

УДК 595.324:575.8

А. В. Макрушин, Н. В. Аладин

**О ПРОИСХОЖДЕНИИ CLADOCERA (CRUSTACEA) И
О ЗНАЧЕНИИ ЭТОГО ВОПРОСА ДЛЯ ПОЗНАНИЯ
ЭВОЛЮЦИИ ФАУНЫ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОД**

Концепция Я. И. Старобогатова об этапности заселения первичноводными беспозвоночными континентальных вод объясняет различия в фауне водоемов разного типа, в количестве видов в разных родах и семействах, а также в географическом распространении этих животных. Потомки позже вселявшихся предков требовательнее к качеству воды и чувствительнее к антропогенному ее загрязнению, чем потомки вселявшихся раньше. Поэтому они более ценны как показатели качества пресных вод.

Ключевые слова: Cladocera, эволюция, эфиптии, ангидробиоз.

Эта статья написана под впечатлением от книги А. А. Котова [4], в которой много места отведено происхождению Cladocera (Crustacea). А. А. Котов оспаривает взгляды Я. И. Старобогатова [20] на этот вопрос. Я. И. Старобогатов проблему происхождения Cladocera рассматривает вскользь в книге, посвященной пресноводным моллюскам. В ней он, вслед за Г. Г. Мартинсоном [17—19], делит моллюсков на группы в зависимости от давности вселения их предков из моря в континентальные воды. В отличие от Г. Г. Мартинсона, Я. И. Старобогатов распространяет концепцию этапности заселения вод суши на других гидробионтов. Он различает три группы первичноводных беспозвоночных — палео-, мезо- и неолимнических. Палеолимнические беспозвоночные — самые древние вселенцы. У них нет близких морских родичей. Населяют они не только крупные водоемы, но и пруды и лужи, а также осолоненные континентальные водоемы. Палеолимнические беспозвоночные имеют более широкое географическое распространение, чем нео- и мезолимнические. Роды палеолимнических беспозвоночных, в отличие от нео- и мезолимнических родов, часто включают в себя много видов, а семейства — много родов. Это результат адаптивной радиации, происходившей за время их длительного пребывания в континентальных водах.

Мезолимнические беспозвоночные вселились в континентальные воды позже палеолимнических. Их приспособления к жизни в них поэтому менее совершенны, а ареалы же. Они требовательны к содержанию O₂ в воде, не выносят резких колебаний температуры и из-за этого населяют лишь крупные водоемы. Неолимнические беспозвоночные — самые поздние вселенцы. Они еще меньше, чем мезолимнические, приспособлены ко всему раз-

© А. В. Макрушин, Н. В. Аладин, 2016

нообразию условий жизни в континентальных водах, населяют крупные водоемы, в основном приуроченные к окраинам морей. Ареалы их узкие. Эти виды нуждаются в высоком содержании O_2 в воде, не выносят резких колебаний температуры и имеют близких морских родичей. Число видов в родах неолимитических и мезолимитических беспозвоночных невелико. Вселяясь из моря в континентальные воды, предки каждой группы становились сначала неолимитическими, затем мезолимитическими и, наконец, палеолимитическими [20].

Когда возникли *Cladocera*, неизвестно, так как сохранность их экзоскелетов в ископаемом состоянии плохая [4]. Поэтому Я. И. Старобогатов [20] при делении их на группы использовал не палеонтологические данные, а перечисленные выше косвенные свидетельства разного времени их пребывания в водах суши. Предлагаемое им деление этих рачков он рассматривал как попытку, отмечая сложность решения этой задачи и неполноту своих знаний. Он считал, что неолимитических видов среди *Cladocera* нет. К мезолимитическим видам он относил *Harporoda*, *Onychopoda* и, с некоторым сомнением, — *Holopedidae*. *Anomopoda* и *Sididae* он считал палеолимитическими. Цель этой статьи — обсудить, действительно ли предки *Cladocera* вселялись из моря в континентальные воды поэтапно и какое значение для гидробиологии имеет концепция Я. И. Старобогатова о одновременности заселения первичноводными беспозвоночными континентальных вод.

Предполагается, что *Cladocera* произошли от *Conchostraca* [1]. Результаты изучения оогенеза *Cladocera* склоняют к мнению, что они ответвились от них, когда те были морскими, нео- или мезолимитическими, но никак не в то время, когда они стали уже палеолимитическими [11]. Согласно А. А. Котову [4], *Cladocera* — монофилетическая группа. Если это так, то речи о неодновременности вселения предков *Cladocera* в континентальные воды быть не может, ибо монофилия группы обозначает происхождение ее от одного предка. Я. И. Старобогатов же считает, что *Cladocera* произошли от разных предков [21]. Его мнение основано на фундаментальных признаках, мнение же А. А. Котова — на признаках, филогенетически малозначимых. Мезолимитические *Cladocera* более требовательны к среде, чем палеолимитические [20]. Действительно, исследования, проведенные на волжских водохранилищах и в Финском заливе [2, 12, 13, 15, 16], показали, что большинство подверженных токсикозам *Cladocera* мезолимитические. Различия в требованиях к среде мезо- и палеолимитических *Cladocera* обусловлено особенностями их физиологии. Эти особенности — фундаментальный для филогенетических построений признак. Его Я. И. Старобогатов [20] учитывает, а А. А. Котов [4] — нет. Мнение Я. И. Старобогатова [20, 21] более обосновано, чем мнение А. А. Котова [4]. Дж. Фраер [22] тоже считает, что *Cladocera* — полифилетическая группа.

Но только ли одновременностью вселения в континентальные воды объясняются различия между палео- и мезолимитическими видами? Не вызваны ли эти различия и разной скоростью эволюции потомков первовселенцев? Одни виды могли приспособливаться к новым для них условиям жизни в водах суши быстро, другие медленно. На эту мысль наталкивают *Sididae*, которых Я. И. Старобогатов [20] считал палеолимитическими. Но *Peni-*

lia (Sididae) никак не палеолимнический род. Он представлен одним видом *Penilia avirostris* Dana, 1849, который является вторичноморским. Род *Limnosida* (Sididae) тоже представлен одним видом — *Limnosida frontosa* Sars, 1820, обитателем крупных водоемов [3]. *P. avirostris* и *L. frontosa*, если применять к ним изложенные выше критерии Я. И. Старобогатова [20], — мезолимнические. *Diaphanosoma* же (Sididae) — действительно палеолимнический род. В нем 30 видов. Они встречаются во всех типах континентальных водоемов, в озерах, прудах, лужах, в солоноватых водах [3]. Если Sididae — монофилетическая группа (а так оно, вероятно, и есть), то скорость приспособления к жизни в континентальных водах у разных представителей этого семейства была неодинаковой.

Показатель степени адаптированности к жизни в континентальных водоемах — способность латентных яиц, будучи обезвоженными, оставаться живыми. Эту способность разные Sididae вырабатывали с неодинаковой скоростью. Латентные яйца *Sida crystallina* (O.F.Müller, 1776) при высушивании погибают [8], тогда как у других Sididae, которые встречаются и в лужах, латентные яйца высушивание выдерживают.

Подтверждения гипотезы о разной скорости выработки у Cladocera приспособлений к жизни в континентальных водах можно найти и у Anomopoda. У них латентные яйца заключены в эфиппий. Эфиппий произошел от сбрасываемого при линьке панциря. Малоизмененным сбрасываемым при линьке панцирем он был, вероятно, у первых Anomopoda, когда они были еще эстуарными, нео- или мезолимническими. Таким он остался у *Ophryoxus* [14] и у *Bosmina* [10]. У других Anomopoda эфиппий приобрел черты специализации. У гамогенетических самок Eurysericidae, Chydoridae, Acantholeberidae и некоторых Macrothricidae есть железы, секрет которых служит для приклеивания эфиппиев к подводным предметам [5—7, 9, 14], что предотвращает их захоронение в донных осадках.

У эфиппиев Daphniidae и Moinidae есть приспособления для всплывания. Это облегчает заселение водоемов, так как всплывшие эфиппии легче, чем утонувшие, прилипают к водоплавающим перелетным птицам, разносящим эфиппии. Наличие у Anomopoda видов, эфиппий которых сохранил примитивное строение предков, и видов, у которых он сильно изменен, — также свидетельство разной скорости эволюции видов Anomopoda. Способность латентных яиц не погибать при обезвоживании у Anomopoda тоже разная. Латентные яйца *Bosmina obtusirostris* Sars, 1862 (Bosminidae) при высушивании погибают [10], тогда как у других Anomopoda они высушивание выдерживают. Различия между мезо- и палеолимническими Cladocera объясняется, видимо, не только разновременностью вселения их предков из моря в континентальные воды, но и разной скоростью их эволюции.

Концепция Я. И. Старобогатова [20] о неодновременности вселения первичноводных беспозвоночных в континентальные воды обогатила гидробиологию новым знанием. Из нее следует, что требования видов к среде и их чувствительность к антропогенному загрязнению воды обусловлены их историей. Эта концепция объясняет различия в фаунах водоемов разного типа, в количестве видов в родах и семействах, а также в географическом

распространении видов. Она внесла логику в изучение адаптаций первичноводных беспозвоночных континентальных вод и в списки видов-индикаторов уровня загрязнения вод. В беседе с одним из авторов (А. В. М.), Я. И. Старобогатов говорил, что палеолимнические виды задолго до появления на Земле человека и загрязнения им вод приспособлялись к жизни в условиях естественного загрязнения, к сапробности, к изменениям степени минерализации, к насыщению воды гуминовыми и фульвокислотами и т. д. Благодаря этому они стали менее требовательными к среде и более устойчивыми к ксенобиотикам. Нео- и мезолимнические беспозвоночные, благодаря высоким требованиям к качеству воды, — лучшие показатели уровня загрязнения, чем палеолимнические.

**

Концепція Я. І. Старобогатова щодо етапності заселення первинноводними безхребетними континентальних вод пояснює відмінності у фауні водойм різного типу, у кількості видів у різних родах і родини, а також у географічному розповсюдженні цих тварин. Нащадки предків Cladocera (Crustacea), які вселялися пізніше, більш вимогливі до якості води і чутливі до її антропогенного забруднення, ніж нащадки тих, які вселялися раніше. Тому вони більш цінні як показники якості води водойм.

**

Conception of Ya.I. Starobogatov about phased settling continental waters by primary aquatic invertebrates explains differences in the fauna of water bodies of different types, in the number of species in different genera and families and in the geographical distribution of these animals. Descendants of later settled species are more demanding water quality and more sensitive to anthropogenic pollution than descendants of earlier settled species. Therefore they are more important as indicators of water quality.

**

1. Бойкова О.С. К вопросу о происхождении Cladocera (Crustacea, Branchiopoda): новое осмысление старой гипотезы // Зоол. журн. — 2015. — Т. 94, № 2. — С. 133—149.
2. Голубков С.М., Макрушин А.В. Патологические явления у Cladocera (Crustacea) из восточной части Финского залива Балтийского моря // Гидробиол. журн. — 2012. — Т. 48, № 4. — С. 31—34.
3. Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). — М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2004. — 410 с.
4. Котов А.А. Морфология и филогения Anomopoda (Crustacea: Cladocera). — М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, 2013. — 638 с.
5. Макрушин А.В. Строение эфиппия у *Eurycercus lamellatus* (Cladocera, Crustacea) // Информ. бюл. Ин-та биологии внутренних вод АН СССР. — 1967. — № 1. — С. 27—31.
6. Макрушин А.В. Изменения в организме самок некоторых Cladocera при переходе к гамогенезу // Зоол. журн. — 1970. — Т. 49, № 10. — С. 1573—1575.

7. Макрушин А.В. Протоэфиппидальные железы Cladocera (Crustacea) // Зоол. журн. — 1972. — Т. 51, № 11. — С. 1736—1738.
8. Макрушин А.В. Устойчивость к высушиванию латентных яиц *Sida crystallina* и *Moina macroscopa* (Cladocera, Crustacea) // Зоол. журн. — 1981. — Т. 60, № 6. — С. 933—935.
9. Макрушин А.В. Разнообразие в строении эфиппия у Macrothricidae (Cladocera, Crustacea) и вопрос об естественности этого семейства // Зоол. журн. — 1985. — Т. 64, № 2. — С. 212—216.
10. Макрушин А.В. Устойчивость к высушиванию латентных яиц *Bosmina obtusirostris* (Cladocera, Crustacea) и их реактивация // Зоол. журн. — 1989. — Т. 68, № 10. — С. 132—134.
11. Макрушин А.В. Значение некоторых особенностей структуры желтка латентных яиц для процветания ветвистоусых ракообразных в пресных водах // Журн. общ. биол. — 1991. — Т. 52, № 1. — С. 62—74.
12. Макрушин А.В. Гистопатологическое обследование некоторых ветвистоусых ракообразных Рыбинского водохранилища // Зоол. журн. — 1995. — Т. 74, № 9. — С. 128—130.
13. Макрушин А.В. О нарушении размножения *Leptodora kindti* (Cladocera, Crustacea) в Волге // Гидробиол. журн. — 2003. — Т. 39, № 2. — С. 116—119.
14. Макрушин А.В., Маркевич Г.И. Об образовании эфиппия у некоторых Cladocera (Crustacea) // Зоол. журн. — 1982. — Т. 61, № 9. — С. 1425—1428.
15. Макрушин А.В., Голубков С.М. Гистопатологическое обследование Cladocera (Crustacea) из восточной части Финского залива // Региональная экология. — 2010. — № 4 (30). — С. 36—39.
16. Макрушин А.В., Голубков С.М., Асанова Т.А. и др. Проявление глобального экологического кризиса на организменном уровне // Тр. Зоол. ин-та РАН. — 2013. — Приложение 3. — С. 33—40.
17. Мартинсон Г.Г. Происхождение фауны Байкала в свете палеонтологических исследований // Доклады АН СССР. — 1958. — Т. 120, № 5. — С. 1155—1158.
18. Мартинсон Г.Г. Происхождение фауны Байкала. // Краев. сб. Бурятск. фил. Географич. общ-ва. СССР. — 1958. — № 3. — С. 37—41.
19. Мартинсон Г.Г. Проблема происхождения фауны Байкала. // Зоол. журн. — 1967. — Т. 46, № 10. — С. 1594—1598.
20. Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. — Л.: Наука, 1970. — 372 с.
21. Старобогатов Я.И. Система ракообразных // Зоол. журн. — 1986. — Т. 65, № 12. — С. 1769—1781.
22. Fryer G. Morphology and classification of the so-called Cladocera // Hydrobiologia. — 1987. — Vol. 145, N 1. — P. 19—28.

Институт биологии внутренних вод, Борок, РФ
 Зоологический институт РАН,
 Санкт-Петербург, РФ

Поступила 25.08.15