся члениках эндоподита (Андронов, 2007 а).

Иногда некоторые щетинки на эндоподите максиллы остаются обычными или слабо измененными. Так, у *Brodskius paululus*, судя по тексту (Markhaseva & Ferrari, 2005), пять щетинок из восьми – червеобразные (но покрытые волосками как обычные щетинки. – В.А.). H.S.J. Roe (1975), ранее переисследовавший этот вид, пишет о наличии на эндоподите максиллы лишь 6 щетинок, из которых 2 – перистые, но не кистевидные. У самца *Paraxantharus brittae* Schulz, 2006 помимо восьми «щетинок» присутствует и девятая, обычная, не видоизмененная, и список примеров можно продолжить.

«Щетинки» характерны не только для дистальной части максиллы: у некоторых представителей этих семейств они могут присутствовать на некоторых прекоксальных и коксальных эндитах (лопастях) максиллы. Например, у *Puchinia obtusa* червеобразные «щетинки» присутствуют на 2–4 лопастях, у *Xanthocalanus distinctus* – на третьей и четвертой, у *X. elongatus*, *Brachycalanus bjornbergae*, *Neoscolecithrix farrani* – на третьей лопасти максиллы (последнее см.: Вышкварцева, 1989 а).

Видоизмененные щетинки обычны на протоподитах максиллипеды. Иногда такие «щетинки» встречаются даже на максиллуле (рисунок 26: 3–5). Так, у *Diaixis asymmetrica* на эндоподите максиллулы две щетинки преобразованы в червеобразные (Grice et Hülsemann, 1970; Андронов, 1979 а). Преобразованные подобным образом «щетинки» можно видеть у *Ranthaxus vermiformis* Markhaseva & Schulz (2010, fig. 11 а). Своеобразно изменены

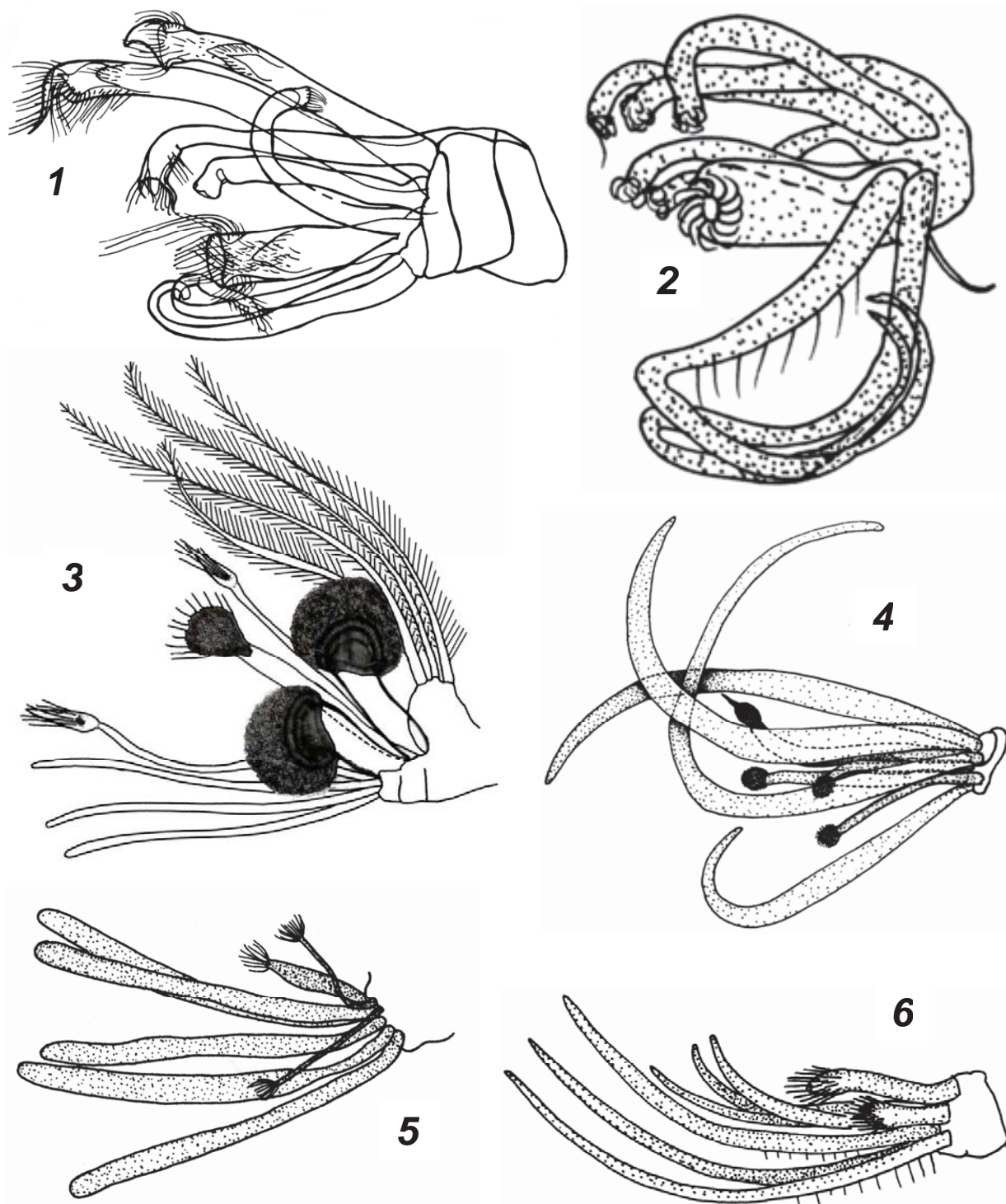


Рис. 25. Варианты строения дистального конца максиллы у видов Scolecitrichidae s. l. 1 – *Xanthocalanus marlyae*; 2 – *Xanthocalanus meteorae*; 3 – *Heteramalla dubia*; 4 – *Scolecitrichopsis elenae*; 5 – *Byratis volceni*; 6 – *Rithabis atlantica* (по: 1 – Campaner, 1978; 2 – Markhaseva & Schnack-Schiel, 2003; 3 – A. Scott, 1909; 4 – Schulz, 2005; 5 – Markhaseva & Ferrari, 2005; 6 – Schulz & Beckman, 1995; рис. 2 и 6 с изменением)

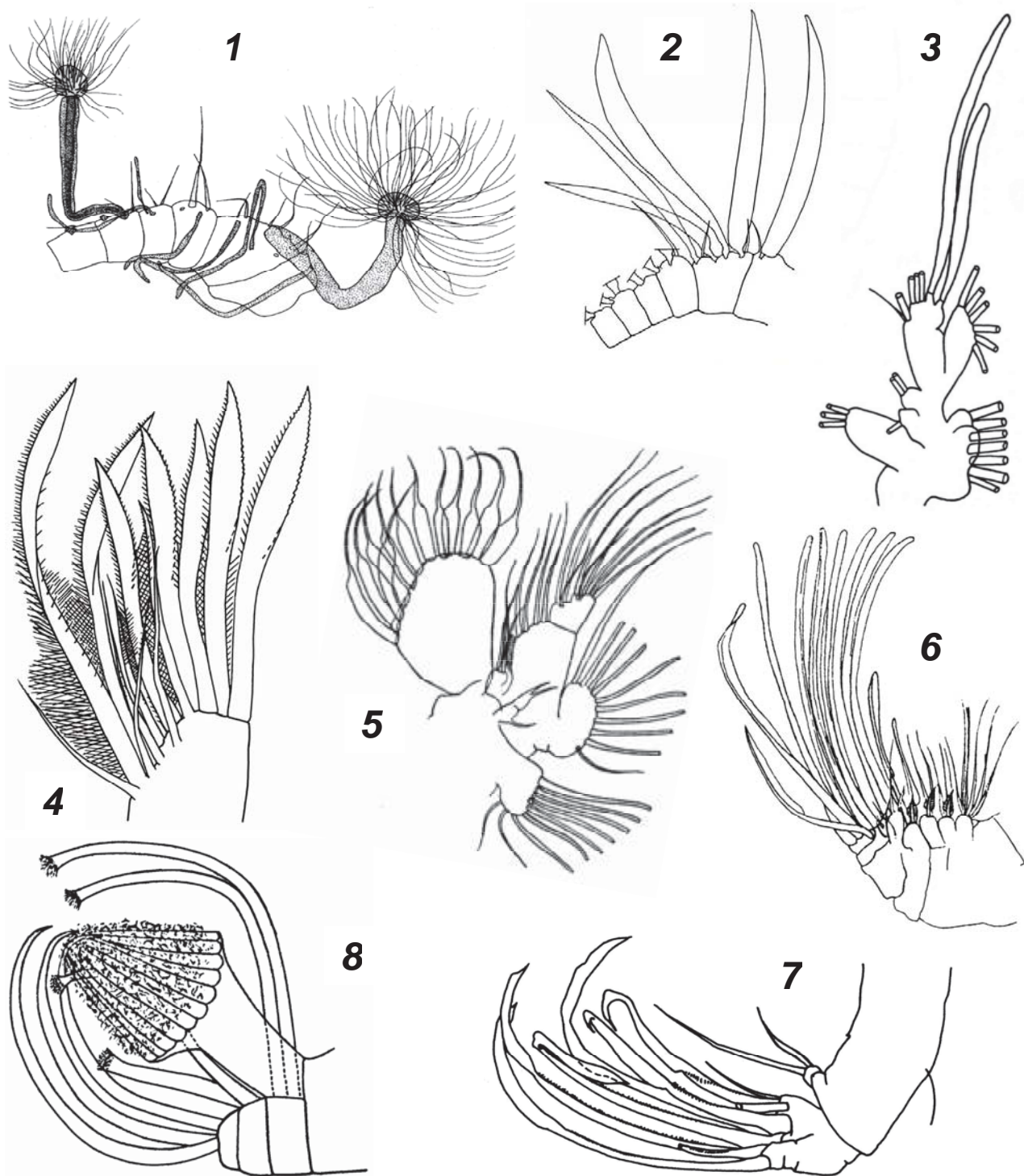


Рис. 26. Примеры преобразования обычных щетинок в сенсорные у видов подотряда Calanoidei (1, 2, 5 – самцы, 3, 4, 6–8 – самки). 1 – антеннула *Kirnesius groenlandicus*; 2 – антеннула *Xanthocalanus* species 1; 3 – максиллула *Diaixis asymmetrica*; 4 и 5 – прекоксальный артрит максиллулы самки и максиллула самца *Xanthocalanus greeni*; 6 – максилла *Bathycalanus inflatus*; 7 – максилла *Temorites spinifera*; 8 – максилла *Amalophora smithae* (по: 1 – Markhaseva & Semenova, 2005; 2 – Grice, 1972; 3 – Андронов, 2003; 4 – Wolfenden, 1911; 5 – Sewell, 1947; 6 – Björnberg, 1968; 7 – Wheeler, 1970; 8 – Grice, 1962)

«щетинки», расположенные на первой внутренней лопасти максиллулы самцов *Amalophora macilenta* и *A. rotunda* (Grice & Hülsemann, 1970, Figs. 137, 138, 159, 160).

Преобразование обычных щетинок в так или иначе специализированные щетинки – не такая уж и редкость, по крайней мере у видов подотряда Calanoidei. Например, эстетаски на антеннуле, особенно у самцов, по внешнему виду нередко выглядят как червеобразные отростки и лентовидные «щетинки» (рисунок 26: 2), иногда довольно сложно устроенные, порой не уступая им и по размерам, особенно у придонных видов (см., например, Grice & Hülsemann, 1965, fig. 6 d; Markhaseva & Schnack-Schiel, 2003, fig. 44). У самца *Kirnesius groenlandicus* (сем. Phaennidae) некоторые эстетаски на проксимальных члениках антеннулы имеют вид кистевидных «щетинок» (рисунок 26: 1). Очень похожи на червеобразные щетинки, расположенные на гнатобазе максиллулы и максиллы у самцов *Parabradydium angelikae* Schulz & Markhaseva (сем. Aetideidae). Существенно (но иначе, чем у обсуждаемых семейств) изменены щетинки на максилле у самца *Temorites sarsi* (Wheeler, 1970, fig. 83), у других видов этого рода, у видов *Bathycalanus* (рисунок 26: 6), некоторых представителей Arietellidae.

Примечательно не только различие в количестве «щетинок» на максилле, но и большое разнообразие в их строении (рисунок 24). R.N. Wolfenden (1911), вслед за T. Scott (1894) различал 3 разновидности «щетинок»: червеобразные, кистевидные и «щетинки» в виде снопа хлебных колосьев (= amallae).

Примечание. В англоязычных текстах для «щетинок» с дифференцированным дистальным концом обычно употребляют такие термины, как «brush-like» и «penicillate». Первый из них употребляется преимущественно для представителей Phaennidae, второй – для Scolecitrichidae (например, в: Sars (1903): «... a brush of fine ciliae; ... the peculiar transformation of the setae ... to extremely delicate penicillate appendages...» (от brush – щетка; кисть и pedicel – в данном контексте – как цветковый бутончик на цветоножке).

Червеобразные «щетинки» могут быть как округлыми в сечении, так и лентовидными (см. напр., Grice, 1972, fig. 79: *Brachycalanus minutus*; Roe, 1975, fig. 9 s: *Scolecithricella laminata*, и другие), как с гладкой поверхностью (многие), так и опушенными (Schulz & Beckman, 1995, fig. 2 E; Nishida & Ohtsuka, 1997, fig. 2 A, B), одинаковой толщины по всей длине, с резко (*Amallothrix robusta*) или постепенно суживающимся концом (Vervoort, 1957, fig. 97 c; Campaner, 1978, fig. 1: 15, 16). Щетинка может быть измененной, червеобразной лишь в дистальной половине, тогда как ее проксимальная часть опушена как у простой неизменной щетинки (например, как у *Brodskius paululus* – см.: Markhaseva & Ferrari, 2005, fig. 6 B). В ряде случаев такая щетинка может быть даже раздвоенной на конце как, например, у *Brachycalanus flemingeri* Ferrari et Markhaseva, 2000 а или у *Grievella shanki* Ferrari & Markhaseva, 2000 с. Иногда, например в роде *Scaphocalanus*, такая «щетинка» может быть с очень маленькой, плохо заметной кисточкой на конце, фактически кистевидной видоизмененной щетинкой на несоразмерно длинном и толстом стебле (рисунок 24: 12). Три (из пяти кистевидных) близких к ним по строению щетинки имеются у *Parascaphocalanus zenkevitchi* Vyshkvartzeva (2001, fig. 53). Примечательно строение «щетинки» на среднем эндите прекоксального сегмента максиллипед у *Xantharus renatehaassae* Schulz (1998, Figs. 2E, 2E). На одной максиллипед здесь располагается обыкновенная? червеобразная? «щетинка», эстетаск; у аналогичной щетинки на другой максиллипед дистальная половина «щетинки» – перистая и оканчивается маленькой заостренной кистевидной головкой.

У самок *Rythabis atlantica* (рисунок 25: б) и *R. schulzi* «щетинки» на максилле различаются и по размеру, и по строению. По крайней мере, 2 из них, наиболее длинные червеобразные, опушены. Что же касается двух самых коротких «щетинок», то, хотя автор и называет их «кистевидными» (brush-like), их отличие от упомянутых, судя по рисунку, лишь в том, что они более толстые, их концевая часть немного расширена, и волоски сосредоточены в их дистальной части. Точнее их следовало бы назвать видоизмененными

червеобразными щетинками со слегка дифференцированным дистальным концом.

Кистевидные «щетинки» морфологически более разнообразны (рисунок 25). У одних видов они одинакового строения и размера, у представителей других видов даже одного и того же рода, например, *Scolecithricella*, они могут заметно различаться (Tanaka, 1962; Park, 1983 а; и другие). У самок *Heteramalla dubia* (рисунок 25: 3) и *H. sarsi* максилла несет по меньшей мере четыре типа преобразованных «щетинок», среди них 3 червеобразных и 5 с дифференцированным дистальным концом. В составе последней группы 2 «щетинки» относительно длинные с вытянутыми головками, две короткие с очень крупными округлыми головками на коротких и толстых ножках и одна – промежуточного между ними строения. Надо полагать, что и функционально они должны заметно различаться.

Деление «щетинок» только по внешнему облику на червеобразные и кистевидные достаточно формально и не охватывает всего многообразия их морфологии и функционального значения. Такое деление условно разделяет лишь классы признаков, имеющие переходные состояния. Морфологически переходный план строения имеют, например, «щетинки» у *Xanthocalanus* sp.: видны все стадии перехода от червеобразной щетинки к кистевидной (Bradford et al., 1983, fig. 40, A). У самки V копеподитной стадии *Xanthocalanus pavlovskii* среди восьми «щетинок» сходными по строению с большой натяжкой можно назвать лишь, ориентируясь на их основания, вторую и третью снизу; остальные «щетинки» существенно различаются морфологически (Бродский, 1955, рис. 5 б). У самки *Phaennocalanus unispinosus* Markhaseva (2002, fig. 14) две кистевидные щетинки из семи имеют головки многократно бóльшие, чем остальные. Хорошо видны различия в строении дистального конца максиллы у самки и самца V копеподитной стадии *Xanthocalanus marlyae* (рисунок 25: 1). Эти «щетинки» должны различаться и функционально, иначе трудно дать объяснение таким морфологическим различиям.

Считается (напр., Nishida & Ohtsuka, 1997), что видоизмененные щетинки несут сенсорную функцию. Поскольку они размещаются на околотротовах конечностях, логично утверждение, что их функция так или иначе связана с распознаванием и (или) обработкой пищевых объектов. Упомянутые авторы, ссылаясь на собственные исследования и литературные источники, пишут, что некоторые виды из этих семейств – потребители частиц детрита. По их мнению, данные электронной микроскопии свидетельствуют о том, что оба типа видоизмененных щетинок служат хеморецепторами. Многообразие форм этих щетинок и то, что они присутствуют без признаков редукции и у хищных видов (например, судя по строению максиллы, представители родов *Cornucalanus* и *Onchocalanu*), наводит на мысль, что, возможно, их функция не ограничивается только сенсорной функцией. Может быть, с их помощью при нехватке обычной для рачков этих видов пищи они способны добывать, например, растворенные в воде органические вещества или что-то еще. Многие «кисточки» на фиксированном материале выглядят собранными в пучок, а каковы они у живых рачков – неизвестно. В некоторых случаях даже на фиксированном материале они похожи на распутившееся соцветие растения из сложноцветных (напр., у *Diaixis asymmetrica*, см.: Андронов, 1979 а, рис. 4: 14), на гидроидный полип, на хоаноцит губки (рисунок 24: 1, 11), кисточку (рисунок 24: 4, 6–10, 12) или на специализированную щеточку (рисунок 24: 2–3, 13, 14, 17). Возможно, некоторые из этих образований служат для поимки микроорганизмов, другие – для механического собирания или соскабливания очень мелких пищевых частиц. Так, глядя на рисунок дистального конца максиллы *Amalophora smithae* (рисунок 26: 8), трудно отделаться от соблазна трактовать 4 тонкие «щетинки» с пучком ресничек на конце как образования для собирания чего-то с поверхности конусообразной головки гигантской «щетинки» – амалла. Очевидная многофункциональность этих «щетинок» позволяет предполагать, что помимо сенсорной они способны выполнять и какие-то иные функции. Это только предположение, но чем еще можно объяснить своеобразие и многообразие строения этих структур?

Вероятно, появление в процессе адаптивной эволюции у предков этой ветви эволюции Calanoida модификаций обычных щетинок на околотротовых конечностях в сенсорные оказалось выигрышным для их потомков. Видимо, благодаря полученным каким-то преимуществам, не совсем нам известным и понятным, многочисленные представители этих семейств освоили мезо-, бати- и бентопелагиаль. Без сомнения, это очень прогрессивная группа Calanoida, доказательством чего служит их огромное родовое и видовое разнообразие.

История формирования таксонов ранга семейства. Впервые представитель Calanoida с видоизмененными «щетинками» на максилле появился в системе К. Клауса (Claus, 1863). Описанный им вид *Phaenna spinifera* он отнес к семейству Calanidae – одному из семейств свободноживущих Copepoda. Гисбрехт (Giesbrecht, 1893 b) выделил этот род наряду с родами *Scolecithrix* и *Xanthocalanus* в подсемейство Scolecithrichina, одно из семи образованных им подсемейств единственного в то время семейства Calanidae, относящегося к его трибе Amphaskandria.

В состав теперь уже семейства Scolecithricidae Карс (1900) добавил описанные им монотипические роды *Scaphocalanus* (*S. acrocephalus*) и *Undinella* (*U. oblonga*). Позднее (1903) он свел *S. acrocephalus* в синонимы с *Amalophora magna* [= *Scaphocalanus magnus* (T. Scott, 1894)], несколько родов выделил в новое семейство Phaennidae, а два новых монотипических семейства, Diaixidae и Tharybidae, представители которых также имеют «щетинки» на максилле, поместил во вновь созданную трибу Isokerandria. В примечании к диагнозу семейства Tharybidae Карс (1903, стр. 67) пишет, что Гисбрехт, видимо, поместил бы род *Tharybis* в свое подсемейство Scolecithricinoe, включающее также роды *Xanthocalanus* и *Phaenna*, поскольку по внешнему виду и, особенно, по строению максиллы он сильно напоминает последний из упомянутых родов. Но, по мнению Карса, эти роды очень разные, так как *Tharybis* относится к секции Isokerandria, а не к Amphaskandria, и к тому же у самки этого вида имеется P5. Эта ремарка Карса не совсем понятна, так как у

представителей двух других родов семейства *Phaennidae*, *Xanthocalanus* и *Pseudophaenna*, безусловно, известных ему, тоже имеются 3-члениковые P5.

Примечание. У В. Гисбрехта (Giesbrecht, 1893 b) одно из подсемейств семейства *Calanidae*, поднятое Сарсом до ранга семейства, называлось *Scolecithrichina* (от родового названия *Scolecithrix*). В работах Сарса (1903, 1925) везде употребляется название *Scolecithricidae*. Вслед за ним такое написание (у Rose, 1933 – *Scolecithridae*) обычно употреблялось в публикациях вплоть до работы Bowman & Abele (1982), в которой приводится грамматически правильное написание название семейства: *Scolecitrichidae* (без “h” после “t”). Комментируя правильную орфографию этого названия, F.D. Ferrari & D.K. Steinberg (1993) ссылаются на публикацию этих авторов, обращая внимание на то, что они употребили латинскую транслитерацию от родительного падежа греческого слова с окончанием на “trix”. Пример (24) образования такого названия семейства приведен в МКЗН (2000, стр. 204).

Сарс отчетливо видел сходство *Tharybis* с родами семейства *Scolecitrichidae*, однако создание им секции *Isokerandria* привело к тому, что достаточно близкие роды оказались отдаленными друг от друга.

Сарс не упомянул род *Undinella* в этой монографии, но, поскольку в ней ничего не говорится о перемещении рода в другое семейство, положение этого рода, надо полагать, осталось прежним.

Следовательно, в начале XX века (Sars, 1903) состав семейств со «щетинками» в дистальной части Mx2 (однако же, находящихся в разных секциях) стал следующим:

Семейство *Phaennidae* Sars 1902 с родами:

Phaenna Sars, 1902 (1 вид: *Ph. spiniphera* Claus, 1863),

Pseudophaenna Sars, 1902 (1 вид: *P. typica* Sars, 1902),

Xanthocalanus Giesbrecht, 1893 (4 вида: *X. agilis* Giesbrecht, 1893, *X. minor* Sars, 1902, *X. borealis* Sars, 1902 и *X. propinquus* Sars, 1902),

Семейство *Scolecitrichidae* Giesbrecht 1893 с родами:

Scolecithrix Brady, 1883 [1 вид: *S. danae* (Lubbock, 1856)],

Amallophora T. Scott, 1894 (*A. magna* T. Scott, 1894 и *A. brevicornis* Sars, 1902),
Lophothrix Giesbrecht 1895. Карс не обозначил состав этого рода, но к тому времени ему могли быть известными лишь 2 вида: *L. frontalis* Giesbrecht 1895 и *L. latipes* (T. Scott, 1894), *Scolecithricella* Sars, 1902 (10 видов, описанных преимущественно Гисбрехтом),
Undinella Sars, 1900 (1 вид: *U. oblonga* Sars, 1900)

Семейство Diaixidae Sars 1902

Diaixis Sars, 1902 [единственный род с 2 видами: *D. hybernica* (A. Scott, 1896) и *D. pygmaea* T. Scott, 1899)],

Семейство Tharybidae Sars 1902

Tharybis Sars, 1902 (единственный в семействе монотипический род: *Tharybis macrophthalma* Sars, 1902).

Из этой группы Calanoida Карсу в тот период были известны представители лишь 10 родов, включающих около 25 видов. В составе семейства Scolecitrichidae остались лишь обитатели пелагиали, тогда как в остальных семействах этой группы преобладали бентопелагические виды. Такое разделение родов на семейства при небольшом объеме материала и отсутствии сведений о родах с промежуточными признаками было вполне оправданным.

Анализ текстов публикаций Карса (1900, 1903) приводит к выводу, что создание двух очень близких семейств, Phaennidae и Scolecitrichidae, в значительной степени могло быть следствием низких технических возможностей оптики того периода. Это обстоятельство в какой-то мере может объяснить, почему «щетинки» на максилле у представителей *Diaixis* и *Tharybis* охарактеризованы менее детально, чем у видов более крупных рачков семейств Scolecitrichidae и Phaennidae. Исследования последних десятилетий (Bradford, 1973; Park T.S., 1967; Schulz, 1981; Schulz & Beckman, 1995; Ferrari & Markhaseva, 1996, Андронов, 2003; и другие) показали, что «щетинки» в дистальной части максиллы в родах *Tharybis* и *Diaixis* устроены значительно сложнее, чем это было показано Карсом (Sars, 1903, pls. XL, XLVI). Исходя из

диагноза семейства Phaennidae, приводимого Карсом (1903), можно предположить, что все дистальные щетинки изменены в кистевидные (а это не так, по меньшей мере одна из них червеобразная). Шишковидное расширение на конце некоторых «щетинок» в семействе Scolecitrichidae, как это стало ясно позднее, – обычно пучок волосков или ресничек. Судя по всему, особенностям строения «щетинок» на максилле Calanoidea Карс не придавал решающего значения, поскольку этот признак не охарактеризован им количественно. Естественно, что ценность этого признака на разных исторических этапах исследования этой группы может меняться, поэтому признаки, которые Карсу не казались важными при том уровне изученности обсуждаемой группы родов, сейчас, когда накоплен большой материал и применяется более совершенная оптика, стали определяющими.

Спустя два десятилетия количество родов увеличилось до 16 (Sars, 1924–1925). Добавились роды *Heteramalla*, *Onchocalanus*, *Cornucalanus*, *Cephalophanes*, *Scottocalanus* и *Amallothrix*, но обсуждаемая группа семейств осталась без изменений. Род *Amallophora* был перемещен в семейство Phaennidae, а семейства Diaixidae и Tharybidae больше не упоминались.

Авторитет Карса среди карцинологов был столь велик, что до конца XX века исследователи, устанавливая новые роды «брэдфордской» группы семейств, порой испытывая значительные трудности в поисках надлежащего для них места в системе Calanoidea, все же размещали их лишь в этих четырех семействах. Тот факт, что спустя столетие после выхода в свет монографии Карса (1903) не прекращаются дискуссии между специалистами по Calanoidea о систематическом положении некоторых родов этой группы семейств, продолжают перемещения родов из одного семейства в другое (см. например, Schulz & Beckman, 1995; Ferrari & Markhaseva, 1996; Ohtsuka et al., 1998; Vyshkvartzeva, 2000; Bradford-Grieve, 2001; Boxshall & Halsey, 2004; и другие), лишний раз свидетельствует об отсутствии четких границ между последними, об искусственном разграничении этих родов на самостоятельные семейства. В последние годы проявилась тенденция к установлению самостоятельных

семейств для родов, диагноз которых не вписывается в диагнозы традиционных семейств этой группы Сарса (Ferrari & Markhaseva, 1996; Markhaseva et al., 2008; Markhaseva & Schulz, 2009). Поэтому есть смысл подробнее рассмотреть аргументацию, используемую для обособления некоторых групп родов.

О семействах Phaennidae и Scolecitrichidae. Наиболее обособленной группой близких родов можно назвать семейство Phaennidae Sars с типовым родом *Phaenna* Claus, 1863. Если проследить судьбу семейства, станет понятно, что разные авторы при определении его состава пользовались разными критериями (таблица 3).

Сарс (Sars, 1903, 1924–25) первоначально в состав этого семейства включал лишь 3 рода (род *Pseudophaenna* впоследствии был из него выведен). По мере накопления материала их количество увеличилось до 8, учитывая и род *Pseudophaenna*, который не упоминается в последней монографии, хотя в ней ничего не говорится и об изменении положения этого рода в системе Calanoida.

Сравнительно недавно выяснилось (Bradford et al., 1983, p. 123, ссылка на наблюдения J.V.L. Matthews), что у *Pseudophaenna typica* дистальная часть максиллы – по меньшей мере с 3 кистевидными, 1 крупной и 3 небольшими червеобразными сенсорными щетинками. Иначе говоря, этот монотипический род вполне можно отнести к семейству Scolecitrichidae s. l., к которому придется относить все, что не подходит для семейства Phaennidae, или образовывать многие очень небольшие по объему семейства.

А. Скотт (A. Scott, 1909) включил в состав семейства Phaennidae роды *Amallophora* (виды которого позднее были сведены в синонимы с видами *Xanthocalanus* и видами ряда родов семейства Scolecitrichidae) и *Heteramalla* на том основании, что эндоподит максиллы с их опушенными (ciliate) головками совершенно отличны от таковых представителей семейства Scolecitrichidae и сближает их с Phaennidae. Сарс (1924–25), установивший семейство Phaennidae, согласился с мнением Скотта, и это свидетельствует о том, что при определении систематического положения рода со «щетинками» количественное соотношение «щетинкок» не было для него главным.

Таблица 3. Родовой состав семейства Phaennidae по представлениям разных исследователей

Авторы	<i>Phaenna</i> Claus, 1863	<i>Xanthocalanus</i> Giesdrecht, 1892	<i>Neoscolecithrix</i> Canu, 1896	<i>Pseudophaenna</i> Sars, 1902	<i>Cornucalanus</i> Wolfenden, 1905	<i>Onchocalanus</i> Sars, 1905	<i>Brachycalanus</i> Farran, 1905	<i>Cephalophanes</i> Sars, 1907	<i>Heteramalla</i> Sars, 1907	<i>Mixtocalanus</i> Brodsky, 1950	<i>Xantharus</i> Andronov, 1981
Sars, 1903	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Scott A., 1909	+	+	-	-	+	+	+	-	+	-	-
Sars, 1924-25	+	+	-	-	+	+	-	+	+	-	-
Sewell, 1929	+	+	-	-	+	+	+	-	+	-	-
Rose, 1933	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-
Бродский, 1950	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
Tanaka, 1960	+	+	-	-	+	+	+	+	+	-	-
Vervoort, 1965	+	+	-	-	+	+	-	+	+	-	-
Bradford, 1973	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-
Park, 1984	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-
Ferrari & Markhaseva, 1996	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-	+

Примечание. Род *Amalophora* не включен в таблицу, поскольку его многочисленные виды перемещены в род *Xanthocalanus* и роды семейства Scolecitrichidae (см.: Razouls et al., 2005–2015).

В последующие годы, вслед за А. Скоттом, многие исследователи, но не все, рассматривали оба упомянутые рода в качестве членов этого семейства, однако Ferrari & Markhaseva (1996) относили род *Heteramalla* к семейству Scolecitrichidae.

Из таблицы 3 видно, что М. Rose (1933) и К.А. Бродский (1950) видели семейство Phaennidae значительно более обширным. Оба автора включали в состав Phaennidae род *Neoscolecithrix* (= *Oothrix*), а Бродский описанный им род *Mixtocalanus* хотя и включил в состав семейства Phaennidae, но считал его

промежуточным между этим семейством и семейством Scolecitrichidae. Что же касается рода *Xantharus* Andronov, 1981, совмещающего в себе признаки родов *Xanthocalanus* и *Tharybis*, то при определении его систематического положения я считал его ближе морфологически к первому из родов (без учета особенностей строения эндоподита максиллы), вследствие чего он и был отнесен к Phaennidae. К обсуждаемой группе родов сравнительно недавно (Markhaseva, 2002) был добавлен еще один род из этого семейства, *Phaennocalanus*, очень близкий к *Brachycalanus*.

Само семейство Phaennidae гетерогенно. Даже роды *Brachycalanus*, *Cephalophanes*, *Cornucalanus*, *Onchocalanus*, *Phaenna* и *Xanthocalanus*, по мысли J.M. Bradford (1973) образующие семейство Phaennidae, имеют не только много общего между собой, но и немало различий. По ее мнению, основное сходство заключается в едином количественном составе видоизмененных щетинок на эндоподите максиллы (7 щетинок кистевидных и 1 более длинная, червеобразная) и в отсутствии на пятой лопасти максиллы червеобразных «щетинок», характерных для семейства Scolecitrichidae sensu Bradford. Логично предположить, что виды этих шести родов имели общего предка, поскольку маловероятно, чтобы такой количественный признак мог возникнуть у предковых видов этих родов независимо друг от друга.

Наряду с этим у *Brachycalanus ordinarius* помимо обычной червеобразной отмечена щетинка, отличающаяся от червеобразной лишь наличием небольшой лопасти в дистальной части, в месте отчетливо выраженного сужения (Ferrari & Markhaseva, 2000 b, fig. 8, F–G). И, наконец, у недавно описанного *Xanthocalanus meteora* здесь присутствуют 2 червеобразные щетинки, различающиеся фактически лишь тем, что одна из них несет крупные волоски в ее проксимальной половине (рисунок 25: 2). По остальным признакам различить семейства Phaennidae и Scolecitrichidae практически невозможно (таблица 4).

Уже в пределах упомянутой группы родов с единственной червеобразной щетинкой можно выделить роды (*Cornucalanus* и *Onchocalanus*), резко

Таблица 4. Сравнительная характеристика семейств Phaennidae и Scolecitrichidae, составленная по тексту статьи J.M. Bradford (1973) (с комментариями; полужирный шрифт везде мой)

Сем. Phaennidae	Сем. Scolecitrichidae
С и Th1 обычно слиты	С и Th1 слиты
Голова закруглена	Голова иногда с гребнем
Рострум в виде раздвоенной пластинки или 2 нитей, редко отсутствует	Рострум из 2 нитей или раздвоенной пластинки
Th4 и Th5 обычно разделены	Th4 и Th5 обычно слиты
Abd короткий, Gn вентрально не выдается	Abd короткий, Gn может вентрально выдаваться
A1 из 21-25 сегментов	A1 из 19-23 сегментов
Re A2 6-сегментный, не более чем в 1,5 раза короче Ri	Re A2 6-сегментный, не более чем в 1,5 раза короче Ri
Mx2 короткая (short)	Mx2 маленькая (small)
Mx2 одна или обе Li4 и Li5 каждая с 1 крепкой шипообразной щетинкой, часто по краю с короткими и крепкими шипами	Mx2 доли Li4 и Li5 обычно (но не всегда, см., напр., <i>Scolecitrichopsis stenopus</i> в: Vyshkvaritseva, 2000 – В.А.) несут обыкновенные, не утолщенные щетинки
Mx2 Li5 без сенсорных щетинок (filaments)	Mx2 Li5 с червеобразными сенсорными щетинками (у <i>Landrumius antarcticus</i> Park, 1983 их нет – В.А.)
Ri Mx2 с 1 червеобразной и 7 кистевидными (brush-like) сенсорными щетинками	Ri Mx2 с 3-4 червеобразными и 4-5 кистевидными (brush-like) сенсорными щетинками
Ri P2-P4 широкие и плоские, с крепкими шипами на задней поверхности	Ri P2-P4 уплощенные и обычно широкие, с характерными шипами на задней поверхности
Re P2-P4 часто без характерных шипов на задней поверхности	Re P2-P4 с характерными шипами на задней поверхности
P5 обычно присутствует у самки, маленькая, 1-ветвистая, 3-сегментная	P5 самки обычно присутствует, 1-ветвистая, 2-3 -сегментная
P5 самца асимметричная, 2-ветвистая, левая длиннее правой. Рудиментарные Ri иногда присутствуют	P5 самца асимметричная, обычно 2-ветвистая с обеих сторон (у " <i>Xanthocalanus</i> " <i>elongatus</i> Grice & Hulsemann, 1970: ноги P5 асимметричные и одноветвистые – В.А.). Базальные сегменты узкие и удлиненные, на левой ноге, короткий на правой ноге с сильно вздувшимся базиподитом.

отличающиеся от остальных щетинками на пятой лопасти максиллы, преобразованными в мощные когтевидные образования, имеющие отношение к определенному способу питания. Виды *Cephalophanes* с «глазами–линзами» на

головном конце – достаточно редкое явление среди Calanoidea (еще встречается лишь в семействе Pontellidae): по этому признаку семейство тоже можно дробить на части. Другие «весомые» признаки, отличающие представителей семейства Phaennidae от Scolecitrichidae, как правило, встречаются и в последнем. Об этом свидетельствуют слова «обычно», «может» и тому подобные, присутствующие в диагнозах семейств, то есть признак присутствует, но не всегда. Другими словами, для разбиения близких родов на таксоны ранга семейства J.M. Bradford (1973) использовала лишь один из нескольких «весомых» признаков, набор видоизмененных щетинок на эндоподите максиллы, причем только у самок, ибо у самцов соотношение червеобразных и кистевидных «щетинок» нередко бывает совсем иным.

О семействах Tharybidae и Diaixidae. Состав семейства Tharybidae до сих пор еще не устоялся, и до начала 80–х годов оно включало лишь роды *Undinella*, *Tharybis* и *Parundinella*. Позднее в его состав предлагали ввести и другие роды (*Neoscolecithrix*, *Pseudophaenna*, *Rythabis*, *Xantharus*, *Cenognatha*, и некоторые другие), которых не удавалось отнести к семействам Phaennidae и Scolecitrichidae (Bradford, 1973; Bradford & Wells, 1983; Schulz & Beckman, 1995; Ferrari & Markhaseva, 1996; Ohtsuka et al., 1998; Bradford-Grieve, 2001; Markhaseva, 2012). С увеличением количества родов семейство не становилось более монолитным, поэтому краткое обсуждение его таксономии ограничено лишь первыми тремя родами.

Переисследование многих представителей первых трех родов (Андронов, 2003) показало, что они объединены в самостоятельное семейство искусственно, поскольку:

1) не удается обнаружить сколько-нибудь существенных признаков, свойственных только им и отсутствующих в остальных обсуждаемых семействах,

2) представители каждого из этих родов по многим признакам обнаруживают не меньшее сходство с родами семейства Scolecitrichidae, чем между собой.

Действительно, помимо внешнего вида у представителей этих родов совершенно различны строение роострума, некоторых околоротовых конечностей (в частности, мандибулы, экзоподита максиллулы), комплекты «щетиннок» на максилле, P1–P5 (по крайней мере у видов *Tharybis* и *Undinella*), план строения P5 самок и многое другое. Существенно различается и их экология.

Виды рода *Tharybis* – обитатели придонного слоя воды, представители нектобентоса. Это наложило отпечаток на их морфологию: крепкое коренастое тело, как у видов *Xanthocalanus*, относительно короткая уросома, мощная мандибула и другие околоротовые конечности, крепкие и широкие P1–P4, часто асимметричные коксоподиты P5 самцов. В дистальной части эндоподита максиллы обычно присутствуют 3–4 червеобразных и 4–6 кистевидных «щетиннок».

Виды *Undinella* – мезопелагические планктонные организмы, тело стройное, вытянутое, уросома длинная. У всех известных видов на эндоподите максиллы полностью отсутствуют червеобразные «щетинки», остались лишь 5 кистевидных; у *U. stirni* (см.: Grice, 1971 b) здесь вообще остались лишь 2 обычные, не измененные щетинки.

Мнение о систематическом положении рода *Undinella* неоднократно менялось. Сарс (1900), описавший род, отнес его к Scolecitrichidae, заметив, что помещает его в это семейство условно (provisionally), поскольку дистальные «щетинки» изменены незначительно (scarcely transformed). Бродский (1950) ввел этот род в состав семейства Tharybidae без сколько-нибудь серьезной аргументации (об этом см.: Андронов, 2003).

По мнению В. Верворта (Vervoort, 1957, стр. 96), этот род с известными в те годы двумя видами, *U. oblonga* G.O. Sars и *U. brevipes* Farran, 1908 (точнее, это *U. simplex* Wolfenden, 1906, – B.A.), с одной стороны, обнаруживает близость как с Phaennidae, так и с Scolecitrichidae, а с другой – с Diaixidae, Stephidae и Tharybidae. В частности, по строению P5 этот род, по его мнению, сближается с родом *Xanthocalanus*, но отличается от него строением максиллы.

P5 самца (в то время был известен самец только *U. oblonga*) сближает его со Scolecitrichidae. В конце концов Верворт включил его в состав семейства Phaennidae. По его же мнению, это вопрос удобства: точное систематическое положение будет очень зависеть от признаков, употребленных для разграничения Phaennidae и Scolecitrichidae. Судя по списку цитированной литературы, книга К.А. Бродского (1950), в которой род *Undinella* перемещен в семейство Tharybidae, ему тогда не была известна.

О представителях рода *Parundinella* Fleminger, 1957 известно очень мало, их поимка крайне редка и общее количество исследованных экземпляров всех видов вряд ли превышает 3 десятка экземпляров (Dakin & Colefax, 1940; Fleminger, 1957; Grice & Hülsemann, 1970; Grice, 1972; Андронов, 2003). Размер рачков менее 1 мм, поэтому особенности строения отдельных придатков не всегда хорошо видны. У самок в дистальной части максиллы присутствуют около 5 сенсорных «щетинок» (Fleminger, 1957), и все они, по мнению автора рода, с неизменным дистальным концом (то есть «щетинки» простые, лентовидные или червеобразные. – В.А.). У самца *P. emarginata* на максилле присутствуют 3 кистевидные и несколько (4–5?) червеобразных или лентовидных видоизмененных щетинок. P5 самок *Parundinella* с единственным свободным члеником больше напоминает P5 видов *Scolecithricella*, чем P5 *Tharybis* и *Undinella*. Род *Parundinella* А. Fleminger (1957) ввел в состав семейства Tharybidae без какой-либо аргументации, и О. Tanaka (1960, p. 127) в этом его поддержал.

Из приведенных кратких характеристик родов Tharybidae видно, что систематическое положение каждого из них достаточно спорно, как и установление самого семейства. А о трудностях в разграничении, в частности, семейств Tharybidae и Scolecitrichidae упоминал еще А. Fleminger (1957). Так или иначе, но по крайней мере роды *Tharybis* и *Undinella* вполне естественно вливаются в состав семейства Scolecitrichidae в том виде, в каком его обозначила J.M. Bradford (1973), на том основании, что самки его

представителей имеют 3 червеобразных и 5 кистевидных «щетинок», или хотя бы последние из них.

По наличию этого же признака к семейству Scolecitrichidae должны быть отнесены и виды *Diaixis*, поскольку дистальные щетинки на максиллах их самок, по последним данным, с таким же набором «щетинок», как и у Scolecitrichidae (Андронов, 1979 а, 2003; Ferrari & Markhaseva, 1996). Что касается очень крупной и своеобразно устроенной P5 самца, то относительный размер P5 – это качественный признак; в каждом роде семейства P5 устроена достаточно своеобразно, порой существенно отличаясь от P5 близких родов.

О семействах Parkiidae, Rostrocalanidae и Kyphocalanidae. Недавно установленные семейства Parkiidae, Rostrocalanidae и Kyphocalanidae включают пока лишь по одному роду с одним, двумя и четырьмя видами соответственно. Их отличия от видов остальных «брэдфордских» семейств минимальны и заключаются преимущественно в особенностях строения околоротовых конечностей, попросту не вписывающихся в диагнозы традиционных семейств.

Parkius karenwishnerae Ferrari & Markhaseva, 1996 (сем. Parkiidae) описан по взрослым самкам и копеподитам II–V стадий рачков, пойманным в придонных слоях воды (1–5 м над дном) на глубине около 3 км у подножья подводного вулкана. Новые род и вид, согласно диагнозу, устанавливаются на основании особенностей строения эндоподита максиллипеды взрослых самок, у которых:

- 1) сильно вытянут участок первого членика эндоподита, от 2 срединных щетинок до дистального конца членика, и
- 2) членики эндоподита 2–5 вытянуты, образуя дистально крючковидные структуры, зазубренные на вогнутой стороне (судя по fig. 3 из обсуждаемой статьи, – это щетинки, сросшиеся с несущим их члеником).

Согласно авторам семейства Parkiidae, оно отличается также от близких семейств и некоторыми другими признаками, в частности:

- 1) наличием двух червеобразных щетинок на пятой лопасти максиллы,

2) наличием на базиподите максиллипеды лишь двух срединных щетинок,

3) меньшим количеством щетинок на 2–6 члениках эндоподита максиллипеды,

4) наличием зубчиков VVKo на эндоподите P1.

Но сходные признаки встречаются и у некоторых представителей семейства Scolecitrichidae, хотя на этом не акцентируется внимание (см., например, Park, 1980). Первый из них (наличие 2 червеобразных щетинок на пятой лопасти максиллы) присутствует, например, у *Scaphocalanus difficilis*; *Scolecithrix danae* (см.: Park, 1983 a).

Если сопоставить описание *Parkius karenwishnerae* с диагнозом семейства Scolecitrichidae (Bradford-Grieve, 2002 b и Таблица 4), можно увидеть, что совпадают практически все признаки. Даже 24-члениковая антеннула встречается, например, в роде *Amallothrix* (см.: Vyshkvartzeva, 2000, p. 235). Поэтому, несмотря на особенности строения максиллипеды, род *Parkius* достаточно органично вливается в состав семейства Scolecitrichidae sensu Bradford.

Род *Rostrocalanus* Markhaseva, Schulz, Martinez Arbizu, 2008, включающий 2 вида, и установленное для него семейство Rostrocalanidae отличаются от представителей остальных «брэдфордских» семейств:

1) меньшим количеством сегментов экзоподита щупика мандибулы и щетинок на них,

2) меньшим количеством зубцов на гнатобазе мандибулы,

3) отличиями в строении максиллулы,

4) наличием только 6 и только червеобразных «щетинок» на эндоподите максиллы,

5) уникальной комбинацией количества щетинок на прекоксальных эндитах синкоксы максиллипеды и

б) отсутствием дистальной щетинки на базиподите и наличием трех щетинок на первом членике эндоподита максиллипеды, в отличие от большинства других родов.

Несколько видов единственного рода *Kyphocalanus* Markhaseva & Schulz, 2009 семейства Kyphocalanidae тоже отличаются от видов близких семейств лишь особенностями строения околоротовых конечностей, заключающимися, если не вникать в детали, в:

1) меньшем количестве щетинок на прекоксальном артрите максиллулы и проксимальном коксальном эндите максиллы,

2) наличии восьми очень длинных и толстых и только червеобразных щетинок на эндоподите максиллы и

3) наборе щетинок на прекоксальной доле максиллипеды, отличного от такового у видов остальных «брэдфордских» семейств (Markhaseva & Schulz, 2009).

Приведенные отличительные признаки позволяют четко обособить роды этих семейств от родов близких семейств, но совершенно очевидно, что они отражают, скорее всего, какие-то особенности питания их видов, не будучи принципиальными. Отмеченные морфологические отличия менее существенны, чем, например, отличия уже упомянутых выше представителей родов *Cornucalanus*, *Onchocalanus* и *Cephalophanes* от остальных родов семейства Phaennidae.

Таксономические преобразования в группе «брэдфордских» семейств. J.M. Bradford (1973), проведя ревизию семейств Phaennidae и Scolecitrichidae, пришла к выводам, что, во-первых, особенности строения видоизмененных щетинок на максилле без учета других признаков недостаточны для размежевания родов по этим семействам, и, во-вторых, несколько родов и видов по ряду признаков должны быть выведены за пределы этих семейств. По ее мнению, их нельзя отнести также ни к семейству Diaixidae, ни к семейству Tharybidae. На этом основании Брэдфорд предложила

либо образовать для этих родов и видов новые семейства, либо все 4 семейства объединить в одно.

Из таблицы 4, составленной по тексту упомянутой статьи, отчетливо видно, что принципиальные различия между семействами Phaennidae и Scolecitrichidae заключается в соотношении количества червеобразных и кистевидных «щетинок» в дистальной части максиллы. Остальные признаки присутствуют в обоих семействах. Несмотря на то что приведенные признаки касаются только самок, они не включают всех вариантов соотношения «щетинок» с разным названием, не учитывают существующих больших морфологических различий между «щетинками» обоих типов.

У самцов соотношение «щетинок», их количество и внешний вид может быть иным, чем у самок. Например, у самца *Xanthocalanus pectinatus* Tanaka, 1960 (сем. Phaennidae) на эндоподите максиллы присутствуют три обычных (по мнению описавшего вид автора) и пять кистевидных «щетинок», то есть количество кистевидных «щетинок» как у типичного представителя семейства Scolecitrichidae sensu Bradford. Иначе говоря, вся система этой группы обсуждаемых семейств построена главным образом на особенностях соотношения преобразованных «щетинок» на максилле **только самок**, к тому же «щетинок», достаточно формально разделенных на 2 морфологические группы: «червеобразных» и «кистевидных».

Действительно, основной признак, разделяющий семейства Phaennidae и Scolecitrichidae, – соотношение комплекта червеобразных и кистевидных «щетинок» на эндоподите максиллы, 1/7 у видов первого из них и 3–4/4–5 у второго. Предки родов этих семейств дали бóльшее количество родов-потомков, чем предки родов с иным соотношением «щетинок», некоторые из которых приведены в таблице 5. Различия в соотношениях «щетинок» и в их морфологическом разнообразии в пределах даже одного рода (например, в родах *Tharybis* и *Diaixis*) свидетельствует лишь о том, что в процессе адаптивной эволюции к разным способам питания и к разным пищевым объектам трансформация обычных щетинок в сенсорные может происходить

независимо в разных ветвях эволюции. И этот факт лишний раз подтверждает справедливость правила Виллиса о том, что внутреннее строение систематических групп асимметрично, что естественными оказываются как большие по объему таксоны, так и маленькие (см. также В.Г. Гептнер, 1965; Поздняков, 2005).

Таблица 5. Варианты соотношения видоизмененных червеобразных и кистевидных щетинок (ч/к) на дистальном конце (эндоподите) максиллы самок у видов «брэдфордских» семейств (по литературным источникам)

ч/к	Виды
8/0	Присутствуют только червеобразные щетинки: <i>Scolecithricella beata</i> Tanaka, 1962 (= <i>S. tropica</i> Grice, 1962); <i>S. modica</i> Tanaka, 1962; Species 1 Roe, 1975; <i>Kyphocalanus atlanticus</i> Markhaseva & Schulz, 2009
6/0	<i>Rostrocalanus</i> spp. Markhaseva, Schulz & Martinez Arbizu, 2008; <i>Ranthaxus vermiformis</i> Markhaseva & Schulz, 2010
5/0	<i>Brachycalanus minutus</i> Grice, 1972; некоторые виды <i>Parundinella</i> (см.: Fleminger, 1957)
4/0	<i>Anawekia</i> spp. Othman & Greenwood, 1994
6/2	<i>Rythabis atlantica</i> Schulz, 1995
6/3	<i>Amalophora elegans</i> (из: Wolfenden, 1911, Taf. XXX, 9)
5/3	<i>Byratis</i> spp.; <i>Omorius</i> spp. (Markhaseva, Ferrari, 2005; Markhaseva & Schulz, 2007; Schulz, 2006)
4/3	<i>Racovitzanus levis</i> Tanaka, 1961, p. 186
4/4	<i>Racovitzanus antarcticus</i> Giesbrecht, 1902; <i>Tharybis fultoni</i> Park, 1967; <i>Scolecitrichopsis elenae</i> Schulz, 2005
3/5	Многие виды Scolecitrichidae, в том числе, <i>Xantharus atlanticus</i> Andronov, 1981; <i>Parkius karenwishnerae</i> Ferrari & Markhaseva, 1996 и некоторые виды <i>Diaixis</i> , <i>Tharybis</i>
3/6	<i>Tharybis minor</i> Schulz, 1981; <i>T. angularis</i> Schulz, 1995
2/6	<i>Xanthocalanus</i> sp. (из: Bradford, 1972, Figs. 9, 13); виды <i>Rithabis</i> Schulz
2/7	<i>Brachicalanus flemingeri</i> Ferrari & Markhaseva, 2000
1/7	Многие виды <i>Brachycalanus</i> , <i>Cephalophanes</i> , <i>Cornucalanus</i> , <i>Onchocalanus</i> , <i>Xanthocalanus</i> , <i>Phaenna spinifera</i> , <i>Cornucalanus simplex</i> , <i>Cornucalanus robustus</i>
1/8	<i>Brachycalanus bjornbergae</i> Campaner, 1978; <i>Brachycalanus rothlisbergi</i> Othman & Greenwood, 1988 (по тексту статьи)
0/5	Присутствуют только кистевидные сенсорные щетинки: все виды <i>Undinella</i> Sars, 1900, кроме <i>U. stirni</i> Grice, 1971

Приведенные аргументы со всей очевидностью показывают, что различия между родами «брэдфордских» семейств не столь принципиальны, и представители всех родов с видоизмененными щетинками на эндоподите максиллы образуют естественную группу близких родов, искусственно расчлененную на несколько семейств. На мой взгляд, такое объединение обсуждаемых семейств в единое семейство с приоритетным названием *Scolecitrichidae* s. l. – логично, несмотря на то что в результате образуется довольно объемный таксон.

Что же касается попыток обособления естественных групп родов внутри этого огромного объединенного семейства, то они есть (см., например: Markhaseva & Ferrari 2005) и, видимо, будут появляться в дальнейшем, поскольку эта группа *Calanoida* таксономически изучена недостаточно полно. Особенно плохо исследованы бентические и эпибентические виды, среди которых в последние годы описаны новые роды и виды (Park, 1967, 1980, 1982, 1983 a, 1983 b; Schulz, 1981, 1987, 1991, 1998; Schulz & Beckman, 1995; Hulsemann, 1985, Вышкварцева, 1989 a, 1989 б; Vyshkvartzeva & Prusova, 1997; Vyshkvartzeva, 2000, 2001, 2002, 2003, 2005; Bradford-Grieve, 2004 a; Markhaseva, et al., 2008; Markhaseva & Schulz, 2007; 2009; 2010; и другие). На современном уровне изученности *Calanoida* выделение таких групп родов в ряде случаев достаточно сложно: многие виды описаны очень кратко. Нередко именно этим и отличаются так называемые «уклоняющиеся» виды, достаточно полно перечисленные в статье Bradford (1973). Имеется насущная необходимость в переисследовании многих представителей обсуждаемых родов, в первую очередь, особенностей строения околотротовых конечностей, поскольку морфологические особенности P1–P5 обычно исследованы и описаны достаточно подробно. Очень полезными будут публикации перечисленных выше авторов, помимо подробных описаний содержащие тщательно выполненные иллюстрации конечностей рачков, включая детали строения максиллы.

Можно предположить, что по мере более детального изучения морфологии максиллы уже известных видов и описания новых видов и родов, относящихся к этой группе Calanoidea, по данному признаку эта группа будет выглядеть все более компактной, хотя величина разрыва между родами (и группами родов) будет различной. Обособленность этой группы обсуждаемых семейств Carpa от прочих семейств Calanoidei представляется четкой и естественной.

Объединение всех семи семейств в единый таксон в ранге семейства вовсе не отрицает существование внутри него промежуточных между родом и семейством таксонов, например в ранге подсемейства, трибы. В ожидании лучшей изученности, более подробного описания редких видов ранг традиционных «брэдфордских» семейств Phaennidae, Scolecitrichidae, Tharybidae и Diaixidae, а также установленных сравнительно недавно, имеет смысл понизить до ранга подсемейства, соответственно: Phaenninae, Scolecitrichinae, Tharibinae, Diaixinae, Parkiinae, Rostrocalaninae и Kyphocalaninae. В составе объединенного семейства могут оказаться роды, которые нельзя будет отнести ни к одному из них. Целесообразно образовать из них самостоятельную группу родов *insertae sedis* внутри обширного семейства Scolecitrichidae s. l. в ожидании ситуации, пока последующие более детальные исследования позволят объединить некоторые из этих родов (или все) в соответствующее подсемейство или трибу.

4.2. Подотряд Diaptomoidei

Одна из антеннул самца (левая или правая) – всегда геникулирующая. Место основного перегиба геникулирующего устройства на антеннule самца обычно, но не всегда (*Ridgewayia spp.*, *Exumella spp.* из сем. Ridgewayidae), расположено между члениками XX и XXI. Членики XXI–XXIII и XXIV–XXV этой антеннулы у самцов Centropagidae и Augaptilidae полностью слиты в единый комплекс (см. раздел 2.3.), однако у некоторых видов семейств

Heterorhabdidae, Candaciidae и Pontellidae один из члеников этих комплексов могут быть отделенным (см., например: Park, 2000, fig. 32 b; Bradford-Grieve, 1999, figs. 114 C; 115 H). Внешняя щетинка, остаток эпиподита, на коксоподите максиллы отсутствует у всех видов.

Надсемейство Pseudocyclopoidea – первичнодонные Calanoidea. Общие признаки: экзоподит антенны не более, чем из 9 члеников; внутренняя щетинка на втором членике экзоподита P5 самки обычного строения и, в отличие от видов надсемейства Diartomoidea, всегда отделена от несущего его членика; третий членик экзоподита P5, как правило, с 3 отделенными от него внешними шипами (рисунок 27).

Состав: традиционные семейства Pseudocyclopidae, Ridgewayiidae, Epacteriscidae и Boholinidae.

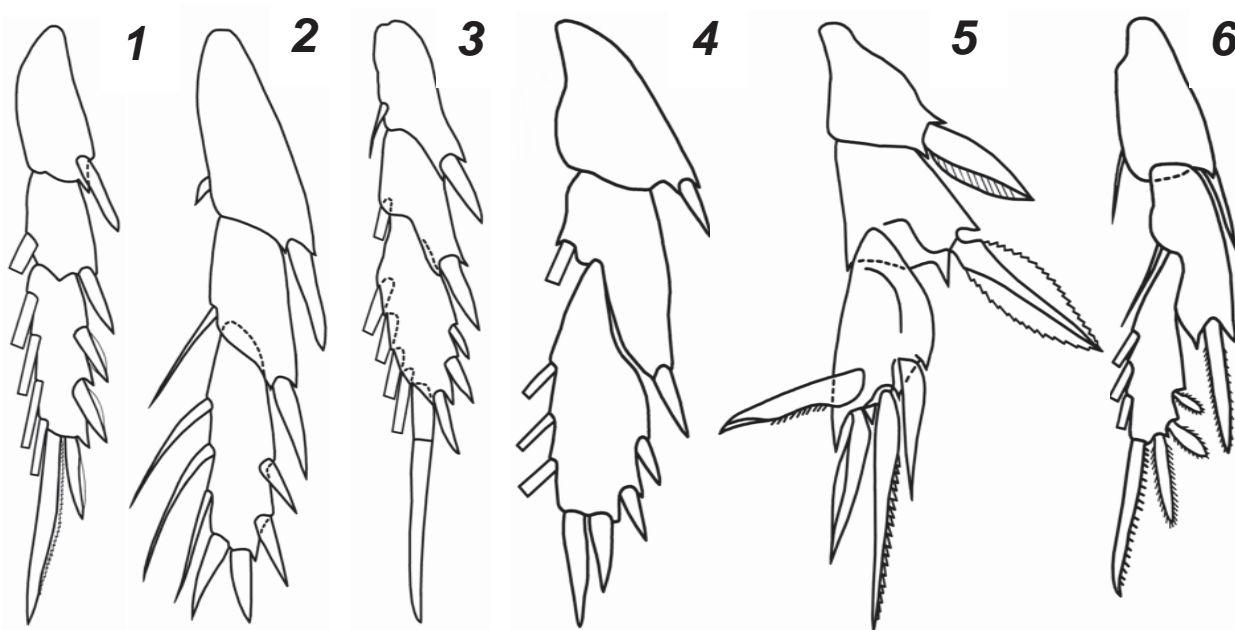


Рис. 27. Варианты сочленения второго и третьего члеников экзоподита P5 у видов Pseudocyclopoidea s. l. 1 – *Epacteriscus rapax* (E); 2 – *Stargatia palmeri* (R); 3 – *Azygonectes intermedius* (E); 4 – *Exumellina bucculenta* (R); 5 – *Pseudocyclops pumilis* (Ps); 6 – *Exumella polyarthra* (R); (E – Epacteriscidae, R – Ridgewayiidae, Ps – Pseudocyclopidae) (по: 1 – Fosshagen, 1973; 2 – Fosshagen, Iliffe, 2003; 3 – Fosshagen, Iliffe, 2004; 4 – Fosshagen, Iliffe, 1998; 5 – Андронов, 1986; 6 – Fosshagen, 1970)

Представители семейств образуют естественную группу близких таксонов, включающую в общей сложности более 30 родов и 80 видов, из которых на долю рода *Pseudocyclops* приходится немногим менее половины описанных видов. Половой диморфизм выражен очень слабо, практически отсутствует. Многие виды этой группы семейств можно назвать реликтовыми.

Для всех этих видов, обитающих близ дна, на субстрате и среди его частиц, характерен сравнительно небольшой размер, коренастое тело, короткие антеннулы, крепкие внешние шипы на экзоподитах плавательных ног. Они сохранили, по сравнению с другими Calanoida, ряд уникальных предковых признаков (приложение, таблица Г). Отдельные признаки, в частности, пункты 6, 8–12, 23 из этой таблицы, отмечаемые у видов этой группы семейств, прослеживаются и у эволюционно более подвинутых таксонов.

Общая характеристика первичнодонных Calanoida. Известно, что помимо перечисленных морфологических особенностей, свойственных всем группам донных Calanoida, для видов рассматриваемых семейств характерен следующий комплекс плезиоморфных признаков:

1. Наличие у видов с наименее измененной антенной пяти разделенных, иногда лишь частично, проксимальных члеников экзоподита; всего же эта ветвь несет не более 8 свободных члеников, снабженных щетинками.

2. Присутствие на терминальном членике экзоподита P2 всех видов только двух внешних шипов, тогда как на экзоподитах P3 и P4 обычно их три (исключения приведены на стр. 120–122).

3. Наличие 3 шипов на внешнем крае третьего членика экзоподита P5 самок большинства видов (рисунок 27: 1–6), на чем акцентировал внимание еще Т. Парк (Park, 1986); у видов других надсемейств их здесь не более двух.

4. Изменение местоположения терминального по происхождению шипа на третьем членике экзоподита P5 самки, по меньшей мере у видов *Pseudocyclops*, *Boholina*, *Placocalanus*, *Stargatia*, *Normancavia*, некоторых видов *Ridgewayia* и др.). Опушенный лишь с одной стороны, нередко укороченный, по размеру близкий к дистальному наружному шипу, он располагается на

внутренней стороне членика, а его место занимает дистальный внешний шип, как и прочие обычно опушенный с обеих сторон.

Виды некоторых родов сохранили и такие плезиоморфные признаки, как:

5. Рострум в виде треугольной заостренной пластинки, не раздвоенный, без нитей – признак, обычный для видов других отрядов свободноживущих Copepoda, среди Calanoidea характерен для представителей Pseudocyclopidae, Ridgewayiidae и Boholinidae.

6. Полностью разделенные проксимальные 4 членика антеннулы, вследствие чего антеннула может состоять из 27 обособленных члеников (приложение, таблица Г).

7. Наличие внутренней щетинки на первом членике экзоподита P5 самки; насколько мне известно, этот признак встречается лишь у видов этой группы семейств Calanoidea.

С большой долей вероятности можно утверждать, что предки видов всех четырех семейств никогда не теряли связи с дном, поскольку не известен ни один пелагический вид, у которого из приведенного списка одновременно присутствовали бы признаки (2) и (3). Тот факт, что представители некоторых родов, например *Boholina*, *Azygonectes*, были пойманы планктонной сетью в толще воды, совершенно не противоречит такому мнению. Во-первых, речь идет о сравнительно мелководных водоемах, и, во вторых, очевидно, что у разных видов различна степень приуроченности к придонным слоям воды, зависимость от придонных биотопов.

Учитывая это, виды обсуждаемой группы семейств, для которых придонный образ жизни исконно первичен, с полным основанием можно называть «исходно донными» или «первичнодонными».

Придонный образ жизни и анцестральный признак (3) из приведенного списка свидетельствуют о древности обсуждаемой группы, а одновременное присутствие признаков (2) и (3) – об их происхождении от единого вида. Ибо очень мала вероятность того, что утрата одного из трех шипов на наружном крае терминального членика экзоподита P2 при сохранении уникального

признака, наличия всех трех внешних шипов на терминальном членике P5 самки, могла произойти независимо у предков разных видов.

История формирования семейств первичнодонных Calanoida.

Родовой состав семейств этой группы Calanoida формировался на протяжении почти целого столетия. Сначала из семейства Pseudocyclopidae Giesbrecht 1893, первого из установленных семейств этой группы, был выведен род *Ridgewayia*, для которого M.S. Wilson (1958 a) установила самостоятельное семейство Ridgewayiidae. Она придавала наибольший таксономический вес, наряду с наличием у его видов слабо специализированных околоторовых конечностей и различиям в строении правой антеннулы самца, такому признаку, как особенности расположения парных генитальных отверстий у самки: расставлены ли они широко (как у видов *Pseudocyclops*) или сближены (как у видов *Ridgewayia*). Помимо этого при описании рода *Ridgewayia* было акцентировано внимание на особенности сочленения второго и третьего члеников экзоподита P5 самки, при котором сильно вытянутый, зауженный проксимальный конец третьего членика отходит от середины дистального края второго.

Третье семейство этой группы, Epacteriscidae, первоначально включало лишь монотипический род *Epacteriscus* Fosshagen, 1973. В этой (Fosshagen, 1973) и последующих публикациях цитируемого автора основными отличительными признаками семейства названы: раздвоенный роstrум с нитевидными придатками, специализированные и редуцированные (особенно эндоподит щупика мандибулы) околоторовые конечности, слабо редуцированные торакоподы, незначительные различия в строении P5 самца и самки и способ сочленения двух дистальных члеников экзоподита P5 самки. В отличие от видов Ridgewayiidae эти членики соприкасаются по всей их ширине, как у большинства прочих Calanoida.

Четвертое семейство, Boholinidae, было установлено для единственного рода *Boholina*, ныне включающего 4 вида (Fosshagen & Iliffe, 1989; Voxshall & Jaume, 2012). По совокупности признаков оно очень близко к семействам

Pseudocyclopidae и *Ridgewayiidae*. Основные отличительные признаки его представителей: 2-члениковые эндоподиты P5 самки, специфическое изменение терминальных шипов на экзоподитах P4, наличие внутренней щетинки на коксоподите P5 самки и оттянутые в заостренный отросток дистальные концы каудальных ветвей. Помимо этого авторы семейства обращают внимание на широко расставленные гонопоры, сближающие род *Boholina* с родом *Pseudocyclops*. Однако по этому признаку *Boholina* занимает, скорее промежуточное положение между родами *Pseudocyclops* и *Ridgewayia*.

Все перечисленные признаки (кроме изменения терминальных шипов – качественного признака, который трудно формализовать) встречаются и в других семействах этой группы. Эти признаки хорошо оконтуривают границы рода, но установление семейства *Boholinidae* при современной степени изученности этой группы *Calanoida*, на мой взгляд, недостаточно обосновано.

Для размежевания семейств использованы разные комплексы признаков. В их состав в разных сочетаниях входят: строение рострума, характер расположения парных генитальных отверстий на генитальном сегменте самок, степень редукции окологротовых конечностей, особенности строения экзо- и эндоподитов P5 самки, а также характер изменения всегда асимметричной P5 самца. По мере увеличения состава обсуждаемых семейств границы между семействами становились все более размытыми.

Разработка макроклассификации *Calanoida* привела к установлению таксонов более высокого ранга, чем семейство (Андронов, 1974 б, 1991). Учитывая большое сходство видов *Pseudocyclopidae* и *Ridgewayiidae* и их резкое отличие от представителей остальных известных в те годы *Calanoida*, эти семейства были объединены в надсемейство *Pseudocyclopoidea*. Позднее для *Eracteriscidae* Т. Park (1986) установил самостоятельное надсемейство *Eracteriscoidea*, не приведя какой-либо аргументации.

Обсуждая систематическое положение рода *Boholina* и всего семейства *Boholinidae*, авторы семейства никак не обозначили его принадлежность к определенному надсемейству. Позднее (Bradford-Grieve, 1999) это семейство

было включено в состав надсемейства *Pseudocyclopoidea*. В другой изданной позднее монографии (Boxshall, Halsey, 2004, с. 39) состав надсемейств был вновь изменен: в *Pseudocyclopoidea* вошли семейства *Pseudocyclopidae* и *Boholinidae*, в *Eracteriscoidea* – семейства *Eracteriscidae* и *Ridgewayidae*. Однако, если из приведенного этими авторами диагноза надсемейства *Eracteriscoidea* исключить досадные неточности [Re3 P1 у всех *Calanoida* несет не более 4 (а не 5) внутренних щетинок (см. также Boxshall, Halsey, 2004, p. 111) и Re3 P2 у всех известных видов *Pseudocyclopoidea* и *Eracteriscoidea* всегда несет только 2 (а не 3) наружных шипа], то на основании оставшихся признаков различать эти надсемейства становится практически невозможно. Сказанное выше приводит к выводу о необходимости пересмотра системы первичнодонных *Calanoida*.

Анализ базовых признаков семейств и обоснование макротаксономических преобразований. Чтобы облегчить сравнительно-морфологического анализ родов, входящих в обсуждаемые четыре семейства, составлена таблица (приложение, таблица Г). Для уменьшения ее объема в нее не включены роды, виды которых не несут принципиальные отличительные признаки.

Особый интерес представляют наиболее весомые таксономические признаки, использованные для установления семейств. Основные из их – особенности строения рострума, степень редукции эндоподита щупика мандибулы, форма проксимального конца терминального членика экзоподита P5 самки и характер его сочленения с предыдущим члеником P5. Из таблицы отчетливо видно, что границы семейства, проведенные по одному из этих признаков, не совпадают с границами, получающимися в результате использования другого признака, вследствие чего размежевание семейств становится проблематичным.

В самом деле, рострум может быть нераздвоенным и раздвоенным, с нитевидными придатками или без них (рисунок 28: 1–11). У видов *Pseudocyclopidae*, *Boholinidae* и у многих *Ridgewayiidae* рострум нераздвоенный,

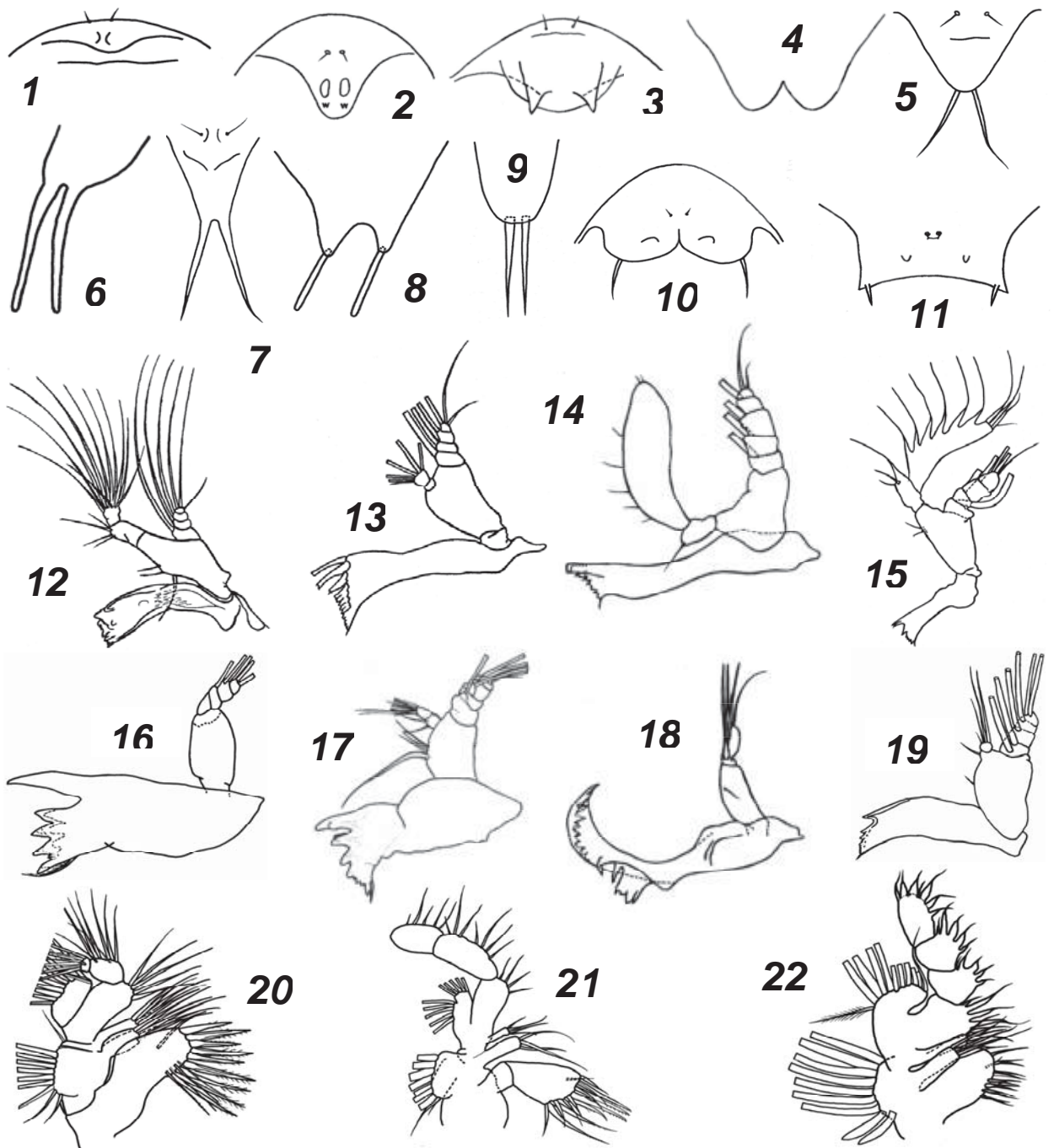


Рис. 28. Строение роострума (1–11), мандибулы (12–19) и максиллулы (20–22) у некоторых Ridgewayiidae (1–6, 12–15, 20–22) и Epacteriscidae (7–11, 16–19). 1, 14, 21 – *Exumellina bucculenta*; 2, 12, 20 – *Ridgewayia fosshageni*; 3 – *Brattstromia longicaudata*; 4, 15, 22 – *Stargatia palmeri*; 5 – *Normancavia minuta*; 6 – *Robpalmeria asymmetrica*; 7 – *Azygonectes intermedius*; 8, 17 – *Erebonectes nesioticus*; 9 – *Cryptonectes brachyceratus*; 10, 18 – *Epacteriscus rapax*; 11 – *Enantiosis cavernicola*; 13 – *Exumella polyarthra*; 16 – *Enantronoides bahamensis*; 19 – *Gloinella yagerae* (по: 1, 14, 21 – Fosshagen, Iliffe, 1998; 2, 12, 20 – Humes, Smith, 1974; 3 – Fosshagen, Iliffe, 1991; 4–6, 15, 22 – Fosshagen, Iliffe, 2003; 7, 9 – Fosshagen, Iliffe, 2004; 8, 17 – Fosshagen, Iliffe, 1985; 10, 19 – Fosshagen, 1973; 11 – Barr, 1984; 13 – Fosshagen, 1970; 16–18 – Fosshagen et al., 2001)

чаще без нитевидных придатков. Однако у некоторых Ridgewayiidae и у всех видов Epacteriscidae он раздвоен и несет нитевидные или утолщенные придатки, но у разных видов это раздвоение осуществлено по-разному (рисунок 28: 5–11). Более того, у видов последних двух семейств рostrальные придатки могут быть как слитыми с рostrумом, так и отделенными от него, с постепенно утончающимися (рисунок 28: 5, 7, 9) или с притупленными дистальными концами (рисунок 28: 6, 8).

Степень редукции эндоподита щупика мандибулы у представителей этих семейств тоже может сильно различаться (рисунок 28: 12–19). У видов Epacteriscidae он всегда в той или иной степени редуцирован, иногда полностью отсутствует (*Enantronoides bahamensis*; *Epacteriscus rapax*; и др.) (рисунок 28: 16, 18). У видов Ridgewayiidae эндоподит обычно достаточно хорошо развит, 2-члениковый, по размеру сопоставим с экзоподитом, но, например, у *Exumella polyarthra* (рисунок 28: 13), по строению P5 самки – типичного представителя Ridgewayiidae, он редуцирован не менее чем у *Balinella ornata* или *Erebonectes nesioticus* из семейства Epacteriscidae (рисунок 28: 17).

Особенность сочленения второго и третьего члеников экзоподита P5 самки (= Re2 P5 и Re3 P5) – один из основных признаков для разграничения видов семейств Ridgewayiidae и Epacteriscidae (рисунок 27), но, к сожалению, этот признак сложно формализовать. У видов Ridgewayiidae проксимальный конец Re3 P5 (его основание) очень узкий, и этим заостренным концом членик прикрепляется к средней части дистального края Re2 P5. У видов Epacteriscidae проксимальный конец Re3 P5 широкий, и он соприкасается с дистальным краем Re2 P5 по всей его ширине. Но этот признак не универсален, и степень вытянутости проксимального конца Re3 P5 у самок этих семейств может заметно различаться. Из представителей всех четырех семейств несложно составить ряд видов, в котором прослеживается достаточно постепенное изменение этого признака от типичного для Epacteriscidae (и подавляющего большинства прочих Calanoida) широкого основания проксимальной части Re3 P5 к очень узкому, характерному для видов Ridgewayiidae. Этот ряд может

выглядеть так (рисунок 27: 1–6): широкое у *Epacteriscus rapax* (Epacteriscidae) – менее широкое у *Stargatia palmeri* (Ridgewayiidae) – зауженное у *Boholina crassicephala* (Boholinidae) – довольно узкое у *Exumellina bucculenta* (Ridgewayiidae) и *Pseudocyclops* spp. (Pseudocyclopidae) – узкое у *Exumella polyarthra*, *Erebonectes nesioticus*, *Ridgewayia* spp. и др. (Ridgewayiidae).

В таблицу (см. приложение, таблица Г) не включены признаки, касающиеся всегда асимметричной P5 самцов, особенности строения которой также трудно формализовать, уровень асимметрии и специализации которой сильно различается даже в пределах одного семейства. Почти у всех Epacteriscidae экзо- и эндоподиты этих конечностей 3-члениковые (за исключением видов *Epacteriscus* с 2-члениковым левым экзоподитом). Дистальный членик левого экзоподита P5 может иметь более или менее сложное строение, тогда как на экзоподите правой P5 он обычно преобразован в вытянутый, загнутый внутрь когтевидный шип (рисунок 29: 3, 6). Вследствие этого морфологически P5 самцов нередко очень близки к P5 самцов некоторых Diaptomoidea, к P5 представителям семейств Centropagidae (рисунок 30: 3, 6–8) и Pseudodiaptomidae (рисунок 31: 1, 4, 6).

У представителей остальных трех семейств этой группы строение P5 самцов значительно более сложное (рисунок 29: 7–8). Эндоподиты чаще 1-члениковые на обеих ногах, но могут быть и 3-члениковыми на обеих (*Exumella*) или хотя бы на одной P5 – *Exumellina*. Дистальная часть экзоподита правой P5 самца, хотя и может оканчиваться когтевидным зубцом (*Boholina*, некоторые виды *Pseudocyclops*), обычно этот конец более или менее закруглен. Левый экзоподит, как правило, устроен очень сложно.

Состав обсуждаемых семейств явно неоднороден. Семейства Pseudocyclopidae и Boholinidae включают лишь по одному роду, вследствие чего они выглядят вполне монолитными. Анализ же родового состава семейств Ridgewayiidae и Epacteriscidae показывает, что, несмотря на ряд признаков, объединяющих роды каждого из них, по ряду других признаков каждое из этих семейств явно гетерогенно. Основываясь на некоторых признаках, вполне

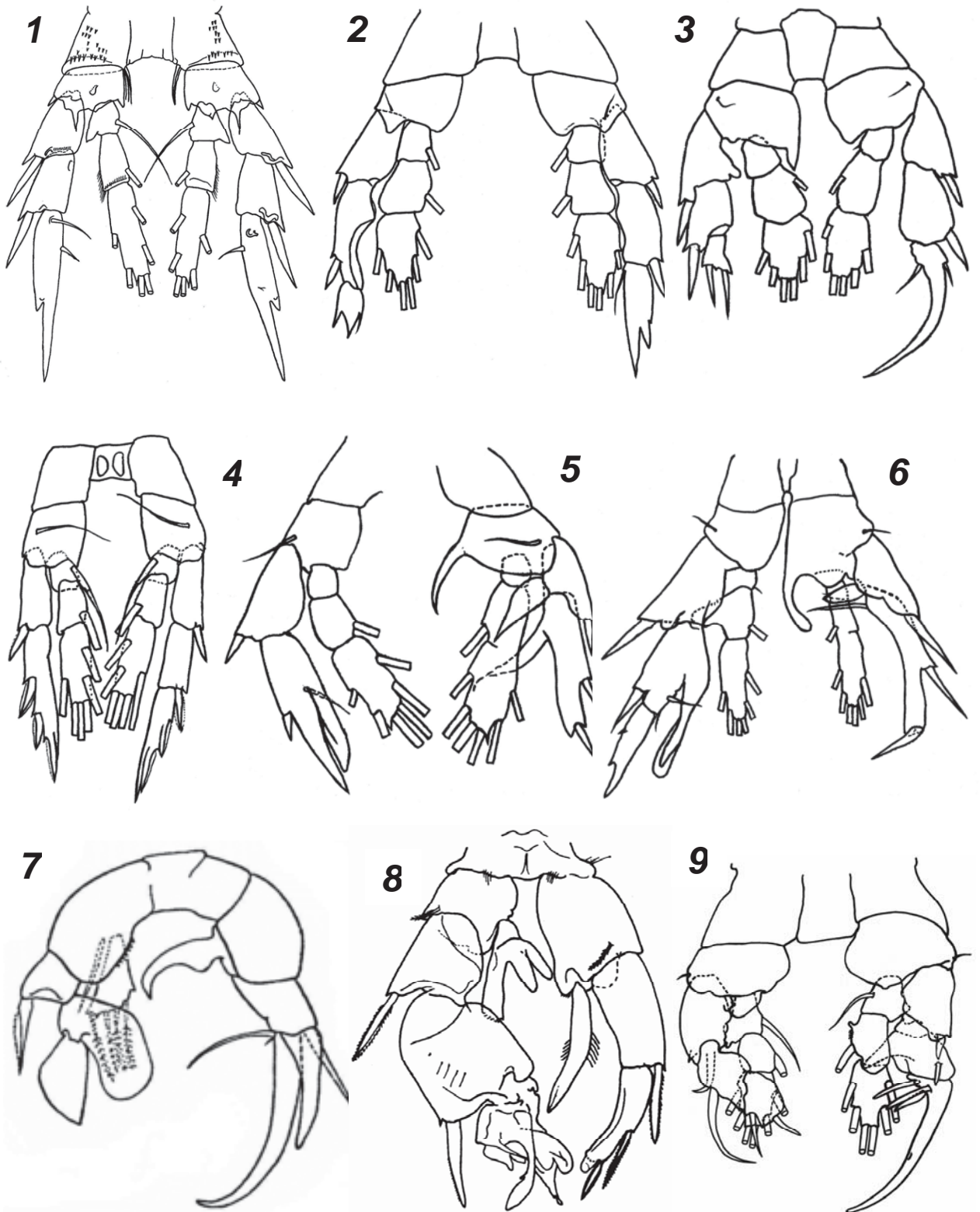


Рис. 29. Ноги пятой пары (P5) самцов Pseudocyclopidae s.l. 1 – *Miheptneria abyssalis*; 2 – *Edaxiella rubra*; 3 – *Bunderia misophaga*; 4 – *Epacteriscus rapax*; 5 – *Exumellina bucculenta*; 6 – *Stargatia palmeri*; 7 – *Pseudocyclops cokeri*; 8 – *Ridgewayia wilsoni*; 9 – *Bomburiella gigas* (по: 1 – Андронов, 2007 б; 2, 9 – Fosshagen et al., 2001; 3 – Jaime & Humphreys, 2001; 4 – Fosshagen, 1973; 5 – Fosshagen & Iliffe, 1998; 6 – Fosshagen & Iliffe, 2003, 7 – Bowman & González, 1961; 8 – Fosshagen, 1970)

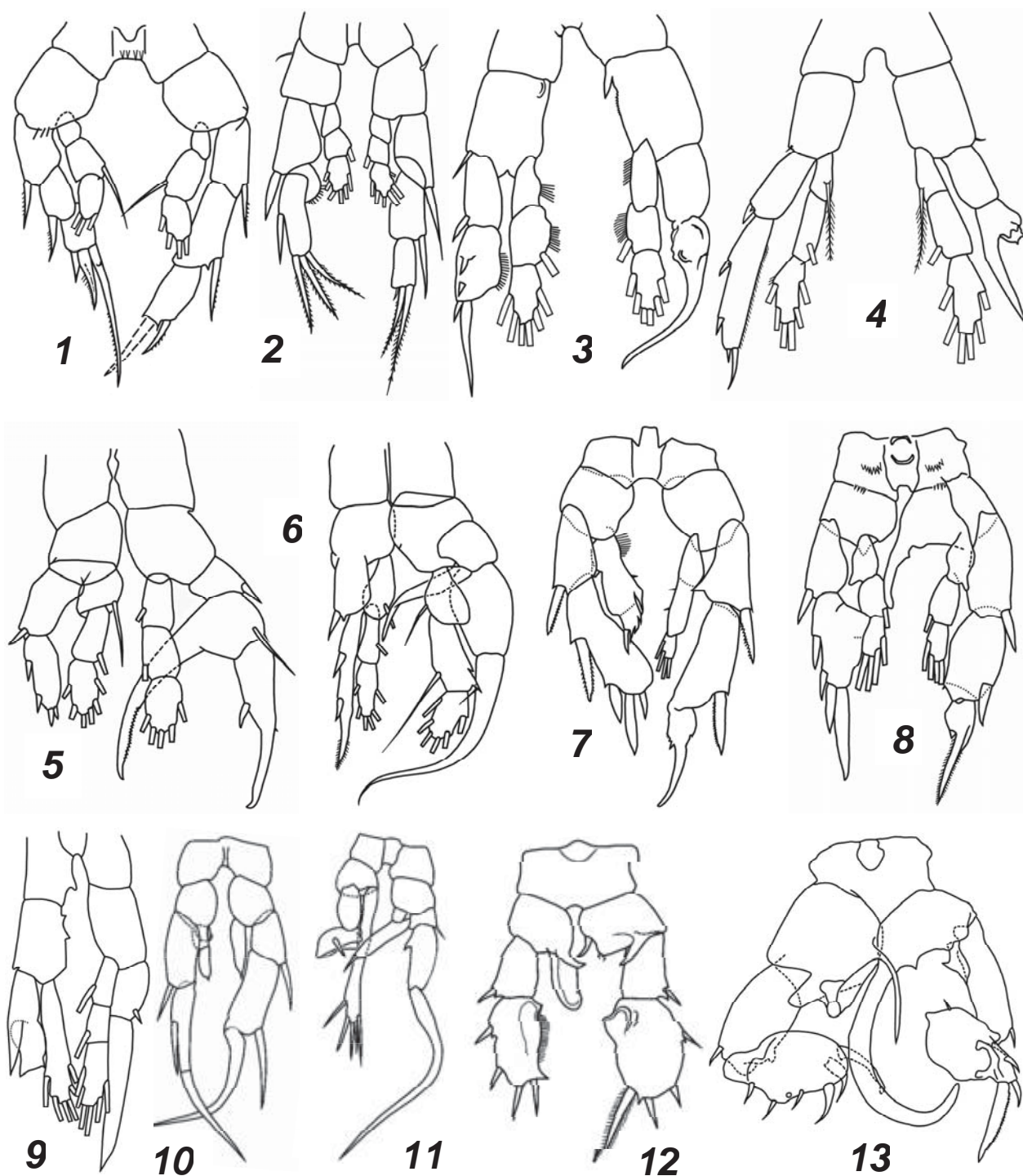


Рис. 30. Ноги пятой пары (P5) самцов Centropagidae. 1 – *Dussartopages* (= *Parathalassius*) *fagesi*; 2 – *Osphranticum labronecten*; 3 – *Sinocalanus sinensis*; 4 – *Limnocalanus macrurus*; 5 – *Centropages australiensis*; 6 – *Centropages orsinii*; 7 – *Gladioferens spinosus*; 8 – *Gladioferens symmetricus*; 9 – *Gippislandia estuarina*; 10 – *Boeckella opaqua*; 11 – *Calamoecia australica*; 12 – *Isias clavipes*; 13 – *Isias unciipes* (по: 1 – Dussart, 1986; 2, 4 – Marsh, 1933; 3 – De Guerne & Richard, 1889; 5 и 6 – Vervoort, 1964; 7 и 8 – Bayly, 1963; 9 – Bayly & Arnott, 1969; 10 – Bayly, 1967; 11 – Sars, 1908; 12 – Sars, 1903; 13 – Bayly, 1963)

можно было бы сформировать обособленные группы родов – таксоны, по рангу близкие к Pseudocyclopidae и Boholinidae. Так, в семействе Ridgewayiidae виды *Placocalanus* резко отличаются от всех формой тела, сильно сплюснутого с боков, и строением антеннулы (Fosshagen, 1970; Ohtsuka et al., 1996). Хорошо обособляются очень близкие между собой *Stargatia palmeri* и *Exumellina bucculenta*, имеющие экзотического вида уплощенные и сильно разросшиеся дистальные членики эндоподита мандибулы, гипертрофированные эндоподиты максиллулы (рисунок 28: 14, 15, 21, 22) и сходный тип строения P5 самца (рисунок 29: 5–6).

В семействе Epacteriscidae виды типового рода *Epacteriscus* заметно отличаются от прочих родов семейства, по меньшей мере, своеобразным строением раздвоенного рострума, особенностями строения гнатобазы мандибулы (рисунок 28: 10, 18) и зазубренными наружными краями дистальных члеников экзо- и эндоподитов обеих P1 (Fosshagen, 1973, fig. 2E; Fosshagen et al., 2001, figs. 19 D, I).

Недавно (Fosshagen et al., 2001) в пределах семейства Epacteriscidae были установлены два подсемейства: Erebnectinae с двумя очень близкими друг другу родами, *Erebnectes* Fosshagen, 1985 (см.: Fosshagen & Iliffe, 1985) и *Erebnectoides* Fosshagen Voxshall et Iliffe, 2001, и Epacteriscinae, включающее остальные роды семейства. Один из основных признаков для обособления Erebnectinae – наличие у его видов лишь двух внешних шипов на дистальном, третьем членике P3–P5 самки, а не трех, как у большинства известных к тому времени видов семейства. Другой признак, упоминающийся в диагнозе подсемейства, – строение внутреннего края базиподита левой ноги P5 самца, оттянутого в небольшой вырост.

В более поздних публикациях (Fosshagen, Iliffe, 2003, 2004) было показано, что редукция одного из внешних шипов на Re3 торакопод (помимо Re3 P2) может быть и у представителей других родов. Так, у очень близких *Exumellina bucculenta* и *Stargatia palmeri* (Ridgewayiidae), дистальные членики экзоподитов P3 и P4 тоже лишь с 2 внешними шипами (приложение, таблица Г),

хотя на P5 самки здесь остались все три шипа (рисунок 27: 2, 4); вырост на базиподите P5 самца тоже присутствует, но только на правой ноге P5 (рисунок 29: 5–6). У самки *Azygonectes intermedius* (Eрacteriscidae) на Re3 P3 осталось лишь два наружных шипа (самец пока неизвестен), хотя на Re3 P4 и Re3 P5 присутствуют все 3 шипа (Fosshagen, Iliffe, 2003). Это разнообразие в случаях редукции одного из внешних шипов на Re3 P3–P5 сводит к минимуму различия между подсемействами, вследствие чего установление подсемейства *Erebonectinae* выглядит малоубедительным.

Если виды всех родов семейства происходят от общего предка, оно должно иметь четкие границы, однозначно отличающие группу его родов от родов близких семейств. Это не отрицает наличия сходных специфических признаков у видов других семейств, но должно быть обосновано их независимое, конвергентное формирование.

Это допущение, как и перечисленные выше примеры, приводит к выводу, что роды обсуждаемых семейств действительно принадлежат единому семейству с приоритетным названием *Pseudocyclopidae* s. l. Giesbrecht 1893 и, следовательно, единому надсемейству *Pseudocyclopoidea* Giesbrecht 1893. Внутри этого семейства все-таки можно выделить две группы родов, правда, с довольно условными границами между ними. Я придаю им ранг подсемейства, поскольку в обеих группах родов не удается обнаружить признаки, позволяющие четко обособить их в самостоятельные семейства. Принадлежность некоторых родов к устанавливаемым подсемействам показана в приложении (Таблица 4).

Итак, в пределах семейства *Pseudocyclopidae* s. l. можно различать:

– номинативное подсемейство *Pseudocyclopinae* Giesbrecht 1893, включающее роды *Badijella*, *Boholina*, *Brattstromia*, *Exumella*, *Exumellina*, *Hondurella*, *Normancavia*, *Placocalanus*, *Pseudocyclops*, *Ridgewayia*, *Robpalmeria* и, вероятно, *Stargatia* и *Stygoridgewayia*.

– подсемейство *Eрacteriscinae* Fosshagen 1973, включающее роды *Balinella*, *Bofuriella*, *Bomburiella*, *Bunderia*, *Caiconectes*, *Cryptonectes*, *Edaxiella*,

Enantiosis, *Enantronia*, *Enantronoides*, *Epacteriscus*, *Erebonectes*, *Erebonectoides*, *Gloinella*, *Iboyella*, *Miheptneria*, *Minnonectes*, *Oinella* и, вероятно, *Azygonectes*.

Диагноз семейства Pseudocyclopidae Giesbrecht 1893 s.l. Правая антеннула самца всегда геникулирующая; экзоподит антенны не более чем из 9 члеников,

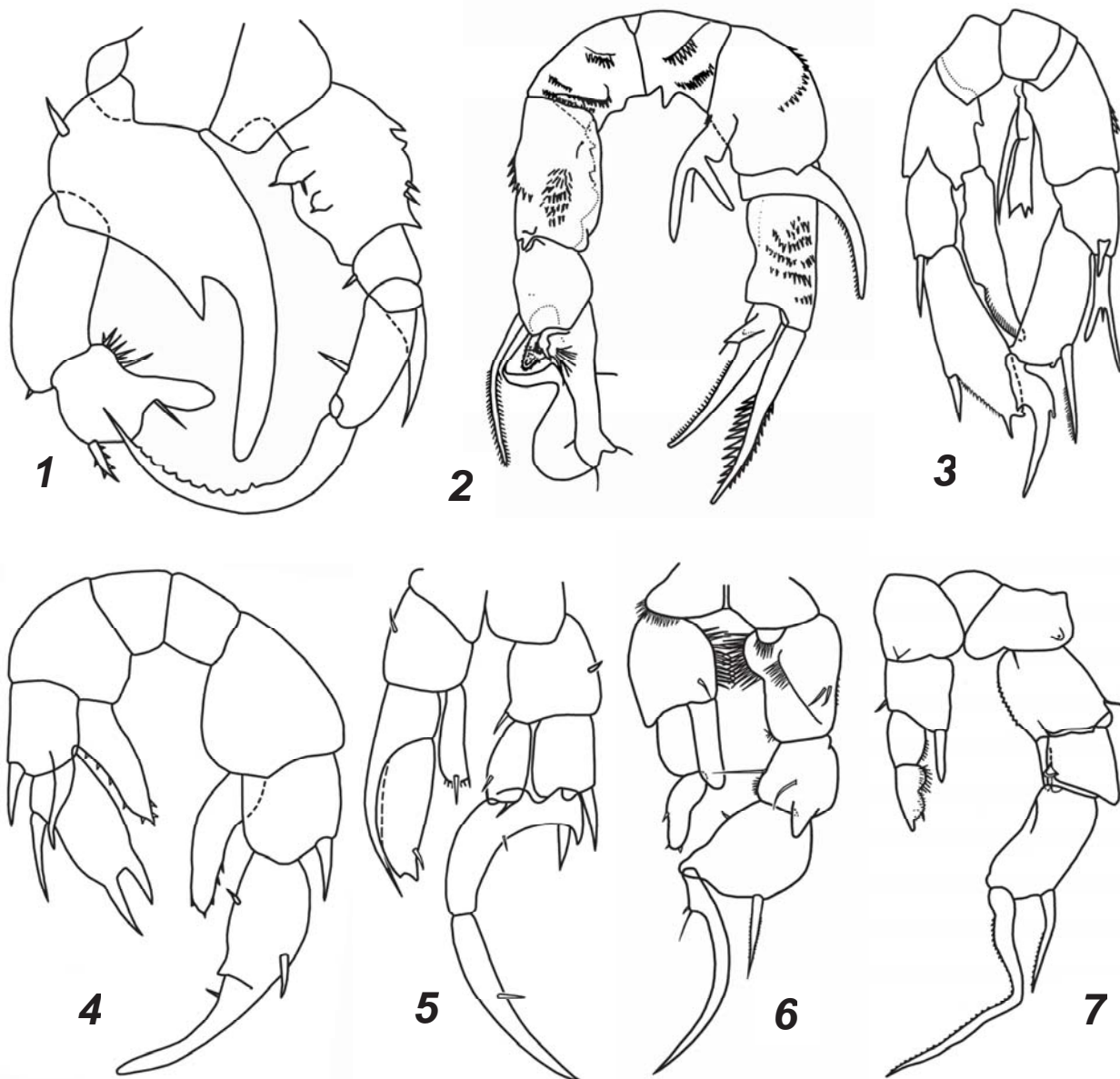


Рис. 31. Ноги пятой пары (P5) самцов Pseudodiaptomidae (1–6) и Diaptomidae (7). 1 – *Schmackeria inopina*; 2 – *Pseudodiaptomus baylyi*; 3 – *Pseudodiaptomus marinus*; 4 – *Archidiaptomus aroorus*; 5 – *Calanipeda aquaedulcis*; 6 – *Pseudodiaptomus culebrensis*; 7 – *Diaptomus breweri*; (по: 1 – Shen & Song, 1979 со ссылкой на: Боруцкий и др., 1991; 2 – Walter, 1984 из: Bradford-Grieve, 1999; 3 – Grindley & Grice, 1969; 4 – Madhupratap & Haridas, 1978; 5 – Боруцкий и др., 1991; 6 – Marsh, 1933; 7 – M.S. Wilson, 1958)

включая в их число слившиеся членики, несущие щетинки; дистальный членик экзоподита P2 всегда лишь с 2 внешними шипами; дистальный членик экзоподита P3–P4 чаще с 3 внешними шипами; дистальный членик экзоподита P5 самки чаще с 3 внешними шипами. Исключение по последнему признаку – роды *Erebonectes*, *Erebonectoides* и *Cryptonectes*, виды которых лишь с 2 внешними шипами на Re3 P5 и полностью разделенными III и IV анцестральными члениками антеннулы самки.

Типовой род *Pseudocyclops* Brady 1872.

Syn.: Ridgewayiidae Wilson 1958; Epacteriscidae Fosshagen 1973; Boholinidae Fosshagen et Iliffe 1989.

Диагноз подсемейства Pseudocyclopinae Giesbrecht 1893. Рострум чаще не раздвоен, с нитевидными придатками или без них. Проксимальный конец дистального членика экзоподита P5 самки узкий и прикрепляется к срединной части Re2. Исключение: виды родов *Boholina*, *Stargatia* и *Stygoridgewayia* с сочленением дистальных члеников Re2 P5 и Re3 P5 по типу видов подсемейства Epacteriscinae, но у них рострум без каких-либо придатков (см.: Fosshagen, Iliffe 1989, 2003; Tang et al., 2008).

Типовой род: *Pseudocyclops* Brady 1872.

Syn.: Ridgewayiidae Wilson 1958; Boholinidae Fosshagen et Iliffe 1989.

Диагноз подсемейства Epacteriscinae Fosshagen 1973. Рострум всегда раздвоен, всегда с нитевидными или утолщенными придатками. Проксимальный конец дистального членика экзоподита P5 самки широкий, примыкает к дистальному краю второго членика экзоподита Re2 P5 по всей его ширине.

Типовой род *Epacteriscus* Fosshagen 1973.

Syn.: Erebonectinae Fosshagen, Boxshall, Iliffe 2001.

О положении надсемейства Pseudocyclopoidea в системе отряда Calanoida. Пока были известны виды лишь семейств Pseudocyclopidae и Ridgewayiidae, систематическое положение первичнодонных в системе Calanoida оставалось недостаточно понятным, настолько виды этих семейств

отличались от прочих Calanoida и друг от друга. Их положение стало яснее после опубликования серии статей, посвященных представителям очень близкого к ним, но более примитивного семейства Eраcteriscidae (Fosshagen, 1973; Fosshagen et al., 2001; Fosshagen & Iliffe, 2004 a, и др; Jaume & Humphreys, 2001 и некоторые другие работы). Выяснилось, что существует очень большое сходство в строении тела и конечностей у представителей этого семейства и у наименее специализированных Diaptomoidea, в частности, некоторых видов семейства Centropagidae.

Как оказалось, у самцов обоих семейств, и Eраcteriscidae, и Centropagidae, одинаков план строения всегда правой геникулирующей антеннулы, основное геникулирующее устройство которой образовано анцестральными члениками антеннулы XX и, как правило, слившимися XXI–XXIII (см. раздел 2.3). Последние обычно несут характерные, сравнительно короткие и широкие, прижатые к членикам видоизмененные щетинки, больше похожие на заостренные отростки. Следующая пара члеников, членики XXIV и XXV, почти всегда слиты между собой, и нередко дистальный конец этого образования (членик XXV) несет более или менее длинный вырост с тупым или заостренным концом. Такой вырост характерен не только для самцов Eраcteriscidae, так и для видов близких к нему семейств (например, *Pseudocyclops crassirostris*; *P. pacificus*; *P. bahamensis*; *P. mirus*; *P. lepidotus*; *Exumellina bucculenta*; *Gloinella yagerae*; *Azygonectes plumosus*; *Stargatia palmeri*; *Cryptonectes brachiceratus*; *Bunderia misophaga*, и многие другие (Sars, 1921; Vervoort, 1964; Fosshagen, 1968; Андронов, 1986 б; Barr & Ohtsuka, 1989; Fosshagen & Iliffe, 1998; 2003; 2004 a; 2007; Fosshagen et al., 2001; Jaume & Humphreys, 2001).

Подобный вырост на слившихся XXIV–XXV члениках антеннулы достаточно часто встречается и у видов Diaptomoidea (например, у *Arctodiaptomus bacillifer*, *Eudiaptomus intermedius*, *E. gracilis*, *Parapontella brevicornis*, *Sulcanus conflictus* и других (Sars, 1903, 1921; Боруцкий и др., 1991; Bradford-Grieve, 1999). Иногда такой вырост присутствует на XXIV,

отделенном от XXV членике антеннулы (например, у *Placocalanus longicauda* – Ridgewayiidae, у *Labidocera wollastoni*, *L. kröeri*, *L. minuta*, *L. bengalensis*, – Pontellidae) (Ohtsuka et al., 1996, Sars, 1903; Jeong et al., 2009; Al-Yamani et al., 2011). Возможно, присутствие этого признака свидетельствует о сходном типе поведения самцов при спаривании.

У видов Eраcteriscidae и Centropagidae одинаков план строения торакопод, в том числе и наименее редуцированных плавательного типа P5 самок. Различия касаются лишь количества внешних шипов на последнем членике экзоподита P5 (соответственно, 3 и 2) и характера прикрепления внутренней щетинки на втором членике экзоподита P5 самки: у первых она всегда отделена от членика, у вторых (наиболее четко это видно у видов *Limnocalanus*, *Centropages*, и других) слита с ним полностью, причем не только у взрослых особей, но и у копеподитов V стадии (рисунок 32: 5–8).

P5 самцов Pseudocyclopoidea обычно сильно специализированы и в ряде случаев правая P5 морфологически очень напоминают правую P5 самцов надсемейства Diaptomoidea с их когтевидным отростком на правой ноге, образующим иногда хватательное клешневидное приспособление, характерное для представителей семейств Centropagidae, Diaptomidae. Нередко экзоподит левой P5 и тех, и других образован лишь двумя члениками, например, у *Bunderia misophaga* Jaume & Humphreys, 2001 (fig. 6), *Enantronoides bahamiensis* Fosshagen et al, 2001 (fig. 6 E), *Bomburiella gigas* Fosshagen et al, 2001 (fig. 23 H) и у *Centropages spp.*, *Diaptomus spp.* и др. (см., например, Sars, 1903).

Приведенные аргументы дают основание предполагать, что виды обоих надсемейств имели общего предка, обитавшего на дне, потомки которого разошлись на каком-то этапе эволюции (на рисунок 17 момент их расхождения обозначен цифрой 4). Один из них сохранил придонный образ жизни, и эволюция его потомков привела к формированию современных Pseudocyclopoidea. Среди видов, их потомков, перешедших к жизни в пелагиали, выжил лишь тот, у которого внутренняя щетинка второго членика экзоподита P5 самки и несущий его членик оказались слитыми, а количество

внешних шипов на дистальном членике P5 самки сократилось до двух. Потомки этого вида дали все современное разнообразие надсемейства Diaptoimoidea.

Надсемейство Diaptoimoidea. Общие признаки: у самок III и IV анцестральные членики антеннулы слиты, внешняя щетинка на пятом членике эндоподита максиллипеды присутствует, внутренняя щетинка на втором

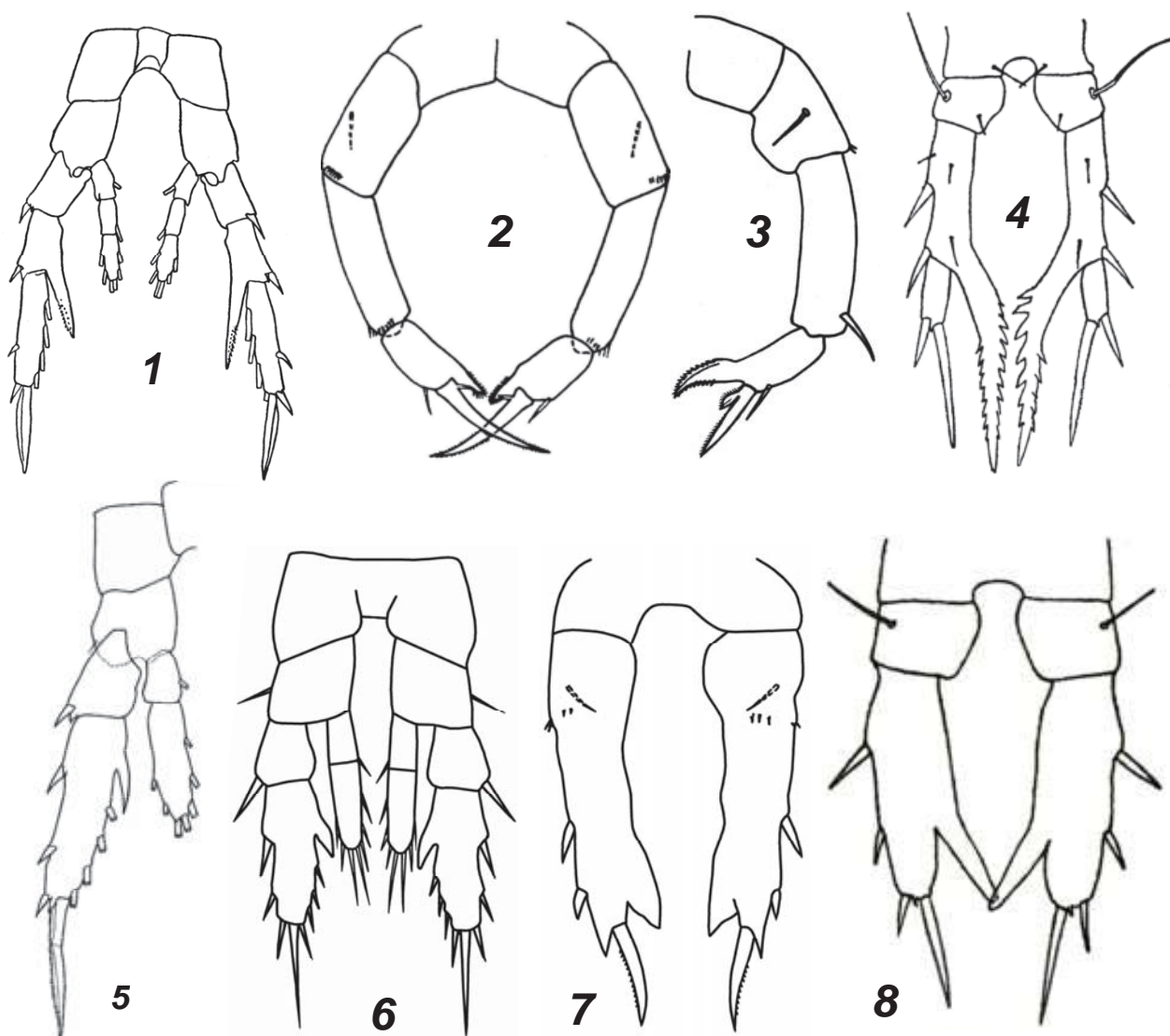


Рис. 32. Ноги пятой пары (P5) взрослых самок (1–4) и копеподитов V стадии (5–8) Diaptoimoidea. 1 – *Centropages furcatus*; 2 – *Pseudodiaptomus galapagensis*; 3 – *Pseudodiaptomus marinus*; 4, 8 – *Eurytemora herdmani*; 5 – *Centropages typicus*; 6 – *Boeckella dilatata*; 7 – *Pseudodiaptomus pelagicus* (по: 1 – Бродский, 1962; 2 – Grice, 1964; 3 – Grindley & Grice, 1969; 4, 8 – Grice, 1971; 5 – Lawson & Grice, 1970; 6 – Chapman & Burns, 1976; 7 – Grice, 1969)

членике экзоподита наименее редуцированных P5 обычно мощная и всегда полностью слита с несущим его члеником; третий членик экзоподита P5 не более, чем с 2 отделенными от него внешними шипами. У самцов всех видов правая антеннула всегда геникулирующая.

Очень большая группа родов (около 90), входящих в состав 10 традиционных семейств с сильно различающимся количественным составом: Centropagidae (13 родов), Diaptomidae (более 60), Pseudodiaptomidae (3–5), Temoridae (4), Pontellidae (9), Candaciidae (1–2), Parapontellidae (2), Acartiidae (6), Sulcanidae (1) и Tortanidae (1 род). Как можно видеть, четыре семейства включают лишь 1–2 рода.

Наличие гипертрофированного внутреннего шипа на втором членике экзоподита P5 самки наиболее отчетливо выражено у представителей семейства Centropagidae, и вероятность того, что этот признак возник в разных родах независимо, мала. У видов семейств Diaptomidae, Pseudodiaptomidae, Pontellidae (*Anomalocera*), Temoridae (*Eurytemora*) этот шип настолько мощный, что дистальный, третий членик экзоподита выглядит миниатюрным (рисунок 33: 6, 9, 12), иногда в виде терминального шипа, отделенного от членика (рисунки 33: 11; 34, 1) или полностью сросшимся с ним (рисунок 35: 2).

У видов семейства Temoridae, *Temora stylifera* (рисунок 34: 1), *T. discaudata*, *T. turbinata* (см. напр., Bradford, 1977, fig. 3, d) наличие этого шипа достаточно легко распознаваемо, но у *T. longicornis* и у видов *Epischura* и *Heteroscope* его положение не столь очевидно (рисунок 34: 2, 3). У видов семейства Candaciidae и многих родов семейства Pontellidae (*Calanopia*, *Labidocera*, *Pontella* и другие) экзоподиты P5 самки слились в единый членик, и в процессе эволюции шип, возможно, полностью редуцировался. По крайней мере, указать с уверенностью на наличие такого шипа среди прочих, присутствующих на внутренней стороне дистального членика P5 самки, очень затруднительно (рисунок 35: 4, 8). Тем не менее их близость к видам, сохранившим этот признак (роды *Anomalocera*, *Parapontella*), позволяет причислять их к этому единству родов.

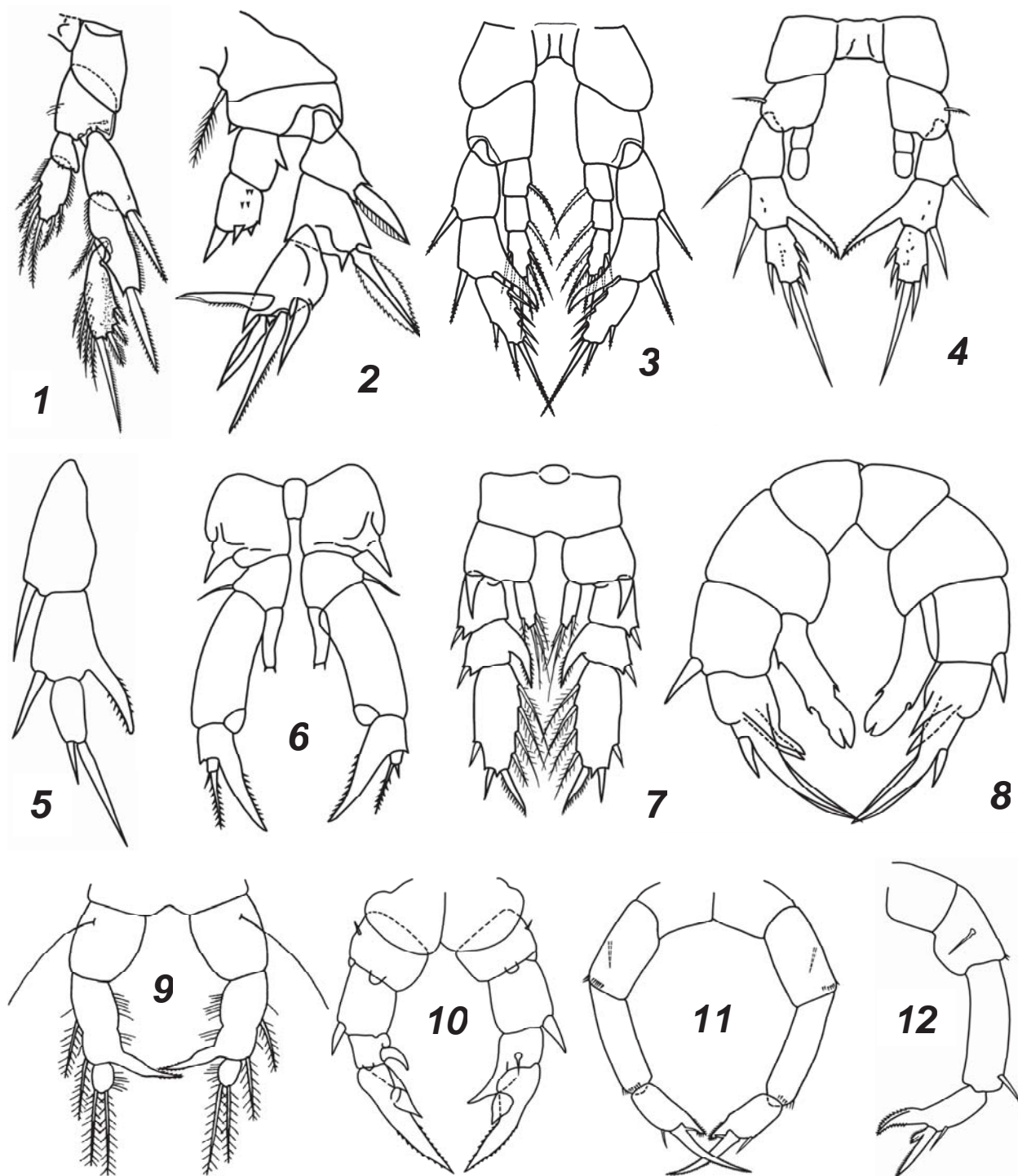


Рис. 33. Ноги пятой пары (P5) самок видов Pseudocyclopoidea (1–2) и Diaptomoidea (3–12). 1 – *Ridgewayia fosshageni*; 2 – *Pseudocyclops pumilis*; 3 – *Boeckella propinqua*; 4 – *Boeckella dilatata*; 5 – экзоподит P5 *Boeckella minuta*; 6 – *Arctodiaptomus paulseni*; 7 – *Isias clavipes*; 8 – *Archidiaptomus aroorus*; 9 – *Eurytemora americana*; 10 – *Calanipeda aquaedulcis*; 11 – *Pseudodiaptomus galapagensis*; 12 – *Pseudodiaptomus marinus*. (по: 1 – Humes & Smith, 1974; 2 – Andronov, 1986б; 3 и 4 – Sars, 1904; 5 – Sars, 1908; 6 и 10 – Боруцкий и др., 1991; 7 – Sars, 1903; 8 – Madhupratap & Haridas, 1978; 9 – Heron, 1964; 11 – Grice, 1964; 12 – Grindley & Grice, 1969)

В семействах Sulcanidae и Acartiidae экзоподит P5 самки также редуцирован до единственного свободного членика, обычно без каких-либо внутренних выростов. Однако у *Paralabidicera separabilis* (Acartiidae) отчетливо виден мощный внутренний шип, явно принадлежащий второму членику экзоподита, слившемуся с первым, и миниатюрный остаток третьего членика, отделенный от предыдущего (рисунок 35: 7). Известен также рисунок тератоморфной (уродливый) P5 самки *Acartia enzoii* (рисунок 35: 10), показывающий вероятность присутствия такого шипа на экзоподите P5 у предков этого вида и рода.

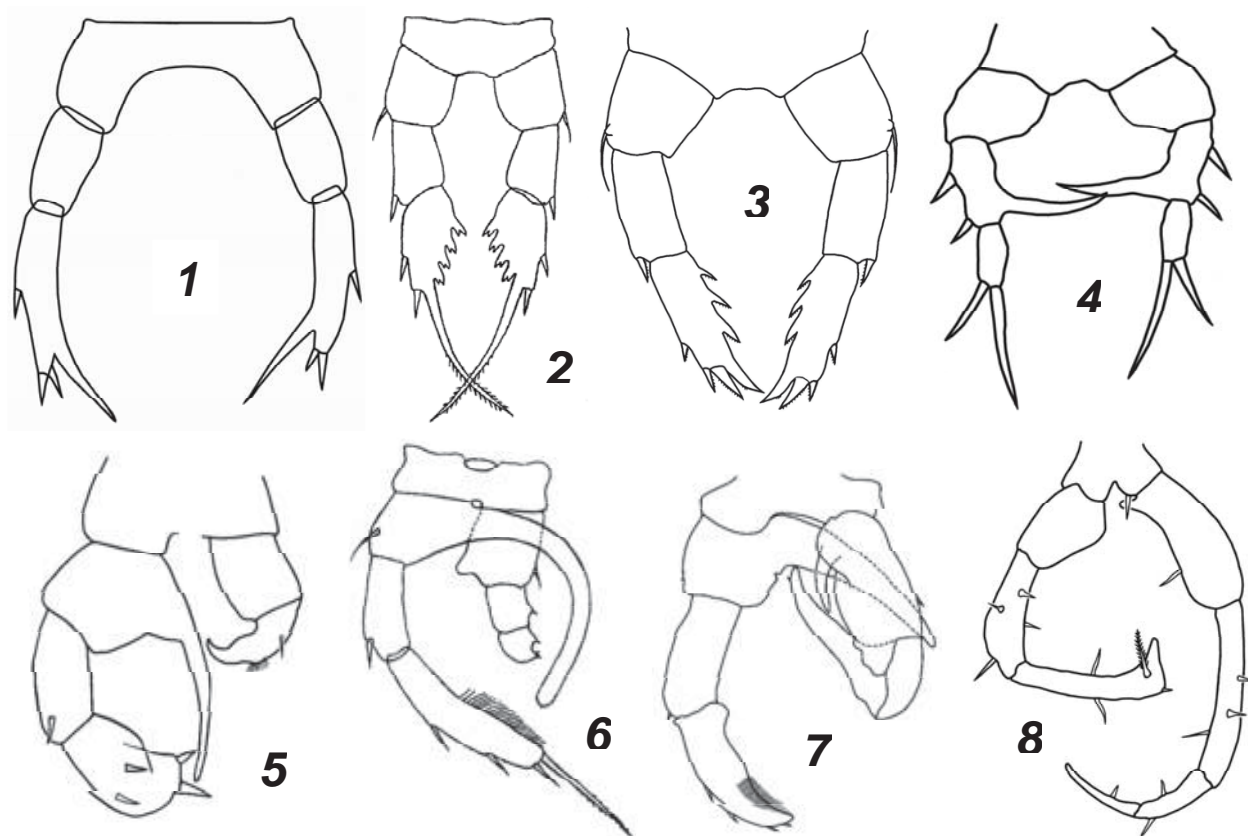


Рис. 34. Ноги пятой пары (P5) самок (1–4) и самцов (5–8) семейства Temoridae. 1 – *Temora stylifera*; 2 – *Hetercope saliens*; 3 – *Epischura massachusettsensis*; 4 – *Eurytemora brodskii*; 5 – *Temora turbinata*; 6 – *Hetercope borealis*; 7 – *Epischura nordenskoildi*; 8 – *Epischura nordenskoildi* (по: 1 и 5 – оригинал; 2 и 6 – Sars, 1903; 3 – Humes, 1955; 4 – Кос, 1993); 7 – Guern de & Richard, 1899; 8 – Marsh, 1933)

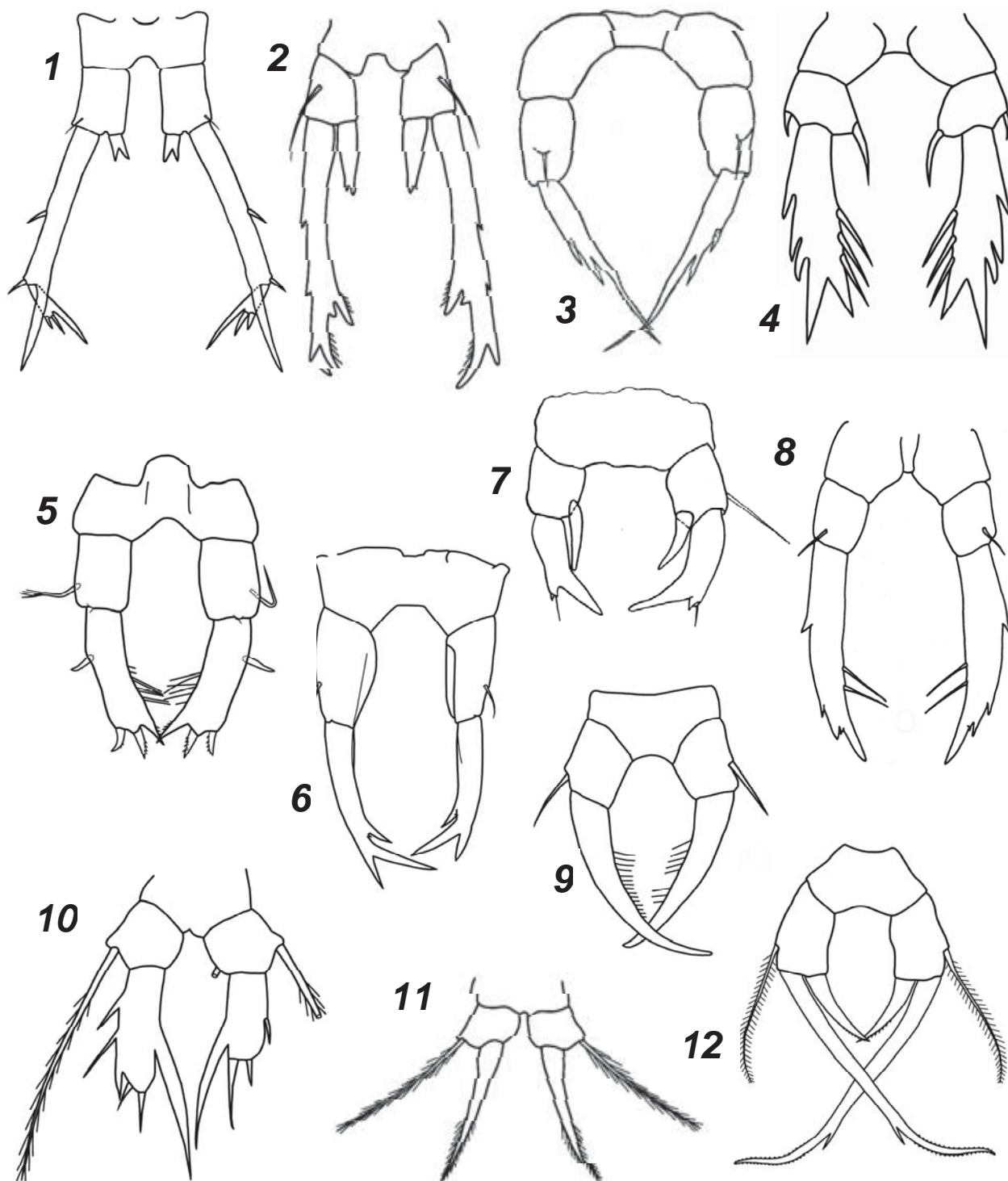


Рис. 35. Ноги пятой пары (P5) самок Pontellidae, Candaciidae, Acartiidae, Tortanidae: 1 – *Anomalocera patersoni*; 2 – *Labidocera laevidentata*; 3 – *Calanopia minor*; 4 – *Candacia norvegica*; 5 – *Tortanus angularis*; 6 – *Tortanus lophus*; 7 – *Paralabidocera separabilis*; 8 – *Candacia catula*; 9 – *Tortanus denticulatus*; 10 – тератоморфная P5 *Acartia enzoi*; 11 – *Acartia enzoi*; 12 – *Acartiella sinensis* (по: 1 – оригинал; 2 – Wolfenden, 1906, с изменениями; 3 – Бродский, 1962; 4 – Wilson, 1932; 5 – Ohtsuka, 1992; 6 – Bowman, 1971; 7 – Brodsky & Zvereva, 1976; 8 – Greenwood, 1978 из Bradford-Grieve, 1999; 9, 12 – Shen & Lee, 1963; 10 и 11 – Crisafi, 1974)

У самок семейства Tortanidae план строения P5 чаще такой же, как у видов *Acartia* (рисунок 35: 9, 11), однако в ряде случаев P5 сохранила обсуждаемый внутренний шип на экзоподите. Так, у *Tortanus (Acutanus) angularis* (рисунок 35: 5), *T. (A.) compernis*, *T. (A.) ecornatus* (см.: Ohtsuka, 1992, fig. 5 D; Ohtsuka et Reid, 1998, fig. 5 I) хорошо видно, что второй свободный членик P5 самки являет собой два слившихся проксимальных членика экзоподита, сохранивших внутренний неотделенный шип второго членика, а терминальный шип – это, скорее всего, редуцированный терминальный членик. Правда, у других видов рода терминальный членик экзоподита P5, видимо, полностью слился с предшествующим члеником (см. напр., рисунок 35: 6, а также: Ohtsuka et al., 1987, fig. 3 F – *Tortanus erabuensis*), и уверенно распознать его не удастся.

По степени редукции околотротовых конечностей и P1–P4 виды обсуждаемых семейств образуют 2 более или менее самостоятельные группы.

У видов семейств Centropagidae, Diaptomidae, Pseudodiaptomidae и родов *Temora* и *Eurytemora* (Temoridae) околотротовые конечности, особенно максиллипеды, характеризуются обычно небольшими отличиями от наиболее примитивных, за исключением видов *Parabroteas* (Centropagidae), *Epischura* и *Hetercope* (Temoridae). У *Parabroteas michaelsoni* эндоподит максиллипеды состоит всего из 3 свободных члеников, а дистальные щетинки преобразованы в довольно длинные и мощные когтевидные образования (Mrázek, 1901, fig. 51). У видов *Epischura* и *Hetercope* количество свободных члеников эндоподита максиллипеды редуцировано до четырех вследствие полного слияния между собой двух последних члеников и практически полного слияния его первого членика со вторым; принадлежащие ему 2 щетинки, как правило, сохраняются.

У представителей семейств Pontellidae, Candaciidae, Parapontellidae, Acartiidae, Sulcanidae и Tortanidae околотротовые конечности существенно изменены, особенно максиллипеда. Ее синкокса обычно очень мощная, а остальная часть этой конечности сильно редуцирована. Максилла всегда больше максиллипеды по размеру.

Сходные изменения максиллипеды можно видеть и в первой группе семейств, даже в пределах одного рода. Так, у *Centropages typicus* максиллипеда редуцирована сравнительно слабо, тогда как у *C. caribbaensis* она редуцирована существенно больше и по типу строения приближается к максиллипедке семейства Pontellidae.

Представителей обсуждаемого десятка семейств можно разбить на несколько групп и по особенностям строения P1–P4. У подавляющего большинства видов экзоподиты 3-члениковые. У видов *Temora* экзоподит и эндоподит P1–P4 2-члениковые вследствие слияния двух первых члеников.

Эндоподиты P1 и P2–P4 могут быть одно-, дву- и трехчлениковыми (приложение, таблица Д). Одночлениковые эндоподиты P1 встречаются в семействах Centropagidae (*Calamoecia spp.*) и Temoridae (виды *Eurytemora*, *Epischura*, *Heteroscope*), различаясь общим количеством щетинок на нем (8, 7, 6 и 6 соответственно), а также у пещерных Diaptomidae (например, *Troglodiptomus*, *Speodiptomus*, *Microdiptomus*). Двучлениковые эндоподиты P1 встречаются во всех семействах, кроме, возможно, Centropagidae, а трехчлениковые обычны во многих семействах, кроме Temoridae, Candaciidae, Acartiidae и Sulcanidae.

Одночлениковые эндоподиты P2–P4 известны лишь у пещерных обитателей *Microdiptomus cokeri* (см.: Elías-Gutiérrez & Suárez-Morales, 1998), *Troglodiptomus sketi*, с 4 и 3 щетинками соответственно, и у видов *Epischura* и *Heteroscope*.

Двучлениковые эндоподиты P2–P4 отсутствуют в семействе Pseudodiptomidae; в семействе Temoridae они характерны для видов *Temora* и *Eurytemora*, а в семействе Centropagidae лишь для рода *Calamoecia*. В остальных семействах этот признак обычен, и только у *Sulcanus conflictus* эндоподиты P1–P2 – двучлениковые, а P3–P4 – 3-члениковые. Однако J.M. Bradford-Grieve (1999), переисследовавшая этот вид, считает, что эндоподиты всех P1–P4 двучлениковые.

Строение P5 самцов очень разнообразно (рисунки 30, 31, 34). В некоторых случаях специализация едва их коснулась: например, у *Dussartopages fagesi* ноги с 3-члениковыми ветвями и лишь немного отличается от P4 отсутствием внутренних щетинок на экзоподитах (рисунок 30: 1). Чаще некоторые членики экзоподитов сливаются. Иногда сливаются только дистальные членики левого экзоподита (*Osphranticum*, *Gladioferens*, *Centropages* и др.), иногда все три (*Hemiboeckella*). В редких случаях (некоторые виды *Centropages*) членики правого экзоподита образуют приспособление для захвата, своеобразную «клешню» (рисунок 30: 5); чаще дистальный членик правой (*Diaptomus*, *Pseudodiaptomus* и др.) (рисунок 31: 6, 7) или обеих P5 (*Boeckella*) вытянуты в длинные загнутые вовнутрь отростки (рисунок 30: 10; см. также: Bayly, 1992).

Эндоподиты P5 самцов могут быть одинакового строения с эндоподитами P5 самок (*Gippslandia*, *Limnocalanus* и др.), иногда количество члеников редуцируется до 1–2 с утратой щетинок. В ряде случаев даже у видов одного рода (*Boeckella*) эндоподит может быть 3-члениковым (*B. propinqua*), тогда как у других видов по крайней мере на одной из P5 он может быть редуцирован до единственного членика (*B. dilatata*) (Sars, 1904, Taf. 35, fig. 10e; Taf. 36, fig. 11d). У представителей некоторых родов семейства Temoridae и у видов второй группы семейств (Pontellidae и др.) эндоподиты P5 самцов полностью редуцированы.

Если же сравнить попарно P5 самцов (как одну из наиболее специализированных морфологических структур), например, *Diaptomus breweri* (Diaptomidae) и *Pseudodiaptomus culebrensis* (Pseudodiaptomidae) (рисунок 31: 7 и 6); *Gladioferens spinosus* (Centropagidae) и *Pseudodiaptomus marinus* (Pseudodiaptomidae) (рисунок 30: 7 и 31: 3), то несложно заметить, что план строения P5 у этих пар практически одинаков и что различия между ними заключаются преимущественно в степени редукции эндоподитов P5 самцов. К такому же выводу приводит сравнение P5 самцов *Diaptomus castor* (см.: Sars, 1903, pl. LVII), *Troglodiaptomus sketi* (см.: Боруцкий и др. 1991, рис. 193 –

Diaptomidae) с *Pseudodiaptomus culebrensis* (рисунок 31: 6) и *Boeckella triarticulata* (Centropagidae, см.: Sars, 1894; Bayly, 1979, fig. 4) с *Pseudodiaptomus marinus* (рисунок 31: 3).

Приведенные примеры со всей очевидностью показывают, что в ряде случаев обоснования для объединения родов в обсуждаемые традиционные семейства не столь однозначны, какими они представлялись до сих пор.

К систематике семейств Centropagidae и Diaptomidae. В состав семейства Centropagidae входят роды *Centropages*, *Limnocalanus*, *Osphranticum*, *Isias*, *Boeckella*, *Calamoecia*, *Hemiboeckella*, *Neoboeckella*, *Sinocalanus*, *Gladiferens*, *Gippslandia*, *Dussartopages* Huys, 2009 (syn.: *Parathalassius* Dussart, 1986), валидность которых не дискутируется. В список родов семейства включают также род *Karukinka* Menu-Marque 2002 [(Walter, Boxshall (2009). Centropagidae], но оказалось (Adamowicz et al., 2007), что единственный вид последнего (*K. fueguina*), описанный по 2 самцам, представляет собой *Boeckella poppei* (Mrázek 1901). Наименее специализированные виды семейства сохранили довольно большой ряд плезиоморфных признаков. Неслучайно R. Gurney (1931) рассматривал семейство Centropagidae в качестве исходного для Calanoida.

У многих видов этого семейства окологротовые конечности нормально развиты, ветви P1–P5 трехчлениковые, P5 самок и даже асимметричные P5 некоторых самцов (например, видов *Limnocalanus*, *Osphranticum*, *Dussartopages*) морфологически близки к плавательному типу. Исключение составляет род *Calamoecia*, у видов которого эндоподиты P2–P4 двучлениковые вследствие слияния двух первых члеников как у видов Pontellidae и ряда других близких к нему семейств (приложение, таблица Д), но максиллипеды достаточно хорошо развиты, и строение P5 самки – всегда плавательного типа.

Процессы слияния (литации) и редукции отдельных частей тела и конечностей в той или иной мере все же коснулись большинства родов семейства. Несмотря на то что у видов большинства родов головной отдел и первый сегмент торакса, а также четвертый и пятый сегменты последнего

обычно разделены, у видов *Isias* последние сегменты торакса слиты вместе. Уросома самки чаще всего состоит лишь из трех свободных члеников, у некоторых видов *Centropages* недоразвиты максиллипеды, количество внешних шипов на дистальном членике экзоподитов P2–P4 уменьшилось до двух (*Linnocalanus*, *Sinocalanus*) или одного (*Calamoecia*).

Основываясь преимущественно на особенностях строения P5 самцов, некоторые исследователи выделяют роды *Boeckella*, *Hemiboeckella*, *Metaboeckella*, *Pseudoboeckella*, *Calamoecia* и некоторые другие в самостоятельное семейство Boeckellidae. Вряд ли такое обособление родов рационально в столь гетерогенном семействе, где по этому признаку могут разительно отличаться не только роды этой группы, но и виды одного рода, например, рода *Isias* (рисунок 30: 12, 13). Тем не менее название этого семейства можно встретить в публикациях последних лет, например, в статье L. Villalobos (2006).

Семейство Diaptomidae включает по одним данным около 50 родов и 420 видов (Боруцкий и др., 1991), по другим данным, количество родов более 60 (см.: WoRMS, 2009. Diaptomidae), распределенных очень неравномерно между подсемействами этого семейства. Подавляющее количество родов относится к подсемейству Diaptominae Baird 1850. Подсемейство Paradiaptominae Kiefer 1932 включает всего 3 рода примерно с 24 видами, подсемейства Speodiaptominae Borutzky 1962 и Microdiaptominae Elías-Gutiérrez et Suárez-Morales 1998 – лишь по одному монотипическому роду.

Представители семейства морфологически очень близки к видам Centropagidae. Это касается как общего габитуса, включая обычно вытянутые и заостренные задние края цефалоторакса, так и особенностей строения антеннул самцов, малоспециализированных околоротовых конечностей и P1–P5. Сопоставление видов семейств Diaptomidae и Centropagidae по морфологическим признакам показывает, что различаются они, в том числе и по особенностям строения P5 самцов, не более, чем роды последнего отличаются друг от друга, и что все важнейшие признаки у них перекрываются.

Даже эндоподит P5 самок может быть одночлениковым у видов и Diaptomidae (рисунок 33: 6), и Centropagidae (*Calamoecia*, *Isias*) (рисунок 33: 7). Дистальный членик P1 у видов подсемейства Paradiaptominae (семейство Diaptomidae) не с одним внешним шипом, в отличие от представителей остальных подсемейств семейства, а с двумя, как у видов Centropagidae. У всех Diaptomidae и у видов *Calamoecia* (Centropagidae) дистальные членики P2–P5 несут единственный наружный шипик. Основное различие между семействами сводится к сильно выраженной редукции дистального членика экзоподита P5 самок Diaptomidae (рисунок 33: 6), который, впрочем, ненамного отличается размером и строением от аналогичного членика у видов *Calamoecia* и некоторых видов *Boeckella* (рисунок 33: 5). Вполне сопоставимы очень длинный и крепкий внутренний шип второго членика экзоподита P5 самки видов Diaptomidae и, например, *Calamoecia halsei* Bayly (1998, fig. 1 D).

На мой взгляд, группы многочисленных родов, обычно включаемые в составы этих семейств, представляют собой единое семейство с приоритетным названием Diaptomidae s. l. Baird 1850. И все же не стоит отказываться от обособления родов Diaptomidae s. str. и Centropagidae s. str. в самостоятельные группы, понизив их ранг до подсемейства, соответственно, подсемейств Diaptominae s. l. Baird 1850 и Centropaginae Giesbrecht 1893.

Виды подсемейства Centropaginae населяют как поверхностные воды открытого океана, так и распресненные и пресные воды. Виды Diaptominae – населяют исключительно континентальные водоемы. Судя по особенностям строения околотротовых конечностей, по способу питания они преимущественно фильтраторы и хвататели (Арашкевич, 1969).

К систематике семейств Pontellidae, Parapontellidae, Candaciidae, Tortanidae, Acartiidae и Sulcanidae. Виды большой группы семейств Candaciidae, Pontellidae, Parapontellidae, Acartiidae, Tortanidae, Sulcanidae по сравнению с Centropagidae и Diaptomidae характеризуются обычно меньшим количеством свободных члеников антеннул и более мощно развитыми

максиллами по сравнению с максиллипедами. Первые два членика эндоподитов P2–P4 всегда слиты. P5 самки сильно редуцирована, не плавательного типа строения.

Экзоподиты P5 не более чем из двух свободных члеников, эндоподиты P5, если имеются, не более, чем из одного просто устроенного членика (рисунок 35: 1, 2, 4, 7, 12), у видов многих родов эндоподит вообще отсутствует (рисунок 35: 3, 5, 6, 8, 9, 11).

Ноги P5 самцов одноветвистые, преимущественно двух типов строения. В семействах Pontellidae и Candaciidae левая нога устроена достаточно просто, тогда как дистальная часть правой P5 обычно в виде «щипчиков» или своеобразной «клешни», заметно скрученной таким образом, что, в отличие от «клешни», например, *Centropages australiensis* (рисунок 30: 5), она направлена вперед и кнаружи (рисунок 36: 5 и 7). Так P5 выглядит на препаратах,

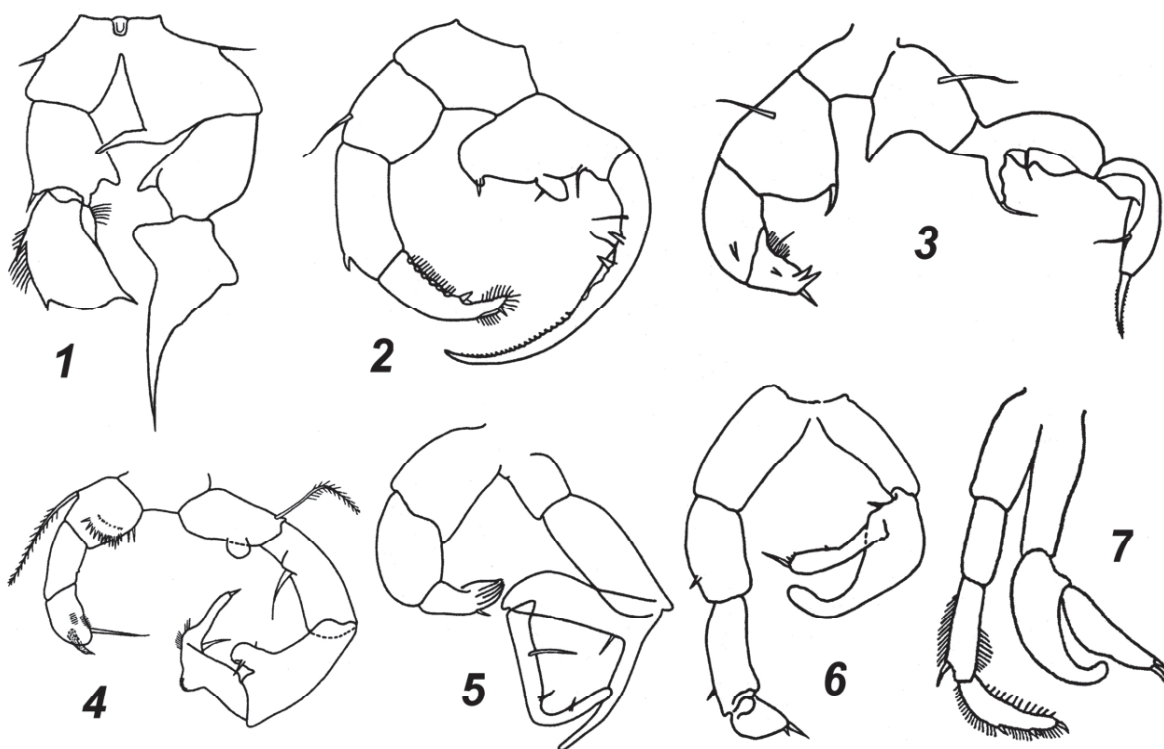


Рис. 36. Ноги пятой пары (P5) самцов семейств Parapontellidae, Tortanidae, Acartiidae, Pontellidae, Candaciidae. 1 – *Parapontella brevicornis*; 2 – *Tortanus denticulatus*; 3 – *Acartiella sinensis*; 4 – *Acartia discaudata*; 5 – *Ivelopsis elephas*; 6 – *Candacia rotundata*; 7 – *Candacia norvegica* (по: 1 – Sars, 1903; 2, 3 – Shen & Lee, 1963; 4 – Bradford, 1976; 5 – Wickstead & Krishnaswamy, 1964; 6 – Sars, 1924; 7 – C.B. Wilson, 1932)

придавленных покровным стеклом. На самом деле дистальная часть правой P5 располагается под некоторым углом по отношению к плоскости всего комплекса P5. В зависимости от этого угла, больше он 45° или меньше, при изготовлении препарата надавливание покровным стеклом приводит к тому, что эта часть правой P5, несущая «клешню», скручивается в ту или иную сторону (для сравнения см., напр., рисунок 36: 6 и 7).

В семействах Acartiidae, Tortanidae и Sulcanidae P5 самцов тоже одноветвистые, но без вывернутой наружу «клешни», однотипного плана строения (рисунок 36: 2–3).

Виды этого семейства – обитатели поверхностных вод. По способу питания они явные хвататели, о чем свидетельствуют особенности строения их околоротовых конечностей (Арашкевич, 1969).

Семейство Temoridae. Представители небольшого семейства Temoridae несут признаки обеих рассмотренных выше групп семейств, как Centropagidae и др., так и Pontellidae и др. С видами первой группы их роднит достаточно хорошо развитые околоротовые конечности, с видами второй – слияние первых двух члеников эндоподитов P2–P4. В семейство Temoridae традиционно включают роды *Temora*, *Eurytemora*, *Epischura* и *Heteroscope*. В него же обычно включают и род *Temoropia*, однако последний резко отличается от них по ряду признаков, и его систематическое положение было рассмотрено в разделе 4.1.

Даже без рода *Temoropia* семейство Temoridae очень неоднородно: роды *Temora* и *Eurytemora* отличаются не только друг от друга, но и от очень близких между собой родов *Epischura* и *Heteroscope* (приложение, таблица Д). Различия касаются как околоротовых конечностей, так и особенностей строения P1–P5 самок и самцов, поэтому систематическое положение всех трех групп родов заслуживает более подробного рассмотрения (см. также таблицу 6, в которую включен для сравнения и род *Calamoecia* из сем. Centropagidae).

Прежде всего обсуждаемые роды четко различаются по наличию или отсутствию дистальной внешней щетинки на эндоподите P1 (см. признак «D» на рисунке 12: 1): она присутствует у видов *Temora*, сближая этот род с родами

семейства Centropagidae, и ее нет у видов остальных родов. Вероятнее всего, предки родов семейства Temoridae разошлись уже по этому признаку. У видов *Temora* и *Eurytemora*, как у видов Centropagidae, максиллипеда из семи свободных члеников, причем помимо них на соответствующих иллюстрациях в работах Сарса и других авторов на ней отчетливо видно присутствие первого членика эндоподита с 2 щетинками, слитого с базиподитом.

У видов *Epischura* и *Hetercope* максиллипеда шестичлениковая вследствие слияния дистальных члеников эндоподита; первый членик эндоподита полностью редуцирован.

Таблица 6. Сравнительная характеристика представителей родов семейства Temoridae и рода *Calamoecia* (Centropagidae) (по: Sars, 1900, 1901–1903, 1908)

Виды	<i>Epischura baikalensis</i>	<i>Hetercope saliens</i>	<i>Eurytemora velox</i>	<i>Temora longicornis</i>	<i>Calamoecia australiana</i>
Признаки					
Количество свободных члеников Мхр	6	6	7 ⁺	7 ⁺	7 ⁺
Наличие внутренней щетинки на В1Р1	+	+	+	–	+
Количество члеников Re P1	3	3	3	3	3
Количество члеников Re P2–P4	3	3	3	2	3
Количество члеников Ri P1	1	1	1	2	1
Количество члеников Ri P2–P4	1	1	2	2	1
Общее количество щетинок на Ri P1	5	5	6	7	7
Внешняя щетинка на дистальном конце Ri P1	–	–	–	+	+
Внутренний вырост на Re2 P5 ♀	–	–	+	÷	+
Внутренний вырост на B2 P5 ♂	+	+	–	+	÷

7⁺ – два первых членика эндоподита разделены лишь частично

У видов *Temora* и *Eurytemora* обе ветви P2–P4 – двучлениковые. У видов *Epischura* и *Hetercope* эндоподиты P1–P4 одночлениковые вследствие полного слияния всех члеников, и общее количество щетинок на них не более пяти.

У самок *Temora*, *Epischura* и *Heterocope* P5 сильно редуцирована (рисунок 34: 1–3); она одноветвистая, из 2–3 свободных члеников, причем дистальные из них – явно слившиеся между собой два или три (*Temora*) членика. Если же сравнить морфологические особенности P5 самок *Epischura* и *Heterocope*, то при всех их различиях обнаруживается, что специализация P5 или ее редукция в некоторых случаях может идти в сходном направлении (рисунок 34: 2 и 3).

Левая и правая ноги P5 самцов могут быть с длинным крючковидным аппендиксом на внутренней стороне базиподита, который выглядит как неотчлененный от дистального внутреннего края базиподита вырост (рисунки 34: 5–7; 37: 1, 4). У некоторых видов *Epischura*, например у взрослого самца *Epischura nordenskoildi*, подобный, но относительно более короткий вырост может присутствовать и на правой ноге (рисунок 34: 7). У самца *E. baikalensis* неотчлененный от базиподита аппендикс на левой P5 включает в себя и вырост базиподита, и сросшийся с ним эндоподит, что хорошо видно из сравнения P5 взрослого самца и старших копепоидитных стадий самца (рисунок 37: 1–3).

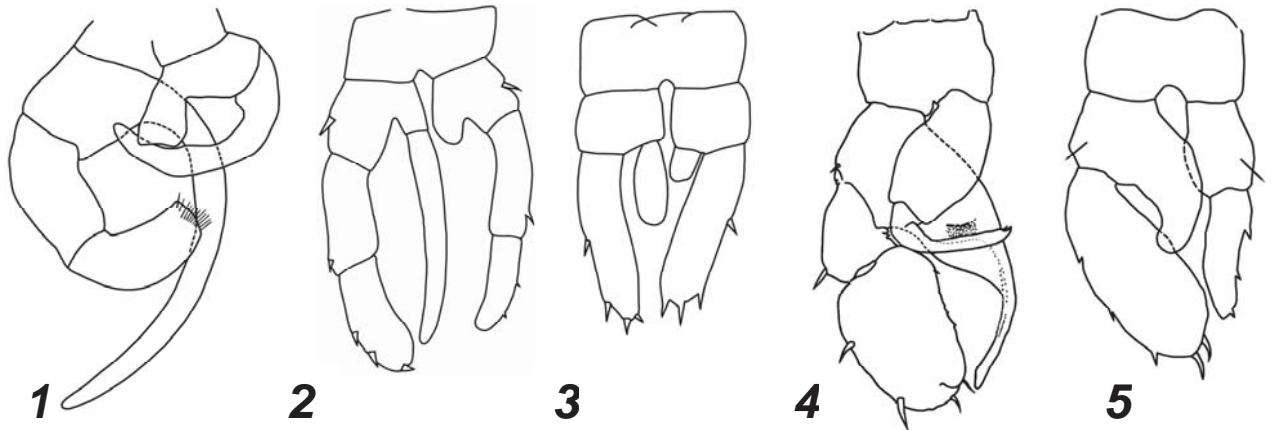


Рис. 37. Ноги пятой пары (P5) самцов *Epischura baikalensis* (1–3) и *Temora stylifera* (4–5). 1 и 4 – взрослый самец; 2 и 5 – V копепоидитная стадия; 3 – IV копепоидитная стадия (по: 1 – Кос: в Боруцкий и др., 1991; 2 и 3 – Гарбер, 1941; 4 и 5 – Fleminger & Hulsemann, 1973)

Внутренний вырост на правой ноге P5 этого вида тоже произошел вследствие слияния эндоподита и базиподита, и это отчетливо видно на тех же рисунках.

Упомянутые выросты на базиподитах P5 самцов Temoridae присутствуют не только у видов этого семейства, они встречаются и у некоторых видов и родов других традиционных семейств Diaptomoidea, хотя их функциональное предназначение, возможно, различно. Например, вырост на левой P5 самца (часто наряду с нормально развитым эндоподитом) есть у *Hemiboeckella searly* (см.: Sars, 1912, pl. 9: 14), *Boeckella triarticulata* (см.: Bayly, 1979, fig. 4), *Calamoecia frigida*, *Calamoecia tasmanica* (см.: Sars, 1912 – *Brunella longicornis*) (Centropagidae), *Schmackeria inopina* (рисунок 31: 1) (Pseudodiaptomidae), *Labidocera wollastoni* (см.: Sars, 1903, pl. XCV), *L. aestiva*, *L. darwinii*, *L. fluviatilis* (см.: Fleminger, 1975). На правой P5 такой вырост имеется у *Tortanus* sp. (см.: Dakin & Colefax, 1940, fig. 161 c) (Tortanidae), *Gladioferens symmetricus* (рисунок 30: 8), хотя, например, у *G. spinosus* его нет (рисунок 30: 7). Более или менее выраженный вырост на правом коксоподите P5 самца заметен и у *Metadiaptomus chevreuxi* (Diaptomidae) (см., например, в: Боруцкий и др., 1991, рис. 56). И этот список можно продолжить.

Приведенные примеры показывают, что в случае возникновения функциональной необходимости внутренний вырост на базиподите P5 самцов Diaptomoidea может появляться у отдельных видов разных родов как на правой, так и на левой ноге P5 самца, как вследствие слияния членика с эндоподитом, так и независимо от него. Очевидно, что в макроклассификации этот признак (наличие аппендикса на базиподите P5 самца) не имеет сколько-нибудь значимого таксономического веса.

Виды семейства населяют верхние слои воды морских, распресненных и континентальных водоемов.

Семейство Pseudodiaptomidae. Группа родов (*Pseudodiaptomus*, *Schmackeria*, *Calanipeda*, *Archidiaptomus*), входящих в состав семейства Pseudodiaptomidae, четко отличается от представителей прочих семейств надсемейства Diaptomoidea полным отсутствием интеркоксового склерита (хитиновой пластинки, соединяющей коксоподиты) на P5 самок и самцов, вследствие чего коксоподиты P5 всегда соприкасаются внутренними

поверхностями. Наличие отчетливо видимой утолщенной внутренней щетинки, полностью слившейся со вторым члеником экзоподита P5 самки, по крайней мере у видов *Pseudodiaptomus* (рисунок 33: 11, 12), и план строения правой геникулирующей антеннулы самца не оставляют сомнений в принадлежности этого семейства к надсемейству Diaptomoidea.

Строение P5 самцов довольно разнообразно (рисунок 31: 1–6) и порой напоминает весьма специализированные P5 самцов других семейств Diaptomoidea. Такое сходство обнаруживается, например, у *Schmackeria inopina* и *Temora*, *Heterocope* (Temoridae) (рисунки 31: 1, 34: 5, 6), *Archidiaptomus aroorus* и *Boeckella*, *Calamoecia* (Centropagidae) (рисунки 31: 4; 30: 10, 11), *Calanipeda aquaedulcis* и *Ivellopsis elephas*, *Candacia norvegica* (Pontellidae s. l.) (рисунки 31: 5 и 36: 5, 7), *Pseudodiaptomus culebrensis* и *Diaptomus breweri* (Diaptomidae) (рисунок 31: 6 и 7).

Таксономические преобразования. Анализ характера распределения таксономических признаков в пределах всего надсемейства Diaptomoidea показывает, что в большинстве случаев, исключая семейство Pseudodiaptomidae, не удастся однозначно обособить, оконтурить группы родов, входящие в большинство традиционных семейств (приложение, таблица Д). Роды, оказывающиеся близкими по одним признакам, существенно различаются по другим.

Заметные различия во внешнем облике рачков наблюдаются даже у видов одного рода. Например, у *Temora turbinata* дистальные края последнего торакального сегмента закруглены и уросома билатерально симметричная (Dakin & Colefax, 1940, fig. 118), тогда как у *Temora discaudata* этот сегмент с заостренными краями, и абдомен асимметричный. В семействах Pontellidae и Tortanidae сильно асимметричные каудальные ветви – скорее правило, чем исключение. Однако в семействах Centropagidae, Acartiidae и Temoridae у большинства видов которых они практически симметричные, у некоторых видов их асимметрия тоже может быть достаточно заметной, например у *Centropages calaninus*, *Temora stylifera*, или даже очень резко выраженной,

например у *Temora discaudata*, *Acartiella sinensis* (Mori, 1937, pl. 30: 7; pl. 32: 10; Shen & Lee, 1963, fig. 30; Fleminger & Hulsemann, 1973, fig. 6 g).

Не удастся различать семейства и по количеству члеников антеннулы, которое в семействе Centropagidae варьирует от 23 до 25, в семействе Pontellidae от 15 до 24, а в семействе Candaciidae антеннула состоит из 23–24 члеников.

Признаки, относящиеся к особенностям строения околотротовых конечностей, в том числе и максиллипед, порой достаточно сложно формализовать в количественном отношении, но можно представить их качественную характеристику. Так, максиллипеды, нормально развитые у многих Centropagidae, сравнительно слабо редуцированы у видов двух родов Temoridae (*Epischura*, *Heteroscope*); сильнее, но иначе они редуцированы у видов *Pseudodiaptomus* (по крайней мере у *P. marinus*, *Archidiaptomus aroorus*: у них они 7-члениковые, хотя и меньше максиллы по размеру), а также у Candaciidae и некоторых Pontellidae (*Anomalocera*, *Labidocera*). Наиболее сильно дистальная часть максиллипед редуцирована у видов Acartiidae, Tortanidae и Sulcanidae при явно гипертрофированной синкоксе (см., например, Bradford-Grieve, 1999, Figs. 158 J, 160 J; Ohtsuka, 1992, fig. 2 C).

Не менее сложно однозначно обособить эти группы родов и по строению P1–P5. Казалось бы, двучлениковые эндоподиты P2–P4, характерные для всех Pontellidae, Acartiidae и близких к ним семейств, позволят обособить эту группу, но и у видов семейства Temoridae, и у видов *Calamoecia* (Centropagidae) присутствует этот же признак, препятствующий такому обособлению, поскольку существуют большие различия по многим другим признакам. Даже особенности строения P5 самок мало чем могут быть полезными, поскольку редукция этих конечностей в каждом семействе происходила сходным образом.

Прослеживаются любопытные аналогии в направлении специализации P5 самцов в семействах Centropagidae и Pontellidae. У некоторых представителей обоих семейств на правой P5 формируются приспособления в виде «щипчиков» или своеобразных «клешней» (рисунки 30: 5 и 6; 36: 5–7) для захвата каких-то

относительно узких частей тела самки при спаривании, например, судя по некоторым наблюдениям (Blades, 1977; Blades and Youngbluth, 1979), абдомена. У представителей других родов этих семейств обе ноги P5 служат для захвата более широкой или толстой части тела самки (рисунки 30: 10; 36: 2–4). И уж весьма примечательно сходство в плане строения P5 самцов *Isias clavipes* (Centropagidae) с одной стороны и *Parapontella brevicornis* и *Neopontella typica* (Parapontellidae) с другой (рисунок 38: 4–6), хотя план строения P5 самок этих видов различается намного больше (рисунок 38: 1–3).

Сопоставление характера распределения признаков у представителей традиционных семейств Pontellidae, Parapontellidae, Candaciidae, Tortanidae, Acartiidae и Sulcanidae (приложение, таблица Д) приводит к выводу, что их роды принадлежат единому семейству с приоритетным названием Pontellidae, поскольку перекрываются признаки, на основании которых они размежевывались до этого. Тем не менее, основываясь преимущественно на особенностях строения P5 самцов, представителей обсуждаемой группы семейств можно подразделить на три более или менее обособленные группы:

1) роды традиционных семейств Candaciidae и Pontellidae, у видов которых дистальная часть правой ноги P5 самца, как правило (кроме видов рода *Paracandacia*), образует приспособление для захвата в виде своеобразных «щипчиков» или «клешни» (рисунок 36: 5–7),

2) роды традиционного семейства Parapontellidae, у видов которых дистальные членики левой и правой P5 самца утолщены и «щипчиков» не образуют (рисунок 36: 1),

3) роды традиционных семейств Acartiidae, Tortanidae и Sulcanidae, у видов которых членики правой P5 самца способны складываться вовнутрь, образуя вместе с левой ногой приспособление, служащее, вероятно, для обхвата при спаривании достаточно широкой части тела самки (рисунок 36: 2–4; Bradford-Grieve, 1999, fig. 158: S, T, U).

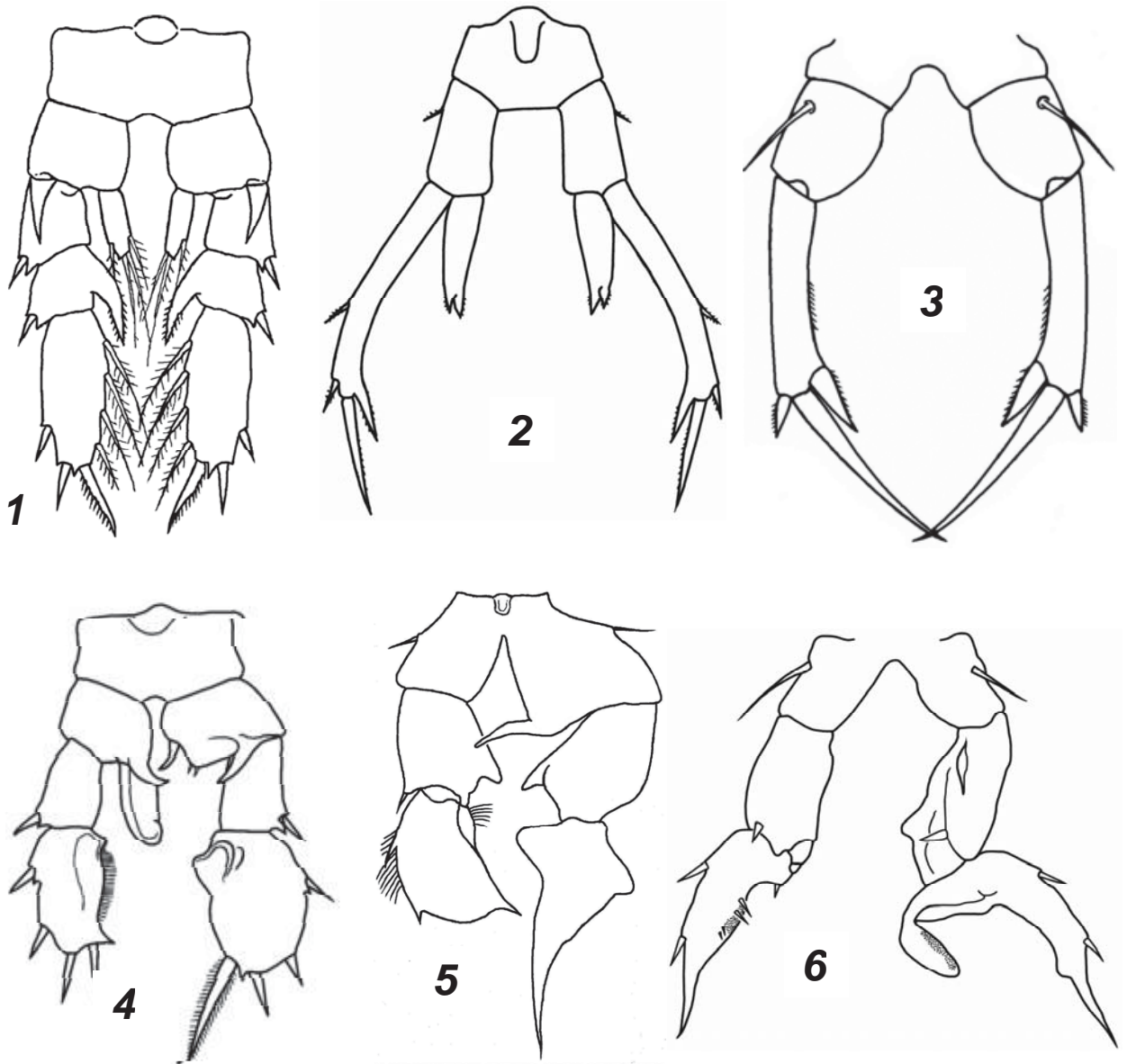


Рис. 38. Ноги пятой пары (P5) самки (1–3) и самца (4–6). 1 и 4 – *Isias clavipes*; 2 и 5 – *Parapontella brevicornis*; 3 и 6 – *Neopontella typica*. (по: 1, 2, 4, 5 – Sars, 1903; 3 и 6 – A. Scott, 1909)

Действительно, по общему габитусу и строению всех конечностей самки и самцы Candaciidae отличаются от видов Pontellidae не более, чем роды последнего различаются между собой. Ведь самки Pontellidae могут быть как крючковидными латеральными выростами на головном конце цефалоторакса, так и без них, как с парой головных линз так и без них, и с рядом других отличий, позволяющих дифференцировать роды (см., например: Wolfenden, 1906 a; Rose, 1933; Бродский, 1950; Tanaka, 1964 a; Bradford-Grieve, 2002 b;

Vives y Shmeleva, 2007; и многие другие). Практически все признаки у видов этих семейств перекрываются, исключая, может быть, различия в своеобразной форме головного конца у видов Candaciidae и гомологии члеников «клешни» на правой P5 самца, которая у видов *Candacia* и Pontellidae образована, возможно, разными члениками.

Небольшие различия во внешнем виде представителей традиционных семейств Sulcanidae, Tortanidae и Acartiidae, а также различия в количестве внешних шипов на третьем членике экзоподитов P2–P4 (соответственно, 3, 2 и 1) и одноветвистая антенна у *Sulcanus conflictus* представляют, скорее всего, часть родовых признаков. Сходный характер редукции максиллы и максиллипеды, а также одинаковый план строения P5 самки и самца свидетельствуют о большой близости видов этих семейств. Представители родов *Tortanus* и *Sulcanus* отличаются от родов семейства Acartiidae, включающего роды *Acartia*, *Acartiella*, *Hypocartia*, *Paracartia*, *Paralabidocera* и *Pteriacartia* (Bradford-Grieve, 2002 b), не более, чем различаются между собой роды традиционного семейства Pontellidae s.str.

Всем трем группам родов этих семейств придается ранг подсемейства, соответственно, Pontellinae Dana 1853, Parapontellinae Giesbrecht 1893 и Acartiinae Sars 1900. Ранг подсемейства этих таксонов придается на том основании, что даже по особенностям строения P5 самцов невозможно провести четких границ между группами входящих в них родов. Несложно обнаружить все стадии перехода от типичной P5 представителя Pontellidae (например, *Ivellopsiopsis elephas* – рисунок 36: 5) через *Neopontella typica* (рисунок 38: 6) к *Parapontella brevicornis* (рисунок 38: 5), далее, к *Acartiella sinensis* (рисунок 36: 1) и к другим видам этой группы традиционных семейств.

Как было показано на стр. 199 и далее семейство Temoridae распадается на 3 небольшие группы родов. Несмотря на двучлениковые эндоподиты P2–P4 у видов рода *Eurytemora* (из-за слияния двух первых члеников, как у видов *Temora*), этот род заметно отличается от остальных родов семейства Temoridae. Правда, у его видов эндоподиты P1 – одночлениковые, как у *Epischura* и

Heteroscope, но они обычно с 6 щетинками (а не с 5). План строения P5 самок и самцов *Eurytemora* совершенно иной, чем у остальных Temoridae. Вторым свободным члеником одноветвистой P5 у самок этого рода представляет собой два слившихся первых членика экзоподита, судя по двум наружным шипам и в той или иной степени выраженной поперечной перетяжке в средней части членика, присутствующим у многих видов рода (рисунки 32: 4; 33: 9; 34: 7). Внутренний заостренный длинный отросток явно гомологичен неотделенному внутреннему шиповидному отростку на втором свободном членике экзоподита P5, лучше всего заметному у самок семейства Centropagidae, поскольку он, как и у видов последнего, отчетливо виден уже на V копепоидитной стадии (рисунок 32: 5, 8).

Одноветвистые P5 самцов *Eurytemora* заметно отличаются как от P5 самцов Centropagidae (в том числе и отсутствием эндоподитов), так и от остальных родов Temoridae (отсутствием выростов на базиподитах). По внешнему облику они больше напоминают P5 некоторых самцов Acartiidae или Tortanidae. Однако ее функция, возможно, иная, чем у последних. Так, на одной из иллюстраций у Гисбрехта (Giesbrecht, 1882, Taf. 2: 12) показано, как самец *Eurytemora affinis* (у Гисбрехта – *E. hirundo*) с помощью причудливо скрученной P5 удерживает сперматофор.

Перечисленные особенности строения P5 самки и самца видов *Eurytemora*, отличающие этот род от родов *Temora*, *Epischura* и *Heteroscope*, на мой взгляд, дают основание для его выделения в самостоятельное подсемейство *Eurytemorinae* subfam. n. в составе семейства Temoridae.

Представители очень близких между собой родов *Epischura* и *Heteroscope* существенно отличаются как от видов рода *Eurytemora*, так и от видов *Temora*. На мой взгляд, их можно обособить в самостоятельное подсемейство *Heteroscopinae* subfam. n. Род *Temora* образуют номинативное подсемейство *Temorinae*.

Сложности в разграничении семейств Diaptomidae и Centropagidae показаны ранее в разделе 4.2. Следовательно, если принять за основу допущение, что предковые виды, основатели семейств, «отпочковывались» от

общего ствола эволюционного древа с тем или иным временным разрывом, сохраняя плезиоморфные и приобретая апоморфные признаки, то в надсемействе Diaptoimoidea реально можно различать 4 группы родов с четкими границами, 4 семейства. Некоторые группы родов с «размытыми» границами между ними, обычно принимаемые карцинологами как семейства, логично представить в ранге подсемейств. В итоге состав надсемейства Diaptoimoidea предстает таким:

1. Семейство Diaptomidae s.l. Baird 1950, включающее номинативное подсемейство Diaptominae Baird 1950 и подсемейство Centropaginae Giesbrecht 1893, родовой состав которых и диагнозы соответствует составам и диагнозам традиционных семейств Diaptomidae s. str. и Centropagidae. В этом случае ранг прежних подсемейств Diaptomidae s. str. понизится до ранга трибы: номинативной трибы Diaptomini Baird 1950, а также триб Paradiaptomini Kiefer 1932, Speodiaptomini Borutzky 1962, Microdiaptomini Elías-Gutiérrez et Suárez-Morales 1998.

Диагноз семейства Diaptomidae s. l. Синцефалон и первый торакальный сегмент, четвертый и пятый торакальные сегменты разделены. Антеннула самки из 24–25 свободных члеников. Околоротовые конечности нормально развиты. P5 самки – 2-ветвистая, экзоподит 3-члениковый, эндоподит 1–3-члениковый. Второй членик экзоподита P5 самки с мощным внутренним шипом, полностью слитым с ним. Правая антеннула самца геникулирующая, P5 асимметричная, обычно сложного строения.

2. Семейство Temoridae Giesbrecht 1893 с 3 подсемействами: номинативным подсемейством Temorinae Giesbrecht 1893 (род *Temora*), подсемейством Eurytemorinae subfam. n., устанавливаемое для рода *Eurytemora*, и подсемейством Heterosoridae subfam. n., включающее роды *Epischura* и *Heterosora*.

Диагноз семейства Temoridae: синцефалон и первый торакальный сегмент разделены, четвертый и пятый торакальные сегменты слиты или разделены частично или полностью. Уросома самки 3-сегментная. Антеннула из 24–25

свободных члеников. Околоротовые конечности более или менее нормально развиты. Максиллипеды несут первый членик эндоподита, слитый с базиподитом, или без него. Эндоподиты P1–P4 1- или 2-члениковые. Ноги P5 самки 1-ветвистые из 2–3 свободных члеников, коксоподиты и интеркоксальная пластинки обычно слиты. P5 самцов 1-ветвистые, базиподит у видов всех родов, кроме рода *Eurytemora*, с мощным внутренним отростком на левой ноге, слитым с базиподитом.

Диагноз подсемейства *Temorinae* Giesbrecht 1893. Четвертый и пятый торакальные сегменты слиты. Первый членик эндоподита максиллипеды с 2 щетинками, слитый с базиподитом, отчетливо виден. Эндоподиты P1–P4 – 2-члениковые, внешняя щетинка на дистальном членике эндоподита P1 присутствует. Левая нога P5 с крупным выростом, слитым с базиподитом.

Состав: единственный род *Temora* Baird.

Диагноз подсемейства *Eurytemorinae* Andronov 2014. Четвертый и пятый торакальные сегменты разделены. Первый членик эндоподита максиллипеды с 2 щетинками, слитый с базиподитом, отчетливо виден. Эндоподиты P1–P4 – 1-члениковые, с 6 щетинками, внешняя щетинка на дистальном членике эндоподита P1 отсутствует. P5 самки с мощным внутренним шипом, слитым с несущим его члеником, аналогичным шипу второго членика экзоподита P5 самок у видов традиционного семейства *Centropagidae*. Обе ноги P5 самца без крупных выростов, слитых с базиподитами.

Состав: единственный род *Eurytemora* Giesbrecht.

Диагноз подсемейства *Heterosopininae* Andronov 2014. Четвертый и пятый торакальные сегменты слиты. Первый членик эндоподита максиллипеды с 2 щетинками, слитый с базиподитом, отсутствует. Эндоподиты P1–P4 – 1-члениковые, не более, чем с 5 щетинками. Внешняя щетинка на дистальном членике эндоподита P1 отсутствует. P5 самки без крупного внутреннего шипа, слитого с несущим его члеником. По крайней мере левая нога P5 с крупным выростом, слитым с базиподитом.

Типовой род: *Heterosope* Sars, 1863.

Состав: роды *Heterocope* Sars и *Epischura* Forbes.

3. Семейство Pseudodiaptomidae Sars 1902 с родами *Archidiaptomus*, *Calanipeda* и *Pseudodiaptomus*. В состав последнего обычно включают и виды родов *Mazellina* Rose (1957 a, 1957 b), и *Schmackeria* Poppe et Richard 1890, хотя некоторые исследователи (например, Боруцкий и др., 1991) рассматривают *Schmackeria* в качестве самостоятельного рода.

Дифференциальный диагноз семейства: отсутствие интеркоккального склерита на P5 самок и самцов.

4. Семейство Pontellidae s. l. Dana 1853 с тремя подсемействами: номинативным подсемейством Pontellinae Dana 1853 и подсемействами Parapontellinae Giesbrecht 1893 и Acartiinae Sars 1900. Отличительные признаки для самок и самцов: синкокса максиллипеды сильно гипертрофирована, эндоподиты P2–P4 2-члениковые.

Номинативное подсемейство Pontellinae объединяет роды, ранее традиционно включаемые в семейства Pontellidae s. str. и Candaciidae.

Дифференциальный диагноз: уросома самки 1-, 2- или 3-члениковая; генитальный сегмент обычно асимметричный; рострум без ростральных нитей. Дистальная часть правой ноги P5 самца, как правило (кроме видов рода *Paracandacia*), образует приспособление для захвата в виде своеобразных «щипчиков» или «клешни».

Подсемейство Acartiinae объединяет роды традиционных семейств Acartiidae, Tortanidae и Sulcanidae.

Дифференциальный диагноз: уросома самки 2-, 3- или 4-члениковая, генитальный сегмент симметричный или асимметричный; членики правой P5 самца складываются вовнутрь, образуя вместе с левой ногой приспособление, служащее, вероятно, для обхвата при спаривании достаточно широкой части тела самки.

Подсемейство Parapontellinae включает 2 монотипических рода, *Parapontella* и *Neopontella*, прежде относимых к семейству Parapontellidae.

Дифференциальный диагноз: уросома самки 3-члениковая; генитальный сегмент симметричный; рострум с двумя нитями; дистальные членики левой и правой P5 самца утолщены и «щипчиков» или «клешни» не образуют.

Надсемейство Arietelloidea. Общие признаки:

1) проксимальные анцестральные членики антеннулы самки I–III слиты вместе, членики III и IV у пелагических видов обычно разделены, у донных видов они чаще слиты,

2) геникулирующая антеннула самца – обычно левая,

3) внешняя щетинка на предпоследнем (пятом) членике эндоподита максиллипеды отсутствует,

4) на третьем, дистальном членике эндоподита P1 присутствуют не более пяти щетинок.

Это очень богатое видами надсемейство включает в себя роды традиционных семейств Arietellidae, Augaptilidae, Heterorhabdidae, Lucicutiidae, Metridinidae, Discoidae, Nullosetigeridae и Hyperbionychidae.

Головной конец часто несет папиллу. Левая геникулирующая антеннула самца характерна не для всех видов этой группы. Исключение составляют отдельные представители семейства Metridinidae, имеющие правую геникулирующую антеннулу: все четыре вида *Gaussia* (Sewell, 1932; C.B. Wilson, 1950; Defaye, 1998 a), некоторые виды *Pleuromamma* и *Metridia* (Rose, 1933; Бродский, 1950; Bradford-Grieve, 1999).

У видов этого надсемейства окологротовые конечности, особенно, щупик мандибулы и максиллула, обычно в той или иной степени редуцированы (Sars, 1924; Гептнер, 1972; Bradford-Grieve, 1999; Park, 2000; и др.), поскольку адаптированы к разным типам питания. Степень их редукции может сильно различаться даже в пределах одного рода. Так, у самок *Euaugaptilus gibbus*, *E. oblongus* и некоторых других видов рода эти конечности редуцированы довольно слабо (Park, 1993, figs. 17, 31), тогда как, судя по рисункам Сарса (Sars, 1924, pls. XCVIII, XCIX, CIII), у *E. tenuicaudis* от эндоподита щупика осталась лишь одна щетинка, а у *E. longicirrhus*, *E. rigidus* и некоторых других

видов эндоподит редуцирован полностью. Разная степень редукции максиллулы отмечается и в семействе Heterorhadiidae. Например, у видов *Disseta* максиллула развита более или менее нормально, а у *Heterorhabdus insukae* она сильно редуцирована (Park, 2000, figs. 2 a; 70 h). Следовательно, особенности строения околотротовых конечностей мало чем могут быть полезными при решении проблем макроклассификации Arietelloidea.

История обособления родов в обсуждаемые семейства такова. У В. Гисбрехта (Giesbrecht, 1893 b) одно из трех семейств его трибы Heterarthrandria, семейство Centropagidae, включало 4 подсемейства: Centropagina, Temorina, Leucartiina и Heterochaetina (Таблица 1). Самцы Leucartiina (от *Leucartia* = *Lucicutia*) и Heterochaetina (от *Heterochaeta* = *Heterorhabdus*) имели левую геникулирующую антеннулу. Подсемейство Temorina включало роды, у самцов которых геникулирующей могла быть как левая антеннула (некоторые виды *Metridia*, *Pleuromamma*), так и только правая (роды *Isias*, *Temora* и др.). Г.О. Сарс (1902) поднял ранг этих подсемейств Гисбрехта до ранга семейства, установив самостоятельные семейства для некоторых групп родов этих подсемейств. Для родов *Metridia* и *Pleuromamma* он установил семейство Metridiidae (ныне это Metridinidae), и в этом варианте его макросистемы роды *Haloptilus* и *Augaptilus* оказались в семействе Heterorhadiidae. Позднее (Sars, 1905) последние два рода были перемещены в состав установленного им семейства Augaptilidae, диагноза которого Сарс не привел.

В последующие годы к группе этих очень близких друг к другу семейств Arietellidae, Augaptilidae, Heterorhadiidae, Lucicutiidae и Metridinidae были добавлены семейства Discoidae Gordejeva (Гордеева, 1975), Hyperbionychidae Ohtsuka, Roe, Voxshall (1993) и Nullosetigeridae Soh, Ohtsuka, Imabayashi et Suh (1999), в составе которых сейчас 4, 2 и 1 род соответственно. Вне всякого сомнения, в состав надсемейства Arietelloidea входят также и монотипические роды, систематическое положение которых не совсем понятно: *Microdisseta minuta* Grice et Hulsemann, 1965, *Alrhabdus johrdae* Grice, 1973 и *Griceus buskeyi* Ferrari et Markhaseva, 2000 a.

Насколько же обосновано установление упомянутых семейств, насколько отчетливы границы между ними?

Не вызывает сомнения четкая обособленность семейства Metridinidae, объединяющего 3 хорошо различающихся между собой рода, у всех видов которых присутствует уникальный для Calanoida признак – крючковидные выросты на внутренней стороне первого членика эндоподита P2.

Достаточно хорошо обособлено также семейство Discoidae, в настоящее время включающее 4 рода и около 30 видов мелких Calanoida, размер особей которых редко превышает 1 мм (Markhaseva & Kosobokova, 1998; Andronov & Kosobokova, 2011). Семейство очень разнородное, по крайней мере по степени редукции околотротовых конечностей (Schulz, 1993). У некоторых видов максиллулы, максиллы и максиллипеды относительно мало затронуты редукцией (например, у *Disco longus*, *D. fiordicus*, *D. oviformis*). У других видов, например у *D. tropicus*, *D. erythraeus*, *D. triangularis* они редуцированы очень сильно, и от максиллулы и максиллы остались лишь небольшие лопасти с несколькими щетинками (Гордеева, 1974 а, рис. 1: 5–7; 1974 б, рис. 2: 20–21; Markhaseva & Kosobokova, 1998, figs. 14, 15). Максиллула может вообще отсутствовать (*D. erythraeus*).

Помимо малых размеров для видов этого семейства характерны такие отличительные признаки, как отсутствие ростральных нитей и существенное уменьшение количества щетинок на эндоподитах P1–P4. В отличие от подавляющего большинства остальных видов надсемейства Arietelloidea роострум может вовсе отсутствовать (*Disco inflatus* и др.), или быть в виде одиночного бульбовидного выроста, но без ростральных нитей (*Disco longus* и др.).

Экзоподиты P1–P4 у видов Discoidae всегда 3-члениковые. Эндоподиты могут быть 1- 2- и 3-члениковыми, при этом дистальный членик, если только он не слит с предшествующим, никогда не несет более пяти щетинок, а второй членик 3-членикового эндоподита P1–P4 – не более, чем с 1 щетинкой. Исключение составляют лишь некоторые виды *Paradisco* (в частности,

P. nudus), у которых второй членик эндоподита P4 (только P4!) может нести две щетинки (Schulz, 1993; личные наблюдения).

Ноги P5 самок сильно редуцированные, самое большое из 2–3 свободных члеников (*Paradisco spp.*), чаще представлены лишь коксоподитами, сросшимися с интеркоксальной пластинкой (рисунок 39: 20–21), или вообще отсутствуют.

P5 самцов асимметричная, обычно с 3-члениковыми экзоподитами и с так или иначе редуцированными эндоподитами. Морфологически (рисунок 40: 3, 4, 7, 10, 11) они очень близки к P5 видов традиционных семейств Heterorhabdidae, Augartilidae, Arietellidae и Lucicutiidae (рисунки 40: 1, 2; 41: 2–4, 7, 8), причем характер редукции экзоподитов P5 у самцов Discoidae (рисунок 40: 3, 4, 11), Arietellidae (рисунок 41: 4, 6, 9), Hyperbionichidae (рисунок 40: 9) и Nullosetigeridae (рисунки 40: 8; 41: 10, 11) достаточно сходен. Особенно хорошо это видно на тех рисунках, на которых дистальные членики P5 показаны не «подвернутыми» (как, например, на рисунке 41: 7).

Вероятно, в семейство Discoidae следует включить и самца *Microdisseta minuta* (Grice et Hulsemann, 1965). Из чрезвычайно краткого описания этого вида, в котором отсутствует какая-либо информация о P2–P4 и P5 самки, трудно понять систематическое положение этого монотипического рода. Приводимые авторами рисунки P1 самки с единственной щетинкой на втором членике эндоподита (видимо, ошибочно нарисованной на наружной стороне членика), и P5 самца с 2-члениковым эндоподитом правой ноги (рисунок 40: 5) характерны скорее для представителей семейства Discoidae. Это мнение еще более усиливается при сравнении рисунков P5 самцов *Microdisseta* и *Paradisco* (рисунок 40: 6, 7). Не исключено, что самка и самец относятся к разным видам или даже родам, поскольку авторы не обнаружили у самца ростральные нити, присутствующие у самки. Более подробное переописание P1–P5 самки этого вида и подтверждение того, что существующие описания самки и самца относятся к одному виду, позволят снять эту проблему.

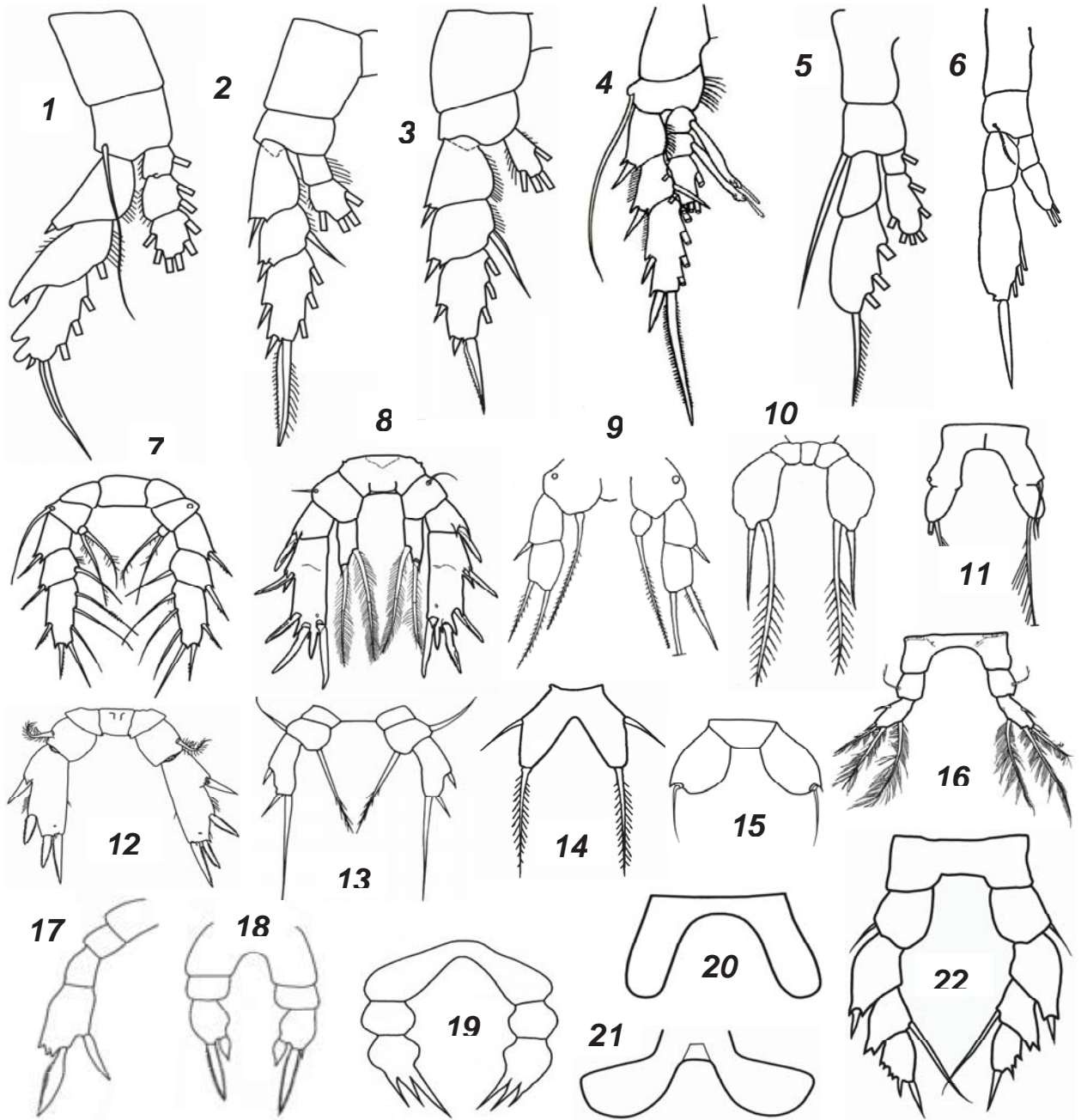


Рис. 39. Варианты строения пятой пары ног (P5) у самок надсемейства Arietelloidea. 1 – *Euaugaptilus digitatus*; 2 – *Pontoptilus pertenuis*; 3 – *Pachyptilus lobatus*; 4 – *Alrhabdus johrdeae*; 5 – *Euaugaptilus hecticus*; 6 – *Euaugaptilus quaesitus*; 7 – *Paramisophria japonica*; 8 – *Metacalanalis hakuhoae*; 9 – *Scutogerulus pelophylus*; 10 – *Metacalanus ambariakae*; 11 – *Lamiantennula longifurca*; 12 – *Pilarella longicornis*; 13 – *Arietellus setosus*; 14 – *Paraugaptilus buchani*; 15 – *Griceus buskeyi*; 16 – *Hyperbionyx pluto*; 17 – *Paradisco* sp.1; 18 – *P. mediterraneus*; 19 – *P. grandis*; 20 – *Disco* sp.; 21 – *Paradisco* sp. 2; 22 – *Nullosetigera mutica* (по: 1–3, 13, 14, 22 – Sars, 1924; 4 – Grice, 1973; 5 – C.B.Wilson, 1950; 6 – Grice et Hulsemann, 1967; 7 – Ohtsuka et al., 1991; 8 – Ohtsuka et al., 2005; 9 – Bradford, 1969; 10 – Binet & Dessier, 1968; 11 – Markhaseva & Schulz, 2006; 12 – Alvarez, 1985a, с изменениями; 15 – Ferrari & Markhaseva, 2000a; 16 – Ohtsuka et al., 1993; 17, 18, 20, 21 – ориг.; 19 – Гордеева, 1976)

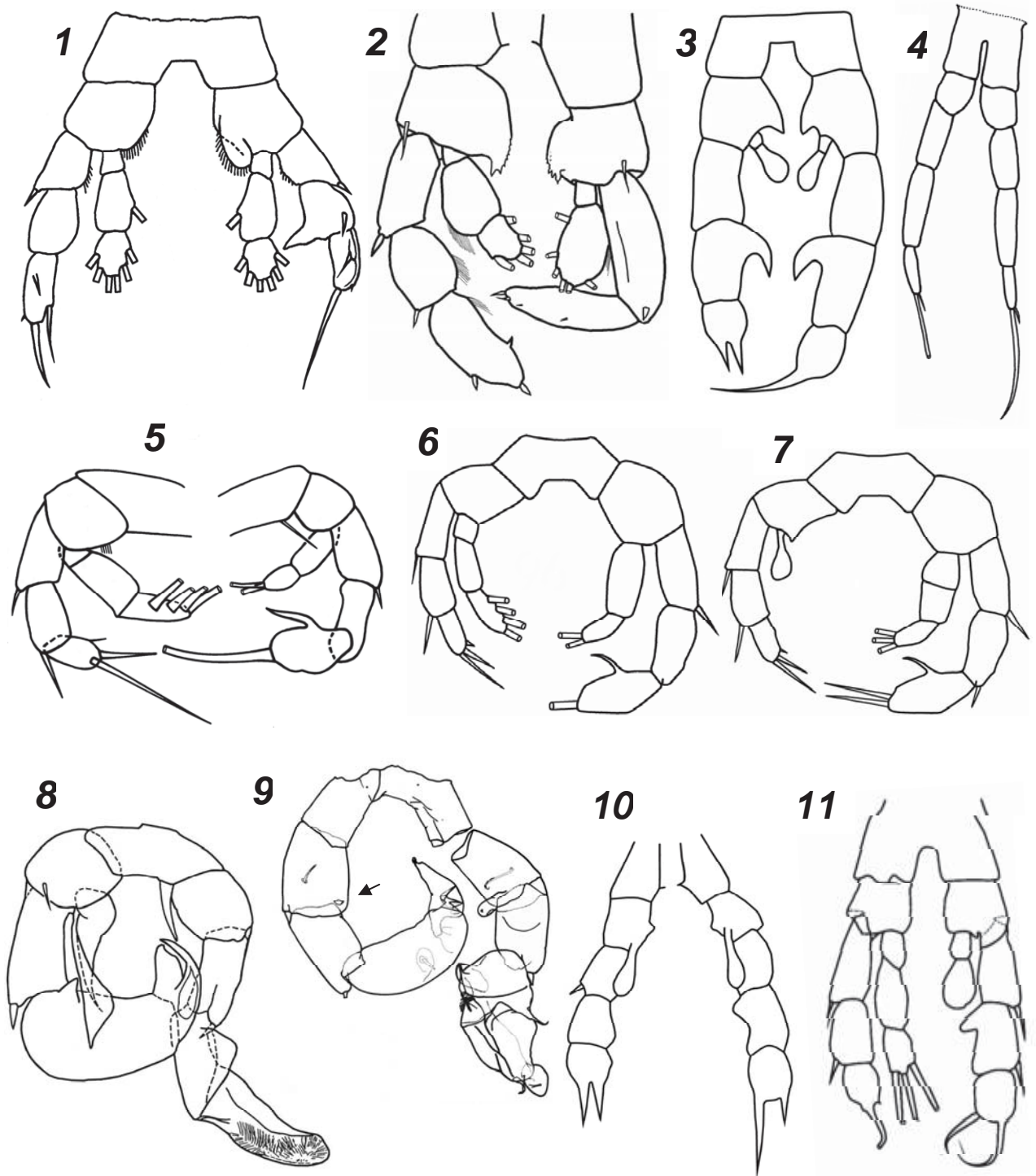


Рис. 40. Варианты строения пятой пары ног (P5) самцов семейств Heterorhabdidae (1, 5, 6); Lucicutiidae (2); Discoidae – 3, 4, 7, 10, 11; Nullosetigeridae (8) и Hyperbionyxidae (9). 1 – *Mesorhabdus gracilis*; 2 – *Lucicutia aurita*; 3 – *Disco curtirostris*; 4 – *Disco compressus*; 5 и 6 – *Microdisseta minuta*; 7 – *Paradisco* sp.; 8 – *Nullosetigera auctiseta*; 9 – *Hyperbionyx pluto*; 10 – *Disco intermedius*; 11 – *Paradisco* sp. (по: 1 – Sars, 1924; 2 – Hulsemann, 1966; 3 – Гордеева, 1975; 4 – Schulz, 2003; 5 – Grice & Hulsemann, 1965; 6–7 – Mouchline, 1998; 8 – Soh et al., 1999; 9 – Ohtsuka et al., 1993; 10 – Гордеева, 1976; 11 – ориг.)

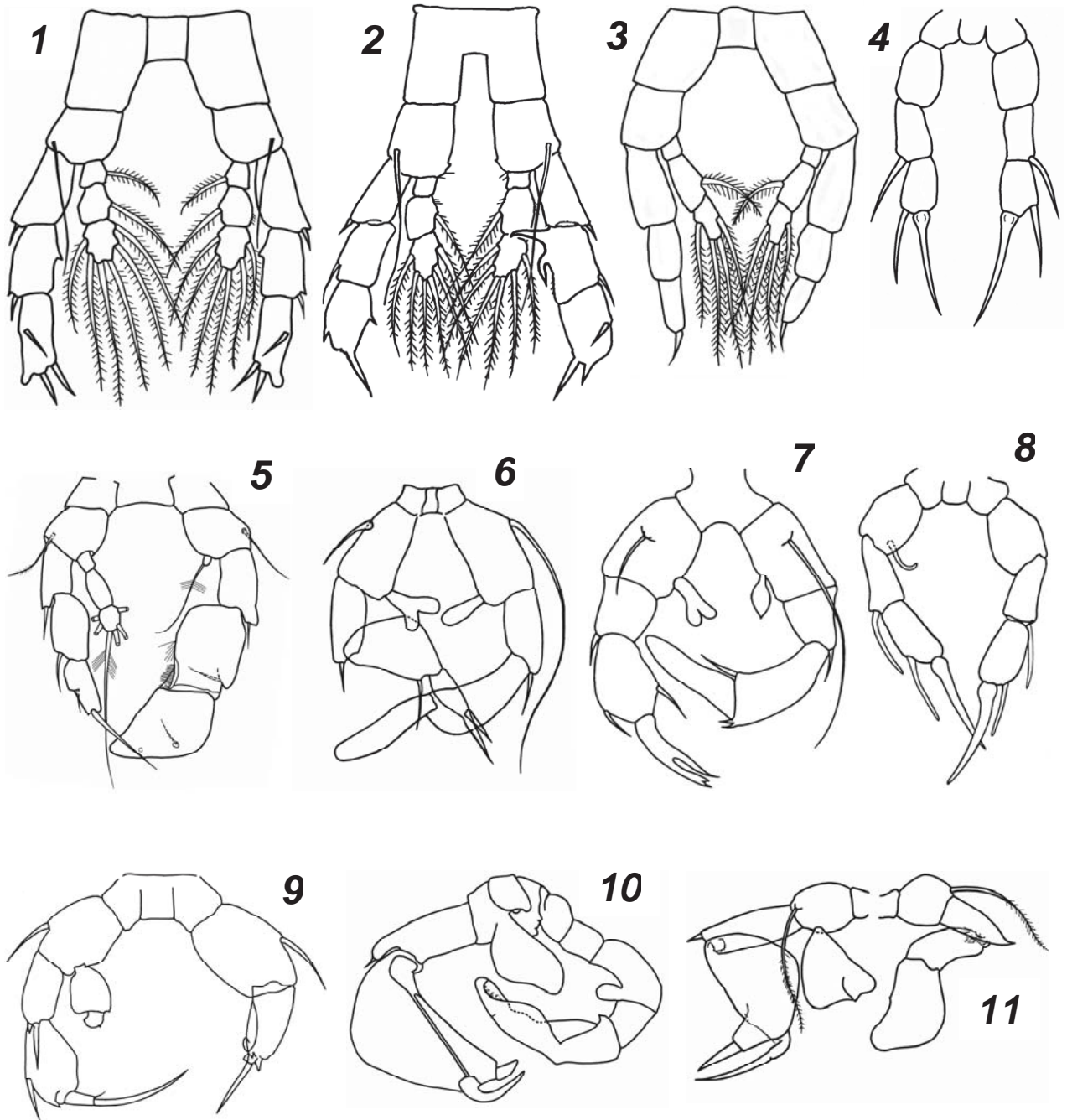


Рис. 41. Варианты строения пятой пары ног (P5) самцов семейств Augaptilidae (1–3, 5); Arietellidae (4, 6–9) и Nullosetigeridae (10–11). 1 – *Euaugaptilus digitatus*; 2 – *Augaptilus megalurus*; 3 – *Pseudaugaptilus longiremis*; 4 – *Metacalanus ambariakae*; 5 – *Frankferrarius admirabilis*; 6 – *Arietellus setosus*; 7 – *Arietellus plumifer*; 8 – *Metacalanus aurivilli*; 9 – *Crassarietellus* sp. (= *Scottula abyssalis* в: Sars, 1924); 10 – *Nullosetigera aequalis*; 11 – *Nullosetigera helgae* (по: 1–3, 6, 9 и 11 – Sars, 1924; 4 – Binet & Dessier, 1968; 5 – Markhaseva, 2013; 7 и 10 – С.В. Wilson, 1950; 8 – Greenwood, 1978)

Принадлежность *Alrhabdus johrdae* к надсемейству Arietelloidea также не вызывает сомнения, так как у самки, судя по рисунку (Grice, 1973, fig. 1), 3 проксимальных членика антеннулы слиты вместе. Внутри надсемейства этот монотипический род ближе к семействам Heterorhabdidae, поскольку на дистальном членике экзоподита P5 самки с нормально развитыми 3-члениковыми ветвями присутствуют 4 внутренних щетинки, тогда как у видов семейств Augaptilidae и Lucicutiidae на этом членике их только 3. Достаточно далек *A. johrdae* и от видов Arietellidae, P5 самок которых сильно редуцированы.

Из отличительных признаков, отделяющих этот монотипический род от представителей Heterorhabdidae sensu Park (2000), наиболее принципиальны строение рострума с двумя крепкими заостренными выростами вместо двух нитей и характер различия в длине левой и правой каудальных ветвей. У видов Heterorhabdidae левая ветвь длиннее правой, а у *A. johrdae* правая ветвь длиннее левой. Различия в строении околоротовых конечностей и в наличии или отсутствии внешней щетинки на базиподите P1–P5 малосущественны. Можно надеяться, что описание пока еще неизвестного самца этого вида позволит уточнить его систематического положение.

Обособленность друг от друга семейств Arietellidae, Augaptilidae, Heterorhabdidae и Lucicutiidae, а также недавно установленных семейств Nullosetigeridae и Hyperbionychidae не столь бесспорна, как это может показаться на первый взгляд. Особенно хорошо близость двух первых из них стала очевидной после недавнего описания *Frankferrarius admirabilis*. У особей этого вида базиподиты P1 без внутренней щетинки, а P5 самки с полностью разделенными члениками экзоподита и лишь с тремя внутренними щетинками на дистальном членике последнего, как у всех Augaptilidae (Markhaseva, 2013, fig. 5D). Сравнение же P5 самок *F. admirabilis* и, например, *Paramisophria japonica* (семейство Arietellidae) (рисунок 39: 7 и 8) показывает, что план их строения практически одинаков. Различия между ними заключаются в том, что у *P. japonica* дистальные членики экзоподита разделены лишь частично и без

внутренних щетинок. Вместе с тем сильно асимметричная P5 самца *F. admirabilis* с 3-члениковым эндоподитом левой ноги и сильно редуцированным 1-члениковым эндоподитом правой P5 явно ближе к P5 самцов семейства Arietellidae (см., например, рисунок 41: 5, 9 и др.).

Первые четыре из обсуждаемой группы традиционных семейств были установлены в самом начале XX века, когда количество входящих в них родов исчислялось немногими единицами, поэтому они различались достаточно четко. Сейчас их состав существенно увеличился, и границы между семействами стали менее отчетливыми.

При сравнении описаний этих семейств, приведенных в публикациях Сарса (Sars, 1901–1903), Роза (Rose, 1933); Бродского (1950), и в работах последних лет (Bradford-Grieve, 1999; 2002 b; Voxshall & Halsey, 2004) не удается обнаружить принципиальные различия, а имеющиеся отличительные признаки примерно того же уровня, что и между входящими в их состав родами. Практически по всем признакам семейства более или менее постепенно переходят друг в друга (приложение, таблица E), из-за чего для проведения четких границ между ними необходимо делать ряд допущений. Возникают трудности при определении систематического положения некоторых описанных позднее родов, без сомнения, относящихся к обсуждаемому надсемейству. J.M. Bradford-Grieve (1999, 2002 b) дает более детальные описания семейств, но и в них не удается обнаружить принципиальные признаки, позволяющих разграничивать их однозначно, не удастся четко оконтурить границы семейств. Очень подробная характеристика семейства Heterorhabdidae (Park, 2000) относится лишь к группе действительно достаточно близких между собой родов. Из состава этого семейства попросту исключены «неудобные», уклоняющиеся роды (*Alrhabdus*, *Microdisseta*) без указания их принадлежности к какому-либо иному семейству.

Как будет показано далее, отличия семейств Nullosetigeridae и Nuperbionychidae от обсуждаемой четверки семейств тоже малосущественны.

В надсемейство входят как пелагические, так и эпибентические виды, по способу питания – фильтраторы-фитофаги, всеядные и хищники.

К систематике семейств Lucicutiidae, Heterorhabdidae и Augaptilidae.

Виды семейств Lucicutiidae, Heterorhabdidae, Augaptilidae сохранили наибольшее количество плезиоморфных признаков. У большинства видов рострум раздвоенный, с нитями. Однако в ряде случаев, даже в пределах одного и того же рода, например *Euaugaptilus*, имеются виды как с нормальным, раздвоенным рострумом, несущим нитевидные придатки, так и с округлым бульбовидным без нитей (*E. austrinus* и др.), или вообще без рострума и без нитей (*E. brevirostris*).

Генитальный сегмент и комплекс генитальных структур у самок большинства видов этих семейств обычно билатерально симметричны, хотя у некоторых они могут быть резко асимметричными, как, например, у видов семейства Arietellidae, у которых асимметрия генитального комплекса не редкость. Примечательно, что оба варианта этого признака могут присутствовать даже в пределах одного рода, например, у видов *Paraugaptilus* (*P. indicus* и *P. similis*) (Ohtsuka et al., 1994; Гейнрих, 1995). В семействе Heterorhabdidae генитальный сегмент и генитальные структуры наиболее асимметричны у *Disseta scopularis*, *Heterorhabdus paraspinosus* (Park, 2000, figs. 4 g; 102 b, g); у ряда других видов семейства асимметрия генитальных структур выражена слабее.

Ветви P1–P4 обычно трехчлениковые, хотя эндоподиты P1 могут быть и двучлениковыми (*Euaugaptilus quaesitus* Grice et Hulsemann, 1967, fig. 208), а эндоподиты P5 состоять из одного – трех члеников (рисунок 39: 1–6). Внутренняя щетинка на втором членике экзоподита P5 самки всегда отделена от несущего ее членика (в отличие от видов надсемейства Diaptomoidea) и обычно внешне отличается от аналогичных щетинок, расположенных на других члениках (рисунок 39: 1–4). Второй членик трехчлениковых эндоподитов P1–P4 у видов Augaptilidae, Heterorhabdidae и Lucicutiidae, как правило, с двумя

щетинками (как и у Arietellidae). В редких случаях этот членик может нести лишь одну щетинку, например, на P1 у *Euaugaptilus hadrocephalus*.

План строения P5 самок этих семейств практически одинаков: у тех и у других они имеют строение плавательного типа, а внутренняя щетинка второго членика экзоподита чаще саблевидная, морфологически отличается от щетинок третьего членика. P5 самцов (рисунки 40, 41) в большинстве случаев асимметричная, хотя в некоторых случаях левая и правая ноги P5 морфологически могут быть почти одинаковыми, например, у *Euaugaptilus digitatus*, *Augaptilus megalurus* (рисунок 41: 1, 2), или у *Pontoptilus spp.* (Sars, 1924, pl. CXI, 5, 8). План строения P5 самцов Augaptilidae (рисунок 41: 1–3) примерно такой же, как у некоторых видов Heterorhabdidae, Lucicutiidae (рисунок 40, 1, 2) и Discoidae (рисунок 40: 3, 11). В последних примерах принципиальные морфологические различия заключаются лишь в утрате одного членика правого эндоподита P5 (рисунок 40: 2, 5, 11).

Сопоставление распределения признаков у представителей семейств Augaptilidae, Lucicutiidae и Heterorhabdidae (приложение, таблица E) приводит к выводу о большой близости этих семейств друг к другу. Семейство Lucicutiidae, включающий единственный род *Lucicutia* (М.В. Гептнер, 1965) по одним признакам ближе к Heterorhabdidae, по другим – к Augaptilidae.

Историю становления рода *Lucicutia*, изменения его названия и его перемещения из семейства в семейство проследила К. Hülsemann (1966). Из таблицы 1 видно, что Гисбрехт выделял этот род (= *Leucartia*) вместе с родом *Disseta* (последний ныне – в составе семейства Heterorhabdidae) в подсемейство *Leucartiina*, и в таком же составе оно было поднято Сарсом (Sars, 1902, стр. 73, сноска 2) до ранга семейства (Lucicutiidae).

Сравнение характеристик этих двух семейств по литературным данным (Rose, 1933; Бродский, 1950; Bradford-Grieve, 1999; 2002 b) показывает, что наиболее существенные различия между ними заключаются в том, что у видов Lucicutiidae в отличие от видов Heterorhabdidae:

– дистальные концы каудальных ветвей не скошены,

- вторая внутренняя щетинка на левой каудальной ветви не отличается большей толщиной и длиной от аналогичной щетинки на правой ветви,
- основанием внутренней щетинки на дистальном конце базиподита P1 служит плосковершинный выступ, и
- внутренний край дистального членика экзоподита P5 самки несет лишь 3 щетинки, как у видов Augaptilidae, а не 4, как у видов Heterorhabdidae.

Многие другие признаки, характеризующие виды *Lucicutia*, присутствуют и у видов семейства Heterorhabdidae. Так, у некоторых видов *Lucicutia*, как и у видов Heterorhabdidae, каудальные ветви могут быть асимметричными по длине (см., например: Гептнер, 1969; 1971), но они всегда отделены от анального сегмента. У большинства видов Heterorhabdidae каудальные ветви обычно полностью или частично слиты с ним, однако у некоторых видов, как и у *Lucicutia*, они могут быть полностью от него отделенными, по крайней мере, у некоторых видов *Hemirhabdus*, *Neorhabdus*, *Paraheterorhabdus* (Park, 2000, figs. 32, 34, 56; и другие). Окolorотовые конечности у видов *Lucicutia* специализированы так же мало, как и у видов *Disseta*, по этому признаку заметно отличающегося от прочих родов Heterorhabdidae (Гептнер, 1972).

Внутренний край правого базиподита P5 самца у видов Heterorhabdidae образует крупную опушенную лопасть; на левой P5 внутренний край тоже опушен, но лопасть обычно значительно меньшая по размеру. У некоторых самцов эти лопасти сравнительно небольшие (*Hemirhabdus amplus*, *Paraheterorhabdus compactus*; *Heterorhabdus egregius*) (Park, 2000, figs 33 f; 58 c; 83 c). Но и у видов *Lucicutia*, например, у *L. aurita*, внутренние края базиподитов P5 самцов тоже нередко образуют лопасти (рисунок 40: 2), но чаще на левой P5, например, у *L. grandis*, *L. wolfendeni* (см.: Hulsemann, 1966, figs. 100–102), *L. maxima* (см.: A. Scott, 1909, Pl. XLI, 10); *L. pseudopolaris* (Гептнер, 1969, рис. 3: 5, 7–9); и другие, хотя они и различаются внешне.

Эндоподиты правой P5 самцов *Lucicutia* обычно двучлениковые, но, по крайней мере, у *L. parva* она трехчлениковая, как у видов Heterorhabdidae (Hulsemann, 1966, fig. 105).

Если же сравнить виды этих семейств с видами семейства Augaptilidae, принципиальными различиями между ними будут лишь отсутствие внутренней щетинки на базиподитах P1 у видов Augaptilidae и наличие лишь 3 щетинок на внутреннем крае дистальночленика экзоподита P5 самки у видов Lucicutiidae и всех родов Augaptilidae, в отличие от видов Heterorhabdidae, у которых их 4. Утрата четвертой щетинки на Re3 P5 – уникальный признак, говорящий, скорее всего, о происхождении видов этих семейств от общего предка, поскольку маловероятно, что редукция щетинки на этом членике у их предковых видов произошла независимо друг от друга. Следовательно, принципиальное отличие видов рода *Lucicutia* от видов семейства Augaptilidae заключается лишь в наличии у них внутренней щетинки на базиподите P1.

Одинаковое расчленение тела рачков, каудальные ветви со скошенными дистальными краями, которые могут быть и асимметричными по длине (например, у *Euaugaptilus aliquantus* Park, 1993, fig. 7: d), особенности редукции околоротовых конечностей, плавательный тип строения P5 самок и довольно близкий к плавательному типу строения P5 самцов – все это можно встретить у видов обсуждаемых семейств. Более того, у их самок и самцов одинаков даже план строения P5.

Приведенные примеры распределения сходных признаков (а их перечисление можно продолжить) со всей очевидностью подтверждают, что роды традиционных семейств Lucicutiidae, Heterorhabdidae и Augaptilidae очень близки друг к другу, и различия между ними минимальные. Приведенные аргументы позволяют рассматривать достаточно монолитную группу родов обсуждаемых семейств в качестве единого таксона.

К систематике семейств Arietellidae, Nullosetigeridae и Hyperbionychidae. Семейства Arietellidae, Nullosetigeridae и Hyperbionychidae образуют другую группу достаточно близких друг к другу семейств надсемейства Arietelloidea. Семейству Arietellidae посвящена обстоятельная ревизия (Ohtsuka et al., 1994). Несложно заметить, что морфологическое разнообразие в строении околоротовых конечностей и расчленение P1–P4 у их

видов практически такое же, как и у видов Augaptilidae. P5 самок у видов этих семейств могут быть как симметричными, так и немного асимметричными, однако, экзо- и эндоподиты P5 всегда так или иначе редуцированы. Эндоподиты могут быть отделенными от базиподитов полностью (*Crassarietellus huysi*: Ohtsuka et al., 1994, fig. 6 K), или слитными только с вентральной стороны, как, например, у *Paramisophria japonica* (см.: Ohtsuka et al., 1991, fig. 3 F; P5 этого вида на рисунке 39: 7 показана с дорсальной стороны). У видов некоторых родов (например, *Paraugaptilus*, *Griceus*) ноги P5 редуцированы до единственного членика (рисунок 39: 14, 15).

Ноги P5 самцов, за очень небольшим исключением, например *Metacalanus ambariakaе* (рисунок 41: 4), асимметричны, экзоподиты могут оставаться 3-члениковыми, разделенными полностью или частично, но эндоподиты редуцированы до 1–2 члеников, особенно на правой P5, или полностью утрачены. P5 часто имеет сложную объемную конфигурацию. Поэтому дистальные членики P5 даже одного и того же вида, будучи прижатыми покровным стеклом на препаратах для исследования, могут оказаться развернутыми по-разному. В результате в зависимости от того, как они будут ориентированы, P5 будет выглядеть различно. Два примера вариантов того, как выглядят P5 видов одного рода при разном положении их дистальных члеников, приведены на рисунке 41: 6 и 7, 10 и 11.

История становления семейства Nullosetigeridae началась с замечания Сарса (Sars, 1925, p. 340) о том, что включение в семейство Arietellidae рода *Phyllopus* Brady 1883 показалось ему немного сомнительным. М. Роз (Rose, 1933, стр. 244) придерживался того же мнения. К.А. Бродский (1950, стр. 393) выделил этот род в отдельное подсемейство Phyllopinе Brodsky. Аргументация создания для этого рода самостоятельного подсемейства заключается буквально в одной фразе: «В семейство (Arietellidae – В.А.) включен род *Phyllopus*, который довольно сильно отличается по своему строению от типичного рода *Arietellus*, почему мы первый род выделяем в особое подсемейство, являющееся вторым в семействе Arietellidae». Следует заметить,

что к этому времени семейство Arietellidae включало, как и в начале XX века, всего 5 родов: *Arietellus*, *Paraugaptilus*, *Paramisophria*, *Metacalanus* (= *Scottula*) и недостаточно полно описанный по единственному экземпляру самца монотипический род *Rhapidophorus*.

А.Ф. Кампанер (Campaner, 1977) ранг подсемейства Phylloporinae поднял до ранга семейства, дал подробное описание рода и семейства. В примечании он пишет о том, что основные отличия этого семейства от семейства Arietellidae заключаются в формах роострума и губы, в строении околотротовых конечностей и P5. Позднее для рода *Phyllopus* было предложено другое название, *Nullosetigera*, поскольку прежнее оказалось преокупированным, и прежнее название семейства изменено на Nullosetigeridae (Soh et al., 1999).

Самки этого рода и семейства по внешнему облику, расчленению тела, строению околотротовых конечностей (исключая максиллулу) и P1–P4 очень близки к видам семейства Augaptilidae. Внешне P5 самки достаточно органично встает в ряд вариантов строения P5 самок этого семейства с разной степенью редукции эндоподита (рисунок 39: 1–3, 22). Более того, даже редко встречающийся у Calanoida признак, наличие выростов на внешнем крае дистального членика экзоподита P5, присутствует и у видов Augaptilidae, и у видов *Nullosetigera* (рисунок 39: 1, 22). Однако, в отличие от видов Augaptilidae, у *Nullosetigera* антеннула 24-члениковая, и на базиподите P1 присутствует внутренняя щетинка, отсутствующая, как известно, у всех видов Augaptilidae. От представителей семейства Arietellidae виды *Nullosetigera* отличаются нормально развитым экзоподитом щупика мандибулы.

Самцы *Nullosetigera* по внешнему облику, расчленению тела и строению всех конечностей, кроме P5, несут признаки видов традиционных семейств как Augaptilidae, так и Arietellidae. Но их P5 – типичного для многих родов семейства Arietellidae строения. Она сильно - асимметричная, несет эндоподит на левой P5, но его нет на правой P5, и эти признаки сближают род *Nullosetigera* с родом *Crassarietellus* (рисунок 41: 9–11). Другой пример близости *Nullosetigera helgae* к некоторым родам Arietellidae, в частности, к

Arietellus и *Paraugaptilus* проявляется и в такой, на первый взгляд, малозаметной детали, как форма левого эндоподита P5 у некоторых самцов: она отчетливо состоит из двух лопастей (рисунок 41: 7 и 11). Менее очевиден этот признак у *N. impar* (см.: Sars, 1924, Pl. CXIX: 6, 10; CXXI: 17, то же: Rose, 1933, fig. 309). Следовательно, наличие перечисленных признаков ставит семейство Nullosetigeridae между семействами Augaptilidae и Arietellidae, в какой-то мере объединяя их.

Семейство Hyperbionychidae, включающее род *Hyperbionyx* с 2 видами (*H. pluto* и *H. athesphatos*) (Ohtsuka et al., 1993; Bradford-Grieve, 2010) и очень близкий к нему монотипический род *Lamiantennula* Markhaseva et Schulz, 2006 b, обнаруживает большое сходство с представителями почти всех семейств Arietelloidea, и это подробно обсуждается авторами этих родов. Асимметрия генитального комплекса сильно выражена не только у самок упомянутых родов, но и у некоторых видов *Nullosetigera*, в частности, у *N. helgae* и *N. mutata*. Если же сравнить P5 самок (рисунок 39: 22, 16, 11), то близость этих родов становится еще более очевидной. Хорошо заметен постепенный переход от сравнительно нормально развитой P5 у *Nullosetigera* (плавательного типа строения, но без эндоподита), к P5 *Hyperbionyx* (с разделенными коксо- и базиподитом и единственным члеником экзоподита) и далее к *Lamiantennula longifurca*, со слившимися члениками P5, у которых единственный дистальный членик экзоподита лишь частично отделен от протоподита. Вряд ли случайно и удивительное сходство в плане строения сильно специализированной P5 самцов *Nullosetigera auctiseta* и *Hyperbionyx pluto* (рисунок 40: 8 и 9) (самец *L. longifurca* пока неизвестен). Более того, и у *H. pluto*, и у *H. athesphatos* на левой P5 тоже имеется эндоподит (у *H. pluto* он очень маленький – на рисунке показан стрелкой), а длинный, изогнутый конусообразный отросток на внутренней стороне слившихся коксоподитов и интеркоксального склерита на P5 самца *Nullosetigera* присутствует не у всех видов рода (Soh et al., 1999, p. 1583). Помимо этих признаков все три рода сближает сильно гипертрофированный прекоксальный артрит максиллулы и

такой плезиоморфный признак, как почти полное или частичное отделение третьего, дистального членика эндоподита антенны от второго. Последний признак наиболее отчетливо выражен у видов *Nullosetigera* (см.: Sars, 1925, pl. CXXIII, fig. 5; Bradford-Grieve, 1999, figs 87: C, 88: C; Soh et al., 1999, fig. 1: D) и *Hyperbionyx* (см.: Ohtsuka et al., 1993, figs 3: A, B). У самки *L. longifurca* и у самца *H. atthesphatos* дистальные членики эндоподита разделены лишь частично, только с внешнего края (Markhaseva & Schulz, 2006 b, fig. 3, A; Bradford-Grieve, 2010, fig. 3 B).

Таксономические преобразования. В предыдущих разделах было показано, что при ближайшем рассмотрении различия между группами родов надсемейства Arietelloidea, которым Сарс (1901–1903, 1905 b) и последующие исследователи (Campaner, 1977; Ohtsuka et al., 1993; Soh et al., 1999) придали ранг семейства, оказались не столь очевидными. Речь идет о группах семейств Augaptilidae, Heterorhabdidae и Lucicutiidae с одной стороны и, Arietellidae, Hyperbionychidae и Nullosetigeridae с другой. Из таблицы 6 Приложения видно, что принципиальные различия между группами семейств заключается лишь:

1 – в количестве свободных члеников антеннулы самки: их 24–25 в первой группе (Augaptilidae и другие, включая род *Frankferrarius* с 25-члениковой правой A1 самца) или 15–23 в другой (Arietellidae и другие); более того, у последних варианты слияния члеников антеннулы существенно различаются в разных родах (Ohtsuka et al., 1994, fig. 40);

2 – в отсутствии (только у видов Augaptilidae, включая род *Frankferrarius*) или наличии (у видов остальных семейств обеих групп) внутренней щетинки на базиподите P1;

3 – в отчетливо выраженной редукции P5 самок у видов второй группы семейств.

Остальные признаки, в том числе и редукция некоторых члеников экзо- и эндоподита P5 самок и самцов не являются принципиальными, поскольку встречаются в обеих группах семейств.

В описаниях семейств обычно акцентируется внимание на полную или очень сильную редукцию эндоподита щупика мандибулы у представителей Arietellidae. Действительно, у видов *Crassarietellus*, *Metacalanus*, *Paramisophria*, *Paraugaptiloides*, *Pilarella*, *Sarsarietellus*, *Scutogerulus* он всего лишь 1-члениковый с двумя щетинками, а у *Arietellus*, *Paraugaptilus* редуцирован полностью. Но, например, и в семействе Augaptilidae редукция этой ветви мандибулы – довольно обычный факт (см. стр. 212).

У видов обеих групп семейств расчленение P1–P4 практически одинаковое. Небольшое количество исключений в семействе Augaptilidae (например, 2-члениковый эндоподит P1 у некоторых видов *Pseudhaloptilus*, *Heteroptilus*, *Euaugaptilus quaesitus*) мало что меняет. План строения всегда симметричной P5 самки Augaptilidae сравнительно однообразен, скольконибудь заметная редукция экзоподитов P5 (рисунок 39: 5, 6) – это скорее исключение, хотя редукция количества члеников эндоподитов P5 до двух или даже одного членика характерна для видов нескольких родов этого семейства (рисунок 39: 2, 3).

Самки донных видов *Frankferrarius admirabilis*, *Scutogerulus pelophylus* (P5 с 2-, 3-члениковыми экзоподитами и полностью отделенными одночлениковыми эндоподитами, – см.: рисунок 39: 7, 9) и *Crassarietellus huysi* (Ohtsuka et al., 1994, fig. 6 L, K), P5 которого по строению близка к P5 видов *Paramisophria* (см.: Ohtsuka, 1985, fig 5 B; рисунок 39: 8), но с полностью отделенными тоже одночлениковыми эндоподитами (Ohtsuka et al., 1994, fig. 6 K) сближают семейство Arietellidae с семейством Augaptilidae, у самок некоторых родов которых, в частности у *Heteroptilus* (см.: Sars, 1924, figs CXVI–CXVII) и *Pseudhaloptilus* (рисунок 39: 3), P5 также с 1-члениковыми эндоподитами. Различия в плане строения P5 у этих двух групп Calanoidea можно объяснить тем, что первые два вида – представители донной фауны, вследствие чего их P1–P5 относительно более широкие, чем у пелагических видов.

Ноги P5 самцов, за очень небольшим исключением (рисунки 40: 4; 41: 1), асимметричны у видов обоих семейств (рисунок 41: 2–9). У видов Augaptilidae и экзо-, и эндоподиты остаются 3-члениковыми. У видов Arietellidae экзоподиты могут оставаться 3-члениковыми, разделенными полностью или частично, но эндоподиты редуцированы до 1–2 члеников или могут быть полностью утраченными, особенно на правой P5.

Последняя, очень подробная характеристика семейства Arietellidae (Ohtsuka et al., 1994), почти полностью применима и к семейству Augaptilidae, по крайней мере, в той ее части, которая не касается деталей строения антеннулы, околотротовых конечностей и генитального сегмента самки, которые описаны этими авторами очень подробно, и их описания трудно сравнивать с имеющимися менее подробными характеристиками представителей Augaptilidae. Тем более что существует немалое разнообразие в строении этих структур и у представителей семейства Arietellidae в традиционном составе.

На мой взгляд, представители перечисленных семейств представляют собой достаточно монолитную группу родов, четко отличную от семейств Metridinidae и Discoidea – семейство с приоритетным названием Arietellidae s.l. Sars 1902. В составе этого объемного семейства можно выделить более или менее естественно обособленные группы родов, которым придается ранг подсемейства и трибы:

Семейство Arietellidae s.l. Sars 1902

Подсемейство Heterorhabdinae Sars 1902

Триба Heterorhabdini Sars 1902

Триба Lucicutiini Sars 1902

Триба Augaptilini Sars 1905

Триба Frankferrariini tribus nov.

Подсемейство Arietellinae Sars 1902

Подсемейство Hyperbionychinae Ohtsuka, Roe et Boxshall 1993.

Диагнозы:

Семейство Arietellidae s. l. Sars 1902. Calanoida пелагические и донные. Экзоподиты P1, как правило, 3-члениковые и эндоподиты 1-, 2-, 3-члениковые. Ветви P2–P4 всегда 3-члениковые. Второй членик эндоподита P2–P4 с 2 щетинками (в отличие от семейства Discoidae). Эндоподит P2 без глубокого выреза на внутреннем крае первого членика (в отличие от семейства Metridinidae). Геникулирующая антеннула самца – левая.

Подсемейство Heterorhabdinae Sars 1902. Антеннулы самки 24–25-членивые. P5 самки плавательного типа. Ветви P5 самки, левой P5 и экзоподит правой P5 самца трехчлениковые. Эндоподит правой P5 самца 2- или 3-члениковый. Внутренний край дистального, третьего членика экзоподита P5 самки с 3–4 щетинками.

Состав: роды традиционных семейств Augaptilidae, Heterorhabdidae, Lucicutiidae, а также роды *Alrhabdus* Grice и, возможно, *Microdisseta* Heptner.

Триба Heterorhabdini Sars 1902. Максилла обычного строения. Внутренний край дистального, третьего членика экзоподита P5 самки с 4 щетинками. Внутренняя щетинка дистальном крае базиподита P1 присутствует.

Состав: роды традиционного семейства Heterorhabdidae и род *Alrhabdus* Grice.

Триба Lucicutiini Sars 1902. Максилла обычного строения. Внутренний край дистального, третьего членика экзоподита P5 самки с тремя щетинками. Внутренняя щетинка на дистальном крае базиподита P1 присутствует.

Состав: единственный род *Lucicutia*.

Триба Augaptilini Sars 1905. Максилла обычного строения. Внутренний край дистального, третьего членика экзоподита P5 самки с тремя щетинками. Внутренняя щетинка на дистальном крае базиподита P1 отсутствует.

Состав: роды традиционного семейства Augaptilidae.

Триба Frankferrariini Andronov 2014. Максилла очень крупная, специализированная для схватывания добычи, с хорошо развитым специализированным сочленением между коксо- и базиподитом. Внутренний

край дистального, третьего членика экзоподита P5 самки с 3 щетинками. Внутренняя щетинка на дистальном крае базиподита P1 отсутствует.

Типовой род: *Frankferrarius* Markhaseva, 2013.

Состав: 1 род, *Frankferrarius* Markhaseva, 2013.

Подсемейство Arietellinae Sars 1902. Антеннулы самки 15–23-члениковые. Дистальный конец второго членика эндоподита антенны не шире своего проксимального конца. Эндоподит щупика мандибулы всегда редуцирован до одного членика с 1–2 щетинками, иногда вообще отсутствует. Прекоксальный артрит максиллулы обычный, не гипертрофированный. P5 самки и самца существенно редуцированы. Экзоподиты P5 самки могут быть трехчлениковыми с частично разделенными члениками, эндоподиты одночлениковые, могут быть слитыми с базиподитом, или вообще отсутствуют. P5 самцов резко асимметричные, левый эндоподит не более, чем из двух члеников, правый не более чем из одного членика, иногда эндоподиты полностью редуцированы.

Состав: роды традиционного семейства Arietellidae s.str. и род *Griceus* Ferrari & Markhaseva.

Подсемейство Hyperbionychinae Ohtsuka, Roe et Boxshall 1993. Антеннулы самки из 24–25 свободных члеников (у *Lamiantennula* обе антеннулы повреждены). Дистальный конец второго членика эндоподита антенны заметно шире своего проксимального конца. Эндоподит щупика мандибулы из 2 члеников. Прекоксальный артрит максиллулы очень мощный, гипертрофированный, остальная часть максиллулы маленькая, сильно редуцированная. P5 самки 1-ветвистые, экзоподиты из 1–3 свободных члеников, эндоподиты редуцированы полностью. Состав: роды *Nullosetigera* Soh, Ohtsuka, Imabayashi et Suh, 1999, *Hyperbionyx* Ohtsuka, Roe, Boxshall, 1993 и *Lamiantennula* Markhaseva et Schulz, 2006.

Как можно видеть, предлагаемая схема филогенетических отношений надсемейств и макроклассификация Calanoida существенно отличается от

представленной ранее (Андронов, 1974, 1991). Эти изменения стали возможны в связи с лучшей изученностью некоторых семейств этого отряда и с появлением в последние годы многочисленных публикаций, посвященных редким группам родов.

Переисследование особенностей строения представителя рода *Platycopia* показало, что, помимо прочих общеизвестных отличительных от других Calanoida признаков, абдомен у видов этого рода 5-члениковый не только у самца, но и у самки (Андронов, 1985). По этой причине род *Platycopia* должен быть выведен из состава отряда Calanoida в самостоятельный таксон веслоногих раков того же ранга, что совпадает с мнением ряда карцинологов, предлагавших сделать это ранее на основании других признаков (Lang, 1948; Dussart, 1984; Fosshagen, 1985; Старобогатов, 1986).

Анализ строения геникулирующего устройства на антеннуле самца в пределах Calanoida показал, что (а) это устройство («сустав») может быть как на правой, так и на левой антеннуле у особей одного и того же вида, отобранных из одной пробы, (б) таких устройств на антеннуле может быть больше одного, (в) они могут быть образованы разными парами члеников антеннулы, (г) основное направление сгиба антеннулы может быть как вперед, кнаружи, так и назад, в сторону тела, (д) измененная антеннула самца не всегда имеет четко дифференцированный «сустав», а порой лишь изменена форма ряда члеников антеннулы (роды *Megacalanus*, *Azygokeras*, *Sensiava* и некоторые другие). Оказалось, что во всех надсемействах (кроме Eucalanoidea) самцы хотя бы нескольких родов имеют геникулирующую антеннулу, что позволило существенно понизить таксономический «вес» этого признака. Перечисленные аргументы приводят к выводу о независимом происхождении геникулирующего устройства в разных семействах Calanoida и о том, что неизменная антеннула самца – первична, плезиоморфна.

Описание десятков новых родов после работ Сарса (G.O. Sars) в начале XX века и сохранение практически неизменным состава семейств Calanoida привело к тому, что границы между семействами в ряде случаев оказались

настолько размытыми, что систематическое положение довольно большой группы родов оказалось спорным. В результате этого группы близких родов (группа «брэдфордских» семейств, ряд семейств надсемейств Clausocalanoidea, Diaptomoidea, Pseudocalanoidea) оказались искусственно разобщены, иногда на основании единственного признака, не являющегося универсальным.

Слияние X и XI члеников антеннулы, наличие внешней щетинки на максилле, отсутствие внешней щетинки на Ri3 P1 подтверждают достаточно тесную близость представителей надсемейства Bathypontioidea к надсемействам Ryocalanoidea, Clausocalanoidea (Андронов, 1974) и установленному позднее (Park, 1986) надсемейству Spinocalanoidea. Характер распределения сходных признаков у видов последних трех надсемейств привел к их объединению в единое надсемейство Clausocalanoidea s. l., к понижению ранга надсемейства Ryocalanoidea с единственным родом *Ryocalanus* до ранга подсемейства Ryocalaninae с включением его в состав семейства Spinocalanidae.

Многочисленные публикации последних лет А. Фоссхагена (А. Fosshagen, 1968–1983), работы этого автора с соавторами (1985–2007) и ряда других исследователей, посвященные первичнодонным Calanoidea, позволили понять что последние не могут считаться предком всех Calanoidea. По-видимому, эта группа родов, сохранив ряд плезиоморфных признаков, прошла большой самостоятельный эволюционный путь и приобрела ряд признаков, сильно отличающих ее от предкового вида. Несмотря на то, что биотоп остался прежним (рачки живут на дне и близ дна), их отличия от гипотетического предкового вида не меньшие, чем, например, у представителей надсемейств Arietelloidea или Calanoidea.

Наличие геникулирующего устройства у самцов Pseudocyclopoidea s. l. только на правой антеннуле, строение которого у большинства видов идентично таковому у самцов надсемейства Diaptomoidea, и сходный в ряде случаев характер изменения и усложнения практически всегда сильно

специализированной P5 самца, наводят на мысль о том, что предковые виды этих надсемейств в свою очередь происходят от общего предка.

Система Calanoida стала более компактной и логичной, удалось найти соответствующее место в ней почти всем родам с неясным прежде систематическим положением. Четко оконтурены границы семейств Calanoida, их количество уменьшилось до 18, а надсемейств – до 7. Остался единственный монотипический род с проблемным систематическим положением – *Alloiopodus* Bradford. Описание пока неизвестного взрослого самца (в частности, достаточно узнать строение его правой антеннулы), позволит успешно решить и эту проблему.

После таксономических преобразований система Calanoida приняла следующий вид:

Отряд CALANOIDA

Подотряд CALANOIDEI Andronov 2014

Надсемейство Calanoidea Dana 1846

Семейство Calanidae Dana 1846

Подсемейство Megacalaninae Vervoort 1951

Роды: *Bathycalanus* Sars, 1905; *Bradycalanus* A.Scott, 1909; *Megacalanus* Wolfenden, 1904

Подсемейство Calaninae Dana 1846

Роды: *Calanoides* Brady, 1883; *Calanus* Leach, 1816; *Mesocalanus* Bradford et Jillett, 1974; *Neocalanus* Sars, 1925

Подсемейство Undinulinae Andronov 2014

Роды: *Canthocalanus* A.Scott, 1909; *Cosmocalanus* Bradford et Jillett, 1974; *Nannocalanus* Sars, 1925; *Undinula* A.Scott, 1909

Семейство Paracalanidae Giesbrecht 1893

Подсемейство Paracalaninae Giesbrecht 1893

Роды: *Acrocalanus* Giesbrecht, 1888; *Bestiolina* Andronov, 1991; *Paracalanus* Voeck, 1864

Подсемейство Parvocalaninae Andronov 2014

Роды: *Parvocalanus* Andronov, 1970; *Delibus* Andronov, 2007

Надсемейство Bathypontioidea Brodsky 1950

Семейство Calocalanidae Bernard 1956

Род: *Calocalanus* Giesbrecht, 1888

Семейство Bathypontiidae Brodsky 1950

Подсемейство Bathypontiinae Brodsky 1950

Роды: *Temorites* Sars, 1900; «*Temorites*» *discoveryae* Grice et Hulsemann, 1967

Подсемейство Fosshageniinae Suárez-Morales et Iliffe 1996

Роды: *Fosshagenia* Suárez-Morales et Iliffe, 1996; *Temoropia* T.Scott, 1894;

Zenkevitchiella Brodsky, 1955

Incerta sedis: *Alloiopodus* Bradford, 1969

Надсемейство Eucalanoidea Giesbrecht 1893

Семейство Eucalanidae Giesbrecht 1893

Подсемейство Eucalaninae Giesbrecht 1893

Роды: *Eucalanus* Dana, 1852; *Pareucalanus* Geletin, 1976

Подсемейство Subeucalaninae Geletin 1976

Род: *Subeucalanus* Geletin, 1976

Семейство Rhincalanidae Geletin 1976

Род: *Rhincalanus* Dana, 1852

Семейство Mecynoceridae Andronov 1973

Род: *Mecynocera* Thompson, 1888

Надсемейство Clausocalanoidea Giesbrecht 1893

Семейство Spinocalanidae Vervoort 1951

Подсемейство Spinocalaninae Vervoort 1951

Роды: *Damkaeria* Fosshagen, 1983; *Isaacscalanus* Fleminger, 1983; *Kunihulsea* Schulz, 1992; *Methanocalanus* Ivanenko, Defaye et Cuoc, 2007; *Mimocalanus* Farran, 1908; *Monacilla* Sars, 1905; *Mospicalanus* Schulz, 1996; *Rhinomaxillaris* Grice et Hulsemann, 1967; *Spinocalanus* Giesbrecht, 1893; *Teneriforma* Grice et Hulsemann, 1967; «*Bradyetes*» *florens* Grice et

Hulsemann, 1967

Подсемейство Arctoconstantininae Markhaseva et Kosobokova 2001

Роды: *Arctokonstantinus* Markhaseva et Kosobokova, 2001; *Caudacalanus* Markhaseva et Schulz, 2008; *Foxtonia* Hulsemann et Grice, 1963; *Foxtosognus* Markhaseva, 2008; *Sognocalanus* Fosshagen, 1967

Подсемейство Ryocalaninae Andronov 1974

Роды: *Ryocalanus* Tanaka, 1956; *Yrocalanus* Renz, Markhaseva et Schulz, 2013

Семейство Clausocalanidae Giesbrecht 1893

Подсемейство Clausocalaninae Giesbrecht 1893

Роды: *Clausocalanus* Giesbrecht, 1888; *Ctenocalanus* Giesbrecht, 1888; *Drepanopus* Brady, 1883; *Farrania* Sars, 1920; *Mesaiokeras* Matthews, 1961; *Microcalanus* Sars, 1901; *Miostephos* Bowman, 1976; *Parastephos* T.Scott, 1892, *Pseudocalanus* Boeck, 1872; *Stephos* Sars, 1902; *Speleohvarella* Kršinić, 2005

Подсемейство Aetideinae Giesbrecht 1893

Роды: *Aetideopsis* Sars, 1903; *Aetideus* Brady, 1883; *Azygokeras* Koeller et Littlepage, 1976; *Batheuchaeta* Brodsky, 1950; *Bradyetes* Farran, 1905; *Bradyidius* Giesbrecht, 1897; *Chiridiella* Sars, 1907; *Chiridius* Giesbrecht, 1893; *Chirundina* Giesbrecht, 1895; *Chirundinella* Tanaka, 1957; *Comantenna* Wilson, 1924; *Crassantenna* Cole, Green, Croft et Rawlins, 1972; *Euchirella* Giesbrecht, 1888; *Gaetanus* Giesbrecht, 1888; *Gaidiopsis* A.Scott, 1909; *Jaschnovia* Markhaseva, 1980; *Lutamator* Bradford, 1969; *Mesocomantenna* Alvares, 1986; *Paivella* Vervoort, 1965; *Parabradyidius* Schulz et Markhaseva, 2000; *Paracomantenna* Campaner, 1978; *Prolutamator* Markhaseva et Schulz, 2008; *Pseudeuchaeta* Sars 1905; *Pseudochirella* Sars 1920; *Pseudotharybis* T. Scott, 1909; *Pterochirella* Schulz, 1990; *Senecella* Juday, 1923; *Spicipes* Grice et Hulsemann, 1965; *Sursamucro* Bradford, 1969; *Undeucheta* Giesbrecht, 1888; *Valdiviella* Steuer, 1904; *Frigocalanus* Schulz, 1996; *Paracyclopia* Fosshagen, 1985; *Pseudocyclopia* Giesbrecht, 1893; *Stygocyclopia* Jaume et Boxshall, 1995; *Thompsonopia* Jaume, Fosshagen et Iliffe, 1999

Подсемейство Euchaetinae Giesbrecht 1893

Роды: *Euchaeta* Phillippi, 1843; *Paraeuchaeta* A.Scott, 1909

Семейство Scolecitrichidae Giesbrecht 1893

Роды: «*Amalophora*» T.Scott, 1894; *Amallothrix* Sars, 1925; *Anawekia* Othman et Greenwood, 1994; *Archescolecithrix* Vyshkvartzeva, 1989; *Brachycalanus* Farran, 1905; *Bradfordiella* Andronov, 2007; *Cenognatha* Bradford-Grieve, 2001; *Cephalophanes* Sars, 1907; *Cornucalanus* Wolfenden, 1905; *Diaixis* Sars, 1902; *Falsilandrumius* Vyshkvartzeva, 2001; *Grievella* Ferrari et Markhaseva, 2000; *Heteramalla* Sars, 1907; *Landrumius* Park, 1983; *Lophothrix* Giesbrecht, 1895; *Macandrewella* A.Scott, 1909; *Mixtocalanus* Brodsky, 1950; *Neoscolecithrix* Canu, 1896; *Onchocalanus* Sars, 1905; *Parascaphocalanus* Brodsky, 1955; *Parkius* Ferrari et Markhaseva, 1996; *Parundinella* Fleminger, 1957; *Phaenna* Claus, 1863; *Pseudoamallothrix* Vyshkvartzeva, 2000; *Pseudophaenna* Sars, 1902; *Puchinia* Vyshkvartzeva, 1989; *Racovitzanus* Giesbrecht, 1902; *Rostrocalanus* Markhaseva, Schulz et Martinez Arbizu, 2008; *Rythabis* Schulz, 1995; *Scaphocalanus* Sars, 1900; *Scolecithricella* Sars, 1902; *Scolecitrichopsis* Vyshkvartzeva, 2000; *Scolecithrix* Brady, 1883; *Scolecocalanus* Farran, 1936; *Scopalatum* Roe, 1975; *Scottocalanus* Sars, 1905; *Talacalanus* Wolfenden, 1911; *Tharybis* Sars, 1902; *Thoxancalanus* Markhaseva, Laakmann, Renz, 2013; *Undinella* Sars, 1900; *Undinothrix* Tanaka, 1961; *Xantharus* Andronov, 1981; *Xanthocalanus* Giesbrecht, 1893

Подотряд DIAPTOMOIDEI Andronov 2014

Надсемейство Arietelloidea Sars 1902

Семейство Arietellidae Sars 1902

Подсемейство Heterorhabdinae Sars 1902

Триба Heterorhabdini Sars 1902

Роды: *Alrhabdus* Grice, 1973; *Disseta* Giesbrecht, 1893; *Hemirhabdus* Giesbrecht, 1898; *Heterorhabdus* Giesbrecht, 1893; *Heterostylites* Sars, 1920; *Mesorhabdus* Sars, 1905; *Microdisseta* Heptner, 1972; *Neorhabdus* Heptner,

1972; *Paraheterorhabdus* Brodsky, 1950

Триба Augaptilini Sars 1905

Роды: *Augaptilina* Sars, 1920; *Augaptilus* Giesbrecht, 1893; *Centraugaptilus* Sars, 1920; *Euaugaptilus* Sars, 1920; *Haloptilus* Giesbrecht, 1898; *Heteroptilus* Sars, 1920; *Pontoptilus* Sars, 1905; *Pseudaugaptilus* Sars, 1907; *Pseudhaloptilus* Wolfenden, 1911

Триба Lucicutiini Sars 1902

Род: *Lucicutia* Giesbrecht, 1898

Триба Frankferrariini Andronov 2014

Род: *Frankferrarius* Markhaseva, 2013

Подсемейство Arietellinae Sars 1902

Роды: *Arietellus* Giesbrecht, 1893; *Campaneria* Ohtsuka, Boxshall et Roe, 1994; *Crassarietellus* Ohtsuka, Boxshall et Roe, 1994; *Griceus* Ferrari et Markhaseva, 2000; *Metacalanalis* Ohtsuka, Nishida, Machida, 2005; *Metacalanus* Cleve, 1901; *Paramisophria* T. Scott, 1897; *Paraugaptiloides* Ohtsuka, Boxshall et Roe, 1994; *Paraugaptilus* Wolfenden, 1904; *Pilarella* Alvarez, 1985; *Protoparamisophria* Ohtsuka, Nishida et Machida, 2005; *Rhapidophorus* Edwards, 1891; *Sarsarietellus* Campaner, 1994; *Scutogerulus* Bradford, 1969

Подсемейство Hyperbionychinae Ohtsuka, Roe et Boxshall 1993

Роды: *Hyperbionyx* Ohtsuka, Roe et Boxshall, 1993; *Lamiantennula* Markhaseva et Schulz, 2006; *Nullosetigera* Soh, Ohtsuka, Imabayashi et Suh, 1999

Семейство Discoidae Gordeeva 1975

Роды: *Disco* Grice et Hulsemann, 1965; *Paradisco* Gordeeva, 1975; *Pertsovius* Andronov et Kosobokova, 2011; *Prodisco* Gordeeva, 1975

Семейство Metridinidae Sars 1902

Роды: *Gaussia* Wolfenden, 1905, *Metridia* Boeck, 1864; *Pleuromamma* Giesbrecht, 1898

Надсемейство Pseudocyclopoidea Giesbrecht 1893

Семейство Pseudocyclopidae Giesbrecht 1893

Подсемейство Pseudocyclopinae Giesbrecht 1893

Роды: *Badijella* Kršinić, 2005; *Boholina* Fosshagen, 1989; *Brattstromia* Fosshagen, 1991; *Exumella* Fosshagen, 1970; *Exumellina* Fosshagen, 1998; *Hondurella* Suárez-Morales et Iliffe, 2007; *Normancavia* Fosshagen et Iliffe, 2003; *Placocalanus* Fosshagen, 1970; *Pseudocyclops* Brady, 1972; *Ridgewayia* Thompson et Scott, 1903; *Robpalmeria* Fosshagen et Iliffe, 2003; *Stargatia* Fosshagen et Iliffe, 2003; *Stygoridgewayia* Tang, Barron et Coater, 2008

Подсемейство Epacteriscinae Fosshagen 1973

Роды: *Azygonectes* Fosshagen et Iliffe, 2004; *Balinella* Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001; *Bofuriella* Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001; *Bomburiella* Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001; *Bunderia* Jaume et Humphreys, 2001; *Caiconectes* Fosshagen et Iliffe, 2007; *Cryptonectes* Fosshagen et Iliffe, 2004; *Edaxiella* Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001; *Enantiosis* Barr, 1984; *Enantronia* Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001; *Enantronoides* Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001; *Epacteriscus* Fosshagen, 1983; *Erebonectes* Fosshagen, 1985; *Erebonectoides* Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001; *Gloinella* Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001; *Iboyella* Boxshall et Jaume, 2003; *Miheptneria* Andronov, 2007; *Minnonectes* Fosshagen et Iliffe, 2004; *Oinella* Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001

Надсемейство Diaptomoidea Baird 1850

Семейство Diaptomidae Baird 1850

Подсемейство Centropaginae Giesbrecht 1893

Роды: *Boeckella* De Guerne et Richard, 1889; *Calamoecia* Brady, 1906; *Centropages* Kröyer, 1848; *Dussartopages* Huys, 2009; *Gippslandia* Bayly et Arnott, 1969; *Gladioferens* Henry, 1919; [*Guernella* Schmeil, 1897]; *Hemiboeckella* Sars, 1912; *Isias* Boeck, 1864; *Limnocalanus* Sars, 1863; [*Metaboeckella* Ekman, 1905]; *Neoboeckella* Bayly, 1992; *Osphranticum* Forbes, 1882; *Parabroteas* Mrazek, 1901; ?*Pseudoboeckella* Mrázek, 1901; *Sinocalanus* Burckhardt, 1913

Подсемейство Diaptominae Baird 1850

Роды: *Diaptomus* Westwood, 1836, и другие, всего более 60 родов, виды которых обитают только в континентальных водах [см.: Боруцкий и др. (1991);

WoRMS (2009). Diaptomidae.]

Семейство Pseudodiaptomidae Sars 1902

Роды: *Archidiaptomus* Madhupratap et Haridas, 1978; *Calanipeda* Kritschagin, 1873; *Mazellina* Rose, 1957; *Pseudodiaptomus* Herrick, 1884; *Schmackeria* Poppe et Richard, 1890

Семейство Temoridae Giesbrecht 1893

Подсемейство Temorinae Giesbrecht 1893

Род: *Temora* Baird, 1850

Подсемейство Eurytemorinae Andronov 2014

Род: *Eurytemora* Giesbrecht, 1881

Подсемейство Heterocopinae Andronov 2014

Роды: *Epischura* Forbes, 1882; *Heterocope* Sars, 1863

Семейство Pontellidae Dana 1853

Подсемейство Parapontellinae Giesbrecht 1894

Роды: *Neopontella* A.Scott, 1909; *Parapontella* Brady, 1978

Подсемейство Pontellinae Dana 1853

Роды: *Anomalocera* Templeton, 1837; *Calanopia* Dana, 1853; *Candacia* Dana, 1846; *Epilabdocera* Wilson, 1932; *Ivellopsis* Claus, 1893; *Labidocera* Lubbock, 1863; *Paracandacia* Grice, 1963; *Pontella* Dana, 1846; *Pontellina* Dana, 1853; *Pontellopsis* Brady, 1883

Подсемейство Acartiinae Sars 1900

Роды: *Acartia* Dana, 1846; *Acartiella* Sewell, 1914; *Paracartia* T.Scott, 1894; *Paralabdocera* Wolfenden, 1908; *Pteriacartia* Belmonte, 1998; *Sulcanus* Nicholls, 1945; *Tortanus* Giesbrecht 1898.

4.3. Определительная таблица надсемейств отряда Calanoida

1. Внешняя щетинка на дистальном членике эндоподита P1 отсутствует
(Bathypontioidea, Eucalanoidea, Clausocalanoidea) 2
- Внешняя щетинка на дистальном членике эндоподита P1 присутствует

- (Calanoidea, Arietelloidea, Diaptomoidea, Pseudocyclopoidea) 4
2. Эндоподиты P2 – 3-члениковые (Bathypontioidea, Eucalanoidea) 3
- Эндоподиты P2 – 1–2-члениковые **Clausocalanoidea**
3. Дистальные членики экзоподита антенны, IX и X, слиты, внутренняя щетинка на B1 присутствует, дистальный членик экзоподита P1 с 2 наружными шипами **Bathypontioidea**
- Дистальные членики экзоподита антенны, IX и X, разделены, внутренняя щетинка на B1 отсутствует, дистальный членик экзоподита P1 с 1 наружным шипом **Eucalanoidea**
4. Внешняя щетинка на коксоподите максиллы присутствует **Calanoidea**
- Внешняя щетинка на коксоподите максиллы отсутствует (Diaptomoidea, Pseudocyclopoidea, Arietelloidea) 5
5. I и II членики антеннулы самки обычно разделены, III и IV слиты; внешняя щетинка на предпоследнем (пятом) членике эндоподита максиллипеды имеется (Diaptomoidea, Pseudocyclopoidea) 6
- III и IV членики антеннулы у самок пелагических видов разделены, I и II слиты; внешняя щетинка на предпоследнем (пятом) членике эндоподита максиллипеды отсутствует **Arietelloidea**
6. P5 самки всегда плавательного типа строения, внутренняя щетинка 2-го членика экзоподита P5 и несущий его членик всегда разделены, дистальный членик экзоподита P5 обычно с 3 наружными шипами. Дистальный членик экзоподита P2 самки и самца всегда лишь с 2 внешними шипами, но этот членик на P4, как правило, с 3 шипами. Исключений немного (роды *Erebonectes*, *Erebonectoides*, *Exumellina*, *Stargatia*), и у их видов P4 может быть лишь с 2 внешними шипами **Pseudocyclopoidea**
- P5 самки может быть плавательного типа строения, а также редуцированной в разной степени. Если экзоподит P5 3-члениковый, то внутренняя щетинка его 2-го членика в виде крепкого шипа, всегда полностью слита с ним. Если P5 сильно редуцирована, то эндоподиты P2–P4 2-члениковые или между коксоподитами P5 отсутствует интеркоксальная пластинка ... **Diaptomoidea**

ВЫВОДЫ

1. Уточнение особенности строения 5-сегментной уросомы самки *Platycopia robusta*, добавило аргументов в пользу удаления семейства Platycopiidae из состава Calanoida (Андронов, 1985).

2. В процессе адаптивной эволюции геникулирующая антеннула у самцов Calanoida может возникать независимо в разных семействах.

3. Детализация понятия «геникулирующая антеннула» приводит к выводу о том, что, основываясь **только** на наличии или отсутствии этого признака нельзя вслед за Гисбрехтом (W. Giesbrecht, 1893 b) разделить семейства Calanoida на две группы, Amphaskandria и Heterarthrandria.

4. Тем не менее наличие геникулирующего устройства антеннулы с местом ее перегиба между XX и XXI члениками и привлечение других признаков (наличие или отсутствие внешней щетинки на коксоподите максиллы и миелиновой оболочки на отростках нервных клеток) все же ставят перед необходимостью реабилитировать предложенное Гисбрехтом деление Calanoida на эти 2 группы семейств.

5. Установлены 2 новых подотряда, Calanoidei и Diaptomoidei, и 4 новых подсемейства: Undinulinae, Parvocalaninae, Eurytemorinae и Heterocorinae.

6. В результате таксономических преобразований количество надсемейств уменьшено с 11 до 7, семейств – с 44 до 18.

7. Монотипический род *Mecynocera* с единственным видом *M. clausi* не может быть включен в состав семейства Paracalanidae; этот род представляет самостоятельное семейство Mecynoceridae в составе надсемейства Eucalanoidea.

8. Надсемейство Bathypontioidea должно входить в состав подотряда Calanoidei, поскольку для его видов характерен базовый комплекс признаков этого таксона.

9. Ранг установленных ранее семейства Ryocalanidae и надсемейства Ryocalanoidea следует понизить до ранга подсемейства Ryocalaninae в составе семейства Spinocalanidae.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамсон Н.И., 2009. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 1. С. 185–198.
2. Абрамсон Н.И., 2013. Молекулярная и традиционная филогенетика. На пути к взаимопониманию // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 2. С. 219–229.
3. Абрамсон Н.И., Ананьева Н.Б., Подлипаев С.А., Пугачев О.Н., 2004. Коллекции ДНК – новый путь изучения и сохранения биологического разнообразия // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М., СПб., С. 273–282.
4. Андронов В.Н., 1970. Некоторые вопросы систематики семейства *Paracalanidae* (Copepoda) // Зоол. журн. Т. 49. Вып. 7. С. 980–985.
5. Андронов В.Н., 1971. Состав и распределение зоопланктона у берегов Юго–Западной Африки // Труды АтлантНИРО, Калининград. Т. 41. С. 12–32.
6. Андронов В.Н., 1972 а. Новые виды рода *Parvocalanus* (Copepoda, Paracalanidae) // Зоол. журн. Т. 51. № 1. С. 139–141.
7. Андронов В.Н., 1972 б. Веслоногие рачки *Bestiola* gen. n. (Copepoda, Paracalanidae) // Зоол. журн. Т. 51. Вып. 2. С. 290–292.
8. Андронов В.Н., 1972 в. Систематическое положение *Paracalanus nudus* Sewell, 1929 (Copepoda, Paracalanidae). Зоол. журн. Т. 51. Вып. 4. С. 597–599.
9. Андронов В.Н., 1973 а. Новые виды семейства *Mesaiokeratidae* (Copepoda) из атлантических прибрежных вод США и юго–западной Африки // Зоол. журн. Т. 52. Вып. 8. 1242–1245.
10. Андронов В.Н., 1973 б. Новые виды веслоногих рачков рода *Calocalanus* (Copepoda, Paracalanidae) из Атлантического и Индийского океанов // Зоол. журн. Т. 52. Вып. 9. С. 1405–1410.

11. Андронов В.Н., 1973 в. Систематическое положение *Mesocyclops clausi* Thompson (Copepoda Calanoida) // Зоол. журн. Т. 52 . Вып. 9. С. 1719–1721.
12. Андронов В.Н., 1974 а. Новые виды *Diaixidae* и *Stephidae* (Copepoda) из северных районов Индийского океана // Зоол. журн. Т. 53. . Вып. 3. С. 460–464.
13. Андронов В.Н., 1974 б. Филогенетические отношения крупных таксонов подотряда Calanoida (Crustacea, Copepoda) // Зоологический журн. Т. 53. Вып. 7. С. 1002–1012.
14. Андронов В.Н., 1975. Особенности состава и распределения планктона (преимущественно Calanoida) у побережья Намибии: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18. М., 1975. 171 с.
15. Андронов В.Н., 1976 а. Некоторые данные о развитии *Calanus carinatus* (Kröyer, 1848) (Copepoda, Calanoida) в Юго–Восточной Атлантике // Труды АтлантНИРО, Калининград. Т. 60. С. 117–123.
16. Андронов В.Н., 1976 б. Суточные вертикальные миграции *Calanus carinatus* в Юго-Восточной Атлантике // Труды АтлантНИРО, Калининград. Т. 69. С. 85–88.
17. Андронов В.Н., 1976 в. Новые виды рода *Tharybis* (Copepoda, Tharybidae) из Юго-Восточной Атлантики // Зоол. журн. Т. 55. № 12. С. 1903-1905.
18. Андронов В.Н., 1977. *Paracalanus tropicus* sp. n. (Copepoda, Paracalanidae) из Юго–Восточной Атлантики // Зоол. журн. Т. 56. № 1. С. 154–156.
19. Андронов В.Н., 1979а. *Diaixidae* (Copepoda, Calanoida) западного побережья Африки // Бюллетень Моск. о–ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 84. Вып. 4. С. 90–102.
20. Андронов В.Н., 1979б. Изменение фильтрующей способности массовых видов копепод Северного моря в онтогенезе // Труды АтлантНИРО, Калининград. Т. 78. С. 92–100.
21. Андронов В.Н., 1981. *Xantharus formosus* gen.n. et sp.n. (Copepoda, Calanoida) из северо–западной Атлантики // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 11. С.

- 1719–1721.
22. Андронов В.Н., 1985. Придонные Copepoda района Кап-Блан (Исламская Республика Мавритания). 1. Семейство Platycopiidae // Зоол. журн. Т. 64. Вып. 11. С. 1735–1739.
 23. Андронов В.Н., 1986 а. Придонные Copepoda района Кап-Блан (Исламская Республика Мавритания). 2. Семейство Pseudocyclopiidae // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 2. С. 295–298.
 24. Андронов В.Н., 1986 б. Придонные Copepoda района Кап-Блан (Исламская Республика Мавритания). 3. Семейство Pseudocyclopiidae // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 3. С. 456–462.
 25. Андронов В.Н., 1991. Об изменении названий некоторых таксонов Calanoida (Crustacea) // Зоол. журн. Т. 70. Вып. 6. С. 133–134.
 26. Андронов В.Н., 1992. *Ryocalanus admirabilis* sp.n. (Copepoda, Calanoida, Ryocalanidae) из Центрально-Восточной Атлантики // Зоол. журн. Т. 71. Вып. 7. С. 140–144.
 27. Андронов В.Н. 1995. Самцы *Mesaiokeras marocanus* sp.n. и *Mesaiokeras mikhailini* sp.n. (Crustacea, Copepoda, Calanoida, Mesaiokeratidae) из Восточной Атлантики // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 7. С. 128–132.
 28. Андронов В.Н., 2000. Особенности размерного состава и ожирения самок и копеподитов IV и V стадий *Calanus (Carinocalanus) carinatus* (Kröyer, 1848) (Copepoda, Calanoida) у берегов Намибии // Сб.: Гидробиологические исследования в бассейне Атлантического океана. Т. 2. Морская гидробиология. Сб. н. трудов (к 50-летию Гидробиологического общества). Калининград. С. 35–48.
 29. Андронов В.Н., 2003 [2002]. Веслоногие рачки родов *Diaixis* Sars, 1902, *Parundinella* Fleminger, 1957, *Undinella* Sars, 1900 и *Tharybis* Sars, 1902 (Copepoda: Calanoida) // *Arthropoda Selecta*. Т. 11. № 1. С. 1–80.
 30. Андронов В.Н., 2007 а. Новые род и вид веслоногих раков (Calanoida, Scolecitrichidae) из Центрально-Восточной Атлантики // Зоол. журн. Т. 86. Вып. 5. С. 628–633.

31. Андронов В.Н., 2007 б. Новые род и вид веслоногих раков (Crustacea, Calanoida) из Центрально-Восточной Атлантики и проблемы макротаксономии надсемейств Pseudocyclopoidea и Eperiscoidea // Зоол. журн. Т. 86. Вып. 6. С. 671–683.
32. Андронов В.Н., 2013 а. *Phaenna gibbosa* sp.n. (Copepoda, Calanoida, Phaennidae) из Северо-Восточной Атлантики // Зоол. журн. Т. 92. № 3. С. 366–370.
33. Андронов В.Н., 2013 б. *Teneriforma pakae* sp.n. (Calanoida, Spinocalanidae) из Восточной Атлантики. Зоол. журн. // Т. 92. № 6. С. 641–645.
34. Андронов В.Н., 2014. Ревизия системы и филогения веслоногих ракообразных отряда Calanoida (Copepoda, Crustacea). Калининград: Смартбукс. 206 с.
35. Андронов В.Н., Кадашова Е.А., Казусь Н.А., 2001. О возможности идентификации родов *Cosmocalanus*, *Nannocalanus* и *Undinula* (Crustacea, Copepoda, Calanidae) на стадии старших копепоидитов // VIII съезд Гидробиологического общества РАН. Тезисы докладов. Т. 3. Калининград. С. 9.
36. Андронов В.Н., Казусь Н.А., Фадеева Е.А., 2005. О возможности идентификации вида и пола родов *Cosmocalanus*, *Nannocalanus* и *Undinula* (Crustacea, Copepoda, Calanoida, Calanidae) на стадии старших копепоидитов // Сб.: Гидробиологические исследования в бассейне Балтийского моря, Атлантическом и Тихом океанах на рубеже тысячелетий. Часть II. Морская гидробиология. 2005. Сб. н. статей. Изд-во АтлантНИРО. Калининград. С. 173–178.
37. Арашкевич Е.Г., 1969. Характер питания копепоид северо-западной части Тихого океана // Океанология. Т. 9. № 5. С. 857–873.
38. Беклемишев К.В., 1954. Обнаружение кремневых образований в кожных покровах низших ракообразных // Доклады АН СССР. Т. ХСVII. № 3. С. 543–545.
39. Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М. С. Гиляров. –

- М.: Сов. энциклопедия, 1986. – 831 с.
40. Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С., 1991. Определитель Calanoidea пресных вод СССР. Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР. Вып. 157. “ Наука ”. СПб. 504 с.
 41. Бродский К.А., 1950. Веслоногие рачки Calanoidea дальневосточных морей СССР и полярного бассейна. М.; Л. 441 с. – (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 35. 442 с.). Изд-во «Наука». Ленинградское отделение.
 42. Бродский К.А., 1955. К фауне веслоногих рачков (Calanoidea) Курило-Камчатской впадины // Труды Института океанологии. Т. 12. С. 184–209.
 43. Бродский К.А., 1957. Фауна веслоногих рачков (Calanoidea) и зоогеографическое районирование северной части Тихого океана и сопредельных вод. М.; Л., 222 с.
 44. Бродский К.А., 1962. К фауне и распределению веслоногих рачков Calanoidea поверхностных вод северо-западной части Тихого океана // Исследование фауны дальневосточных морей СССР. Л. Вып. 8. С. 91–166.
 45. Бродский К.А., 1964. Распределение и некоторые морфологические особенности антарктических видов рода *Calanus* (Copepoda). // Исследования фауны морей. Т. II (X). Результаты биологических исследований Советской Антарктической экспедиции (1955–1958 гг.). Зоологический институт АН СССР. Л.: Изд-во «Наука». С.189–251.
 46. Бродский К. А., 1972. Филогения семейства Calanidae (Copepoda) на основе сравнительно-морфологического анализа признаков // Исследования фауны морей. Т. XII (XX). Географическая и сезонная изменчивость морского планктона. Зоологический институт АН СССР. Л.: Изд-во «Наука». С. 5–110.
 47. Бродский К.А., Вышкварцева Н.В., Кос М.С., Мархасева Е.Л., 1983. Веслоногие ракообразные (Copepoda: Calanoidea) морей СССР и сопредельных вод. Т. 1. 358 с. – (Определители по фауне СССР,

- издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 135. Т. 1. 358 с.). Изд-во «Наука». Ленинградское отделение.
48. Васильева Л.Н., 2009. Иерархия и комбинаторика признаков в эволюционной систематике // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 1. С. 235–249.
 49. Воронцов Н. Н., 1999. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Изд-во «Прогресс-Традиция». 640 с.
 50. Вышкварцева Н.В., 1976. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus* s.l. (Copepoda, Calanoidea). I. Сравнительная морфология ротовых конечностей калянусов и их онтогенез // Исследования фауны морей. Т. XVII (XXVI). Функциональная морфология, рост и развитие беспозвоночных животных морского планктона. Зоологический институт АН СССР, Л.: Изд-во «Наука». С. 11–69.
 51. Вышкварцева Н.В., 1977 а. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus* s.l. (Copepoda, Calanoidea). II. Функционирование ротового комплекса и питание калянусов // Исследования фауны морей. XIX (XXVII). Экология морского планктона. Зоологический институт АН СССР, Л.: Изд-во «Наука». С. 5–28.
 52. Вышкварцева Н.В., 1977 б. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus* s.l. (Copepoda, Calanoidea). III. Морфофункциональные группы видов *Calanus*. IV. Адаптивные черты строения ротового аппарата калянусов // Исследования фауны морей. Т. XX (XXVIII). Морской планктон (систематика и фаунистика). Зоологический институт АН СССР. Л.: Изд-во «Наука». С. 96–143.
 53. Вышкварцева Н.В., 1989 а. *Puchinia obtusa* gen. n. et sp. n. (Copepoda, Calanoidea) из ультраабиссали Курило–Камчатского желоба и положение рода в семействе Scolecithricidae // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 4. С. 29–47.
 54. Вышкварцева Н.В., 1989 б. К систематике семейства Scolecithricidae (Copepoda, Calanoidea): описание нового рода *Archescolecithrix* и

- переописание рода *Mixtocalanus* Brodsky, 1950 // Исследования фауны морей. Т. XLI (XLIX). Морской планктон. Систематика, экология, распределение. Зоологический институт АН СССР. Л.: Изд-во «Наука». С. 5–23.
55. Гарбер Б.И., 1941. Постэмбриональное развитие *Epischura baikalensis* Sars // Известия АН СССР. Отделение биологических наук. № 1. С. 105–115.
56. Гейнрих А.К., 1995. Новый вид рода *Paraugaptilus* (Copepoda, Arietellidae) из юго-западной части Индийского океана // Зоол. журн. Т. 74. № 4. С. 149–153.
57. Гелетин Ю.В., 1976. Формирование абдомена в онтогенезе у копепод родов *Eucalanus* и *Rhincalanus* (Copepoda, Eucalanidae) и новая система этих копепод. // Исследования фауны морей, т. XVIII (XXVI). Функциональная морфология, рост и развитие беспозвоночных животных морского планктона Зоологический институт АН СССР. Л.: Изд-во «Наука». С. 75–93.
58. Гептнер В.Г., 1965. Структура систематических групп и биологический прогресс // Зоол. журн. Т. 44. Вып. 9. С. 1291–1308.
59. Гептнер М.В., 1965. Ревизия систематического положения некоторых видов *Lucicutia* и *Isochaeta* (Copepoda, Calanoida) // Зоол. журн. Т. 44. Вып. 8. С. 1167–1175.
60. Гептнер М.В., 1969. Систематический статус *Lucicutia polaris* Brodsky, 1950 (Copepoda, Lucicutiidae) и описание *L. pseudopolaris* sp.n. из Полярного бассейна // Зоол. журн. Т. 48, Вып. 2. С. 197–206.
61. Гептнер М.В., 1971. К фауне веслоногих (Copepoda, Calanoida) Курило-Камчатского желоба. Семейства Euchaetidae, Lucicutiidae, Heterorhabdidae // Труды Института океанологии. Т. 92. С. 73–161.
62. Гептнер М.В., 1972. Обзор родовой структуры семейства Heterorhabdidae (Copepoda, Calanoida) // Бюллетень Моск. о-ва испыт. природы. Отдел биологический. Т. 57. № 6. С. 54–64.
63. Гептнер М.В., 1973. Анализ таксономии и закономерностей

- вертикального распределения веслоногих ракообразных (Copepoda, Calanoida) на примере семейств Euchaetidae, Lucicutiidae и Heterorhabdidae в северо-западной части Тихого океана. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИО АН СССР. С. 1–17.
64. Гордеева К.Т., 1974 а. Новые виды планктонных Calanoida из тропической Атлантики и Средиземного моря // Зоол. журн. Т. 53. № 6. С. 841–847.
65. Гордеева К.Т., 1974 б. Новые виды рода Disco из тропической части Атлантического океана и южных морей. // Зоол. журн. Т. 53. № 8. С. 1148–1154.
66. Гордеева К.Т., 1975. Новое семейство, новые роды и виды Copepoda (Calanoida) из Атлантического океана и южных морей // Зоол. журн. Т. 54. С. 188–199.
67. Гордеева К.Т., 1976. Новые виды тропических Copepoda из Атлантического океана и южных морей // Зоол. журн. Т. 55. № 9. С. 1398–1401.
68. Губанова А.Д., Поликарпов И.Г., Сабурова М.А., Прусова И.Ю., 2002. Многолетняя динамика мезозоопланктона в Севастопольской бухте (1976–1996) на примере Copepoda // Океанология. Т. 42. № 4. С. 537–545.
69. Догель В.А., 1954. Олигомеризация гомологичных органов. Л.: Изд-во ЛГУ. 368 с.
70. Ершова Е.А., Кособокова К.Н., 2012. Особенности морфологии генитальной системы и биологии размножения арктической каляноидной копеподы *Metridia longa* // Зоол. журн. Т. 91. № 2. С. 138–147.
71. Зверева Ж. А., 1975. *Valdiviella brodskyi* sp.n. (Copepoda, Calanoida) из Тихого океана и сравнение генитальных полей видов этого рода // Зоол. журн. Т. 54. Вып. 12. С. 1890–1893.
72. Кабата З., 1983. Эволюция и систематика паразитических копепод // Эволюционная морфология беспозвоночных. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 109 Л.: Наука, С. 123–139.

73. Кержнер И.М., Коротяев Б.А., 2004. Прошлое, настоящее и будущее таксономии / Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М., СПб. С. 10–19.
74. Клюге Н.Ю., 2010. Раздел I.3. Принципы номенклатуры зоологических таксонов. [Электронный ресурс] (сайт, режим доступа: <http://www.insecta.bio.spbu.ru/kluge.htm> / из книги: Современная систематика насекомых. (сайт, режим доступа: < http://www.insecta.bio.spbu.ru/z/sys_ins.htm> (дата обращения: 10.08.2013).
75. Кос М.С., 1993. Новый вид рода *Eurytemora* из губы Чупа (Белое море) / В сб. Морской планктон. Систематика, экология, распределение. Т. 2. № 2. С. 30–37.
76. Крылов М.В., Белова Л.М., 2004. Противоречия между традиционной и молекулярной систематикой споровиков / Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М., СПб. С. 46–49.
77. Майр Э., 1971. Принципы зоологической систематики. М. 454 с.
78. Мархасева Е.Л., 1980. Каланиды рода *Jaschnovia* nom. n. (*Derjuginia* *Jaschnov* nom. praeocc.) (Calanoida, Aetideidae) // Исследования фауны морей. Т. XXV. № XXXIII. Л.: Изд-во «Наука». С. 63–75.
79. Мархасева Е.Л., 2008. *Foxtosognus rarus* gen. n., sp. n. – новый род и вид веслоногих ракообразных (Copepoda: Calanoida) из абиссопелагиали Курило-Камчатского желоба // Биология моря. Т. 34. № 1. С. 13–19.
80. МКЗН – Международный Кодекс Зоологической Номенклатуры., 2000. Издание четвертое. Принят Международным союзом биологических наук: Пер. с англ. и фр. СПб. 221 с.
81. Павлинов И.Я., 2005. Введение в современную филогенетику. Издательство «КМК». Москва. 391 с.
82. Павлинов И.Я., 2006. Становление современной филогенетики // Газета для учителей «Биология». № 10. С. 24–28. № 11. С. 27–30, 30–35.
83. Поздняков А.А., 2005. Значение правила Виллиса для таксономии // Журнал общей биологии. Т. 66. № 4. С. 326–335.

84. Прыгункова Р.В., 1972. Описание ранее неизвестного самца *Neoscolecithrix farrani* Smirnov (Copepoda) из Белого моря // Новые виды морских и наземных беспозвоночных. Труды Зоологического института АН СССР. Т. 52. С. 251–252.
85. Рылов В.М., 1922. Пресноводная фауна Европейской России. Вып. 1. Свободноживущие веслоногие ракообразные (Eucopopoda). М., 126 с.
86. Рылов В.М., 1930. Пресноводные Calanoida СССР. Определители организмов пресных вод СССР, вып. I, Ин-т рыбн. х-ва и промысл. исслед. Л. 288 с,
87. Селифонова Ж.П., 2012. Экосистемы акваторий черноморских портов Новороссийска и Туапсе. СПб.: Наука. 228 с.
88. Селифонова Ж.П., Шмелева А.А., 2007. Изучение фауны веслоногих раков (Copepoda) в Новороссийской бухте Черного моря и Азовском море // Гидробиол. журн. Т. 43. № 5. С. 27–35.
89. Степанова Л.А., 1982. Родовая дифференциация личинок V копепоидитной стадии сем. Diaptomidae (Copepoda, Calanoida) // Вестн. Зоол. № 1. С. 29–34.
90. Тимонин А.Г., 1990. Состав и распределение зоопланктона в Бенгельском апвеллинге у Намибии // Океанология. Т. 30. № 4. С. 651–655.
91. Тимонин А.Г., 1993. Зоопланктон северной части Бенгельского апвеллинга в период его сезонной активизации // Океанология. Т. 33. № 2. С. 236–241.
92. Тимонин А.Г., 1997. Суточные миграции *Calanoides carinatus* и *Metridia lucens* (Copepoda: Calanoida) в северной части Бенгельского апвеллинга. Океанология, Т. 37, № 6, С. 868–873.
93. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В., 1977. Краткий очерк теории эволюции. Изд-во “Наука”. Москва. 302 с.
94. Шмальгаузен И.И., 1969. Проблемы дарвинизма, изд. 2-е. Изд-во «Наука», Ленинград. 493 с.
95. Шмелева А.А., 1973. Новые виды и неизвестные ранее самцы *Calocalanus*

- Copepoda (Calanoida) из Адриатического моря // Зоол. журн. Т. 52. Вып. 11. С. 1721–1725.
96. Шмелева А.А., 1975 а. Новые виды Copepoda (Calanoida) из Индийского океана // Зоол. журн. Т. 54. Вып. 8. С. 1250–1253.
97. Шмелева А.А., 1975 б. Новые виды *Calocalanus* (Copepoda, Calanoida) из Атлантического океана / В сб.: Экспедиционные исследования в Южной Атлантике и Средиземном море. «Наукова Думка», Киев. С. 101–106.
98. Шмелева А.А., 1978. Новые виды копепод рода *Calocalanus* из Индийского сектора Антарктики и южной Атлантики // Биология моря 2, стр. 82–86.
99. Шмелева А.А., 1979. Состав и распределение рода *Calocalanus* (Copepoda, Calanoida) в Индийском океане // Вестник Зоологии. № 6. С. 39–44.
100. Шувалов В. С., 1980. Веслоногие рачки-циклопоиды семейства Oithonidae Мирового океана – (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 125. 198 с.). Изд-во «Наука». Ленинградское отделение.
101. Яшнов В.А., 1969. Гидробиологические термины и русские названия организмов // Зоологический журнал. Т. 48. Вып. 10. С. 1571–1575.
102. Adamowicz S.J., Menu-Marque S., Hebert P.D.N. & Purvis A., 2007. Molecular systematics and patterns of morphological evolution in the Centropagidae (Copepoda: Calanoida) of Argentina // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 90. P. 279–292.
103. Al-Yamani F., Skryabin V., Gubanov A., Khvorov S., Prusova I., 2011. Marine Zooplankton Practical Guide for the Northwestern Arabian Gulf. Vol. 2. Kuwait Institute for Scientific Research. 197 p.
104. Ali M., Al-Yamani F. & Prusova I., 2007. *Bestiolina arabica* sp. nov. (Copepoda, Calanoida, Paracalanidae) a new species from the Northwestern Arabian Gulf // *Crustaceana*. V. 80. No. 2. P. 195–205.

105. Alvarez M.P.J., 1985 a. A new arietellid copepod (Crustacea): *Pilarella longicornis*, gen. n., sp. n., from the Brazilian continental shelf // Revista Brasileira de Zoologia. Curitiba. V. 3. No. 4. P. 189–195.
106. Alvarez M.P.J., 1985 b. A new species of misophrioid copepod from the near-bottom waters off Brazil // Journal of Natural History. V. 19. No. 5. P. 953–959.
107. Andronov V.N. , 2001. On the taxonomy of the genus *Nannocalanus* Sars, 1925 (Crustacea, Copepoda: Calanidae) // Zoosystematica Rossica. V. 9. № 2. P. 277–283.
108. Andronov V., Grudina V., 2007. Ratio of “right-sides” and “left-sides” individuals of *Metridia lucens* Boeck, 1864 (Crustacea, Calanoida, Metridinidae) from East Atlantic waters / Proceedings of the III International Young Scientists Conference "Biodiversity, Ecology. Adaptation. Evolution". Odesa. C. 238.
109. Andronov, V.N., Kazus N.A., Grudina V.F. & Matviy S.G., 2006. *Nannocalanus minor* (Claus, 1863) (Crustacea: Calanoida: Calanidae) from the Sicilian Channel of the Mediterranean Sea // Arthropoda Selecta. V. 15. No. 1. P. 1–8.
110. Andronov V.N. & Kosobokova K.N., 2011. New species of small, bathypelagic calanoid copepods from the Arctic Ocean: *Brodskius arcticus* n. sp. (Tharybidae) and three new species of *Pertsovius* n. gen. (Discoidae) // Zootaxa. No. 2809. P. 33–46.
111. Andronov V. et Maigret J., 1980. Composition et distribution du zooplancton sur les côtes de Mauritanie. Bulletin du CNROP, V. 7–8. P. 65–86.
112. Barr D.J., 1984. *Enantiosis cavernicola*, a new genus and species of demersal copepod (Calanoida: Epacteriscidae) from San Salvador Island, Bahamas // Proceedings of the Biological Society of Washington. V. 97. No. 1. P.160–166.
113. Barr D.J. & Ohtsuka S., 1989. *Pseudocyclops lepidotus*, a new species of demersal copepod (Calanoida: Pseudocyclopidae) from the northwestern

- Pacific // Proceedings of the Biological Society of Washington. V. 102. No. 2. P. 331–338.
114. Bayly I.A.E., 1963. A revision of the coastal water genus *Gladioferens* (Copepoda: Calanoida) // Aust. J. Mar. Freshw. Res. 14, 194–217.
115. Bayly I.A.E., 1964. A new species of *Isias* (Copepoda: Calanoida) from the Brisbane River estuary, and a comparison of the Australasian centropagid genera // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. V. 15. No. 2. P. 239–248.
116. Bayly I.A.E., 1967. A new species of *Boeckella* (Copepoda: Calanoida) and additional comments on some other species of the genus // Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania. V. 101. P. 97–101.
117. Bayly I.A.E., 1979. Further contributions to a knowledge of the centropagid genera *Boeckella*, *Hemiboeckella* and *Calamoecia* (athalassic calanoid copepods) // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. V. 30. . No. 1. P. 103–127.
118. Bayly I.A.E., 1992. Fusion of the genera *Boeckella* and *Pseudoboeckella* (Copepoda) and revision of their species from South America and sub-Antarctic islands // Revista Chilena de Historia Natural. No. 65. P. 17–63.
- 119.** Bayly I.A.E., 1998. New species of *Calamoecia* and *Boeckella* (freshwater Copepoda: Calanoida) from Western Australia and Queensland // Journal of the Royal Society of Western Australia. V. 81. P. 177–182.
120. Bayly I.A.E. & Arnott G.H., 1969. A new centropagid genus (Copepoda: Calanoida) from Australian estuarine waters // Australian Journal of Marine and Freshwater Research, V. 20. P. 189–198.
121. Bernard M., 1958. Révision des Calocalanus (Copépodes Calanoida) avec description d'un genre nouveau et deux espèces nouvelles // Bulletin de la Société Zoologique de France. V. 83. P. 1–15.
122. Bernard M., 1963. Rectification des noms données à deux genres de Calocalanidae (Copepodes Calanoida) // Crustaceana. V. 5. P. 160.
123. Binet D. & Dessier A., 1968. Zooplancton de la région de Nosy-Bé. III.

- Premières données sur les Copépodes // Cahiers de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (ORSTOM), Série Océanographie. V. 6. No. 3–4. P. 3–26.
124. Björnberg T.K.S., 1968. Four new species of Megacalanidae (Crustacea: Copepoda) // Antarctic Research Series. 1. V. 11. P. 73–90.
125. Björnberg T.K.S., 1972. Developmental stages of some tropical and subtropical planktonic marine copepods // Studies on the Fauna of Curacao and Other Caribbean Islands. No. 136. 185 p.
126. Björnberg T.K.S., 1981. Copepoda. / Ed. Boltovskoy, D. Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental y Métodos de Trabajo com Zooplancton Marino. INIDEP, Mar del Plata. Inst. Nacional Invest. Desarrollo Pesquero. P. 587–679.
127. Björnberg T.K.S., 1986. The rejected nauplius: a commentary / Eds. Schriever, G., Schminke H.K. & C.–t. Shih. Proceedings of the Second International Conference on Copepoda, Ottawa, Canada, 13–17 August, 1984. Syllogeus 58: 232–236.
128. Blades P.I., 1977. Mating Behavior of *Centropages typicus* (Copepoda: Calanoida) // Marine Biology. V. 40. P. 57–64.
129. Blades P.I. & Youngbluth M.J., 1979. Mating Behavior of *Labidocera aestiva* (Copepoda: Calanoida) // Marine Biology. V. 51. P. 339–355.
130. Blanco-Bercial L., Bradford-Grieve J., Bucklin A., 2011. Molecular phylogeny of the Calanoida (Crustacea: Copepoda) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 59. P. 103–113.
131. Bowman T.E., 1971. *Tortanus scaphus* and *Tortanus lophus*, new Pacific planktonic copepods, with notes on *Tortanus murrayi* (Calanoida, Tortanidae) // Pacific Science. V. 25. No. 4. P. 521–528.
132. Bowman T.E., 1978. The modified suture between segments 8 and 9 on the first antenna of some calanoid copepods. // Crustaceana. V. 35. No. 2. P. 113–118.
133. Bowman T.E., 1979. *Notodiptomus caperatus*, a new calanoid copepod from phreatic groundwater in Barbuda (Crustacea: Diaptomidae) / Amsterdam

- Expeditions to the West Indian islands. Report 5. Bijdragen tot de Dierkunde. V. 49. No. 2. P. 219–226.
134. Bowman T.E., 1986. Copepoda: Calanoida / Ed. Botosaneanu, L. Stygofauna Mundi, a faunistic, distributional, and ecological synthesis of the world fauna inhabiting subterranean waters (including the marine interstitial). E.J. Brill/Dr. W. Backhuys. Leiden. 740 p.
135. Bowman T.E. & Abele L.G., 1982. Classification of the recent Crustacea / Ed. Abele, L.G. The Biology of Crustacea (editor-in-chief D.E. Bliss). 1. Systematics, the Fossil Record, and Biogeography. Academic Press. New York. P. 1–27.
136. Bowman T.E. & González J.G., 1961. Four new species of *Pseudocyclops* (Copepoda: Calanoida) from Puerto Rico // Proceedings of the United States National Museum. V. 113. No. 3452. P. 37–59.
137. Boxshall G.A., 1983. Three new genera of misophrioid copepods from the near-bottom plankton community in the North Atlantic Ocean // Bulletin of the British Museum (Natural History). Zoology. V. 44. No.2. P. 103–124.
138. Boxshall G.A., Ferrari, F.D., and Tiemann, H., 1984. The Ancestral Copepod: Towards a Consensus of Opinion at the First Conference on Copepoda // Crustaceana. suppl. 7. P. 68–84.
139. Boxshall G.A. & Halsey S., 2004. An Introduction to Copepod Diversity / Ray Society. V. 159. Ray Society, Natural History Museum, London, 966 pp.
140. Boxshall G.A. & Huys R., 1998. The ontogeny and phylogeny of copepod antennules // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B. No. 353, P. 765–786.
141. Boxshall G.A. & Jaume D., 2000. Discoveries of cave misophrioids (Crustacea: Copepoda) shed new light on the origin of anchialine faunas // Zoologischer Anzeiger. V. 239. P. 1–19.
142. Boxshall G.A. & Jaume D., 2003. *Iboyella*, a new genus of epacteriscid copepod (Copepoda: Calanoida: Epacteriscidae) from Cuba // Organisms, Diversity and Evolution. V. 3. No. 2. P. 85–92.

143. Boxshall G.A. & Jaume D., 2012. Three new species of copepods (Copepoda: Calanoida and Cyclopoida) from anchialine habitats in Indonesia // *Zootaxa*. No. 3150. P. 36–58.
144. Bradford J.M., 1969. New genera and species of benthic calanoid copepods from the New Zealand slopes // *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. V. 3. No. 4. P. 473–505.
145. Bradford J.M., 1971. Pelagic Copepoda // *Memoirs of the New Zealand Oceanographic Institute*. V. 59. The Fauna of the Ross Sea. Part 8. P. 7–32.
146. Bradford J. M., 1972. Systematics and Ecology of New Zealand Central East Coast Plankton Sampled at Kaikoura // *Bulletin of the New Zealand Department of Scientific and Industrial Research, Memoir No. 54*. V. 207. P. 1–87.
147. Bradford J. M., 1973. Revision of family and some generic definitions in the Phaennidae and Scolecithricidae (Copepoda: Calanoida) // *N.Z.J. Mar. and Freshwater Res.* V. 7. No. 1–2. P. 133–152.
148. Bradford J.M., 1976. Partial revision of the *Acartia* subgenus *Acartiura* (Copepoda: Calanoida: Acartiidae) // *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. V. 10. No. 1. P. 159–202.
149. Bradford J.M., 1977. Distribution of the pelagic copepod *Temora turbinata* in New Zealand coastal waters, and possible trans-Tasman population continuity // *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. V. 11. No. 1. P. 131–144.
150. Bradford J.M., 1988. Review of the taxonomy of the Calanidae (Copepoda) and the limits to the genus *Calanus* // Eds. Boxshall, G.A. & Schminke H.K.. *Biology of Copepods. Proceedings of the Third International Conference on Copepoda. Developments in Hydrobiology* 47, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht // *Hydrobiologia* V. 167/168. P. 73–81.
151. Bradford J.M., Haakonssen L. & Jillett J.B., 1983. The marine fauna of New Zealand: pelagic calanoid copepods: families Euchaetidae, Phaennidae, Scolecithricidae, Diaixidae, and Tharybidae // *Memoirs of the New Zealand*

- Oceanographic Institute V. 90. P. 1–150.
152. Bradford J.M. & Jillett J.B., 1974. A revision of generic definitions in the Calanidae (Copepoda, Calanoida) // *Crustaceana*. Leiden. V. 27. No. 1. P. 5–16.
 153. Bradford, J.M. & Jillett J.B., 1980. The marine fauna of New Zealand: Pelagic calanoid copepods: family Aetideidae / *Memoirs*. New Zealand Oceanographic Institute 86. Wellington. 102 p.
 154. Bradford J.M. & Wells B.J., 1983. New calanoid and harpacticoid copepods from beneath the Ross Ice Shelf, Antarctica // *Polar Biology*. Vol. 2. No. 1. P. 1–15.
 155. Bradford-Grieve J.M., 1994. The marine fauna of New Zealand: Pelagic calanoid Copepoda: Megacalanidae, Calanidae, Paracalanidae, Mecynoceridae, Eucalanidae, Spinocalanidae, Clausocalanidae / *Memoir*. New Zealand Oceanographic Institute 102. NIWA. Wellington. 160 p.
 156. Bradford-Grieve J.M., 1999. The marine fauna of New Zealand: Pelagic calanoid Copepoda: Bathypontiidae, Arietellidae, Augaptilidae, Heterorhabdidae, Lucicutiidae, Metridinidae, Phyllopodidae, Centropagidae, Pseudodiaptomidae, Temoridae, Candaciidae, Pontellidae, Sulcanidae, Acartiidae, Tortanidae/ *Memoir*. New Zealand Oceanographic Institute. 111. NIWA, Wellington. 268 p.
 157. Bradford-Grieve JM. 2001. Two species of benthopelagic calanoid copepods of the genus *Neoscolecithrix* Canu, 1896 s.s. from New Zealand and the segregation of *Cenognatha* n. gen. // *N.Z. J. Mar. Freshwat. Res.* V. 35. P. 781–793.
 158. Bradford-Grieve J.M., 2002 a. Colonization of the pelagic realm by calanoid copepods // *Hydrobiologia*. No. 485. P. 223–244.
 159. Bradford-Grieve J.M., 2002 b. (2002 onwards). Calanoida: families. Version 1: 2 October 2002. [Электронный ресурс] – Код доступа: [<http://crustacea.net>]
 160. Bradford-Grieve J.M., 2004 a. Two new species of *Xanthocalanus* and the first record of *Brachycalanus* (Copepoda: Calanoida: Phaennidae) from the upper

- slope, north eastern New Zealand // *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. V. 38. No. 4. P. 621–647.
161. Bradford-Grieve J.M., 2004 b. Deep-sea Benthopelagic Calanoid Copepods and their Colonization of the Near-bottom Environment // *Zoological Studies*. V. 43. No. 2. P. 276–291.
162. Bradford-Grieve J.M., 2005. New species of benthopelagic copepod *Xantharus* (Calanoida: Scolecitrichidae) from the upper slope, eastern central New Zealand // *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. V. 39. P. 941–949.
163. Bradford-Grieve J.M., 2008. *Mecynocera clausi* I.C. Thompson, 1888 (Copepoda: Calanoida) is a Paracalanid // *Zootaxa*. No. 1852. P. 59–64.
164. Bradford-Grieve J.M., 2010. *Hyperbionyx athesphatos* n.sp. (Calanoida: Hyperbionychidae), a rare deep-sea form taken from the tropical North Atlantic // *Deep-Sea Research II*. V. 57. P. 2167–2172.
165. Bradford-Grieve J.M. & Ahyong Sh.T.(2010). Phylogenetic relationships among genera in the Calanidae (Crustacea: Copepoda) based on morphology // *Journal of Natural History*. V. 44. No. 5. P. 279–299.
- 166.** Bradford-Grieve J.M., Boxshall G.A., Ahyong S.T. and Ohtsuka S., 2010. Cladistic analysis of the calanoid Copepoda // *Invertebrate Systematics*. No. 24. P. 291–321.
167. Bradford-Grieve J.M., Markhaseva E., Rocha C.E.F. & Abiahy B.B., 1999. Copepoda / Ed. Boltovskoy, D. South Atlantic Zooplankton. Leiden. P. 869–1098.
168. Brady G.S., 1883. Report on the Copepoda collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–76 // *Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the Years 1873–76, Zoology*. V. 8. No. 23. P. 1–142.
169. Brady G.S., 1918. Copepoda // *Scientific Reports of the Australian Antarctic Expedition, 1911–14. Series C. Zoology and Botany*. V. 5. No 3. P. 1–48.

170. Breemen P.J. van, 1908. Copepoden. Nordisches Plankton. Zoologischer Teil. Verlag von Lipsius & Tischer, Kiel. Bd. 4. No. 8. 264 S.
171. Brodsky R.F. & Zvereva J. A., 1976. *Paralabidocera separabilis* sp. n. and *P. antarctica* (J. C. Thompson) (Copepoda, Calanoida) from Antarctica // Crustaceana. V. 31. No. 3. P. 233–240.
172. Campaner A.F., 1977. New definition of the Arietellidae (Copepoda, Calanoida), with the description of a new genus and species, and separation of the Phyllopidae fam. n. // Ciência e Cultura. Sao Paulo. V. 29. No. 7. P. 811–818.
173. Campaner A.F., 1978. On some new planktobenthic Aetideidae and Phaennidae (Copepoda, Calanoida) from the Brazilian continental shelf. II. Phaennidae // Ciência e Cultura. Sao Paulo. V. 30. No. 8. P. 966–982.
174. Chapman M.A. & Burns C.W., 1976. Sexual and other differences in copepodite stages of some New Zealand *Calamoecia* and *Boeckella* spp. (Copepoda: Calanoida) // N.Z. Journal of Marine and Freshwater Research. V.10. No. 1. P. 131–137.
175. Claus C. 1863. Die frei lebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeeres / Verlag von Wilhelm Engelmann. Leipzig. 230 S.
176. Cleve P.T., 1901. Plankton from the Indian Ocean and the Malay Archipelago // Kongl. svenska Vetensk Academiens. Handlingar, B. 35. No. 5. 58 p.
177. Corral J., 1970. Nota sobre la presencia en el Atlántico de dos especies recientes de *Calocalanus* (Copepoda, Calanoida) // Vieraea, Fol. Sci. biol. Canar. V. 1. P. 12–20.
178. Corral J., 1972 a. La familia Calocalanidae (Copepoda, Calanoida) en aguas del archipiélago Canario // Boletín del Instituto Español de Oceanografía. V. 149–150. P. 1–47.
179. Corral J., 1972 b. Copepoda. Sub-order: Calanoida. Family: Calocalanidae (Paracalanidae part.). Genera: *Calocalanus*, *Ischnocalanus*, *Mecynocera*. Fiches d'Identification du Zooplancton // Cons. Intern. Exploration de la Mer.

- V. 138. P. 1–7.
180. Crisafi P., 1974. Inquinamento e speciazione: *Acartia josephinae* e *A. enzoii* (Copepoda, Calanoida), specie nuove del mare Mediterraneo // Boll. Pesca, Piscic., Idrobiol. V. 29. No. 1. P. 5–10.
181. Dakin W.J. & Colefax A.N., 1940. The plankton of the Australian coastal waters off New South Wales. Part I // Publs. Univ. Sydney, Dept. Zool. Monogr. V. 1. 215 p.
182. Damkaer D.M., 1975. Calanoid copepods of the genera *Spinocalanus* and *Mimocalanus* from the central Arctic Ocean, with a review of the Spinocalanidae // NOAA Technical Reports, NMFR Circ. No. 391. P. 1–88.
183. Damkaer D.M., 1978. A Copepodologist's Calendar / Scribella Press. Seattle. Washington. 12 p. (illustrated brief biographies)
184. Deevey G.B., 1972. A new species of *Temoropia* (Copepoda: Calanoida) from the Sargasso Sea // Proceedings of the Biological Society of Washington. V. 84. No. 43. P. 359–370.
185. Deevey G.B., 1973. *Bathypontia* (Copepoda: Calanoida): six species, one new, from the Sargasso Sea // Proceedings of the Biological Society of Washington. V. 86. P. 357–372.
186. Deevey G.B., 1979. *Bathypontia* Sars (Copepoda: Calanoida): eight species, two new, from the Caribbean Sea and Gulf of Mexico // Proceedings of the Biological Society of Washington. V. 92. No. 4. P. 724–742.
187. Defaye D., 1998 a. A new *Gaussia* (Copepoda, Calanoida, Metridinidae) from the North Pacific // Crustaceana. Leiden. V. 71. No. 1. P. 81–91.
188. Defaye D., 1998 b. Description of the first *Boeckella* (Copepoda, Calanoida, Centropagidae) from New Caledonia. Crustaceana. Leiden. V. 71. No. 6. P. 686–699.
189. Dussart B.H., 1984. A propos du répertoire mondial des Calanoïdes des eaux continentales // Crustaceana. Supplement. V. 7. P. 25-31.
190. Dussart B.H., 1986. *Parathalassius fagesi* gen. et sp. nov. (Centropagidae), Copépode nouveau de Nouvelle-Calédonie // Cahiers de Biologie Marine. V.

27. No. 1. P. 63–68.
191. Edwards C.L., 1891. Beschreibung einiger neuen Copepoden und eines neuen copepodenähnlichen Krebses, *Leucartella paradoxa* // Archive für Naturgeschichte. Jahrg. 57. № 1. S. 75-104.
192. Elías-Gutiérrez M. & Suárez-Morales E., 1998. Redescription of *Microdiaptomus cokeri* (Crustacea: Copepoda: Diaptomidae) from caves in central Mexico, with the description of a new diaptomid subfamily // Proceedings of the Biological Society of Washington. V. 111. No. 1. P. 199–208.
193. El-Sherbiny M. M. & Ueda H., 2010. *Labidocera boxshalli* sp. nov., a new calanoid copepod (Crustacea; Pontellidae) from the Red Sea // Organisms Diversity and Evolution. V. 10. P. 23–29.
194. Farran G.P., 1908. Second report on the Copepoda of the Irish Atlantic slope // Scientific Investigations of the Fisheries Branch, Ireland, 1906. Pt. 2. P. 1–104.
195. Farran G.P., 1926. Biscayan plankton collected during a Cruise of H.M.S. “Research”, 1900. Pt. XIV. The Copepoda // J. Linn. Soc. London. Zool. V. 36. P. 219–310.
196. Farran G.P., 1929. Crustacea. Part X. Copepoda British Antarctic (“Terra Nova”) Expedition 1910 // Natural History Reports of the British Museum. Zoology. V. 8. No. 3. P. 203–306.
197. Farran G.P., 1936. Copepoda. Scientific Reports of the Great Barrier Reef Expedition, 1928–29. / British Museum (Natural History). V. 5. No. 3. P. 73–142.
198. Farran G.P., 1939. Note on the nomenclature of the copepod genus *Megacalanus* Wolfenden and allied genera // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 11. V. 4. P. 355–361.
199. Ferrari F.D., 1995. Six copepodid stages of *Ridgewayia klausruetzleri*, a new species of calanoid copepod (Ridgewayiidae) from the barrier reef in Belize, with comments on appendage development // Proceedings of the Biological Society of Washington. V. 108. P. 180–200.

200. Ferrari F.D. & Ivanenko V.N., 2001. Interpreting segment homologies of the maxilliped of cyclopoid copepods by comparing stage-specific changes during development // *Organisms, Diversity and Evolution*. V. 1. P. 113–131.
201. Ferrari F.D. & Markhaseva E.L., 1996. *Parkius karenwishnerae*, a new genus and species of calanoid copepod (Parkiidae, new family) from benthopelagic waters of the eastern tropical Pacific Ocean // *Proceedings of the Biological Society of Washington*. V. 109. No. 2. P. 264–285.
202. Ferrari F.D. & Markhaseva E.L., 2000 a. *Griceus buskeyi*, a new genus and species of calanoid copepod (Crustacea) from benthopelagic waters of the tropical Pacific // *Proceedings of the Biological Society of Washington*. V. 113. No. 1. P. 77–87.
203. Ferrari F.D. & Markhaseva E.L., 2000 b. *Brachicalanus flemingeri* and *B. brodskyi*, two new copepods (Crustacea: Calanoida: Phaennidae) from benthopelagic waters // *Proceedings of the Biological Society of Washington*. V. 113. No. 4. P. 1064–1078.
204. Ferrari F.D. & Markhaseva E.L., 2000 c. *Grievella shanki*, a new genus and species of scolecitrichid calanoid copepod (Crustacea) from a hydrothermal vent along the southern East Pacific Rise // *Proceedings of the Biological Society of Washington*. V. 113. No. 4. P. 1079–1088.
205. Ferrari F.D. & Steinberg D.K., 1993. *Scopalatum vorax* (Esterly, 1911) and *Scolecithricella lobophora* Park, 1970, calanoid copepods (Scolecitrichidae) associated with a pelagic tunicate in Monterey Bay // *Proceedings of the Biological Society of Washington*. V. 106. No. 3. P. 467–489.
206. Ferrari F.D. & Ueda H., 2005. Development of leg 5 of copepods belonging to the calanoid superfamily Centropagoidea (Crustacea) // *Journal of Crustacean Biology*. V. 25. No. 3. P. 333–352.
207. Figueroa D.F., 2011. Phylogenetic analysis of *Ridgewayia* (Copepoda: Calanoida) from the Galapagos and of a new species from the Florida keys with a reevaluation of the phylogeny of Calanoida // *Journal of Crustacean Biology*. V. 31. No. 1. P. 153–165.

208. Fleminger A., 1957. New genus and two new species of Tharybidae (Copepoda Calanoida) from the Gulf of Mexico with remarks on the status of the family // Fishery Bulletin, V. 57. P. 347–354.
209. Fleminger A., 1973. Pattern, number, variability, and taxonomic significance of integumental organs (sensilla and glandular pores) in the genus *Eucalanus* (Copepoda, Calanoida) // Fishery Bulletin. V. 71. No. 4. P. 965–1010.
210. Fleminger A., 1975. Geographical distribution and morphological divergence in American coastal-zone planktonic copepods of the genus *Labidocera* // Estuarine Research. Academic Press. New York. V. 1. P. 392–419.
211. Fleminger A., 1979. *Labidocera* (Copepoda, Calanoida): new and poorly known Caribbean species with a key to species in the western Atlantic // Bulletin of Marine Science. V. 29. No. 2. P. 170–190.
212. Fleminger A., 1983. Description and phylogeny of *Isaacsicalanus paucisetus* n. gen., n. sp. (Copepoda: Calanoida: Spinocalanidae) from an east Pacific hydrothermal vent site (21°N) // Proceedings of the Biological Society of Washington. V. 96. No. 4. P. 605–622.
213. Fleminger A. & Hulsemann K., 1973. Relationship of Indian Ocean epiplanktonic calanoids to the World Oceans / Ed. Jacobs, J.J. Ecological Studies: Analysis and synthesis. V. 3. Berlin: Springer-Verlag. P. 339–348.
214. Fosshagen A., 1967. Two new species of calanoid copepods from Norwegian fjords // Sarsia. V. 29. P. 307–320.
215. Fosshagen A., 1968. Marine biological investigations in the Bahamas. 4. Pseudocyclopidae (Copepoda, Calanoida) from the Bahamas // Sarsia. V. 32. P. 39–62.
216. Fosshagen A., 1970. Marine biological investigations in the Bahamas. 15. *Ridgewayia* (Copepoda, Calanoida) and two new genera of calanoids from the Bahamas // Sarsia. V. 44. P. 25–58.
217. Fosshagen A., 1972. Marine biological investigations in the Bahamas. 17. Platycopiidae (Copepoda, Calanoida) from the Bahamas // Sarsia. V. 48. P. 51–60.

218. Fosshagen A., 1973. A new genus and species of bottom living calanoid (Copepoda) from Florida and Colombia // *Sarsia*. V. 52. P. 145–154.
219. Fosshagen A., 1983. A new genus of calanoid copepod from the Norwegian Sea // *Sarsia*. V. 68. No. 4. P. 257–262.
220. Fosshagen A., Boxshall G.A., Iliffe T.M., 2001. The Epacteriscidae, a cave-living family of calanoid copepods // *Sarsia*. V. 86. P. 245–318.
221. Fosshagen A. & Iliffe T.M., 1985. Two new genera of Calanoida and a new order of Copepoda, Platycopioida, from marine caves on Bermuda // *Sarsia*. V. 70. No. 4. P. 345–358.
222. Fosshagen A. & Iliffe T.M., 1988. A new genus of Platycopidae (Copepoda) from a marine cave on Bermuda / Eds. Boxshall, G.A. & Schminke H.K.. *Biology of Copepods. Proceedings of the Third International Conference on Copepoda*. Dev. Hydrobiol. Dordrecht, Boston, London. Kluwer Academic Publishers. V. 47. P. 357–361.
223. Fosshagen A. & Iliffe T.M. 1989. *Boholina*, a new genus (Copepoda: Calanoida) with two new species from an anchialine cave in the Philippines // *Sarsia*. V. 74. No. 3. P. 201–208.
224. Fosshagen A. & Iliffe T.M., 1991. A new genus of calanoid copepod from an anchialine cave in Belize / Eds. Uye, S.-i., S. Nishida & J.-s. Ho. *Proceedings of the Fourth International Conference on Copepoda* // *Bulletin of Plankton Society of Japan*. Special vol. P. 339–346.
225. Fosshagen A. & Iliffe T.M., 1994. A new species of *Erebonectes* (Copepoda, Calanoida) from marine caves on Caicos Islands, West Indies / Eds. Ferrari, F.D. & Bradley B.P. *Ecology and Morphology of Copepods. Developments in Hydrobiology* 102. *Hydrobiologia*. V. 292/293. P. 17–22.
226. Fosshagen A. & Iliffe T.M., 1998. A new genus of the Ridgewayiidae (Copepoda, Calanoida) from an anchialine cave in the Bahamas / Eds. Dahms, H.U., Glatzel T., Hirche H.J., Schiel S. & Schminke H.K. *Proceedings of the 6th International Conference on Copepoda* // *Journal of Marine Systems*, Spec. Vol. V. 15. No. 1–4. P. 373–380.

227. Fosshagen A. & Iliffe T.M., 2001. A new genus of epacteriscid calanoid copepod from an anchialine sinkhole on Northwestern Australia // *Journal of Crustacean Biology*. V. 21. No. 1. P.157–169.
228. Fosshagen A. & Iliffe T.M., 2003. Tree new genera of the Ridgewayiidae (Copepoda, Calanoida) from anchialine caves in the Bahamas // *Sarsia*. V. 88. P. 16–35.
229. Fosshagen A. & Iliffe T.M., 2004 a. New epacteriscids (Copepoda, Calanoida) from anchialine caves in the Bahamas // *Sarsia*. V. 89. P. 117–136.
230. Fosshagen A. & Iliffe T.M., 2004 b. A new species of cave-living copepod from Grand Bahama // *Sarsia*. V. 89. P. 346–354.
231. Fosshagen A. & Iliffe T.M., 2007. New species of epacteriscids (Copepoda, Calanoida) from anchialine caves in the Caicos Islands and the Bahamas // *Marine Biology Research*. V. 3. P. 73–92.
232. Frost B.W. & Fleminger A., 1968. A revision of the genus *Clausocalanus* (Copepoda: Calanoida) with remarks on distributional patterns in diagnostic characters // *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography. Technical Series*. V. 12. P. 1–235.
233. Giesbrecht W., 1882. Die freilebenden Copepoden der Kieler Foehrde / *Jahresbericht Commiss. wiss. Untersuch. deutschen Meere Kiel, für 1877–1881*. Jg. 7—11. Abt. 1. S. 85–168.
234. Giesbrecht W., 1893 a. Mittheilungen uber Copepoden 1–6 // *Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*. B. 11. No. 1. S. 56–106.
235. Giesbrecht W., 1893 b [1892]. Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres. (Abschnitte). / *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*. Berlin Bd. 19. 831 S.
236. Giesbrecht W., 1902. Copepoden / *Résultats du voyage du S.Y. Belgica en 1887–1889. Expedition Antarctique Belgae. Rapports Scientifique. Zoologie*. 49 S.
237. Giesbrecht, W. und Schmeil O., 1898. Copepoda. I. Gymnoplea. Das Tierreich. Berlin. Bd. 6. 169 S.

238. González J.G. & Bowman T.E., 1965. Planktonic copepods from Bahia Fosforescente, Puerto Rico, and adjacent waters // Proceedings of the United States National Museum. V. 117. No. 3513. P. 241–303.
239. Grahame J., 1979. A new species of *Exumella* Fosshagen (Copepoda, Calanoida), from Kingston harbour, Jamaica // Crustaceana. V. 36. No. 1. P. 15–22.
240. Greenwood 1978. Calanoid copepods of Moreton Bay (Queensland). III. Families Temoridae to Tortanidae, excluding Pontellidae // Proceedings of the Royal Society of Queensland. V. 89. P. 1–21.
241. Grice G.D., 1962. Calanoid copepods from equatorial waters of the Pacific Ocean // Fish. Bull. V. 61, No. 186. P. 167–246.
242. Grice G.D., 1963. A revision of the genus *Candacia* (Copepoda: Calanoida) with an annotated list of species and a key for their identification // Zoologische Mededelingen. V. 38. No. 10. P. 171–194.
243. Grice G.D., 1964. Two new species of calanoid copepods from the Galapagos Islands with remarks on the identity of three other species // Crustaceana. V. 6. No. 4. P. 255–264.
244. Grice G.D., 1969. The developmental stages of *Pseudodiaptomus coronatus* Williams (Copepoda, Calanoida) // Crustaceana. V.16., No. 23. P. 291–301.
245. Grice G.D., 1971a. The developmental stages of *Eurytemora americana* Williams, 1906, and *Eurytemora herdmani* Thompson & Scott, 1897 (Copepoda, Calanoida) // Crustaceana. V. 20. No. 2. P. 145–158.
246. Grice G.D., 1971b. A new species of *Undinella* (Copepoda: Calanoida) from the Mediterranean Sea // Vie et Milieu, (A). V. 22. No. 1. P. 87–94.
247. Grice G.D., 1972. The existence of a bottom-living calanoid copepod fauna in deep water with descriptions of five new species // Crustaceana. V. 23. No. 3. P. 219–242.
248. Grice G.D., 1973. *Alrhabdus johrdeae*, a new genus and species of benthic calanoid copepods from the Bahamas // Bulletin of Marine Science. V. 23. No. 4. P. 942–947.

249. Grice G.D., Hulsemann K., 1965. Abundance, vertical distribution and taxonomy of calanoid copepods at selected stations in the northeast Atlantic // *J.Zool.*, V. 146. P. 213–262.
250. Grice G.D. & Hulsemann K., 1967. Bathypelagic calanoid copepods of the western Indian Ocean // *Proceedings of the United States National Museum*. V. 122. No. 3583. P. 1–67.
251. Grice G.D., Hülsemann K., 1970. New species of bottom-living calanoid copepods collected in deepwater by the DSRV Alvin // *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. V. 139. No. 4. P. 185–227.
252. Grindley J.R. & Grice G.D., 1969. A redescription of *Pseudodiaptomus marinus* Sato (Copepoda, Calanoida), and its occurrence at the island of Mauritius // *Crustaceana*. V. 16. No. 2. P. 125–134.
253. Guerne J. de & Richard J., 1889. Revision des Calanides d'eau douce // *Memoires de la Societe Zoologique de France*. V. 2. P/ 53–181.
254. Gurney R., 1931. *British Fresh-water Copepoda*. I. General. Calanoida. Ray Society. London. 238 p.
255. Gutiérrez-Aguirre M.A. & Suárez-Morales E., 1999. The freshwater centropagid *Osphranticum labronectum* Forbes, 1882 (Crustacea: Copepoda: Calanoida) in Mexico with description of a new subspecies // *Proceedings of the Biological Society of Washington*. V. 112. No. 4. P. 687–694.
256. Haridas P., Madhupratap M. & Ohtsuka S., 1994. *Pseudocyclops lakshmi*, a new species (Pseudocyclopidae: Calanoida: Copepoda) from the Laccadives, India // *Proc. Biol. Soc. Wash.* V. 107. No. 1. P. 151–163.
257. Heron G.A., 1964. Seven species of Eurytemora (Copepoda) from northwestern North America // *Crustaceana*. V. 7. No. 3. P. 199–211.
258. Hulsemann K., 1966. A revision of the genus *Lucicutia* (Copepoda: Calanoida) with a key to its species // *Bulletin of Marine Science*. V. 16. No. 4. P. 702–747.
259. Hulsemann K., 1985. A new species of *Neoscolecithrix* Canu (Copepoda Calanoida) in Antarctic waters with remarks on the genus // *Polar Biology*. V.

5. No. 1. P. 55–62.
260. Hulsemann K. & Grice G.D., 1963. A new genus and species of bathypelagic calanoid copepod from the North Atlantic // *Deep-Sea Research*. V. 10. P. 724–734.
261. Hulsemann K. & Grice G.D., 1964. A new bathypelagic species of *Benthomisophria* (Copepoda: Misophriidae) from the North Atlantic // *Zoologischer Anzeiger*. V. 173. No. 4. P. 259–264.
262. Humes A.G., 1954. The specific validity of *Epischura massachusettsensis* Pearse (Copepoda: Calanoida) // *American Midland Naturalist*. V. 52. No. 1. P. 154–158.
263. Humes A.G., 1955. The postembryonic developmental stages of a fresh-water calanoid copepod, *Epischura massachusettsensis* Pearse // *Journal of Morphology*. V. 96. No. 3. P. 441–471.
264. Humes A.G., 1960. On two species of *Tropodiptomus* from Upper Volta and the Ivory Coast // *Bulletin de l'Institut Français d'Afrique Noire: (A)*. V. 22. No. 1. P. 152–163.
265. Humes A.G. & Smith W.L., 1974. *Ridgewayia fosshageni* n. sp. (Copepoda; Calanoida) associated with an actinarian in Panama, with observations on the nature of the association // *Caribbean Journal of Science*. V. 14. No. 3–4. P. 125–139.
266. Humes A.G. & Wilson M.S., 1951. The last copepodid instar of *Diaptomus sanguineus* Forbes (Copepoda) // *Journal of the Washington Academy of Sciences*. V. 41. No. 12. P. 395–399.
267. Huys R., 2009. Unresolved cases of type fixation, synonymy and homonymy in harpacticoid copepod nomenclature (Crustacea: Copepoda) // *Zootaxa*. V. 2193. 87 p. Также: (сайт: режим доступа: <
<http://www.lucioerce.net/pdf12/huys5.pdf> >
268. Huys R. & Boxshall G.A., 1991. *Copepod Evolution* / Ray Society. London. V. 159. 468 p.
269. Itoh H., Ohtsuka S. & Sato T., 2001. New species of *Tortanus* (Copepoda;

- Calanoida) from stomach contents of chum salmon juveniles collected from the Sea of Japan // *Plankton biology & ecology*. V. 48. No. 1. P. 59–67.
270. Ivanenko V.N., Defaye D. and Cuoc C., 2007. A new calanoid copepod (Spinocalanidae) swarming at a cold seep site on the Gabon continental margin (Southeast Atlantic) // *Cah. Biol. Mar.* V. 48. P. 37–54.
271. Jaume D. & Boxshall G.A., 1995 a. A new species of *Exumella* (Copepoda: Calanoida: Ridgewayiidae) from anchihaline caves in the Mediterranean // *Sarsia*. V. 80. P. 93–105.
272. Jaume D. & Boxshall G.A., 1995 b. *Stygocyclopia balearica*, a new genus and species of calanoid copepod (Pseudocyclopiidae) from anchialine caves in the Balearic Islands (Mediterranean) // *Sarsia*. V. 80. P. 213–222.
273. Jaume D. & Boxshall G.A., 1996. Two new genera of cyclopinid copepods (Crustacea) from anchialine caves on western Mediterranean and eastern Atlantic islands // *Zoological Journal of the Linnean Society*. London. V. 117. No. 3. P. 283–304.
274. Jaume, D. & G.A. Boxshall, 1997. A new genus and two new species of misophrioid copepods (Crustacea) from the North Atlantic hyperbenthos // *Sarsia*. V. 82. P. 39–54.
275. Jaume D., Fosshagen A. & Iliffe M., 1999. New cave-dwelling pseudocyclopiids (Copepoda, Calanoida, Pseudocyclopiidae) from the Balearic, Canary, and Philippine archipelagos // *Sarsia*. V. 84. P. 391–417.
276. Jaume D. & Humphreys W.F., 2001. A new genus of epacteriscid calanoid copepod from an anchialine sinkhole on northwestern Australia // *Journal of Crustacean Biology*. V. 21. No. 1. P. 157–169.
277. Jeong H.G., Suh H-L, Jeong S.B., Yoon Y.H. & Soh H.Y., 2009. *Labidocera* Species (Copepoda: Pontellidae) in Waters of the Tsushima Warm Current with Notes on Their Genital Structure and Zoogeography // *Zoological Studies*. V. 48. No. 4. P. 508–523.
278. Johnson M.W., 1958. *Bathycalanus sverdrupi*, n. sp., a copepod crustacean from great depths in the Pacific ocean // *Proceeding of the California Academy*

- of Sciences. Fourth series. V. XXIX. No. 6. P. 257–265.
279. Kitou M. & Tanaka O., 1969. Note on a species of *Calanoides* (Copepoda, Calanoida) from the western North Pacific // *Oceanography Magazine*. V. 21. No. 1. P. 67–81.
280. Koeller P.A. & Littlepage J.L., 1976. *Azygokeras columbiae*, a new genus and species of marine epibenthic copepod (Calanoida: Aetideidae) from British Columbia // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. V. 33. No. 7. P. 1547–1532.
281. Kouwenberg, J., 2009. Rhincalanidae / Eds Walter, T.C., Boxshall, G. World Copepoda database. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=345271> on 2009–11–13
282. Kršinić K., 2005. *Badijella jalzicia* new genus and species of calanoid copepod (Calanoida, Ridgewayiidae) from an anchialine cave on the Croatian Adriatic coast // *Marine Biology Research (Formerly Sarsia and Ophelia)*. V. 1. No. 4. P. 281–289.
283. Lang K., 1948. Copepoda “Notodelphyoida” from the Swedish west-coast with an outline on the systematics of the Copepoda // *Arkiv for Zoologi. (A)*. V. 40. No. 14. P.1–36.
284. Lawson T.J. & Grice G.D., 1970. The developmental stages of *Centropages typicus* Kroyer (Copepoda, Calanoida) // *Crustaceana*. V. 18. No. 2. P. 187–208.
285. Lenz P.H., 2012. The biogeography and ecology of myelin in marine copepods // *Journal of plankton research*. V. 34. No. 7. P. 575–589.
286. Li S. and Huang J., 1984. On two new species of planktonic Copepoda from the estuary of Jiulong River, Fujian, China // *Journal of the Xiamen University of Natural Sciences*. V. 22. No. 3. P. 385–390.
287. Madhupratap M. & Haridas P., 1978. *Archidiaptomus aroorus*, a new genus and new species of Copepoda (Calanoida, Pseudodiaptomidae) from Cochin Backwater, India // *Crustaceana*. V. 35. No. 3. P. 253–258.

288. Markhaseva E.L., 1996. Calanoid copepods of the family Aetideidae of the world ocean. Zoological Institute. Russian Academy of Sciences. St. Petersburg. 331 p. (Trudy Zoologicheskogo Instituta RAN. V. 268).
289. Markhaseva E.L., 2001 [2000]. New and rare *Metridia* from Antarctic and Subantarctic waters (Copepoda, Calanoida: Metridiidae) // Zoosystematica Rossica. V. 9. No. 1. P. 43–75.
290. Markhaseva E.L., 2002. *Phaennocalanus unispinosus* (Copepoda, Calanoida, Phaennidae): new genus, and new species from the bathypelagial Arctic basin // Sarsia. V. 87. No. 4. P. 312–318.
291. Markhaseva E.L., 2012. *Xancithrix gen.n.* (Copepoda: Calanoida), a new benthopelagic genus of Clausocalanoidea from deep Atlantic waters // Arthropoda Selecta. V. 21. No. 4. P. 295–306
292. Markhaseva E.L., 2013. A new genus of Arietelloidea (Copepoda, Calanoida) *Frankferrarius*, from deep waters of the Atlantic Ocean // Crustaceana. V. 86. № 10. P. 1250–1265
293. Markhaseva E.L. & Ferrari F.D., 1996 [1995]. Three new species of *Ryocalanus* from the eastern tropical Pacific (Crustacea, Copepoda: Ryocalanidae) // Zoosystematica Rossica. V. 4. No. 1. P. 63–70.
294. Markhaseva E.L. & Ferrari F.D., 2005. New benthopelagic bradfordian calanoids (Crustacea: Copepoda) from the Pacific Ocean with comments on generic relationships // Invertebrate Zoology. V. 2. No. 2. P. 111–168.
295. Markhaseva E.L. & Kosobokova R.N., 2001. *Arctokonstantinus hardingi* (Copepoda, Calanoida, Arctokonstantinidae): New family, new genus, and new species from the bathypelagial Arctic Basin // Sarsia. V. 86. P. 319–324.
296. Markhaseva E.L. & Laakmann S. & Renz J., 2013. An interim synopsis of the Bradfordian families with a description of *Thoxanocalanus spinatus* (Copepoda: Calanoida), a new diaixid genus and species from the deep Atlantic Ocean // Marine Biodiversity DOI 10.1007/s12526-013-0185-0
297. Markhaseva E.L. & Kosobokova K.N., 1998. New and rare species of calanoid copepods from the central Arctic Basin (Crustacea, Copepoda) //

- Zoosystematica Rossica. V. 7. No. 1. P. 45–53.
298. Markhaseva E.L. & Schnack-Schiel S.B., 2003. New and rare calanoid copepods from the Great Meteor Seamount, North Eastern Atlantic // *Ophelia*. V. 57. No. 2. P. 107–123.
299. Markhaseva E.L. & Schulz K., 2006 a. *Sensiava longiseta* (Copepoda, Calanoida): a new genus and species from the abyss of the Weddell Sea // *Zootaxa*. No. 1368. P. 1–18.
300. Markhaseva E.L. & Schulz K., 2006 b. *Lamiantennula* gen.n. (Copepoda: Calanoida): a new deep-water benthopelagic genus of Arietelloidea // *Arthropoda Selecta*. V. 15. No. 3. P. 203–210.
301. Markhaseva E.L. & Schulz K., 2007. New species of *Brodskius*, *Rythabis*, and *Omorius* (Crustacea: Calanoida) from deep Antarctic waters // *Journal of Natural History*. V. 41. No. 13–16. P. 731–750.
302. Markhaseva E.L., Schulz K., 2008. *Caudacalanus* (Copepoda, Calanoida): a new benthopelagic genus from the abyss of the tropical South Atlantic and Sousem Ocean. *Zootaxa*. No. 1866. P. 277–289.
303. Markhaseva E.L., Schulz K., 2009. A new family and genus of calanoid copepods (Crustacea) from the abyss of the Atlantic Ocean // *Zootaxa*. No. 2304. P. 21–40.
304. Markhaseva E.L., Schulz K., 2010. New benthopelagic calanoids (Crustacea: Copepoda) from deep atlantic waters // *Proceeding of the Zoological Institute RAS*. V. 314. No. 1. P. 3–23.
305. Markhaseva E.L., Schulz K. & Martinez Arbizu P., 2008. New family and genus *Rostrocalanus* gen. nov. (Crustacea: Calanoida: Rostrocalanidae fam. nov.) from deep Atlantic waters // *Journal of Natural History*. V. 42. Nos. 37–40. P. 2417–2441.
306. Markhaseva E.L., Schulz K. & Martinez Arbizu P., 2009. New family of Crustacea (Calanoida) – Rostrocalanidae fam. nov.: making the name available // *Zoosystematica Rossica*. V. 18. No. 2. P. 318–319.
307. Markhaseva E.L. & Semenova T.N., 2005. *Kirnesius groenlandicus*

- (Copepoda, Calanoida): a new genus and new species from the abyssal of the Greenland Sea // *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*. V. 102. P. 37–49.
308. Marsh C.D., 1933. Synopsis of the calanoid crustaceans, exclusive of the Diaptomidae, found in fresh and brackish waters, chiefly of North America // *Proceedings of the United States National Museum*. V. 82. Art. 18 (2959). 58 p.
309. Martínez Arbizu P., 1997. *Sarsicopia polaris* gen. et sp. n., the first Platycopioida (Copepoda: Crustacea) from the Arctic Ocean, and its phylogenetic significance // *Hydrobiologia*. V. 350. P. 35–47.
310. Martínez Arbizu P. & Moura G., 1997. Atergopediidae, a new family of harpacticoid copepods (Crustacea) from oligotrophic Arctic Sediments // *Zool. Beitr. N. F.* V. 38. No. 2. P. 189–210.
311. Matthews J.B.L., 1961. A new species of copepod (Calanoida) from western Norway // *Sarsia*. V. 4. P. 33–38.
312. Matthews J.B.L., 1972. The genus *Euaugaptilus* (Crustacea, Copepoda). New descriptions and a review of the genus in relation to *Augaptilus*, *Haloptilus* and *Pseudaugaptilus* // *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*. V. 24. P. 3–71.
313. Mauchline J., 1987. Taxonomic value of pore pattern in the integument of calanoid copepods (Crustacea) // *J. Zool. Lond.* V. 214. P. 697–749.
314. Mauchline J., 1998. The biology of Calanoid Copepods // *Advances in Marine Biology*. V. 33. 710 p. Academic Press, London.
315. Mrázek A., 1901. Süßwasser Copepoden / *Ergebnisse der Hamburger Magalhaensischen Sammelreise*. B. VI. No. 2. 29 S.
316. Mori T., 1937. The Pelagic Copepoda from the Neighbouring Waters of Japan. Yokendo Co., Tokyo. 150 p.
317. Nishida S., 1989. Distribution, structure and importance of the cephalic dorsal hump, a new sensory organ in calanoid copepods // *Marine Biology, Berlin*. V. 101. No. 2. P. 173–185.
318. Nishida S. & Ohtsuka S., 1997. Ultrastructure of the mouthpart sensory setae

- in mesopelagic copepods of the family Scolecitrichidae // *Plankton Biology and Ecology*. V. 44. No. 1/2. P. 81–90.
319. Nicholls A.G., 1945. A new calanoid copepod from Australia // *Annals and Magazine of Natural History*. V. 11. No. 12. P. 501–514.
320. Ohtsuka S., 1984. Calanoid copepods collected from the near-bottom in Tanabe Bay on the Pacific Coast of the middle Honshu, Japan. I. Arietellidae // *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*. V. 29. No. 4–6. P. 359–365.
321. Ohtsuka S., 1985. Calanoid copepods collected from the near-bottom in Tanabe Bay on the Pacific Coast of the Middle Honshu, Japan. II. Arietellidae (cont.) // *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*. V. 30. No. 4–6. P. 287–306.
322. Ohtsuka S., 1992. *Tortanus (Acutanus) angularis*, new subgenus and new species (Copepoda: Calanoida), from the Caribbean Sea, with remarks on the subgenera in the genus *Tortanus* // *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 105. No. 2. P. 255–267.
323. Ohtsuka S. & Boxshall G.A., 1994. *Platycopia orientalis*, new species (Copepoda: Platycopioida), from the North Pacific, with descriptions of copepodid stages // *Journal of Crustacean Biology*. V. 14. No. 1. P. 151–167.
324. Ohtsuka S., Boxshall G.A. & Roe H.S.J., 1994. Phylogenetic relationship between arietellid genera (Copepoda: Calanoida), with the establishment of three new genera // *Bulletin of The Natural History Museum. London. Zoology Series*. V. 60. No. 2. P. 105–172.
325. Ohtsuka S., Fosshagen A. & Go A., 1991. The hyperbenthic calanoid copepod *Paramisophria* from Okinawa, South Japan // *Zoological Science*. Tokyo. V. 8. P. 793–804.
326. Ohtsuka S., Fosshagen A. & Soh H.Y., 1996. Three new species of the demersal calanoid copepod *Placocalanus* (Ridgewayiidae) from Okinawa, southern Japan // *Sarsia*. Bergen. V. 81. P. 247–263.

327. Ohtsuka S., Fukuura Y & Go A., 1987. Description of a new species of *Tortanus* (Copepoda: Calanoida) from Kuchinoerabu Island, Kyushu, with notes on its possible feeding mechanism and in situ feeding habits // Bulletin of Plankton Society of Japan. V. 34. No. 1. P. 53–63.
328. Ohtsuka S., Huys R., 2001. Sexual dimorphism in Calanoid copepods: morphology and function // Hydrobiologia. No. 453/454. P. 441–466.
329. Ohtsuka S., Huys R., Boxshall G.A. & Ito T., 1992. *Misophriopsis okinawensis* sp. nov. (Crustacea: Copepoda) from hyperbenthic waters off Okinawa, south Japan, with definitions of related genera *Misophria* Boeck, 1864 and *Stygomisophria* gen. n. // Zoological Science. Tokyo V. 9. No. 4. P. 859–874.
330. Ohtsuka S., Nishida S. & Machida R.J., 2005. Systematics and zoogeography of the deep-sea
331. hyperbenthic family Arietellidae (Copepoda: Calanoida) collected from
332. the Sulu Sea // Journal of Natural History. V. 39. No. 27. P. 2483-2514.
333. Ohtsuka S., Reid J.W., 1998. Phylogeny and zoogeography of the planktonic copepod genus *Tortanus* (Calanoida: Tortanidae), with establishment of a new subgenus and descriptions of two new species // Journal of Crustacean Biology. V.18. No. 4. P. 774–807.
334. Ohtsuka S., Roe H.S.J. & Boxshall G.A., 1993. A new family of calanoid copepods, the Hyperbionycidae, collected from the deep-sea hyperbenthic community in the northeastern Atlantic // Sarsia. V. 78. No. 1. P. 69–82.
335. Ohtsuka S., Soh H.Y. & Nishida S., 1997. Evolutionary switching from suspension feeding to carnivory in the calanoid family Heterorhabdidae (Copepoda) // Journal of Crustacean Biology. V. 17. No. 4. P. 577–595.
336. Ohtsuka S., Takeuchi I. & Tanimura A., 1998. *Xanthocalanus gracilis* and *Tharybis magna* (Copepoda: Calanoida) rediscovered from the Antarctic Ocean with baited traps // Journal of Natural History. London. V. 32. No. 6. P. 785–804.

337. Othman B.H.R. & Greenwood J.G., 1994. A new genus with three new species of copepods from the family Diaixidae (Crustacea: Calanoida), and a redefinition of the family // *Journal of Natural History*. V. 28. P. 987–1005.
338. Owre H. B. & Foyo M., 1967. Copepods of the Florida Current. (Fauna Caribaea, No.1 (Crustacea, pt. I: Copepoda). 137 pp.
339. Park T., 1968. Calanoid Copepods from the Central North Pacific Ocean // *Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S.* V. 66. No. 3. P. 527–572.
340. Park T., 1970. Calanoid copepods from the Caribbean Sea and Gulf of Mexico. 2. New species and new records from plankton samples // *Bulletin of Marine Science*. V. 20. No. 2. P. 472–546.
341. Park T., 1973. Redescription of *Gaetanus intermedius* Campbell (Calanoida: Copepoda) from the Type Locality // *J. Fish. Res. Bd. Can.*, V. 30. No. 10. P. 1597–1600.
342. Park T., 1980. Calanoid copepods of the genus *Scolecithricella* from antarctic and subantarctic waters / *Biology of the Antarctic Seas IX*. Antarctic Research Series. V. Washington. V. 31. No. 2. P. 25–79.
343. Park T., 1982. Calanoid copepods of the genus *Scaphocalanus* from antarctic and subantarctic waters / *Biology of the Antarctic Seas XI*. Antarctic Research Series. Washington. V. 34. No. 2. P. 75–127.
344. Park T., 1983 a. Calanoid copepods of some scolecithricid genera from antarctic and subantarctic waters / *Biology of the Antarctic Seas XIII*. Antarctic Research Series. Washington. V. 38. No. 3. P. 165–213.
345. Park T., 1983 b. Calanoid copepods of the family Phaennidae from antarctic and subantarctic waters / *Biology of the Antarctic Seas XIV*. Antarctic Research Series. Washington. V. 39. No. 5. P. 317–368.
346. Park T., 1986. Phylogeny of calanoid copepods // *Syllogeus*. V. 58. P. 191–196.
347. Park T., 1993. Calanoid copepods of the genus *Euaugaptilus* from Antarctic and Subantarctic waters / *Biology of the Antarctic Seas XXII*. Antarctic Research Series. V. 58: 1–48.

348. Park T., 1995. Taxonomy and distribution of the marine calanoid copepod Family Euchaetidae. Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography. University of California. San Diego. V. 29. 203 p.
349. Park T., 2000. Taxonomy and distribution of the calanoid copepod Family Heterorhabdidae. Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography. University of California. San Diego. V. 31. 269 p.
350. Park T.S., 1967. Two new species of calanoid copepods from the Strait of Georgia, British Columbia, Canada // J. Fish. Res. Bd. Canada. V. 24. No. 2. P. 231–242.
351. Pezzani-Hernandes S., 1975. Descripción de adultos y estadios inmaduros en *Pseudoboeckella poppei* Mrazek, 1901 (Copepoda–Calanoida). Importancia de su morfología externa en la taxonomía y en sus hábitos alimentarios // INACH. Ser.cienc. V. 3. No. 1. P. 28–44.
352. Por F.D., 1979. The copepoda of Di Zahav Pool (Golf of Elat, Red Sea) // Crustaceana. V. 37. No. 1. P. 13–30.
353. Prusova I.Yu., Al-Yamani F., Al-Mutairi H. 2001. *Subeucalanus flemingeri* sp.n. from the Arabian Gulf (Copepoda: Eucalanidae) // Zoosystematica Rossica. V. 10. No. 1. P. 47–54.
354. Prusova I, Smith S.L., Popova E., 2012 [2011]. Calanoid Copepods of the Arabian Sea Region / Sultan Qaboos University Academic Publication Board. – Muscat, Sultanate of Oman. – Sultan Qaboos University Printing Press. 240 p.
355. Ramirez F.C., 1966. Copepodos Calanoidos marinos del area de Mar del Plata con la descripción de *Pontella marplatensis* n. sp. // Boletín del Instituto de Biología Marina, Mar del Plata. V. 11. P. 1–24.
356. Razouls C. & Raibaut A., 1996. Copepodes III. Phylogénie et classification / Ed. Forest, J. Traité de Zoologie. Anatomie, Systematique, Biologie. Masson, Paris. 1002 p. Crustaces VII, fasc. 2: 719–738.
357. Razouls C., de Bovée F., Kouwenberg J. et Desreumaux N., 2005–2013. – Diversité et répartition géographique chez les Copépodes planctoniques

- marins. (сайт, режим доступа: <<http://copepodes.obs-banyuls.fr>>
358. Renz J., Markhaseva E.L. and Schulz K., 2012. *Ryocalanus antarcticus* sp. nov. (Crustacea: Copepoda) – first ryocalanoid from the Southern ocean // Proceedings of the Zoological Institute RAS. V. 316. No. 2. P. 148–158
359. Renz J., Markhaseva E. L. and Schulz K., 2013. *Ryocalanus brasiliensis* sp. nov. (Crustacea: Copepoda, Calanoida), a new ryocalanoid from the South Atlantic and the segregation of Yrocalanus gen. nov. // Zoosyst. Evol. V. 89. №2. P. 247–258 / DOI 10.1002/zoos.201300011
360. Roe H.S.J., 1975. Some new and rare species of calanoid copepods from the northeastern Atlantic // Bulletin of the British Museum (Natural History). Zoology. V. 28. No. 7. P. 295–372.
361. Rose M., 1933. Copépodes pélagiques. Faune de France. V. 26. Paris. 374 p.
362. Rose M., 1956. Les Copépodes pélagiques de la Baie de Cauda (Viet-Nam) // Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris. Serie 2. V. 28. No. 5. P. 458–465.
363. Rose, M., 1957 a. Description de Copepodes nouveaux du plankton marin de Nha-Trang (Viet-Nam) // Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle. Paris. Serie 2. V. 29. P. 235–245.
364. Rose, M., 1957 b. Description de Copepodes nouveaux du plankton marin de Nha-Trang (Viet-Nam) (suite). Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, Serie 2. V. 29. No. 4. P. 328–336.
365. Rose M. & Vaissiere R., 1952. Catalogue préliminaire des Copepodes de l'Afrique du Nord // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord. V. 43. P. 113–136.
366. Sars G.O., 1894. Contributions to the knowledge of the freshwater Entomostraca of New Zealand as shown by artificial hatching from dried mud // Skr. VidenskSelsk. Christiania, mat.–nat. Kl. V. 5. P. 1–62.
367. Sars G.O., 1900. Crustacea / The Norwegian North Polar Expedition 1893–1896. Sci. Res. V. 1. Pt. 5. 141 p.
368. Sars G.O., 1903 (= 1901–1903). An Account of the Crustacea of Norway. V. 4.

- Copepoda: Calanoida. Bergen. 171 p.
369. Sars G.O., 1904. Pacifische Plankton – Crustaceen. (Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific. Schauinsland 1896/97) // Zoologischer Jahrbucher, Abteilung fur Systematik. Bd. 19. No. 5. S. 629–646.
370. Sars G.O., 1905. Liste préliminaire des Calanoides recueillis pendant les campagnes de S.A.S. le Prince Albert de Monaco, avec diagnoses des genres et des especes nouvelles (2e partie). Bulletin du Musee Oceanographique de Monaco, 40: 1–24.
371. Sars G.O., 1908. Fresh-water Copepoda from Victoria, southern Australia // Archiv for Matematik og Naturvidenskab. Christiana. V. 29. No. 7. P. 3–24.
372. Sars G.O., 1909. Note preliminaire sur trois formes remarquables de Copepodes, provenant des campagnes de S.A.S. le Prince Albert de Monaco // Bulletin de l'Institut Oceanographique. Monaco. No. 147. P. 1–8.
373. Sars G.O., 1911. *Platycopia perplexa* n. gen. and sp., a remarkable new type of deep-water Calanoida from the Norwegian coast // Archiv for Matematik og Naturvidenskab. Christiana. V. 31. No. 7. P. 1–16.
374. Sars G.O., 1912. Additional notes on fresh-water Calanoida from Victoria, southern Australia // Archiv for Matematik og Naturvidenska. Christiana. V. 32. No. 13. P. 1–20.
375. Sars G.O., 1919–1921. Copepoda. Supplement. Parts I & II. Calanoida, Harpacticoida (part) // An Account of the Crustacea of Norway. Bergen. V. 7. P. 1–24.
376. Sars G.O., 1924–1925. Copépodes particulièrement bathypélagiques provenant des campagnes scientifiques du Prince Albert Ier de Monaco. Résultats des Campagnes Scientifiques du Prince Albert Ier de Monaco. V. 69. [Atlas 1924, 127 pls, text 1925, 408 p.].
377. Schulz K., 1981. *Tharybis minor* sp.n. (Copepoda: Calanoida: Tharybidae) aus dem nordwestafrikanischen Auftriebsgebiet mit Anmerkungen zur Gattung *Tharybis* Sars // Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. Hamburg. Bd. 78. S. 169–177.
378. Schulz K., 1986. *Temoropia setosa* sp. n. (Copepoda: Calanoida: Temoridae)

- aus dem Kanarenstromgebiet (Nordost–Atlantik) mit Anmerkungen zur Gattung *Temoropia* T. Scott // Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. Hamburg. Bd. 83. S. 139–146.
379. Schulz K., 1987. Zwei neue Arten der Gattung *Scaphocalanus* (Copepoda: Calanoida: Scolecithricidae) aus dem subtropischen Nordostatlantik // Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. Hamburg. Bd. 84. S. 105–113.
380. Schulz K., 1990. *Pterochirella tuerkayi* new genus, new species, an unusual calanoid copepod from the deep Gulf of Aden (Indian Ocean) // Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut. Hamburg. Bd. 87. S. 181–189.
381. Schulz K., 1991. New species of the family Scolecithricidae (Copepoda: Calanoida) from the Arabian Sea // Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. Hamburg. Bd. 88. S. 197–209.
382. Schulz K., 1992. *Kunihulsea arabica*, a new genus and species of calanoid copepod from the Arabian Sea // Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. Hamburg. Bd. 89. S. 175–180.
383. Schulz K., 1993. New species of Discoidae from the eastern North Atlantic (Copepoda: Calanoida) // Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. Hamburg. Bd. 90. S. 197–207.
384. Schulz K., 1996 a. *Mospicalanus schielae*, a new genus and species of calanoid copepod (Crustacea: Spinocalanidae) from deep Antarctic water // Polar Biology. V. 16. P. 595–600.
385. Schulz K., 1996 b. *Frigocalanus rauscherti*, a new genus and species of hyperbenthic copepod (Calanoida: Clausocalanoidea) from the sublittoral of King George Island (Antarctica) // Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. Hamburg. Bd. 93. S. 73–82.
386. Schulz K., 1998. A new species of *Xantharus* Andronov, 1981 (Copepoda: Calanoida) from the mesopelagic zone of the Antarctic ocean // Helgoländer Meeresuntersuchungen. Bd. 52. No. 1. S. 41–49.
387. Schulz K., 2003. A new species of the genus *Disco* (Copepoda, Calanoida,

- Discoidea) from the eastern North Atlantic // *Sarsia*. V. 88. No. 2. P. 107–112.
388. Schulz K., 2005. New species of benthopelagic copepods (Crustacea, Calanoida) from the deep Southern Ocean // *Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. Hamburg*. Bd. 102. S. 51–70.
389. Schulz K., 2006. New species and genus of calanoid copepods (Crustacea) from benthopelagic collections of the deep Weddell Sea, Southern Ocean // *Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. Hamburg*. Bd. 103. S. 47–68.
390. Schulz K. & Beckmann W., 1995. New benthopelagic tharybids (Copepoda: Calanoida) from the deep North Atlantic // *Sarsia*. V. 80. No. 3. P. 199–211.
391. Schulz K. & Markhaseva E.L., 2000. *Parabradyidius angelikae*, a new genus and species of benthopelagic copepod (Calanoida: Aetideidae) from the deep Weddell Sea (Antarctica) // *Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. Hamburg*. Bd. 97. S. 77–89.
392. Scott A., 1909. The Copepoda of the Siboga Expedition. Part I. Free-swimming, littoral and semi-parasitic Copepoda / *Siboga Expeditie*. Leiden. V. 29a. 323 p.
393. Scott T., 1894. Report on Entomostraca from the Gulf of Guinea, collected by John Rattray, B. Sc. // *Transactions of the Linnean Society of London*. Series 2. Zoology. V. 6. No. 1. P. 1–161.
394. Scott T., 1899. Report on the Marine and Freshwater Crustacea from Franz-Joseph Land // *J. Linn. Soc. (Zool.)*. V. 27. P. 60–126.
395. Scott T., 1909. On some new and rare Entomostraca from the Scottish Seas // *Ann. Mag. Nat. Hist.* V. 8. No. 3. P.122–130.
396. Sewell R.B.S., 1912. Notes on the surface-living Copepoda of the Bay of Bengal, I and II. // *Records of the Indian Museum*. Calcutta. V. 7. P. 313–382.
397. Sewell R.B.S., 1914. Notes on the surface Copepoda of the Gulf of Mannar // *Spolia Zeylanica*. V. 9. P. 191–262.
398. Sewell R.B.S., 1929. The Copepoda of Indian Seas. Calanoida // *Memoirs of the Indian Museum*. Calcutta. V. 10. P. 1–221.
399. Sewell R.B.S., 1932. The Copepoda of Indian Seas. Calanoida // *Memoirs of*

- the Indian Museum. Calcutta. V. 10. P. 223–407.
400. Sewell R.B.S., 1947. The free-swimming planktonic Copepoda. Systematic account / Scientific Reports of the John Murray Expedition 1933–1934 // British Museum of natural History. V. 8. No. 1. P. 1–303.
401. Shen Chia-jui & Li Foo-siang, 1963. The estuarine Copepoda of Chiekong and Zaikong rivers, Kwantung province, China // Acta Zoologica Sinica. V. 15. No. 4. P. 571–592.
402. Shen Chia-jui & Li Foo-siang, 1966. On the estuarine copepods of Chaikiang River, Kwantung Province // Acta Zootaxonomica Sinica. V. 3. P. 213–223.
403. Shimode S., Toda T. & Kikuchi T., 2000. *Ryocalanus spinifrons*, a new species of Ryocalanidae (Copepoda: Calanoida), from the southwestern part of Sagami Bay, Japan // Hydrobiologia. V. 432. P. 127–133.
404. Shmeleva A.A., 1965. New species of the planktonic copepods from the Adriatic Sea // Bulletin de l'Institut Océanographique. Monaco. V. 65. No. 1358. P. 1–15.
405. Soh H.Y., Ohtsuka S., Imabayashi H. & Suh H.L., 1999. A new deep-water calanoid copepod and the phylogeny of the genus *Nullosetigera* nom. nov. in the Nullosetigeridae nom. nov. (pro Phyllopus: Phyllopodidae) from Japanese waters // Journal of Natural History. V. 33. No. 11. P. 1581–1602.
406. Steuer A., 1904. Copepoden der Valdivia Expedition // Zool. Anz. V. 27. P. 593–598.
407. Steuer A., 1924 [1923]. Bausteine zu einer Monographie der Copepodengattung Acartia. 1. Die Arten der Gattung Acartia Dana. 2. Die Grosse der Hochsee-Acartien in ihrer Abhängigkeit von der Dichte des Meerwassers. Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Innsbruck, 1 (5): 91–144 (separate: 1–56), figs. 1–179, pls. 1–5, maps 1–6. [dated 1923]
408. Steuer A., 1926. Revision der Copepodengattung Tortanus Giesbr. // Bollettino della Societa Adriatica di Scienze Naturali. Trieste. V. 29. P. 49–69.
409. Suárez-Morales E. & Iliffe T.M., 1996. New superfamily of Calanoida

- (Copepoda) from an anchialine cave in the Bahamas // *Journal of Crustacean Biology*. V. 16. No. 4. P. 754–762.
410. Suárez-Morales E. & Iliffe T.M., 2005. A new *Exumella* Fosshagen (Crustacea: Copepoda: Ridgewayiidae) from anchialine waters of the western Caribbean, with comments on regional biogeography // *Bulletin of Marine Science*. V. 77. No. 3. P. 409–423.
411. Suárez-Morales E. & Iliffe T.M., 2007. A new genus of the Ridgewayiidae (Copepoda: Calanoida) from a carstic cave of the western Caribbean // *Journal of Crustacean Biology*. V. 27. No. 2. P. 339–350.
412. Tanaka O., 1956 a. Rare species of Copepoda Calanoida taken from the Izu region // *Breviora*. V. 64. P. 1–8.
413. Tanaka O., 1956 b. The pelagic copepods of the Izu region, Middle Japan. Systematic account II. Families Paracalanidae and Pseudocalanidae // *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* V. 5. No. 3. P. 367–406.
414. Tanaka O., 1957 a. The pelagic copepods of the Izu region, Middle Japan. Systematic account III. Family Aetideidae (Part 1) // *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* V. 6. No. 1. P. 31–68.
415. Tanaka O., 1957 b. The pelagic copepods of the Izu region, Middle Japan. Systematic account IV. Family Aetideidae (Part 2) // *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* V. 6. No. 2. P. 169–207.
416. Tanaka O., 1958. The pelagic copepods of the Izu region, Middle Japan. Systematic account, V. Family Euchaetidae // *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* V. 6. No. 3. 327–367.
417. Tanaka O., 1960. The pelagic copepods of the Izu region, middle Japan. Systematic account VI. Families Phaennidae and Tharybidae // *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* V. 8. No. 1. P. 85–135.
418. Tanaka O., 1961. The pelagic copepods of the Izu region, middle Japan. Systematic account. VII. Family Scolecithricidae (part 1) // *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* V. 9. No. 1. P. 139–90.

419. Tanaka O., 1962. The pelagic copepods of the Izu region, middle Japan. Systematic account. VIII. Family Scolecithricidae (part 2) // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. V. 10. No. 1. P. 35–90.
420. Tanaka O., 1963. The pelagic copepods of the Izu region, Middle Japan. Systematic account IX. Families Centropagidae, Pseudodiaptomidae, Temoridae, Metridiidae and Lucicutiidae // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. V. 11. No. 1. P. 7–55.
421. Tanaka O., 1964 a. The pelagic copepods of the Izu region, middle Japan. Systematic account X. Family Heterorhabdidae // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. V. 12. No. 1. P. 1–37.
422. Tanaka O., 1964 b. The pelagic copepods of the Izu region, Middle Japan. Systematic account XI. Family Augaptilidae // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. V. 12. No. 1. P. 39–91.
423. Tanaka O., 1964 c. The pelagic copepods of the Izu region, Middle Japan. Systematic account XII. Families Arietellidae, Pseudocyclopidae, Candaciidae and Pontellidae // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. V. 12. No. 3. P. 231–271.
424. Tanaka O., 1965. The pelagic copepods of the Izu region, Middle Japan. Systematic account XIII. Parapontellidae, Acartiidae and Tortanidae // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. V. 12. No. 5. P. 379–408.
425. Tanaka O., 1967. Neritic Copepoda Calanoida from the north-west coast of Kyushu / Proceedings of the Symposium on Crustacea, Ernakulam, 12–15 January 1965. Symposium Series // Marine Biological Association of India V. 2. No. 1. P. 38–50.
426. Tanaka O. & Omori M., 1971. Additional report on calanoid copepods from the Izu region. Part 4. *Haloptilus*, *Augaptilus*, *Centraugaptilus*, *Pseudaugaptilus*, and *Pachyptilus* // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. Vol. XIX. No. 4, P. 249–268.
427. Tang D., Barron H., Goater S, 2008. A new genus and species of Ridgewayiidae (Copepoda: Calanoida) from subterranean waters of

- Northwestern Australia // Journal of Crustacean Biology. V. 28. No. 3. P. 551–563.
428. Ueda H. & Ohtsuka S., 1998. Redescription and taxonomic status of *Sinodiaptomus valkanovi*, a common limnoplanktonic calanoid copepod in Japan, with comparison to the closely related *S. sarsi* // Hydrobiologia. V. 379. P. 159–168.
429. Vaupel Klein J.C. von, 1972. A new character with systematic value in *Euchirella* (Copepoda, Calanoida) // Zoologische Mededelingen. Leiden. V. 47. P. 497–512.
430. Vaupel Klein J.C. von, 1982. A taxonomic review of the genus *Euchirella* Giesbrecht, 1888 (Copepoda, Calanoida). II. The type species, *Euchirella messinensis* (Claus, 1863). A. The female of f. *typica* // Zool. Ferh. V. 198. P. 1–131. Leiden.
431. Vaupel Klein J.C. von, 1984 a. A primer of a phylogenetic approach to the taxonomy of the genus *Euchirella* (Copepoda, Calanoida) // Crustaceana. (Supplement). V. 9. P. 1–194.
432. Vaupel Klein J.C. von, 1984 b. Towards a monograph of *Euchirella*. Thesis. University of Leiden. Leiden, E.J. Brill. 520 p.
433. Vega-Perez L.A. & Bowman T.E., 1992. Description of the pelagic copepod, *Ctenocalanus heronae* Vega-Perez and Bowman, from off Sao Paulo, Brazil (Calanoida: Clausocalanidae) // Proceedings of the Biological Society of Washington. V. 105. No. 1. P. 97–101.
434. Vervoort W., 1946. Biological Results of the Snellius Expedition. XV. The bathypelagic copepoda Calanoida of the Snellius Expedition. I. Families Calanidae, Eucalinidae, Paracalanidae, and Pseudocalanidae // Temminckia. V. 8. P. 1–181.
435. Vervoort W., 1949. Some new and rare Copepoda Calanoida from East Indian seas // Zoologische Verhandlungen. Leiden. V. 5. P. 1–53.
436. Vervoort W., 1951. Plankton copepods from the Atlantic sector of the Antarctic // Verhandlungen der Koninklijke Nederlandse Akademie van

- Wetenschappen, Afd. Natuurkunde, Tweede Reeks. (2). V. 47. No. 4. P 1–156.
437. Vervoort W., 1957. Copepods from antarctic and sub-antarctic plancton samples // In: B.A.N.Z. Antarctic Res. Exped. 1929–1931. Rep. ser.B. Zoology and Botany, V. 3, 160 p.
438. Vervoort W., 1963. Pelagic Copepoda. Part I. Copepoda Calanoida of the families Calanidae up to and including Euchaetidae / Atlantide Report No.7: Scientific Results of the Danish Expedition to the Coasts of Tropical West Africa 1945–1946. V. 7. P. 77–194.
439. Vervoort W., 1964. Notes on two Pacific species of *Centropages* (Copepoda Calanoida), *C. australiensis* Fairbridge, 1944, and *C. aucklandicus* Kramer, 1895 // Crustaceana. Leiden. V. 7. No. 4. P. 293–311.
440. Vervoort W., 1965. Pelagic Copepoda. Part II. Copepoda Calanoida of the families Phaennidae up to and including Acartiidae, containing the description of a new species of Aetideidae / Atlantide Report, Danish Expedition to Coasts of Tropical West Africa 1945–1946. V. 8. P. 9–216.
441. Villalobos L., 2006. Estado de conocimiento de los crustaceos zooplanctonicos dulceacuicolas de Chile // Gayana. V. 70. No. 1. P. 31–39.
442. Vives F. y Shmeleva A., 2007. Crustacea, Copépodos Marinos I. Calanoida. En: Fauna Ibérica / Eds. Ramos, M.A. et al. V. 29. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 1.152 p.
443. Vives F. y Shmeleva A., 2010. Crustacea, Copépodos Marinos II. Non Calanoida. En: Fauna Ibérica / Eds. Ramos, M.A. et al. V. 33. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 486 p.
444. Vyshkvartzeva N.V., 1994. *Senecella siberica* n. sp. and the position of the genus *Senecella* in Calanoida classification // Hydrobiologia. V. 292/293. V. 113–121.
445. Vyshkvartzeva N.V., 2000. Two new genera of Scolecitrichidae and redefinition of *Scolecithricella* Sars and *Amallothrix* Sars (Copepoda, Calanoida) // Zoosystematica Rossica. V. 8. No. 2. P.217–241.
446. Vyshkvartzeva N.V., 2001 [2000]. A key to the genera of Scolecitrichidae,

- with description of a new genus and redescription of two species (Crustacea, Calanoida) // *Zoosystematica Rossica*. V. 9. No. 1. P 77–98.
447. Vyshkvartzeva N.V., 2002. Description of *Xanthocalanus quasiprofundus* sp. n. from the Arctic and redescription of *X. obtusus* and *X. kurilensis* from the North Pacific. (Copepoda: Calanoida: Phaennidae) // *Zoosystematica Rossica*. V. 11. No. 1. P. 91–103
448. Vyshkvartzeva N.V., 2003. A new bathypelagic copepod *Pseudoamallothrix paralaminata* sp. n. from the Arctic Basin and arguments for the transfer of *Xanthocalanus soaresmoreirai* Bjornberg, 1975 to the genus *Pseudoamallothrix* (Calanoida: Scolecitrichidae) // *Zoosystematica Rossica*. V. 12. No. 1. P. 39–47.
449. Vyshkvartzeva N.V., 2005 [2004]. Three bathypelagic scolecitrichids new to the North Pacific, with comments on diagnostic features of Scolecitrichidae and Tharybidae and on the positions of *Heteramalla*, *Rythabis* and *Parkius* (Copepoda: Calanoida) // *Zoosystematica Rossica*. V. 13. No. 2. P.157–180.
450. Vyshkvartzeva N.V. & Prusova I.J., 1997. A new calanoid copepod, *Scaphocalanus somaliensis* from the western Arabian Sea (Copepoda: Scolecitrichidae) // *Zoosystematica Rossica*. V. 6. No. 1/2. P. 33–36.
451. Wheeler E. H., 1970. Atlantic deep-sea calanoid Copepoda // *Smithsonian Contributions to Zoology*. No. 55. P. 1–31.
452. Walter T.C., Boxshall, G., 2009. Centropagidae / Eds Walter, T.C., Boxshall, G. World Copepoda database. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=104081> on 2009-11-11
453. Waggett R.J., 2005. Ecological, Biomechanical and Neurological Correlates of Escape Behavior in Calanoid Copepods. Dissertation ... of Doctor of Philosophy The University of Texas at Austin May. 114 p.
454. Wheeler E. H.J., 1970. Atlantic Deep-Sea Calanoid Copepoda // *Smithsonian Contributions to Zoology*. No. 55. P. 1–31.

455. Wickstead J.H. & Krishnaswamy S., 1964. On *Ivellopsis elephas* (Brady), a rare calanoid copepod. *Crustaceana*. V. 7. No. 1. P. 27–32.
456. Wilson C.B., 1910. The classification of the Copepoda // *Zool. Anz.* No. 35. P. 609–620.
457. Wilson C.B., 1932. The copepods of the Woods Hole region, Massachusetts // *Bulletin of the U. S. National Museum*. No. 158. 635 p.
458. Wilson C.B., 1950. Copepods gathered by the United States Fisheries Steamer “Albatross” from 1887 to 1909, chiefly in the Pacific Ocean // *Bulletin of the United States National Museum*. V. 100. No. 14. P. 141–441.
459. Wilson M.S., 1946. The species of *Platycopia* Sars (Copepoda, Calanoida) // *Smithsonian Miscellaneous Collections*. V.106. No. 9. P. 1–16.
460. Wilson M.S., 1958 a. A review of the copepod genus *Ridgewayia* (Calanoida) with description of new species from the Dry Tortugas, Florida // *Proc. U. S. Nat. Mus.* P. 108. No. 3398. P. 137–179.
461. Wilson M.S., 1958 b. New records and species of calanoid copepods from Saskatchewan and Luisiana // *Can. J. Zool.* V. 36. P. 489–497.
462. With C., 1915. Copepoda 1. Calanoida, Amphascandria // *Danish. Ingolf–Exped.* // V. 3. No. 4. 260 p.
463. Wolfenden R.N., 1906 a [1905]. Notes on the collection of Copepoda. P. 989–1040 / Ed. Stanley Gardiner J. *The Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes*. University Press, Cambridge. 1079 p.
464. Wolfenden R.N., 1906 b. Plankton studies: preliminary notes upon new or interesting species. Pt II. Copepoda. *Rebman Ltd.* London. P. 25–44.
465. Wolfenden R.N., 1911. Die marinen Copepoden der deutschen Südpolar Expedition 1901–1903 / *Deutsche Südpolar Expedition*. Bd. 12 (Zoologie). Hf. 4. S. 181–380.
466. WoRMS, 2009. Bathypontiidae / Eds. Walter T.C., Boxshall G. *World Copepoda database*. Accessed through: *World Register of Marine Species* at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=104078> on 2009–11–12.

467. WoRMS, 2009. Diaptomidae. / Eds. Walter T.C., Boxshall G. World Copepoda database. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.eu/aphia.php?p=taxdetails&id=149688> on 2009–11–12.
468. WoRMS, 2009. Fosshageniidae. Walter, T. Chad (2009) / Eds. Walter T.C., Boxshall G. World Copepoda database. Accessed through the World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=345951> on 2009–11–12.
469. WoRMS, 2009. Temoridae/ Eds. Walter T.C., Boxshall G. World Copepoda database. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=104106> on 2009–11–13.
470. Yeatman H. C. 1969. A redescription of copepod, *Ridgewayia marki*, with description of an unusual specimen // Journal of the Tennessee Academy of Science. V. 44. No. 1. P. 7–10.
471. Yeatman H. C. 1975. Two rediscovered species of littoral copepods from Barbados collections // Journal of the Tennessee Academy of Science. V. 50. No. 1. P. 2–6.

Таблица А. Сравнительная характеристика представителей надсемейств Calanidae s. l., Paracalanidae, Calocalanidae (C), Mecynoceridae (M), Eucalanidae (Eu) и Rhincalanidae (Rh) (по литературным данным).

В скобках указано наличие или отсутствие признака у других видов этого же рода

Признаки	<i>Bathycalanus richardi</i>	<i>Bradycalanus sarsi</i>	<i>Megacalanus princeps</i>	<i>Calanus australis</i>	<i>Calanoides carinatus</i>	<i>Mesocalanus tenuicornis</i>	<i>Neocalanus gracilis</i>	<i>Canthocalanus papper</i>	<i>Cosmocalanus darwini</i>	<i>Nannocalanus minor</i>	<i>Undinula vulgaris</i>	<i>Paracalanus aculeatus</i>	<i>Bestiolina zeylonica</i>	<i>Acrocalanus andersoni</i>	<i>Parvocalanus crassirostris</i>	<i>Delibus nudus</i>	<i>Calocalanus pavo</i>	<i>Mecynocera clausi</i>	<i>Subeucalanus longiceps</i>	<i>Rhincalanus nasutus</i>	
1 Цефалон и Th1 разделены (-), слиты (+), частично (±)	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
2 Th4 и Th5 разделены (-), слиты (+), частично (±)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	±	-	±	+	+	±	±	±	±	
3 Кол-во члеников абдомена самки	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	2(4)	3	3(4)	3	
4 Рострум с нитями (-), массивный (+)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	
5 Внешняя щетинка на Mx2 имеется (+), отсутствует (-)	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?	?	+	-	+(-)	-	+	-	
6 Внутренняя щетинка на B1P1 имеется (+), отсутствует (-)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+(-)	-	-	-	
7 Внутренняя щетинка на B2P1 имеется (+), отсутствует (-)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+	
8 B2 P1 с крючковидным отростком	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
9 Внешний отделенный шип на B2 P2 и P3 имеется (+)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
10 Внешний неотделенный шип на B2 P4 и P5 имеется (+)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
11 Количество члеников RiP1; (±) – они частично разделены	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	2	2	2(1)	2	2(1)	2±	2	2	
12 Внешняя дистальная щетинка на RiP1 имеется (+)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	
13 Количество щетинок на Ri2 P2–P4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	
14 Количество щетинок на Ri3 P2	?	?	8	8	8	8	8	8	8	8	8	7	6	6	7	7	7	5	5	5	
15 Количество щетинок на Ri3 P3	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	7	6	7	7	7	7	5	5	5	
16 Количество щетинок на Ri3 P4	?	?	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	6	7	7	7	7	5	5	5	
17 Количество внешних шипов на Re3 P2–P4	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	
18 CDH у самца имеется (+), отсутствует (-), редуцирован (г)	г	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+	-	-	
19 Зубчики на внешнем крае Re P2–P4 имеются (+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	
20 Зубчики на внутреннем крае B1 P5 имеются (+)	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
21 Членистость одноответвистой P5 самки, левая/правая	P5 - двуответвистые											3/3	1/1	0/0	2/2	2/0	4/4	5/5	0/0	3/3	
22 Членистость одноответвистой P5 самца, левая/правая	P5 - двуответвистые											5/3	5/1	5/0	5/2	5/0	5/4	5/5	4/0	3/3	
(M – Mecynoceridae, Eu – Eucalanidae, Rh – Rhincalanidae)	Calanidae s. l.											Paracalanidae s.str.									

Таблица Г. Сравнительная характеристика некоторых родов семейства Pseudocycloporidae s. l. и предлагаемое объединение родов в подсемейства. В скобках указаны подсемейства: P. – Pseudocycloporinae и E. – Erapteriscinae (по: Андронов, 2007)

Признаки	<i>Pseudocyclops lakshmi</i> (P)*	<i>Boholina crassicephala</i> (P)	<i>Plaacalanus insularis</i> (P)	<i>Ridgewayia fossagensi</i> (P)	<i>Exumella polyarthra</i> (P)	<i>Normanavia minuta</i> (P)	<i>Brattstromia longicauda</i> (P)	<i>Kobralmeria asymetrica</i> (P)	<i>Azygonectes intermedius</i> (P?)	<i>Exumella bucculenta</i> (P?)	<i>Stargata palmeri</i> (P?)	<i>Bomburilla gigas</i> (E.)	<i>Bunderia misonphaga</i> (E.)	<i>Enantostis cavernicola</i> (E.)	<i>Erebonectes nestoticus</i> (E.)	<i>Erapteriscus rapax</i> (E.)	<i>Mihbertha abyssalis</i> sp. n. (E.)
1. Th4 и Th5 разделены (-), слиты (+)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2. Задние углы Th5 самца закруглены (+), оттянуты и заострены (-)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
3. Рострум: нераздвоен (1), раздвоен (2), с нитями (+), без нитей (-)	1-1	1-1	1-1	1-1	1+1	1+1	2-2	2+2	2+2	1-1	2-2	2+2	2+2	2+2	2+2	2+2	2+2
4. Количество свободных члеников антеннулы самки	21	25	23	26	26	25	25	25	27	27	26	26	24	25	27	24	25
5. Членик XXI правой A1 самца слит с XXII+XXIII (+), отделен от (-)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
6. Ri Md имеет (+); редуцирован полностью (-), частично (г)	+	+	+	+	г	+	+	+	г	+	+	г	-	г	+	-	+
7. Наружная щетинка на B2 P1 имеет (+), отсутствует (-)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-
8. Наружная щетинка или шип (ш) на B2 P2 имеет (+), отсутствует (-)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	ш	-	-
9. Наружная щетинка или шип (ш) на B2 P3 имеет (+), отсутствует (-)	ш	+	+	-	ш	-	+	+	ш	-	-	ш	+	-	ш	ш	ш
10. Наружная щетинка на B2 P4 имеет (+), отсутствует (-)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
11. Внутренняя щетинка на Re1 P1 имеет (+), отсутствует (-)	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
12. Общее количество щетинок на Ri2 P1	2	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
18. Общее количество щетинок на Ri3 P1	6	5	5	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	5
14. Общее количество щетинок на Ri3 P2	8	8	7	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	7	8	8	8
15. Общее количество щетинок на Ri3 P4	7	7	6	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
16. Количество внешних шипов на Re3 P3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	2	2	3	3	3	2	3	3
17. Количество внешних шипов на Re3 P4	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	2	3	3	3	2	3	3
18. Количество внешних шипов на Re3 P5 самки	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	3	?
19. Количество члеников Ri P5 самки	3	2	1	2	3	0	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	?
20. Общее количество щетинок на Ri1-3 P5 самки	6	8	8	6	8	0	8	8	8	7	8	8	8	8	8	6	?
21. Внутренняя щетинка на Re1 P5 самки имеет (+), отсутствует (-)	-	-	+	-	+	-	+	+	+	-	+	+	+	-	+	-	?
22. Количество внутренних щетинок на Re3 P5 самки	0	4	4	4	3	2	3	3	4	3	3	4	4	4	4	4	?
23. Проксимальный конец Re3 P5 самки узкий (+), широкий (-)	+	-?	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	?

Таблица Д. Сравнительная характеристика некоторых родов надсемейства Diartomoidea (по литературным данным)

	<i>Diptomus castor</i>	<i>Boeckella tritriculata</i>	<i>Calamoecia australica</i>	<i>Centropages typicus</i>	<i>Gipslandia estuaria</i>	<i>Gladiferens brevicornis</i>	<i>Hemiboeckella searli</i>	<i>Isias clavipes</i>	<i>Limnocalanus macrurus</i>	<i>Osphrantcum labronectum</i>	<i>Parathalassius fagesi</i>	<i>Sinocalanus tenellus</i>	<i>Archidiaptomus aroarus</i>	<i>Calaniprda aqueductis</i>	<i>Pseudodiaptomus marinus</i>	<i>Temora stylifera</i> , ЮВА	<i>Eurytemora velox</i>	<i>Erpischura baikalensis</i>	<i>Heterocope saliens</i>
1. Количество свободных члеников антеннулы ♀	25	25	25	24	25	24	25	24	25	23	24	25	24	24	22	24	24	25	25
2. Се и Th1 слиты (+), разделены (-)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
3. Th4 и Th5 слиты (+), разделены (-)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	+
4. Количество члеников абдомена ♀	3	3	3	3	3	4	3	3	3	4	3	3	4	4	4	3	3	3	3
5. Abd 1 ♀ симметричный (+), асимметричный (-)	-	-	+	-	+	-	+	-	+	+	-	+	-	-	-	+	+	+	+
6. Количество щетинок на фуральной ветви	6	6	6	6	5	5	6	6	6	6	6	6	5	6	6	6	6	4	5
7. Внутренняя щетинка на B2P1	-	-	-	+	-	?	-	+	+	?	-	?	-	?	-	-	+	-	-
8. Внешняя щетинка (или шип) на B2P3	?	-	-	?	-	-	?	?	+	?	-	?	-	?	+	÷	ш	-	-
9. Внешняя щетинка (или шип) на B2P4	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	?	-	?	+	-	ш	-	-
10. Внешняя щетинка (или шип) на B2P5 ♀	-	÷	+	-	-	÷	+	+	+	-	-	+	-	?	+	~	+	+	+
11. Внешняя щетинка (или шип) на B2P5 ♂	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	?	+	+	-	÷	+
12. Количество члеников Ri P1	2	3	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	?	3	1	2	1	1
13. Ri1 и Ri2 P1 слиты (+), разделены (-)	?	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	?	-	?	+	+	+
14. Ri1 и Ri2 P2 слиты (+), разделены (-)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
15. Ri1 и Ri2 P3-P4 слиты (+), разделены (-)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
16. Количество щетинок на Ri3 P2	7	8	8	8	?	8	8	8	8	?	8	?	?	?	8	6	6	?	-
17. Количество внешних шипов на Re1 P1	1	1	1	1	0	?	1	1	0	?	1	?	1	0	1	1	1	1	1
18. Количество внешних шипов на Re2 P1 -	0	1	0	1	0	?	1	1	0	?	0	?	0	0	0	1	1	1	1
19. Количество внешних шипов на Re3 P1	1	2	2	2	1	?	2	2	2	?	1	?	0	1	2	1	2	2	2
20. Количество внешних шипов на Re3 P3-P4	1	2	1	3	2	2	2	3	2	3	2	2?	1	2	2	2	3	2	2
21. Внутренняя щетинка на B1P4	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+	+	?	+
22. Re3 P5 ♀ нормально развит (+), редуцирован (-)	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
23. Количество внутренних щетинок на Re3 P5 ♀	0	4	4	4	4	2	3	4	4	4	2	4	?	-	-	-	-	-	-
24. Количество члеников Ri P5 ♀	2	3	1	3	3	3	3	1	3	3	3	3	1	0	0	0	0	0	0

Признаки:

(+)- признак присутствует

(-)- признак отсутствует

Таблица Д (продолжение). Сравнительная характеристика некоторых родов надсемейства Diartomoidea

Признаки: (+) – признак присутствует (-) – признак отсутствует	<i>Candacia maxima</i>	<i>Anomalocera patersoni</i>	<i>Calanopia biloba</i>	<i>Epiabidocera amphitrites</i>	<i>Ivellopsis elephas</i>	<i>Labidocera wollastoni</i>	<i>Pontella valida</i>	<i>Pontellina plumata</i>	<i>Pontellopsis regalis</i>	<i>Neopontella tyrica</i>	<i>Parapontella brevicornis</i>	<i>Tortanus derugini</i>	<i>Sulcanus confictus</i>	<i>Acartia longiremis</i>	<i>Acartia spp.</i>	<i>Paracartia africana</i>	<i>Parabidocera grandisipina</i>
	24	20	17	?	22	23	23	15	16	19	19	17	16	18	21	16	15
1. Количество свободных члеников антеннулы ♀	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+
2. Се и Th1 слиты (+), разделены (-)	+	-	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-
3. Th4 и Th5 слиты (+), разделены (-)	3	3	2	3	2	3	2	2	2	3	3	3	4	3	3	3	3
4. Количество члеников abdomena ♀	±	-	+	-	-	-	-	+	-	+	+	+	-	+	+	+	-
5. Abd 1 ♀ симметричный (+), асимметричный (-)	6	6	6	6	5?	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	?
6. Количество щетинок на фуральной ветви	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7. Внутренняя щетинка на B2P1	-	-	-	?	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	?	?	-
8. Внешняя щетинка (или шип) на B2P3	-	-	-	?	-	-	-	?	-	-	-	+	-	-	?	?	-
9. Внешняя щетинка (или шип) на B2P4	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
10. Внешняя щетинка (или шип) на B2P5 ♀	+	+	-	-	-	-	+	+	+	?	+	+	-	+	-	+	+
11. Внешняя щетинка (или шип) на B2P5 ♂	2	3	2	3	3	2	3	3	3	3	3	3	2	2	2	2	2
12. Количество члеников Ri P1	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
13. Ri1 и Ri2 P1 слиты (+), разделены (-)	+	?	+	?	+	?	+	+	+	?	?	+	+	+	+	+	+
14. Ri1 и Ri2 P2 слиты (+), разделены (-)	+	+	+	?	+	+	+	?	+	+	+	+	-	+	+	+	+
15. Ri1 и Ri2 P3–P4 слиты (+), разделены (-)	8	?	8	?	8	?	8	8	?	?	6?	8	7	7?	6	7	6
16. Количество щетинок на Ri3 P2	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1
17. Количество внешних шипов на Re1 P1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1
18. Количество внешних шипов на Re2 P1	2	2	2	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
19. Количество внешних шипов на Re3 P1	3	3	3	?	3	3	3	3	3	3	3	3	2	2	1	2	1
20. Количество внешних шипов на Re3 P3–P4	+	+	-	?	+	?	+	?	+	-?	+	+	+	-	-	-	?
21. Внутренняя щетинка на B1P4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22. Re3 P5 ♀ нормально развит (+), редуцирован (-)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23. Количество внутренних щетинок на Re3 P5 ♀	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1
24. Количество члеников Ri P5 ♀	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1

Приложение Ж. Расширенные латинские названия таксонов¹

Acartia Dana 1846
 Acartia (Acartiura) discaudata Giesbrecht, 1893
 Acartia enzoi Crisafi, 1974
 Acartia longiremis Lilljeborg 1853
 Acartiella Sewell, 1914
 Acartiella sinensis Shen et Lee, 1963
 Acartiidae Sars 1903
 Acrocalanus Giesbrecht 1888
 Acrocalanus andersoni Bowman, 1958
 Aetideidae Giesbrecht 1893
 Aetideopsis Sars, 1903
 Aetideopsis carinata Bradford, 1969
 Aetideopsis temotosa Bradford, 1969
 Aetideus Brady, 1883
 Aetideus arcuatus (Vervoort, 1949)
 Aetideus armatus (Boeck 1872)
 Alloiopodus Bradford, 1969
 Alloiopodus pinguis Bradford, 1969
 Alrhadus Grice, 1973
 Alrhabdus johrdae Grice, 1973
 Amalophora T. Scott, 1894
Amalophora brevicornis Sars, 1902 (=Xanthocalanus brevicornis)
Amalophora macilenta Grice et Hulsemann, 1970 (=Xanthocalanus macilenta)
Amalophora magna T. Scott (=Scaphocalanus magnus)
Amalophora rotunda Grice & Hulsemann, 1970 (=Xanthocalanus rotundus)
 Amalophora smithae Grice, 1962
 Amallothrix Sars, 1925
 Amallothrix longispina Schulz, 1991
 Amallothrix robusta (T.Scott, 1894) (=Scolecithricella robusta)
 Amallothrix tropica (Grice, 1962) (=Scolecithricella tropica =S. beata)
 Anawekia Othman et Greenwood, 1994
 Anawekia spinosa Othman et Greenwood, 1994
 Anomalocera Templeton 1837
 Anomalocera patersoni Templeton 1837
 Antrisocopia prehensilis Fosshagen, 1985
 Archidiaptomus Madhupratap et Haridas, 1978
 Archidiaptomus aroorus Madhupratap et Haridas, 1978
 Arctoconstantinidae Markhaseva et Kosobokova, 2001
 Arctoconstantinus hardingi Markhaseva et Kosobokova, 2001
 Arctodiaptomus (Rhabdodiaptomus) bacillifer (Koelbel 1885)
 Arctodiaptomus (Stenodiaptomus) paulseni (Sars, 1903)

¹ Синонимы выделены курсивом

Arietellidae Sars 1902
 Arietellinae Sars 1902
 Arietelloidea Sars 1902
 Arietellus Giesbrecht, 1893
 Arietellus plumifer Sars, 1905
 Arietellus setosus Giesbrecht, 1893
 Augaptilidae Sars 1905
 Augaptilina G.O. Sars, 1920
 Augaptilinae Sars 1905
 Augaptiloidea Sars 1905
 Augaptilus Giesbrecht 1889
 Augaptilus anceps Farran, 1908
 Augaptilus glacialis G.O. Sars, 1900
 Augaptilus megalurus Giesbrecht 1889
 Azygonectes Fosshagen et Iliffe, 2004
 Azygokeras columbiae Koeller et Littlepage, 1976
 Azygonectes intermedius Fosshagen et Iliffe, 2004
 Azygonectes plumosus Fosshagen et Iliffe, 2004
 Balinella Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001
 Balinella ornata Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001
 Batheuchaeta lamellata Brodsky, 1950
 Bathycalanus Sars, 1905 a
 Bathycalanus inflatus Björnderg, 1968
 Bathycalanus richardi Sars, 1905
 Bathycalanus sverdrupi Johnson, 1958
Bathypontia Sars, 1905 (=Temorites)
 Bathypontiidae Brodsky 1950
Bestiola Andronov, 1972 (=Bestiolina)
 Bestiolina Andronov, 1991(=*Bestiola*)
 Bestiolina similis (Sewell, 1914)
 Bestiolina zeylonica (Andronov, 1972)
 Boeckella Guerne de et Richard, 1889
 Boeckella dilatata Sars, 1904
 Boeckella minuta Sars, 1896
 Boeckella poppei (Mrázek, 1901)
 Boeckella propinqua Sars, 1904
 Boeckella opaqua Fairbridge, 1945
 Boeckella spinogibba Defaye, 1998
 Boeckella triarticulata G.M.Thomson 1883
 Bofuriella Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001
 Bofuriella vorata Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001
 Boholina Fosshagen, 1989
 Boholina crassicephala Fosshagen, 1989
 Boholina parapurgata Boxshall et Jaume, 2012
 Boholinidae Fosshagen et Iliffe 1989

Bomburiella Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001
 Bomburiella gigas Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001
 Brachycalanus Farran 1905
 Brachicalanus antarcticus Schulz, 2005
 Brachycalanus bjornbergae Campaner, 1978
 Brachycalanus flemingeri Ferrari et Markhaseva, 2000
 Brachycalanus minutus Grice, 1972
 Brachycalanus ordinarius (Grice, 1972) (=Xanthocalanus ordinarius)
 Brachycalanus rothlisbergi Othman et Greenwood, 1988
 Bradfordiella Andronov, 2007
 Bradfordiella fowleri (Farran, 1926)
 Bradfordiella kurchatovi Andronov, 2007
 Bradycalanus A. Scott, 1909
 Bradycalanus pseudotypicus enormis Björnberg, 1968
 Bradycalanus sarsi (Farran, 1939)
 Bradyetes Farran, 1905
 Bradyetes florens Grice et Hulsemann, 1967
 Bradyetes matthei Johannessen 1976
 Bradyidius Giesbrecht 1897
 Bradyidius robustus Bradford, 1969
 Brattstromia Fosshagen, 1991 (b: Fosshagen, Iliffe, 1991),
 Brattstromia longicaudata Fosshagen et Iliffe, 1991
 Brodskius benthopelagicus Markhaseva et Ferrari, 2005
 Brodskius paululus (Park, 1970) (=Xanthocalanus paululus)
 Brunella Smith, 1909 (=Calamoecia Brady 1906)
 Brunella longicornis Sars, 1912 (=Calamoecia longicornis)
 Bryaxis Sars, 1902 (=Comantenna)
 Bunderia Jaume et Humphreys, 2001
 Bunderia misophaga Jaume et Humphreys, 2001
 Byratis Markhaseva et Ferrari, 2005
 Byratis volcani Markhaseva et Ferrari, 2005
 Caiconectes Fosshagen et Iliffe, 2007
 Calamoecia Brady 1906
 Calamoecia australica Sars, 1908
 Calamoecia frigida Bayly, 1961
 Calamoecia halsei Bayly, 1998
 Calamoecia longicornis (Sars, 1912) (=Brunella longicornis)
 Calamoecia tasmanica (G.W. Smith 1909)
 Calanidae Dana 1849
 Calanipeda Kritschagin, 1873 (=Poppella)
 Calanipeda aquaedulcis Kritschagin 1873
 Calanoides Brady, 1883
 Calanoides carinatus (Kröyer 1849)
 Calanoides patagoniensis Brady, 1883
 Calanoides philippinensis Kitou et Tanaka, 1969

Calanopia Dana 1852
 Calanopia minor A.Scott 1902
 Calanopia biloba Bowman 1957
 Calanus Leach 1816
 Calanus australis Brodsky 1959
 Calanus finmarchicus (Gunnerus 1770)
 Calanus glacialis Jaschnov 1955
 Calanus hyperboreus (Kröyer 1838)
 Calanus propinquus Brady, 1883
 Calanus sinicus Brodsky 1965
 Calanus tonsus (Brady, 1883)
 Calocalanidae Bernard 1958
 Calocalanus Giesbrecht 1888
 Calocalanus contractus Farran, 1926
 Calocalanus gresei Shmeleva, 1973
 Calocalanus lomonosovi Shmeleva, 1975
 Calocalanus longifurca Shmeleva, 1975
 Calocalanus longisetosus Shmeleva, 1965
 Calocalanus minutus Andronov, 1973
 Calocalanus omaniensis Shmeleva, 1975
 Calocalanus pavo (Dana 1849)
 Calocalanus pavoninus Farran, 1936
 Calocalanus pseudocontractus Bernard, 1958
 Campaneria latipes Ohtsuka, Boxshall et Roe, 1994
 Candacia Dana 1846
 Candacia catula (Giesbrecht 1889)
 Candacia maxima Vervoort, 1957
 Candacia norvegica (Boeck 1865)
 Candacia rotundata Wolfenden, 1904
 Candaciidae Giesbrecht 1893
 Canthocalanus A.Scott, 1909
 Canthocalanus pauper (Giesbrecht 1888)
 Caudacalanus Markhaseva et Schulz, 2008
 Caudacalanus mirus Markhaseva et Schulz, 2008
 Cenognatha Bradford-Grieve, 2001
 Centraugaptilus Sars, 1920
 Centraugaptilus rattrayi (T.Scott 1893)
 Centropages Kröyer 1848
 Centropagidae Giesbrecht 1893
 Centropaginae Giesbrecht 1893
Centropagoidea Giesbrecht 1893 (=Diaptomoidea)
 Centropages Kröyer 1848
 Centropages australiensis Fairbridge 1944
 Centropages calaninus (Dana 1849)
 Centropages caribbaensis Park, 1970

Centropages furcatus (Dana 1849)
 Centropages orsinii Giesbrecht 1889
 Centropages typicus Kröyer 1849
 Cephalophanes Sars, 1907
Cetochilus Claus, 1863 (=Calanus Leach 1816)
 Chiridiella Sars 1907
 Chiridiella pacifica Brodsky, 1950
 Chiridius Giesbrecht, 1893
 Chiridius gracilis Farran, 1908
 Clausocalanidae Giesbrecht 1893 (=Pseudocalanidae)
 Clausocalanus Giesbrecht 1888
 Clausocalanus brevipes (Brady, 1883)
 Clausocalanus furcatus Frost et Fleminger, 1968
 Comantenna Wilson C.B., 1924 (=Bryaxis)
 Comantenna recurvata Grice et Hulsemann, 1970
 Cornucalanus Wolfenden 1905
 Cornucalanus notabilis Brodsky et Zvereva, 1976
 Cornucalanus robustus Vervoort, 1957
 Cornucalanus simplex Wolfenden 1905
Corynura Brady, 1883 (=Tortanus Giesbrecht, 1898)
 Cosmocalanus Bradford et Jillett, 1974
 Cosmocalanus darwinii (Lubbock 1860)
 Crassantenna Cole, Green, Croft et Rawlins 1972
 Crassarietellus Ohtsuka, Boxshall et Roe, 1994
 Crassarietellus huysi Ohtsuka, Boxshall et Roe, 1994
 Crassarietellus sp. Ohtsuka, Boxshall et Roe, 1994
 Crassarietellus sp. (=Scottula abyssalis Sars, 1905 – только самец)
 Cryptonectes Fosshagen et Iliffe, 2004
 Cryptonectes brachiceratus Fosshagen et Iliffe, 2004
 Ctenocalanus Giesbrecht 1888
 Damkaeria Fosshagen 1983
 Damkaeria falcifera Fosshagen, 1983
 Delibus Andronov, 2007 (=Delius Andronov, 1972)
 Diaixidae Sars 1902
 Diaixis Sars, 1902
 Diaixis asymmetrica Grice et Hulsemann, 1970
 Diaixis hibernica (A.Scott 1896)
 Diaixis pygmaea (T.Scott 1899)
 Diaptomidae Baird 1850
 Diaptominae Baird 1850
 Diaptomini Baird 1950
 Diaptomoidea Baird 1850
 Diaptomus Westwood 1836
 Diaptomus breweri M.S.Wilson, 1958
 Diaptomus castor (Jurine 1820)

Diaptomus sanguineus Forbes 1876
Dias Lilljeborg 1853 (=Acartia)
 Disco Grice et Hulsemann, 1965
 Disco erythraeus Gordejewa, 1974
 Disco fiordicus Fosshagen, 1967
 Disco inflatus Grice et Hulsemann, 1965
 Disco intermedius Gordejewa, 1976
 Disco longus Grice et Hulsemann, 1965
 Disco oviformis Park, 1970
 Disco triangularis Markhaseva et Kosobokova, 1998
 Disco tropicus Gordejewa, 1974
 Discoidae Gordejewa 1975
 Disseta Giesbrecht 1899
 Disseta magna Bradford, 1971
Disseta minuta Grice et Hulsemann, 1965 (=Microdisseta minuta)
 Disseta palumbii Giesbrecht 1889
 Disseta scopularis (Brady, 1883)
Dolichocera Bernard, 1958 (=Dolichocera = Mecynocera)
Dolichocera Bernard, 1963 (=Dolichocera = Mecynocera)
 Drepanopus bungei Sars 1898
 Drepanopus pectinatus Brady, 1883
 Dussartopages Huys, 2009 (=Parathalassius Dussart, 1986)
 Dussartopages fagesi (Dussart, 1986)
 Edaxiella Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001
 Edaxiella rubra Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001
 Enantronia Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001
 Enantronia canariensis Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001
 Enantronoides Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001
 Enantiosis Barr, 1984
 Enantiosis belizensis Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001
 Enantiosis cavernicola Barr, 1984
 Enantronoides bahamensis Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001
 Epacteriscidae Fosshagen 1973
 Epacteriscus Fosshagen, 1973
 Epacteriscus rapax Fosshagen, 1973
 Epilabidocera amphitrites McMurrich 1916
 Epilabidocera longipedata Sato 1913
 Epischura Forbes 1882
 Epischura baikalensis Sars 1900
 Epischura massachusettsensis Pearse 1906
 Epischura nordenskoildi Lillieborg 1889
 Erebonectes Fosshagen, 1985
 Erebonectes nesioticus Fosshagen, 1985
 Erebonectoides Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001
 Erebonectoides macrochaetus (Fosshagen et Iliffe, 1994)

Euaugaptilus Sars, 1920
 Euaugaptilus aliquantus Park, 1993
 Euaugaptilus angustus (Sars, 1905)
 Euaugaptilus austrinus Park, 1993
 Euaugaptilus brevirostratus Park, 1993
 Euaugaptilus brevirostris Park, 1993
 Euaugaptilus bullifer (Giesbrecht 1889)
 Euaugaptilus digitatus Sars, 1920
 Euaugaptilus facilis (Farran, 1908)
 Euaugaptilus gibbus (Wolfenden 1904)
 Euaugaptilus hardocephalus Park, 1993
 Euaugaptilus hecticus (Giesbrecht 1889)
 Euaugaptilus laticeps (Sars, 1905)
 Euaugaptilus latifrons (Sars 1907)
 Euaugaptilus longicirrhus (Sars, 1905)
 Euaugaptilus longimanus (Sars, 1905)
 Euaugaptilus nodifrons Sars, 1905
 Euaugaptilus oblongus Sars, 1905
 Euaugaptilus penicillatus Sars, 1920
 Euaugaptilus perasetosus Park, 1993
 Euaugaptilus quaesitus Grice et Hulsemann, 1967
 Euaugaptilus rigidus (Sars 1907)
 Euaugaptilus tenuicaudis (Sars, 1905)
 Euaugaptilus truncatus Sars, 1905
 Euaugaptilus vescus Park, 1970
 Euaugaptilus vicinus Sars, 1920
 Eucalanidae Giesbrecht 1893
 Eucalaninae Giesbrecht 1893
 Eucalanoidea Giesbrecht 1893
 Eucalanus Dana 1852
 Eucalanus californicus Johnson 1938
 Eucalanus bungii Giesbrecht, 1893
Eucalanus attenuatus Dana 1849 (=Pareucalanus attenuatus)
Eucalanus crassus Giesbrecht 1888 (=Subeucalanus crassus)
Eucalanus longiceps Matthews 1925 (=Subeucalanus longiceps)
Eucalanus pileatus Giesbrecht 1888 (=Subeucalanus pileatus)
 Euchaeta Phillippi 1843
 Euchaeta rimana Bradford 1974
 Euchaetidae Giesbrecht 1893
 Euchirella Giesbrecht 1888
Euchirella intermedia With, 1915 (=Euchirella truncata)
 Euchirella messinensis (Claus, 1863)
 Euchirella rostrata Claus 1866
 Euchirella similis Wolfenden, 1911
 Euchirella truncata Esterly 1911 (=Euchirella intermedia)

Eudiaptomus intermedius (Steuer 1897)
 Eurytemora Giesbrecht 1881
 Eurytemora affinis (Poppe 1880) (=Eurytemora hirundo)
 Eurytemora americana Williams 1906
 Eurytemora brodskii Kos, 1993
 Eurytemora herdmani Thompson et A.Scott 1897
 Eurytemora hirundo Giesbrecht 1881 (=Eurytemora affinis)
 Eurytemora velox Lilljeborg 1853
 Eurytemorinae Andronov subfam. n.
 Exumella Fosshagen, 1970
 Exumella mediterranea Jaume et Boxshall, 1995
 Exumella polyarthra Fosshagen, 1970
 Exumella tuberculata Grahame, 1979
 Exumella tsonot Suarez-Morales et Iliffe, 2005
 Exumellina Fosshagen, 1998
 Exumellina bucculenta Fosshagen et Iliffe, 1998
 Fosshagenia Suárez-Morales et Iliffe, 1996
 Fosshagenia ferrarii Suárez-Morales et Iliffe, 1996
 Fosshagenia suarezi Fosshagen et Iliffe, 2004
 Fosshageniidae Suárez-Morales et Iliffe 1996
 Foxtonia Hulsemann et Grice, 1963
 Foxtonia barbatula Hulsemann et Grice, 1963
 Foxtosognus Markhaseva, 2008
 Foxtosognus rarus Markhaseva, 2008
 Frankferrariini triba n.
 Frankferrarius Markhaseva, 2013
 Frankferrarius admirabilis Markhaseva, 2013
 Frigocalanus rauscherti Schulz, 1996
 Gaetanus Giesbrecht 1888
 Gaussia Wolfenden 1905
 Gippslandia Bayly et Arnott, 1969
 Gippslandia estuarina Bayly et Arnott, 1969
 Gladioferens Henry 1919
 Gladioferens brevicornis Henry 1919 (=Gladioferens pectinatus)
 Gladioferens pectinatus (Brady 1899) (=Gladioferens brevicornis)
 Gladioferens spinosus Henri 1919
 Gladioferens symmetricus Bayly, 1963
 Gloinella Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001
 Gloinella yagerae Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001
 Griceus Ferrari et Markhaseva, 2000
 Griceus buskeyi Ferrari et Markhaseva, 2000
 Grievella Ferrari et Markhaseva, 2000
 Grievella shanki Ferrari et Markhaseva, 2000
 Haloptilus Giesbrecht 1898 (=Hemicalanus)
 Haloptilus acutifrons (Giesbrecht, 1893)

Haloptilus longicornis (Claus, 1863)
 Haloptilus tenuis Farran, 1908
 Hemiboeckella Sars, 1912
 Hemiboeckella searly Sars, 1912
Hemicalanus Dana 1852 (=Haloptilus)
 Hemidiaptomus tarnogradskii Rylov 1926
 Hemirhabdus Wolfenden, 1911
 Hemirhabdus amplus Park, 2000
 Hemirhabdus grimaldii Richard 1893
 Heteramalla Sars 1907
 Heteramalla dubia T.Scott, 1894
 Heteramalla sarsi Roe, 1975
 Hetercope Sars 1863
 Hetercope borealis (Fischer 1851)
 Hetercope caspia Sars 1897
 Hetercope saliens Lilljeborg 1862
 Hetercope septentrionalis Juday et Muttkowski 1915
 Heterocopinae Andronov subfam. n.
Heterochaeta Claus 1863 (=Heterorhabdus Giesbrecht, 1898)
 Heteroptilus Sars, 1920
 Heterorhabdidae Sars 1902
 Heterorhabdinae Sars 1902
 Heterorhabdus Wolfenden, 1911
 Heterorhabdus egregius Heptner, 1972
 Hemirhabdus grimaldii (Richard 1893)
 Heterorhabdus insukae Park, 2000
 Heterorhabdus paraspinosus Park, 2000
 Heterostylites Sars, 1920
 Heterostylites longicornis Giesbrecht 1889
 Hondurella Suárez-Morales et Iliffe, 2007
 Hyperbionychidae Ohtsuka, Roe, Boxshall 1993
 Hyperbionychinae Ohtsuka, Roe, Boxshall 1993
 Hyperbionyx Ohtsuka, Roe, Boxshall, 1993
 Hyperbionyx athesphatos Bradford-Grieve, 2010
 Hyperbionyx pluto Ohtsuka, Roe, Boxshall, 1993
 Hypoacartia Steuer 1915
 Iboyella Boxshall et Jaume, 2003
Ischnocalanus Bernard, 1963 (=Calocalanus Giesbrecht 1888)
 Isias Boeck 1865
 Isias clavipes Boeck 1865
 Isias uncipes Bayly, 1963
Isochaeta Giesbrecht 1889 (=Lucicutia Giesbrecht 1898)
 Issacsicalanus Fleminger, 1983
 Ivellopsis Claus 1893
 Ivellopsis elephas (Brady, 1883)

Jaschnovia Markhaseva, 1980
 Jaschnovia brevis (Farran, 1936)
 Jaschnovia tolli (Linko 1913)
 Karukinka Menu-Marque 2002
 Karukinka fueguina Menu-Marque 2002
 Kirnesius groenlandicus Markhaseva et Semenova, 2005
 Kunihulsea Schulz, 1992
 Kyphocalanidae Markhaseva et Schulz 2009
 Kyphocalanus Markhaseva et Schulz, 2009
 Kyphocalanus atlanticus Markhaseva et Schulz, 2009
 Labidocera Lubbock 1853
 Labidocera aestiva Wheeler 1900
 Labidocera darwinii (Lubbock 1853)
 Labidocera fluviatilis F.Dahl 1894
 Labidocera insolita C.B. Wilson, 1950
 Labidocera laevidentata Brady, 1883
 Labidocera madurae A. Scott, 1909
 Labidocera pavo Giesbrecht 1889
 Labidocera tenuicauda C.B. Wilson, 1950
 Labidocera wollastoni (Lubbock 1857)
Lamellipodia Schmeil 1897 (=Epischura Forbes 1882)
 Lamiantennula Markhaseva et Schulz, 2006
 Lamiantennula longifurca Markhaseva et Schulz, 2006
 Landrumius antarcticus Park, 1983
 Leptocalanus Bernard, 1958
Leucartia Claus, 1863 (=Lucicutia Giesbrecht, 1898)
 Limnocalanus Sars 1863 (=Parabroteas)
 Limnocalanus macrurus Sars 1863
 Limnocalanus michaelsoni (Mrázek, 1901) (=Parabroteas michaelsoni)
 Lophothrix Giesbrecht 1895
 Lophothrix frontalis Giesbrecht 1895
 Lophothrix latipes (T.Scott, 1894)
 Lucicutia Giesbrecht, 1898
 Lucicutia aurita Cleve, 1904
 Lucicutia flavicornis Claus, 1863
 Lucicutia grandis (Giesbrecht 1895)
 Lucicutia wolfendeni Sewell, 1932
 Lucicutia maxima Steuer 1904
 Lucicutia pseudopolaris Heptner, 1969
 Lucicutia parva Grice et Hulsemann, 1965
 Lucicutiidae Sars 1902
 Lucicutiini Sars 1902
 Lutamator Bradford, 1969
 Mazellina Rose, 1957
 Mecynoceridae Andronov 1973

Mecynocera Thompson 1888
Mecynocera clausi Thompson 1888
Megacalanidae Sewell 1947
Megacalanoidea Sewell 1947 (=Calanoidea)
Megacalanus Wolfenden 1904
Megacalanus princeps Wolfenden 1904
Mesaiokeras Matthews, 1961
Mesaiokeras heptneri Andronov, 1973
Mesaiokeratidae Matthews 1961
Mesocalanus Bradford et Jillett, 1974
Mesocalanus lighti Bowman, 1955
Mesocalanus tenuicornis (Dana 1849)
Mesorhabdus Sars, 1905
Mesorhabdus brevicaudatus (Wolfenden 1905)
Mesorhabdus gracilis Sars 1907
Metacalanalis hakuhoae Ohtsuka, Nishida et Machida, 2005
Metacalanus Cleve, 1901 (=Scottula Sars, 1902)
Metacalanus acutioperculum Ohtsuka, 1984
Metacalanus ambariakae (Binet et Dessier, 1968) (=Scottula ambariakae)
Metacalanus aurivillii Cleve, 1901
Metacalanus curvirostris Ohtsuka, 1985
Metaboeckella Ekman, 1905 (=Boeckella Guern et Richard, 1889)
Metadiaptomus chevreuxi Guern et Richard 1894
Methanocalanus Ivanenko, Defaye et Cuoc, 2007
Metridinidae Sars 1902
Metridia Boeck 1864
Metridia ferrari Markhaseva, 2001
Metridia lucens Boeck 1864
Metridia princeps Giesbrecht, 1893
Microdiaptominae Elías-Gutiérrez et Suárez-Morales 1998
Microdiaptomini Elías-Gutiérrez et Suárez-Morales 1998.
Microdiaptomus Osorio-Tafall 1942
Microdiaptomus cokeri Osorio-Tafall 1942
Microdisseta Heptner, 1972
Microdisseta minuta (Grice et Hulsemann, 1965) (=Disseta minuta)
Miheptneria Andronov, 2007
Miheptneria abyssalis Andronov, 2007
Mimocalanus Farran, 1908
Mimocalanus crassus Park, 1970
Minnonectes Fosshagen et Iliffe, 2004
Mixtocalanus Brodsky, 1950
Mixtocalanus robustus Brodsky, 1950
Moebianus Giesbrecht, 1893 (=Stephos T.Scott 1892)
Monacilla Sars, 1905
Monacilla typica Sars, 1905

Monoculus Gunner 1765 (=Calanus Leach 1816)
Monops Lubbock 1853 (=Pontellopsis)
Mospicalanus Schulz, 1996
Mospicalanus schielae Schulz, 1996
Nanocopia Fosshagen, 1988
Nannocalanus Sars, 1925
Nannocalanus elegans Andronov, 2001
Nannocalanus minor (Claus, 1863)
Neoboeckella Bayly, 1992
Neocalanus Sars, 1925
Neocalanus cristatus (Kröyer 1848)
Neocalanus gracilis (Dana 1849)
Neocalanus plumchrus Marukawa 1921
Neocalanus robustior (Giesbrecht 1888)
Neopontella typica A.Scott, 1909
Neorhabdus Heptner, 1972
Neorhabdus latus (Sars, 1905)
Neoscolecithrix Canu 1896 (=Oothrix)
Neoscolecithrix farrani Smirnov 1935
Neoscolecithrix magna (Grice, 1972) (=Oothrix magna)
Normancavia Fosshagen et Iliffe, 2003
Normancavia minuta Fosshagen et Iliffe, 2003
Notodiptomus caperatus Bowman, 1979
Nullosetigera Soh, Ohtsuka, Imabayashi et Suh, 1999 (=Phyllopus)
Nullosetigera aequalis (Sars, 1920)
Nullosetigera auctiseta Soh, Ohtsuka, Imabayashi et Suh, 1999
Nullosetigera helgae (Farran, 1908)
Nullosetigera impar (Farran, 1908)
Nullosetigera mutica (Sars 1907)
Nullosetigeridae Soh, Ohtsuka, Imabayashi et Suh 1999
Oinella Fosshagen, Boxshall et Iliffe, 2001
Oithona spinulosa Lindberg 1950
Omorius Markhaseva et Ferrari, 2005
Onchocalanus Sars, 1905
Oothrix Farran, 1905 (=Neoscolecithrix)
Osphranticum Forbes 1882
Osphranticum labronectum Forbes 1882
Pachyptilus Sars 1920 (=Pseudhaloptilus Wolfenden, 1911)
Parabradyidius Schulz et Markhaseva, 2000
Parabradyidius angelikae Schulz et Markhaseva, 2000
Parabroteas Mrázek 1901 (=Limnocalanus)
Parabroteas michaelsoni Mrázek 1901 (=Limnocalanus michaelsoni)
Paracalanidae Giesbrecht 1893
Paracalaninae Giesbrecht 1893
Paracalanus Boeck 1864

Paracalanus aculeatus Giesbrecht, 1893
 Paracalanus nanus Sars 1907
 Paracalanus parvus (Claus, 1863)
 Paracandacia worthingtoni Grice, 1981
 Paracartia T.Scott, 1894
 Paracartia africana Steuer 1915
 Paracyclops naessi Fosshagen et Iliffe, 1985
 Paradiaptominae Kiefer 1932
 Paradiaptomini Kiefer 1932
 Paradisco Gordejewa, 1975
 Paradisco grandis Gordejewa, 1976
 Paradisco mediterraneus Gordejewa, 1974
 Paradisco nudus Schulz, 1993
 Paraeuchaeta A.Scott, 1909
 Paraeuchaeta norvegica (Boeck 1872)
 Paraheterorhabdus Brodsky, 1950
 Paraheterorhabdus compactus (Sars, 1900)
 Paralabidocera Wolfenden 1908
 Paralabidocera separabilis Brodsky et Zvereva, 1976
 Paramisophria T.Scott 1897
 Paramisophria japonica Ohtsuka, Fosshagen et Go, 1991
 Parapontella Brady 1878
 Parapontella brevicornis (Lubbock 1857)
 Parapontellidae Giesbrecht 1893
 Parapontellinae Giesbrecht 1893
 Parascaphocalanus zenkevitchi Brodsky, 1955
 Parastephos Sars, 1902
Parathalassius Dussart, 1986 – nomen preocc. (=Dussartopages)
Parathalassius fagesi Dussart, 1986 (=Dussartopages fagesi)
 Paraugaptiloides Ohtsuka, Boxshall et Roe, 1994
 Paraugaptilus Wolfenden 1904
 Paraugaptilus buchani Wolfenden 1904
 Paraugaptilus indicus Heinrich, 1995
 Paraugaptilus meridionalis Wolfenden, 1911
 Paraugaptilus similis A.Scott, 1909
 Paraxantharus brittae Schulz, 2006
 Pareucalanus Geletin, 1976
 Pareucalanus attenuatus (Dana, 1849) (=Eucalanus attenuatus)
 Parkiidae Ferrari et Markhaseva 1996
 Parkius karenwishnerae Ferrari et Markhaseva, 1996
 Parundinella Fleminger, 1957
 Parundinella emarginata Grice et Hulsemann, 1970
 Parundinella manícula Fleminger, 1957
 Parvocalaninae Andronov 2014
 Parvocalanus Andronov, 1970

Parvocalanus crassirostris (Dahl, 1894)
 Parvocalanus elegans Andronov, 1972
 Phaenna Claus, 1863
 Phaenna gibbosa Andronov, 2013
 Phaenna spiniphera Claus, 1863
 Phaennidae Sars 1902
 Phaennocalanus Markhaseva, 2002
 Phaennocalanus unispinosus Markhaseva, 2002
 Phyllopidae Brodsky 1950 (=Nullosetigeridae)
 Phyllopiniae Brodsky 1950 (=Nullosetigerinae)
 Phyllopus Brady, 1883 (=Nullosetigera)
 Phyllopus aequalis (Sars, 1920) (=Nullosetigera aequalis)
 Phyllopus auctiseta Soh, Ohtsuka, et al., 1999 (=Nullosetigera auctiseta)
 Phyllopus helgae (Farran, 1908) (=Nullosetigera helgae)
 Phyllopus impar (Farran, 1908) (=Nullosetigera impar)
 Phyllopus muticus Sars, 1907 (=Nullosetigera mutica)
 Pilarella Alvarez, 1985
 Pilarella longicornis Alvarez, 1985
 Placocalanus Fosshagen, 1970
 Placocalanus insularis Fosshagen, 1970
 Platycopia Sars, 1911
 Platycopiidae Sars 1911
 Pleuromamma Giesbrecht, 1898
 Pleuromamma xiphias (Giesbrecht 1889)
 Pontella Dana 1846
 Pontella valida Dana 1852
 Pontellidae Dana 1853
 Pontellina Dana 1949
 Pontellinae Dana 1853
 Pontellopsis Brady, 1883
 Pontoptilus Sars, 1905
 Pontoptilus muticus Sars, 1905
 Pontoptilus pertenuis Sars 1907
 Poppella Richard 1888 (=Calanipeda)
 Procenognatha Markhaseva et Schulz, 2010
 Procenognatha semisensata Markhaseva et Schulz, 2010
 Prodisco Gordejeva, 1975
 Protoparamisophria Ohtsuka, Nishida et Machida, 2005
 Pseudaugaptilus Sars 1907
 Pseudaugaptilus longiremis Sars, 1907
 Pseudeuchaeta magna Bradford, 1969
 Pseudeuchaeta spinata Markhaseva, 1986
 Pseudhaloptilus Wolfenden, 1911 (=Pachyptilus Sars 1920)
 Pseudoamallothrix Vyshkvartzeva, 2000
 Pseudoamallothrix profunda (Brodsky, 1950)

Pseudocalanidae Sars 1902 (=Clausocalanidae)
Pseudocalanus Boeck 1872
Pseudocalanus minutus Kröyer, 1848
Pseudochirella obesa Sars, 1920
Pseudocyclopia T.Scott 1892
Pseudocyclopia insignis Andronov, 1986
Pseudocyclopia stephoides Thompson, 1895 (=Thompsonopia stephoides)
Pseudocyclopidae Giesbrecht 1893
Pseudocyclopiidae Sars 1902
Pseudocyclopoidea Giesbrecht 1893
Pseudocyclops Brady 1872
Pseudocyclops arguinensis Andronov, 1986
Pseudocyclops bahamensis Fosshagen, 1968
Pseudocyclops cokeri Bowman et Gonzalez, 1961
Pseudocyclops crassirostris Brady 1872
Pseudocyclops lakshmi Haridas, Madhupratap et Ohtsuka, 1994
Pseudocyclops lepidotus Barr et Ohtsuka, 1989
Pseudocyclops mirus Andronov, 1986
Pseudocyclops pacificus Vervoort, 1964
Pseudocyclops pumilis Andronov, 1986
Pseudocyclops rostratus Bowman et González, 1961
Pseudocyclops umbraticus Giesbrecht, 1893
Pseudophaenna Sars, 1902
Pseudophaenna typica Sars, 1902
Pseudodiaptomus Herrick 1884
Pseudodiaptomus baylyi Walter 1984
Pseudodiaptomus pelagicus Herrick 1884
Pseudodiaptomus culebrensis Marsh 1913
Pseudodiaptomus galapagensis Grice, 1964
Pseudodiaptomus marinus Sato 1913
Pseudotharybis T.Scott, 1909
Pseudotharybis zetlandicus T.Scott, 1902
Pteriacartia Belmonte 1998
Pterochirella tuerkayi Schulz, 1990
Puchinia obtusa Vyshkvartzeva, 1989
Racovitzanus antarcticus Giesbrecht, 1902
Racovitzanus levis Tanaka, 1961
Ranthaxus Markhaseva et Schulz, 2010
Ranthaxus vermiformis Markhaseva et Schulz, 2010
Rhapidophorus Edwards, 1891
Rhincalanidae Geletin 1976
Rhincalanus Dana 1852
Rhincalanus gigas Brady, 1883
Rhincalanus nasutus Giesbrecht 1888
Rhinomaxillaris Grice et Hulsemann, 1967

Rhinomaxillaris batibia Grice et Hulsemann, 1967
 Ridgewayia Thompson et A.Scott 1903
 Ridgewayia fosshageni Humes et Smith, 1974
 Ridgewayia gracilis Wilson, 1958
 Ridgewayia klausruetzleri Ferrari, 1995
 Ridgewayia marki (Esterly 1911)
 Ridgewayia shoemakeri Wilson, 1958
 Ridgewayia typica Thompson et A.Scott 1903
 Ridgewayia wilsoni Fosshagen, 1970
 Ridgewayiidae Wilson 1958
 Robpalmeria Fosshagen et Iliffe, 2003
 Robpalmeria asymmetrica Fosshagen et Iliffe, 2003
 Rostrocalanidae Markhaseva, Schulz et Martinez Arbizu, 2009
 Rostrocalanus Markhaseva, Schulz et Martinez Arbizu, 2008
 Rostrocalanus cognatus Markhaseva, Schulz et Martinez Arbizu, 2008
 Rostrocalanus peracutus Markhaseva, Schulz et Martinez Arbizu, 2008
 Ryocalanidae Andronov 1974
 Ryocalaninae Andronov 1974
 Ryocalanoidea Andronov 1974
 Ryocalanus Tanaka, 1956
Ryocalanus admirabilis (Andronov, 1992) (=Yrocalanus admirabilis)
Ryocalanus antarcticus (Renz, Markhaseva et Schulz, 2012)
 (=Yrocalanus antarcticus)
Ryocalanus asymmetricus (Markhaseva et Ferrari, 1996)
 (=Yrocalanus asymmetricus)
Ryocalanus bicornis (Markhaseva et Ferrari, 1996) (=Yrocalanus bicornis)
 Ryocalanus bowmani Markhaseva et Ferrari, 1996
 Ryocalanus brasilianus Renz, Markhaseva et Schulz, 2013
 Ryocalanus infelix Tanaka, 1956
 Ryocalanus spinifrons Shimoda, Toda et Kikuchi, 2001
 Rythabis Schulz, 1995
 Rythabis atlantica Schulz, 1995
 Rythabis schulzi Markhaseva et Ferrari, 2005
 Sarsarietellus Campaner, 1984
 Sarsarietellus abyssalis (Sars, 1905)
 Sarsicopia polaris Martinez Arbizu, 1997
 Scaphocalanus Sars, 1900
Scaphocalanus acrocephalus Sars, 1900 (=Scaphocalanus magnus)
 Scaphocalanus difficilis Roe, 1975
 Scaphocalanus magnus (T.Scott, 1894) (=Amallopheora magna)
 Schmackeria Poppe et Richard 1890
 Schmackeria binghami Sewell, 1912
 Schmackeria inopina (Burckhardt 1913)
 Scolecithricella Sars, 1902
Scolecithricella beata Tanaka, 1962 (=Amallothrix tropica)

Scolecithricella laminata (Farran, 1926)
Scolecithricella modica Tanaka, 1962
Scolecithricella paramarginata Schulz, 1991
Scolecithricella paravalida (Brodsky, 1950)
Scolecithricella robusta (T.Scott, 1894) (=Amallothrix robusta)
Scolecithricella tenuiserrata Giesbrecht, 1893
Scolecithricella tropica Grice, 1962 (=Amallothrix tropica)
Scolecithrix Brady, 1883
Scolecithrix danae (Lubbock 1856)
Scolecitrichidae Giesbrecht 1893
Scolecitrichopsis Vyshkvartzeva, 2000
Scolecitrichopsis ctenopus (Giesbrecht 1888)
Scolecitrichopsis elenae Schulz, 2005
Scolecitrichopsis tenuipes (T.Scott, 1894)
Scottocalanus Sars, 1905
Scottula Sars, 1902 (=Metacalanus Cleve 1901)
Scottula ambariakae Binet et Dessier, 1968 (=Metacalanus ambariakae)
Scutogerulus Bradford, 1969
Scutogerulus pelophylus Bradford, 1969
Senecella Juday 1923
Senecella calanoides Juday 1923
Sensiava longiseta Markhaseva et Schulz, 2006
Sinocalanus Burckhardt 1913
Sinocalanus sinensis (Poppe 1889)
Sinocalanus tenellus (Kikuchi 1928)
Sinodiaptomus valkanovi Kiefer 1938
Sognocalanus confertus Fosshagen, 1967
Speodiaptominae Borutzky 1962
Speodiaptomini Borutzky 1962
Spicipes nanseni Grice et Hulsemann, 1965
Spinocalanidae Vervoort 1951
Spinocalaninae Vervoort 1951
Spinocalanoidea Vervoort 1951
Spinocalanus Giesbrecht 1888
Spinocalanus abyssalis Giesbrecht 1888
Spinocalanus elongatus Brodsky, 1950
Spinocalanus longicornis Sars, 1900
Spinocalanus longispinus Brodsky, 1950
Spinocalanus polaris Brodsky, 1950
Spinocalanus similis Brodsky, 1950
Spinocalanus spinosus Farran, 1908
Spinocalanus validus Sars, 1920
Stargatia palmeri Fosshagen et Iliffe, 2003
Stephidae Sars 1902
Stephos T.Scott, 1892

Stepbos maculosus Andronov, 1974
 Stygocyclopia balearica Jaume et Boxshall, 1995
 Stygoridgeawayia Tang, Barron, Goater, 2008
 Subeucalanus crassus Giesbrecht 1888 (= *Eucalanus crassus*)
 Subeucalanus flemingeri Prusova, Al-Yamani et Al-Mutairi, 2001
 Subeucalanus longiceps (Matthews 1925) (= *Eucalanus longiceps*)
 Subeucalanus pileatus (Giesbrecht, 1888) (= *Eucalanus pileatus*)
 Sulcanidae Nicholls 1945
 Sulcanus conflictus Nicholls, 1945
 Temora Baird 1850
 Temora discaudata Giesbrecht 1889
 Temora longicornis (Müller 1785)
 Temora stylifera (Dana 1849)
 Temora turbinata (Dana 1849)
 Temoridae Giesbrecht 1893
 Temorinae Giesbrecht 1893
 Temorites Sars, 1900 (= *Bathypontia*)
 Temorites brevis Sars, 1900
 Temorites discoveryae Grice et Hulsemann, 1965
 Temorites elegans (Sars, 1920) (= *Bathypontia elegans*)
 Temorites elongata (Sars, 1905) (= *Bathypontia elongata*)
 Temorites sarsi (Grice et Hulsemann, 1965) (= *Bathypontia sarsi*)
 Temorites similis (Tanaka, 1965) (= *Bathypontia similis*)
 Temorites spinifera (A.Scott, 1909) (= *Bathypontia spinifera*)
 Temoropia T.Scott, 1894
 Temoropia mayumbaensis T.Scott, 1894
 Temoropia minor Deevey, 1972
 Temoropia setosa Schulz, 1986
 Teneriforma Grice et Hulsemann, 1967
 Teneriforma pakae Andronov, 2013
 Tharybidae Sars 1902
 Tharybis Sars, 1902
 Tharybis angularis Schulz, 1995
 Tharybis asymmetrica Andronov, 1976 (= *Tharybis minor*)
 Tharybis compacta (Grice et Hulsemann, 1970),
 Tharybis crenata Schulz, 1995
 Tharybis fultoni Park, 1967
 Tharybis inflata Andronov, 2003
 Tharybis neptuni (Cleve, 1904)
 Tharybis macrophthalma Sars, 1902
Tharybis minor Schulz, 1981 (= *Tharybis asymmetrica*)
 Tharybis tumidula Andronov, 2003
 Thompsonopia Jaume, Fosshagen, Iliffe, 1999
 Thompsonopia stephoides (Thompson, 1895) (= *Pseudocyclopia stephoides*)
 Thoxancalanus Markhaseva, Laakmann, Renz, 2013

Thoxancalanus spinatus Markhaseva, Laakmann, Renz, 2013
 Tisbe spinulosa Bradford et Wells, 1983
 Tortanidae Sars 1902
 Tortaninae Sars 1902
 Tortanus Giesbrecht, 1898
 Tortanus (Acutanus) angularis Ohtsuka, 1992
 Tortanus (Acutanus) compernis González et Bowman, 1965
 Tortanus (Acutanus) ecornatus Ohtsuka et Reid, 1998
 Tortanus (Atortus) erabuensis Ohtsuka, Fukuura et Go, 1987
 Tortanus denticulatus Shen et Lee, 1963
 Tortanus derjugini Smirnov 1935
 Tortanus lophus Bowman, 1971
 Troglodiptomus Petkovski 1978
 Troglodiptomus sketi Petkovski 1978
 Undeuchaeta Giesbrecht 1888
 Undeuchaeta mayor Giesbrecht 1888
 Undina Dana, 1849 (=Undinula)
 Undinella Sars, 1900
Undinella brevipes Farran, 1908 (=Undinella simplex)
 Undinella oblonga Sars, 1900
 Undinella simplex Wolfenden, 1906 (=Undinella brevipes)
 Undinella stirni Grice, 1971
 Undinula A.Scott, 1909 (=Undina)
 Undinula vulgaris (Dana 1849)
 Valdiviella Steuer 1904
 Valdiviella insignis Farran, 1908
 Xancithrix Markhaseva, 2012
 Xantharus Andronov, 1981
 Xantharus renatehaassae Schulz, 1998
 Xanthocalanus Giesbrecht, 1893
 Xanthocalanus agilis Giesbrecht, 1893
 Xanthocalanus borealis Sars, 1902
 Xanthocalanus brevicornis (Sars, 1902) (=Amallophora brevicornis)
 Xanthocalanus distinctus Grice et Hulsemann, 1970
 Xanthocalanus elongatus Grice et Hulsemann, 1970,
 Xanthocalanus greeni Farran 1905
 Xanthocalanus macilenta (Grice et Hulsemann, 1970) (=Amallophora macilenta)
 Xanthocalanus marlyae Campaner, 1978
 Xanthocalanus meteorae Markhaseva et Schnack-Schiel, 2003
 Xanthocalanus minor Sars, 1902
Xanthocalanus ordinarius Grice, 1972 (=Brachicalanus ordinarius)
Xanthocalanus paululus Park, 1970 (=Brodskius paululus)
 Xanthocalanus pavlovskii Brodsky, 1955
 Xanthocalanus propinquus Sars, 1902
 Xanthocalanus rotundus (Grice & Hulsemann, 1970) (=Amallophora rotunda)

- Yrocalanus admirabilis (Andronov, 1992) (=Ryocalanus admirabilis)
Yrocalanus antarcticus Renz, Markhaseva et Schulz, 2012
(=Ryocalanus antarcticus)
Yrocalanus asymmetricus Markhaseva et Ferrari, 1996
(=Ryocalanus asymmetricus)
Yrocalanus bicornis Markhaseva et Ferrari, 1996 (=Ryocalanus bicornis)
Zenkevitchiella Brodsky, 1955
Zenkevitchiella abyssalis Brodsky, 1955
Zenkevitchiella atlantica Grice et Hulsemann, 1965
Zenkevitchiella crassa Grice et Hulsemann, 1967
Zenkevitchiella tridentae Wheeler, 1970