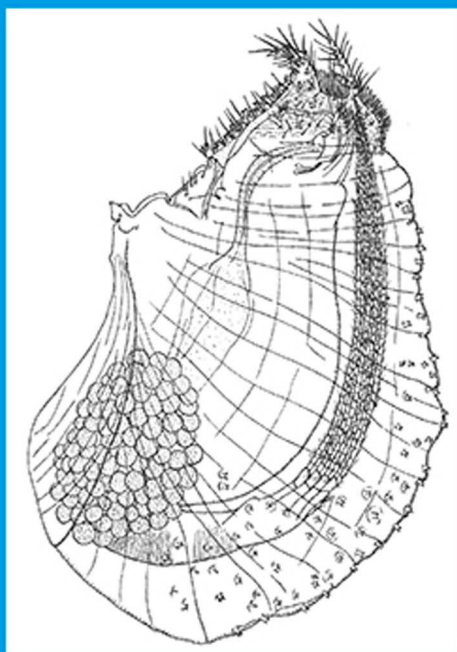


Г.А. Колбасов

АСРОТНОРАСИА, СВЕРЛЯЩИЕ РАКООБРАЗНЫЕ



Г.А. Колбасов

**ACROT HORASICA
СВЕРЛЯЩИЕ РАКООБРАЗНЫЕ**

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2009

Колбасов Г.А. Acrothoracica, сверлящие ракообразные. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2009. 452 с.

Монография посвящена всестороннему изучению биологии одной из загадочных групп ракообразных. Надотряд Acrothoracica представлен небольшими, раздельнополыми усоногими ракообразными, лишенными известкового домика и сильноизмененными сверлящим образом жизни. В книге детально описана морфология самок, карликовых самцов и циприсовидных личинок Acrothoracica, прослежены развитие и метаморфоз этих ракообразных. На основе полученных данных проведен детальный анализ эволюции и филогении Acrothoracica, реконструированы родственные связи с другими группами усоногих подкласса Cirripedia и класса Thecostraca, предложена новая система Acrothoracica, приводится определительная таблица надотряда с диагнозами всех известных видов. Большинство данных по морфологии как самих Acrothoracica, так и других ракообразных класса Thecostraca, получены впервые. Проведен анализ географического распространения и вертикального распределения группы. Обсуждается характер взаимоотношений между Acrothoracica и организмами-хозяевами. Книга хорошо иллюстрирована графическими рисунками, схемами, таблицами и электронными микрофотографиями, подавляющее большинство из которых оригинальны.

Предназначена для зоологов, морских биологов, преподавателей и студентов.

ISBN 978-5-87317-559-8

© Г.А. Колбасов, 2009
© Товарищество научных изданий КМК,
издание, 2009

G.A. Kolbasov

**ACROTHORACICA,
BURROWING CRUSTACEANS**

KMK Scientific Press Ltd.
Moscow ❖ 2009

Kolbasov G.A. Acrothoracica, burrowing Crustaceans. KMK Scientific Press Ltd. 2009. 452 p.

The monograph is dedicated to a detailed study of biology of one of the enigmatic group of the Crustacea. The superorder Acrothoracica represents small, gonochoristic cirripedes lack calcareous shell and modified strongly with boring way of life. In the book the morphology of females, dwarf males and cypris larvae of the Acrothoracica is studied in details; the development and metamorphosis are described. On the base of obtained data a detailed analysis of evolution and phylogeny of the Acrothoracica is carried out; the relations with other groups of the subclass Cirripedia and class Thecostraca are reconstructed; a new system of the Acrothoracica is proposed; a key for the Acrothoracica with diagnoses for all known species is composed. A majority of data on morphology of the Acrothoracica and other Thecostraca were obtained first. The analyses of geographical distribution and vertical dispersion of the acrothoracicans are carried out. The character of interactions between the Acrothoracica and their hosts is discussed. The book is well-illustrated with original drawings, schemes, tables and SEM and TEM photos.

The book is intended for carcinologists, marine zoologists, lectors and students.

СОДЕРЖАНИЕ

Благодарности	7
Памяти проф. Г.Б. Зевинной	8
Введение	10
Глава 1. История изучения Acrothoracica	14
Глава 2. Морфология Acrothoracica	22
2.1. Наружная морфология самок Acrothoracica	22
2.2. Внутреннее строение Acrothoracica	93
2.3. Морфо-функциональный анализ основных структур и направления эволюции самок Acrothoracica	99
2.4. Известковые образования Acrothoracica. Гомология с известковыми образованиями усоногих надотряда Thoracica	122
2.5. Карликовые самцы Acrothoracica. Морфология и филогения .	130
Глава 3. Развитие Acrothoracica. Личинки Acrothoracica	151
3.1. Эмбриональное и науплиальное развитие. Метаморфоз	151
3.2. Циприсовидные личинки Acrothoracica	161
3.3. Значение признаков циприсовидной личинки при построении филогении надотряда Acrothoracica	198
3.4. Родственные связи Acrothoracica с другими надотрядами подкласса Cirripedia и другими группами класса Thecostraca, построенные на основе морфологии циприсовидных личинок. Филогения Thecostraca	207
Глава 4. Филогения и классификация	231
4.1. Филогенетическое положение и систематика Acrothoracica ...	231
4.2. Определительная таблица видов надотряда Acrothoracica	257
4.3. Диагнозы видов Acrothoracica	263
4.4. Ископаемые Acrothoracica	383
Глава 5. Географическое распространение и вертикальное распределение усоногих ракообразных надотряда Acrothoracica .	390
Глава 6. Некоторые аспекты взаимоотношений между усоногими надотряда Acrothoracica и организмами-хозяевами	402
Summary	407
Литература	432
Алфавитный указатель	446

CONTENTS

Acknowledgements	7
To the memory of Prof. G.B. Zevina	8
Introduction	10
Chapter 1. Historical background	14
Chapter 2. Morphology of the Acrothoracica	22
2.1. External morphology of the females of the Acrothoracica	22
2.2. Anatomy of the Acrothoracica	93
2.3. Morpho-functional analysis of main structures and directions of the evolution of the female of the Acrothoracica	99
2.4. Calcareous structures of the Acrothoracica. Homology with calcareous structures of the barnacles of the superorder Thoracica	122
2.5. Dwarf males of the Acrothoracica. Morphology and phylogeny ..	130
Chapter 3. Development of the Acrothoracica. Larvae of the Acrothoracica	151
3.1. Embryonic and naupliar development. Metamorphosis	151
3.2. Cypris larvae of the Acrothoracica	161
3.3. Significance of the characters of cypris larva for the phylogeny of the superorder Acrothoracica	198
3.4. Relationships of the Acrothoracica with other superorders of the subclass Cirripedia and other groups of the class Thecostraca, reconstructed on the base of the morphology of cypris larvae. Phylogeny of the Thecostraca	207
Chapter 4. Phylogeny and classification	231
4.1. Phylogenetic position and systematics of the Acrothoracica	231
4.2. Key for the species of the superorder Acrothoracica	257
4.3. Diagnoses of the species of the Acrothoracica	263
4.4. Fossil Acrothoracica	383
Chapter 5. Geographical distribution and vertical dispersion of the barnacles of the superorder Acrothoracica	390
Chapter 6. Some aspects of interactions between the barnacles of the superorder Acrothoracica and host organisms	402
Summary	407
References	432
Index	446

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен коллегам и друзьям из Зоологического института РАН: С.Д. Гребельному, Е.Л. Мархасевой и В.В. Петряшеву и из Зоологического музея МГУ: Д.Л. Иванову и А.В. Сысоеву за предоставленную возможность работы с коллекциями моллюсков и кишечнополостных и помощь в определении организмов-хозяев. Особую благодарность я хотел бы выразить моим иностранным коллегам: проф. Й.Т. Хёгу и проф. У.А. Ньюмэну, а так же А.В. Ельфимову за совместную работу и написание ряда научных статей. Я признателен профессорам А.В. Чесунову и Ю.И. Кантору за ценные научные консультации.

Исследования, составляющие основу книги, были поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 97-04-49803, частично проекты №№ 99-04-48404 и 02-04-48121).

Памяти проф. Г.Б. ЗЕВИНОЙ
1926–2002



У любого современного зоолога изучение усоногих ракообразных подкласса Cirripedia прочно ассоциировано с такими учеными, как Чарльз Дарвин, Уильям Ньюмен и, конечно, с именем Галины Бенициановны Зевиной.

Г.Б. Зевина окончила кафедру зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета МГУ в 1949 г. До своего возвращения на кафедру, где она проработала 33 года (с 1965 по 1998 г.), Галина Бенициановна была сотрудником Государственного океанографического института, Зоологического музея МГУ и Института океанологии АН СССР. С самого начала своей научной карьеры Г.Б. Зевина имела замечательных руководителей, среди которых она выделяла Л.А. Зенкевича и Н.И. Тарасова, во многом сформировавших ее как ученого. Галина Бенициановна долгое время занималась проблемой морского обрастания судов и гидротехнических сооружений. Г.Б. Зевиной собран и исследован обширный материал практически из всех морей Советского Союза. Только проблеме обрастания в

Каспийском море посвящены около 20 работ. По результатам этих исследований Г.Б. Зевина защищает диссертацию «Обрастания судов и гидротехнических сооружений в Каспийском море» (1958).

Параллельно Галиной Бенициановной проводятся исследования усоногих ракообразных, результатом которых явились многочисленные публикации по этой группе, в том числе и несколько монографий. Фундаментальные труды «Усоногие раки морей СССР» (в соавторстве с Н.И. Тарасовым) и «Усоногие раки подотряда *Lepadomorpha* Мирового океана» являются, наряду с монографиями Дарвина, наиболее полными сводками по этой группе ракообразных. Докторская диссертация «Усоногие раки отряда Thogacisа и их значение в ценозе обрастания», защищенная Г.Б. Зевинной в 1984 г., явилась итогом более чем 30-летних исследований. Вклад Галины Бенициановны в систематику усоногих ракообразных поистине огромен, ею описаны около 100 новых видов, 21 род, 5 подсемейств и 4 семейства.

За все время работы Г.Б. Зевинной опубликовано более 150 работ, в том числе и 7 монографий. Под ее руководством выполнены около 70 дипломных и курсовых работ, 10 кандидатских диссертаций.

Упоминание только научных заслуг не дает полного портрета Галины Бенициановны, она была исключительно отзывчивым и интеллигентным человеком. Неудивительно, что между ней, ее учениками и коллегами устанавливались не только рабочие, но и дружеские человеческие отношения. Несмотря на то, что Галина Бенициановна Зевина была одним из немногих отечественных специалистов, сформировавших реальные научные школы по морскому обрастанию и усоногим ракообразным по всему Советскому Союзу, она причисляла себя к школе академика Л.А. Зенкевича. Галина Бенициановна не оформила официально свою научную школу, не получила грантов на ее финансирование. Но школа определяется не объемом финансирования, а людьми, считающими себя ее членами. Многочисленные ученики Галины Бенициановны, к которым я имею честь приписать и себя, успешно трудятся в научных институтах Москвы, Санкт-Петербурга, Севастополя, Владивостока, Сиднея и других городов мира.

ВВЕДЕНИЕ

Наряду с подклассами Facetotecta и Ascothoracida, усконогие ракообразные подкласса Cirripedia образуют класс Thecostraca в составе надкласса Maxillopoda (=Copepodoidea) (Grygier, 1983, 1987a, 1987b; Glenner *et al.*, 1995; Nøeg & Kolbasov, 2002, Pérez-Losada *et al.* 2002). Подкласс Cirripedia занимает одно из центральных мест среди ракообразных класса Thecostraca не столько по своей важности в практической деятельности человека (обрастание, коррозия и т.д.), а, скорее, с точки зрения эволюции, морфологии и филогении как этой большой группы, так и всех ракообразных в целом. Все усконогие, во взрослом состоянии, — прикрепленные животные и имеют только свободноплавающих личинок, служащих для расселения. Этот факт не мог не вызвать образования множества симбиотических таксонов внутри Cirripedia.

Подкласс Cirripedia состоит из надотрядов Acrothoracica, Thoracica и Rhizosephala. Наряду с известными симбиотическими группами внутри надотряда Thoracica (Зевина, 1989; Колбасов, 1990а, 1990б, 1991, 1992а, 1992б, 1992в; Kolbasov, 1993, 1996; Зевина, Колбасов, 1997; Pan *et al.*, 1999), мы видим образование таких больших симбиотических таксонов, как надотряд Acrothoracica (комменсалы моллюсков, кораллов, мшанок, некоторых усконогих) и надотряд Rhizosephala (паразиты ракообразных, в основном Decapoda). Представители надотрядов Acrothoracica и Thoracica обладают усконожками, используемыми для сбора пищи, но Acrothoracica — сверлильщики, живущие в норках, лишённые известкового домика. Такой образ жизни вызывает значительные изменения в их морфологии.

Acrothoracica всегда занимали значительное место в дискуссиях об эволюции и филогении как самих Cirripedia, так и Thecostraca в целом (Newman, 1971, 1974, 1987; Spears *et al.*, 1994; Glenner *et al.*, 1995). В то же время родственными Acrothoracica рассматривались разнообразие группы усконогих надотряда Thoracica: Iblidae (Tomlinson, 1969), скальпеллидные Thoracica (Newman, 1982; Grygier & Newman, 1985) или даже ракообразные подкласса Ascothoracida (Spears *et al.*, 1994). Положение Acrothoracica в системе Thecostraca неясно до сих пор. Оставалось непонятным: первично или вторично отсутствие минерализованного домика, а использование молекулярных методов (Spears *et al.*, 1994) привело к предположению о родстве с Ascothoracida и поставило вопрос о единстве Cirripedia.

Такая путаница в филогении Cirripedia и Thecostraca вызвана, прежде всего, малой изученностью Acrothoracica. Единственная монография по группе была написана около 40 лет назад (Tomlinson, 1969). Большинство работ носят характер простых описаний видов. Причем привлечение электронной микроскопии известно в нескольких случаях (Tomlinson, 1973; Turquier, 1978; Smyth, 1986).

Малая изученность *Acrothoracica*, по сравнению с остальными таксонами *Cirripedia*, объясняется рядом причин: во-первых, представители *Acrothoracica* являются симбионтами и их трудно обнаружить, малые размеры (как правило, 1–2 мм), скрытый образ жизни, тропическое распространение и нечастая встречаемость делают этих животных трудными для широких исследований. Кроме того, для их изучения нужны обширные коллекции хозяев из тропических районов, которыми обладают, пожалуй, лишь две страны — Россия и США. Система, используемая в классификации *Acrothoracica*, разработана в конце XIX – начале XX веков и часто входит в противоречия с новыми данными по морфологии этих усоногих. Многие аспекты морфологии различных жизненных стадий *Acrothoracica* до сих пор оставались неизученными.

Одним из направлений, призванным разрешить противоречия в филогении *Thecostraca*, является изучение ультраструктуры их личинок, наиболее важными из которых являются циприсовидные. Исследования циприсовидных личинок, проведенные в последнее время, выявили целый ряд апоморфий *Thecostraca* и позволили наметить новые направления в изучении эволюции этого класса и филогенетических связей внутри него (Walker *et al.*, 1987; Jensen *et al.*, 1994; Elfimov, 1995; Moyses *et al.*, 1995; Kolbasov *et al.*, 1999; Høeg & Kolbasov, 2002; Kolbasov & Høeg, 2007).

Кто же такие *Acrothoracica*? Многие ученые даже и не сталкивались с ними в своей научной практике. Необходимо, прежде всего, привести перечень наиболее часто используемых терминов, отражающих морфологию и ориентацию частей тела и мантии *Acrothoracica*. Традиционно для таких описаний используется строение самки (*Acrothoracica* — раздельнополые животные, имеющие карликовых самцов) — наиболее крупной и долгоживущей стадии, обладающей всеми признаками усоногих ракообразных. Большинство терминов будут разъяснены далее, в ходе описания морфологии различных стадий *Acrothoracica*.

Тело всех *Acrothoracica* заключено в мантийный мешок, в верхней части которого расположено оперкулярное отверстие — апертура (рис. 1). Апертура окружена парой хитинизированных оперкулярных утолщений и гребневидным воротничком. Тело *Acrothoracica* делится на головной отдел, несущий соответственно головные (ротовые) придатки: лабрум и конечности (мандибулы, максиллулы и максиллы), и вытянутый торакальный отдел. Передний конец торакса маркирован I парой усоножек (ротовых), другие усножки сильно отдалены от I пары, расположены на заднем/дистальном конце торакса и называются терминальными (рис. 1). Сторона тела, расположенная от ротового отверстия, через ротовые конечности, усножки, до ануса, находящегося между терминальными усножками и часто окруженного парой каудальных придатков (придатки

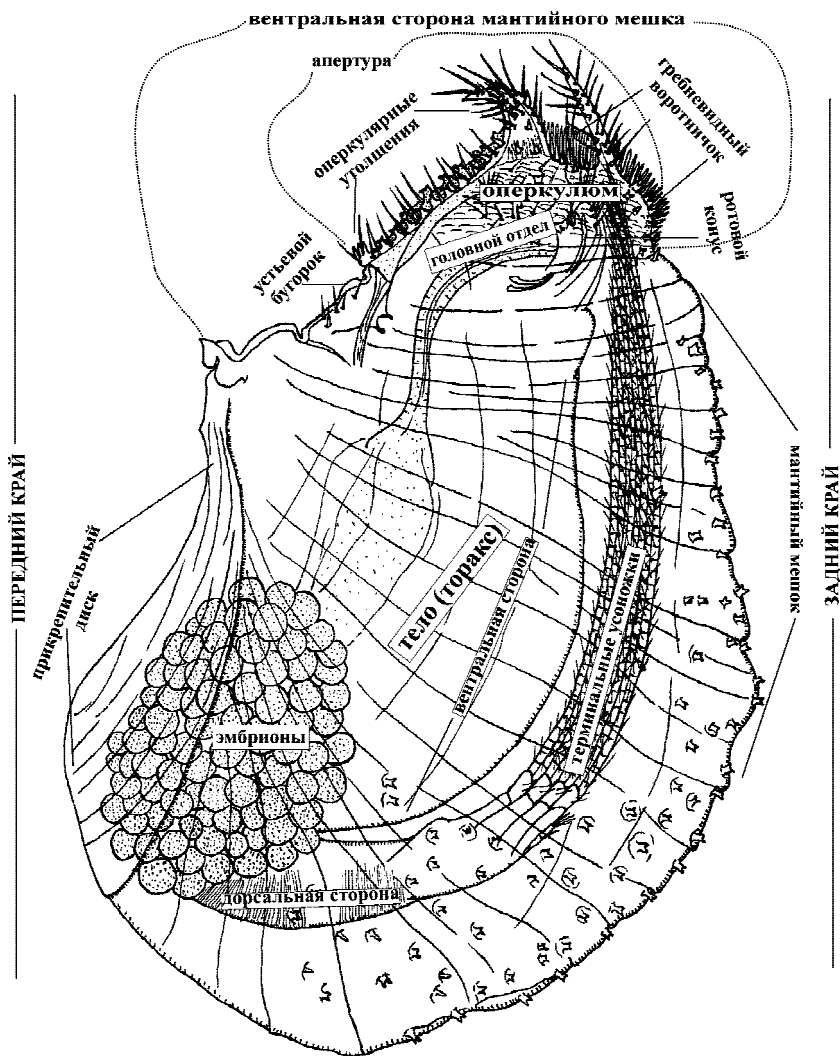


Рис. 1. Строение самки *Acrothoracica* (*Auritoglyptes bicornis*).

Fig. 1. Morphology of female of *Acrothoracica* (*Auritoglyptes bicornis*).

рудиментарного абдомена, гомологичные фурке), является морфологически вентральной, а противоположная — дорсальной.

Сложнее с определением сторон мантийного мешка. Прикрепительный диск мантии расположен напротив дорсальной стороны торакса. Само тело *Acrothoracisa* прирастает к мантии передней и дорсальной сторонами головы в районе устьевого бугорка, часто несущего различные щетинки и зубчики, и прикрепительного диска. На мой взгляд, стоит проводить гомологию с предшествующей самке ципривидной личинкой, у которой все стороны четко определяются. Соответственно сторону мантийного мешка, расположенную у головного конца можно назвать передним краем, а противоположную — задним. Как будет показано далее, прикрепительный диск морфологически является базальным по положению, а месту сочленения головы и прикрепительных антеннул ципривидной личинки соответствует участок мантийного мешка между устьевым бугорком и прикрепительным диском. В таком случае, по аналогии с ципривидной личинкой, часть мантийного мешка между верхним краем прикрепительного диска, через устьевой бугорок, оперкулярные утолщения и до заднего конца апертуры — вентральная, а от заднего края прикрепительного диска до заднего края апертуры (гребневидный воротничок) — дорсальная. Часть мантии, содержащая головной отдел, называется оперкуломом. Передний конец апертуры, как и оперкулярных утолщений, расположен у устьевого бугорка, противоположный конец — задний. Ошибочно считалось, что устьевой бугорок с прикрепительным диском расположены на дорсальной стороне, а задний край мантийного мешка рассматривался как вентральный (Tomlinson, 1969).

Глава 1

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ACROTHORACICA

Изучение акроторацик началось позже, чем других Cirripedia, а именно с 1849 г., когда Хенкок обнаружил у берегов Британии, в раковинах гастропод *Fusinus* и *Buccinum*, занятых раками-отшельниками сильно измененного усонного ракообразного. Этот вид был назван *Alcippe lampas* (Hancock, 1849).

Позже Дарвином был описан вид *Cryptophtialus minutus* (Darwin, 1854). Интересно, что Дарвин поместил *Alcippe* в семейство Lepadidae, близко к таким родам как *Alepas* и *Anelasma*. Хотя Дарвин и признавал сходство родов *Alcippe* и *Cryptophtialus*, все же для последнего он установил новый отряд Abdominalia (Darwin, 1854). Дарвин ошибочно считал, что пучок терминальных конечностей — усоножек расположен на абдомене.

Исследование и описание новых видов Abdominalia шло неспешно. К 1872 г. были открыты еще 2 вида, объединенные в род *Kochlorine* (Noll, 1872a, 1872b, 1883). Нолл также объединил роды *Alcippe* и *Cryptophtialus* в пределах отряда Abdominalia. Для рода *Cryptophtialus* было предложено новое семейство Cryptophtialidae (Gerstaecker, 1866–1879). До начала XX в. был выделен еще один род — *Lithoglyptes* с 3 видами, для которого было предложено семейство Lithoglyptidae (Aurivillius, 1892). Ауривиллиус дает такую характеристику этому семейству: «Четыре пары двуветвистых усоножек на заднем конце. Каудальные придатки трех–четырёхсегментные. Сверлящие».

Основные изменения в систематике Abdominalia произошли в начале прошлого века. В 1905 г. Грювель заметил несогласованность в названии Abdominalia и морфологии этих ракообразных, указав, что усоножки являются конечностями торакса, а не абдомена, как ошибочно считал Дарвин (Gruvel, 1905). В этой работе Грювель изменил название Abdominalia на Acrothoracica, поместив в новый отряд роды *Alcippe*, *Cryptophtialus*, *Kochlorine* и *Lithoglyptes*.

Норман отметил синонимию *Alcippe* с родовым названием у птиц, поэтому для Acrothoracica оно было изменено на *Trypetesa* (Norman, 1903), хотя последующие авторы еще часто ссылались на имя *Alcippe*.

Сама система Acrothoracica, основные положения которой дожили до наших дней, была сформирована Берндтом (Berndt, 1907b). В этой работе выделяется подотряд Ruygophora, включающий семейства Cryptophtialidae и Kochlorinidae и подотряд Auygophora, включавший семейство Alcippidae. Всем этим таксонам, кроме Alcippidae Hancock, Берндт присвоил свое имя, что не совсем верно. Так, семейство Cryptophtialidae было выделено ранее (Gerstaecker, 1866–1879), а семейство Kochlorinidae включало роды *Kochlorine*, *Lithoglyptes* и новый род *Weltneria*, Berndt (Berndt, 1907b). Но

ранее для рода *Lithoglyptes* уже было предложено семейство Lithoglyptidae (Aurivillius, 1892), к которому в настоящее время и относятся все эти роды. К этому моменту уже были известны 11 видов Acrothoracica. Позже семейство Alcipidae было переименовано в Trypetesidae (Krüger, 1940).

Берндтом было положено начало изучения анатомии Acrothoracica (Berndt, 1903a, b, 1907a). Была изучена анатомия родов *Trypetesa* (Berndt, 1903a) и *Cryptophialus* (Berndt, 1903b, 1907a). Причем, для *Cryptophialus* были приведены данные не только по строению самки, но также и по анатомии карликового самца и циприсовидной личинки. Анатомия *Trypetesa*, включая циприсовидную личинку, была также изучена Кюнертотом (Kühnert, 1934).

Дальнейшее развитие знаний о Acrothoracica происходило во второй половине прошлого века и связано с именами таких исследователей как Утиноми (Utinomi), Томлинсон (Tomlinson), Тюркье (Turquier) и Ньюмэн (Newman). Причем Томлинсон и Тюркье занимались исключительно Acrothoracica.

Известный японский циррепедолог Фузинори Хиро (F. Hiro) начал свои исследования Acrothoracica еще в первой половине XX века (Hiro, 1937, 1938), которые были прерваны Второй Мировой войной. Отслужив в императорской армии и сменив имя на Хузио Утиноми (H. Utinomi), он смог возобновить эти исследования лишь в 1950 г. Им были описаны 2 вида, принадлежащие к 2 новым родам: *Berndtia* (Utinomi, 1950a) и *Balanodytes* (Utinomi, 1950b). Последний род, правда, позже был сведен к роду *Lithoglyptes* (Kolbasov, 2000c).

Утиноми не остановился на простом описании видов, напротив, он выпустил серию статей по изучению биологии, анатомии и развития вида *Berndtia purpurea*, обнаруженного у берегов Японии (Utinomi, 1957, 1960, 1961). Эти исследования, выполненные на световом микроскопе с японской дотошностью, до сих пор являются наиболее полными по охвату систем органов. В своей первой работе, Утиноми не только описал биологию и распространение этого вида, указав, что особи поселяются среди живых полипов и маскируются под них, но и исследовал основные особенности наружной морфологии (Utinomi, 1957). Вторая работа из этой серии посвящена изучению анатомии взрослой самки (Utinomi, 1960). В ней досконально рассмотрено строение таких систем органов, как пищеварительная, выделительная, нервная, мышечная, половая, кровеносная и дыхательная, описаны некоторые железы неизвестной природы. В заключительной работе рассмотрено развитие *Berndtia* и исследовано внутреннее строение карликового самца (Utinomi, 1961). Приводится картина дробления яйца, дается описание нескольких науплиальных стадий (представители этого вида имеют свободноплавающих науплиусов). Далее описывается морфология ранней ювенильной самки, правда, попытка гомологиза-

ции сторон тела явно неудачна: ошибочно определены место прикрепления, вентральная и дорсальные стороны мантийного мешка. Описаны известковые образования, странной природы, которые могли быть секретированы самим усоногим. Функция сверления ошибочно приписывается мантийным зубчикам и указывается на отсутствие гребневидного воротничка у ювенильной самки, что также, скорее всего, неверно (у всех других видов ювенили обладают этой структурой). Изучены постларвальное развитие карликового самца, его мускулатура, половая и нервная системы.

Наибольший вклад в изучение *Acrothoracica* внесен сотрудником Смитсоновского Института (США) — Джеком Томлинсоном (J.T. Tomlinson). Эти исследования начались, как и положено, в студенческие годы, в Беркли (Калифорнийский университет), с описания нового вида *Trypetesa lateralis*, обнаруженного там же (Tomlinson, 1953). Изучение строения этого ракообразного стало темой дипломной работы, по результатам которой была опубликована статья (Tomlinson, 1955). В этой работе подробно описана анатомия вида, показано наличие 6 торакальных сегментов, как и считалось ранее (Berndt, 1903a), проведена гомологизация основных отделов тела и мантии самки с другими усоногими. Исследовано строение пищеварительной, кровеносной, выделительной, нервной, половой и мышечных систем. Описаны рост и развитие науплиальных (находящихся внутри мантийного мешка у этого вида) и циприсовидных стадий, процесс оседания и линьки циприсовидной стадии и дальнейшего метаморфоза в самку и самца.

В последующие годы Томлинсоном сотоварищи были описаны 6 новых видов из различных мест Мирового океана (Tomlinson, 1960, 1963b, 1963c; Tomlinson & Newman, 1960; Wells & Tomlinson, 1966). В соавторстве было произведено изучение биологии и морфологии усоногого ракообразного *Cryptophialus (Australophialus) melampygos* из Новой Зеландии (Batham & Tomlinson, 1965). В этой публикации указывается на крайне большую плотность поселений этого вида (3350 экземпляров на 109 см³), при котором раковины хозяев становятся ломкими. Авторы пытались исследовать хромосомы этого вида, но не преуспели в этом занятии — наличие половой хромосомы не определено, а их число не подсчитано, так как «они очень маленькие». Обсуждается функциональная морфология некоторых структур (гребневидный воротничок, лабрум).

Полученные результаты были оформлены Томлинсоном в диссертацию, по материалам которой была опубликована монография по *Acrothoracica* — единственная на сегодняшний день (Tomlinson, 1969). В ней приводится ретроспективный анализ всех основных систем органов *Acrothoracica*. Впервые, для *Acrothoracica* проводится исследование спермиев на трансмиссионном электронном микроскопе, не давшее никаких

существенных результатов, кроме строения ядра на поперечном срезе и типичном расположении микротрубочек (9+2) в хвостовой части. Основной заслугой монографии стоит признать единую систему *Acrothoracica* (сведение синонимичных таксонов), описание всех известных видов *Acrothoracica*, как современных (37 видов), так и ископаемых (8 видов). При анализе филогении *Acrothoracica* логично указывается на их родство с *Iblidae*, правда как и с другими *Lepadomorpha*. Явным заблуждением является выведение *Acrothoracica* от *Lepadomorpha* (*Thoracica*). Схема филогении *Acrothoracica* построена явно искусственно, без учета реальной эволюции, одни роды выводятся от других путем простой потери 1–2 пар терминальных усоножек и каудальных придатков.

Последующий инсульт не позволил этому талантливому ученому продолжить изучение *Acrothoracica* в полном объеме. Всего Томлинсоном опубликованы более 20 статей по *Acrothoracica*, в которых описаны 19 новых видов и новый род, а его имя увековечено в 2 видовых названиях.

Очерк по истории изучения *Acrothoracica* невозможен без упоминания имени французского исследователя Ива Тюркье (*Y. Turquier*). Этот ученый исследовал практически все аспекты метаморфоза, биологии и морфологии *Acrothoracica*, принадлежащих к подотряду *Arugophora* (семейство *Trypetesidae*) и написал около 20 статей. Начало его деятельности, традиционно для многих ученых и связано с описанием нового вида из окрестностей Биологической станции в Роскофф (Франция), которым оказался *Trypetesa nassarioides* (*Turquier, 1967a*). В этой работе исследована не только морфология самки, но и приведены различные стадии созревания самца, от только что перелинявшей циприсовидной личинки до половозрелого самца. В том же году выходят работы посвященные морфологии ларвальных стадий *T. nassarioides* и их эмбриогенезу (*Turquier, 1967b, 1967c*). С помощью светового микроскопа, описана морфология 4 последовательных науплиальных стадий и циприсовидной личинки. Автором выделяются 2 группы циприсовидных личинок: первая обладает широкими и короткими сегментами торакоподов, а вторая — вытянутыми сегментами. Тюркье предположил, что это выражение полового диморфизма у циприсовидных личинок, правда эта гипотеза не получила последующего подтверждения.

Позже было исследовано поведение циприсовидных личинок *Trypetesa lampas* и *T. nassarioides* при оседании (*Turquier, 1970a*). К первичным условиям, необходимым для оседания личинки относятся: сезон (конец лета), возраст циприсовидной личинки (старше 6 дней) и присутствие раковины гастроподы, обязательно занятой раком-отшельником. Показано, что если все первичные условия имеются, вступают в силу вторичные факторы (условия окружающей среды, субстрат и т.д.). Особая роль в привлечении личинок принадлежит лично раку-отшельнику. Показано, что личинки

способны выбирать раковины по их видовой принадлежности, размерам и степени корродированности.

В 1971 г. Тюркье опубликовал работу по исследованию морфологии мантии усоногих рода *Trypetesa* (Turquier, 1971b). В частности, автор логично указывает, что мантийный мешок *Acrothoracica* можно разделить на 2 части: сбрасываемую при линьке, покрывающую большую часть животного и не сбрасываемый при линьке прикрепительный диск (кстати, слабо развитый у *Trypetesa*). Тюркье отмечает, что прикрепительный цемент вырабатывается специальными эпителиальными клетками прикрепительного диска и периодически откладывается по его краю. Затем были описаны: новые виды *Trypetesa spinulosa* и *Kochlorine bocqueti* из района Мадагаскара (Turquier, 1976, 1977) и новый монотипический род *Alcippoides* из этого же района (Turquier & Carton, 1976), переименованный позже в *Tomlinsonia* (Turquier, 1985a).

В последующие годы Тюркье описал 3 новых вида. При описании *Australophialus pecorus* (Turquier, 1985a), также приводится схема эмбриогенеза для этого вида и всех *Cryptophialidae*, науплиальное развитие которых происходит внутри яиц, из которых уже выходит циприсовидная личинка. Описание *Weltneria zibrowii* (Turquier, 1985b) содержит детальное исследование метаморфоза циприсовидной личинки в карликового самца, с указаниями на изменения в строении половой и нервной систем. Развитие самцов данного вида сходно с таковым у *Trypetesa*.

Положение *Acrothoracica* в системе *Cirripedia* оставалось неопределенным. Вероятно именно эта проблема, наряду с уникальной морфологией *Acrothoracica*, вовлекли в орбиту исследований группы такого авторитетного карцинолога, как проф. Уильям Андерсон Ньюмэн (W. A. Newman). Ньюмэном, как правило, исследовался глубоководный материал, который часто может содержать реликтовые формы. Одна из таких форм — *Weltneria hessleri* была описана из района Бермудских островов, с глубины около 1000 м (Newman, 1971). Что характерно, именно у этого вида была впервые обнаружена известковая табличка, расположенная в области прикрепительного диска. До этого времени *Acrothoracica* рассматривались как усоногие полностью лишённые каких-либо известковых образований. Без всяких на то оснований, Ньюмэн утверждал, что данная табличка является ростральной, то есть, представляет рудимент ростральной таблички скальпеллоидных или лепадоморфных предков (*Thoracica*). Эта гомологизация становится понятной в свете того, что и Ньюмэн и Томлинсон рассматривали и ранее *Lepadomorpha*, как предков *Acrothoracica* (Newman *et al.*, 1969; Tomlinson, 1969). Таким образом, был получен еще один «аргумент» в пользу этой теории. Заманчивым казалось простое выведение *Acrothoracica* от сверлящей *Lithotrya* (*Thoracica*, *Scalpellomorpha*). Причем, при этом не учитывались многие признаки *Acrothoracica*, указываю-

щие на их изначальную плезиоморфность по сравнению с *Thoracica*, например, расположение мышцы аддуктора под пищеводом и сочленение мандибулярных шупиков непосредственно с мандибулами. Потом были описаны и другие глубоководные виды родов *Weltneria* и *Lithoglyptes*, обладающие известковыми табличками (Newman, 1974; Grygier & Newman, 1985). Это якобы подтверждало гипотезу о происхождении *Acrothoracica* от *Thoracica*. Правда, такой известный специалист по группе, как Тюркье, указывал, что таблички не являются ростральными по своему положению (Turquier, 1978).

Естественно, что такая теория была обречена, так как она не учитывала остальные признаки *Acrothoracica*. Поэтому Ньюмэну пришлось позже отказаться от этой гипотезы (Newman, 1987). Позже, Колбасовым (Kolbasov, 1999; Колбасов, 2000а) было показано, что известковые таблички *Acrothoracica* являются базальными по своему положению и гомологичны известковому основанию некоторых *Thoracica* (см. главу 2.4).

С прекращением научной деятельности Томлинсоном и Тюркье темпы исследований *Acrothoracica* заметно снизились, в мире не осталось ни одного специалиста по группе. Из последних работ следует упомянуть статьи Мириам Смит (Smyth, 1986, 1990). Так, при описании нового вида *Cryptophialus coronophorus* был широко использован сканирующий электронный микроскоп (Smyth, 1986). Было показано, что мантийный мешок самки покрыт частыми и разнообразными типами чешуек. Изучена ультраструктура гребневидного воротничка и торакальных складок. В другой работе рассмотрен характер взаимоотношений между сверлящими беспозвоночными различных групп, в том числе 3 видов *Acrothoracica*, с гастроподами-хозяевами из района острова Гуам (Smyth, 1990).

Являясь одними из наиболее плезиоморфных усоногих ракообразных, *Acrothoracica* играют ключевое значение в понимании и реконструкции эволюции и филогении как самих усоногих ракообразных подкласса Cirripedia и класса Thecostraca, так и всех ракообразных в целом. Тем не менее, морфология взрослых и личиночных стадий изучена крайне скупо, данных по ультраструктуре явно не достаточно для воссоздания филогении группы и ее родственных связей с другими таксонами ракообразных. Система *Acrothoracica* явно искусственна и входит в противоречие с современными данными. Можно указать еще целый ряд нерешенных проблем, но и перечисленные ранее, указывают на то, что изучение *Acrothoracica* является одним из приоритетных направлений карцинологии и зоологии беспозвоночных. Наша страна обладает сильной традицией в этой области карцинологии, именно нашими учеными составлены уникальные монографии по ракообразным отряда Cirripedia, *Lepadomorpha* (Зевина, 1981, 1982) и класса *Ascothoracida* (Вагин, 1976).

В последние годы, в результате изучения обширнейших научных морских коллекций, собранных в ходе советских экспедиций, центр исследований *Acrothoracica* переместился в Россию. Г.А. Колбасовым сотоварищи были предприняты исследования тонкой морфологии взрослых и личиночных стадий, в ходе которых выявлены новые апоморфные и плезиоморфные признаки, описан ряд новых видов, составлена принципиально новая схема филогении группы, предложена новая система *Acrothoracica*. Всего опубликованы 57 научных работ по *Acrothoracica* и родственным группам класса *Thecostraca*, защищена докторская диссертация. Материалы этих исследований и составили основу этой книги.

Основным источником *Acrothoracica* явились обширные коллекции моллюсков и кораллов Зоологического музея МГУ (Москва) и Зоологического института РАН (Санкт-Петербург). Коллекции этих учреждений содержат сборы из всех мест Мирового океана и различных глубин. Основной упор делался на просмотр тропических сборов. Также изучался материал, полученный от зарубежных коллег. Был исследован дополнительный материал по другим группам *Thecostraca* (подклассы *Facetotecta*, *Ascothoracida* и надотрядам *Cirripedia*: *Thoracica* и *Rhizocephala*). Материал по *Facetotecta* и *Rhizocephala* был собран автором на Белом море (Беломорская биостанция МГУ).

Хозяева, по возможности, определялись до вида или до рода, отмечались их состояние (корродированность, наличие обрастателей и проч.), локализация и количество норок на хозяине. Всего просмотрены 3113 особей гастропод, принадлежащих более чем к 70 родам (43 семейства), 306 особей двустворчатых моллюсков, принадлежащих к 32 родам (20 семейств); 306 раковин гастропод (21 семейство), занятых раками-отшельниками и около 200 единиц хранения кораллов. Из них 314 особей, принадлежащих примерно к 30 семействам, имели норки *Acrothoracica*. Всего были исследованы 1336 особей *Acrothoracica*, принадлежащих к 28 видам (из 63 известных), 9 из которых оказались новыми для науки.

Кроме самок и карликовых самцов *Acrothoracica*, были изучены и циприсовидные личинки.

Края норки, содержащей усонного ракообразного, обрабатывались слабым 2%-ном раствором соляной кислоты. Затем норка механически разрушалась, а само животное извлекалось из нее. Такой метод позволяет сохранить известковые образования, наблюдаемые у самок некоторых видов *Acrothoracica*. Сухие экземпляры для расправления помещались на день в слабые растворы молочной кислоты или фосфата натрия. Для исследований под световым микроскопом материал обрабатывался в 10%-ном растворе КОН. Экземпляры помещались в небольшую пробирку со щелочью, которая нагревалась в кипящей воде в течение 3–5 минут. Такая обработка способствует «просветлению» экземпляра, после нее лучше вид-

ны разнообразные хитиновые структуры *Acrothoracica*. После этого материал промывался и переносился на день в смесь 70%-ного этилового спирта с глицерином (10:1), так как многие структуры *Acrothoracica* повреждаются при непосредственном переносе в глицерин. Затем изготавливались глицериновые препараты. Подготовка материала для исследований на сканирующих (СЭМ) и трансмиссионных (ТЭМ) электронных микроскопах проводилась по стандартным методикам.

Глава 2

МОРФОЛОГИЯ ACROTHORASICA

2.1. НАРУЖНАЯ МОРФОЛОГИЯ САМОК ACROTHORASICA

Самки *Acrothoracica* являются самой крупной и долгоживущей стадией, обладающей всеми признаками, присущими усоногим ракообразным — мантией, ротовыми конечностями и усоножками. Неудивительно, что именно признаки самок используются в традиционной систематике и филогении *Acrothoracica* (Tomlinson, 1969, 1987). Самки *Acrothoracica* не превосходят нескольких миллиметров в размерах, а обычно они 2–3 мм в длину, поэтому многие существенные признаки остаются незамеченными на световом уровне. Необходимо широкое привлечение электронной микроскопии, также следует существенно расширить круг исследованных видов, для того, что бы получить больше ультраструктурных данных и обнаружить новые морфологические критерии, необходимые для построения системы и выявления основных направлений эволюции группы. Эти исследования были проведены нами с особым рачением (Kolbasov, 1998, 1999, 2000a, b, c; Колбасов, 1999, 2000a, б, в, 2001; Kolbasov & Нюег, 2000, 2001, 2007; Колбасов, Хёг, 2001; Kolbasov & Newman, 2005). Морфология и филогенетическое значение известковых образований *Acrothoracica* будут обсуждены отдельно. Остальные характеристики самок будут рассмотрены здесь.

Мантийный мешок, его форма и структуры (рис. 2; 3; 4; 8; 9). Как и у других усоногих, тело самок *Acrothoracica* окружено мантией, формирующей мантийный мешок (рис. 2; 3; 8). Таким образом, собственно тело *Acrothoracica* расположено в мантийной полости, которая также служит как выводковая камера (в ней созревают яйца и науплиальные личинки) и сообщается с окружающей средой через апертуру способную закрываться.

Мантийный мешок можно разделить на несколько четких частей. Апертура состоит из пары апертуральных губ (apertural lips), несущих пару оперкулярных утолщений (opercular bars) и гребневидного воротничка (comb collar) на заднем крае (рис. 2 б; 4 д, ж; 9 а, е). Обычно апертуральные губы одной величины, но у некоторых видов *Lithoglyptida* (сем. *Trypetesidae*) одна губа может быть короче другой (рис. 9 з), причем их задний край лишен гребневидного воротничка. Оперкулярная область (оперкулюм) расположена в верхней части мантийного мешка. У представителей отряда *Lithoglyptida* она занимает верхнюю четверть мантийного мешка взрослых самок (рис. 2; 8). Для видов отряда *Cryptophialida* характерно наличие своеобразной узкой шейки (neck) в оперкулярной области, таким образом,

оперкулярная область *Cryptophialida* вытянута и занимает верхнюю треть или половину мантийного мешка, имеющего бутылковидную форму (рис. 3; 8). У некоторых видов семейства *Trypetaeidae*, обитающих в колюмелле раковин гастропод, мантийный мешок может закручиваться спирально (рис. 2 *e*).

В оперкулярной области расположены такие кутикулярные структуры как латеральные и усиливающие полосы (*lateral bars, reinforcing bars*) (рис. 2 *б, д*; 3). Эти структуры образованы плотной кутикулой. Усиливающие полосы, отходящие от передних концов оперкулярных утолщений, особенно развиты у *Cryptophialida*, тонкие и более короткие, чем латеральные. Латеральные полосы могут быть широкими, как у некоторых видов *Lithoglyptida* или узкими, палочковидными, как у видов отряда *Cryptophialida* (рис. 2–4).

В нижней части мантийного мешка у видов *Acrothoracisa* расположен прикрепительный диск (*attachment horny disk*), часто каплевидной и овальной формы и служащий для фиксации самки к стенке норки (рис. 2 *г*; 3 *б, в*). У видов семейства *Trypetaeidae*, обитающих в различных частях раковин гастропод (чаще в колюмелле), занятых раками-отшельниками, диск (*disk/disque*) морфологически слабо отличается от окружающей кутикулы мантии (рис. 8 *г*). У некоторых видов семейства *Lithoglyptidae* кутикула прикрепительного диска выделяет особый известковый цемент и может покрывать сверху известковую табличку (рис. 2 *в*; см. главу 2.4). Именно около прикрепительного диска прикрепляются карликовые самцы (рис. 8 *в, д*; см. главу 2.5).

На переднем крае мантийного мешка многих видов отряда *Lithoglyptida*, между оперкулярными утолщениями и прикрепительным диском часто расположен бугорковидный вырост называемый устьевым бугорком (*orificial knob*). Этот вырост (или гомологичная ему область), как правило, несет заметные щетинки и зубчики (рис. 2 *б, д*; 9 *з*; 12 *г, е*). У видов отряда *Cryptophialida* между основанием шейки и прикрепительным диском, часто располагается конический прикрепительный бугорок (*attachment hillock/place*), лишенный каких-либо щетинок или зубчиков (рис. 3 *в*).

У ювенильных особей между прикрепительным диском и устьевым бугорком часто сохраняются рудименты (экзувии) прикрепительных антеннул циприсовидных личинок, указывающие на место изначального прикрепления (см. главу 3, рис. 34 *б, в*). У взрослых особей на месте первичного прикрепления иногда может располагаться небольшой вырост (рис. 2 *б*).

Нижняя часть мантийного мешка обладает более морщинистой кутикулой, с продольной и поперечной исчерченностью. Она покрыта многочисленными зубчиками (рис. 2 *г*; 3 *в*).

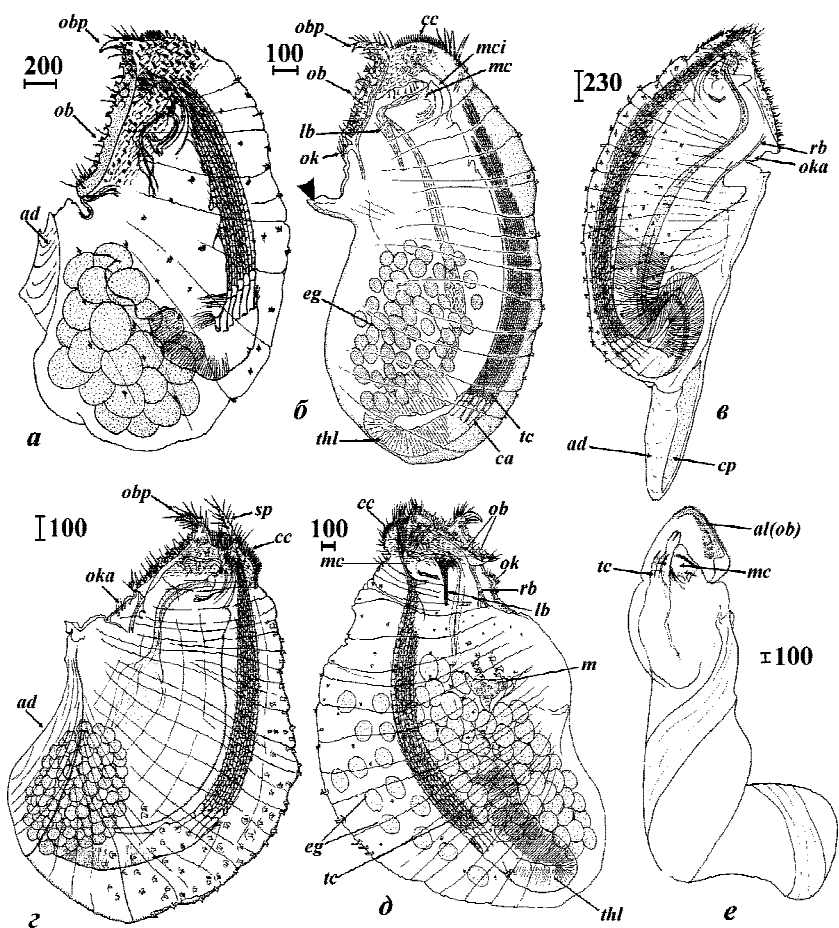


Рис. 2. Форма тела и строение самок Acrothoracica отряда Lithoglyptida, общий вид сбоку (*a–d* — семейство Lithoglyptidae; *e* — семейство Trypetesidae). *a* — *Weltneria spinosa* (нижняя часть прикрепительного диска отсутствует); *б* — *Armatoglyptes habeii*, стрелка указывает на заостренный вырост, гомологичный месту над основанием антеннул циприсовидной личинки, расположенный над удаленным прикрепительным диском; *в* — *Lithoglyptes viatrix*; *г* — *Auritoglyptes bicornis*; *д* — *Kochlorine grebelnii*; *e* — *Trypetesa nassarioides* (*б* — по: Kolbasov & Høeg, 2000; *в* — по: Колбасов, 2000а; *г* — по: Kolbasov, 2000b; *д* — по: Колбасов, 2002; *e* — по: Turquier, 1967а). Обозначения: *ad* — прикрепительный диск; *al(ob)* — апертуральные губы; *ca* — каудальные придатки; *cc* — гребневидный воротничок; *cp* — известковая табличка; *eg* — яйца (эмбрионы); *lb* — латеральная полоса; *m* — карликовые самцы; *mc* — ротовой конус; *mci* — ротовые усоножки; *ob* — оперкулярные утолщения; *obp* — задний вырост оперкулярных утолщений; *ok* — устьевой бугорок; *oka* — область устьевого бугорка; *rb* — усиливающая полоса; *sp* — щетинконосный вырост; *tc* — терминальные усоножки; *thl* — торакальные складки. Масштаб в мкм.

Fig. 2. General appearance and morphology of females of Acrothoracica of order Lithoglyptida, lateral view (*a–d* — family Lithoglyptidae; *e* — family Trypetesidae). *a* — *Weltneria spinosa* (lower part of attachment disk absent); *б* — *Armatoglyptes habeii*, arrowhead indicates on sharp process, homologous to place of bases of cyprid antennules and situated above removed attachment disk; *в* — *Lithoglyptes viatrix*; *г* — *Auritoglyptes bicornis*; *д* — *Kochlorine grebelnii*; *e* — *Trypetesa nassarioides* (*б* — from Kolbasov & Høeg, 2000; *в* — from Колбасов, 2000а; *г* — from Kolbasov, 2000b; *д* — from Колбасов, 2002; *e* — from Turquier, 1967а). Abbreviations: *ad* — attachment disk; *al(ob)* — apertural lips; *ca* — caudal appendages; *cc* — comb collar; *cp* — calcareous plate; *eg* — eggs (embryos); *lb* — lateral bar; *m* — dwarf males; *mc* — mouth cone; *mci* — mouth cirri; *ob* — opercular bars; *obp* — posterior process of opercular bar; *ok* — orificial knob; *oka* — orificial knob area; *rb* — reinforcing bar; *sp* — setose process; *tc* — terminal cirri; *thl* — thoracic lappets. Scale bars in μm.

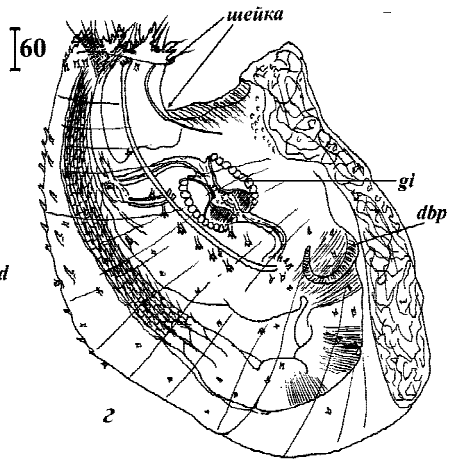
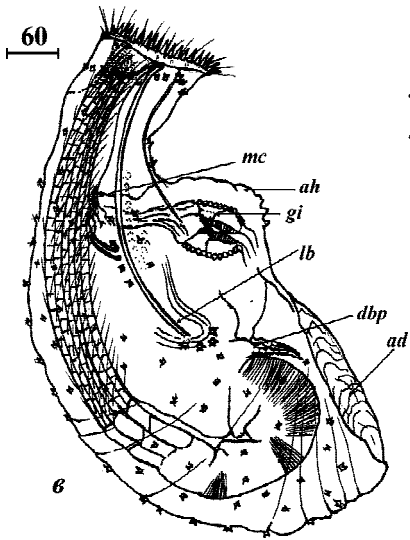
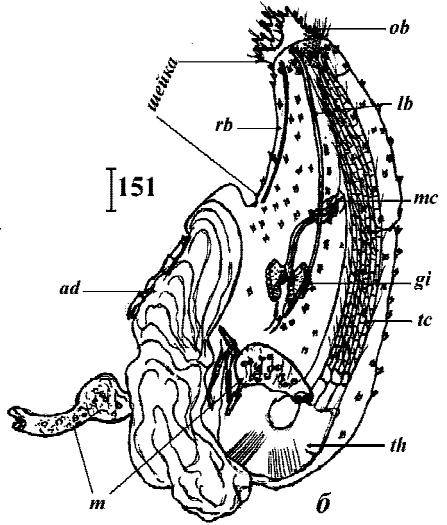
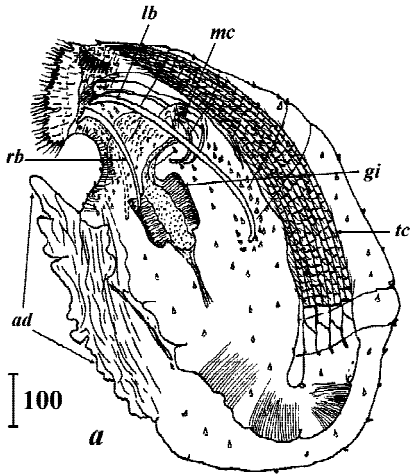


Рис. 3. Форма тела и строение самок Acrothoracica отряда Cryptophialida, общий вид сбоку. *a* — *Australophialus turbonis*; *б* — *Cryptophialus epacrus*, шейка указана; *в* — *C. rossi*; *г* — *C. hoegi*, шейка указана (*г* — по: Колбасов, 2000б). Обозначения: *ad* — прикрепительный диск; *ah* — прикрепительный бугорок; *dbp* — дорсальные выросты тела (торака); *gi* — кишечная терка; *lb* — латеральная полоса; *m* — карликовые самцы; *mc* — ротовой конус; *ob* — оперкулярные утолщения; *rb* — усиливающая полоса; *tc* — терминальные усоножки; *th* — торакс. Масштаб в мкм.

Fig. 3. General appearance and morphology of females of Acrothoracica of order Cryptophialida, lateral view. *a* — *Australophialus turbonis*; *б* — *Cryptophialus epacrus*, neck indicated; *в* — *C. rossi*; *г* — *C. hoegi*, neck indicated (*г* — from Колбасов, 2000б). Abbreviations: *ad* — attachment disk; *ah* — attachment hillock; *dbp* — dorsal body (thorax) processes; *gi* — gizzard; *lb* — lateral bar; *m* — dwarf males; *mc* — mouth cone; *ob* — opercular bars; *rb* — reinforcing bar; *tc* — terminal cirri; *th* — thorax. Scale bars in μm .

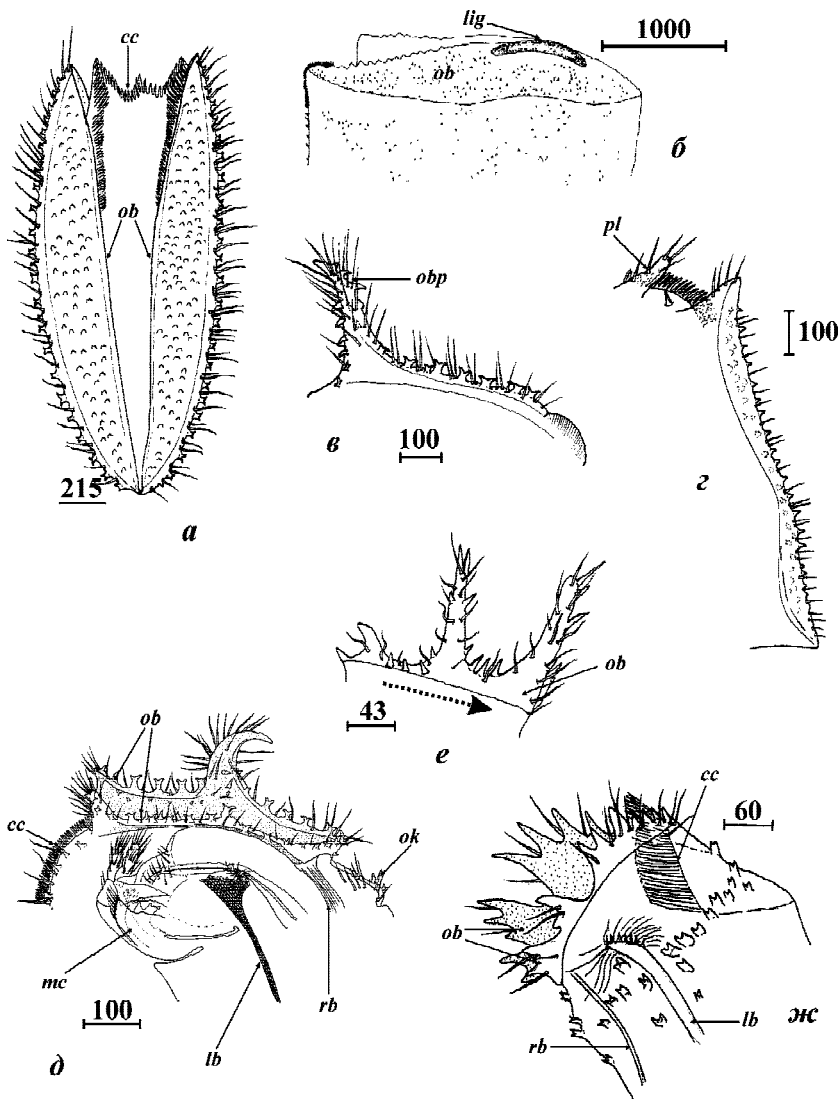


Рис. 4. Оперкулюм и оперкулярные утолщения Acrothoracica (*a–d* — отряд Lithoglyptida; *e, ж* — отряд Cryptophialida). *a* — *Weltneria bekae*, оперкулярные утолщения сверху; *б* — *W. ligamenta*, оперкулюм сбоку; *в* — *Armatoglyptes balanodytes*, левое оперкулярное утолщение сбоку; *г* — *Lithoglyptes viatrix*, левое оперкулярное утолщение и задняя лопасть сбоку; *д* — *Kochlorine grebelnii*, оперкулюм сбоку; *e* — *Cryptophialus gantsevichi*, левое оперкулярное утолщение сбоку, стрелка указывает направление к переднему краю; *ж* — *C. heterodontus*, оперкулюм сбоку (*a* — по: Колбасов, 2001; *б* — по: Grygier & Newman, 1985; *в* — по: Kolbasov, 2000с; *г* — по: Kolbasov & Newman, 2005; *д* — по: Колбасов, 2002). Обозначения: *cc* — гребневидный воротничок; *lb* — латеральная полоса; *lig* — лигамент; *mc* — ротовой конус; *ob* — оперкулярное утолщение; *obp* — задний вырост оперкулярных утолщений; *ok* — устьевой бугорок; *pl* — задняя лопасть; *rb* — усиливающая полоса. Масштаб в мкм.

Fig. 4. Operculum and opercular bars of Acrothoracica (*a–d* — order Lithoglyptida; *e, ж* — order Cryptophialida). *a* — *Weltneria bekae*, opercular bars, top view; *б* — *W. ligamenta*, operculum, lateral view; *в* — *Armatoglyptes balanodytes*, left opercular bar, lateral view; *г* — *Lithoglyptes viatrix*, left opercular bar and posterior lobe, lateral view; *д* — *Kochlorine grebelnii*, operculum, lateral view; *e* — *Cryptophialus gantsevichi*, left opercular bar, lateral view, arrow indicates anterior direction; *ж* — *C. heterodontus*, operculum lateral view (*a* — from Колбасов, 2001; *б* — from Grygier & Newman, 1985; *в* — from Kolbasov, 2000с; *г* — from Kolbasov & Newman, 2005; *д* — from Колбасов, 2002). Abbreviations: *cc* — comb collar; *lb* — lateral bar; *lig* — ligament; *mc* — mouth cone; *ob* — opercular bar; *obp* — posterior process of opercular bars; *ok* — orificial knob; *pl* — posterior lobe; *rb* — reinforcing bar. Scale bars in μm .

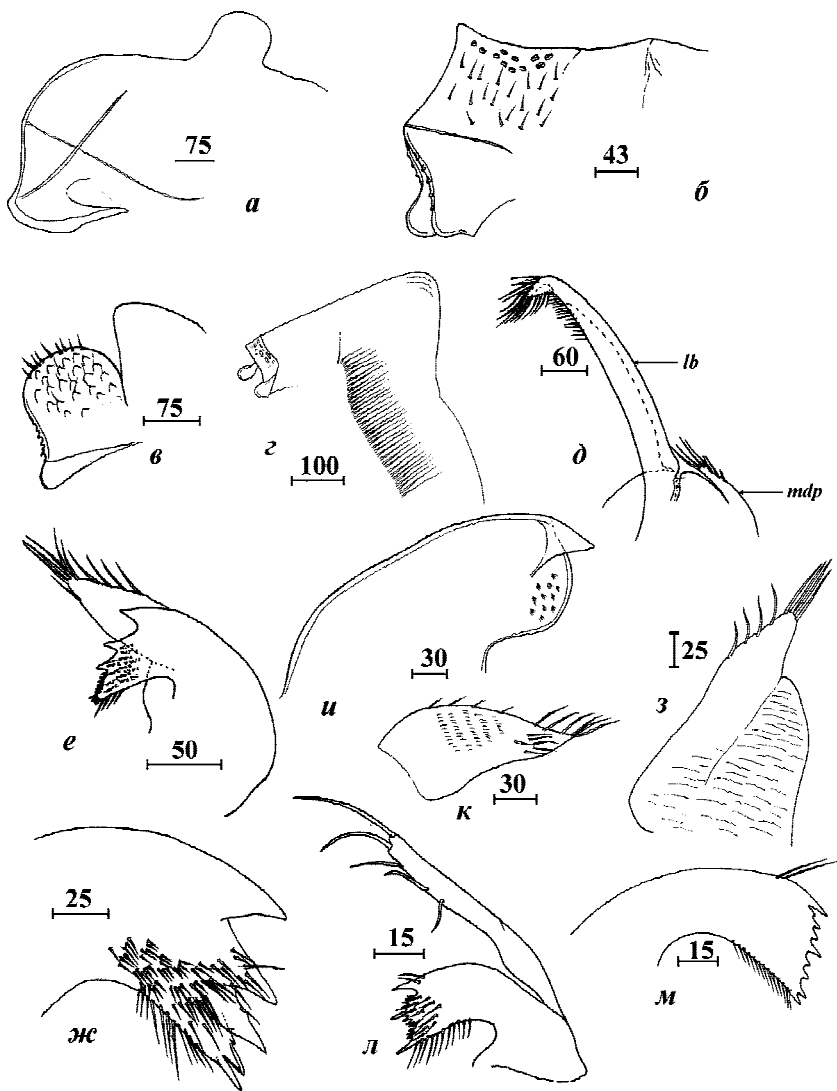


Рис. 5. Ротовые части Acrothoracica (лабрум, мандибула, мандибулярный щупик) (*a–z, e–k* — отряд Lithoglyptida; *д, л, м* — отряд Cryptophialida). *a* — *Weltneria bekae*, лабрум сбоку; *б* — *Armatoglyptes balanodytes*, лабрум сбоку; *в* — *Lithoglyptes viatrix*, лабрум сбоку; *г* — *Trypetesa nassarioides*, лабрум сбоку; *д* — *Australophialus melampygos*, лабрум сбоку; *е* — *Kochlorine floridana*, мандибула с щупиком; *ж* — *W. spinosa*, мандибула; *з* — *Armatoglyptes echinoideus*, мандибулярный щупик; *и, к* — *Trypetesa lampas*, мандибула и щупик; *л* — *Cryptophialus wainwrighti*, мандибула с щупиком; *м* — *C. gantsevichi*, мандибула (*a* — по: Колбасов, 2001; *б* — по: Kolbasov, 2000c; *г* — по: Turquier, 1967a; *е* — по: Колбасов, 2002; *з* — по: Колбасов, 2000в; *и, к* — по: Колбасов, Хёг, 2001; *м* — по: Колбасов, 2003). Обозначения: *lb* — лабрум; *mdp* — мандибулярный щупик. Масштаб в мкм.

Fig. 5. Mouth parts of Acrothoracica (labrum, mandible, mandibular palp) (*a–z, e–k* — order Lithoglyptida; *д, л, м* — order Cryptophialida). *a* — *Weltneria bekae*, labrum, lateral view; *б* — *Armatoglyptes balanodytes*, labrum, lateral view; *в* — *Lithoglyptes viatrix*, labrum, lateral view; *г* — *Trypetesa nassarioides*, labrum, lateral view; *д* — *Australophialus melampygos*, labrum, lateral view; *е* — *Kochlorine floridana*, mandible with palp; *ж* — *W. spinosa*, mandible; *з* — *Armatoglyptes echinoideus*, mandibular palp; *и, к* — *Trypetesa lampas*, mandible with palp; *л* — *Cryptophialus wainwrighti*, mandible with palp; *м* — *C. gantsevichi*, mandible (*a* — from Колбасов, 2001; *б* — from Kolbasov, 2000c; *г* — from Turquier, 1967a; *е* — from Колбасов, 2002; *з* — from Колбасов, 2000в; *и, к* — from Колбасов, Хёг, 2001; *м* — from Колбасов, 2003). Abbreviations: *lb* — labrum; *mdp* — mandibular palp. Scale bars in μm .

Оперкулярные утолщения и апертуральные губы (рис. 4; 9; 10). Морфология оперкулярных утолщений традиционно является одним из основных признаков в таксономии Acrothoracica. Действительно, оперкулярные утолщения несут разнообразные выросты, зубчики и щетинки, либо, в редких случаях, лишены какого-либо вооружения (рис. 4). Морфология оперкулярных утолщений отличается в различных таксонах Acrothoracica. Оперкулярные утолщения видов семейства Lithoglyptidae вытянутые, узкие, сверху их форма полукруглая, часто несут задний вырост различной длины, который может быть прямым или загнутым вперед или назад (рис. 4 *a-d*; 9 *a, б*). Кроме того, у некоторых видов этого семейства, принадлежащих родам *Armatoglyptes* и *Kochlorine*, одно из оперкулярных утолщений может нести непарный и загнутый срединный вырост, нарушающий билатеральную симметрию мантийного мешка (рис. 4 *д*). Функция этих срединных выростов неясна, на ум сразу приходит аналогия с усоногими рода *Verruca* (Cirripedia, Thoracica, Verrucomorpha), обладающими несимметричным домиком, имеющим подвижную и неподвижную пары оперкулярных табличек. Вероятно, что и у этих видов Acrothoracica одно из оперкулярных утолщений может неподвижно фиксироваться этим выростом к одной из сторон отверстия норки. Впрочем, этот вырост также может иметь защитную функцию. Оперкулярные утолщения видов семейства Lithoglyptidae отряда Lithoglyptida кроме длинных простых щетинок несут различные зубчики и шипики вдоль наружного края (рис. 4 *a-d*; 9 *a-в, ж*). Наиболее часты двойные (bifid) зубчики около 10–20 мкм в высоту (рис. 4 *a, в, д*; 9 *a*; 10 *a*). Оперкулярные утолщения некоторых видов, например рода *Lithoglyptes*, несут небольшие острые шипики около 5–10 мкм в высоту (рис. 4 *г*; 9 *в*). Иногда некоторые виды Lithoglyptidae несут особые большие копьевидные (рис. 10 *в*), якоревидные или другие сложные зубчики или игловидные шипы более 30 мкм в длину, дополняющие вооружение из двойных зубчиков.

Основная поверхность оперкулярных утолщений покрыта небольшими тупыми бугорками, кроме того, на поверхности расположены частые и мелкие поры (рис. 9 *в, ж*). Кзади от оперкулярных утолщений видов Lithoglyptidae, кроме гребневидного воротничка, могут находиться небольшие задние лопасти (род *Lithoglyptes*) (рис. 4 *г*) или длинные задние выросты — ауриколи, несущие щетинки (род *Auritoglyptes*) (рис. 9 *б*). Внутренняя поверхность оперкулярных утолщений (апертуральных губ) покрыта рядами частых, небольших и тонких щетинок, направленных вверх (рис. 10 *з*).

У представителей семейства Trypetesidae) оперкулярные утолщения тонкие, расположены вдоль верхнего края апертуры и практически неотличимы от остальных частей апертуральных губ (рис. 8 *г*; 9 *з*). Их боковые поверхности несут небольшие тонкие щетинки и короткие простые

зубчики около 10–20 мкм в высоту (рис. 10 б). Тем не менее, внутренняя поверхность апертуральных губ *Trypetesidae*, в отличие от *Lithoglyptidae* и *Cryptophialida*, несет развитое вооружение, которое представлено острыми и заметными шипами (рис. 10 е, ж). Эти шипы около 10 мкм в высоту, часто объединены в большие группы.

Оперкулярные утолщения видов отряда *Cryptophialida* заметно отличаются от таковых у *Lithoglyptida* (рис. 4 е, ж; 9 з–е). Узкая шейка криптофиалид заканчивается массивными и короткими оперкулярными утолщениями, занимающими всю длину апертуральных губ (гребневидный воротничок расположен не сзади, а между оперкулярными утолщениями) (рис. 4 ж; 9 д). Оперкулярные утолщения часто несут различные выросты, придающие им коронообразную форму (рис. 4 е, ж; 9 з, е). Оперкулярные утолщения *Cryptophialida* покрыты зубчиками различной формы и размеров, которые могут располагаться не только вдоль наружного края, но по всей поверхности оперкулярных утолщений (рис. 9 д). Эти зубчики часто шиповидные, их края могут быть пильчатыми (рис. 10 з, д). Для оперкулюма видов *Cryptophialida* также характерно наличие особых двойных зубчиков, организованных в ряд или группу, расположенных под оперкулярными утолщениями, параллельно им (рис. 4 ж; 9 з, е).

Гребневидный воротничок (рис. 11). За исключением видов семейства *Trypetesidae*, у которых гребневидный воротничок редуцирован, все остальные таксоны *Acrothoracisca* обладают этой структурой. Морфология гребневидного воротничка более или менее одинакова у всех видов. На световом уровне у видов *Lithoglyptidae* гребневидный воротничок выглядит, как бахромчатая мембрана в форме перевернутой «U», подстилающая внутреннюю часть оперкулярных утолщений в их задней половине и окаймляющая задний край апертуральных губ, за оперкулярными утолщениями (рис. 11 а). Размеры выростов гребневидного воротничка увеличиваются по направлению к заднему краю. У видов отряда *Cryptophialida* гребневидный воротничок более короткий, целиком расположен между оперкулярными утолщениями (рис. 4 ж; 9 д, е), большая его часть в состоянии покоя расположена внутри мантийной полости. Сам гребневидный воротничок состоит из множества щетинковидных кутикулярных выростов 30–50 мкм в высоту, боковые края и вершины которых покрыты частыми виллиобразными отростками (рис. 11 в–д). У видов *Lithoglyptidae* выросты гребневидного воротничка объединены нижними частями, но не более 1/2 от общей длины, тогда как у *Cryptophialida* выросты спаяны сильнее — свободными остаются концы менее половины от общей длины (рис. 9 д; 11 д), а у некоторых видов, выросты практически целиком спаяны (рис. 11 е).

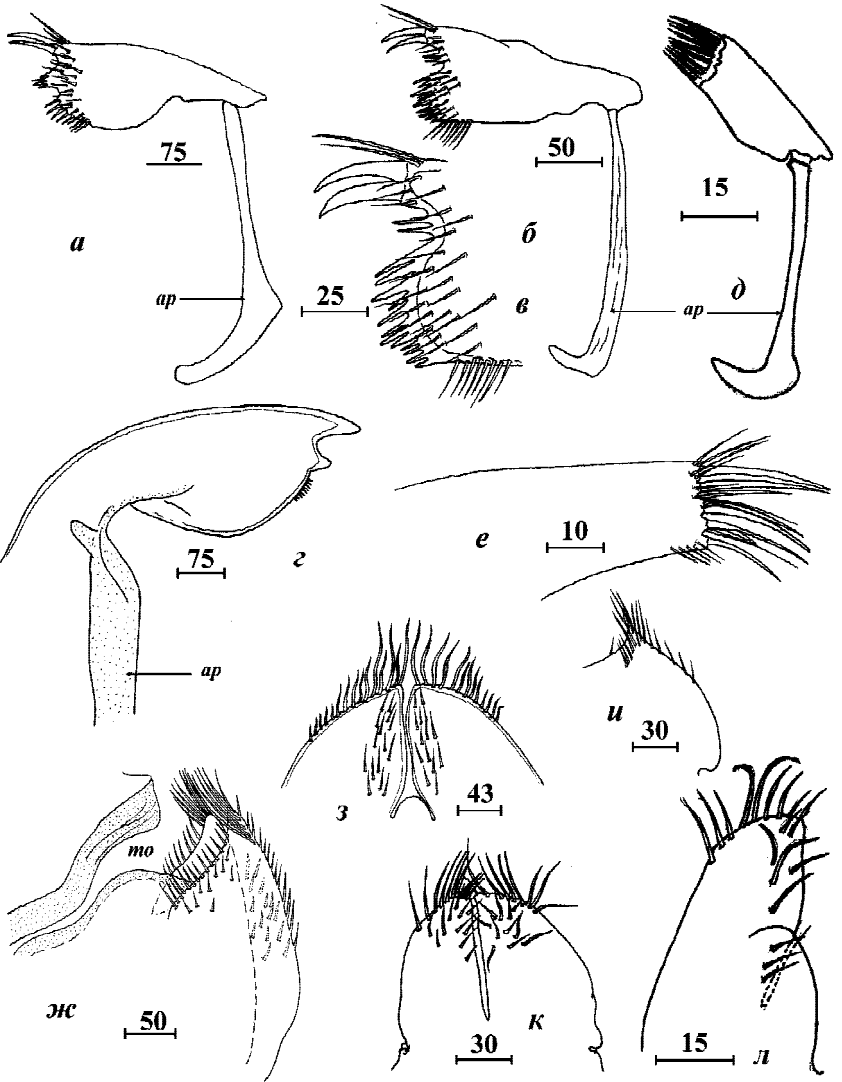


Рис. 6. Ротовые части Acrothoracica (максиллула и максилла) (*a–z, ж–и* — отряд Lithoglyptida; *д, е, к, л* — отряд Cryptophialida). *a* — *Weltneria bekae*, максиллула; *б, в* — *Kochlorine grebelnii*, максиллула, общий вид и режущий край; *z* — *Trypetesa lampas*, максиллула; *д* — *Cryptophialus rossi*, максиллула; *е* — *C. hoegi*, максиллула; *ж* — *Auritoglyptes bicornis*, максиллы с ротовым отверстием, сбоку; *з* — *Lithoglyptes viatrix*, максиллы; *и* — *T. lampas*, максилла; *к* — *Australophialus melampygos*, максиллы; *л* — *Cryptophialus heterodontus*, максилла (*a* — по: Колбасов, 2001; *б, в* — по: Колбасов, 2002; *z, и* — по: Колбасов, Хёг, 2001; *е* — по: Колбасов, 2000б; *ж* — по: Kolbasov, 2000b). Обозначения: *ap* — аподема; *mo* — ротовое отверстие. Масштаб в мкм.

Fig. 6. Mouth parts of Acrothoracica (maxillule and maxilla) (*a–z, ж–и* — order Lithoglyptida; *д, е, к, л* — order Cryptophialida). *a* — *Weltneria bekae*, maxillule; *б, в* — *Kochlorine grebelnii*, maxillule, general view and cutting edge; *z* — *Trypetesa lampas*, maxillule; *д* — *Cryptophialus rossi*, maxillule; *е* — *C. hoegi*, maxillule; *ж* — *Auritoglyptes bicornis*, maxillae with mouth opening, lateral view; *з* — *Lithoglyptes viatrix*, maxillae; *и* — *T. lampas*, maxilla; *к* — *Australophialus melampygos*, maxillae; *л* — *Cryptophialus heterodontus*, maxilla (*a* — from Колбасов, 2001; *б, в* — from Колбасов, 2002; *z, и* — from Колбасов, Хёг, 2001; *е* — from Колбасов, 2000б; *ж* — from Kolbasov, 2000b). Abbreviations: *ap* — apodeme; *mo* — mouth opening. Scale bars in μm .

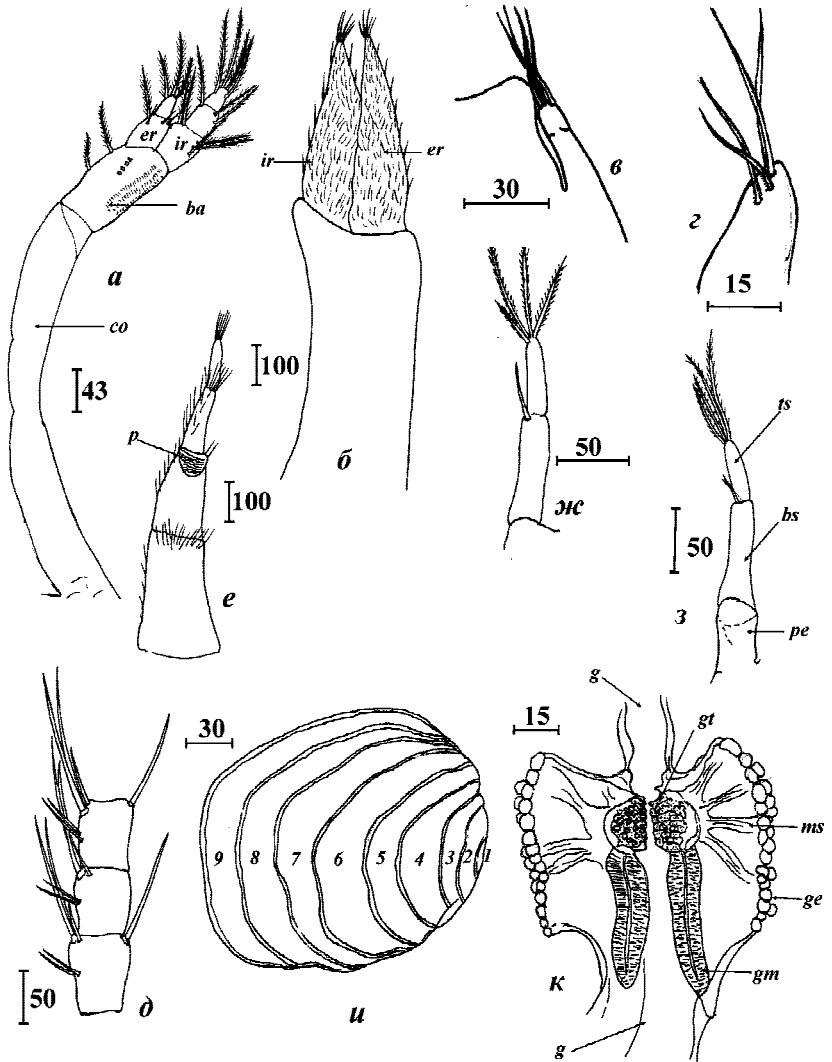


Рис. 7. Усоножки, каудальные придатки, прикрепительный диск и кишечная терка Acrothoracica (*a*, *б*, *д-з* — отряд Lithoglyptida; *в*, *з*, *и*, *к* — отряд Cryptophialida). *a* — *Lithoglyptes viatrix*, ротовая усоножка; *б* — *Trypetesa lampas*, ротовая усоножка; *в* — *Australophialus turbonis*, рудиментарная ротовая усоножка; *з* — *Cryptophialus epacrus*, рудиментарная ротовая усоножка; *д* — *Auritoglyptes bicornis*, срединные членики передней ветви IV пары терминальных усоножек; *е* — *T. lampas*, терминальная усоножка II пары; *ж* — *Kochlorine grebelnii*, каудальный придаток; *з* — *A. bicornis*, каудальный придаток; *и* — *Cryptophialus rossi*, прикрепительный диск с линиями роста (линек) сверху (число линеков указано цифрами); *к* — *C. epacrus*, кишечная терка (*б*, *е* — по: Колбасов, Хёр, 2001; *д*, *з* — по: Kolbasov, 2000b; *ж* — по: Колбасов, 2002). Обозначения: *ba* — базис; *bs* — базальный сегмент; *co* — кокса; *er* — наружная ветвь; *g* — кишка; *ge* — наружные клетки кишечной терки (эпителий); *gm* — мышцы в нижней части кишечной терки; *gt* — зубы кишечной терки; *ir* — внутренняя ветвь; *ms* — мышцы зубов кишечной терки; *p* — подушко-видный бугорок; *pe* — базальный пьедестал; *ts* — терминальный сегмент. Масштаб в мкм.

Fig. 7. Cirri, caudal appendages, attachment disk and gizzard (gastric mill) of Acrothoracica (*a*, *б*, *д-з* — order Lithoglyptida; *в*, *з*, *и*, *к* — order Cryptophialida). *a* — *Lithoglyptes viatrix*, mouth cirrus; *б* — *Trypetesa lampas*, mouth cirrus; *в* — *Australophialus turbonis*, rudimentary mouth cirrus; *з* — *Cryptophialus epacrus*, rudimentary mouth cirrus; *д* — *Auritoglyptes bicornis*, medial segments of anterior ramus of terminal cirrus IV; *е* — *T. lampas*, terminal cirrus II; *ж* — *Kochlorine grebelnii*, caudal appendage; *з* — *A. bicornis*, caudal appendage; *и* — *Cryptophialus rossi*, attachment disk with grow lines (molts, indicated with numbers), top view; *к* — *C. epacrus*, gizzard (*б*, *е* — from Колбасов, Хёр, 2001; *д*, *з* — from Kolbasov, 2000b; *ж* — from Колбасов, 2002). Abbreviations: *ba* — basis; *bs* — basal segment; *co* — соха; *er* — external ramus; *g* — gut; *ge* — external cells of gizzard (epithelium); *gm* — muscles of lower part of gizzard; *gt* — teeth of gizzard; *ir* — internal ramus; *ms* — muscles of teeth of gizzard; *p* — pillow hillock; *pe* — basal pedestal; *ts* — terminal segment. Scale bars in μm .

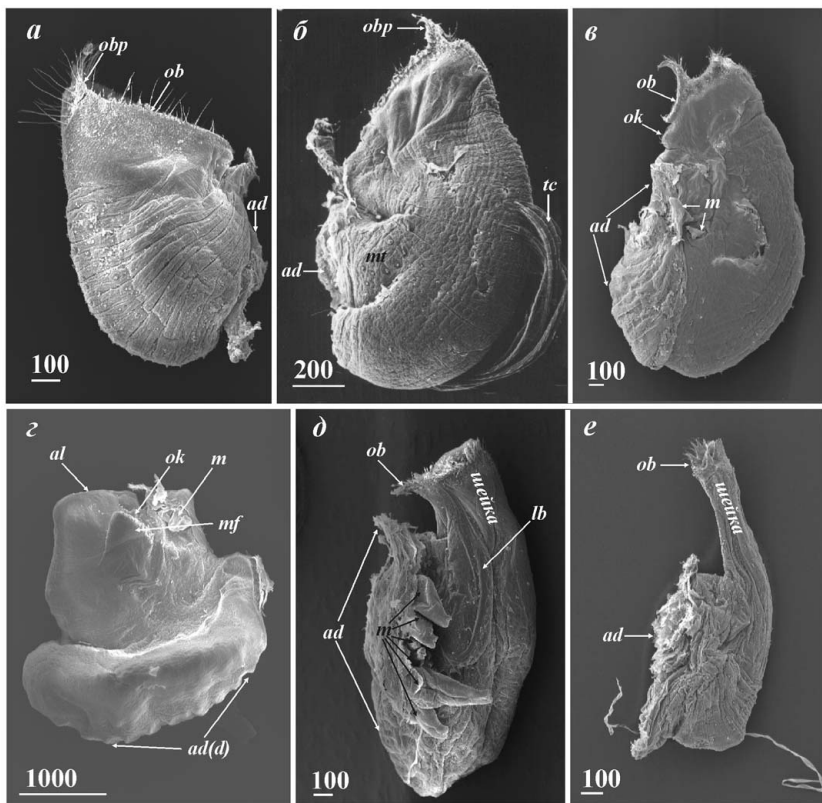


Рис. 8. Самки Acrothoracica (*a–z* — отряд Lithoglyptida; *δ, e* — отряд Cryptophialida), общий вид. *a* — *Weltneria hirsuta*, сбоку; *б* — *Armatoglyptes habei*, сбоку (терминальные усоножки торчат наружу через искусственный разрыв мантийного мешка); *в* — *Kochlorine grebelnii*, сбоку; *z* — *Trypetesa lateralis*, сбоку; *δ* — *Australophialus melampygos*, сбоку; *e* — *Cryptophialus heterodontus*, сбоку (*б* — по: Kolbasov & Нøег, 2000; *в* — по: Колбасов, 2002). Обозначения: *ad* — прикрепительный диск; *ad(d)* — диск; *al* — апертуральные губы; *lb* — латеральная полоса; *m* — карликовые самцы; *mf* — наружный вырост мантийного мешка; *mt* — мантийные зубчики; *ob* — оперкулярные утолщения; *obp* — задний вырост оперкулярных утолщений; *ok* — устьевой бугорок. Масштаб в мкм.

Fig. 8. Females of Acrothoracica (*a–z* — order Lithoglyptida; *δ, e* — order Cryptophialida), general view. *a* — *Weltneria hirsuta*, lateral view; *б* — *Armatoglyptes habei*, lateral view (terminal cirri extruded outside mantle sac through artificial gap); *в* — *Kochlorine grebelnii*, lateral view; *z* — *Trypetesa lateralis* Tomlinson, lateral view; *δ* — *Australophialus melampygos*, lateral view; *e* — *Cryptophialus heterodontus*, lateral view (*б* — from Kolbasov & Нøег, 2000; *в* — from Колбасов, 2002). Abbreviations: *ad* — attachment disk; *ad(d)* — disk; *al* — apertural lips; *lb* — lateral bar; *m* — dwarf males; *mf* — external mantle flap; *mt* — mantle teeth; *ob* — opercular bars; *obp* — posterior process of opercular bars; *ok* — orificial knob. Scale bars in μm.

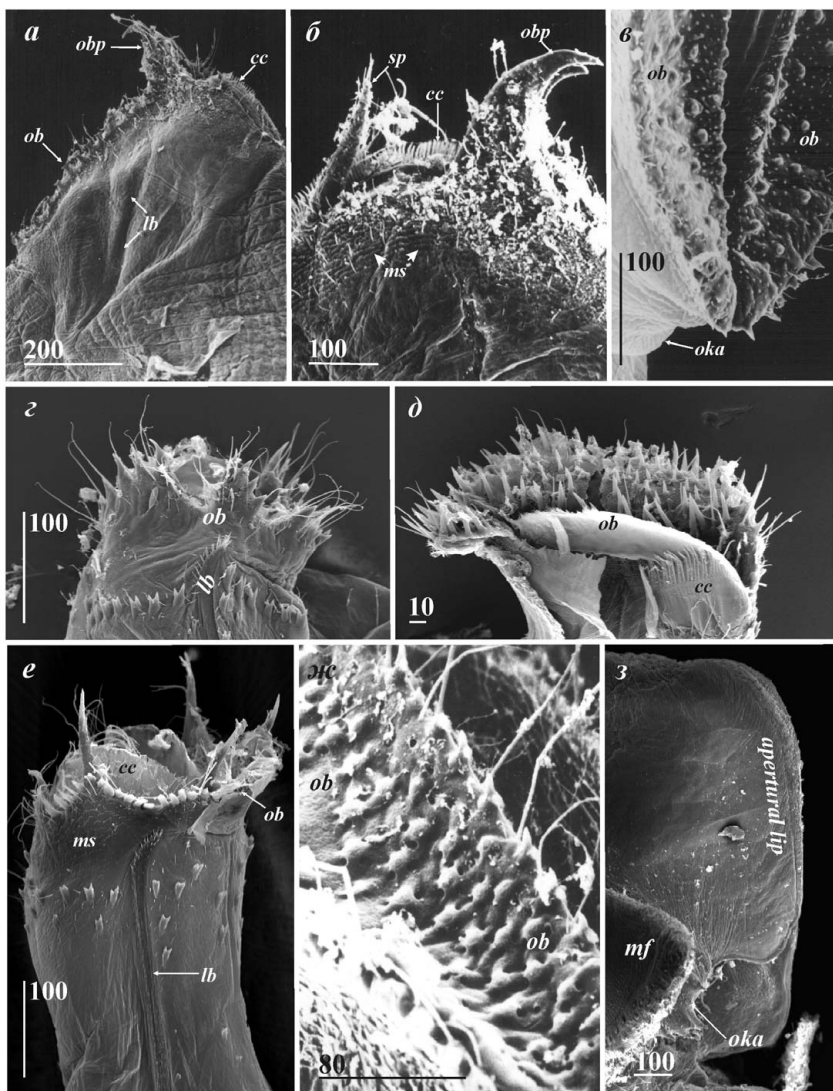


Рис. 9. Морфология оперкулярной области (оперкулюма) и оперкулярных утолщений *Acrothoracica* (*a–в, ж, з* — отряд *Lithoglyptida*; *г–е* — отряд *Cryptophialida*). *a* — *Armatoglyptes habei*, оперкулюм сбоку, правая сторона; *б* — *Auritoglyptes bicornis*, оперкулюм сбоку, задняя половина, левая сторона; *в* — *Lithoglyptes viatrix*, оперкулярные утолщения сверху, передняя половина; *г* — *Cryptophialus heterodontus*, оперкулюм сбоку, левая сторона; *д* — *C. rossi*, оперкулярная область изнутри, правая половина удалена; *е* — *C. unguiliculus*, оперкулюм сбоку с верхней частью шейки, левая сторона; *ж* — *Weltneria bekae*, срединная часть оперкулярных утолщений сверху; *з* — *Trypetesa lateralis*, оперкулюм сбоку, левая сторона, апертуральная губа (*apertural lip*) указана (*a* — по: Kolbasov & Нøег, 2000; *б* — по: Kolbasov, 2000b; *в* — по: Kolbasov & Newman, 2005; *ж* — по: Колбасов, 2001). Обозначения: *cc* — гребневидный воротничок; *lb* — латеральная полоса; *mf* — наружный вырост мантийного мешка; *ms* — массивные чешуйки; *ob* — оперкулярные утолщения; *obp* — задний вырост оперкулярных утолщений; *oka* — область устьевого бугорка; *sp* — задний отросток — ауриколи. Масштаб в мкм.

Fig. 9. Morphology of opercular area (operculum) and opercular bars of *Acrothoracica* (*a–в, ж, з* — order *Lithoglyptida*; *г–е* — order *Cryptophialida*). *a* — *Armatoglyptes habei*, operculum, lateral view, right side; *б* — *Auritoglyptes bicornis*, operculum, lateral view, posterior half, left side; *в* — *Lithoglyptes viatrix*, opercular bars, top view, anterior half; *г* — *Cryptophialus heterodontus*, operculum, lateral view, left side; *д* — *C. rossi*, opercular area, internal surface, left half removed; *е* — *C. unguiliculus*, operculum with upper part of neck, lateral view, left side; *ж* — *Weltneria bekae*, middle part of opercular bars, top view; *з* — *Trypetesa lateralis*, operculum, lateral view, left side, apertural lip indicated (*a* — from Kolbasov & Нøег, 2000; *б* — from Kolbasov, 2000b; *в* — from Kolbasov & Newman, 2005; *ж* — from Колбасов, 2001). Abbreviations: *cc* — comb collar; *lb* — lateral bar; *mf* — external mantle flap; *ms* — massive multifid scales; *ob* — opercular bars; *obp* — posterior process of opercular bars; *oka* — orificial knob area; *sp* — setose process — auricles. Scale bars in μm .

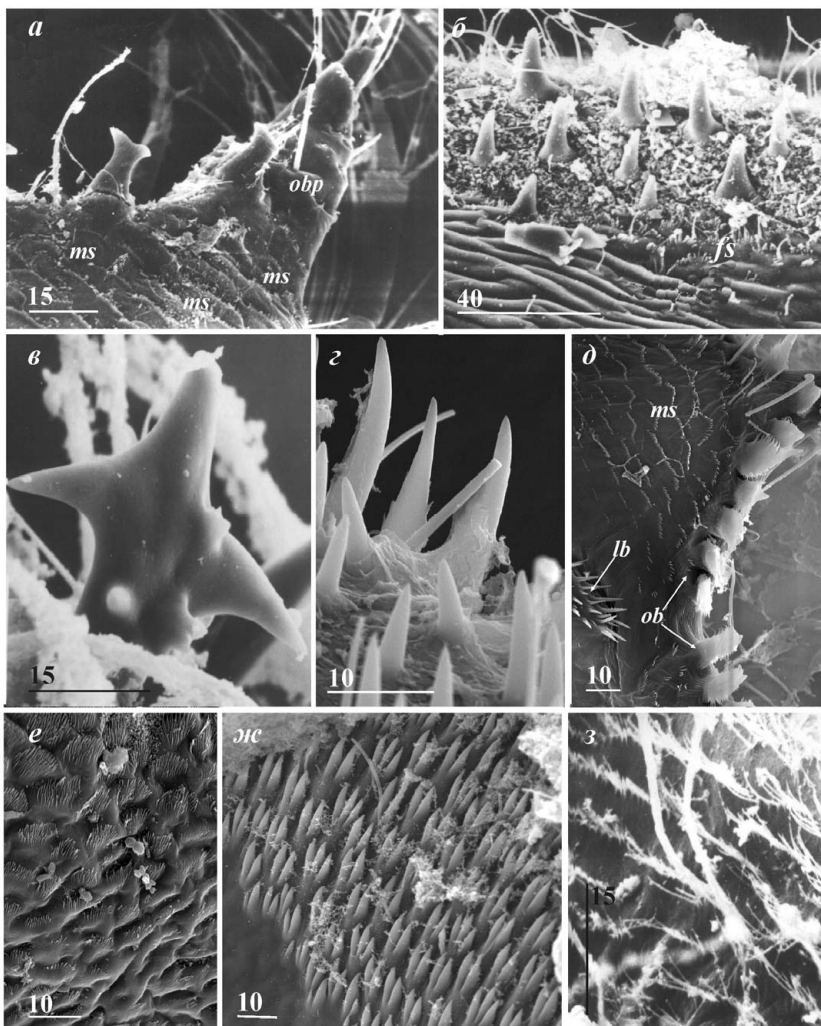


Рис. 10. Ультраструктура оперкулярных утолщений Acrothoracica (*a–в, e–з* — отряд Lithoglyptida; *z, d* — отряд Cryptophialida). *a* — *Armatoglyptes mitis*, задний вырост оперкулярных утолщений; *б* — *Trypetesa lampas*, наружная поверхность апертуральной губы; *в* — *Kochlorine bocqueti*, копьевидный зубчик оперкулярных утолщений; *z* — *Cryptophialus rossi*, зубчики оперкулярного утолщения; *d* — *C. unguiliculus*, зубчики оперкулярного утолщения; *e, ж* — *Trypetesa lateralis*, внутренняя поверхность апертуральной губы, средняя и задняя части; *з* — *Weltneria bekae*, внутренняя поверхность оперкулярного утолщения (*б* — по: Колбасов, Хёг, 2001; *в* — по: Колбасов, 2002; *з* — по: Колбасов, 2001). Обозначения: *fs* — слабые чешуйки; *lb* — латеральная полоса; *ms* — массивные чешуйки; *ob* — оперкулярное утолщение; *obp* — задний вырост оперкулярного утолщения. Масштаб в мкм.

Fig. 10. Ultrastructure of opercular bars of Acrothoracica (*a–в, e–з* — order Lithoglyptida; *z, d* — order Cryptophialida). *a* — *Armatoglyptes mitis*, posterior process of opercular bars; *б* — *Trypetesa lampas*, external surface of apertural lip; *в* — *Kochlorine bocqueti*, spear-shaped tooth of opercular bars; *z* — *Cryptophialus rossi*, teeth of opercular bar; *d* — *C. unguiliculus*, teeth of opercular bar; *e, ж* — *Trypetesa lateralis*, internal surface of apertural lip, middle and posterior parts; *з* — *Weltneria bekae*, internal surface of opercular bar (*б* — from Колбасов, Хёг, 2001; *в* — from Колбасов, 2002; *з* — from Колбасов, 2001). Abbreviations: *fs* — feeble scales; *lb* — lateral bar; *ms* — massive multifid scales; *ob* — opercular bar; *obp* — posterior process of opercular bar. Scale bars in μm .

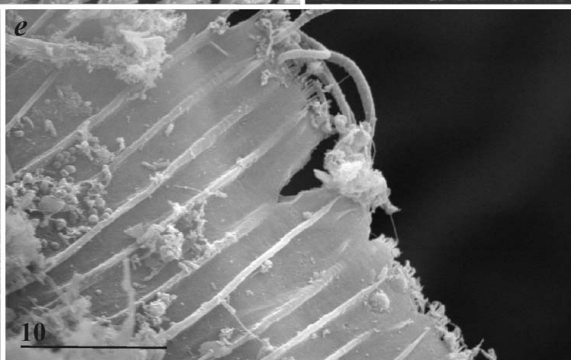
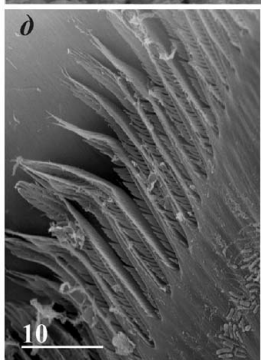
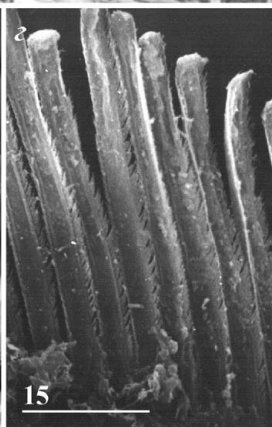
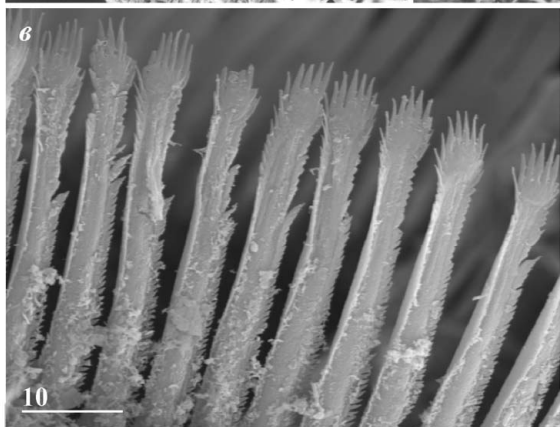
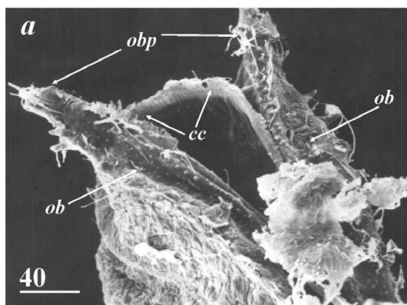


Рис. 11. Морфология гребневидного воротничка Acrothoracica (*a–z* — отряд Lithoglyptida; *δ, e* — отряд Cryptophialida). *a* — *Armatoglyptes mitis*, отверстие мантийной полости; *б* — *A. mitis*, гребневидный воротничок (дистальные концы выростов); *в* — *Kochlorine grebelnii*, выросты гребневидного воротничка; *z* — *Armatoglyptes balanodytes*, выросты гребневидного воротничка; *δ* — *Cryptophialus rossi*, гребневидный воротничок; *e* — *Australophialus melampygos*, гребневидный воротничок (*a, б* — по: Kolbasov & Нюег, 2000; *в* — по: Колбасов, 2002; *z* — по: Kolbasov, 2000с). Обозначения: *cc* — гребневидный воротничок; *ob* — оперкулярные утолщения; *obp* — задние выросты оперкулярных утолщений. Масштаб в мкм.

Fig. 11. Morphology of comb collar of Acrothoracica (*a–z* — order Lithoglyptida; *δ, e* — order Cryptophialida). *a* — *Armatoglyptes mitis*, orifice of mantle cavity; *б* — *A. mitis*, comb collar (distal ends of projections); *в* — *Kochlorine grebelnii*, projections of comb collar; *z* — *Armatoglyptes balanodytes*, projections of comb collar; *δ* — *Cryptophialus rossi*, comb collar; *e* — *Australophialus melampygos*, comb collar (*a, б* — from Kolbasov & Нюег, 2000; *в* — from Колбасов, 2002; *z* — from Kolbasov, 2000с). Abbreviations: *cc* — comb collar; *ob* — opercular bars; *obp* — posterior processes of opercular bars. Scale bars in μm.

Устьевой бугорок Lithoglyptida и прикрепительный бугорок Cryptophialida (рис. 12). Как говорилось ранее, устьевой бугорок характерен для большинства видов отряда Lithoglyptida. У видов семейства Lithoglyptidae, независимо от наличия или отсутствия щетинок и зубчиков (рис. 12 *г-е*), устьевой бугорок несет частые чешуйки (multifid scales), состоящие из 3–20 длинных и тонких шипиков 4–10 мкм в длину, спаянных своими основаниями (рис. 12 *а, б, д, е*). Хочется отметить, что у ювенилей зубчики устьевого бугорка двойные (рис. 12 *д*), тогда как у взрослых особей они изогнутые и простые (рис. 12 *г, е*). Вероятно в ходе роста (линек) одна из вершин зубчиков редуцируется. Лишь несколько видов, в том числе все виды рода *Lithoglyptes*, лишены каких-либо зубчиков, щетинок или чешуек в области устьевого бугорка (рис. 9 *в*; 12 *в*).

Область гомологичная устьевому бугорку у некоторых видов семейства Trypetesidae (*Trypetesa lateralis*, *T. habeii*) может нести крупные, 30–50 мкм в высоту, шиповидные выросты, тогда как кутикула в этой области полностью лишена каких-либо чешуек (рис. 12 *ж*). Остальные виды лишены следов устьевого бугорка.

У основания шейки некоторых видов отряда Cryptophialida, ближе к переднему краю располагаются чешуйки, образованные короткими, 2–3 мкм в высоту, шипиками (рис. 12 *и*). В то же время различные чешуйки покрывают практически весь мантийный мешок криптофиалид, а данное место мантийного мешка нельзя с уверенностью считать гомологом устьевого бугорка Lithoglyptida. Отметим, что у большинства видов Cryptophialida между основанием шейки и прикрепительным диском располагается конический прикрепительный бугорок (рис. 3 *в*). Кутикула этого бугорка полностью лишена щетинок, зубчиков и чешуек, но зато несет крупные, кратеровидные папилловидные структуры с большими терминальными порами (рис. 12 *з*).

Мантийные чешуйки и оперкулярные папиллы (рис. 13–16). Чешуйки различных типов, покрывающие не только устьевой бугорок, но и другие части мантийного мешка Acrothoracica, являются их характерными ультраструктурами.

Для представителей семейства Lithoglyptidae, прежде всего, характерны массивные чешуйки (massive multifid scales), ассоциированные в продольные ряды и практически целиком покрывающие боковые поверхности оперкулума (рис. 9 *б*; 13 *а, г, ж*). Каждая чешуйка слабо дугообразная или почти прямая, 7–15 мкм в длину и 2–2,5 мкм в высоту и состоит из 20–40 острых и мощных шипиков, спаянных вместе так, что только их верхние половины или трети остаются свободными (рис. 13 *д, и*). Для большинства видов Lithoglyptidae характерно наличие так называемых оперкулярных папилл или пор, ассоциированных с массивными чешуйками

(рис. 13 а–ж). Оперкулярные папиллы цилиндрические, около 2–4 мкм в высоту, заканчиваются четкой терминальной порой и расположены в заметных ямках (рис. 13 в, д). Оперкулярные поры около 3–5 мкм в диаметре, внутри часто заметны структуры, напоминающие папиллы (рис. 13 е, з). Оперкулярные папиллы характерны для родов *Lithoglyptes* и *Auritoglyptes* (рис. 13 а–в, д). У разных видов родов *Weltneria* и *Kochlorine* обнаружены как оперкулярные папиллы, так и поры (рис. 13 з, е, ж, з). Оперкулярные поры и папиллы достоверно не обнаружены ни у одного из исследованных видов рода *Armatoglyptes*. Кроме оперкулярных папилл и пор среди массивных чешуек могут располагаться одиночные щетинки и иногда небольшие простые зубчики (рис. 13 з, ж).

В оперкулярной области *Lithoglyptidae* кроме массивных чешуек можно обнаружить другие, более редкие типы этих структур, которые обычно располагаются в задней части оперкулюма. Так, для представителей рода *Kochlorine* характерны волнистые чешуйки (*undulating multifid scales*) (рис. 14 а). Эти чешуйки сходны с массивными, но образованы, в отличие от них, более длинными, волнистыми шипиками. У некоторых видов *Kochlorine* верхняя часть задней поверхности оперкулярной области у взрослых особей покрыта чешуйками, образованными 8–15 спаянными основаниями, несколько изогнутыми шипиками с тупыми вершинами (рис. 14 в). Эти чешуйки около 5–8 мкм в длину и 1,5–2 мкм в высоту, они менее часты, чем массивные и представляют нечто среднее между типами массивных и волнистых чешуек. С массивными чешуйками сходны и чешуйки задней части оперкулюма *Weltneria* (рис. 14 б). Эти чешуйки не более 10 мкм в длину, веерообразной формы, образованы 20–30 острыми шипиками, спаянными своими основаниями.

В верхней половине мантийного мешка, вдоль заднего края и в примыкающих к нему областях расположены разнообразные слабые чешуйки (*feeble multifid scales*) (рис. 14 д–з). Их форма прямая или слабо дуговидная, длина 6–15 мкм. Эти чешуйки образованы свободными шипиками, обычно тонкими и длинными, до 5 мкм в высоту (рис. 14 з), реже шипики могут быть меньшей высоты — 1–2 мкм (рис. 14 е). Редкие слабые чешуйки могут также находиться на боковых поверхностях мантии, в средней части (рис. 14 ж).

Микроскопические чешуйки, образованные небольшим числом мелких, отдельных шипиков, могут располагаться в средней части мантийного мешка, вблизи от прикрепительного диска (рис. 15 б). Кроме того, кутикула у прикрепительного диска может нести отдельные мелкие шипики (0,5–1,5 мкм), организованные в ряды (рис. 15 а). Очень своеобразные чешуйки могут находиться у места прикрепления карликового самца (рис. 15 в). Они вытянутой формы и отдаленно напоминают ветку ели, причем шипики расположены не по краю чешуйки, а по всей ее поверхности.

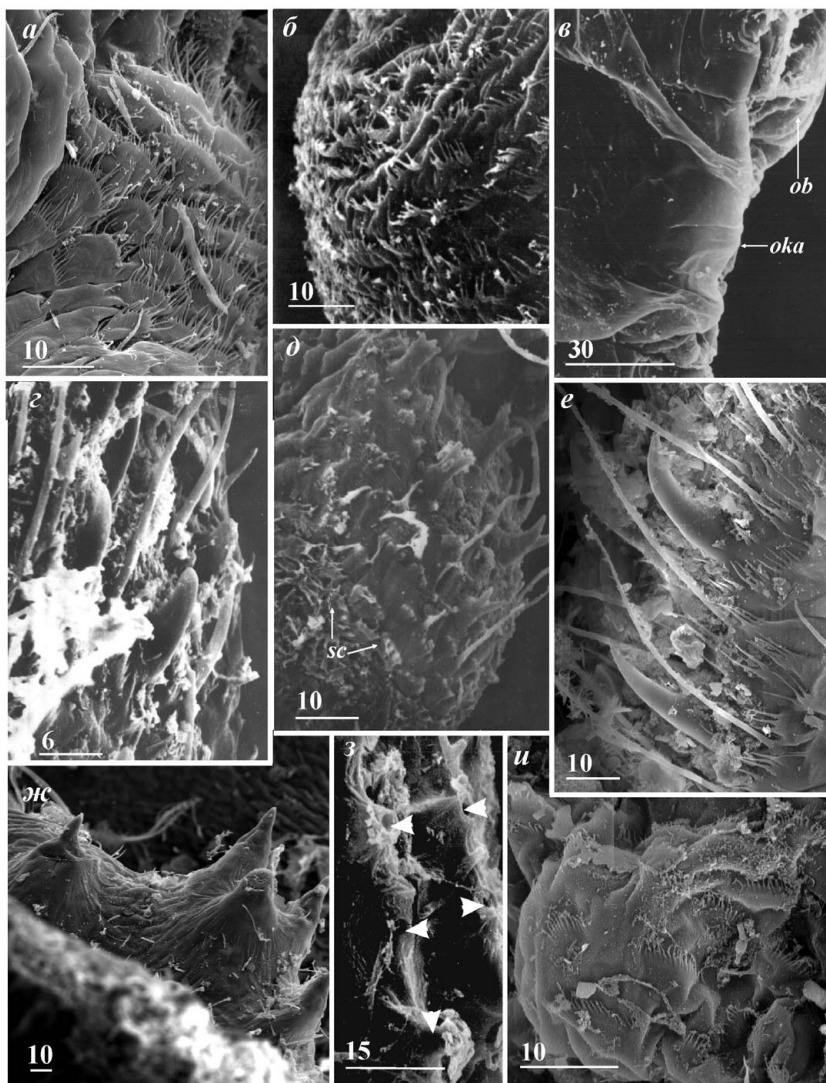


Рис. 12. Морфология устьевого бугорка Acrothoracica и областей мантийного мешка, гомологичных по положению устьевому бугорку (*a-ж* — отряд Lithoglyptida; *з, u* — отряд Cryptophialida). *a* — *Weltneria hirsuta*, район устьевого бугорка; *б* — *Auritoglyptes bicornis*, район устьевого бугорка; *в* — *Armatoglyptes cornutus*, область, гомологичная устьевому бугорку; *г* — *A. mitis*, поверхность устьевого бугорка взрослой особи; *д* — *A. habei*, поверхность устьевого бугорка ювенили; *е* — *Kochlorine floridana*, поверхность устьевого бугорка; *ж* — *Trypetesa lateralis*, область, гомологичная устьевому бугорку; *з* — *Cryptophialus gantsevichi*, поверхность прикрепительного бугорка (папилловидные структуры указаны стрелками); *u* — *C. wainwrighti*, чешуйки в основании шейки, передний край (*б* — по: Kolbasov, 2000b; *в* — по: Kolbasov, 2000a; *г, д* — по: Kolbasov & Нøег, 2000; *е* — по: Колбасов, 2002). Обозначения: *ob* — оперкулярные утолщения; *oka* — область устьевого бугорка; *sc* — чешуйки. Масштаб в мкм.

Fig. 12. Morphology of orificial knob of Acrothoracica and areas of mantle cavity homologous in location to orificial knob (*a-ж* — order Lithoglyptida; *з, u* — order Cryptophialida). *a* — *Weltneria hirsuta*, region of orificial knob; *б* — *Auritoglyptes bicornis*, region of orificial knob; *в* — *Armatoglyptes cornutus*, area homologous to orificial knob; *г* — *A. mitis*, surface of orificial knob of adult specimen; *д* — *A. habei*, surface of orificial knob of juvenile specimen; *е* — *Kochlorine floridana*, surface of orificial knob; *ж* — *Trypetesa lateralis*, area homologous to orificial knob; *з* — *Cryptophialus gantsevichi*, surface of attachment hillock (papilla-like structures indicated by arrowheads); *u* — *C. wainwrighti*, multifid scales at base of neck, anterior margin (*б* — from Kolbasov, 2000b; *в* — from Kolbasov, 2000a; *г, д* — from Kolbasov & Нøег, 2000; *е* — from Колбасов, 2002). Abbreviations: *ob* — opercular bars; *oka* — orificial knob area; *sc* — multifid scales. Scale bars in μm .

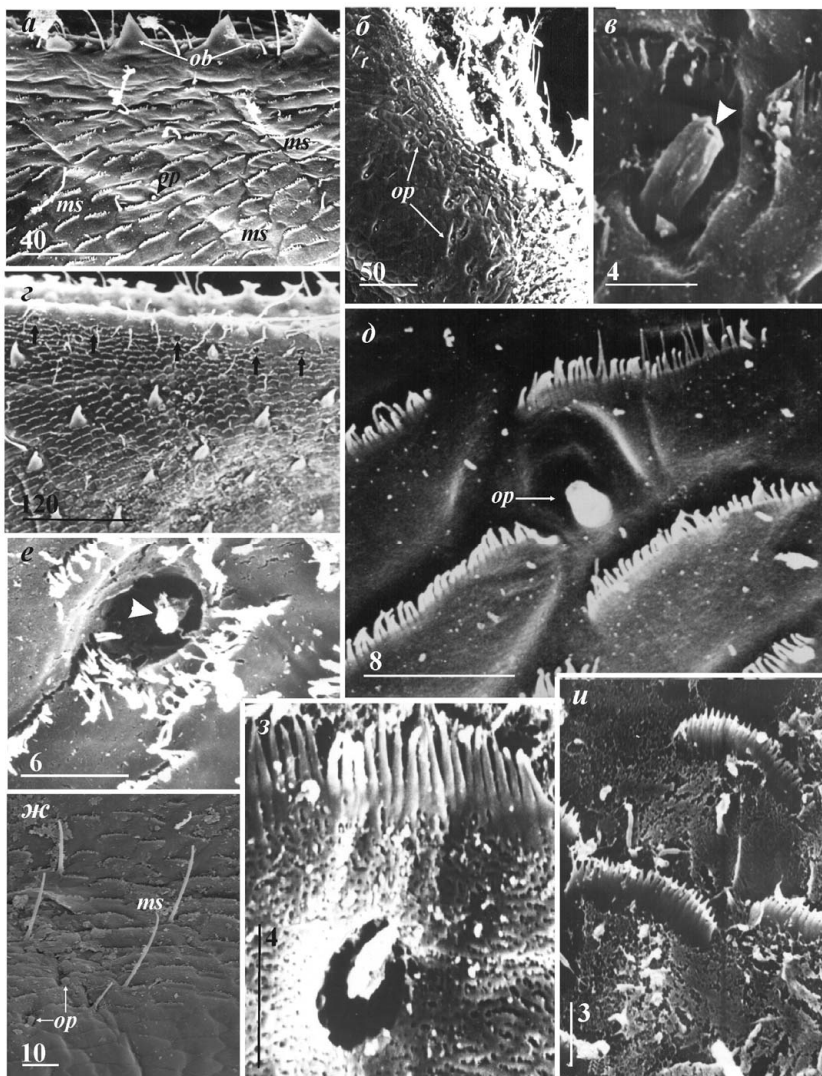


Рис. 13. Массивные чешуйки оперкулярной области и ассоциированные с ними ультраструктуры Acrothoracica (отряд Lithoglyptida, семейство Lithoglyptidae). *a* — *Lithoglyptes viatrix*, ряды массивных чешуек на боковой поверхности оперкулюма; *б* — *Auritoglyptes bicornis*, передняя половина оперкулюма с оперкулярными папиллами среди массивных чешуек; *в* — *A. bicornis*, оперкулярная папилла (отверстие указано); *г* — *Weltneria bekae*, боковая поверхность оперкулюма с рядами массивных чешуек и рядом пор (указаны стрелками); *д* — *L. viatrix*, массивные чешуйки и оперкулярная папилла; *е* — *W. bekae*, оперкулярная пора (возможная папилла указана стрелкой); *ж* — *Kochlorine grebelnii*, ряды массивных чешуек и оперкулярные папиллы; *з* — *K. bocqueti*, оперкулярная пора; *и* — *Armatoglyptes mitis*, массивные чешуйки (*a, д* — по: Kolbasov & Newman, 2005; *б, в* — по: Kolbasov, 2000b; *г, е* — по: Колбасов, 2001; *ж, з* — по: Колбасов, 2002; *и* — по: Kolbasov, 1999). Обозначения: *ms* — массивные чешуйки; *ob* — оперкулярное утолщение; *op* — оперкулярные папиллы. Масштаб в мкм.

Fig. 13. Massive multifid scales of opercular area and associated ultrastructures of Acrothoracica (order Lithoglyptida, family Lithoglyptidae). *a* — *Lithoglyptes viatrix*, rows of massive multifid scales on lateral surface of operculum; *б* — *Auritoglyptes bicornis*, anterior half of operculum with opercular papillae among massive multifid scales; *в* — *A. bicornis*, opercular papilla (opening indicated); *г* — *Weltneria bekae*, lateral surface of operculum with rows of massive multifid scales and row of pores (indicated by arrows); *д* — *L. viatrix*, massive multifid scales and papilla; *е* — *W. bekae*, opercular pore (possible papilla indicated by arrowhead); *ж* — *Kochlorine grebelnii*, rows of massive multifid scales and opercular papillae; *з* — *K. bocqueti*, opercular pore; *и* — *Armatoglyptes mitis*, massive multifid scales (*a, д* — from Kolbasov & Newman, 2005; *б, в* — from Kolbasov, 2000b; *г, е* — from Колбасов, 2001; *ж, з* — from Колбасов, 2002; *и* — from Kolbasov, 1999). Abbreviations: *ms* — massive multifid scales; *ob* — opercular bar; *op* — opercular papillae. Scale bars in μm .

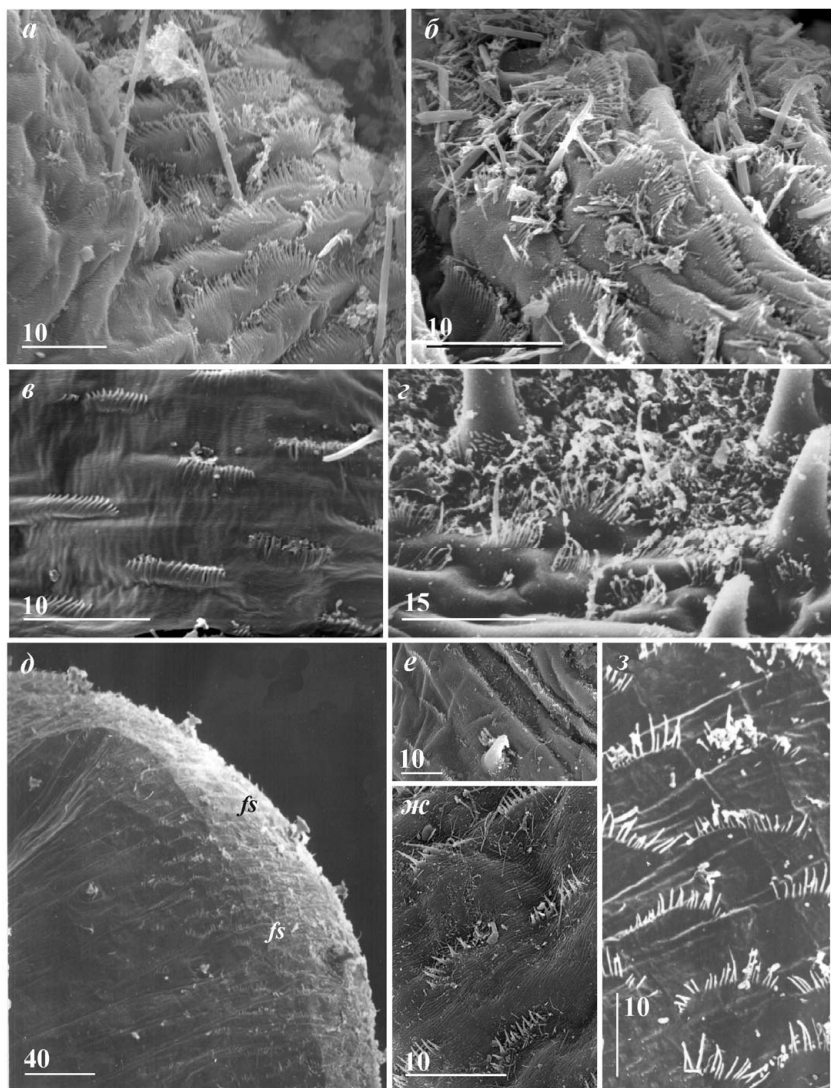


Рис. 14. Различные типы чешуек верхней половины мантийного мешка Acrothoracica (отряд Lithoglyptida). *a* — *Kochlorine floridana*, волнистые чешуйки задней части оперкулюма; *б* — *Weltneria hirsuta*, чешуйки задней части оперкулюма; *в* — *Kochlorine grebelnii*, чешуйки в верхней половине заднего края мантийного мешка; *г* — *Trypetesa lampas*, слабые чешуйки на наружной поверхности апертуральной губы; *д* — *Armatoglyptes mitis*, задний край мантийного мешка, срединная область с рядами слабых чешуек; *е* — *Weltneria spinosa*, чешуйки в средней части заднего края мантийного мешка; *ж* — *W. spinosa*, слабые чешуйки в средней части мантийного мешка; *з* — *A. mitis*, слабые чешуйки в средней части заднего края мантийного мешка (*a, в* — по: Колбасов, 2002; *г* — по: Колбасов, Хёр, 2001; *д, з* — по: Kolbasov & Høeg, 2000). Обозначения: *fs* — слабые чешуйки. Масштаб в мкм.

Fig. 14. Different types of multifid scales in upper half of mantle sac of Acrothoracica (order Lithoglyptida). *a* — *Kochlorine floridana*, undulating multifid scales of posterior part of operculum; *б* — *Weltneria hirsuta*, multifid scales of posterior part of operculum; *в* — *Kochlorine grebelnii*, multifid scales in upper half of posterior margin of mantle sac; *г* — *Trypetesa lampas*, feeble multifid scales on external surface of apertural lip; *д* — *Armatoglyptes mitis*, posterior margin of mantle sac, middle part with rows of feeble multifid scales; *е* — *Weltneria spinosa*, multifid scales in middle part of posterior margin of mantle sac; *ж* — *W. spinosa*, feeble multifid scales in middle part of mantle sac; *з* — *A. mitis*, feeble multifid scales in middle part of posterior margin of mantle sac (*a, в* — from Колбасов, 2002; *г* — from Колбасов, Хёр, 2001; *д, з* — from Kolbasov & Høeg, 2000). Abbreviations: *fs* — feeble multifid scales. Scale bars in μm .

Следует отметить тот факт, что вершины всех чешуек, как правило, направлены вверх, т.е. к отверстию норки.

Нижняя половина мантийного мешка *Lithoglyptidae* несет отдельные тонкие и редкие шипики, не объединенные в чешуйки и ориентированные в различных направлениях (рис. 15 *д, е*). Наиболее часты они у заднего края.

Для мантийного мешка представителей семейства *Trypetesidae* характерна редукция вооружения из чешуек, представленного у них лишь редкими, слабыми чешуйками. В оперкулярной области, между зубчиками и под ними, располагаются нечастые слабые чешуйки (рис. 14 *з*), образованные 5–20 длинными шипиками (около 5–7 мкм в высоту). Аналогичные чешуйки расположены в верхней вентральной части оперкулярной области. Небольшие и редкие чешуйки, состоящие из 4–10 коротких шипиков, разбросаны по всей поверхности мантийного мешка (рис. 15 *з*). Какие-либо оперкулярные поры или папиллы не обнаружены. Кутикула диска может нести редкие чешуйки, состоящие из небольшого числа отдельных и острых шипиков (5–10) около 2–3 мкм в высоту (рис. 15 *ж*).

Морфология мантийных чешуек видов отряда *Cryptophialida* гораздо более богата, чем у представителей отряда *Lithoglyptida* (рис. 16). Практически весь мантийный мешок покрыт разнообразными типами чешуек. В верхней части шейки, под оперкулярными утолщениями, располагаются организованные в поперечные ряды массивные чешуйки (рис. 16 *а, б*) несколько отличные по форме от таковых у *Lithoglyptida*. Массивные чешуйки около 5–10 мкм в длину, состоят из нескольких десятков спаянных основаниями шипиков (большая их часть свободна) 2–3 мкм в высоту, форма чешуйки может варьировать от прямой до угловидной и арковидной даже в пределах одной особи (рис. 16 *б*). С массивными чешуйками ассоциированы одиночные простые и короткие щетинки. Никаких оперкулярных папилл или пор не было обнаружено ни у одного из исследованных видов *Cryptophialida*.

В средней части мантийного мешка криптофиалид (у видов с длинной шейкой — в середине шейки), по бокам от латеральных полос расположены сходные с массивными чешуйки, имеющие дуговидную или арковидную формы (рис. 16 *в, г*). Типичные арковидные чешуйки (*arc-shaped multifid scales*) находятся в основании шейки, у переднего края (рис. 16 *д*). Они 6–8 мкм в длину и 5–7 мкм в высоту и состоят из сближенных, но отдельных острых шипиков, вершины чешуек, как и у предыдущих типов, направлены вверх. Между арковидными чешуйками попадают группы, состоящие из отдельных и острых шипиков, неправильно округлой формы (рис. 16 *д*).

Частые, типичные слабые чешуйки находятся вдоль заднего края в срединной части мантийного мешка. Они образованы отдельными шипиками 1,5–2,5 мкм в высоту, расположенными не на одной линии и ориентированными книзу (рис. 16 *е*). Каждая такая чешуйка широкая полукруг-

лая или арковидная, около 8–12 мкм в длину. Очень часто слабые чешуйки образуют особые ромбовидные структуры на заднем крае мантийного мешка *Cryptophialida*, такие чешуйки можно назвать ромбическими (рис. 16 *и*). Отдельные, тонкие шипики, ориентированные в различных направлениях, могут располагаться на боковых поверхностях в середине и нижней половине мантийного мешка (рис. 16 *ж*).

У прикрепительного диска также находятся ряды практически прямых чешуек 10–20 мкм в длину, состоящих из 15–30 острых шипиков, спаянных основаниями (рис. 16 *з*).

Прикрепительный диск (рис. 17). Прикрепительный диск — структура характерная для всех *Acrothoracica*, выполняющая функцию неподвижной фиксации самки в норке. Прикрепительный диск выделяет особый цемент, который может быть известковым, служащий для прикрепления к норке, также у некоторых видов кутикула диска может покрывать особую известковую табличку. Эти образования, их значение в филогении *Acrothoracica*, как и самого прикрепительного диска, подробно рассмотрены ниже. Поэтому здесь будет описана лишь ультраструктура кутикулы прикрепительного диска.

Наружная кутикула прикрепительного диска тонкая, мембрановидная, между ней и внутренним слоем располагается полость, которая может быть занята известковой табличкой (рис. 17 *а*). Наружная кутикула полностью цементируется к стенке норки, а поэтому не сбрасывается при линьке в отличие от остальной кутикулы мантийного мешка. К старой кутикуле прикрепительного диска добавляется слой новой при каждой линьке, в результате в месте их соединения образуются полукруглые линии роста, число которых соответствует количеству линек (рис. 7 *и*; 17 *а, з*).

Характерной особенностью наружной кутикулы прикрепительного диска являются особые кутикулярные (папилловидные) выросты обычно около 1 мкм в высоту, отсутствующие лишь у видов *Trypetesidae*, диск которых несет мелкие чешуйки (рис. 15 *ж*). Тюркье (*Turquier*, 1978) описал на диске *Trypetesa lampas* особые микроскопические кратеры (*cratères du disque*), не обнаруженные мной у других видов рода. У видов семейства *Lithoglyptidae* эти выросты занимают всю поверхность диска (рис. 17 *а–е*). Чаще всего они организованы в неправильные поперечные линии (рис. 17 *з*), иногда они выглядят как бахрома (рис. 17 *в, е*), реже выросты распределены равномерно (рис. 17 *д*). У рода *Auritoglyptes* они ассоциированы в особые овальные группы (рис. 17 *б*). У некоторых представителей кутикулярные выросты прикрепительного диска тонкие и длинные (до 5–7 мкм в длину) (рис. 17 *е*). У видов отряда *Cryptophialida* кутикулярные выросты прикрепительного диска более редкие, чем у *Lithoglyptidae*, могут быть распределены беспорядочно (рис. 17 *ж*) или организованы в особые чешуевидные структуры (рис. 17 *з*).

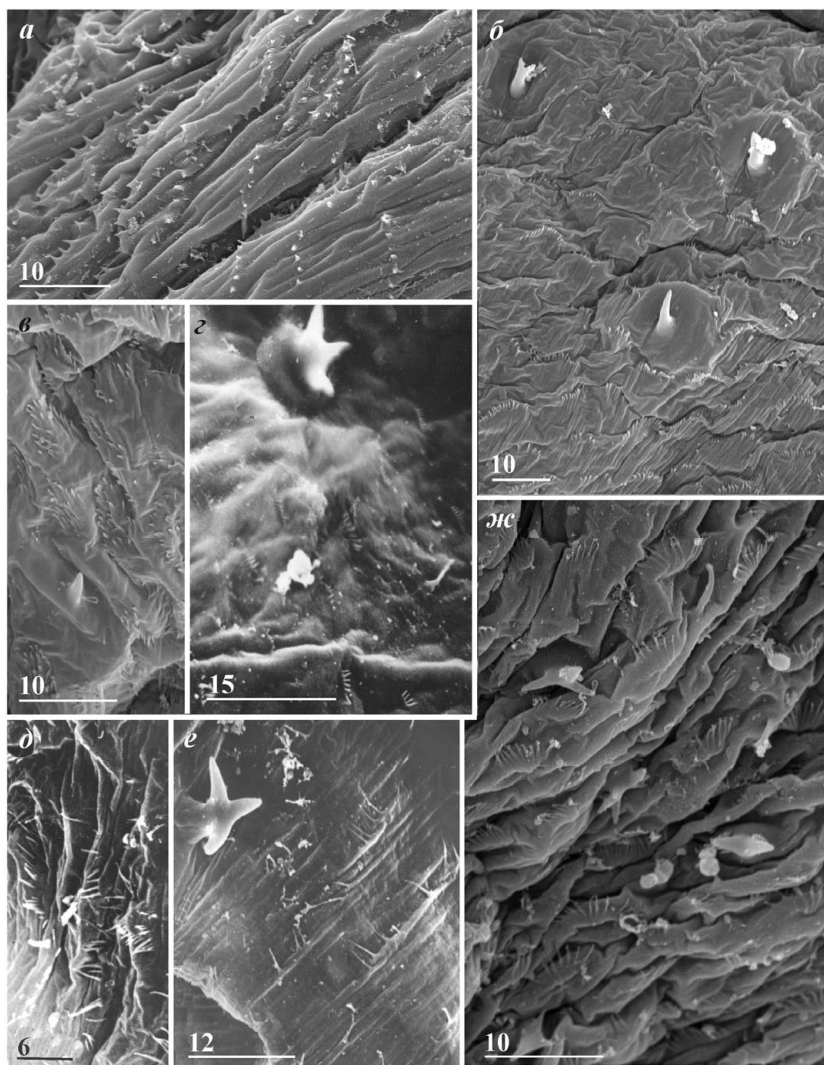


Рис. 15. Чешуйки и отдельные шипики средней и нижней частей мантийного мешка Acrothoracica (отряд Lithoglyptida). *a* — *Weltneria hirsuta*, поверхность кутикулы переднего края, у прикрепительного диска; *б* — *Kochlorine grebelnii* Kolbasov, поверхность кутикулы у прикрепительного диска; *в* — *K. grebelnii*, поверхность кутикулы у места прикрепления карликовых самцов; *г* — *Trypetesa lampas*, мелкие слабые чешуйки в срединной части мантийного мешка; *д* — *Armatoglyptes habei*, шипики в нижней части мантийного мешка, задний край; *е* — *Kochlorine bocqueti*, шипики и зубчик в нижней части мантийного мешка, задний край; *ж* — *Trypetesa lateralis*, мелкие чешуйки в нижней части диска (*б, в, е* — по: Колбасов, 2002; *г* — по: Колбасов, Хёг, 2001; *д* — по: Kolbasov & Høeg, 2000). Масштаб в мкм.

Fig. 15. Multifid scales and separate denticles of middle and lower parts of mantle sac of Acrothoracica (order Lithoglyptida). *a* — *Weltneria hirsuta*, surface of cuticle of anterior margin at attachment disk; *б* — *Kochlorine grebelnii* Kolbasov, surface of cuticle at attachment disk; *в* — *K. grebelnii*, surface of cuticle at place of attachment of dwarf males; *г* — *Trypetesa lampas*, small, feeble multifid scales in middle part of mantle sac; *д* — *Armatoglyptes habei*, denticles in lower part of mantle sac, posterior margin; *е* — *Kochlorine bocqueti*, denticles and tooth in lower part of mantle sac, posterior margin; *ж* — *Trypetesa lateralis*, small multifid scales in lower part of disk (*б, в, е* — from Колбасов, 2002; *г* — from Колбасов, Хёг, 2001; *д* — from Kolbasov & Høeg, 2000). Scale bars in μm .

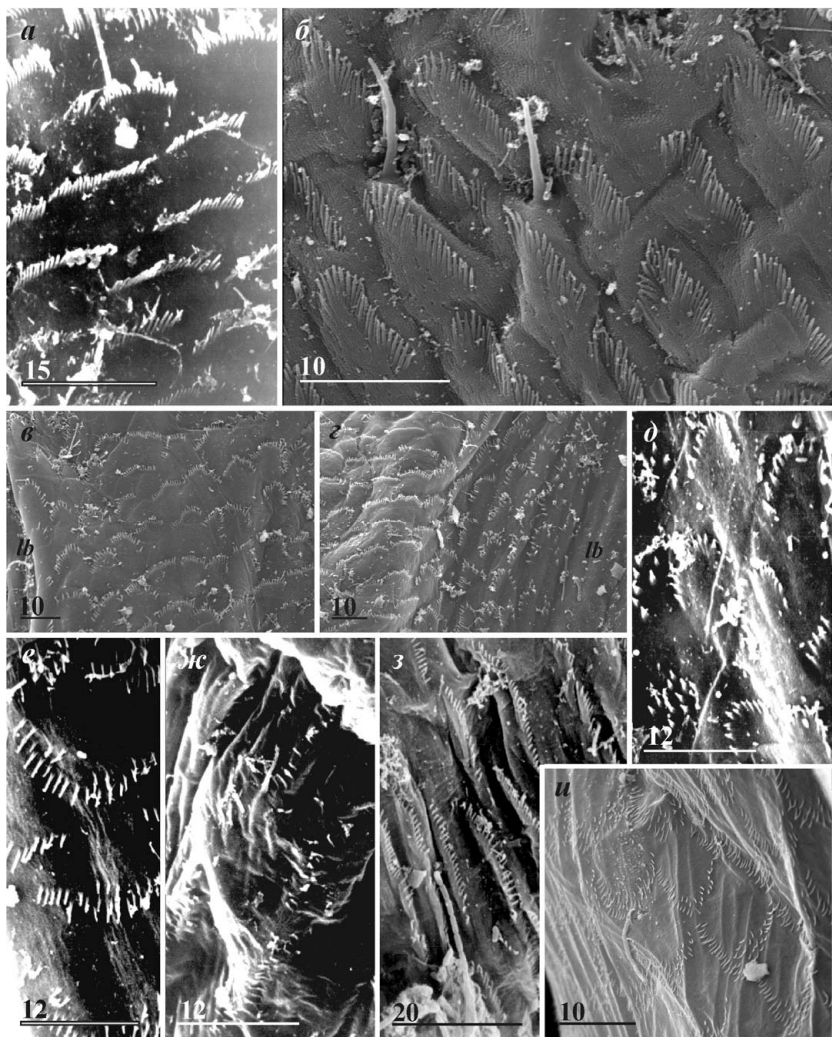


Рис. 16. Мантийные чешуйки Acrothoracica (отряд Cryptophialida). *a* — *Cryptophialus gantsevichi*, массивные чешуйки под оперкулярными утолщениями; *б* — *Australophialus melampygos*, массивные чешуйки оперкулярной области; *в* — *A. melampygos*, чешуйки средней части мантийного мешка; *г* — *A. melampygos*, чешуйки в области шейки, передняя часть; *д* — *C. gantsevichi*, чешуйки в основании шейки, передний край; *е* — *C. gantsevichi*, слабые чешуйки на заднем крае, нижняя половина мантийного мешка; *ж* — *C. gantsevichi*, отдельные шипики в средней части, нижняя треть мантийного мешка; *з* — *C. gantsevichi*, чешуйки на переднем крае, у прикрепительного диска; *и* — *C. unguiliculus*, ромбические слабые чешуйки, середина заднего края. Обозначения: *lb* — латеральная полоса. Масштаб в мкм.

Fig. 16. Mantle multifid scales of Acrothoracica (order Cryptophialida). *a* — *Cryptophialus gantsevichi*, massive multifid scales under opercular bars; *б* — *Australophialus melampygos*, massive multifid scales of opercular area; *в* — *A. melampygos*, multifid scales of middle part of mantle sac; *г* — *A. melampygos*, multifid scales in neck area, anterior part; *д* — *C. gantsevichi*, multifid scales in base of neck, anterior margin; *е* — *C. gantsevichi*, feeble multifid scales on posterior margin, lower half of mantle sac; *ж* — *C. gantsevichi*, separate denticles in middle part, lower third of mantle sac; *з* — *C. gantsevichi*, multifid scales on anterior margin at attachment disk; *и* — *C. unguiliculus*, rhombic, feeble multifid scales, middle of posterior margin. Abbreviations: *lb* — lateral bar. Scale bars in μm .

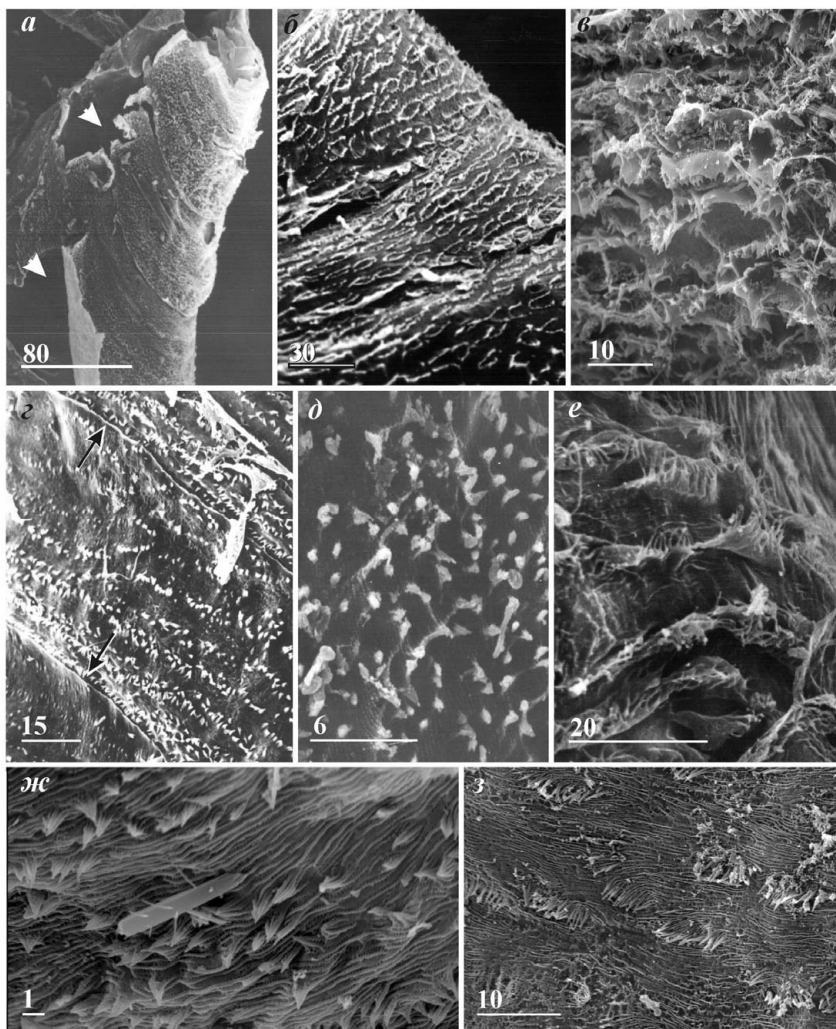


Рис. 17. Морфология прикрепительного диска Acrothoracica (*a–e* — отряд Lithoglyptida (Lithoglyptidae); *ж, з* — отряд Cryptophialida). *a* — *Armatoglyptes cornutus*, прикрепительный диск (полость между наружным и внутренним кутикулярными слоями указана стрелками); *б* — *Auritoglyptes bicornis*, поверхность прикрепительного диска; *в* — *Weltneria hirsuta*, кутикулярные выросты поверхности прикрепительного диска; *г* — *Armatoglyptes mitis*, поверхность прикрепительного диска (предполагаемые линии роста указаны стрелками); *д* — *A. cornutus*, кутикулярные (папилловидные) выросты прикрепительного диска; *e* — *Lithoglyptes viatrix*, поверхность прикрепительного диска; *ж* — *Cryptophialus epacrus*, кутикулярные выросты прикрепительного диска; *з* — *Australophialus melampygos*, чешуйковидные структуры на поверхности прикрепительного диска (*a, д* — по: Kolbasov, 2000a; *б* — по: Kolbasov, 2000b; *г* — по: Kolbasov & Høeg, 2000; *e* — по: Kolbasov & Newman, 2005). Масштаб в мкм.

Fig. 17. Morphology of attachment disk of Acrothoracica (*a–e* — order Lithoglyptida (Lithoglyptidae); *ж, з* — order Cryptophialida). *a* — *Armatoglyptes cornutus*, attachment disk (cavity between external and internal cuticular layers indicated by arrowheads); *б* — *Auritoglyptes bicornis*, surface of attachment disk; *в* — *Weltneria hirsuta*, cuticular (papilla-like) projections of attachment disk; *г* — *Armatoglyptes mitis*, surface of attachment disk (putative grow-lines indicated by arrows); *д* — *A. cornutus*, cuticular (papilla-like) projections of attachment disk; *e* — *Lithoglyptes viatrix*, surface of attachment disk; *ж* — *Cryptophialus epacrus*, cuticular projections of attachment disk; *з* — *Australophialus melampygos*, scale-like structures (ctenes) on surface of attachment disk (*a, д* — from Kolbasov, 2000a; *б* — from Kolbasov, 2000b; *г* — from Kolbasov & Høeg, 2000; *e* — from Kolbasov & Newman, 2005;). Scale bars in μm .

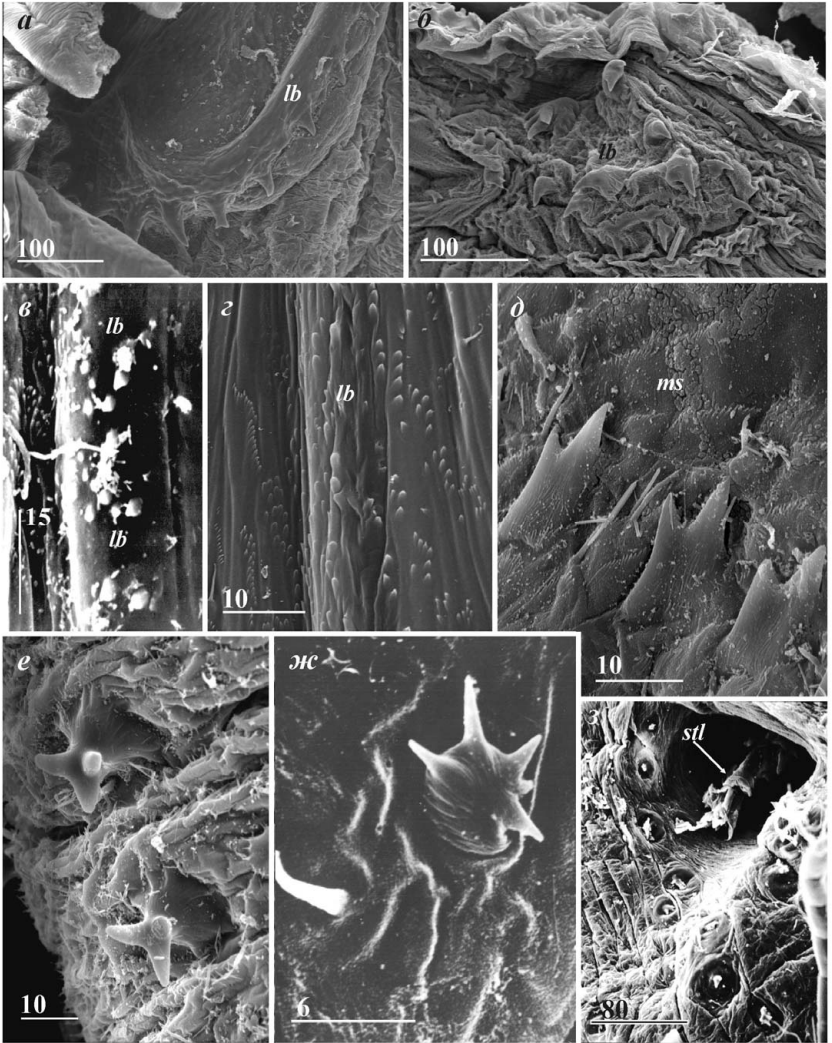


Рис. 18. Ультраструктура латеральных полос (*a–z* — отряд Cryptophialida) и мантийных зубчиков Acrothoracica (*д* — отряд Cryptophialida; *e–з* — отряд Lithoglyptida). *a* — *Australophialus melampygos*, нижнее окончание латеральной полосы; *б* — *Cryptophialus heterodontus*, мантийные зубчики, ассоциированные с нижним концом латеральной полосы; *в* — *C. gantsevichi*, поверхность латеральной полосы, середина; *г* — *C. unguiculus*, поверхность латеральной полосы, середина; *д* — *C. epacrus*, поперечный ряд двойных зубчиков в верхней части шейки; *e* — *Weltneria hirsuta*, мантийные зубчики в средней части заднего края; *ж* — *Armatoglyptes cornutus*, сложный мантийный зубчик; *з* — *Kochlorine hamata*, участок мантии в месте прикрепления карликового самца (*ж* — по: Kolbasov, 2000a; *з* — по: Колбасов, 2002). Обозначения: *lb* — латеральная полоса; *ms* — массивные чешуйки; *stl* — остаток прикрепительного стебелька самца. Масштаб в мкм.

Fig. 18. Ultrastructure of lateral bars (*a–z* — order Cryptophialida) and mantle teeth of Acrothoracica (*д* — order Cryptophialida; *e–з* — order Lithoglyptida). *a* — *Australophialus melampygos*, lower end of lateral bar; *б* — *Cryptophialus heterodontus*, mantle teeth, associated with lower end of lateral bar; *в* — *C. gantsevichi*, surface of lateral bar, middle; *г* — *C. unguiculus*, surface of lateral bar, middle; *д* — *C. epacrus*, transverse row of bifid teeth in upper part of neck; *e* — *Weltneria hirsuta*, mantle teeth in middle part of posterior margin; *ж* — *Armatoglyptes cornutus*, complex mantle tooth; *з* — *Kochlorine hamata*, mantle region at place of dwarf male attachment (*ж* — from Kolbasov, 2000a; *з* — from Колбасов, 2002). Abbreviations: *lb* — lateral bar; *ms* — massive multifid scales; *stl* — remnant of attachment stalk of dwarf male. Scale bars in μm .

Латеральные полосы (рис. 9 а; 18 а–з). Латеральные полосы представителей *Lithoglyptida* короткие (не более 1/6–1/8 общей длины мантийного мешка) слабо развиты, широкие, у большинства видов они полностью отсутствуют. Лишь представители *Kochlorine* обладают четкими латеральными полосами (рис. 2 д; 4 д). Латеральные полосы *Lithoglyptida* имеют ячеистую, сетевидную структуру, они не ассоциированы с особыми зубчиками (рис. 2 д). Кутикула, расположенная в районе латеральных полос, не отличается от окружающей (рис. 9 а) и не несет каких-либо специальных ультраструктур.

Латеральные полосы *Cryptophialida* существенно отличаются от таковых у *Lithoglyptida*. Это тонкие, слегка изогнутые палочковидные структуры, образованные уплотненной кутикулой, лишенной сетчатого рисунка (рис. 3; 4 ж). Как и у *Lithoglyptida*, они начинаются от оперкулярных утолщений, проходят чуть ближе к переднему краю шейки, параллельно ему, но их длина гораздо больше — около 1/2–2/3 общей длины мантийного мешка. Вдоль латеральных полос криптофиалид часто расположены ассоциированные зубчики различной морфологии (рис. 3), а нижний конец, который иногда сильно изгибается и имеет S-образную форму, может нести большие когтевидные или сложные зубцы (рис. 18 а, б). Поверхность латеральных полос отличается от окружающей кутикулы, по всей длине покрыта тупыми бугорковидными выростами, вершины которых часто направлены кверху (рис. 18 в, з). Эти выросты разных размеров и могут быть одиночными или объединены в группы.

Мантийные зубчики (рис. 2; 3; 18 д–з). Мантийные зубчики различных типов неравномерно покрывают всю поверхность мантийного мешка. У некоторых видов рода *Weltmeria* острые, конусовидные простые зубчики располагаются на боковых поверхностях оперкуллюма, среди массивных чешуек (рис. 13 з), хотя у большинства видов отряда *Lithoglyptida* поверхности, несущие массивные чешуйки, лишены каких-либо зубчиков. Для видов отряда *Cryptophialida*, как упоминалось ранее, напротив, характерны особые двойные зубчики в верхней части шейки (рис. 18 д). И все же наибольшая плотность мантийных зубчиков наблюдается вдоль заднего края и на боковых поверхностях нижней половины мантийного мешка. Наиболее крупные зубчики у некоторых *Lithoglyptida* находятся у прикрепительного диска, рядом с местом прикрепления карликового самца (рис. 18 з). Обычно мантийные зубчики простые (с одной вершиной) или двойные, но встречаются тройные (рис. 18 е), а также сложные зубчики с большим числом вершин (рис. 18 ж). Сами зубчики около 7–15 мкм в высоту и имеют округлое основание 20–30 мкм в диаметре, покрытое гладкой и толстой кутикулой (рис. 18 ж). Тело зубчика отходит от центра этого основания, целиком хитиновое, необызвествленное, лишено поры.

Внутреннее тело (рис. 19). Собственно тело *Acrothoracica* с артроподиальными конечностями и придатками, характерными для *Cirripedia*, расположено внутри мантийного мешка (рис. 2; 3). Сверху находится ротовой (оральный) конус, несущий лабрум и ротовые конечности — мандибулы с щупиками, максиллулы и максиллы. С ним сгруппирована пара ротовых усоножек (рис. 4 *д*; 19 *а, в*). Затем следует большой торакс, задний (дистальный), вытянутый конец которого несет терминальные усоножки (3–5 пар), сгруппированные в пучок. У большинства видов у последней пары терминальных усоножек расположены каудальные придатки, принадлежащие рудиментарному абдомену (рис. 2 *б*; 28 *а–в*).

Тело представителей отряда *Lithoglyptida* заметно отличается от *Cryptophialida*. Ротовой конус литоглиптид несет большой седловидный лабрум и развитые ротовые усоножки (рис. 19 *а, в*), тогда как у криптофиалид лабрум вытянутый, языковидный, а ротовые усоножки рудиментарны (рис. 19 *б, з*). Кроме того, торакс *Cryptophialida* несет длинные, бичевидные выросты (1–2) на дорсальной стороне (рис. 19 *б, з*), которые отсутствуют у *Lithoglyptida*. Торакс представителей семейства *Trypetesidae* более короткий, чем у остальных, несет рудиментарные и одноветвистые усоножки (рис. 19 *в*).

Ротовой конус (рис. 20). Лабрум прикрывает ротовые конечности сверху и с боков (рис. 20 *а, б, е*). Кроме того, ротовые конечности прикрыты с боков мандибулярными щупиками, соединенными не с лабрумом, как у *Thoracica*, а с мандибулами (рис. 20 *б*). Снизу ротовой конус ограничен парой бобовидных максилл (рис. 20 *е*). Ротовые части окружают ротовое отверстие (рис. 20 *з, ж*), расположенное непосредственно под лабрумом, являющимся выростом тела. Боковые края ротового отверстия с пильчатым краем (рис. 20 *ж*). Кутикула ротового отверстия несет небольшие шипики (1–2 мкм), организованные в линейные группы, а также мелкие (около 1 мкм в высоту), сосочковидные папиллы с терминальной порой (рис. 20 *д*).

Лабрум (рис. 5 *а–д*; 20 *а–в, е*; 21). Лабрум *Lithoglyptida* большой, седловидный, его передний (дистальный) конец подкововидный (рис. 19 *а, в*; 20 *а–в*; 21 *а*). Задний конец лабрума может нести заметный дорсальный вырост, который особенно развит у родов *Weltneria* и *Berndtia* (рис. 5 *а*; 21 *а*). Поверхность этого выроста покрыта прямыми чешуйками, образованными небольшими отдельными шипиками (рис. 21 *б*). У остальных представителей этот вырост в разной степени подвергается редукции. Одиночные щетинки с микроскопическими сетулами (*biserrate setae*) около 20–40 мкм в длину расположены на боковых поверхностях и верхнем (дор-

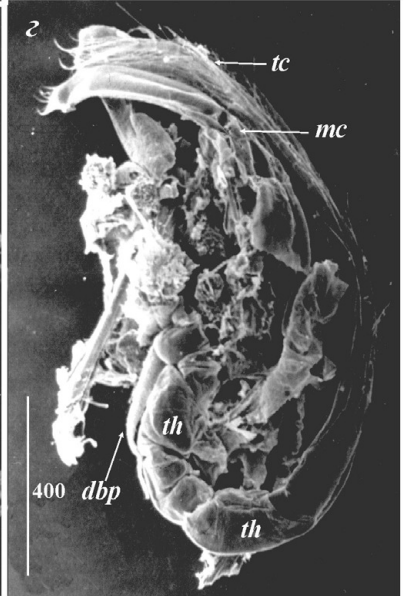
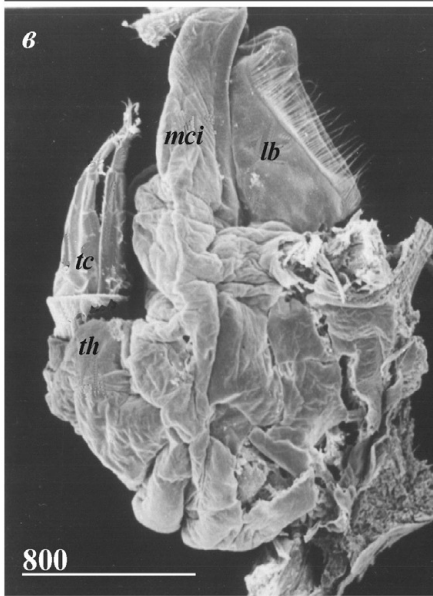
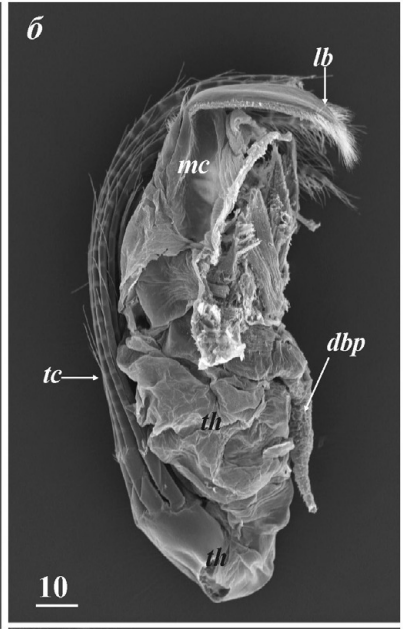
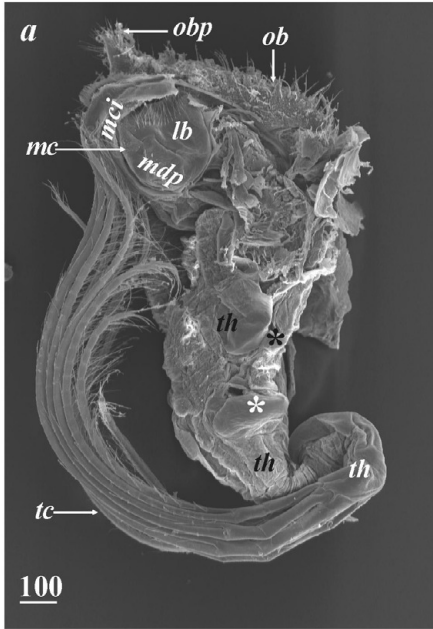


Рис. 19. Общая морфология собственно тела (внутреннего тела) Acrothoracica, мантийный мешок удален (*a, в* — отряд Lithoglyptida: *a* — семейство Lithoglyptidae, *в* — семейство Trypetesidae; *б, з* — отряд Cryptophialida). *a* — *Kochlorine floridana*, тело, общий вид сбоку (небольшие дорсальные бугорки на тораксе отмечены звездочками); *б* — *Australophialus turbonis*, тело, общий вид сбоку; *в* — *Trypetesa lampas*, тело, общий вид сбоку; *з* — *Cryptophialus gantsevichi*, тело, общий вид сбоку (*a* — по: Колбасов, 2002; *в* — по: Колбасов, Хёг, 2001). Обозначения: *dbp* — дорсальный вырост/выросты торакса; *lb* — лабрум; *mc* — ротовой конус; *mci* — ротовые усоножки; *mdp* — мандибулярный щупик; *ob* — оперкулярные утолщения; *obp* — задний вырост оперкулярных утолщений; *tc* — терминальные усоножки; *th* — торакс. Масштаб в мкм.

Fig. 19. General morphology of internal body proper of Acrothoracica, mantle sac removed (*a, в* — order Lithoglyptida: *a* — family Lithoglyptidae, *в* — family Trypetesidae; *б, з* — order Cryptophialida). *a* — *Kochlorine floridana*, body, lateral view (small dorsal hillocks on thorax indicated by asterisks); *б* — *Australophialus turbonis*, body, lateral view; *в* — *Trypetesa lampas*, body, lateral view; *з* — *Cryptophialus gantsevichi*, body, lateral view (*a* — from Колбасов, 2002; *в* — from Колбасов, Хёг, 2001). Abbreviations: *dbp* — dorsal process/processes of thorax; *lb* — labrum; *mc* — mouth cone; *mci* — mouth cirri; *mdp* — mandibular palp; *ob* — opercular bars; *obp* — posterior process of opercular bars; *tc* — terminal cirri; *th* — thorax. Scale bars in μm .

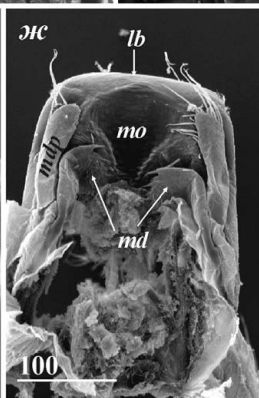
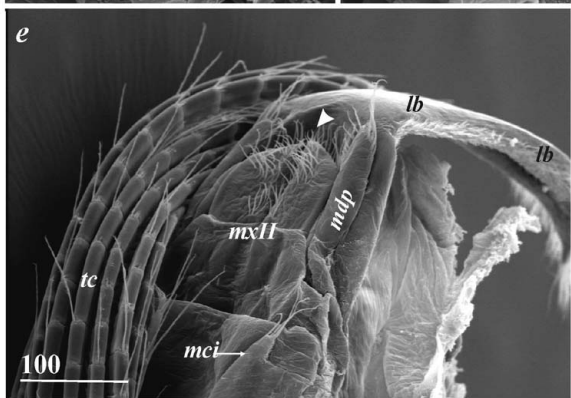
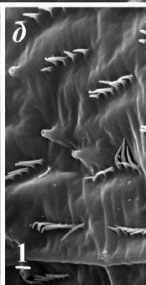
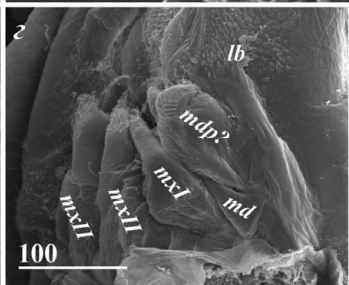
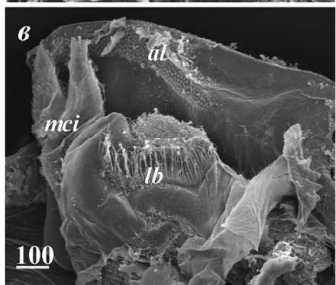
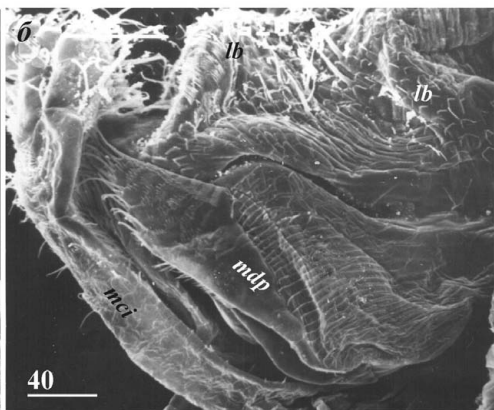
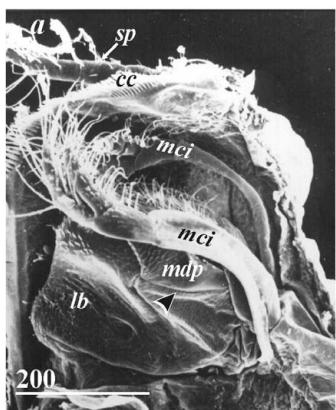


Рис. 20. Ротовой конус Acrothoracica и его ультраструктура (*a–z* — отряд Lithoglyptida; *a, б* — семейство Lithoglyptidae; *в, z* — семейство Trypetesidae; *д–ж* — отряд Cryptophialida). *a* — *Auritoglyptes bicornis*, ротовой конус сбоку (шов между дистальной и базальной частями мандибулярного щупика указан стрелкой); *б* — *Armatoglyptes habei*, ротовой конус сбоку; *в* — *Trypetesa lateralis*, ротовой конус сбоку; *z* — *T. lateralis*, ротовой конус с вентральной стороны, ротовые части; *д* — *Australophialus turbonis*, внутренняя поверхность ротового отверстия у основания лабрума; *е* — *A. turbonis*, ротовой конус с вентральной стороны (ротовое отверстие указано стрелкой); *ж* — *A. turbonis*, ротовое отверстие, вид снизу (*a* — по: Kolbasov, 2000b; *б* — по: Kolbasov & Høeg, 2000). Обозначения: *al* — апертуральная губа; *cc* — гребневидный воротничок; *lb* — лабрум; *mci* — ротовые усоножки; *md* — мандибула; *mdp* — мандибулярный щупик (*mdp?* — предполагаемый); *mo* — ротовое отверстие; *mxI* — максиллула; *mxII* — максилла; *sp* — задний отросток оперкулума; *tc* — терминальные усоножки. Масштаб в мкм.

Fig. 20. Mouth (oral) cone of Acrothoracica and its ultrastructure (*a–z* — order Lithoglyptida; *a, б* — family Lithoglyptidae; *в, z* — family Trypetesidae; *д–ж* — order Cryptophialida). *a* — *Auritoglyptes bicornis*, mouth cone, lateral view (suture between distal and basal parts of mandibular palp indicated by arrowhead); *б* — *Armatoglyptes habei*, mouth cone, lateral view; *в* — *Trypetesa lateralis*, mouth cone, lateral view; *z* — *T. lateralis*, mouth cone, ventral side, mouth parts; *д* — *Australophialus turbonis*, internal surface of mouth opening at base of labrum; *е* — *A. turbonis*, mouth cone, ventral side (mouth opening indicated by arrowhead); *ж* — *A. turbonis*, mouth opening, ventral view (*a* — from Kolbasov, 2000b; *б* — from Kolbasov & Høeg, 2000). Abbreviations: *al* — apertural lip; *cc* — comb collar; *lb* — labrum; *mci* — mouth cirri; *md* — mandible; *mdp* — mandibular palp (*mdp?* — putative); *mo* — mouth opening; *mxI* — maxillule; *mxII* — maxilla; *sp* — setose process of operculum; *tc* — terminal cirri. Scale bars in μm .

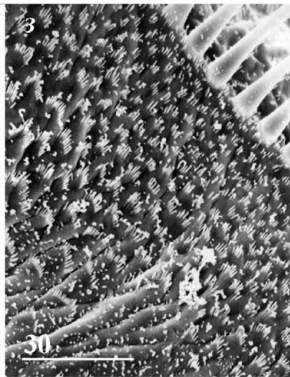
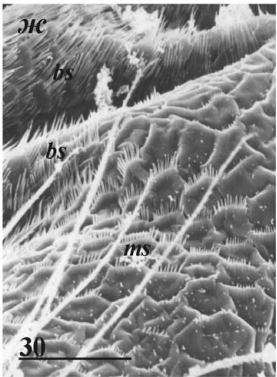
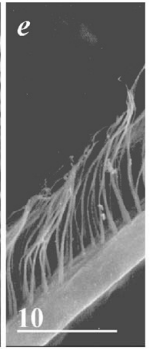
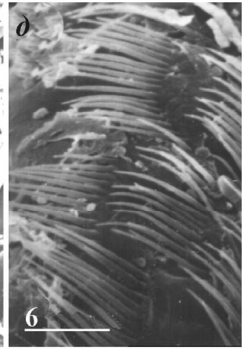
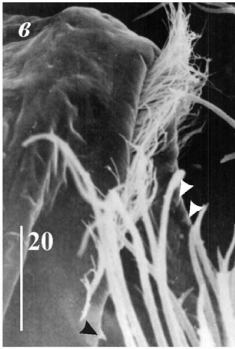
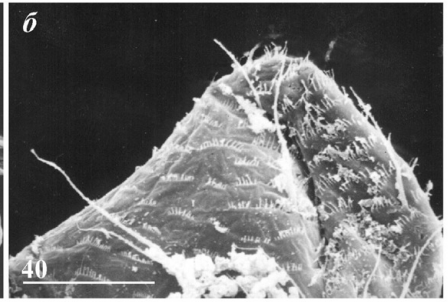
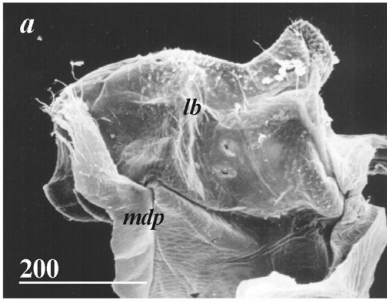


Рис. 21. Морфология лабрума Acrothoracica (*a–d, ж, з* — отряд Lithoglyptida: *a–d* — семейство Lithoglyptidae, *ж, з* — семейство Trypetesidae; *e, u* — отряд Cryptophialida). *a* — *Weltneria bekae*, лабрум и мандибулярные щупики, вид сбоку; *б* — *W. bekae*, дорсальный (верхний) вырост лабрума; *в* — *Auritoglyptes bicornis*, передний (дистальный) край лабрума (зубчики — «conate denticles» указаны стрелками); *г* — *Armatoglyptes habei*, арковидные чешуйки боковой поверхности лабрума; *д* — *A. habei*, кустистые чешуйки на верхнем крае лабрума у дистального конца; *е* — *Cryptophialus gantsevichi*, боковой край лабрума, середина; *ж* — *Trypetesa lampas*, лабрум, верхний край, дистальная часть; *з* — *T. lampas*, лабрум, боковая поверхность; *u* — *Australophialus turbonis*, дистальный конец лабрума (*a, б* — по: Колбасов, 2001; *в* — по: Kolbasov, 2000b; *г, д* — по: Kolbasov & Нюег, 2000; *ж, з* — по: Колбасов, Хёг, 2001). Обозначения: *bs* — кустистые чешуйки; *lb* — лабрум; *mdp* — мандибулярный щупик; *ms* — массивные чешуйки лабрума. Масштаб в мкм.

Fig. 21. Morphology of labrum of Acrothoracica (*a–d, ж, з* — order Lithoglyptida: *a–d* — family Lithoglyptidae, *ж, з* — family Trypetesidae; *e, u* — order Cryptophialida). *a* — *Weltneria bekae*, labrum and mandibular palps, lateral view; *б* — *W. bekae*, dorsal (upper) projection of labrum; *в* — *Auritoglyptes bicornis*, anterior (distal) margin of labrum (conate denticles indicated by arrowheads); *г* — *Armatoglyptes habei*, arc-shaped multifid scales on lateral surface of labrum; *д* — *A. habei*, bushy multifid scales on upper margin of labrum at distal end; *е* — *Cryptophialus gantsevichi*, lateral margin of labrum, middle; *ж* — *Trypetesa lampas*, labrum, upper margin, distal part; *з* — *T. lampas*, labrum, lateral surface; *u* — *Australophialus turbonis*, distal end of labrum (*a, б* — from Колбасов, 2001; *в* — from Kolbasov, 2000b; *г, д* — from Kolbasov & Нюег, 2000; *ж, з* — from Колбасов, Хёг, 2001). Abbreviations: *bs* — bushy multifid scales; *lb* — labrum; *mdp* — mandibular palp; *ms* — massive multifid scales of labrum. Scale bars in μm .

сальном) крае лабрума Lithoglyptidae (рис. 5 б, в; 20 б; 21 з). У представителей Trypetesidae эти щетинки длиннее (100–160 мкм) и сгруппированы в поперечный ряд, параллельный верхнему краю (рис. 5 г; 20 в; 21 ж, з). Верхний край дистального (переднего) конца лабрума несет пучок плотных, мелких и тонких, гладких щетинок (slender smooth setae) 14–20 мкм в длину (рис. 21 в). Край под этими щетинками вооружен заостренными зубовидными шипиками (conate denticles) 3–5 мкм в высоту (рис. 21 в). У верхнего края, у дистального конца и в средней части располагаются кустистые чешуйки (bushy multifid scales) (рис. 21 д, ж). Они 6–12 мкм в ширину, 8–12 мкм в высоту и состоят из 7–30 сближенных щетинковидных (slender) шипиков (щетинок?). У вида *Armatoglyptes balanodytes* (Kolbasov) между кустистыми чешуйками расположены заметные пеньковидные щетинки (stub setae) с порой (рис. 5 б). Боковая поверхность лабрума Lithoglyptidae покрыта типичными арковидными чешуйками (рис. 21 з), каждая чешуйка 4–7 мкм в высоту и 4–7 мкм в ширину, с зубчатым краем из небольших шипиков. Боковая поверхность лабрума Trypetesidae несет частые чешуйки, состоящие из острых шипиков и отдаленно напоминающие арковидные (рис. 21 з), которые ближе к дистальному (переднему) краю замещаются чешуйками сходными с массивными, образованными 6–15 острыми шипиками (около 2–5 мкм в высоту), спаянными своими базальными частями (рис. 21 ж).

Лабрум представителей CRYPTOPHIALIDA существенно отличается от лабрума Lithoglyptida как по форме, так и по ультраструктуре. Прежде всего он имеет не массивную, седловидную форму, а вытянутую и тонкую языковидную (рис. 5 д; 19 б; 20 е). Его боковые края и дистальный конец покрыты густыми и тонкими щетинками (рис. 21 е, и), размеры которых увеличиваются от основания (10–20 мкм) (рис. 21 е) к дистальному концу (50–70 мкм) (рис. 21 и). Характерно полное отсутствие каких-либо чешуек, шипиков или щетинок на остальной поверхности лабрума.

Мандибулы (рис. 5 е, ж, и, л, м; 22). Мандибулы, как и максиллулы, скрыты лабрумом и мандибулярными шипиками. Мандибулы Lithoglyptidae массивные, их режущий край, чаще всего, несет 3 зуба (cuspidate teeth/denticles) около 16–25 мкм в длину и расположенные в верхних 2/3. Нижняя треть несет ряд острых шипиков, которые могут увеличиваться и группироваться на нижнем углу (рис. 5 е, ж; 22 а). Верхний зуб мандибул наибольший, между зубами также могут находиться небольшие острые шипики (1–2) (variable denticles) около 5–8 мкм в длину (рис. 22 з). Обнаружено лишь два типа щетинок. Пучок из нескольких (2–5) простых щетинок (acuminate, smooth setae) 20–25 мкм в длину расположен у верхнего зуба (рис. 22 в). Несколько сходных щетинок находятся у второго и третьего зубов. Нижняя половина режущего края (боковые поверхности) не-

сет частые щетинки с сетулами/шипиками (*biserrate setae*) 8–16 мкм в длину, сгруппированные по 3–5 (рис. 22 б, з).

Мандибулы *Tryptesidae*, как и остальные ротовые конечности, редуцированы, несут лишь 1 верхний зуб, нижняя половина режущего края с пучками коротких щетинок (рис. 5 и).

Мандибулы *Cryptophialida* более мелкие, чем у *Lithoglyptidae*, вытянутые, их верхний и нижний края практически параллельны (рис. 5 л, м; 22 д, е). Режущий край пильчатый, покрыт острыми шипиками различной величины, из которых выделяются 2–5 более крупных 7–12 мкм в длину (рис. 22 д, е), соответствующие зубам мандибул *Lithoglyptidae*. Боковые поверхности мандибул *Cryptophialida* у режущего края и нижний край практически полностью покрыты небольшими тонкими и гладкими щетинками, лишенными сетул, которые могут образовывать ряды или группы (рис. 22 д), или распределены беспорядочно (рис. 22 е).

Мандибулярные щупики (рис. 5 з, к, л; 20 б, з, е; 23). Мандибулярные щупики также имеют различную морфологию у представителей основных таксонов *Acrothoracica*.

Мандибулярные щупики *Lithoglyptidae* имеют одинаковое строение и состоят из треугольной базальной и трапециевидной дистальной частей, отделенных друг от друга ясным швом (рис. 5 з; 20 а). Эти части могут быть сегментами, а щупики — двусегментными. Наружная поверхность базальной части покрыта длинными поперечными рядами мелких, сближенных кутикулярных (шиповидных) выростов (*combs of short fringes*) около 2 мкм в высоту, направленных вершинами к дистальному концу (рис. 20 б; 23 з). Дистальная часть несет простые щетинки вдоль наружного края и на вершине, причем размер щетинок увеличивается к вершине (рис. 5 з; 23 а, в, д). Наружные боковые поверхности дистальной части покрыты острыми и крупными шипами (*strong and sharp spines*) 3–9 мкм в высоту, ориентированными вверх, которые часто организованы в особые шиповидные чешуйки (*spiny scales*) (рис. 23 а–в). Внутренняя поверхность щупика гладкая (рис. 23 д).

Мандибулярные щупики *Tryptesidae* сильно редуцированы в размерах, листовидные (рис. 5 к) или в форме бугорка (рис. 23 е). Иногда могут нести несколько коротких щетинок, отсутствующих у большинства видов. Дистальная часть покрыта мелкими и острыми шипиками 1–2 мкм в высоту, которые организованы в поперечные ряды или группы (рис. 23 е).

Мандибулярные щупики представителей отряда *Cryptophialida* вытянутые, палочковидные, не имеют подразделения на базальную и дистальную части, их вершины несут группу простых и длинных щетинок (рис. 5 л; 20 е, ж). В отличие от видов отряда *Lithoglyptida*, щупики криптофиа-

лид практически полностью лишены какого-либо вооружения из шипиков и выростов (рис. 20 *е, ж*). Лишь иногда у основания могут располагаться несколько слабых чешуек (3–5), состоящих из отдельных, тонких шипиков 2–3 мкм в высоту (рис. 23 *ж*).

Максиллулы (рис. 6 *а-е*; 20 *з*; 24 *а-д*). Эти ротовые конечности, как и у остальных Cirripedia, у Acrothoracica расположены на длинных и тонких аподемах, загнутых вниз (рис. 6 *а, б, д*). Тем не менее, форма максилл и характер их вооружения различны у основных групп Acrothoracica.

Представители Lithoglyptidae обладают типичной максиллулой, расширяющейся к режущему краю (рис. 6 *а, б*; 24 *а*). Режущий край состоит из двух (верхней и нижней) (рис. 6 *б*) или трех (верхней, средней и нижней) (рис. 6 *а*; 24 *а*) частей, отделенных друг от друга вырезками. Верхняя часть вооружена двумя гладкими, изогнутыми, большими щетинками (curved smooth cuspidate setae) 20–30 мкм в длину, имеющими скрытое (supracuticular) сочленение (рис. 24 *б*). Реже вместе с этими щетинками могут присутствовать 1–2 более мелких. Несколько длинных и тонких гладких щетинок (25–35 мкм) расположены в этой области (рис. 24 *б*). В каждой вырезке часто имеются 1–2 острых шипика (10–15 мкм в длину) (рис. 6 *в*; 24 *а*). Ряд из сближенных острых шипиков (15–20 мкм) расположен в средней и нижней частях, эти шипики практически целиком скрыты частями и гладкими щетинками около 20 мкм в длину (рис. 6 *в*; 24 *в, г*). Пучки щетинок различной длины, с сетулами, организованными в 2 ряда напротив друг друга (biserrate setae) (по 2–6 щетинок в каждом пучке), покрывают боковые поверхности в нижней половине (рис. 24 *в, г*). Нижний край, кроме этих щетинок, несет очень тонкие щетинки с непарными и редкими сетулами (omniserrate setae), их длина — 18–20 мкм. Несколько пеньковидных щетинок (stubb setae) обнаружены на нижнем крае (рис. 24 *г*).

Вооружение максилл *Trypetesidae* сильно редуцируется. У видов рода *Trypetesa* максиллула также расширяется к режущему краю, который несет небольшой и массивный верхний зубец и более мелкий средний, отделенный от верхнего четкой вырезкой, пучок острых и мелких шипиков может располагаться на режущем крае в нижней половине (рис. 6 *з*). Узкий режущий край максилл *Tomlinsonia* лишен вооружения.

Максиллула представителей *Cryptophialida* вытянутая, узкая, слегка сужается к режущему краю (рис. 6 *д, е*). Режущий край без четкой вырезки, несет длинные изогнутые щетинки, окруженные более мелкими и тонкими простыми щетинками (рис. 6 *е*; 24 *д*). Боковые поверхности лишены щетинок с сетулами и простых щетинок, несколько пеньковидных щетинок удалось обнаружить у нижнего края (рис. 24 *д*).

Максиллы (рис. 6 ж-л; 20 з, е; 24 е-и). Прикрывающие снизу ротовое отверстие (рис. 6 ж; 20 е) максиллы, имеют сходное строение у всех *Acrothoracica* (несколько редуцированы в размерах у *Tryptesidae*). Нижние части этих конечностей соединены вместе (рис. 24 е, з). Верхние части максилл треугольно-бобовидные, несут длинные щетинки в верхней части и вдоль наружного и внутреннего краев (рис. 24 е, з), размеры щетинок увеличиваются в направлении к дистальному концу максиллы. Такие же щетинки расположены на внутренних поверхностях, у внутреннего края (рис. 24 е). Некоторые щетинки у *Cryptophialida* несут тонкие и еле видимые непарные сетулы (рис. 24 и). Кроме них, на поверхности расположены четкие пеньковидные щетинки (рис. 24 ж, и).

Ротовые усоножки (рис. 7 а-г; 20 а-в, е; 25). Усноточки I пары или ротовые усноточки *Acrothoracica* сгруппированы с ротовым конусом и значительно отдалены от терминальных пар (рис. 19 а). Ротовые усноточки развиты у видов отряда *Lithoglyptida* (рис. 7 а, б; 20 а, в) и сильно редуцированы у отряда *Cryptophialida* (рис. 7 в, г; 20 е).

У *Lithoglyptidae* ротовые усноточки состоят из длинной изогнутой коксы, короткого прямоугольного базиса и двух коротких ветвей (экзо- и эндоподитов). Внутренняя (передняя) ветвь, морфологически являющаяся у усноточных экзоподитом, обычно состоящая из 3–4 сегментов, несколько длиннее наружной (задней) 2–4-сегментной (рис. 7 а). Сегменты обеих ветвей несут частые и длинные перистые щетинки с тонкими и длинными сетулами по краям (*plumose setae*) (рис. 7 а; 24 а). Поверхность сегментов несет шипики различной длины, иногда объединенные в чешуйки (рис. 25 а). Редкие перистые щетинки также расположены у верхнего края базиса и коксы (рис. 7 а). Поверхность базиса покрыта продольными рядами тонких и длинных шипиков (щетинок?) 10–25 мкм в высоту (рис. 25 з). Кокса несет вооружение из ктеноидных чешуек арковидной формы, образованных короткими неспяянными шипиками (рис. 25 б, г). Дистальная часть коксы часто покрыта крупными и острыми шипиками 5–10 мкм в длину, иногда объединенными в группы (рис. 25 в).

Ротовые усноточки *Tryptesidae* также большие и двуветвистые, но в отличие от *Lithoglyptidae*, протоподит, как и обе ветви — односегментные (рис. 7 б). Длинный и массивный протоподит покрыт различными шипиками, образующими чешуйки (рис. 25 д, е). Так, наружный край протоподита несет частые чешуйки, напоминающие кустистые чешуйки лабрума, образованные длинными и тонкими шипиками (10–25) 6–15 мкм в высоту (рис. 25 д). Чешуйки у внутреннего края более редкие и мелкие, часто арковидной формы, около 6–10 мкм в длину и состоят из коротких (2–3 мкм в высоту) шипиков (рис. 25 е). Обе ветви ротовых усноточек покрыты плотным ковром из длинных щетинковидных шипиков (около 16–25 мкм

в высоту) (рис. 25 ж), пучок коротких щетинок расположен на дистальных концах ветвей (рис. 7 б).

Ротовые усоножки видов отряда *Cryptophialida* редуцированы до размеров крохотных бугорков 50–65 мкм в длину, отчетливо заметных лишь на сканирующем электронном микроскопе (рис. 20 е; 25 з). Нечеткий шов делит рудимент ротовой усоножки на базальную и дистальную части, которые могут соответствовать сегментам (рис. 25 з). Верхушка рудимента несет заметные простые, а не перистые, 3–4 щетинки (рис. 25 з). От вооружения шипиками и чешуйками остаются несколько ктеноидных чешуек, дуговидной или арковидной формы, образованных отдельными шипиками 2–4 мкм в высоту (рис. 25 з). Такие чешуйки, хотя и не окончательно, могут свидетельствовать о том, что рудимент ротовой усоножки криптофиалид является протоподитом, лишенным ветвей.

Торакс и торакальные складки (рис. 19; 26). Торакс *Acrothoracica*, как у большинства усоногих, изначально несет 6 пар торакоподов — усоножек (роды *Weltneria* и *Berndtia*), у остальных таксонов число усножек сокращается до 5 (*Armatoglyptes*, *Lithoglyptes*, *Auritoglyptes*, *Australophialus*) или 4 (*Kochlorine*, *Kochlorinopsis*, *Trypetesa*, *Tomlinsonia*, *Cryptophialus*) пар за счет редукции терминальных усножек. Торакс вытянутый, как правило, S-образный, сужается к дистальному концу, несущему терминальные усоножки (рис. 19). У представителей семейства *Trypetesidae* дистальная часть торакса укорочена (рис. 19 в) по сравнению с другими группами. У некоторых родов (*Berndtia*, *Kochlorine*) имеются небольшие бугорковидные выросты (1–2), расположенные продольно в средней части торакса, на дорсальной стороне (рис. 19 а). Но только для видов отряда *Cryptophialida* характерно наличие 1 (*Australophialus*) или 2 (*Cryptophialus*) длинных, бичевидных дорсальных выростов (отростков) в средней части торакса (рис. 19 б, з; 26 е). Если рудиментарные выросты торакса некоторых *Lithoglyptida* не несут каких-либо ультраструктур, то есть, покрыты гладкой кутикулой, то дорсальные выросты *Cryptophialida*, напротив, обладают различными структурами (рис. 28 д–ж). Так, кутикула у основания отростка несет тонкие бахромчатые кутикулярные выросты 3–5 мкм в длину, организованные в поперечные (циркулярные) ряды (рис. 28 д). Сама поверхность дорсальных отростков покрыта частыми и длинными (около 10 мкм в длину) щетинковидными и нитевидными выростами (рис. 28 е, ж).

Вытянутая, задняя (дистальная) часть торакса гибкая, подвижная и способна высовываться вместе с венчиком терминальных усножек наружу через апертуру мантийного мешка (кроме видов *Trypetesidae*). Именно эта часть торакса несет ультраструктуры, называемые торакальными складками (*thoracic lappets*), характерные для всех *Acrothoracica*. На световом микроскопе эти структуры выглядят как поперечная (концентрическая)

исчерченность (рис. 2 б). На электронном микроскопе видно, что эти складки состоят из шиповидных кутикулярных выростов (combs of fringes) около 1 мкм в высоту, сближенных основаниями (рис. 26 б, з, ж). Каждая торакальная складка напоминает ряды кутикулярных выростов базальной части мандибулярного щупика *Lithoglyptida* и состоит из 50–80 таких выростов (у *Lithoglyptidae* и *Cryptophialida*), вершины которых направлены к дистальному концу торакса. Именно эти складки, между которыми имеются небольшие промежутки (рис. 26 б), и объединены в концентрические ряды (рис. 26 а, в).

У видов *Lithoglyptidae* торакальные складки, расположенные более дистально, формируют 1–2 группы, называемые ячейками, тогда как торакальные складки, расположенные проксимально, не формируют ячейки (рис. 26 а, в). Ячейки торакальных складок *Lithoglyptidae* нечеткие, лишены ограничивающего кутикулярного бортика.

Проксимальные торакальные складки *Cryptophialida* также не организованы в ячейку, а более дистальные объединены в 2–3 четкие ячейки, которые отграничены заметным, выступающим кутикулярным бортиком (рис. 26 е, ж).

Редуцированная в размере дистальная часть торакса *Trypetesidae* несет рудиментарные торакальные складки (рис. 26 д). Эти складки более редкие, чем у предыдущих таксонов, короткие (не более 10–12 мкм в длину), чешуевидные, состоят всего из 11–25 кутикулярных выростов и не организованы в ряды. На световом микроскопе торакальные складки *Trypetesidae* незаметны.

Терминальные усоножки (рис. 7 д, е; 27). Для видов *Lithoglyptidae* и *Cryptophialida*, использующих терминальные усоножки для отфильтровывания и сбора пищи, характерны типичные двуветвистые усоножки с многосегментными ветвями, покрытыми длинными и частыми щетинками (рис. 19 а, б, з; 27 в). Ветви усоножек расположены на длинном двусегментном протоподите, состоящем из коксы и базиса (рис. 19 б; 27 з). Протоподит обычно несет 2 пары пыльчатых (setate) щетинок у заднего дистального края. Задние края протоподита и сегментов ветвей покрыты частыми чешуйками, образованными отдельными шипиками около 1 мкм в высоту. Эти чешуйки на протоподите и базальных сегментах ветвей большей длины, складковидные (напоминают торакальные складки) и расположены беспорядочно (рис. 27 з, е), тогда как на остальных сегментах ветвей они короче и расположены по одной в продольный ряд, по 1–2 чешуйки на сегмент (рис. 27 а). Шиповидные чешуйки, состоящие из 7–9 длинных и острых шипиков (около 7–13 мкм в высоту) имеются на боковых поверхностях сегментов, у дистального края (рис. 27 б). Аналогичная чешуйка расположена у основания пары задних пыльчатых (перистых) щетинок, отходящих от дис-

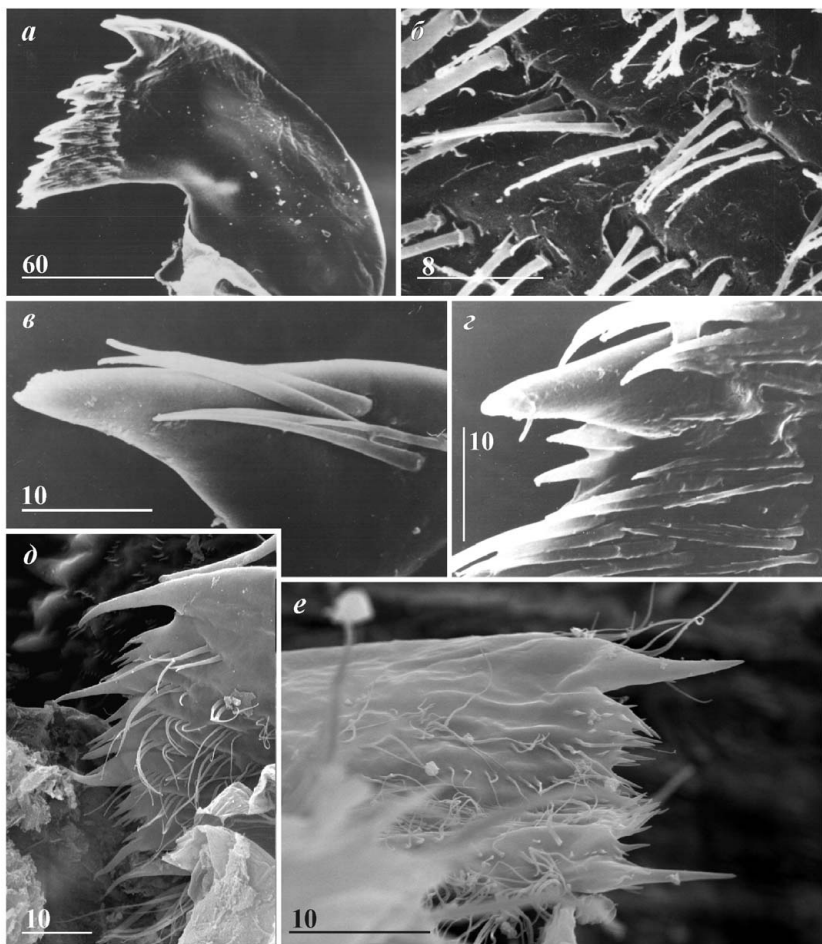


Рис. 22. Морфология мандибул Acrothoracica (*a–z* — отряд Lithoglyptida, семейство Lithoglyptidae; *δ, e* — отряд Cryptophialida). *a* — *Auritoglyptes bicornis*, мандибула, общий вид; *б* — *Weltneria bekae*, группы щетинок на нижней части мандибулы; *в* — *A. bicornis*, верхний зуб мандибулы; *z* — *A. bicornis*, режущий край мандибулы у второго зуба; *δ* — *Australophialus turbonis*, режущий край мандибулы; *e* — *Cryptophialus wainwrighti*, мандибула, общий вид (*a, в, z* — по: Kolbasov, 2000b; *б* — по: Колбасов, 2001). Масштаб в мкм.

Fig. 22. Morphology of mandibles of Acrothoracica (*a–z* — order Lithoglyptida, family Lithoglyptidae; *δ, e* — order Cryptophialida). *a* — *Auritoglyptes bicornis*, mandible, general view; *б* — *Weltneria bekae*, groups of setae on lower part of mandible; *в* — *A. bicornis*, upper tooth of mandible; *z* — *A. bicornis*, cutting edge of mandible at second tooth; *δ* — *Australophialus turbonis*, cutting edge of mandible; *e* — *Cryptophialus wainwrighti*, mandible, general view (*a, в, z* — from Kolbasov, 2000b; *б* — from Колбасов, 2001). Scale bars in μm .

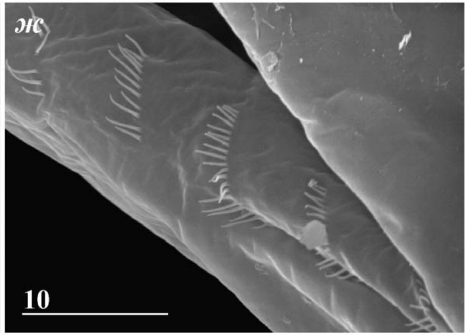
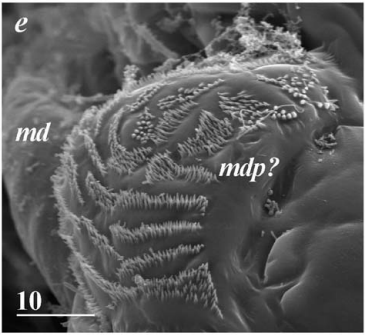
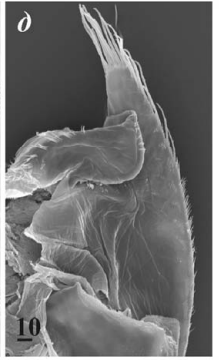
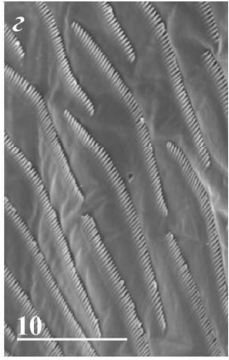
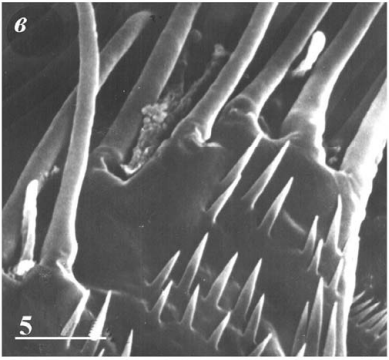
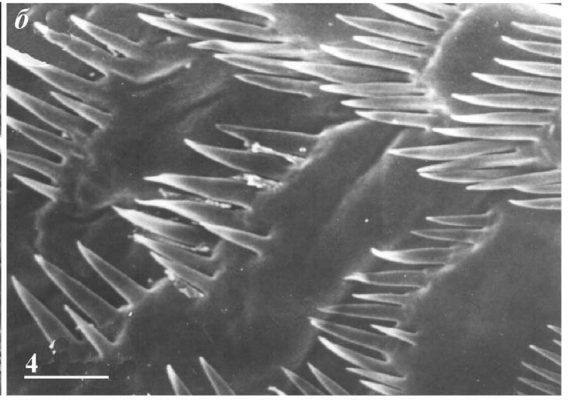
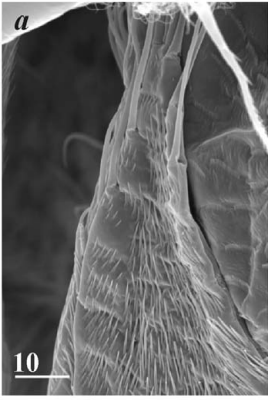


Рис. 23. Морфология мандибулярных щупиков Acrothoracica (*a–e* — отряд Lithoglyptida, *a–d* — семейство Lithoglyptidae, *e* — семейство Trypetesidae; *ж* — отряд Cryptophialida). *a* — *Kochlorine grebelnii*, верхняя часть мандибулярного щупика; *б* — *Armatoglyptes habei*, шиповидные чешуйки на верхней (дистальной) части мандибулярного щупика; *в* — *A. habei*, вершина мандибулярного щупика; *г* — *K. grebelnii*, ряды (складки) кутикулярных выростов на базальной части мандибулярного щупика; *д* — *K. grebelnii*, мандибулярный щупик, внутренняя сторона; *e* — *Trypetesa lateralis*, рудимент предполагаемого мандибулярного щупика; *ж* — *Australophialus melampygos*, чешуйки у основания мандибулярного щупика (*a, г, д* — по: Колбасов, 2002; *б, в* — по: Kolbasov & Нюег, 2000). Обозначения: *md* — мандибула; *mdp?* — рудимент предполагаемого мандибулярного щупика. Масштаб в мкм.

Fig. 23. Morphology of mandibular palps of Acrothoracica (*a–e* — order Lithoglyptida, *a–d* — family Lithoglyptidae, *e* — family Trypetesidae; *ж* — order Cryptophialida). *a* — *Kochlorine grebelnii*, upper part of mandibular palp; *б* — *Armatoglyptes habei*, spiny multifid scales on upper (distal) part of mandibular palp; *в* — *A. habei*, tip of mandibular palp; *г* — *K. grebelnii*, rows (lappets) of cuticular projections on basal part of mandibular palp; *д* — *K. grebelnii*, mandibular palp, internal side; *e* — *Trypetesa lateralis*, rudiment of putative mandibular palp; *ж* — *Australophialus melampygos*, multifid scales at base of mandibular palp (*a, г, д* — from Колбасов, 2002; *б, в* — from Kolbasov & Нюег, 2000). Abbreviations: *md* — mandible; *mdp?* — rudiment of putative mandibular palp. Scale bars in μm .

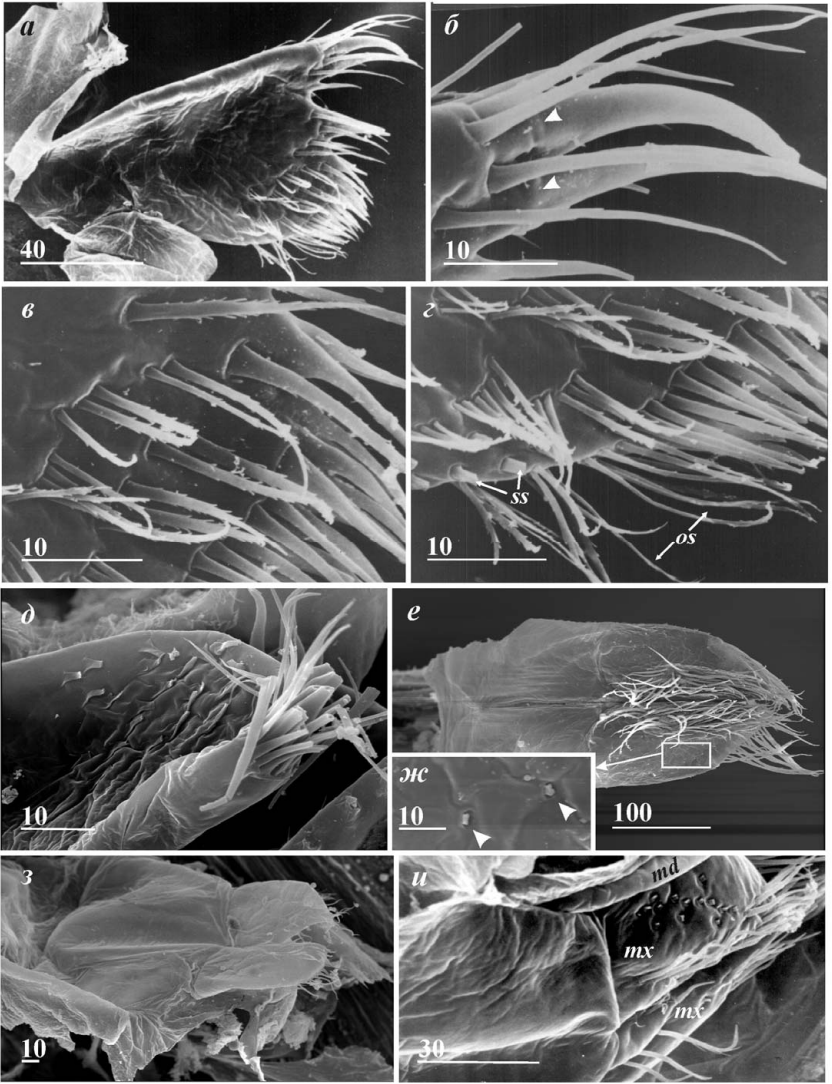


Рис. 24. Морфология максиллул и максилл Acrothoracica (*a–z, e, ж* — отряд Lithoglyptida, семейство Lithoglyptidae; *д, з, u* — отряд Cryptophialida). *a* — *Auritoglyptes bicornis*, максиллула; *б* — *A. bicornis*, верхний угол максиллулы (скрытое «supracuticular» сочленение указано стрелками); *в* — *A. bicornis*, нижняя половина режущего края максиллулы; *г* — *A. bicornis*, нижний край максиллулы; *д* — *Australophialus turbonis*, максиллула, щетинки на режущем крае обломаны; *е* — *Kochlorine grebelnii*, максиллы, внутренняя сторона; *ж* — *K. grebelnii*, поверхность максиллы, выделенная на «е» (пеньковидные щетинки указаны стрелками); *з* — *Cryptophialus wainwrighti*, максиллы, наружная сторона; *u* — *C. gantsevichi*, максиллы, наружная сторона, вид сбоку (видны пеньковидные щетинки) (*a–z* — по: Kolbasov, 2000b; *e, ж* — по: Колбасов, 2002). Обозначения: *md* — мандибула; *mx* — максилла; *os* — мелкозубчатые щетинки; *ss* — пеньковидные щетинки. Масштаб в мкм.

Fig. 24. Morphology of maxillules and maxillae of Acrothoracica (*a–z, e, ж* — order Lithoglyptida, family Lithoglyptidae; *д, з, u* — order Cryptophialida). *a* — *Auritoglyptes bicornis*, maxillule; *б* — *A. bicornis*, upper angle of maxillule (supracuticular articulations indicated by arrowheads); *в* — *A. bicornis*, lower half of cutting edge of maxillule; *г* — *A. bicornis*, lower margin of maxillule; *д* — *Australophialus turbonis*, maxillule, setae on cutting edge broken; *е* — *Kochlorine grebelnii*, maxillae, internal side; *ж* — *K. grebelnii*, surface of maxilla, framed on «e» (stub setae indicated by arrowheads); *з* — *Cryptophialus wainwrighti*, maxillae, external side; *u* — *C. gantsevichi*, maxillae, external side, lateral view (stub setae noticeable) (*a–z* — from Kolbasov, 2000b; *e, ж* — from Колбасов, 2002). Abbreviations: *md* — mandible; *mx* — maxilla; *os* — omniserrate setae; *ss* — stub setae. Scale bars in μm .

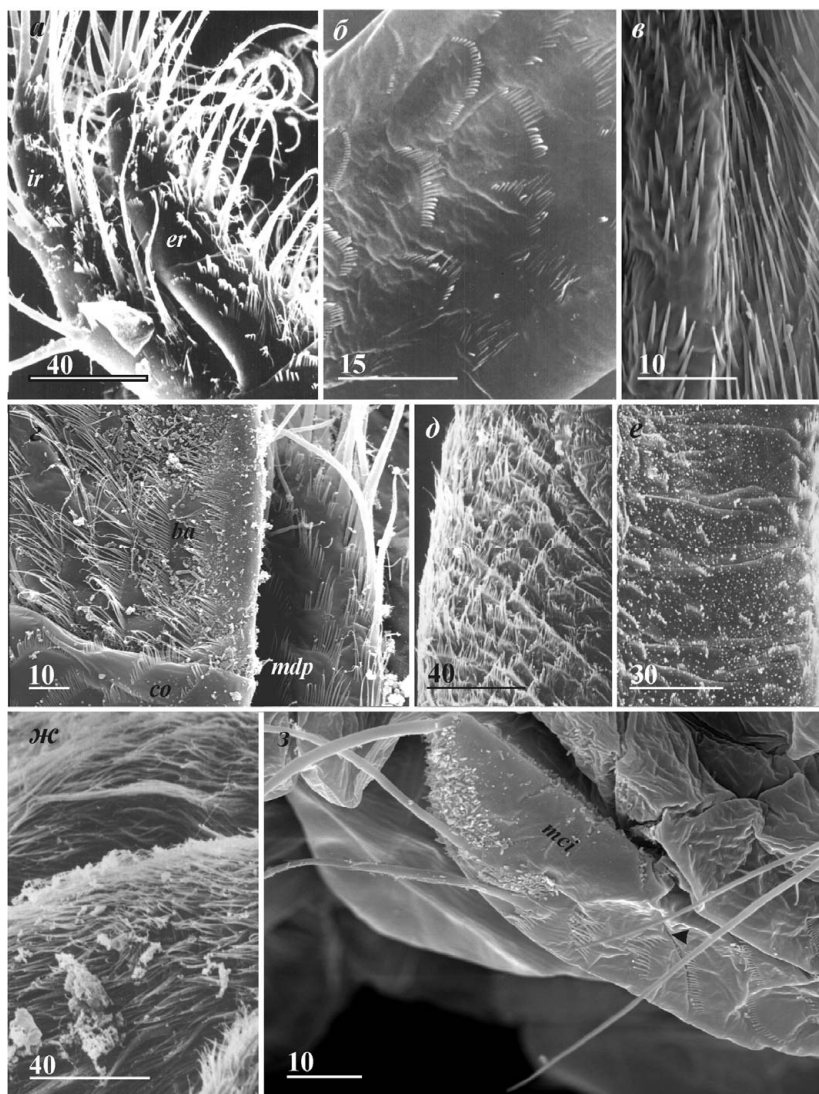


Рис. 25. Морфология ротовых усоножек Acrothoracica (*а-ж* — отряд Lithoglyptida: *а-г* — семейство Lithoglyptidae, *д-ж* — семейство Trypetesidae; *з* — отряд Cryptophialida). *а* — *Auritoglyptes bicornis*, ветви ротовой усоножки; *б* — *A. bicornis*, поверхность коксы ротовой усоножки; *в* — *Kochlorine grebelnii*, поверхность дистальной части коксы ротовой усоножки; *г* — *Weltneria spinosa*, поверхности базиса и дистальной части коксы ротовой усоножки; *д* — *Trypetesa lampas*, наружный край протоподита ротовой усоножки; *е* — *T. lampas*, внутренний край протоподита ротовой усоножки; *ж* — *T. lampas*, поверхность ветвей ротовой усоножки; *з* — *Australophialus melampygos*, рудиментарная ротовая усоножка (предполагаемый шов между сегментами указан стрелкой) (*а, б* — по: Kolbasov, 2000b; *в* — по: Колбасов, 2002; *д-ж* — по: Колбасов, Хёр, 2001). Обозначения: *ba* — базис; *co* — кокса; *er* — наружная ветвь; *ir* — внутренняя ветвь; *mci* — ротовая усоножка; *mdp* — мандибулярный щупик. Масштаб в мкм.

Fig. 25. Morphology of mouth cirri of Acrothoracica (*а-ж* — order Lithoglyptida: *а-г* — family Lithoglyptidae, *д-ж* — family Trypetesidae; *з* — order Cryptophialida). *а* — *Auritoglyptes bicornis*, rami of mouth cirrus; *б* — *A. bicornis*, surface of coxa of mouth cirrus; *в* — *Kochlorine grebelnii*, surface of distal part of coxa of mouth cirrus; *г* — *Weltneria spinosa*, surfaces of basis and distal part of coxa of mouth cirrus; *д* — *Trypetesa lampas*, external margin of protopod of mouth cirrus; *е* — *T. lampas*, internal margin of protopod of mouth cirrus; *ж* — *T. lampas*, surface of rami of mouth cirrus; *з* — *Australophialus melampygos*, rudimental mouth cirrus (putative suture between segments indicated by arrowhead) (*а, б* — from Kolbasov, 2000b; *в* — from Колбасов, 2002; *д-ж* — from Колбасов, Хёр, 2001). Abbreviations: *ba* — basis; *co* — coxa; *er* — external ramus; *ir* — internal ramus; *mci* — mouth cirrus; *mdp* — mandibular palp. Scale bars in μm .

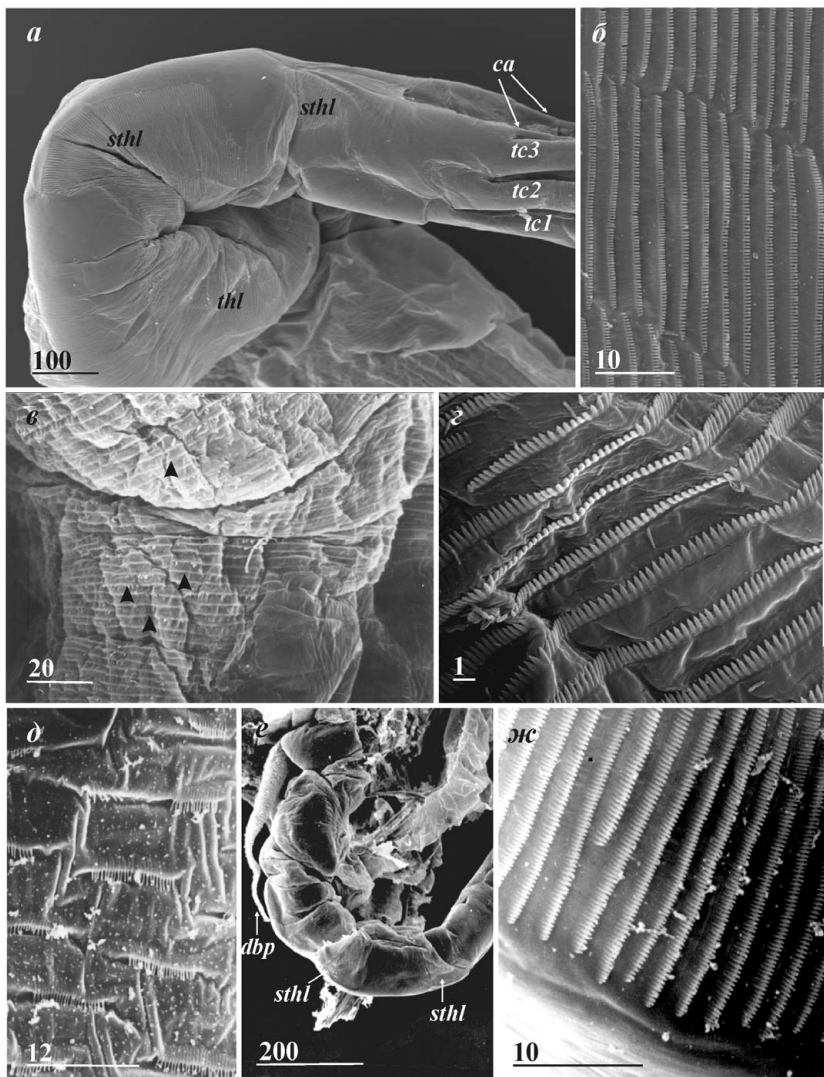


Рис. 26. Торакальные складки Acrothoracica (*a-d* — отряд Lithoglyptida: *a-z* — семейство Lithoglyptidae; *d* — семейство Trypetesidae; *e, ж* — отряд Cryptophialida). *a* — *Kochlorine grebelnii*, дистальная часть торакса с торакальными складками; *б* — *K. grebelnii*, торакальные складки; *в* — *Armatoglyptes habei*, ряды торакальных складок в терминальной части торакса (указаны стрелками); *г* — *Weltneria hirsuta*, торакальные складки; *д* — *Trypetesa lampas*, рудиментарные торакальные складки в дистальной части торакса; *e* — *Cryptophialus gantsevichi*, дистальная часть торакса; *ж* — *C. gantsevichi*, ряды торакальных складок в дистальной ячейке (*a, б* — по: Колбасов, 2002; *в* — по: Kolbasov & Høeg, 2000; *д* — по: Колбасов, Хёг, 2001). Обозначения: *ca* — каудальные придатки; *dbp* — дорсальный вырост торакса; *sthl* — ячейки торакальных складок; *tc(1-3)* — терминальные усоножки; *thl* — торакальные складки, неоформленные в ячейки. Масштаб в мкм.

Fig. 26. Thoracic lappets of Acrothoracica (*a-d* — order Lithoglyptida: *a-z* — family Lithoglyptidae; *d* — family Trypetesidae; *e, ж* — order Cryptophialida). *a* — *Kochlorine grebelnii*, distal part of thorax with thoracic lappets; *б* — *K. grebelnii*, thoracic lappets; *в* — *Armatoglyptes habei*, rows of thoracic lappets in terminal part of thorax (indicated by arrowheads); *г* — *Weltneria hirsuta*, thoracic lappets; *д* — *Trypetesa lampas*, rudimentally thoracic lappets in distal part of thorax; *e* — *Cryptophialus gantsevichi*, distal part of thorax; *ж* — *C. gantsevichi*, rows of thoracic lappets in distal set (*a, б* — from Колбасов, 2002; *в* — from Kolbasov & Høeg, 2000; *д* — from Колбасов, Хёг, 2001). Abbreviations: *ca* — caudal appendages; *dbp* — dorsal process of thorax; *sthl* — sets of thoracic lappets; *tc(1-3)* — terminal cirri; *thl* — thoracic lappets, ununited into sets. Scale bars in μm .

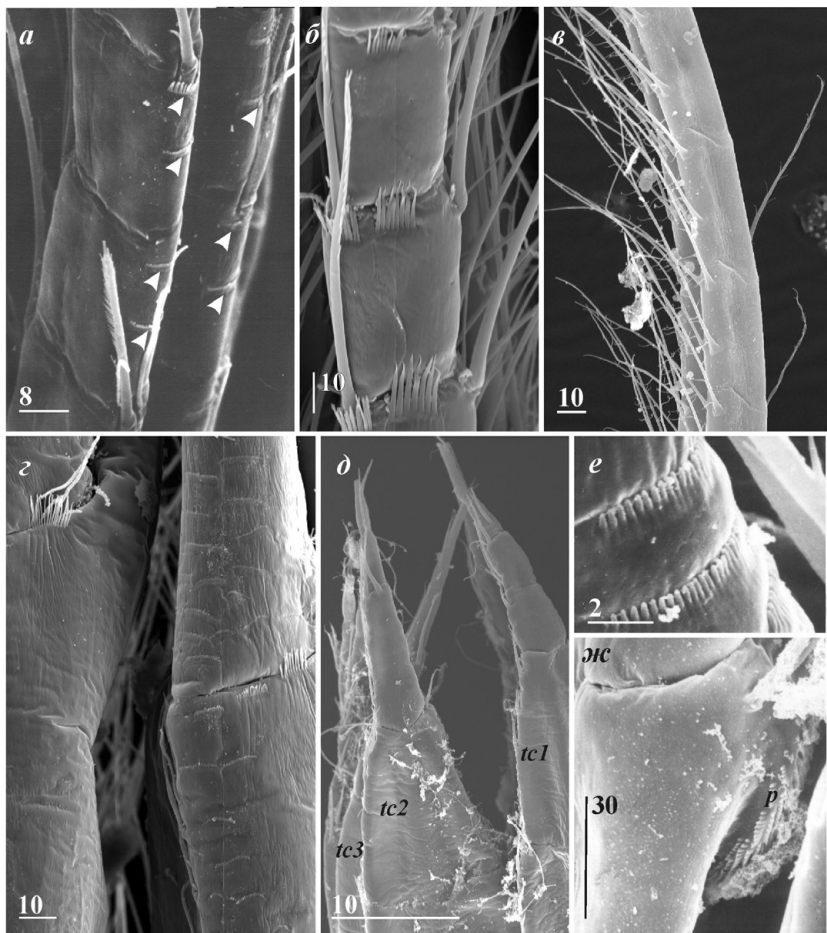


Рис. 27. Ультраструктура терминальных усоножек Acrothoracica (*a, б, з-ж* — отряд Lithoglyptida: *a, б, з, e* — семейство Lithoglyptidae, *д, ж* — семейство Trypetesidae; *в* — отряд Cryptophialida). *a* — *Armatoglyptes habei*, дистальные сегменты IV пары терминальных усоножек, задний край (чешуйки, по 2 на каждом, указаны стрелками); *б* — *Kochlorine grebelnii*, срединные членики II пары терминальных усоножек сбоку; *в* — *Cryptophialus wainwrighti*, срединные членики III пары терминальных усоножек сбоку; *з* — *K. grebelnii*, задняя поверхность базиса и первого членика задней ветви II пары терминальных усоножек; *д* — *Trypetesa lateralis*, терминальные усоножки; *e* — *A. habei*, складковидные чешуйки на заднем крае первого сегмента наружной ветви IV пары терминальных усоножек; *ж* — *Trypetesa lampas*, подушковидный бугорок на передней стороне базиса II пары терминальных усоножек (*a, e* — по: Колбасов & Нøег, 2000; *б, з* — по: Колбасов, 2002; *ж* — по: Колбасов, Хёг, 2001). Обозначения: *p* — подушковидный бугорок; *tc(1-3)* — терминальные усоножки. Масштаб в мкм.

Fig. 27. Ultrastructure of terminal cirri of Acrothoracica (*a, б, з-ж* — order Lithoglyptida: *a, б, з, e* — family Lithoglyptidae, *д, ж* — family Trypetesidae; *в* — order Cryptophialida). *a* — *Armatoglyptes habei*, distal segments of IV pair of terminal cirri, posterior margin (scales, by 2 on each, indicated by arrowheads); *б* — *Kochlorine grebelnii*, middle segments of II pair of terminal cirri, lateral view; *в* — *Cryptophialus wainwrighti*, middle segments of III pair of terminal cirri, lateral view; *з* — *K. grebelnii*, posterior surface of basis and first segment of posterior ramus of II pair of terminal cirri; *д* — *Trypetesa lateralis*, terminal cirri; *e* — *A. habei*, folder-like scales on posterior margin of first segment of anterior ramus of IV pair of terminal cirri; *ж* — *Trypetesa lampas*, pillow-like hillock on anterior side of basis of II pair of terminal cirri (*a, e* — from Kolbasov & Нøег, 2000; *б, з* — from Колбасов, 2002; *ж* — from Колбасов, Хёг, 2001). Abbreviations: *p* — pillow-like hillock; *tc(1-3)* — terminal cirri. Scale bars in μm .

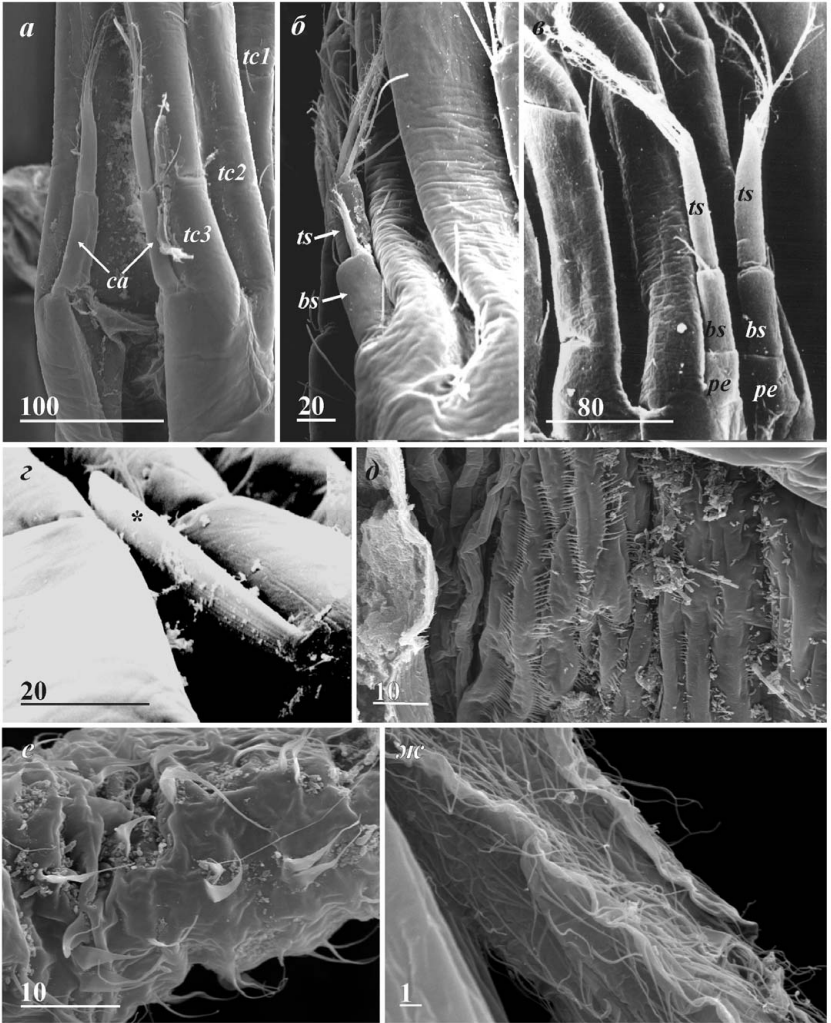


Рис. 28. Морфология каудальных придатков и дорсальных выростов Acrothoracica (*a–в* — отряд Lithoglyptida, семейство Lithoglyptidae; *г–ж* — отряд Cryptophialida). *a* — *Kochlorine floridana*, каудальные придатки на заднем крае торакса; *б* — *Weltneria spinosa*, каудальные придатки; *в* — *Lithoglyptes viatrix*, каудальные придатки; *г* — *Cryptophialus gantsevichi*, предполагаемый рудимент каудального придатка (указан звездочкой); *д* — *Australophialus turbonis*, кутикула у основания дорсального выроста (отростка) торакса; *е* — *A. turbonis*, поверхность дорсального выроста торакса; *ж* — *Cryptophialus rossi*, поверхность дорсального выроста торакса (*a* — по: Колбасов, 2002; *в* — по: Kolbasov & Newman, 2005). Обозначения: *bs* — базальный сегмент; *ca* — каудальные придатки; *pe* — базальный пьедестал; *tc(1–3)* — терминальные усоножки; *ts* — терминальный сегмент. Масштаб в мкм.

Fig. 28. Morphology of caudal appendages and dorsal processes of thorax of Acrothoracica (*a–в* — order Lithoglyptida, family Lithoglyptidae; *г–ж* — order Cryptophialida). *a* — *Kochlorine floridana*, caudal appendages on posterior margin of thorax; *б* — *Weltneria spinosa*, caudal appendages; *в* — *Lithoglyptes viatrix*, caudal appendages; *г* — *Cryptophialus gantsevichi*, putative rudiment of caudal appendage (indicated by asterisk); *д* — *Australophialus turbonis*, cuticle at base of dorsal process of thorax; *е* — *A. turbonis*, surface of dorsal process of thorax; *ж* — *Cryptophialus rossi*, surface of dorsal process of thorax (*a* — from Колбасов, 2002; *в* — from Kolbasov & Newman, 2005). Abbreviations: *bs* — basal segment; *ca* — caudal appendages; *pe* — basal pedestal; *tc(1–3)* — terminal cirri; *ts* — terminal segment. Scale bars in μm .

тального края сегмента (рис. 27 а, б). Такие щетинки обычно наблюдаются на каждом втором сегменте ветвей. Передний край несет 2 пары заметных перистых щетинок с тонкими и длинными сетулами (рис. 7 д; 27 в). Верхняя пара щетинок более длинная чем средняя.

Виды семейства Trypetesidae обладают 3 парами редуцированных, одноветвистых усоножек (рис. 7 в; 27 д). Каждая усоножка состоит из 4 конечных сегментов, сужающихся дистально: коксы, базиса и 2 сегментов, вероятно задней ветви. Сегменты несут нечастые, короткие простые щетинки (рис. 7 е; 27 д). На базисах первых двух (*Trypetesa*) или всех трех (*Tomlinsonia*) пар терминальных усоножек расположены особые подушковидные бугорки (рис. 7 е; 27 ж), которые могут являться рудиментами передних ветвей (Tomlinson, 1969). Эти бугорки несут ряды небольших кутикулярных выростов (шипики) (рис. 27 ж).

Каудальные придатки (рис. 7 ж, з; 28 а–г). Каудальные придатки, расположенные на заднем, дистальном крае торакса и морфологически являющиеся придатками рудиментарного абдомена, обнаружены у большинства таксонов Acrothoracica. Считалось, что они отсутствуют у родов *Balanodytes*, *Berndtia*, у всех Trypetesidae и Cryptophialida. В ходе моих исследований, показано, что монотипический род *Balanodytes* обладает типичными двусегментными каудальными придатками, а поэтому он был сведен в род *Armatoglyptes* (Kolbasov, 2000c — *Armatoglyptes balanodytes*). Кроме того, в этой же работе у вида рода *Cryptophialus* были описаны небольшие односегментные, палочковидные выросты, лишенные щетинок и интерпретированные мною как рудиментарные каудальные придатки (рис. 28 г). Позже были исследованы много видов Cryptophialida, но ни один из них не обладал такими рудиментами. Эти факты не могут однозначно свидетельствовать в как пользу наличия, так и отсутствия каудальных придатков у криптофиалид. Trypetesidae действительно лишены каудальных придатков. Исследовать виды *Berndtia* на электронном микроскопе, к огромной скорби автора, возможности не представилось.

Обычно каудальные придатки двусегментные (роды *Weltneria*, *Armatoglyptes*, *Kochlorine*, *Kochlorinopsis*), состоящие из базального и терминального сегментов. Цилиндрический базальный сегмент несет 1–2 небольших простых щетинки у верхнего края (рис. 7 ж; 28 б). Терминальный сегмент несет пучок длинных перистых щетинок (обычно 4) на сужающемся верхнем конце (рис. 7 ж, з; 28 б, в).

У видов родов *Lithoglyptes* и *Auritoglyptes* каудальные придатки трехсоставные. Базальный сегмент расположен на особом цилиндрическом выросте — пьедестале, лишенным щетинок и более коротким, чем базальный сегмент (рис. 7 з; 28 в). Пьедестал не отделен швом от остальной части торакса, так что неясно сегмент это или просто вырост.

2.2. ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ ACROTHORACICA

Существует немного работ посвященных исследованию внутреннего строения *Acrothoracica* (Tomlinson, 1955, 1969; Utinomi, 1960; Batham & Tomlinson, 1965; Turquier, 1970b), в которых изучено внутреннее строение самок *Acrothoracica* (у самцов большинство органов редуцированы).

Нервная система

Нервная система *Acrothoracica* (рис. 29; 35 б) состоит из 2 частей: дорсальной и вентральной. Дорсальная часть содержит надпищеводный (церебральный) ганглий, иногда называемый мозгом и отходящие от него нервы. Пара околопищеводных комиссур соединяет надпищеводный ганглий с вентральным подпищеводным ганглием. Вентральная часть нервной системы состоит из 2–3 вентральных ганглиев, иногда слитых (*Trypetesidae*), и соединенных вентральным нервным стволом, от ганглиев отходят разнообразные нервы. Надпищеводный ганглий меньше вентральных и состоит из 2 слившихся долей, от задних концов которых отходят по околопищеводной коммисуре (рис. 29 а). От задних частей этих долей к оперкулуму отходят 2 оптических нерва, заканчивающихся оптическим ганглием и глазом, встречающемся у многих *Cirripedia*. От передних частей долей надпищеводного ганглия отходят нервы, формирующие парный дорсальный ствол, идущий вдоль дорсальной стороны пищевода (рис. 29 а; 35 б). Вскоре дорсальный ствол распадается на 2 пары нервов. Нерв кишки имеет 2 отростка, один из которых отходит к кишке, а другой, более крупный, идет в область прикрепительного диска. Паллиальные (антеннулярные) нервы гомологичны антеннулярным (педункулярным) нервам *Cirripedia Thoracica*.

От околопищеводных комиссур отходят последовательно латеральные и пищеводные нервы. Подпищеводный ганглий лежит в буккальном районе, у основания ротовых усоножек, между максиллярными железами. Этот ганглий самый большой, практически лишен наружных следов, указывающих на его парное происхождение. Небольшие буккальные и мантийные нервы отходят от его передней части. От передней части подпищеводного ганглия также отходит пара крупных оперкулярных нервов, направленных к оперкулярным утолщениям и, вероятно, иннервирующим мышцы аддуктора оперкулума. От этих нервов, назад, отходят мелкие висцеральные нервы, связанные с пищеварительными железами. От задней части подпищеводного ганглия берут начало нервы ротовых усоножек.

Длинный, парный вентральный ствол соединяет подпищеводный и терминальный ганглии. Пара небольших мантийных нервов возникает в

средней части этого ствола. Терминальный ганглий принимает непосредственное участие в иннервации терминальных усоножек.

Количество вентральных ганглиев традиционно рассматривалось как систематический признак крупных таксонов Acrothoracica. Так для представителей отряда Pygophora, включавших семейства Lithoglyptidae и Cryptophialidae, указывались 2 вентральных ганглия, а для отряда Apygophora, включавшего семейство Trypetesidae, описывался 1 вентральный ганглий (Tomlinson, 1969, 1987). На самом деле, литературные данные указывают на противоречие этим диагнозам. Действительно для семейства Lithoglyptidae следует признать наличие 2 вентральных ганглиев, так как представитель этого семейства *Berndtia purpurea* обладает таким строением нервной системы (Utinomi, 1960). Взрослые представители семейства Trypetesidae, действительно, обладают одним крупным вентральным ганглием (рис. 29 б), расположенным в средней части торакса (Tomlinson, 1955). Но их развитие указывает на то, что единый вентральный ганглий образовался в результате слияния двух ганглиев. Так, исследования ранней ювенили *Trypetesa lampas* показывают, что объемный вентральный ганглий делится на две части, которые заметны лишь на срезах (Turquier, 1970b). Более массивная, передняя часть посылает нервы к ротовым придаткам и ротовым усоножкам, а от меньшей задней части отходит толстый нерв, идущий к терминальным усоножкам (рис. 29 в). Очевидно, что передняя часть представляет подпищеводный, а задняя — терминальный ганглии, характерные для Lithoglyptidae. Таким образом, у Trypetesidae произошло слияние 2 вентральных ганглиев, но они, как и Lithoglyptidae, обладают двумя, а не одним вентральным, ганглиями. Думается, что слияние произошло в ходе эволюционного укорачивания торакса и редукции терминальных усоножек (см. главы 2.3, 4.1).

Сложнее обстоит дело с представителями Cryptophialidae. Так, для *Australophialus melampygos* (рис. 29 г) описаны три вентральных ганглия (Batham & Tomlinson, 1965). Подпищеводный и терминальный ганглии занимают то же положение что и у Lithoglyptidae, но между ними расположен еще один вентральный ганглий. По этому признаку они отличны от семейств Lithoglyptidae и Trypetesidae. Совершенно непонятно, что заставило Томлинсона (Tomlinson, 1969) указать в диагнозе наличие двух вентральных ганглиев для Lithoglyptidae и Cryptophialidae одновременно? Образование лишнего вентрального ганглия может быть вызвано возникновением вытянутой шейки у Cryptophialidae и вытягиванием внутреннего тела (см. главу 2.3).

Пищеварительная система

Ротовое отверстие окружено ротовыми частями (см. главу 2.1), расположено непосредственно под лабрумом и ведет в мускульный пищевод. Пищевод ориентирован дорсально, в районе мышцы аддуктора он сильно изгибается вниз и переходит непосредственно в кишку (желудок).

У представителей *Cryptophialida* перед желудком расположена особая мускульная кишечная терка (*gizzard/gastric mill*) (рис. 3; 7 к; 29 з), являющаяся апоморфией этого таксона. Кишечная терка представляет расширение кишки в средней части тела. Её морфология под световым микроскопом выглядит следующим образом (рис. 7 к). Снаружи терка покрыта округлыми покровными клетками (эпителий). В верхней части в просвет кишки вдаются два кишечных зуба со сложной хитиновой бугорчатой поверхностью, с другой стороны к этим зубам подходят пучки мышц, приводящие кишечные зубы в движение. Нижняя часть просвета терки с двумя мышечными структурами, языковидной формы. Такая морфология терки указывает на ее активное участие в механическом размельчении пищи. Наличие такой структуры у криптофиалид, вероятно, вызвано частичной редукцией их ротовых частей, вызванной образованием шейки.

Кишка *Acrothoracica* большая, практически лишена мышц. От нее могут отходить одна и более пищеварительных желез (рис. 35 б). У представителей *Lithoglyptidae* и *Cryptophialidae* трубковидная кишка сквозная и заканчивается анусом, расположенным между терминальными усоножками, на дорсальной стороне (рис. 29 з; 35 б). У представителей *Trypetesidae* кишка мешковидная, разветвленная и лишена ануса (рис. 29 б). Такое строение кишки *Trypetesidae*, скорее всего, вызвано их комменсальным образом жизни с раками-отшельниками (см. главу 2.3).

Выделительная система

Выделительная система *Acrothoracica* (рис. 29 б, з) представлена максиллярными железами и существенно не отличается от других *Cirripedia* (Nilsson-Cantell, 1921; Utinomi, 1960). Максиллярные железы расположены сзади с обеих сторон от ротового отверстия, вдоль вентральной стороны торакса и открываются на максиллах. Они состоят из эндосака, уринального/ренального пузыря и уринального канала. Эндосак расположен сзади от максилл и слегка вздут. Парные уринальные пузыри расположены впереди от эндосака, треугольные и соединены с ним протоком. Уринальные каналы тонкие и открываются на максиллах. Эти железы, как и у других ракообразных, выполняют выделительную функцию, удаляя продукты жизнедеятельности клеток, отфильтровывая их из кровеносных лакун.

У *Berndtia purpurea* отмечены крупные, округлые клетки, названные нефроцитами, расположенные в теле, которые также могут выполнять выделительную функцию (Utinomi, 1960).

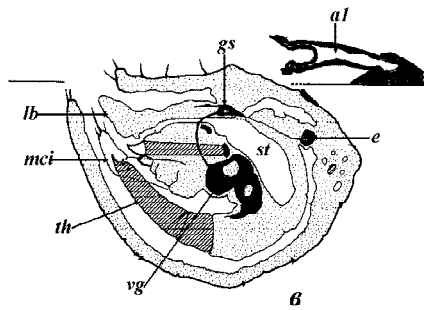
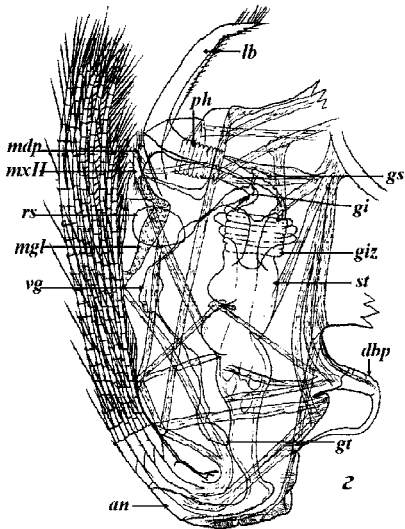
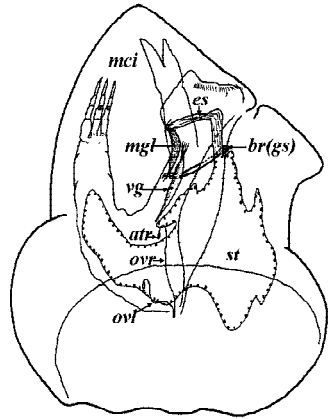
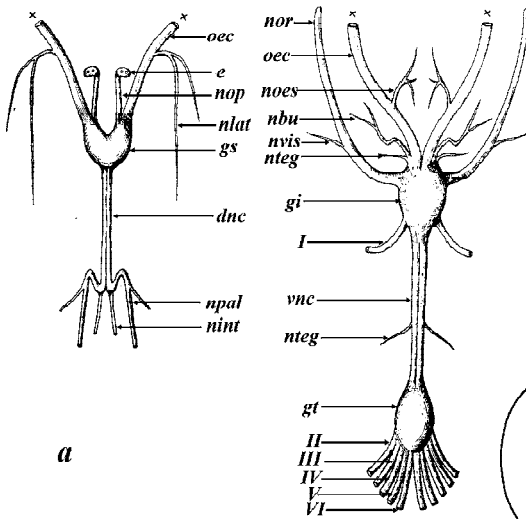


Рис. 29. Строение нервной системы и анатомия тела *Acrothoracica*. *a* — нервная система *Berndtia purpurea* (дорсальная часть слева, передний конец внизу; вентральная — справа); *б* — схема внутреннего строения *Trypetesa lateralis*; *в* — схема внутреннего строения ювенили *T. lampas*; *г* — внутреннее строение *Australophialus melampygos* (*a* — по: Utinomi, 1960; *б* — по: Tomlinson, 1955; *в* — по: Turquier, 1970b; *г* — по: Batham & Tomlinson, 1965). Обозначения: *a1* — рудимент антеннулы; *an* — анус; *atr* — атриум яйцевода; *br* — мозг; *dbp* — дорсальный вырост тела; *dnc* — дорсальный нервный ствол; *e* — глаз; *es* — пищевод; *gi* — подпищеводный ганглий; *giz* — кишечная терка; *gs* — надпищеводный ганглий (мозг); *gt* — терминальный ганглий; *lb* — лабрум; *mci* — ротовая усоножка; *mdp* — мандибулярный щупик; *mgl* — максиллярные железы; *mxII* — максилла; *nbu* — буккальный (глоточный) нерв; *nint* — нерв кишки; *nlat* — латеральный нерв; *noes* — пищеводный нерв; *nop* — глазной нерв; *nor* — оперкулярный нерв; *npal* — паллиальный нерв; *nteg* — мантийный нерв; *nvis* — висцеральный нерв; *oec* — околопищеводная коммиссура; *ovl(ovr)* — левый и правый яйцеводы; *ph* — глотка (фаринкс); *rs* — ренальный пузырек максиллярных желез; *st* — расширение кишки («желудок»); *th* — thorax; *vg* — вентральный ганглий; *vnc* — вентральный нервный ствол; *I–VI* — нервы усоножек.

Fig. 29. Morphology of nervous system and anatomy of body of *Acrothoracica*. *a* — nervous system of *Berndtia purpurea* (dorsal part is left, anterior end is underneath, ventral part — right); *б* — scheme of internal morphology of *Trypetesa lateralis*; *в* — scheme of internal morphology of juvenile of *T. lampas*; *г* — internal morphology of *Australophialus melampygos* (*a* — from Utinomi, 1960; *б* — from Tomlinson, 1955; *в* — from Turquier, 1970b; *г* — from Batham & Tomlinson, 1965). Abbreviations: *a1* — antennule rudiment; *an* — anus; *atr* — atrium of oviduct; *br* — brain; *dbp* — dorsal body projection; *dnc* — dorsal nerve cord; *e* — eye; *es* — oesophagus; *gi* — infraoesophageal ganglion; *giz* — gizzard; *gs* — supraoesophageal ganglion (brain); *gt* — terminal ganglion; *lb* — labrum; *mci* — mouth cirrus; *mdp* — mandibular palp; *mgl* — maxillar galnds; *mxII* — maxilla; *nbu* — buccal nerve; *nint* — nerve of intestine; *nlat* — lateral nerve; *noes* — oesophageal nerve; *nop* — optical nerve; *nor* — opercular nerve; *npal* — pallial nerve; *nteg* — tegumental (mantle) nerve; *nvis* — visceral nerve; *oec* — oesophageal commissure; *ovl(ovr)* — left and right oviducts; *ph* — pharynx; *rs* — renal sac of maxillar galnds; *st* — «stomach»; *th* — thorax; *vg* — ventral ganglion; *vnc* — ventral nerve cord; *I–VI* — cirral nerves.

Мышечная система

Мышцы расположены в мантийном мешке и теле *Acrothoracica* (рис. 29 з; 35 б). Мантия содержит два слоя мышц: наружный слой продольных и внутренний — циркулярных мышц. Циркулярные мышцы отходят от области прикрепительного диска и иногда переплетаясь с продольными могут становиться наружными. Эти мышцы ответственны за сокращения мантийного мешка. Специальные пучки мышц также отходят от прикрепительного диска к латеральным полосам и передним концам оперкулярных утолщений (*retractor orificii*), которые втягивают тело внутрь мантийного мешка.

Мышцы самого тела более многочисленные и сложные. Они делятся на три группы: продольные (разгибатели), косые (сгибатели) и поперечные. Наиболее развиты мышцы *retractor corporis* отходящие от оперкулярной мышечной массы к передней части торакса и переходящие в продольную мышцу *longissimus corporis*, идущую вдоль дорсальной стороны торакса к терминальным усоножкам. Мышцы *adductor capitis* и *protractor corporis* отходят от оперкулярной мышечной массы к головному отделу и ротовым частям.

Многочисленные поперечные мышцы соединяют противоположные стенки тела. Особенно стоит упомянуть мышцу «скутального» аддуктора, расположенную под изгибом пищевода, положение которой имеет большое значение при построении филогении *Cirripedia*.

Существуют также разнообразные мышцы ответственные за движение ротовых конечностей и за расправление и втягивание терминальных усоножек.

Кровеносная и дыхательная системы.

Кровеносная система *Acrothoracica*, как и у остальных *Cirripedia*, незамкнутая, лакунарная (Anderson, 1994). Кровь двигается через лакуны или полости в теле и мантии. Лакуны не имеют собственных стенок, сердце отсутствует. Циркуляция крови достигается за счет движений тела.

Газообмен происходит за счет диффузии через поверхность тела и мантии и через особые выросты. У некоторых *Lithoglyptida* дорсальная сторона торакса может нести несколько таких коротких выростов (см. главу 2.1). К особым, специализированным органам, выполняющим респираторную функцию, можно отнести дорсальные выросты торакса *Styptophialida* (рис. 29 з). Их ультраструктура свидетельствует в пользу этой функции (см. главу 2.1, 2.3).

Половая система

Яичники *Acrothoracica* (рис. 29 б; 35 б) лежат сразу под прикрепительным диском, в мантийном мешке, соседствуя с кровеносными синусами и

лакунами. Многочисленные мышечные фибриллы пересекают яичники. Яйцеводы обычно отходят от передних концов яичников, проходят в тело и открываются в мантийную полость щелевидным отверстием, расположенным у оснований ротовых усоножек.

Оплодотворенные яйца остаются в мантийной полости, где вынашиваются, чаще всего, до циприсовидной стадии.

Мужская половая система состоит из непарного семенника и семенного пузырька, семяпровод открывается в пенис, который может отсутствовать у некоторых видов (см. главу 2.5).

2.3. МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОСНОВНЫХ СТРУКТУР И НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ САМОК ACROTHORACICA

Хотя мантия характерна для всех Cirripedia, мантийный мешок с такими образованиями, как оперкулярные утолщения, гребневидный воротничок*, устьевой бугорок, прикрепительный диск, латеральные полосы, а также вытянутый торакс, обособленные ротовые и терминальные усоножки являются синапоморфиями видов Acrothoracica (Kolbasov, 1999). Дело в том, что у большинства представителей надотряда Thoracica мантия выделяет наружные известковые таблички, а у представителей надотряда Rhizocephala большая часть животного находится внутри хозяина, тогда как наружный мантийный мешок прорывается только для созревания эмбрионов (Колбасов, 1996; см. главу 4.1). Соответственно эти синапоморфии Acrothoracica должны и имеют целый ряд уникальных ультраструктур. Тем не менее, до проведенных исследований, практически ничего не было известно о функциональном назначении этих структур и их эволюции.

Мантийный мешок. Именно изменение формы мантийного мешка, от плезиоморфной мешковидной с короткой оперкулярной областью, наблюдаемой у Lithoglyptida, к бутылковидной, с вытянутой оперкулярной областью — у Scurptrophialida явилось причиной основных морфологических преобразований в этом отряде. Образование длинной и узкой шейки, привело к уменьшению апертуры, необходимости усиления поддерживающих ее структур, перемещению ротовых частей от оперкулярных утолщений вглубь мантийного мешка и т.д. Образование шейки является основной эволюционной апоморфией криптофиалид, так как уязвимое внутреннее тело опустилось от апертуры вниз — подалее от окружающей среды, в норку.

* Сходная с гребневидным воротничком структура отмечена для некоторых видов Ibliformes (Buckeridge & Newman, 2006).

В свою очередь переход к комменсализму видов *Lithoglyptida* Trypetesidae, обитающих внутри раковин гастропод (чаще всего в колюмелле) и занятых раками-отшельниками, явился причиной частичной асимметрии мантийного мешка и редукции некоторых структур.

Оперкулярные утолщения. Представители *Acrothoracica*, в отличие от *Thoracica*, лишены оперкулярных известковых табличек, расположенных вдоль апертуры мантии. Развитые хитиновые оперкулярные утолщения могут служить для открытия или закрытия оперкулярного отверстия (апертуры) при расправлении наружу или втягивании внутрь мантийного мешка дистальной части торакса с терминальными усоножками. Закрытые оперкулярные утолщения, плотно примыкающие к краям норки, защищают не только мантийную полость, но и саму норку от попадания посторонних объектов (животных, детрита, песка, материала абразии раковины и проч.). Оперкулярные утолщения несут многочисленные щетинки, зубчики и выросты. Эти структуры способны выполнять сенсорную функцию, обнаруживать посторонние объекты и также препятствовать их проникновению внутрь мантийной полости и норки (Kolbasov, 1999; Kolbasov & Høeg, 2000). Мелкие поры, часто покрывающие наружную поверхность оперкулярных утолщений, вероятно, выполняют функцию рецепторов.

У видов *Lithoglyptida* Trypetesidae, возложивших защитную функцию на хозяев раков-отшельников, происходит редукция оперкулярных утолщений, плохо отличимых от остальной части апертуральных губ.

Различия в форме оперкулярных утолщений — длинные, веретенообразные — у *Lithoglyptida* и короткие — у *Cryptophialida*, как следствие, отразились и в разных формах отверстия норки. Так отверстие норки *Lithoglyptida* вытянутое, овальное, веретеновидное со срезанным передним («ростральным») краем или в форме запятой, для *Cryptophialida* характерно небольшое, округлое отверстие норки (см. главу 4.3).

Гребневидный воротничок. Согласно Бэтэм и Томлинсону (Batham & Tomlinson, 1965), гребневидный воротничок вдаётся внутрь мантийной апертуры и облегает терминальные усоножки, когда они расправлены. Поэтому они предполагали, что он служит для очистки (груминга) терминальных усоножек и для ограничения доступа инородным объектам (защиты) внутрь мантийной полости пока терминальные усоножки расправлены наружу. Смит (Smyth, 1986) также считала, что гребневидный воротничок *Cryptophialus coronophorus* вдаётся внутрь мантийной полости и защищает мантийную полость от проникновения посторонних объектов, когда оперкулярные утолщения раскрыты.

Действительно, стоит согласиться с защитной и очистительной функциями гребневидного воротничка, который также может служить для удер-

жания собранной пищи внутри мантийной полости у ротового конуса (Kolbasov & Høeg, 2000). Тем не менее, хотя у видов отряда CRYPTOPHIALIDA гребневидный воротничок действительно вдаётся внутрь мантийной полости, у видов Lithoglyptida Lithoglyptidae он более длинный располагается кнаружи от апертуры. Такая форма гребневидного воротничка, обусловлена большой апертурой, необходимой для расправления терминальных усоножек наружу, так как оральный конус практически полностью блокирует все пространство под оперкулярными утолщениями (Kolbasov & Høeg, 2000). Образование шейки у криптофиалид привело к уменьшению апертуры, целиком покрытой оперкулярными утолщениями, именно поэтому гребневидный воротничок укоротился и погрузился внутрь мантийной полости.

У представителей Lithoglyptida Tryptetesidae, не фильтрующих пищу непосредственно из воды, а получающих ее от хозяев в виде пищевых остатков или экскрементов а, возможно, и их эмбрионов и яиц (Williams & Vouko, 2006), торакс и терминальные усоножки редуцируются и не высовываются наружу, через апертуру. В результате этого, отпадает необходимость в гребневидном воротничке, который у них редуцирован. Функцию грумिंगа ротовых усоножек здесь могут играть многочисленные шипики на внутренних поверхностях апертуральных губ.

Утиноми (Utinomi, 1957) упомянул, без каких-либо ссылок или рисунков, что усонogie рода *Ibla* — единственные из Thoracica имеют гребневидный воротничок. Мои исследования экземпляров *Ibla cumingi* на сканирующем электронном микроскопе не выявили такой структуры (рис. 30 а, б). Наличие же гребневидного воротничка у *Ibla* докажет близость иблид к акроторацикам. Томлинсон (Tomlinson, 1969) считал их предками Acrothoracica, а Андерсон (Anderson, 1994) выделил в отдельный от Thoracica таксон — Prothoracica. В то же время в работе по филогении усоногих (Glennet *et al.*, 1995) гребневидный воротничок не был включен в матрицу признаков, но если он действительно присутствует у иблид, то может рассматриваться как изначальный признак (ground pattern feature) для всех Cirripedia (Kolbasov & Høeg, 2000). Недавно эти усонogie были выделены в отдельный отряд Ibliformes (Buckeridge & Newman, 2006), для некоторых видов указано наличие структуры сходной с гребневидным воротничком, правда, ее ультраструктура не изучена, а, следовательно, гомология этих образований у иблид и акроторацик не доказана.

Устьевой и прикрепительные бугорки. Устьевой бугорок, имеющийся у большого числа видов Lithoglyptida, закрывает/защищает область между оперкулярными утолщениями и прикрепительным диском, которая часто не прикрыта стенкой норки (рис. 34 з). Томлинсон (Tomlinson, 1969) заключил, что устьевой бугорок предотвращает возможность попадания

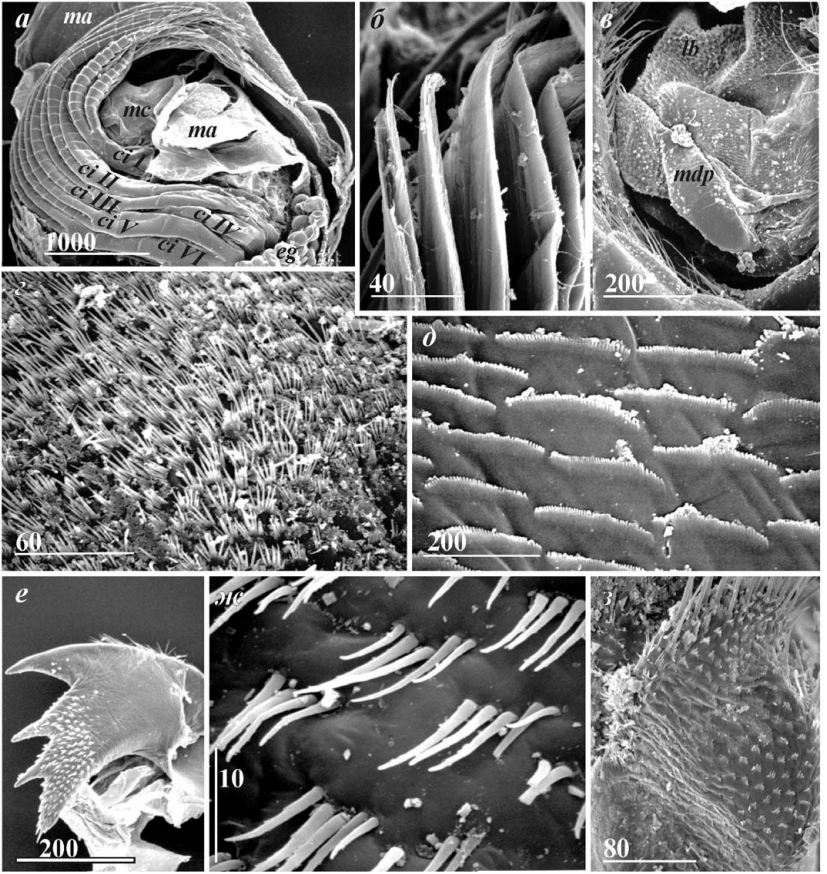


Рис. 30. *Ibla cumingi* (Cirripedia, Thoracica/Ibliformes), ультраструктура частей тела, самка. *a* — тело, общий вид; *b* — кутикулярные складки у каринального (заднего) края — области, где у *Acrothoracica* расположен гребневидный воротничок; *в* — ротовой конус сбоку; *г* — лабрум, верхняя (дорсальная) часть; *д* — кутикула у места срастания мандибулярных щупиков с лабрумом, вероятно гомологичным базальной части щупиков *Acrothoracica*; *e* — мандибула; *ж* — мандибула, группы щетинок в нижней половине; *з* — верхушка мандибулярного щупика. Обозначения: *ci I–VI* — усоножки; *eg* — яйца; *lb* — лабрум; *ma* — мантия; *mc* — ротовой конус; *mdp* — мандибулярный щупик. Масштаб в мкм.

Fig. 30. *Ibla cumingi* (Cirripedia, Thoracica/Ibliformes), ultrastructure of female. *a* — body proper, general view; *b* — cuticular folds at carinal (posterior) margin — area where comb collar of *Acrothoracica* located; *в* — mouth cone, lateral view; *г* — labrum, upper (dorsal) part; *д* — cuticle at place of fusion of mandibular palps with labrum (being, probably, homologous to basal part of mandibular palps of *Acrothoracica*); *e* — mandible; *ж* — mandible, clusters of setae in lower half; *з* — tip of mandibular palp. Abbreviations: *ci I–VI* — cirri; *eg* — eggs; *lb* — labrum; *ma* — mantle; *mc* — mouth cone; *mdp* — mandibular palp. Scale bars in μm .

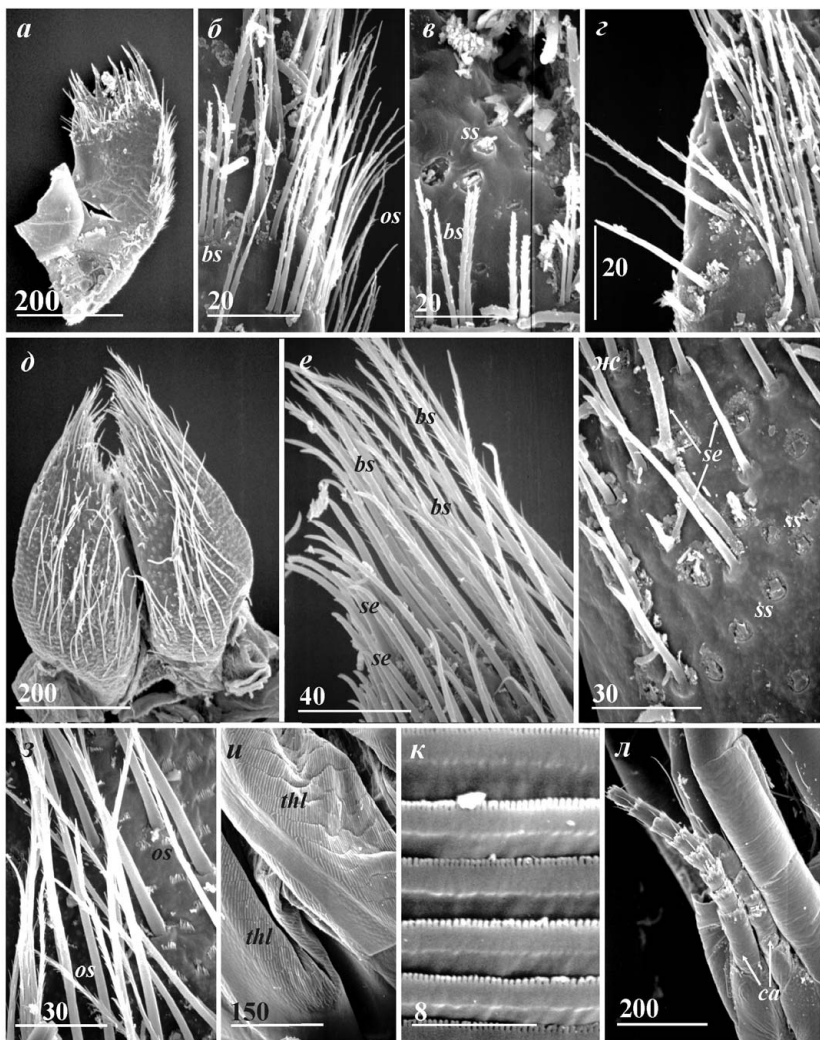


Рис. 31. *Ibla cumingi* (Cirripedia, Thoracica/Ibliformes), ультраструктура максиллул, максилл, торакса и каудальных придатков, самка. *a* — максиллула, общий вид; *б* — щетинки у верхнего края максиллулы; *в* — щетинки в средней части режущего края максиллулы; *г* — щетинки у нижнего края максиллулы; *д* — максиллы, общий вид (внутренняя поверхность); *е* — щетинки дистальной части максиллы; *ж* — щетинки у внутреннего края максиллы, середина; *з* — щетинки и шипики у наружного края максиллы, середина; *и* — поверхность торакса у усоножек; *к* — торакальные складки; *л* — каудальные придатки. Обозначения: *bs* — щетинки с парными сетулами (шипиками); *ca* — каудальные придатки; *os* — щетинки с непарными, одиночными сетулами (шипиками); *se* — простые щетинки; *ss* — пеньковидные щетинки; *thl* — торакальные складки. Масштаб в мкм.

Fig. 31. *Ibla cumingi* (Cirripedia, Thoracica/Ibliformes), ultrastructure of maxillules, maxillae, thorax and caudal appendages, female. *a* — maxillule, general view; *б* — setae at upper edge of maxillule; *в* — setae in middle part of cutting edge of maxillule; *г* — setae at lower edge of maxillule; *д* — maxillae, general view (inner surface); *е* — setae of distal part of maxilla; *ж* — setae at inner edge of maxilla, middle; *з* — setae and denticles at outer edge of maxilla, middle; *и* — surface of thorax at cirri; *к* — thoracic folders (lappets); *л* — caudal appendages. Abbreviations: *bs* — biserrate setae; *ca* — caudal appendages; *os* — omniserate setae; *se* — smooth setae; *ss* — stub setae; *thl* — thoracic lappets. Scale bars in μm .

посторонних частиц между неподвижной, прикрепленной частью мантии и стенками норки, так как оперкулярные утолщения часто чуть меньше отверстия норки и не прикрывают его целиком. Действительно, плотные и длинные щетинки и зубчики устьевого бугорка формируют эффективный барьер, охраняющий этот участок норки. Кроме того, присутствие чешуек, состоящих из острых шипиков, и плотно покрывающих устьевой бугорок (особенно у ювенильных особей), указывает на то, что он принимает участие в процессе сверления (абразии) (Kolbasov, 1999; Kolbasov & Нюег, 2000). Устьевой бугорок в ходе абразии может расширять район отверстия норки и счищать нарастающие корковые водоросли, часто покрывающие раковину хозяина.

У видов отряда *Cryptophialida*, у которых отверстие норки полностью прикрыто оперкулярными утолщениями, а прикрепительный диск в ходе роста самки и увеличения шейки перемещается вниз от отверстия норки, отпадает необходимость в устьевом бугорке. В результате, место, гомологичное устьевому бугорку, расположено у криптофиалид глубоко в норке, а не у поверхности. У многих видов *Cryptophialida* на этом месте формируется конический прикрепительный бугорок, функция которого неясна. Большие папиллы, расположенные на нем, могут выделять как прикрепительный цемент (хотя функцию прикрепления выполняет прикрепительный диск, находящийся сразу под прикрепительным бугорком), так и специальный секрет, растворяющий известковые стенки норки.

У усоногих надотряда *Thoracica*, покрытых известковым домиком и, как правило, не сверлящих, устьевой бугорок отсутствует, а стало быть, для *Acrothoracica* он является синапоморфией.

Мантийные зубчики, чешуйки и оперкулярные папиллы. Многие авторы приписывали функцию сверления исключительно мантийным зубчикам (Batham & Tomlinson, 1965; Tomlinson, 1955, 1969; Utinomi, 1957, 1961; Newman, 1971; Grygier & Newman, 1985). Тюркье (Turquier, 1968) также описал наличие карбон-ангидразы у *Trypetesa nassarioides*, которая вероятно размягчает известковый субстрат хозяина и облегчает его сверление. Мы (Kolbasov, 1999; Kolbasov & Нюег, 2000) считаем, что мантийные зубчики, прежде всего, служат для фиксации/закрепления мантийного мешка в норке при движениях тела, таких как расправление терминальных усоножек и абразия. Мантийные зубчики нерегулярно распределены по поверхности мантийного мешка. К тому же, многие из них расположены в местах, где мантийный мешок наименее подвижен и сверление поэтому минимально или отсутствует, а именно у прикрепительного диска и примыкающих к нему районах. Степень развития мантийных зубчиков и их плотность также различны у разных видов. Это не согласуется с функцией сверления, которая развита одинаково у всех *Acrothoracica*.

Нами не обнаружены свидетельства гомологии между хитиновыми мантийными зубчиками *Acrothoracica* и сверлящими спикулами скальпеллоидного торацикового усоногого рака *Lithotrya dorsalis* (Ellis). Эти спикулы сверху кальцитовые, плотно покрывают стебелек, а их органическое тело пронизано протоком с порой (Dineen, 1988).

В тоже время, наличие мантийных чешуек сходных типов у разных видов *Acrothoracica*, говорит о том, что они выполняют сходную/общую функцию (Kolbasov, 1999). Такой функцией является абразия или сверление.

Ряды массивных чешуек оперкулюма представляют основной компонент сверлящего аппарата акроторацик. Причины для такого вывода следующие: (1) развитые, сильно спаянные шипики с острыми концами, образующие массивные чешуйки, хорошо приспособлены для процесса сверления; (2) ряды этих чешуек могут функционировать как наждак или напильник и соскабливать субстрат хозяина; (3) норка, особенно ее отверстие, расширяются и углубляются аллометрически (неравномерно) при росте самки, расположение массивных чешуек и чешуек на заднем крае, которые также принимают участие в сверлении, полностью соответствует направлениям углубления и расширения норки; (4) сверлящие чешуйки занимают подвижные районы мантийного мешка, но они не встречаются в его неподвижных частях (здесь есть другие чешуйки с иной функцией); (5) оперкулярные папиллы или поры, имеющиеся у многих *Lithoglyptida*, вероятно, способные выделять секрет, растворяющий субстрат хозяина, ассоциированы именно с рядами массивных чешуек. Четкие ямки, в которых расположены оперкулярные папиллы, могут защищать их от повреждений в ходе процесса сверления.

Различные слабые, волнистые и другие чешуйки, а также отдельные шипики могут очищать полость норки от абразивного материала и других посторонних частиц.

Чешуйки, расположенные у места прикрепления карликовых самцов — малоподвижного места мантийного мешка самки, вместе с мантийными зубчиками способны защищать самца от вероятности быть раздавленным о стенку норки, служат для его лучшей фиксации к самке, а также могут указывать оседающей циприсовидной личинке самца место прикрепления.

У представителей отряда *Cryptophialida*, лишенных оперкулярных пор и папилл и обладающих сложной формой мантийного мешка, а, следовательно, и норки, процесс сверления осуществляется только чешуйками. В силу этого, их мантийный мешок практически полностью покрыт чешуйками, число типов которых больше, чем у *Lithoglyptidae*. Налицо процесс эволюции мантийных чешуек у криптофиалид.

Заметная редукция мантийных чешуек у *Tryptesidae* вызвана тем, что виды этого подотряда обитают, чаще всего, внутри полой колюмеллы, а

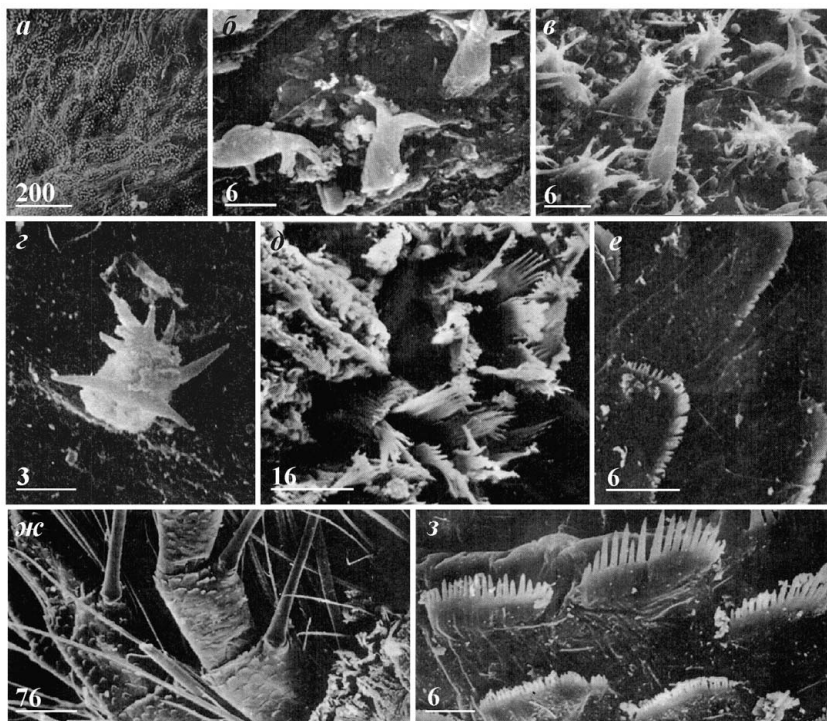


Рис. 32. Ультраструктура мантии и усоножек ракообразных рода *Heteralepas* (Cirripedia, Thoracica) (по: Зевина, Колбасов, 2000); *а-в, д-з* — *Heteralepas alboplaculus*; *г* — *H. meteorensis*. *а* — поверхность средней части головки; *б* — мантийные зубчики (шипички) средней части головки; *в* — кутикула в средней части головки (ювениль); *г* — мантийный зубчик (шипик), средняя часть головки; *д* — мантия у края оперкулярного отверстия (апертуры); *е* — арковидные ктеноидные чешуйки на латеральной поверхности срединного сегмента задней ветви VI пары усоножек; *ж* — сегменты VI пары усоножек; *з* — массивные, острые ктеноидные чешуйки на латеральной поверхности срединного сегмента передней ветви VI пары усоножек. Масштаб в мкм.

Fig. 32. Ultrastructure of mantle and cirri of barnacles of genus *Heteralepas* (Cirripedia, Thoracica) (from Зевина, Колбасов, 2000); *Heteralepas alboplaculus* — *а-в, д-з*; *H. meteorensis* — *г*. *а* — surface of middle part of capitulum; *б* — mantle teeth (denticles) of middle part of capitulum; *в* — cuticle of middle part of capitulum (juvenile); *г* — mantle tooth (denticle), middle part of capitulum; *д* — mantle at margin of opercular orifice (aperture); *е* — arc-shaped, ctenoid scales on lateral surface of middle segment of posterior ramus of VI pair of cirri; *ж* — segments of VI pair of cirri; *з* — massive, sharp, ctenoid scales on lateral surface of middle segment of anterior ramus of VI pair of cirri. Scale bars in μm .

края их норки не зарастают корковыми водорослями. Кроме того, как упоминалось ранее, они выделяют особый секрет, размягчающий стенки раковины.

Стоит отметить, что аналогичные мантийные чешуйки не обнаружены у видов *Cirripedia Thoracica*, лишенных известковых табличек (семейство *Heteralepadidae* (Зевина, Колбасов, 2000), т.е. эти образования связаны у *Acrothoracica* со сверлением. Тем не менее, мантия всех исследованных видов гетералепадид несет частые зубчики (шипик), сходные с мантийными зубчиками *Acrothoracica* (рис. 32 *a–z*). Наличие таких кутикулярных зубчиков говорит о том, что у видов рода они служат для какой-то определенной функции. Первое, что приходит на ум — это защитная функция. Вполне вероятно, что частые и острые шипики могут выполнять такую функцию у ювенильных особей, которые не обладают еще плотными и прочными кутикулярными покровами. Такого нельзя сказать о взрослых особях, покровы которых очень прочны, и защитная функция мантийных шипиков здесь отпадает. Вероятно, шипики у взрослых особей вместе с щетинками могут функционировать как хемо-сенсорные образования.

Если предположить, что гетералепаиды являются одной из наиболее примитивных групп надотряда *Thoracica* (точка зрения весьма спорная в современной циррипедологии), то наличие мантийных шипиков — атавизм, свидетельствующий о том, что предки торациковых усоногих также вели скрытный, эндолитический образ жизни и были сходны с *Acrothoracica*.

Прикрепительный диск. Как показано ранее, прикрепительный диск всех видов *Acrothoracica*, за исключением *Trypetesidae*, покрыт характерными кутикулярными выростами, которые вероятно выделяют крепящий цемент. Стоит отметить, что характер распределения этих выростов также может иметь таксономическое значение (см. выше). Тюркье (Turquier, 1978) отмечает, что микроскопические кратеры диска *Trypetesa lampas* могут участвовать в секретиции цемента, правда, это не доказано.

Латеральные полосы. Латеральные полосы являются поддерживающей структурой оперкулума (Kolbasov, 1999; Kolbasov & Нøeg, 2000). При увеличении его размеров и образовании шейки у *Cryptophialida* эти образования становятся более плотными, хитинизированными и длинными. Латеральные полосы не дают оперкулуму спадаться и поддерживают его эластичность (Darwin, 1854; Berndt, 1907a). Наличие различных шипиков на поверхности латеральных полос *Cryptophialida* вместе с ассоциированными зубчиками — свидетельство того, что латеральные полосы могут фиксировать оперкулум внутри норки. Это может достигаться сокращением продольных мышц крепящихся к ним (Utinomi, 1957; Tomlinson,

1969). Утиноми (Utinomi, 1957) отметил, что латеральные полосы расположены по линии соединения внутреннего тела с мантийным мешком и служат для прикрепления коротких поперечных мышц, соединяющихся с верхней частью прикрепительного диска. Так как прикрепительный диск неподвижен, то сокращения этих мышц также приводят в движение латеральные полосы, вероятно необходимое для лучшей фиксации и изменения диаметра/просвета полости оперкулюма.

Внутреннее тело. Большинство структур собственно тела служат для двух основных функций: очистки мантийной полости и питания, хотя есть и другие функции, такие как дыхание, размножение и т.д.. Одна структура может служить и для очистки и для питания (например лабрум и мандибулярные щупики Lithoglyptida).

Нетрудно заметить, что щетинки и шипики ротовых придатков *Acrothoracica* сильно меньше чем у *Thoracica* (рис. 31). Но ведь и сами ротовые части акроторацик меньше, уменьшение размеров шипиков и щетинок — следствие этого (Kolbasov, 2000b).

Ротовой конус. Перемещение вглубь мантийной полости ротового конуса *Cryptophialida* и наличие шейки явились причиной изменения морфологии лабрума, размеров и вооружения ротовых частей. В свою очередь, комменсальный образ жизни Lithoglyptida Trypetesidae, сохранивших плезиоморфное строение мантийного мешка, но получающих пищу непосредственно от рака-отшельника, привел к редукции многих структур тела, в частности ротовых конечностей.

Лабрум. Большой седловидный лабрум литоглиптид не только окружает ротовые конечности, но также служит как следующий, после оперкулярных утолщений, барьер на пути проникновения посторонних частиц внутрь мантийной полости. Располагаясь сразу за оперкулярными утолщениями, он вместе с пучком терминальных усоножек заграждает вход в мантийную полость. Различные чешуйки лабрума могут функционировать как очищающие структуры, хотя кустистые чешуйки, как и щетинки (особенно пеньковидные) могут быть сенсорными образованиями (Kolbasov, 2000b). Пучок тонких и гладких щетинок и зубовидные шипики на переднем (дистальном) крае, вместе с простыми длинными щетинками мандибулярных щупиков и максилл, могут формировать аппарат для удержания пищевых частиц.

Лабрум литоглиптид вооружен ктеноидными чешуйками, отсутствующими на лабруме настоящих *Thoracica* (рис. 33). В то же время, лабрум *Ibla* не только схож по форме с лабрумом Lithoglyptida, но и обладает сходным вооружением (рис. 30 в, г). Этот факт говорит в пользу выделения иблид в отдельный таксон *Prothoracica* или *Ibliformes*.

Лабрум *Thoracica* характеризуется большим разнообразием типов щетинок (*serrate setae*) (Høeg *et al.*, 1994), но присутствие зубовидных шипиков характерно для обоих таксонов.

В свою очередь языковидный лабрум *Cryptophialida* лишен каких-либо чешуек. Чем вызвано изменение его морфологии? Узкая и длинная шейка не может вместить одновременно седловидный лабрум, пучок терминальных усоножек и ротовые усоножки. Терминальные усоножки нужны для отфильтровывания пищи, а поэтому необходимы самке. Остаются ротовые усоножки и лабрум. Ротовые усоножки криптофиалид редуцируются до микроскопических бугорков, а лабрум становится языковидным, т.к. иная форма не поместилась бы в узкой шейке. Такой лабрум не может полноценно выполнять ни защитную, ни очистительную функции, а поэтому лишается вооружения из чешуек и шипиков. Ротовые усоножки редуцировались, а с ними и их функция. У *Cryptophialida* она переходит к лабруму. Длинный языковидный лабрум с частыми тонкими щетинками по краям способен удерживать пищу, формировать пищевой комок и изгибаясь передавать его к ротовым конечностям.

Мандибулярные щупики. Мандибулярные щупики *Acrothoracica* сохраняют плезиоморфное положение — связаны с мандибулами, тогда как апоморфией *Thoracica* является прирастание щупиков к лабруму.

Будучи наружными структурами ротового конуса, мандибулярные щупики должны принимать участие в груминге мантийной полости, ротовых и терминальных усоножек. Шиповидные чешуйки дистальной части и ряды кутикулярных выростов базальной части, расположенные на наружной поверхности щупика видов *Lithoglyptidae*, могут принимать участие в груминге. Гладкие и длинные простые щетинки дистальной части, как говорилось ранее, могут участвовать в передаче пищи от усоножек к ротовому отверстию, хотя такие структуры способны также функционировать как бимодальные хемо- и механорецепторы (Derby, 1989). Частые шипики и пиллы ротового отверстия явно функционируют как хеморецепторы.

У представителей *Lithoglyptida Trypetesidae*, получающих пищу от раков-отшельников, основную роль в ее сборе играют развитые ротовые усоножки, тогда как остальные конечности редуцируются в размерах. Тем не менее, бугорковидные рудименты мандибулярных щупиков сохраняют вооружение из острых шипиков. Чего нельзя сказать о мандибулярных щупиках *Cryptophialida*.

Вытянутые, однородные, палочковидные щупики *Cryptophialida*, конечно, могут удерживать и передавать пищевой комок ко рту с помощью дистальных щетинок, но они не принимают участие в груминге мантийной полости, т.к. развитое вооружение, необходимое для этого, отсутствует. Такая морфология щупиков также вызвана образованием шейки. Та-

ким образом, мандибулярные щупики Lithoglyptidae — наиболее плезиоморфные среди Acrothoracica.

Присутствие различных типов выростов или шипиков, организованных в чешуйки или ряды, отличает мандибулярные щупики Acrothoracica от мандибулярных щупиков настоящих Thoracica (Kolbasov, 2000b). С другой стороны, мандибулярные щупики Iblidae также выглядят двусоставными, причем вооружение дистальной и базальной частей напоминает таковое у Acrothoracica (рис. 30 в, з). Поперечные ряды шиповидных выростов маркируют место прирастания щупиков иблид к лабруму (рис. 30 д). Такое сходство — еще одно свидетельство в пользу выделения Iblidae в Prothoracica и их родства с Acrothoracica.

Различные типы частых пильчатых (serrate), листовидно-пильчатых (foliate-serrate) щетинок и щетинок, одновременно покрытых сетулами и шипиками (plumodenticulate) характерны для щупиков Thoracica (Нюег *et al.*, 1994). Тогда как мне удалось обнаружить только простые гладкие щетинки на щупиках Acrothoracica (Kolbasov, 2000b).

Мандибулы. Мандибулярные зубы вместе с острыми шипиками служат для размельчения и передачи пищи (вероятно, зоо- и фитопланктона) ко рту. Эти функции общие для большей части ракообразных, а поэтому строение режущего края мандибул у Thoracica и Acrothoracica сходно. Гладкие, простые щетинки и щетинки с парными сетулами также характерны для мандибул Thoracica (Нюег *et al.*, 1994) и Iblidae (рис. 30 е, ж) и помогают удерживать пищу и передавать ее ко рту. Эти щетинки могут также принимать участие в груминге ротовых частей и определении характера пищи как бимодальные рецепторы. Некоторое уменьшение размеров мандибул Cryptophialida вызвано уменьшением размеров самих животных, принадлежащих этому таксону. Отсутствие щетинок с сетулами может свидетельствовать о том, что мандибулы Cryptophialida принимают участие только в обработке пищи, но не в груминге.

Редукция вооружения мандибул Tryptesidae обусловлена их комменсализмом и получением пищи от раков-отшельников, практически не нуждающейся в дополнительной обработке.

Мандибулы, вероятно, наиболее консервативные (в плане морфологии и функции) ротовые части ракообразных, поэтому их вооружение более или менее одинаково во всех исследованных таксонах Cirripedia. Вооружение мандибул Acrothoracica очень сходно с таковым у Iblidae и стебельчатых Thoracica (по наличию одинаковых типов щетинок и шипиков), хотя я не обнаружил у Acrothoracica щетинок с редкими и непарными сетулами.

Максиллулы. Разные типы щетинок и шипиков, расположенных вдоль режущего края, указывают на то, что максиллулы обладают наиболее слож-

ными функциями среди ротовых частей. Большие изогнутые щетинки и шипики принимают участие в мацерации и передаче пищи, как и у максиллул *Thoracica*. Длинные гладкие щетинки также могут направлять пищу ко рту. Щетинки с парными и непарными сетулами, обнаруженные мной на максиллулах *Lithoglyptidae*, характерны и для максиллул *Thoracica* (Нюег *et al.*, 1994) и *Iblidae* (рис. 31 *a-z*) и служат для передвижения пищи, груминга ротовых частей и как сенсорные структуры. Отсутствие этих щетинок на максиллулах *Cryptophialida* — свидетельство того, что у них максиллулы не принимают участие в груминге. Функция пеньковидных щетинок неясна, они могут функционировать как сенсорные поры одноклеточных желез, как предполагает Петриконни (Petriconi, 1969), или быть хемосенсорными органами (Mesce, 1993). Этот тип щетинок найден только на боковых поверхностях максилл у представителей *Thoracica* (Нюег *et al.*, 1994), тогда как у *Iblidae* мне удалось обнаружить пеньковидные щетинки на максиллулах (рис. 31 *в*), как и у *Acrothoracica*. Вооружение максиллул у свободноживущих видов *Acrothoracica* и *Thoracica* практически идентично и указывает на то, что эти ротовые конечности, как и мандибулы, очень консервативны у *Cirripedia* (Kolbasov, 2000b). Опять же, морфология максиллул *Acrothoracica*, как и других ротовых частей, наиболее близка к таковой у *Iblidae*.

Редукция вооружения максиллул у *Trypetesidae* вызвана комменсальным образом жизни, этих усоногих.

Максиллы. Частые и длинные простые щетинки максилл *Acrothoracica* помогают в удерживании пищи и ее передаче к максиллулам и мандибулам. Пеньковидные щетинки, обнаруженные на максиллах *Acrothoracica* и, вероятно, выполняющие хемосенсорную функцию, также характерны для этих ротовых конечностей у *Thoracica* (Нюег *et al.*, 1994) и *Iblidae* (рис. 31 *ж*). В тоже время у максилл *Acrothoracica* крайне редки щетинки с небольшими сетулами и отсутствуют щетинки с разными шипиками, листовидными выростами (*serrate*, *foliate-serrate*), имеющиеся у *Iblidae* (только *biserrate* — рис. 31 *е*) и *Thoracica*.

Ротовые усоножки. Эти конечности у *Lithoglyptida* в основном служат для передачи пищи от терминальных усоножек к ротовым частям. Перистые щетинки и длинные шипы собирают пищу с терминальных усоножек. Перистые щетинки могут выполнять и сенсорную функцию, так как расположены непосредственно у апертуры и контактируют с окружающей средой. Возможно ротовые усоножки *Lithoglyptida*, как и у *Thoracica*, принимают участие в микрофилтрации (Anderson, 1994), в которую вовлечены перистые щетинки. В случае с *Lithoglyptida Trypetesidae* это вероятно так.

Trypetesidae сохранили не только седловидный лабрум, но и другой признак литоглиптид — развитые ротовые усоножки. Как говорилось ранее, необходимость в активной фильтрации у этих комменсальных усоножных отпадает, что выражается в редукации терминальных усоножек и укочивании торакса. Функция сбора пищи, поступающей от хозяина и передача ее к ротовому отверстию целиком ложится на ротовые усоножки. Длинные щетинковидные шипики, покрывающие всю поверхность обеих ветвей и щетинки могут использоваться для микрофильтрации и удержания пищи.

Чешуйки, расположенные на протоподите ротовых усоножек Lithoglyptida, могут участвовать в очистке мантийной полости.

Редуцированные ротовые усоножки Cryptophialida, естественно, неспособны выполнять все перечисленные функции. Судьба этих конечностей у криптофиалид и причины, вызвавшие их редукацию, обсуждены ранее.

Хочется отметить, что только для Acrothoracica из всех Cirripedia характерно наличие обособленных ротовых усоножек. У Thoracica все усоножки расположены друг за другом, причем в фильтрации принимают участие усоножки III–VI (иногда II) пар, тогда как передние передают пищу от них к ротовым частям.

Перечисленные факты говорят о том, что ротовые части Thoracica обладают более богатым вооружением, чем у Acrothoracica. У Acrothoracica отсутствуют несколько типов щетинок (листовидно-пильчатые — foliate-serrate и перисто-зубчатые — plumodenticulate). Очевидно, что вооружение и типы щетинок развивались постепенно в ходе эволюции Cirripedia. Хотя Acrothoracica и Thoracica известны с Палеозоя, только первые сохранили плезиоморфный характер вооружения ротовых частей, тогда как листовидно-пильчатые и перисто-зубчатые типы щетинок, обладающие более сложной морфологией, являются апоморфиями Thoracica. Вероятно наличие большего числа различных типов щетинок — эволюционное преимущество, так как может позволить расширение пищевой диеты. Хочется отметить наибольшую близость в морфологии ротовых частей Acrothoracica и Iblidae, выделяемых в отдельный надотряд Prothoracica (Anderson, 1994) или отряд Ibliformes (Buckeridge & Newman, 2006).

Торакальные складки и дорсальные выросты торакса. Смит (Smyth, 1986) предположила, что торакальные складки служат для дыхания, так как они увеличивают поверхность торакса. Мы (Kolbasov & Høeg, 2000) считаем, что они, прежде всего, участвуют в очистке мантийной полости от посторонних частиц и фекалий, по ряду причин: (1) торакальные складки расположены в подвижной части торакса; (2) концы кутикулярных выростов складок всегда направлены к дистальному концу торакса и поэтому формируют эффективный аппарат для удаления посторонних частиц из

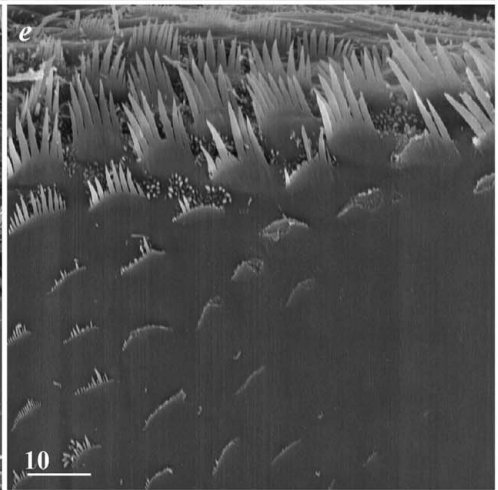
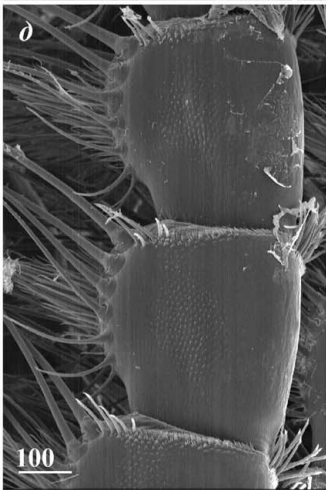
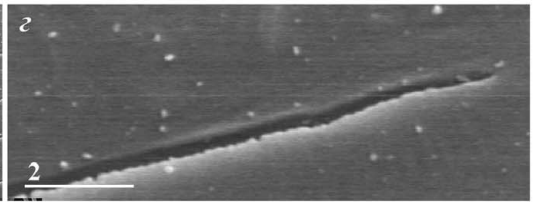
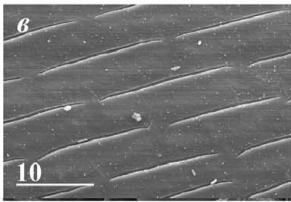
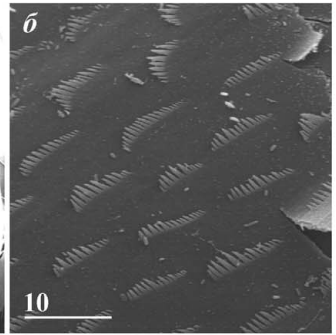
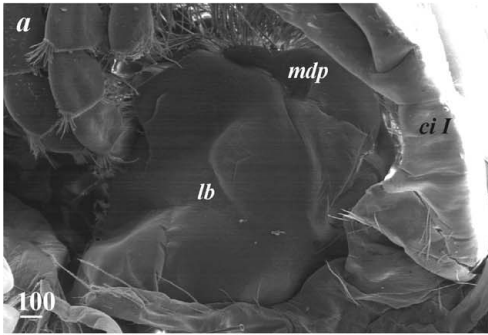


Рис. 33. *Pollicipes pollicipes* (Cirripedia, Thoracica), ультраструктура тела. *a* — ротовой конус; *б* — кутикула торакса у V пары усножек; *в* — кутикула торакса у IV пары усножек; *г* — увеличенный участок «*в*»; *д* — сегменты передней ветви V пары усножек; *е* — верхний край сегмента передней ветви V пары усножек. Обозначения: *ci I* — усножка I пары; *lb* — лабрум; *mdp* — мандибулярный щупик (у *Thoracica* срастается с лабрумом). Масштаб в мкм.

Fig. 33. *Pollicipes pollicipes* (Cirripedia, Thoracica), ultrastructure of body proper. *a* — mouth cone; *б* — cuticle of thorax at V pair of cirri; *в* — cuticle of thorax at IV pair of cirri; *г* — enlarged part of «*в*»; *д* — segments of anterior ramus of V pair of cirri; *е* — upper margin of segment of anterior ramus of V pair of cirri. Abbreviations: *ci I* — cirrus I; *lb* — labrum; *mdp* — mandibular palp (fused with labrum in *Thoracica*). Scale bars in μm .

мантийной полости; (3) торакальные складки напоминают складки в базальной части мандибулярного щупика, которые также служат для очистки мантийной полости; (4) виды отряда *Cryptophialida* обладают как торакальными складками, так и дорсальными выростами, сходными с нитевидными придатками *Thoracica*, используемыми для дыхания (Зевина, 1981, 1982); (5) у *Tryptetesidae*, которым также необходимо дышать, торакальные складки заметно редуцированы.

Изначально торакальные складки располагались равномерно по всей дистальной поверхности торакса иногда формируя 1–2 нечеткие дистальные группы — ячейки. Такую ситуацию мы наблюдаем у видов *Lithoglyptidae*, причем у более продвинутых родов (*Kochlorine*, *Auritoglyptes*) эти дистальные группы более обособлены, чем у плезиоморфных представителей (*Weltneria*, *Armatoglyptes*).

Дальнейшее обособление ячеек торакальных складок наблюдается у видов *Cryptophialida*, у которых ячейки отделены четким кутикулярным бортиком.

У видов *Tryptetesidae* отпадает необходимость в активной фильтрации, редуцируются терминальные усоножки и укорачивается дистальная часть торакса, теряющая подвижность. Это приводит к редукции торакальных складок (уменьшение размеров и числа), которые становятся ненужными для самок этого таксона.

Имеются ли торакальные складки у усоногих надотряда *Thoracica*? Ранее считалось, что эти структуры — апоморфия *Acrothoracica* (Kolbasov, 1999, 2000b; Kolbasov & Нøeg, 2000).

Во-первых, у все тех же *Iblidae* торакс несет четкие группы настоящих торакальных складок (рис. 31 *u*), ультраструктура которых (рис. 32 *к*) идентична таковой у *Acrothoracica*. Не думаю, что они могут принимать участие в очистке мантийной полости таких больших (по сравнению с *Acrothoracica*) животных как *Iblidae*. Скорее всего, они достались им от предков, как некий атавизм.

У «больших» *Thoracica*, тело которых погружено внутрь домика и не плотно контактирует со стенками мантийной полости, нет необходимости в таких структурах, как торакальные складки, которые и не были у них описаны. И действительно, для очистки мантийной полости могут служить крупные ктеноидные чешуйки, образованные острыми шипиками и располагающиеся в дистальной части торакса *Thoracica* (рис. 33 *б*). Тем не менее, мне удалось обнаружить на тораксе довольно примитивного вида *Pollicipes pollicipes* (Gmelin) частые поперечные узкие желобки похожие на надрезы (рис. 33 *в*). На большом увеличении заметно (рис. 33 *г*), что эти желобки несут микроскопические выросты (не более 0,17 мкм в высоту) и вероятно являются рудиментами торакальных складок.

Таким образом, следует заключить, что торакальные складки характерны для всех свободноживущих усоногих. Предки *Thoracica* и *Iblidae*, как и *Acrothoracica*, имели развитые торакальные складки. Это значит, что они были маленькими животными, и вероятно вели эндолитический образ жизни.

Относительно дорсальных выростов торакса *Cryptophialida* следует сказать, что их строение говорит в пользу дыхательной функции. Сами выросты увеличивают поверхность торакса, но, кроме того, тонкие нитевидные структуры, плотно покрывающие дорсальные выросты, способствуют увеличению газообмена. Образование этих структур у криптофиалид может быть обусловлено тем, что циркуляция воды в мантийной полости затрудняется с уменьшением апертуры, вызванным возникновением шейки. Поэтому нужны структуры для более эффективного газообмена, которыми и являются дорсальные выросты торакса.

Терминальные усоножки. Основная функция терминальных усоножек *Acrothoracica* такая же, как и у усоножек *Thoracica*, и состоит в фильтрации пищи, доставке ее в мантийную полость и передаче к ротовым усоножкам. Поэтому и морфология их более или менее одинакова в обоих надотрядах. Исключение составляют представители *Lithoglyptida Trypetesidae*, обладающие рудиментарными, одноветвистыми терминальными усоножками и не нуждающиеся в активной фильтрации пищи (см. выше).

Длинные щетинки переднего края сегментов усоножек *Acrothoracica* определенно служат для улавливания пищи, формируя вместе своеобразную ловчую сеть. Кроме того, щетинки усоножек служат хеморецепторами (Crisp, 1967; Зевина, 1981). Они могут распознавать такие вещества, как аминокислоты и различные ионы. В свою очередь, чешуйки, расположенные у верхнего края сегментов и на их заднем крае, должны участвовать в очистке мантийной полости при выдвигании наружу терминальных усоножек. Кроме того, эти чешуйки могут укреплять (армировать) сочленение между сегментами при боковых изгибах. Стоит отметить тот факт, что у усоногих ракообразных надотряда *Thoracica* поверхность сегментов усоножек вооружена разнообразными и многочисленными чешуйками (рис. 32 *e-z*; 33 *d, e*). Более развитое вооружение сегментов усоножек *Thoracica*, по сравнению с *Acrothoracica*, может объясняться тем, что остальные чистящие структуры, такие как торакальные складки, чешуйки лабрума и мандибулярных щупиков у них редуцированы. Кроме того, для очистки мантийной полости таких больших животных как *Thoracica* требуется развитие мощных и частых ктеноидных чешуек. Поэтому основная функция по очистке мантийной полости *Thoracica* ложится на усоножки.

Основной тенденцией в эволюции *Acrothoracica* является уменьшение числа пар терминальных усоножек. Недаром количество их пар — при-

знак широко используемый в таксономии этой группы (Tomlinson, 1969, 1987). Основной причиной такой редукции числа терминальных усоножек следует считать относительное уменьшение апертюры. Наиболее заметно это у представителей *Cryptophialida*, образование шейки у которых приводит к значительному уменьшению апертюры и, как следствие, редукции числа пар терминальных усоножек (4 — у *Australophialus* и 3 — у *Cryptophialus*). Относительное уменьшение апертюры мантийного мешка, хотя и не столь явное как у *Cryptophialida*, наблюдается и у представителей отряда *Lithoglyptida*. Пять пар терминальных усоножек характерны для родов с большой апертюрой (*Weltneria* и *Berndtia*), уменьшение же ее диаметра вызывает постепенную редукцию терминальных усоножек (4 пары — *Armatoglyptes*, *Lithoglyptes* и *Auritoglyptes*; 3 пары — *Kochlorine* и *Kochlorinopsis*). Редукция терминальных усоножек у *Trypetesidae* вызвана не уменьшением апертюры, а их функциональной ненадобностью.

Каудальные придатки. Каудальные придатки взрослых усоногих ракообразных гомологичны фурке циприсовидной личинки. Их полное отсутствие у некоторых групп *Acrothoracica*, например у *Trypetesidae*, следует рассматривать как апоморфию. Как будет показано ниже (см. главу 3), фурка *Cirripedia*, как и других *Thecostraca*, изначально односегментная, а базальные сегменты «двусегментной» фурки, наблюдаемые у циприсовидных личинок *Cirripedia Thoracica*, являются расщепленным пополам тельсоном.

Таким образом, терминальный сегмент двусегментных каудальных придатков самок *Acrothoracica* — фуркальный сегмент, а базальный — расщепленный тельсон. В силу этого, наличие двусегментных каудальных придатков следует признать наиболее плезиоморфным состоянием не только для взрослых *Acrothoracica*, но и для всех *Cirripedia*. С этой точки зрения наличие многосегментных каудальных придатков у большинства *Thoracica* и *Iblidae* (рис. 31 л), так же как и односегментные каудальные придатки (редукция базального сегмента у *Lepas*, *Poecilasma*) — апоморфные признаки.

Затруднительно ответить является ли наличие специального базального пьедестала у каудальных придатков видов родов *Lithoglyptes* и *Auritoglyptes* плезиоморфным или апоморфным признаком. Если пьедестал, не несущий никаких следов сегментации, является выростом, образованным рудиментарным абдоменом, то, несомненно, это плезиоморфный признак. Если же пьедестал — особый вырост торакса, то этот признак апоморфный.

Таким образом, основные направления эволюции самок *Acrothoracica* следующие. Прежде всего, они связаны с возникновением особого отряда *Cryptophialida*. Образование узкой и вытянутой шейки в оперкуляр-

ной области мантийного мешка привело к уменьшению апертуры и удалению ротовых частей от оперкулярных утолщений вглубь мантийного мешка. Сильно развились такие поддерживающие структуры мантийного мешка, как латеральные и усиливающие полосы, исчез устьевого бугорок, а гребневидный воротничок оказался внутри мантийной полости. Изменения коснулись и внутреннего тела. Прежде всего, изменились форма и функции некоторых ротовых частей, таких как лабрум и мандибулярные щупики. Ротовые усоножки претерпели значительную редукцию. Особая кишечная терка, призванная дополнить функцию мацерации пищи, так как ротовые части несколько редуцировались, образуется в средней части кишки. Характерные дорсальные выросты, обеспечивающие повышенную респираторную активность, возникают в середине торакса. Эволюционные изменения коснулись и некоторых других структур, таких как торакальные складки, каудальные придатки и т.д.. Необходимо отметить, что выводы об эволюции и филогении *Acrothoracica*, полученные на основе данных по морфологии карликовых самцов (см. главу 2.5) и циприсовидных личинок (см. главу 3.3), также согласуются с приводимыми здесь.

Эти преобразования легли в основу возникновения двух отрядов *Acrothoracica*: *Lithoglyptida* и *Cryptophialida*.

Что касается самих *Lithoglyptida*, то основная их эволюция связана с переходом к комменсализму. Это приводит к редукции некоторых защитных структур мантийного мешка, например оперкулярных утолщений. Обитание в колюмелле вызывает редукцию сверлящего аппарата и асимметрию мантийного мешка. Возможность получения пищи непосредственно от хозяина приводит к редукции размеров некоторых ротовых конечностей, размеров дистальной части торакса и терминальных усоножек. Параллельно редуцируются некоторые другие структуры, например очистительные торакальные складки или каудальные придатки. Мы также уверены, что редукция ануса и возникновение слепо замкнутого кишечника у представителей *Trypetesidae*, также может являться следствием симбиотического образа жизни (Колбасов, Хёг, 2001). Эти эволюционные изменения привели к возникновению семейства *Trypetesidae*, представители которого, тем не менее, сохранили основные признаки литоглиптид: мешковидную мантию, большую апертуру, устьевого бугорок, седловидный лабрум и развитые ротовые усоножки. Полученные выводы, основывающиеся на морфологии самок *Trypetesidae*, также согласуются характером эволюции и морфологии карликовых самцов (см. главу 2.5) и циприсовидных личинок (см. главу 3.3).

Общими для всех *Acrothoracica* являются следующие направления эволюции: постепенное уменьшение размеров апертуры и, как следствие редукция числа пар терминальных усоножек.

Родственные связи между таксонами Acrothoracica, а также положение самих Acrothoracica в системе класса Thecostraca будут рассмотрены далее в главах 3, 4. Единственное, о чем стоит сказать «по горячим следам», это то, что представители семейства Iblidae обладают большим, чем остальные Thoracica, морфологическим сходством с Acrothoracica, а поэтому могут являться их сестринским таксоном, произошедшим от общего с ними предка. Логично выделение иблид в отдельный надотряд Prothoracica.

2.4. ИЗВЕСТКОВЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ ACROTHORACICA. ГОМОЛОГИЯ С ИЗВЕСТКОВЫМИ ОБРАЗОВАНИЯМИ УСОНОГИХ НАДОТРЯДА THORACICA

Хотя различные известковые образования, которые предположительно могли быть продуктом секреции, были описаны рядом авторов для усоногих ракообразных надотряда Acrothoracica (Aurivillius, 1892; Tomlinson, 1955; Utinomi, 1961), эти животные довольно долго рассматривались, как лишенные каких-либо известковых структур (Tomlinson, 1969). Тем не менее, Ньюмэн указал, что глубоководный вид *Weltneria hessleri* Newman обладает известковой табличкой, расположенной в области прикрепительного диска (Newman, 1971). Позднее были описаны другие виды глубоководных Lithoglyptidae, имеющие аналогичные известковые таблички (Newman, 1974; Grygier & Newman, 1985). Эти известковые таблички рассматривались как гомологи рostrальных табличек обычных торациковых усоногих, а сами виды акроторацик — как их глубоководные потомки, на основании этого было предложено скальпеллоидное происхождение для Acrothoracica (Newman, 1971, 1974, 1982; Grygier & Newman, 1985). Эта теория никак не могла объяснить плезиоморфное положение мандибулярных пальп (на мандибуле, а не на лабруме) и мышцы скутального аддуктора (под изгибом пищевода, т.е. вентрально, а не над ним) у Acrothoracica. Поэтому Ньюмэн отказался от теории скальпеллоидного происхождения акроторацик (Newman, 1987). К тому же недавние исследования ципривидных личинок Acrothoracica выявили их существенные отличия от ципривидных личинок Thoracica (Jensen *et al.*, 1994; Kolbasov *et al.*, 1999, см. главу 3). Тюркье (Turquier, 1978) предположил, что известковые таблички акроторацик не рostrальные по происхождению. Лишь недавно было показано, что известковые таблички Acrothoracica негомологичны рostrальным табличкам Thoracica и являются базальными по своему положению (Колбасов, 2000а).

Происхождение и гомология так называемой «ростральной» таблички и ассоциированного с ней прикрепительного диска — одна из основных проблем в понимании эволюции как Acrothoracica, так и всех усоногих подкласса Cirripedia. Степень минерализации мантии у трех надотрядов

усоногих ракообразных (*Acrothoracica*, *Thoracica* и *Rhizocephala*) имеет большое значение в их эволюции, а характер и расположение известковых табличек непосредственно связаны с их филогенией (Newman, 1982, 1987; Glenner *et al.*, 1995). Традиционно усоногие надотряда *Thoracica* рассматриваются как имеющие известковые капитулярные таблички. Хотя *Iblidae* имеют 4 таблички (парные тергум и skutum), образованные фосфатом кальция (Whyte, 1988). *Thoracica* (за исключением семейства *Heterolepadidae*) имеют не меньше 5 известковых (карбонат кальция) табличек. Возникает вопрос, имели ли предки торацик известковые, фосфатные или неминеральные (хитинизированные) таблички и обладали ли они рострумом? Каковы родственные связи между *Acrothoracica* и *Thoracica*?

Многую были обнаружены известковые цемент и таблички у мелководных видов *Armatoglyptes mitis* и *A. habei*. Кроме того, изучение морфологии прикрепительного диска у других *Lithoglyptidae* показало возможное присутствие у них известковых табличек.

Какова природа известковых табличек у *Acrothoracica*?

Известковые таблички *A. habei* и *A. mitis* сходны по строению с известковыми табличками других глубоководных акроторацик (Kolbasov, 1999; Колбасов, 2000а). Они покрыты тонкой кутикулой прикрепительного диска, выделяющей известковый цемент (рис. 36 а), тонкие, полупрозрачные, с плохо заметной поперечной исчерченностью. Для извлечения усоногого из норки используется раствор соляной кислоты, растворяющий и известковые таблички. Поэтому мы часто теряем их в ходе экстракции или можем наблюдать лишь их остатки (рис. 34 а, е). Для изучения табличек надо механически разрушать норку, что весьма непросто. Вероятно, более широкий круг акроторацик обладает такими табличками, но они могли быть потеряны в ходе экстракции животного из норки.

Как говорилось ранее, функции известковых табличек и цемента могут быть следующими: более прочная фиксация тела животного внутри норки, основа для прикрепления мантийных мышц (необходимых для сократительных движений усоногого при сверлении) и мышц ретракторов, а также для защиты участков тела животного, которые могут находиться за пределами норки.

Какова гомология известковых образований *Acrothoracica* и *Thoracica*?

Известковые таблички акроторацик покрыты кутикулой прикрепительного диска (рис. 36 б) и, следовательно, являются его производными (Колбасов, 2000а). Необходимо выяснить, гомологичен ли прикрепительный диск *Acrothoracica* какой-либо части тела *Thoracica*?

Рассмотрим сначала рудименты прикрепительных ципривидных антеннул. Известно, что ципривидная личинка акроторацик прикрепляется антеннулами к хозяину (субстрату), которые после метаморфоза остаются снаружи от отверстия норки (Turquier, 1970b). Тем не менее, ран-

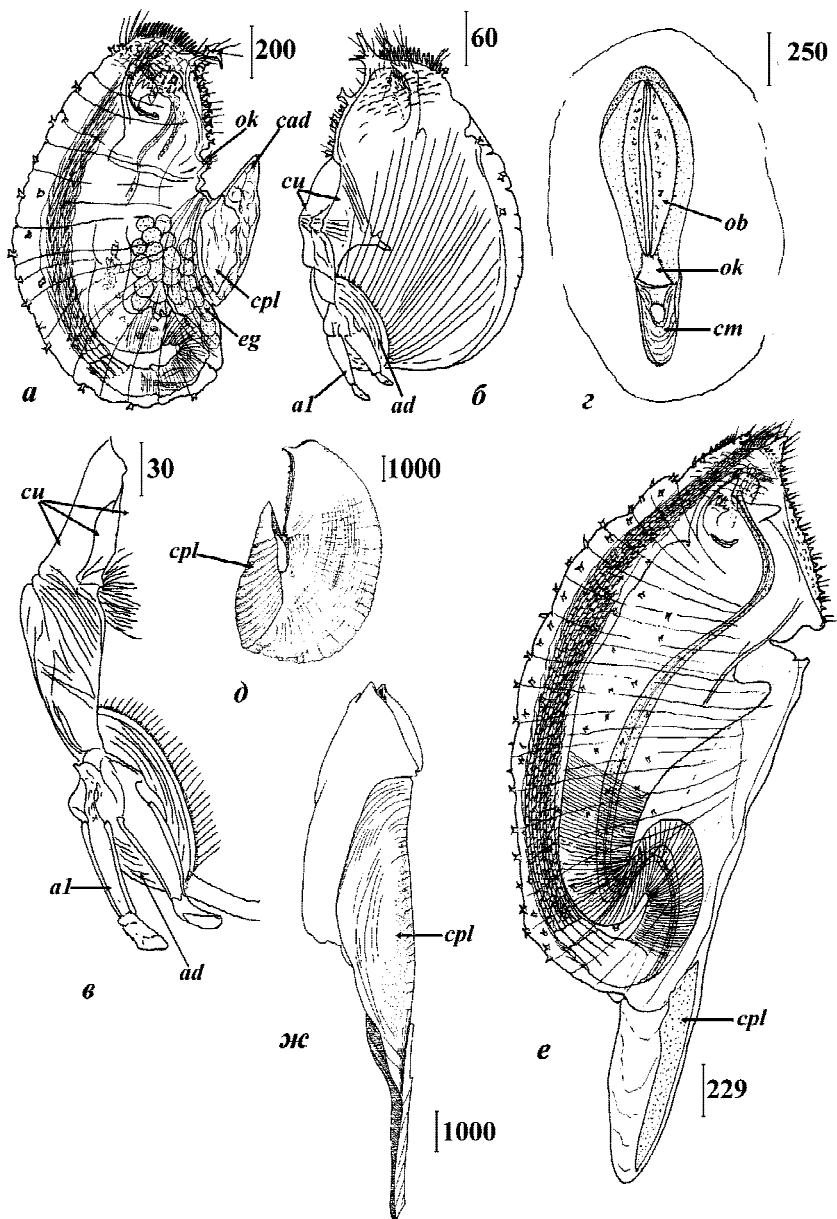


Рис. 34. Наружная морфология некоторых видов семейства Lithoglyptidae, имеющих известковые таблички (из: Колбасов, 2000а): *a* — *Armatoglyptes habei*, зрелая самка, общий вид, левая сторона; *б* — *A. habei*, недавно осевшая ювенильная самка, общий вид, правая сторона; *в* — увеличенная передняя сторона ювенильной самки «б»; *г* — *A. mitis*, зрелая самка в норке, вид сверху; *д* — *Weltneria exargilla*, зрелая самка, общий вид, правая сторона; *е* — *Lithoglyptes viatrix*, зрелая самка, общий вид, левая сторона; *жс* — *L. viatrix*, зрелая самка, общий вид, левая сторона (*д* — по: Newman, 1974; *жс* — по: Grygier & Newman, 1985). Обозначения: *al* — экзувии антеннул ципривидной личинки; *ad* — прикрепительный диск; *cad* — мембрановидная кутикула, покрывающая прикрепительный диск; *cm* — известковый цемент; *cpl* — известковая табличка; *cu* — кутикула, отслоившаяся в ходе линек; *eg* — яйца; *ob* — оперкулярные утолщения; *ok* — устьевой бугорок. Масштаб в мкм.

Fig. 34. External morphology of several species of family Lithoglyptidae, having calcareous plates (from Колбасов, 2000а): *a* — *Armatoglyptes habei*, mature female, general view, left side; *б* — *A. habei*, recently settled juvenile female, general view, right side; *в* — enlarged anterior side of juvenile female «б»; *г* — *A. mitis*, mature female in burrow, top view; *д* — *Weltneria exargilla*, mature female, general view, right side; *е* — *Lithoglyptes viatrix*, adult female, general view, left side; *жс* — *L. viatrix*, mature female, general view, left side (*д* — from Newman, 1974; *жс* — from, Grygier & Newman, 1985). Abbreviations: *al* — antennules exuviae of cypris larva; *ad* — attachment disk; *cad* — membranous cuticle of attachment disk; *cm* — calcareous cement; *cpl* — calcareous plate; *cu* — molted cuticle; *eg* — eggs; *ob* — opercular bars; *ok* — orificial knob. Scale bars in μm .

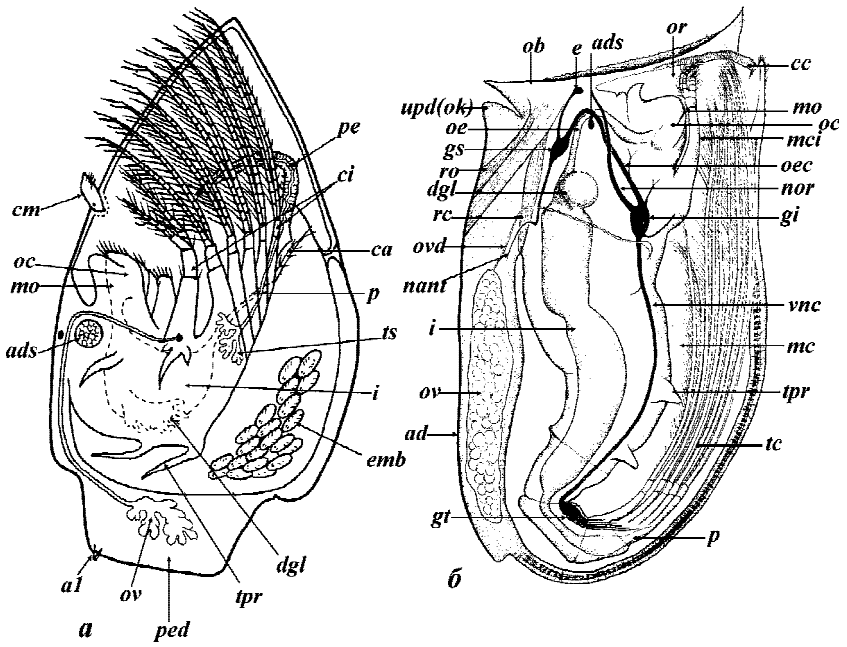


Рис. 35. Внутреннее строение Thoracica и Acrothoracica (из: Колбасов, 2000а): *a* — схема внутренней морфологии и анатомии Lepadomorpha (Thoracica); *б* — схема внутренней морфологии и анатомии самки Acrothoracica, на примере *Berndtia purpurea* (*a* — по: Newman, Ross, 1971; *б* — по: Utinomi, 1960). Обозначения: *al* — рудименты антеннул циприсовидной личинки; *ad* — прикрепительный диск; *ads* — мышца скутального аддуктора (негомологичны у Acrothoracica и Thoracica); *ca* — каудальные придатки; *cc* — гребневидный воротничок; *ci* — усоножки; *cm* — добавочный самец; *dgl* — пищеварительные железы; *e* — глаз; *emb* — эмбрионы; *gi* — подпищеводный ганглий; *gs* — надпищеводный ганглий (мозг); *gt* — терминальный ганглий; *i* — кишка; *mc* — мантийная полость; *mci* — ротовые усоножки; *mo* — рот; *nant* — антеннулярный нерв; *nor* — нерв оперкулярного отверстия (нерв аддуктора); *ob* — оперкулярные утолщения; *oc* — оральный конус; *oe* — пищевод; *oec* — пищеводная коммиссура; *or* — оперкулярное отверстие; *ov* — яичник; *ovd* — яйцевод; *p* — задняя кишка с анусом; *pe* — пенис; *ped* — стебелек; *rc* — мышцы *retractor corporis*; *ro* — мышцы оперкулярных утолщений — *retractor orificii*; *tc* — терминальные усоножки; *tpr* — отростки торакса; *ts* — семенник; *upd(ok)* — верхний выступ прикрепительного диска (устьевой бугорок — orificial knob); *vnc* — вентральный нервный ствол.

Fig. 35. Internal morphology of Thoracica and Acrothoracica (from Колбасов, 2000a): *a* — scheme of internal morphology and anatomy of (Thoracica); *б* — scheme of internal morphology and anatomy of female of Acrothoracica, on example of *Berndtia purpurea* (*a* — from Newman, Ross, 1971; *б* — from Utinomi, 1960). Abbreviations: *al* — antennules rudiments of cypris larva; *ad* — attachment disk; *ads* — scutal adductor muscle (unhomologous in Acrothoracica and Thoracica); *ca* — caudal appendages; *cc* — comb collar; *ci* — cirri; *cm* — complemental male; *dgl* — digestive glands; *e* — eye; *emb* — embryos; *gi* — infraoesophagial ganglion; *gs* — supraoesophagial ganglion (brain); *gt* — terminal ganglion; *i* — intestine; *mc* — mantle cavity; *mci* — mouth cirri; *mo* — mouth; *nant* — antennular nerve; *nor* — orifical nerve (adductor nerve); *ob* — opercular bars; *oc* — oral (mouth) cone; *oe* — oesophagus; *oec* — oesophagial comissure; *or* — opercular orifice; *ov* — ovaries; *ovd* — oviduct; *p* — proctum with anus; *pe* — penis; *ped* — peduncle; *rc* — muscles *retractor corporis*; *ro* — muscles of opercular bars (*retractor orificii*); *tc* — terminal cirri; *tpr* — thoracic projections; *ts* — testis; *upd(ok)* — upper projection of attachment disk (orificial knob); *vnc* — ventral nerve cord.

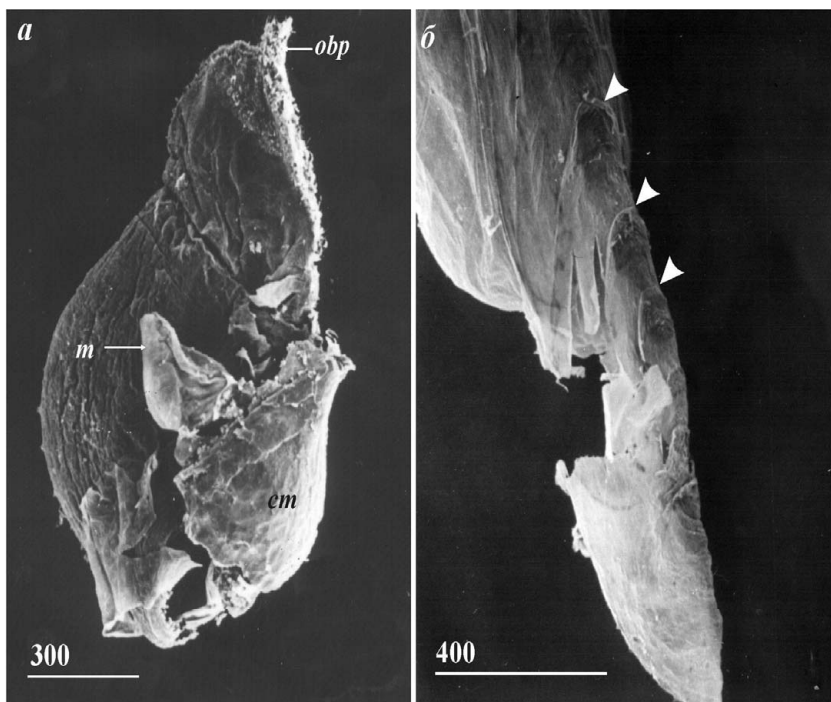


Рис. 36. Известковые образования сем. Lithoglyptidae: *a* — *Armatoglyptes mitis*, зрелая самка с карликовым самцом, общий вид, левая сторона; *б* — *Lithoglyptes viatrix*, нижняя половина прикрепительного диска (линии роста указаны стрелками) (по: Колбасов, 2000а). Обозначения: *cm* — известковый цемент; *m* — карликовый самец; *obp* — задний вырост оперкулярных утолщений. Масштаб в микрометрах.

Fig. 36. Calcareous structures of Lithoglyptidae: *a* — *Armatoglyptes mitis*, mature female with dwarf male, general view, left side; *b* — *Lithoglyptes viatrix*, lower half of attachment disk (growth lines indicated by arrowheads) (from Колбасов, 2000а). Abbreviations: *cm* — calcareous cement; *m* — dwarf male; *obp* — posterior process of opercular bars. Scale bars in μm .

ние ювенильные стадии некоторое время сохраняют экзувии антеннул, соединенные с мантийным мешком остатками личиночной кутикулы (рис. 34 б, в), и при полном растворении норки соляной кислотой мы можем их наблюдать. Хочется отметить, что прикрепительный диск закладывается под (базально), а не над («рострально») антеннулами (рис. 34 в). О чем это говорит? У большинства *Thoracica*, кроме примитивных групп (рис. 35 а), над антеннулами или впереди от них закладывается ростральная табличка, а под ними (сзади) находится основание (у некоторых видов обызвествленное). Тот факт, что прикрепительный диск и известковая табличка *Acrothoracica* находятся под антеннулами, говорит об их базальном, а не ростральном положении и гомологии с основанием *Thoracica*.

Таким образом, «ростральное» положение у акроторацик занимает устьевого бугорок.

Некоторую информацию дает также и положение яичников (рис. 35 а, б). Изначально яичники *Thoracica* расположены в стебельке, напротив прикрепительного основания (рис. 35 а), у бесстебельчатых форм яичники также находятся у основания. Подробные исследования анатомии *Acrothoracica* на примере *Berndtia purpurea* (Utinomi, 1960) показали, что яичники акроторацик расположены напротив прикрепительного диска (рис. 35 б). Этот факт также указывает на гомологию между основанием *Thoracica* и прикрепительным диском *Acrothoracica*.

Интересно расположение основных мышц усоногих. Мышцы депрессоры скутума и тергума, ответственные за открытие и закрытие оперкулярного отверстия, крепятся у *Thoracica* к оперкулярным табличкам одним концом, а другим концом — к основанию (Anderson, 1994). У акроторацик мышцы ретракторы оперкулярного отверстия (*retractor orificii*), также ответственные за закрытие и открытие мантийного отверстия, крепятся к прикрепительному диску (рис. 35 б). Положение этих мышц также указывает на гомологию между прикрепительным диском *Acrothoracica* и основанием *Thoracica*.

Далее хочется обратить внимание на следующие факты. Антеннулярные нервы, имеющиеся во взрослом состоянии у обоих надотрядов *Acrothoracica* и *Thoracica*, отходящие непосредственно от надпищеводного ганглия, иннервируют область прикрепительного диска у акроторацик и область основания и стебелька у торацик соответственно. Это еще один довод в пользу гомологии между прикрепительным диском *Acrothoracica* и основанием *Thoracica*.

Приведенные здесь доводы говорят в пользу гомологии прикрепительного диска акроторацик и основания торацик. Действительно, ведь функция и основания *Thoracica*, и прикрепительного диска *Acrothoracica* состоит в прикреплении животного к субстрату.

Таким образом, известковая табличка акроторацик — базальная по своей природе. Не являясь капитулярной, она не может считаться настоящей

табличкой, как капитулярные таблички Thoracica. Этот факт также подтверждает, что Acrothoracica являются более древней и плезиоморфной группой, чем торащиковые усонogie.

Только представители надотряда Thoracica, из всех известных групп класса Thecostraca (подкласс Facetotecta — вероятно, паразиты; подкласс Ascothoracida — паразиты кораллов и иглокожих; подкласс Cirripedia: надотряд Rhizocephala — паразиты ракообразных; надотряд Acrothoracica — сверлильщики кораллов, мшанок, моллюсков и торащиковых усонogих), — свободноживущие прикрепленные формы, обладающие известковым домиком, состоящим из известковых табличек. Способность мантии усонogих откладывать известь, наблюдаемая еще у Acrothoracica, позволила достаточно быстро приобрести Thoracica защитный известковый домик в ходе их эволюции. Интересно, что некоторые виды рода *Lithotrya* Sowerby — сверлящего скальпеллоидного усонogого, способны синтезировать известковое основание.

2.5. КАРЛИКОВЫЕ САМЦЫ ACROTHORACICA. МОРФОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ

Хотя наиболее известные из Thecostraca усонogie ракообразные надотряда Thoracica в основном представлены гермафродитами (есть и раздельнополые виды), это скорее исключение, а не правило, так как остальные таксоны Thecostraca (где известны взрослые формы) — раздельнополые животные. Самцы Thecostraca — практически всегда редуцированные, непитающиеся формы (за исключением наиболее плезиоморфных Ascothoracida), прикрепленные к самке или находящиеся внутри ее мантийной полости и служащие только для ее оплодотворения.

Самцы обнаружены во всех трех надотрядах усонogих ракообразных: Acrothoracica, Rhizocephala и Thoracica. Надотряды Acrothoracica и Rhizocephala представлены исключительно раздельнополыми формами с карликовыми самцами, ассоциированными с самками, причем самцы Rhizocephala подверглись сильной редукции и располагаются внутри самки в специальных камерах (Darwin, 1854; Ichikawa & Yanagimachi, 1958; Нюег, 1987a, b; Колбасов, 1996). Большинство торащиковых усонogих — исключительно гермафродитные виды, хотя некоторые из них могут также обладать добавочными самцами, прикрепленными к гермафродитам и не так сильно редуцированными (имеются рудименты табличек, ротовых частей и усоножек) в отличие от карликовых самцов (Kolbasov & Zevina, 1999). Некоторые виды Thoracica обладают настоящими карликовыми самцами, прикрепленными к самкам (два вида рода *Ibla* и несколько видов из родов скальпеллид: *Lithoscalpellum*, *Ornatoscalpellum*, *Planoscalpellum*, *Scalpellum*, и *Weltnerium* (Darwin, 1854; Klepal, 1987; Anderson, 1994; Kolbasov & Zevina, 1999).

Пилсбри (Pilsbry, 1908) впервые предположил, что самцы могут быть использованы в систематике Cirripedia. Эта идея была позже развита Нильссон-Кантеллем (Nilsson-Cantell, 1921, 1931), разделившим самцов Scalpellomorpha на 4 группы и Брохом (Broch, 1922), обсуждавшим филогению самцов усоногих. Клепаль (Klepál, 1987) выпустила большую сводную статью по анатомии самцов Cirripedia, затем, с помощью сканирующего электронного микроскопа, были описаны различные кутикулярные структуры самцов скальпеллид (Klepál & Nemeschkal, 1995). Было указано на то, что кутикулярные структуры самцов могут быть использованы для таксономии.

Самцы Acrothoracica представлены мелкими, мешковидными формами. Ранее был написан ряд работ по анатомии самцов акроторацик с использованием световой микроскопии (Aurivillius, 1894; Tomlinson, 1969; Turquier, 1971a, 1985b; Utinomi, 1961). В этих работах обычно обращалось внимание на присутствие или отсутствие пениса, строение семенников и нервной системы, форму тела и прикрепительных антеннул. Иногда были указания на присутствие микроскопических точек, спикул, волосков и зубчиков у заднего конца. Тем не менее, исследования внешней ультраструктуры самцов Acrothoracica не были проведены. Приведенные здесь данные, большей частью были изложены в статье Колбасова (Kolbasov, 2002) и призваны восполнить этот пробел.

Карликовые самцы, как и самки развиваются из циприсовидной личинки (см. главу 3.1), как правило, оседающей на особые участки мантии взрослой самки. Тем не менее, карликовые самцы *Berndtia purpurea* (Utinomi, 1961) и некоторых видов Cryptophialida, например *Australophialus melampygos*, могут также оседать на стенки норки (Batham & Tomlinson, 1965). Циприсовидная личинка самца прикрепляется к субстрату антеннулами, которые, в отличие от самки, чаще всего сохраняются у самцов в течение их короткой и нехитрой жизни без существенных изменений (рис. 37 б, з; 38 д, л; 39 б; 42 б). Молодые самцы часто сохраняют остатки головного щита циприсовидной личинки, остающиеся после линьки (рис. 39 а). Так как пищеварительная система у карликовых самцов Acrothoracica полностью редуцирована, то и какие-либо конечности, кроме антеннул, отсутствуют. Половое созревание самца происходит за счет личиночных запасов питательных веществ (Tomlinson, 1969). Вследствие этого, размеры (объем) самца (около 300–600 мкм в длину) не превышают размеры циприсовидной личинки.

Основными внутренними органами самцов Acrothoracica, естественно, являются половые: хорошо развитый непарный семенник (рис. 38 д) и непарный семенной пузырек, длинный, бичевидный пенис, служащий для оплодотворения, свернут внутри мантийной полости многих видов самцов Acrothoracica (рис. 37 а, в; 38 д, е, ж, л). Кроме того, у молодых сам-

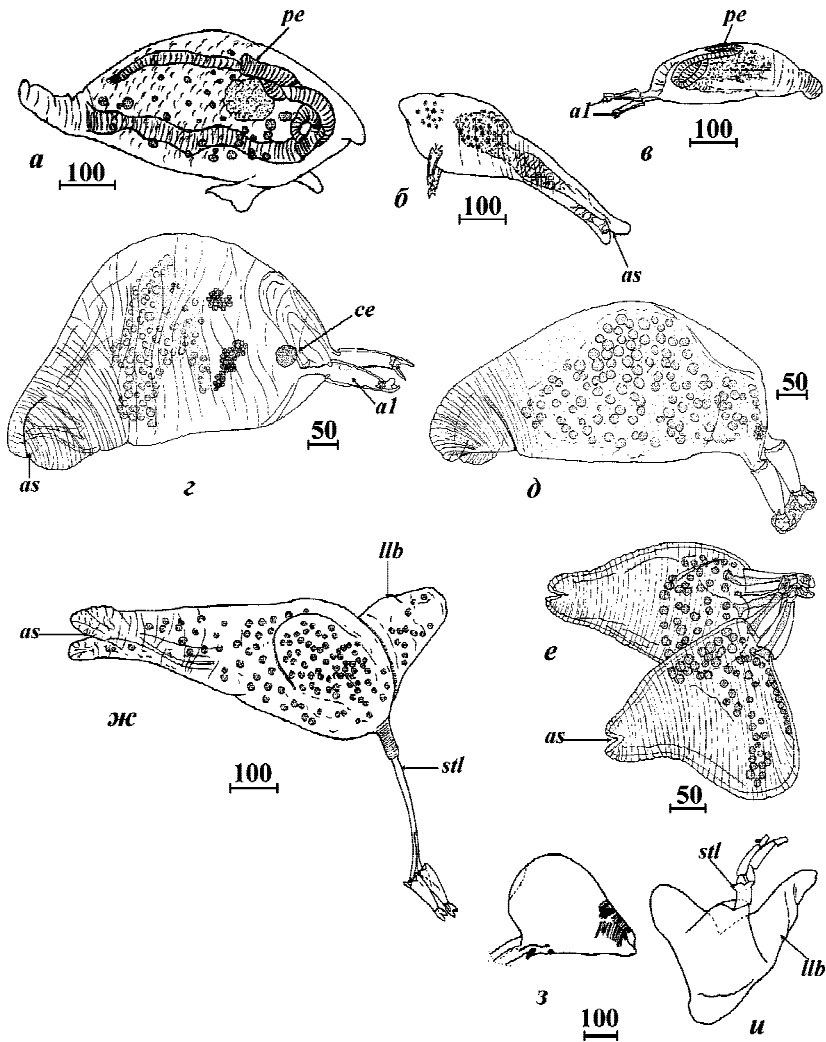


Рис. 37. Карликовые самцы отряда Lithoglyptida (семейство Lithoglyptidae), общая морфология. *a* — *Weltneria spinosa*, общий вид; *б, в* — *W. hirsuta*, старый и молодой самцы, общий вид; *г, д* — *Armatoglyptes mitis*, самцы с развитым (более молодой) и редуцированным (более старый) сложным глазом, общий вид; *е* — *A. cornutus*, молодой (вверху) и старый (внизу) самцы, общий вид; *ж* — *Auritoglyptes bicornis*, зрелый самец, общий вид; *з, и* — *Lithoglyptes viatrix*, молодой и старый самцы, общий вид (*г, д* — по: Kolbasov, 2002; *е* — по: Kolbasov, 2000a; *ж* — по: Kolbasov, 2000b; *з, и* — по: Grygier & Newman, 1985). Обозначения: *al* — прикрепительные антеннулы; *as* — апертуральная щель; *ce* — сложный глаз; *llb* — боковые выросты тела («крылья»); *pe* — пенис; *stl* — прикрепительный стебелек. Масштаб в мкм.

Fig. 37. Dwarf males of order Lithoglyptida (family Lithoglyptidae), general morphology. *a* — *Weltneria spinosa*, general view; *б, в* — *W. hirsuta*, old and young males, general view; *г, д* — *Armatoglyptes mitis*, males with developed (younger) and reduced (older) compound (cyprid) eye, general view; *е* — *A. cornutus*, young (above) and old (below) males, general view; *ж* — *Auritoglyptes bicornis*, mature male, general view; *з, и* — *Lithoglyptes viatrix*, young and old males, general view (*г, д* — from Kolbasov, 2002; *е* — from Kolbasov, 2000a; *ж* — from Kolbasov, 2000b; *з, и* — from Grygier & Newman, 1985). Abbreviations: *al* — attachment antennules; *as* — apertural slit; *ce* — compound eye; *llb* — lateral projections of body («wings»); *pe* — penis; *stl* — attachment stalk. Scale bars in μm .

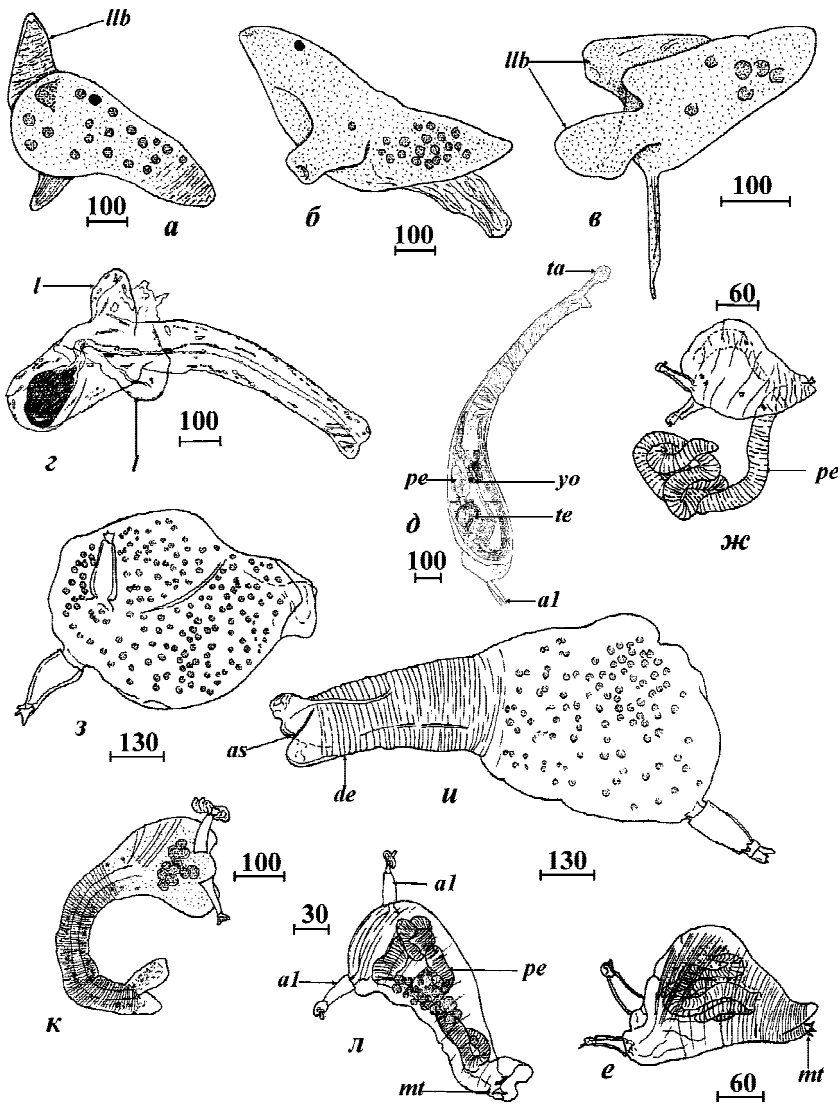


Рис. 38. Карликовые самцы отрядов Lithoglyptida (*a–в* — семейство Lithoglyptidae; *г* — семейство Trypetesidae) и Cryptophialida (*д–к*), общая морфология. *a, б* — *Kochlorine hamata*, зрелые самцы, общий вид (прикрепительный стебелек удален); *в* — *K. grebelnii*, зрелый самец с прикрепительным стебельком, общий вид; *г* — *Trypetesa habei*, зрелый самец, общий вид; *д* — *Berndtia purpurea*, зрелый самец, общий вид; *е* — *Australophialus melampygos*, молодой самец, общий вид; *ж* — *A. turbonis*, зрелый самец с penisом, общий вид; *з, и* — *Cryptophialus hoegi*, молодой и старый самцы, общий вид; *к* — *C. gantsevichi*, старый самец, общий вид; *л* — *C. epacrus*, зрелый самец, общий вид (*a–в, к* — по: Kolbasov, 2002; *г* — по: Tomlinson, 1969; *д* — по: Utinomi, 1961; *з, и* — по: Колбасов, 2000б). Обозначения: *a1* — прикрепительные антеннулы; *as* — апертуральная щель; *de* — дистальный конец; *l* — латеральные доли; *llb* — боковые выросты тела («крылья»); *mt* — мантийные зубчики; *pe* — penis; *ta* — терминальная ампула; *te* — семенник; *yo* — «yellow organ». Масштаб в мкм

Fig. 38. Dwarf males of order Lithoglyptida (*a–в* — family Lithoglyptidae; *г* — family Trypetesidae) and Cryptophialida (*д–к*), general morphology. *a, б* — *Kochlorine hamata*, mature males, general view (attachment stalk removed); *в* — *K. grebelnii*, mature male with attachment stalk, general view; *г* — *Trypetesa habei*, mature male, general view; *д* — *Berndtia purpurea*, mature male, general view; *е* — *Australophialus melampygos*, young male, general view; *ж* — *A. turbonis*, mature male with penis, general view; *з, и* — *Cryptophialus hoegi*, young and old males, general view; *к* — *C. gantsevichi*, old male, general view; *л* — *C. epacrus*, mature male, general view (*a–в, к* — from Kolbasov, 2002; *г* — from Tomlinson, 1969; *д* — from Utinomi, 1961; *з, и* — from Колбасов, 2000б). Abbreviations: *a1* — attachment antennules; *as* — apertural slit; *de* — distal end; *l* — lateral lobes; *llb* — lateral projections of body («wings»); *mt* — mantle teeth; *pe* — penis; *ta* — terminal ampula; *te* — testis; *yo* — «yellow organ». Scale bars on μm .

цов присутствуют науплиальный и сложные глаза (рис. 37 *з*), которые редуцируются в процессе созревания. Различные гранулярные включения, среди которых выделяются так называемые «желтые органы» («yellow organs») (рис. 38 *д*), вероятно представляют запасы питательных веществ (Tomlinson, 1969) и расположены по всему телу самца (рис. 37 *а, з, д, ж*).

Присутствие или отсутствие пениса у самцов некоторых видов вопрос до сих пор нерешенный. Многие виды имеют развитый пенис, превышающий размеры тела в несколько раз (рис. 38 *ж*). Было отмечено, что некоторые самцы одного вида не обладают пенисом, тогда как остальные самцы того же вида этот пенис имеют (Wells & Tomlinson, 1966; Tomlinson, 1969). Мною также обнаружено, что старые сильно вытянутые самцы *Weltneria hirsuta* лишены пениса (рис. 37 *б*), тогда как он присутствует у самцов этого вида на всех предыдущих стадиях (рис. 37 *в*). Вероятнее всего, пенис деградирует после оплодотворения, в ходе которого он выворачивается наружу из мантийной полости (рис. 38 *ж*), кроме того, исчезают практически все внутренние органы и самец становится прозрачным — таковы последние мгновения его жизни. В то же время ряд видов, например *Armatoglyptes mitis* и *A. habei*, не имеют пениса на всех стадиях созревания самца (Kolbasov & Høeg, 2000).

Места прикрепления карликовых самцов к мантийному мешку самок идентичны у всех видов *Acrothoracica*. Это области мантии, расположенные у верхнего края прикрепительного диска (с его обеих сторон) (рис. 2, 3). Самки некоторых родов *Acrothoracica* (*Kochlorine*, *Trypetesa*) имеют специальные ямки и крупные зубчики, расположенные в этих районах (рис. 18 *з*). Эти образования служат дополнительной защитой самцам, которую предоставляют им самки от самих себя. Дело в том, что жизнь самки отнюдь не ограничивается заботой о самцах, она, кроме того, растет, питается, сверлит норку и проч. Сверление, как говорилось ранее, связано с движением самки внутри норки, при котором нежные и ранимые самцы могут быть повреждены. Самцы оседают у прикрепительного диска, так как эта область наименее подвижна. В то же время, самцам необходимо быть рядом с апертурой самки, через которую и происходит оплодотворение. Верхний край прикрепительного диска — наиболее близкое к апертуре самки неподвижное место.

Характерным для самцов всех *Acrothoracica* является также удлинение (вытягивание) заднего конца тела по мере их созревания и старения, таким образом, форма тела самцов меняется в ходе их жизни (рис. 37 *б, в; 38 з, и*).

Рассмотрим карликовых самцов каждого рода в отдельности.

Практически для всех видов рода *Weltneria* характерны самцы грушевидной (бутылковидной) формы (рис. 37 *а–в; 39 а*). Карликовые самцы этого рода обладают прикрепительными антеннулами обычного строения, без прикрепительного стебелька (рис. 37 *б, в*). Лишь у одного глубоководного вида *W. exargilla* карликовые самцы имеют короткий прикрепитель-

ный стебелек (рис. 78 *и*). У всех исследованных видов рода карликовые самцы обладают развитым бичевидным и кольчатым пенисом, конец которого может нести пучок щетинок (рис. 37 *а*). Как отмечалось выше, пенис может подвергаться деструкции после оплодотворения (рис. 37 *б*). Молодые самцы обладают округлым или овальным телом, задний конец которого узкий, морщинистый не более $1/3-1/4$ длины тела и четко отделен от остальной его части (рис. 37 *а, в; 39 а*). В ходе созревания самца задний конец увеличивается в длину и становится больше остального тела, этот конец двойной и несет апертуральную щель (рис. 37 *б*). Кутикула самцов *Weltneria* лишена мантийных зубчиков или щетинок. Передний конец зрелых, бутылковидных самцов покрыт частыми, острыми и беспорядочно расположенными кутикулярными выростами (0,5–2 мкм в высоту) (рис. 39 *в*), а срединная и задняя, «хвостовидная» части тела покрыты чешуйками, образованными короткими шиповидными выростами менее 0,5 мкм в высоту, практически полностью спаянными. Вершины этих чешуек всегда направлены к заднему концу. Кутикула молодых самцов полностью покрыта этими чешуйками (рис. 39 *е*). Апертуральная щель небольшая, лишена щетинок или щетинковидных шипиков.

Из 4 видов рода *Lithoglyptes*, самцы описаны лишь для двух (*L. viatrix* и *L. indicus*), причем даны короткие описания на световом уровне, а их ультраструктура неизвестна. Молодые самцы *L. viatrix* (рис. 37 *з*) и самцы *L. indicus* характерной грушевидной формы, с сужающимся задним концом, покрытым концентрической исчерченностью. Прикрепительные антеннулы молодого самца *L. viatrix* отходят прямо от тела самца, самцы *L. indicus* практически полностью прикрыты мантией самки, так что строение антеннул проследить невозможно (Tomlinson, 1969). Зрелый самец *L. viatrix* «V»-образный, с латеральными выростами, которые отсутствуют у самцов *Weltneria*, но имеются у самцов некоторых других родов, прикрепительные антеннулы отходят от небольшого лентовидного прикрепительного стебелька (рис. 37 *и*). Покровы лишены каких-либо зубчиков или щетинок.

Карликовые самцы рода *Armatoglyptes* характеризуются приятным для систематика однообразием внешнего строения. Они обладают обычным грушевидным или бутылковидным телом, характерным для многих *Lithoglyptidae* (рис. 37 *г, д; 39 б*). Иногда средняя часть тела зрелого старого самца может разрастаться, тогда форма тела становится сердцевидной (рис. 37 *е*). Задний сужающийся конец покрыт кольцевой исчерченностью (морщинистый), раздвоен и несет заметную апертуральную щель (рис. 37 *г, д*). У более взрослых самцов задний конец вытянут сильнее, чем у молодых. Старые самцы становятся почти прозрачными. У некоторых видов пенис не обнаружен (*A. balanodytes*, *A. mitis*), у других же описан. Прикрепительные антеннулы простые, лишены прикрепительного стебелька. Ку-

тикула передней и средней частей тела несет частые микроскопические шиповидные кутикулярные выросты (1–2 мкм в высоту), сходные с таковыми у *Weltneria* и организованными в беспорядочные группы (рис. 39 д) или в поперечные ряды (рис. 39 з). Похожие структуры, названные кутикулярными зубчиками/шипиками, были описаны для самцов скальпеллид (Klepal & Nemeschkal, 1995). Кутикулярные выросты самцов *Acrothoracica* также слегка напоминают выросты прикрепительного диска самок. Кутикула задней части тела более морщинистая и практически лишена каких-либо выростов (рис. 39 ж). Плотный «ковер» из длинных щетинковидных шипиков (щетинок?) 3–6 мкм в высоту может окаймлять края апертуральной щели (рис. 39 з), их концы направлены наружу. Эти образования могут защищать вход с мантийную полость самца. Каких-либо мантийных зубчиков на поверхности самцов не обнаружено.

Морфология самцов монотипического рода *Auritoglyptes* (*A. bicornis*) существенно отличается от предыдущих родов (Kolbasov, 2000b, 2002). Размеры взрослого самца около 700×290 мкм, тело с двумя развитыми боковыми выростами или «крыльями», отходящими от его передней части (рис. 37 ж). Апертуральная щель расположена на сужающемся заднем конце с двойной вершиной. Кутикула у заднего конца морщинистая, без зубчиков и щетинок. Развитый penis не обнаружен, хотя это не доказывает его отсутствие. Длинный непарный прикрепительный стебелек (около 300–400 мкм в длину) представляет вырост тела, на конце которого расположены прикрепительные антеннулы (рис. 37 ж). Кутикула стебелька гладкая, за исключением области у его основания, где она сильно морщинистая (рис. 37 ж; 40 а). Кутикулярные шиповидные выросты (1,8–2,4 мкм в высоту) слабо организованы в поперечные ряды и плотно покрывают почти все тело (рис. 40 в), за исключением его задней части. Морщинистая кутикула задней (дистальной) части несет редкие и тонкие выросты («sparse fringes» по терминологии Klepal & Nemeschkal, 1995) (рис. 40 з). Ни шипиков, ни щетинок (возможно скрытых) вокруг апертуральной щели не обнаружено (рис. 40 б).

Карликовые самцы рода *Kochlorine* обладают единым планом строения, свидетельствующим в пользу монофилитичности рода. Только самцы *K. ulula*, характеризующиеся грушевидной формой и простыми прикрепительными антеннулами (рис. 112 д), отличаются от остальных. Этот вид вообще вызывает сомнения в принадлежности к роду *Kochlorine* (Колбасов, 2002). Тело молодых самцов *Kochlorine* неправильной треугольной формы, лишено каких-либо боковых выростов, тогда как тело зрелых самцов несет боковые выросты — «крылья» (чаще всего 2 выроста), служащие как резервуары для помещения длинного penisа или семенника (Tomlinson, 1969) (рис. 38 а–в; 40 д). Молодые и зрелые самцы прикрепляются к самке длинным стебельком (рис. 38 а–в), причем, в отличие от

Auritoglyptes, он уходит вглубь специальной ямки на мантийном мешке самки (рис. 18 з), так что строение антеннул проследить невозможно. Зрелые карликовые самцы имеют не только сходный общий вид, но и похожую ультраструктуру. Характерной особенностью является наличие крупных и частых острых шиповидных выростов (рис. 40 е, ж) около 3–4 мкм высотой, покрывающих средние части тела молодых самцов и отсутствующих у карликовых самцов других таксонов Acrothoracica (Kolbasov, 1999, 2000a; Колбасов, 2000б). Размеры шиповидных выростов уменьшаются к периферийным участкам тела до 0,5–0,7 мкм (рис. 40 и) и напоминают кутикулярные структуры, найденные у карликовых самцов других Lithoglyptidae. Такими же более мелкими выростами обладают и зрелые самцы *Kochlorine*. Мне не удалось обнаружить отчетливой апертуральной щели ни на одном из концов тела карликовых самцов *Kochlorine*. Тем не менее, дистальный конец тела самца несет особую полукруглую складку, вероятно прикрывающую вход в мантийную полость самца (рис. 40 з).

Карликовые самцы монотипического рода *Kochlorinopsis* очевидно сходны по строению с таковыми у *Kochlorine*. Они обладают телом треугольной формы, как пишет Стаббингс (Stubblings, 1967), с единственной, развитой, двучлениковой (two-joined) антенной (?). Скорее всего, эта «непарная антенна» — прикрепительный стебелек, несущий на своем конце антеннулы. Пенис, вероятно, имеется.

Карликовые самцы рода *Berndtia* (рис. 38 д) обладают характерной бутылковидной формой тела, напоминающей головастика, узкие, с сильно вытянутым задним концом (более 1/2 от всей длины) заканчивающимся особой терминальной ампулой (Utinomi, 1961). Терминальная ампула (рис. 38 д) развивается на самой ранней стадии метаморфоза циприсовидной личинки в самца и сохраняется (больших размеров) у зрелых форм. Передняя часть зрелого самца плавно переходит в заднюю. Пара простых антеннул без прикрепительного стебелька расположена на переднем конце тела. Какие-либо зубчики или щетинки отсутствуют на наружной кутикуле. Длинный, свернутый пенис присутствует. Форма тела самцов *Berndtia* несколько напоминает форму тела зрелых самцов *Cryptophialida*, жаль, что мне не удалось получить материал по этому роду и исследовать его ультраструктуру. Утиноми (Utinomi, 1961) пишет, что циприсовидные личинки самцов лишены торакоподов, если бы это было так, то род *Berndtia* можно сблизать с *Cryptophialida*. Но дело в том, что Утиноми исследовал уже полинявших самцов, сохранивших лишь головной щит циприсовидной личинки. После первой линьки из циприсовидной личинки молодые самцы сразу лишаются торакоподов. Кроме того, виды этого рода имеют свободноплавающих науплиусов, характерных для некоторых Lithoglyptida, но не *Cryptophialida*. Веретенновидная форма неперфорированного головного щита циприсовидных личинок *Berndtia* также характерна для Lithoglyptida.

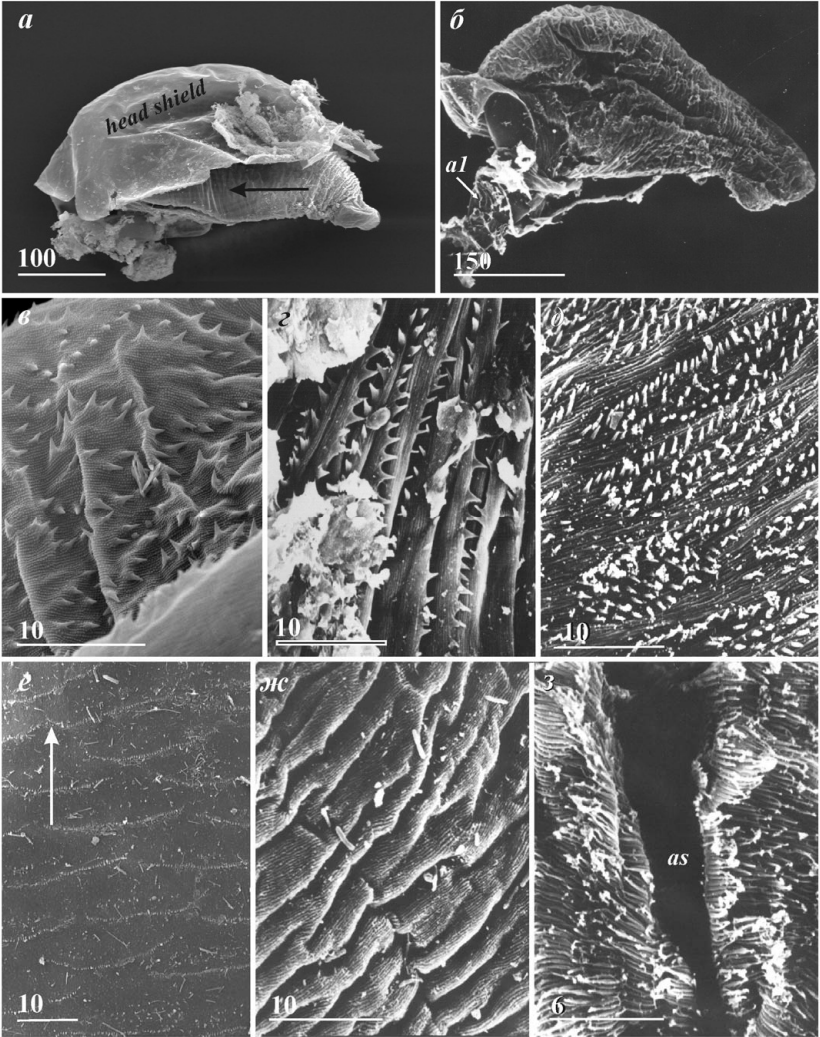


Рис. 39. Карликовые самцы отряда Lithoglyptida (семейство Lithoglyptidae), ультраструктура. *a* — *Weltneria hirsuta*, только что осевший молодой самец с головным щитом (head shield) циприсовидной личинки (направление к переднему концу указано стрелкой); *б* — *Armatoglyptes mitis*, зрелый (старый) самец; *в* — *W. hirsuta*, кутикула переднего конца зрелого самца; *г* — *A. balanodytes*, кутикула срединной части зрелого самца; *д* — *A. mitis*, кутикулярные выросты в средней части тела; *е* — *W. spinosa*, поверхность кутикулы в средней части тела молодого самца (стрелка указывает направление к переднему концу); *ж*, *з* — *A. mitis*, кутикула у заднего конца и апертуральная щель на заднем конце (*б*, *д*, *ж*, *з* — по: Kolbasov, 2002; *г* — по: Kolbasov, 2000с). Обозначения: *al* — прикрепительные антеннулы; *as* — апертуральная щель. Масштаб в мкм.

Fig. 39. Dwarf males of order Lithoglyptida (family Lithoglyptidae), ultrastructure. *a* — *Weltneria hirsuta*, just settled young male with head shield of cypris larva (anterior direction indicated by arrow); *б* — *Armatoglyptes mitis*, mature (old) male; *в* — *W. hirsuta*, cuticle of anterior end of mature male; *г* — *A. balanodytes*, cuticle of middle part of mature male; *д* — *A. mitis*, cuticle projections in middle part of body; *е* — *W. spinosa*, cuticle in middle part of body of young male (arrow indicates anterior direction); *ж*, *з* — *A. mitis*, cuticle at posterior end and apertural slit on posterior end (*б*, *д*, *ж*, *з* — from Kolbasov, 2002; *г* — from Kolbasov, 2000с). Abbreviations: *al* — attachment antennules; *as* — apertural slit. Scale bars in μm .

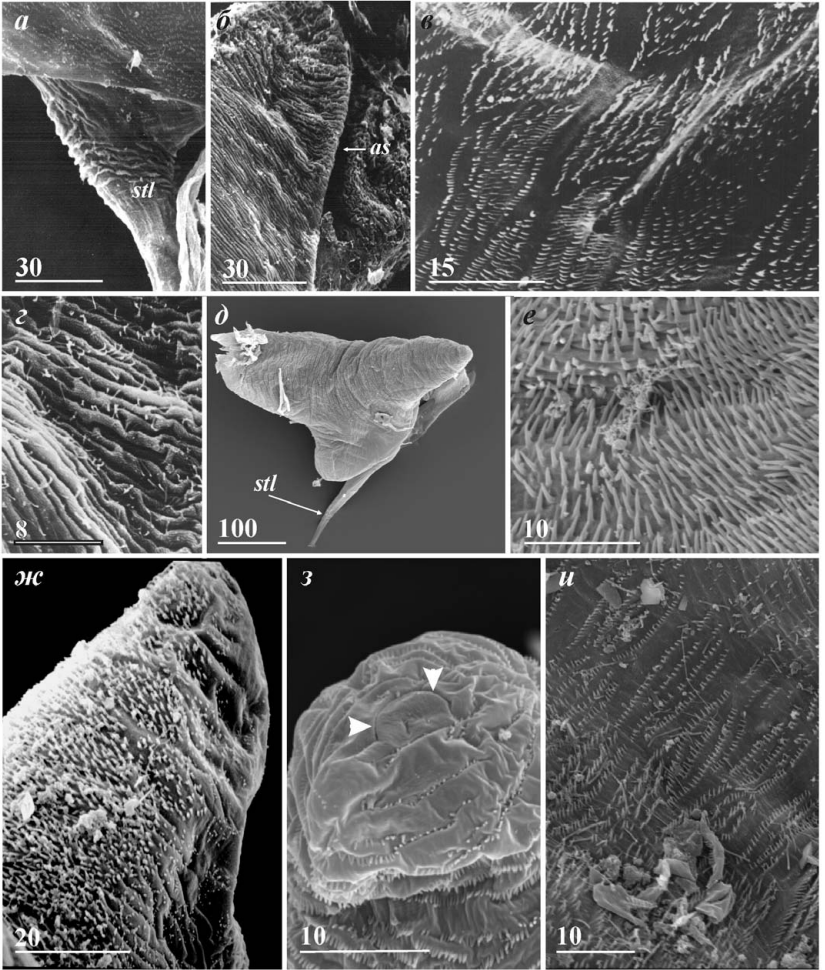


Рис. 40. Карликовые самцы отряда Lithoglyptida (семейство Lithoglyptidae), ультраструктура. *a-z* — *Auritoglyptes bicornis*, кутикула основания прикрепительного стебелька (*a*), апертуральная щель (*b*), кутикула средней части тела (*в*) и кутикула задней части тела зрелого самца (*z*); *д, e* — *Kochlorine grebelnii*, зрелый самец, общий вид (*д*), поверхность кутикулы в средней части тела молодого самца (*e*); *ж* — *K. hamata*, боковой вырост тела; *з* — *K. grebelnii*, задний конец зрелого самца, полукруглая складка («крышечка») отмечена стрелками; *u* — *K. floridana*, кутикула срединной части тела зрелого самца (*a-z* — по: Kolbasov, 2000b; *д-u* — по: Колбасов, 2002). Обозначения: *as* — апертуральная щель; *stl* — прикрепительный стебелек. Масштаб в мкм.

Fig. 40. Dwarf males of order Lithoglyptida (family Lithoglyptidae), ultrastructure. *a-z* — *Auritoglyptes bicornis*, cuticle of base of attachment stalk (*a*), apertural slit (*b*), cuticle of middle part of body (*в*), and cuticle of posterior part of body of mature male (*z*); *д, e* — *Kochlorine grebelnii*, mature male, general view (*д*), cuticle in middle part of body of young male (*e*); *ж* — *K. hamata*, lateral projection of body; *з* — *K. grebelnii*, posterior end of mature male, semicircle fold («obturaculum») indicated by arrowheads; *u* — *K. floridana*, cuticle of middle part of body of mature male (*a-z* — from Kolbasov, 2000b; *д-u* — from Колбасов, 2002). Abbreviations: *as* — apertural slit; *stl* — attachment stalk. Scale bars in μm .

Карликовые самцы семейства Tryptesidae обладают сложной наружной морфологией. Обычно несколько самцов (до 12) прочно прикреплены к мантии самки в специальном углублении у прикрепительного диска (рис. 41 а). Фиксация самцов осуществляется специальным выростом тела, ошибочно названным «peduncle» (Darwin, 1854), и, вероятно, являющимся гомологом прикрепительного стебелька. Тело самцов слегка напоминает выпуклую бутылку различной формы, с двумя небольшими латеральными (педункулярными) долями, расположенными в основании прикрепительного выроста («peduncle») (рис. 38 з; 41 а). Пенис присутствует. Кутикула покровов слегка морщинистая, без развитых кутикулярных ребер, зубчиков или щетинок. Основная часть тела покрыта микроскопическими шиповидными выростами (0,25–0,45 мкм в высоту), которые могут плотно покрывать почти всю поверхность (*T. lampas*, рис. 41 б) или быть собранными в особые овальные группы (*T. lateralis*, рис. 41 з). У концов тела плотность этих выростов очень мала (рис. 41 д). Мне не удалось обнаружить ни четкой апертуральной щели, ни полукруглой складки на заднем конце тела (рис. 41 в).

Карликовые самцы отряда Cryptophialida (роды *Cryptophialus* и *Australophialus*) имеют ряд ультраструктурных отличий от самцов Lithoglyptida. Прикрепление самцов к самке (или стенке норки) осуществляется простыми антеннулами, лишенными прикрепительного стебелька (рис. 38 е–л, 42 б). Тело молодых самцов округлое, задний конец невытянут (рис. 38 з, ж). Тело взрослых самцов приобретает бутылковидную форму за счет сильного вытягивания дистального (заднего) конца, покрытого четкой кольцевой исчерченностью и формирующего особый футляр для бичевидного пениса (рис. 38 и–л; 42 а), который имеется у большинства видов (рис. 38 е, ж, л), но не был обнаружен у *Cryptophialus hoegi* (Колбасов, 2000б). Нечастые, но заметные мантийные зубчики встречаются на поверхности тела самца, особенно они часты в области заднего конца (рис. 38 е, ж, л; 42 з, з). Задний конец с раздвоенной вершиной, несет нечеткую апертуральную щель, лишенную щетинок или шипиков (рис. 38 е, и; 42 ж, и). Кутикула лишена шиповидных кутикулярных выростов, лишь у одного вида (*C. rossi*) ее поверхность покрыта микроскопическими (менее 0,4 мкм в высоту) тупыми бугорками (рис. 42 е). Кутикула округлой передней (проксимальной) части морщинистая. Вытянутый дистальный конец тела взрослого самца покрыт плотными, циркулярными кутикулярными ребрами (рис. 42 з, д), отсутствующими у отряда Lithoglyptida и, вероятно, служащими для увеличения гибкости и прочности этой области или возможности её дальнейшего удлинения. Эти ребра часто формируют на заднем конце рисунок сходный с отпечатком пальца (рис. 42 и).

Сильное вытягивание заднего (дистального) конца самцов Cryptophialida, вероятно, служит для приближения апертуральной щели и пени-

са самца к апертуре самки. Возможно, это отражает сильное удлинение области шейки мантийного мешка самки, вследствие которого увеличивается расстояние между апертурой самки и ее прикрепительной областью, где расположены самцы. Вероятно, оседание самцов некоторых видов отряда на стенки норки, также обусловлено этим.

На основе полученных данных представляется возможным выделение нескольких групп карликовых самцов Acrothoracica.

I. Самцы с различными кутикулярными шиповидными выростами (отряд Lithoglyptida: Lithoglyptidae, Trypetesidae):

1. Грушевидные, сердцевидные или бутылковидные самцы, без боковых выростов («крыльев»), с простыми антеннулами и апертуральной щелью (роды: *Weltneria*, кроме 1 вида, *Armatoglyptes* и, вероятно, *Berndtia* — нет информации по ультраструктуре)

2. Зрелые самцы с боковыми выростами и прикрепительным стебельком:

а. Дистальный (задний) конец с апертуральной щелью (*Auritoglyptes* и может быть *Lithoglyptes*).

б. Дистальный конец прикрыт специальной полукруглой складкой (*Kochlorine* и может быть *Kochlorinopsis*).

3. Самцы различной формы, с небольшими латеральными долями и прикрепительным выростом, лишённые апертуральной щели или складки (*Trypetesa*).

II. Бутылковидные самцы, без шиповидных кутикулярных выростов, с нечастыми, но заметными мантийными зубчиками, прикрепительные антеннулы простые, вытянутая задняя часть с развитыми кольцевыми кутикулярными ребрами (отряд Cryptophialida: *Australophialus*, *Cryptophialus*).

Эта классификация не должна рассматриваться как окончательная и полная, так как отсутствуют данные по ультраструктуре карликовых самцов некоторых таксонов (*Berndtia*, например). Тем не менее, она может быть признана за основу, так как охватывает большинство групп и отражает основные тенденции в эволюции самцов Acrothoracica. Клепаль (Klepál, 1987) указывала две тенденции: «...одна в направлении дифференциации способа прикрепления и другая в более эффективном способе репродукции при наименьших материальных (энергетических) затратах». Здесь я остановлюсь на эволюции формы тела самцов и его структур.

Следуя Клепаль (Klepál, 1987), грушевидные самцы (*Weltneria*, *Armatoglyptes*) могут рассматриваться как наиболее генерализированные. Действительно, их форма несильно отличается от формы тела циприсовидной личинки, также не имеющей боковых выростов или долей. Эти самцы не имеют прикрепительного стебелька, таким образом, расстояние между самцом и апертурой самки большое. Апертуральная щель таких самцов может рассматриваться как гомологичная апертуре самки. Эта щель мо-

жет быть вооружена длинными, щетинковидными шипиками, защищающими вход в мантийную полость.

Самцы с длинным прикрепительным стебельком или выростом «peduncle», с боковыми выростами («крыльями») или долями, увеличивающими мантийную полость и служащими как внутреннее вместилище пениса и/или семенника, представляют более апоморфные эволюционные формы (*Lithoglyptes*, *Auritoglyptes*, *Kochlorine*, *Trypetesa*). Постепенная редукция апертуральной щели наблюдается в этой группе. Самцы *Auritoglyptes* обладают апертуральной щелью, тогда как дистальный конец самцов *Kochlorine* прикрыт особой полукруглой складкой. Самцы *Trypetesa* лишены и апертуральной щели и складки.

Рассматривая морфологию самцов, очевидно разделение старого рода *Lithoglyptes* (s.l.) на несколько новых, что и было сделано нами (Kolbasov & Newman, 2005; см. главу 4.1, 4.3).

Функция разнообразных шиповидных кутикулярных выростов самцов *Acrothoracica* может быть сходной с таковой у скалпеллидных самцов (Klepal & Nemeschkal 1995), а именно: «...сохранение расстояния, допускающего обмен веществ между телом и окружающей водой». На мой взгляд, они могут также функционировать как структуры, способные удалять от самца детрит и материал абразии (оставшийся после сверления) (Kolbasov, 2002). Длинные и острые шипики *Kochlorine*, а также чешуйки из мелких шипиков у *Weltneria*, способны сами принимать участие в сверлении норки. Небольшие, разнообразные шиповидные выросты также могут функционировать как хеморецепторы, необходимые для координированного созревания самки и самца (Kolbasov, 2002). Большие шипики *Kochlorine* могли образоваться путем слияния более мелких, обнаруженных у *Weltneria* и *Lithoglyptinae* (*Lithoglyptes*, *Armato glyptes* и *Auritoglyptes*). Сходная тенденция наблюдается у скалпеллидных самцов (Klepal & Nemeschkal, 1995).

Некоторые сложные структуры, такие как игловидные шипики с несколькими вершинами («fringe-spines») или гребневидные чешуйки («scale-combs»), образованные различным слиянием простых шипиков (шиповидных выростов) и описанные для скалпеллидных самцов (Klepal & Nemeschkal, 1995), не обнаружены у *Acrothoracica*. *Acrothoracica* представляют наиболее плезиоморфный таксон современных *Cirripedia* (Kolbasov *et al.*, 1999), поэтому отсутствие некоторых сложных структур может рассматриваться скорее как первичное, плезиоморфное состояние вооружения кутикулы по сравнению с мешковидными самцами *Thoracica*, а не вторичная их потеря.

Разнообразные кутикулярные структуры, такие как различные шипики, выросты, щетинки, чешуйки и гребни характерны для артроподной кутикулы в целом и факт их наличия должен рассматриваться как плезио-

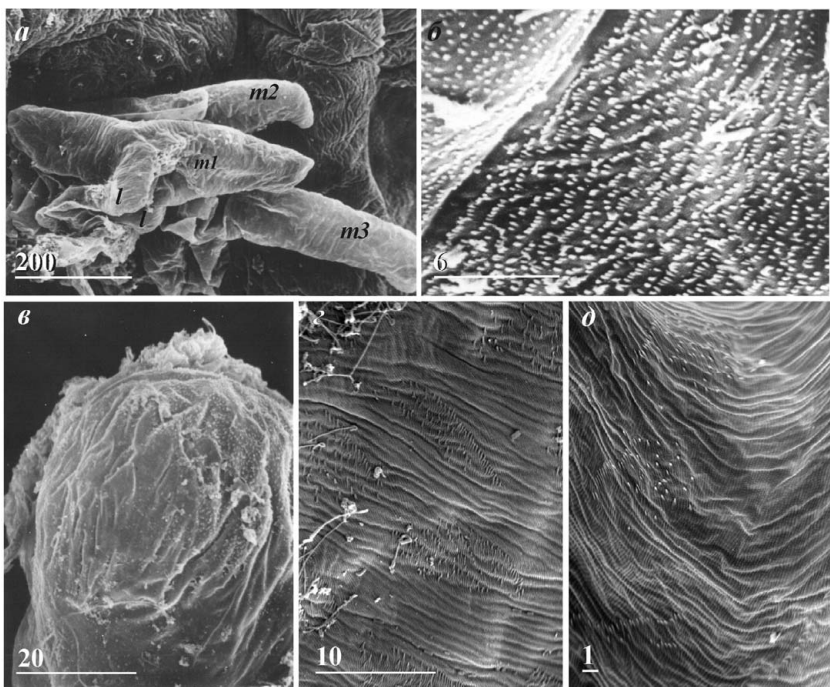


Рис. 41. Карликовые самцы отряда Lithoglyptida (семейство Trypetesidae), ультраструктура. *a–в* — *Trypetesa lampas*, группа карликовых самцов (3), прикрепленных к мантии самки (*a*), поверхность кутикулы, срединная часть (*б*), один из концов тела (*в*); *г, д* — *T. lateralis*, кутикула средней части тела (*г*), кутикула у заднего (дистального) конца (*д*) (*a–в* — по: Колбасов, Хёг, 2001). Обозначения: *l* — латеральные доли; *m(1–3)* — карликовые самцы. Масштаб в мкм.

Fig. 41. Dwarf males of order Lithoglyptida (family Trypetesidae), ultrastructure. *a–в* — *Trypetesa lampas*, group of dwarf males (3), attached to female mantle (*a*), cuticle of middle part (*б*), one of body ends (*в*); *г, д* — *T. lateralis*, cuticle of middle part of body (*г*), cuticle at posterior (distal) end (*д*) (*a–в* — from Колбасов, Хёг, 2001). Abbreviations: *l* — lateral lobes; *m(1–3)* — dwarf males. Scale bars in μm .

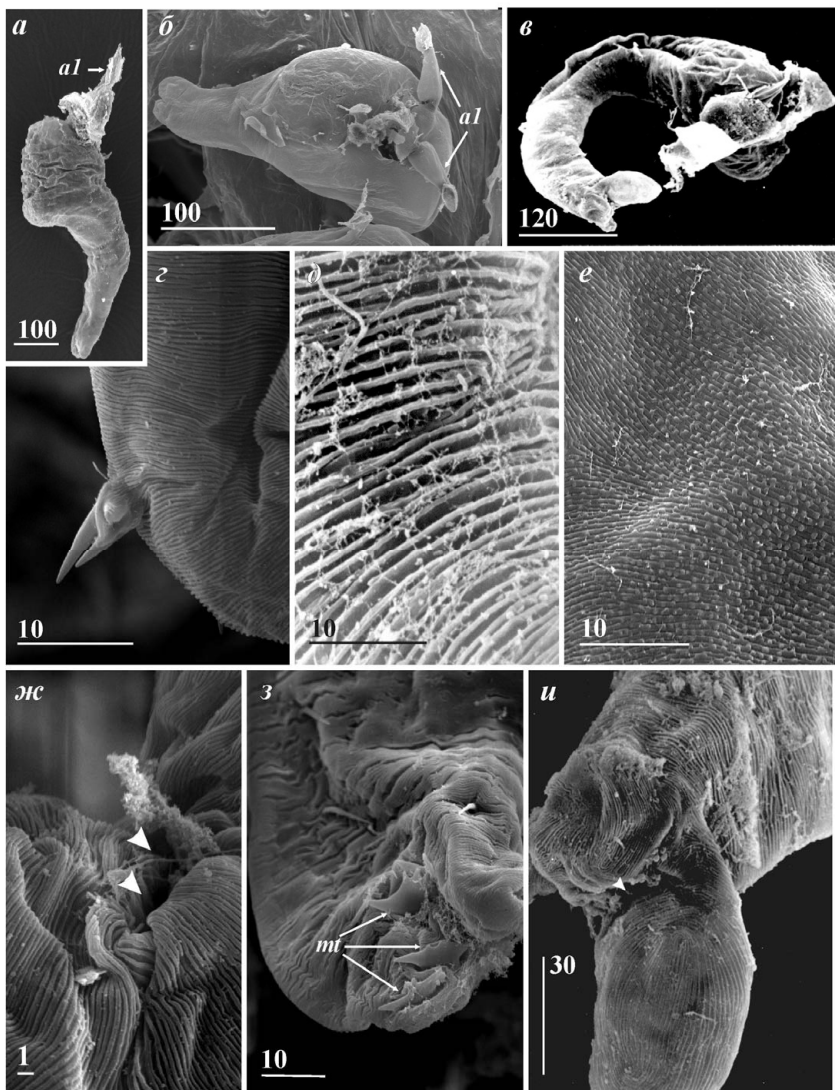


Рис. 42. Карликовые самцы отряда Cryptophialida, ультраструктура. *a* — *Australophialus melampygos*, зрелый самец, общий вид; *б* — *Cryptophialus unguiculus*, зрелый самец, общий вид; *в* — *C. gantsevichi*, старый самец, общий вид; *г* — *A. melampygos*, кутикула с зубчиком у дистального (заднего) конца; *д* — *C. gantsevichi*, поверхность кутикулы, средняя часть; *е* — *C. rossi*, поверхность кутикулы в средней части тела; *ж* — *A. melampygos*, задний конец, предполагаемая апертуральная щель указана стрелками; *з* — *C. rossi*, задний конец с мантийными зубчиками; *и* — *C. gantsevichi*, задний конец, предполагаемая апертуральная щель указана стрелкой (*в*, *д*, *и* — по: Kolbasov, 2002). Обозначения: *al* — прикрепительные антеннулы; *mt* — мантийные зубчики. Масштаб в мкм.

Fig. 42. Dwarf males of order Cryptophialida, ultrastructure. *a* — *Australophialus melampygos*, mature male, general view; *б* — *Cryptophialus unguiculus*, mature male, general view; *в* — *C. gantsevichi*, old male, general view; *г* — *A. melampygos*, cuticle with tooth at distal (posterior) end; *д* — *C. gantsevichi*, cuticle of middle part of body; *е* — *C. rossi*, cuticle in middle part of body; *ж* — *A. melampygos*, posterior end, putative apertural slit indicated by arrowheads; *з* — *C. rossi*, posterior end with mantle teeth; *и* — *C. gantsevichi*, posterior end, putative apertural slit indicated by arrowheads (*в*, *д*, *и* — from Kolbasov, 2002). Abbreviations: *al* — attachment antennules; *mt* — mantle teeth. Scale bars in μm .

морфное/генерализованное состояние для всех ракообразных (Müller & Walossek, 1988; Klepal & Nemeschkal, 1995). Простые шиповидные выросты (шипики) присутствуют у всех карликовых самцов Acrothoracica (Lithoglyptida), за исключением Cryptophialida. Отсутствие этих шипиков у Cryptophialida, по-видимому, представляет одну из апоморфий этого отряда, отличающую его от остальных акроторацик. Напротив, самцы Lithoglyptidae и Trypetesidae имеют больше общих черт между собой, чем с Cryptophialida. Таким образом, не только самки Cryptophialida, но и их самцы (и циприсовидные личинки, см. главу 3.2) заметно отличаются от таковых у Lithoglyptida (Lithoglyptidae и Trypetesidae).

Обсуждая филогению самцов Acrothoracica, можно сделать следующие выводы. Самцы сходные по морфологии с грушевидными самцами *Weltneria* могли дать начало аналогичным самцам *Armatoglyptes* и, возможно, *Berndtia*. Самцы с коротким прикрепительным стебельком, сходные с самцами *Weltneria exargilla* могли быть предками линии самцов *Lithoglyptes* – *Auritoglyptes* – *Kochlorine*. Специализированные самцы *Auritoglyptes* и *Kochlorine* не могли дать начало самцам *Trypetesa*, прикрепительный вырост и латеральные доли которых имеют другую морфологию. Скорее всего, они могли возникнуть от более генерализованных самцов линии *Weltneria* – *Armatoglyptes*. Карликовые самцы Cryptophialida, обладающие простыми антеннулами, также должны иметь предков, сходных с плезиоморфными грушевидными самцами.

Полученные данные указывают, что родственные связи между видами акроторацик, установленные с помощью анализа морфологии их карликовых самцов, согласуются с таковыми полученными при изучении строения их самок. Поэтому, морфологические и анатомические признаки самцов Acrothoracica могут быть использованы в их систематике, причем даже на уровне крупных таксонов.

Глава 3. РАЗВИТИЕ ACROTHORACICA. ЛИЧИНКИ ACROTHORACICA

3.1. ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И НАУПЛИАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ. МЕТАМОРФОЗ

Существует несколько работ, посвященных изучению эмбрионального и науплиального развития *Acrothoracica*. Наиболее полными работами, связанными с развитием *Acrothoracica*, являются исследования *Berndtia purpurea* (Utinomi, 1961) и *Trypetesa nassarioides* (Turquier, 1967b, c). Именно эти работы наиболее часто используются для описания развития *Acrothoracica* (Schram, 1986; Barnes, 1989; Anderson, 1994).

Яйца *Acrothoracica* относительно больших размеров, обычно более 250 мкм в длину, богатые желтком. Сами яйца располагаются в мантийной полости, от нескольких до 150 штук в одной самке.

Дробление яиц сильно модифицированное, с большой степенью сегрегации желтка в клетках D-линии. Одна большая желтковая клетка с шапкой микромеров образуются в начале дробления овального яйца (рис. 43 а–в). Нумерация клеток, используемая Тюркье (Turquier, 1967c) отличается от общепринятой (Anderson, 1969), что затрудняет сравнение с *Thoracica*. Не представляется возможным точное определение клеток А–С-линий, которые могли бы позволить определить пути образования мезодермы. Эндодерма возникает от 3D клетки (рис. 43 г). Разрастание (пролиферация) шапки микромеров приводит к образованию около 250 клеток, обеспечивающих процесс гастрюляции вокруг большой желтковой клетки путем эпиболлии (рис. 43 з).

Формирование науплиуса-в яйце начинается в передней части эмбриона, тогда как каудальная папилла, представляющая зачаток торако-абдомена, возникает в задней части (рис. 43 д). Зачатки антеннул — одноветвистые, а антенн и мандибул — двуветвистые (рис. 43 д, е).

Некоторые представители отряда *Lithoglyptida* обладают свободноплавающими науплиусами — виды родов *Lithoglyptes*, *Berndtia* и *Trypetesa* (Kühnert, 1934; Utinomi, 1950a, 1960, 1961; Tomlinson, 1955, 1969; Turquier, 1967b). У большинства же *Acrothoracica* науплиальные стадии развиваются в мантийной полости самки под яйцевой оболочкой, а наружу выходят циприсовидные личинки (Tomlinson, 1969; Newman, 1974; Turquier, 1985a, b; Kolbasov *et al.*, 1999). Тем не менее, нами были обнаружены науплиусы готовые к выходу в окружающую среду, с уже порванными яйцевыми оболочками, у *Armatoglyptes habei* и *A. mitis* (Kolbasov *et al.*, 1999). Вероятно, и эти виды обладают свободноплавающими науплиусами и круг таких видов будет расширяться по мере изучения *Acrothoracica*.

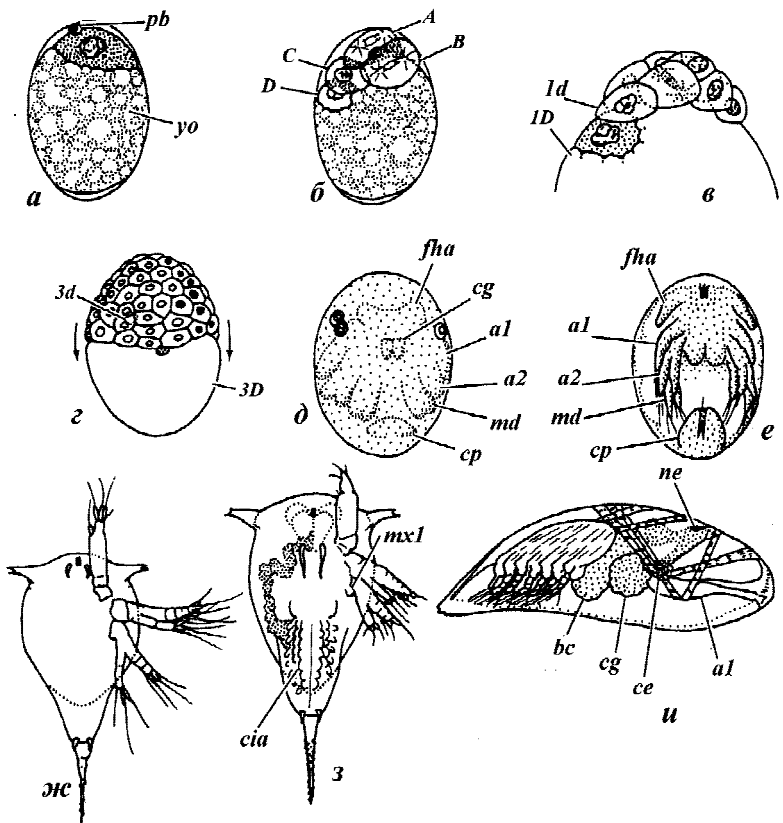


Рис. 43. Развитие *Trypetesa nassarioides* (Cirripedia Acrothoracica). *a* — яйцо; *б* — вторая борозда дробления (4 бластомера); *в* — третья борозда дробления (8 бластомеров), формирующая микромеры и один большой макромер; *г* — приблизительно пятая борозда дробления, эпиболия начинается вокруг 3D макромера; *д* — ранний науплиус-в яйце; *е* — поздний науплиус-в яйце; *ж* — вторая (3) науплиальная стадия; *з* — четвертая (5) науплиальная стадия; *и* — ципривидная личинка (из: Schram, 1986 — по: Turquier, 1967b, c). Обозначения: *a1* — антеннулы; *a2* — антенны; *bc* — буккальный (ротовой) конус; *ce* — сложный глаз; *cg* — цементная железа; *cia* — зачатки торакоподов; *cp* — каудальная папилла; *fha* — зачаток фронтолатеральных рожек; *md* — мандибула; *mxI* — зачаток максиллулы; *ne* — науплиальный глаз; *pb* — полярное тело; *yo* — желток.

Fig. 43. *Trypetesa nassarioides* (Cirripedia Acrothoracica) development. *a* — egg; *б* — second cleavage (4 blastomeres); *в* — third cleavage (8 blastomeres) forming micromeres and one large macromere; *г* — approximately fifth cleavage stage with epiboly beginning around 3D cell; *д* — early egg-nauplius; *е* — late egg-nauplius; *ж* — second (third) naupliar instar; *з* — fourth (fifth) naupliar instar; *и* — cypris larva (from Schram, 1986 — by Turquier, 1967b, c). Abbreviations: *a1* — antennules; *a2* — antennae; *bc* — buccal (mouth) cone; *ce* — compound eye; *cg* — cement gland; *cia* — thoracopodal/cirral anlagen; *cp* — caudal papilla; *fha* — frontolateral horn anlage; *md* — mandible; *mxI* — vestige of maxillule; *ne* — naupliar eye; *pb* — polar body; *yo* — yolk.

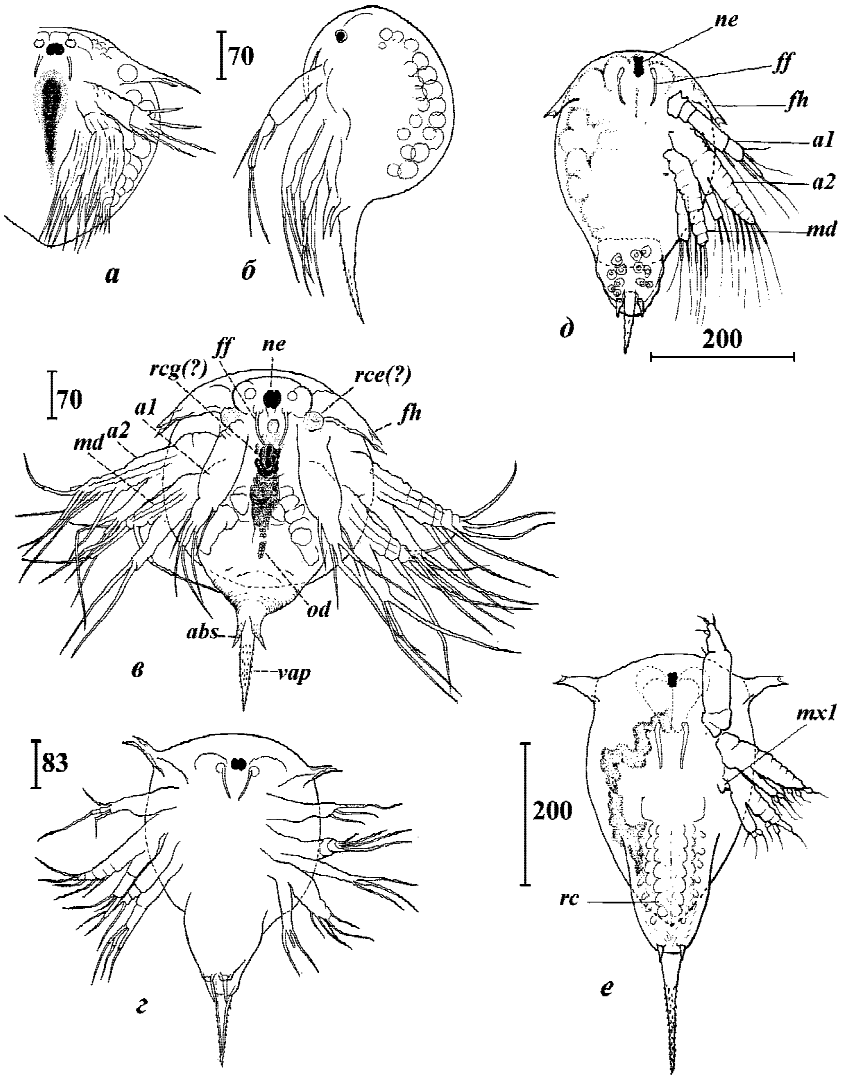


Рис. 44. Науплиальные личинки Acrothoracica (*a-z* — *Berndtia purpurea*; *δ, e* — *Trypetesa nassarioides*). *a, б* — науплиус перед непосредственным вылуплением (первая стадия), вентрально и сбоку; *в* — науплиус после вылупления (вторая стадия?), вентрально; *г* — науплиус после первой линьки (третья стадия?), вентрально; *δ* — науплиус перед непосредственным вылуплением (первая стадия?), вентрально; *е* — метанауплиус (пятая стадия?), вентрально (*a-z* — по: Utinomi, 1961; *δ, e* — по: Turquier, 1967b). Обозначения: *a1* — антеннула; *a2* — антенна; *abs* — абдоминальный шип; *ff* — фронтальные филаменты; *fh* — фронтолатеральные рожки; *md* — мандибула; *mx1* — рудимент (зачаток) максиллулы; *ne* — науплиальный глаз; *od* — включения запасных веществ (капли желтка); *rc* — рудименты (зачатки) торакоподов; *rce(?)* — рудименты (зачатки)? сложных глаз; *rcg(?)* — рудимент (зачаток)? цементной железы; *vap* — вентральный торако-абдоминальный вырост. Масштаб в мкм.

Fig. 44. Naupliar larvae of Acrothoracica (*a-z* — *Berndtia purpurea*; *δ, e* — *Trypetesa nassarioides*). *a, б* — nauplius immediately before hatching (first instar), ventral and lateral view; *в* — nauplius just hatched out (second instar?), ventral view; *г* — nauplius after first moult (third instar?), ventral view; *δ* — nauplius before hatching (first instar?), ventral view; *е* — metanauplius (fifth instar?), ventral view (*a-z* — from Utinomi, 1961; *δ, e* — from Turquier, 1967b). Abbreviations: *a1* — antennule; *a2* — antenna; *abs* — abdominal spine; *ff* — frontal filaments; *fh* — frontolateral horns; *md* — mandible; *mx1* — vestige of maxillule; *ne* — naupliar eye; *od* — oil (yolk) drops; *rc* — rudiments (vestiges) of thoracopods; *rce(?)* — rudiments (vestiges)? of compound eyes; *rcg(?)* — rudiment (vestige)? of cement gland; *vap* — ventral thoraco-abdominal process. Scale bars in μm .

Выход науплиусов, как и циприсовидных личинок, из мантийной полости достигается сокращениями ее стенок.

Отмечены 4 науплиальных стадии для видов *Acrothoracica*, имеющих планктонные личинки (Utinomi, 1961; Turquier, 1967b). Тем не менее, это свободноплавающие стадии, тогда как оформленный науплиус уже располагается внутри яйца (рис. 44 а, б, д). Именно этого науплиуса и следует рассматривать как первую стадию. Обычно после выхода из яйца науплиус тут же линяет во вторую стадию. Таким образом, кажется более вероятным наличие 5 науплиальных стадий у *Acrothoracica* (на одну стадию меньше, чем изначально у *Thecostraca*). Такая же ситуация характерна для некоторых усоногих, также имеющих лецитотрофных науплиусов (Walossek *et al.*, 1996).

Поскольку лецитотрофные науплиусы *Acrothoracica* не питаются, их линьки проходят без существенных изменений размеров тела, а у *Rhizoscephala* — с уменьшением. Как следствие этого, науплиальные конечности лишены шиповидных выростов, характерных для питающихся науплиусов усоногих. Тюркье (Turquier, 1967b) указывал только 4-ю (5-ю) стадию (т.е. последнюю перед циприсовидной личинкой) как метанауплиус (рис. 44 е), таким образом, рассматривая предыдущие как ортонауплиусы. Этот факт вызывает большие сомнения. Обычно у *Thecostraca* уже первые стадии являются метанауплиусами, обладающими рудиментами максилл (Grygier, 1983, 1987a). Мои собственные исследования *Facetotecta* показали, что, по крайней мере, уже вторая науплиальная стадия у них — метанауплиус.

Метаморфоз науплиальных стадий в циприсовидную занимает 6–10 дней, причем первые науплиальные стадии существуют несколько часов, а последние — несколько дней.

Поскольку науплиусы не питаются, у них редуцированы ротовое и анальное отверстия. В остальном же это типичные науплиусы *Cirripedia*, обладающие развитым головным щитом с четкими фронтолатеральными рожками у переднего конца и развитыми вентральным торако-абдоминальным выростом и парой абдоминальных шипов на заднем конце (рис. 44). Типичные палочковидные фронтальные филаменты расположены на вентральной стороне у науплиального глаза (рис. 44 в, д). Утинومي (Utinomi, 1961) указывает также наличие рудиментов (зачатков) сложных глаз у 1 (2) науплиальной стадии, вероятно, потому что они расположены у оснований фронтальных филаментов (рис. 44 в). Этот факт вызывает определенные сомнения, как и наличие у этой стадии рудимента (зачатка) цементной железы (рис. 44 в). Эти структуры являются органами циприсовидной личинки, так, по крайней мере, сложные глаза закладываются у последней науплиальной стадии *Thecostraca* (Kolbasov & Нøeg, 2003).

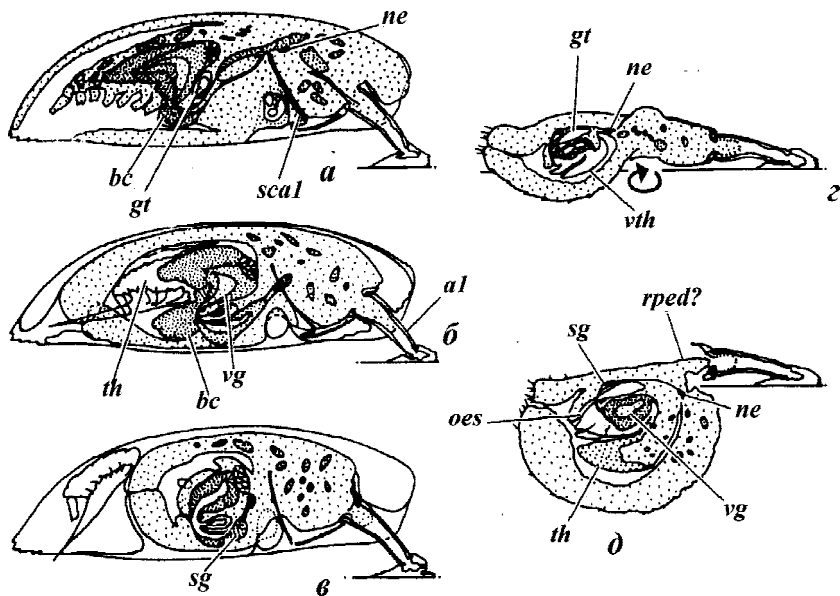


Рис. 45. Метаморфоз *Trypetesa nassarioides* (Cirripedia Acrothoracica), самка. *a* — осевшая циприсовидная личинка, начало разрушения личиночных тканей; *б* — линяющая циприсовидная личинка; *в* — ранняя постциприсовидная стадия или пупа («куколка»), начало переориентации тканей и органов; *з* — поздняя «куколка», головной щит (карапакс) циприсовидной личинки сбрасывается, органы и ткани поворачиваются примерно на 180° относительно рудимента «стебелька» (указано стрелкой), начало сверления норки; *д* — ювениль самки сразу после линьки «куколки» (из: Schram, 1986, по: Turquier, 1970b). Обозначения: *al* — антеннулы; *bc* — буккальный (ротовой) конус; *gt* — кишка; *ne* — науплиальный глаз; *oes* — пищевод; *rped?* — рудимент стебелька?; *scal* — склериты антеннул; *sg* — надпищеводный (головной) ганглий; *th* — торакс; *vg* — вентральный ганглий; *vth* — зачаток торакса.

Fig. 45. Metamorphosis of *Trypetesa nassarioides* (Cirripedia Acrothoracica), female. *a* — attached cypris larva, tissue breakdown beginning; *б* — cypris larva undergoing moult; *в* — early postcyprid stage or «pupa», tissue reorientation advanced; *з* — late «pupa», head shield (carapace) moulted, organs and tissue rotate approximately on 180° in relation to «peduncle» rudiment (indicated by arrow), burrow excavation begins; *д* — juvenile female immediately after pupal moult (from Schram, 1986 — by Turquier, 1970b). Abbreviations: *al* — antennules; *bc* — buccal (mouth) cone; *gt* — gut; *ne* — naupliar eye; *oes* — oesophagus; *rped?* — peduncle rudiment?; *scal* — antennular sclerites; *sg* — supraoesophageal (head) ganglion; *th* — thorax; *vg* — ventral ganglion; *vth* — vestige of thorax.

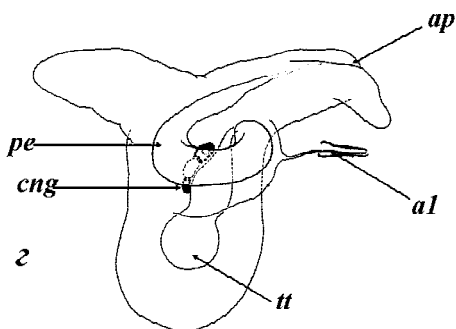
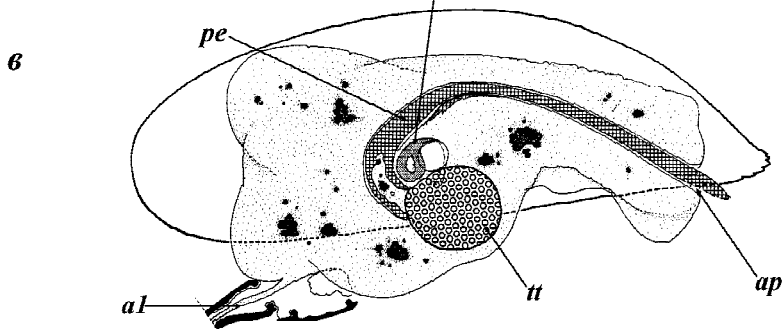
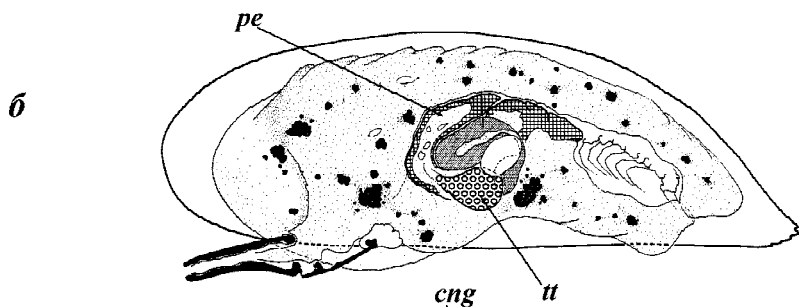
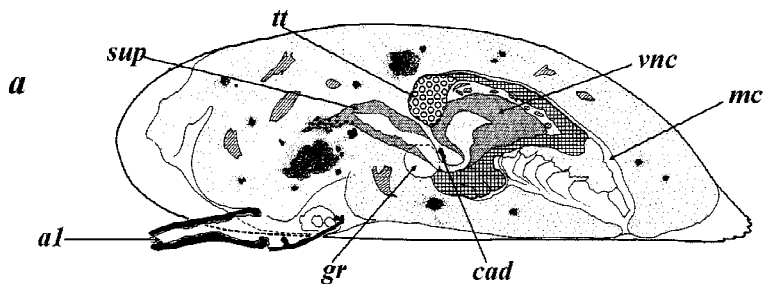


Рис. 46. Метаморфоз *Trypetesa* (Acrothoracica), самец. *a* — осевшая ципривидная личинка, начало разрушения личиночных тканей; *б* — сгибание внутреннего тела на 90°, начало закладки органов самца; *в* — молодой самец сбрасывает остатки головного щита ципривидной личинки; *г* — сформировавшийся самец (по: Turquier, 1971a). Обозначения: *al* — антеннулы; *ap* — апертуральная щель?; *cad* — аддуктор ципривидной личинки; *cng* — центральный ганглий; *gr* — рудимент кишки; *mc* — мантийная полость; *pe* — пенис; *sup* — надпищеводный ганглий; *tt* — семенник; *vnc* — вентральный нервный ствол.

Fig. 46. Metamorphosis of *Trypetesa* (Acrothoracica), male. *a* — settled cypris larva, larval tissue breakdown beginning; *б* — bent of internal body on 90°, beginning of male tissue origination; *в* — young male sheds off remnants of cyprid carapace; *г* — formed male (from Turquier, 1971a). Abbreviations: *al* — antennules; *ap* — apertural slit?; *cad* — cyprid adductor muscle; *cng* — central ganglion; *gr* — gut rudimment; *mc* — mantle cavity; *pe* — penis; *sup* — supraoesophagial ganglion; *tt* — testis; *vnc* — ventral nerve cord.

Науплиусы обладают типичными плавательными науплиальными конечностями — одноветвистыми антеннулами и двуветвистыми антеннами и мандибулами, покрытыми плавательными щетинками. Лабрум, обычно развитый у науплиусов усконогих, редуцирован. Кишечник, особенно на ранних стадиях, заполнен гранулами желтка. Последняя науплиальная стадия, как и у других Thecostraca, несет внутри зачатки 6 плавательных тораклоподов циприсовидной личинки (рис. 44 е).

Последняя науплиальная стадия линяя, превращается в особую циприсовидную личинку, характерную только для Thecostraca и служащую для оседания на субстрат.

Отметим что процесс оседания и метаморфоз циприсовидных личинок *Acrothoracica* различен для самок и самцов, а поэтому более сложен, чем у гермафродитов *Thoracica*. Было показано, что циприсовидные личинки самок *Trypetesa* нуждаются для оседания в присутствии рака-отшельника в раковине гастропод, при этом они оценивают состояние самой раковины (ее размеры, тип и степень ее коррозии). Циприсовидные личинки самцов нуждаются в присутствии самки, не обязательно половозрелой, так как я наблюдал осевших самцов на молодых самках различных видов *Lithoglyptida*.

Метаморфоз циприсовидной личинки самки состоит в следующем (рис. 45). Оседание и прикрепление личинки ведет к образованию особой «куколки» (пупы) после линьки (рис. 45 в). Происходит разрушение ларвальных тканей, а «куколка» претерпевает дальнейший метаморфоз, в ходе которого происходит вращение тела примерно на 180° относительно рудимента прикрепительных антеннул, который был неправильно гомологизирован Тюркье (Turquier, 1970b) со стебельком у *Thoracica* (рис. 45 г). Одновременно происходит закладка будущих органов и частей самки. Эти процессы приводят к образованию ранней ювенили, начинающей сверление норки и погружение в субстрат хозяина химическим и механическим путями (рис. 45 д) (у этой стадии уже имеются чешуйки для сверления и некоторые другие структуры взрослой самки). Параллельно идет окончательное формирование систем органов и рост тела. Причем мышца аддуктора циприсовидной личинки становится мышцей аддуктора самки, расположенной посторально под изгибом пищевода, тогда как у *Thoracica* она возникает заново преорально над изгибом пищевода (Glennner & Høeg, 1998). В конце концов, после очередной линьки циприсовидные антеннулы отпадают и начинается взрослая стадия жизненного цикла самки. Следует отметить, что эти антеннулы часто сохраняют связь с телом самки, являясь частью экзuvia (см. главу 2.4).

Наиболее полно метаморфоз циприсовидной личинки в карликового самца описан для рода *Trypetesa* (Turquier, 1971a) и вида *Weltneria zibrowii* (Turquier, 1985b). Основные этапы этого метаморфоза состоят в следую-

щем (рис. 46). Циприсовидная личинка самца оседает на самку или на стенку норки (в зависимости от видовой специфичности), начинаются процессы разрушения ларвальных тканей. Затем внутреннее тело изгибается на 90°, а большинство функциональных структур циприсовидной личинки полностью разрушаются. Происходит не только гистолиз мускулатуры, цементных желез, сложных глаз и некоторых частей нервной системы, но также исчезают все следы торакоподов, орального конуса и даже мышцы аддуктора. Зачаток семенника наоборот начинает быстро расти и формирует развитый семенник уже через 24 часа после фиксации личинки. Параллельно начинается формирование бичевидного пениса (у некоторых видов *Acrothoracica* он отсутствует). Затем молодой самец сбрасывает личиночный головной щит. В зависимости от видовой принадлежности могут формироваться боковые выросты тела — «крылья», служащие как вместилища для семенника (Kolbasov, 2002).

3.2. ЦИПРИСОВИДНЫЕ ЛИЧИНКИ ACROTHORACICA

Признаки взрослых стадий ракообразных класса Thecostraca — малоинформативны, так как ракообразные подкласса Facetotecta не известны во взрослом состоянии, а ракообразные подкласса Acrothoracida и надотряда Cirripedia Rhizosephala настолько специализированы к паразитизму, что утратили многие признаки, присущие ракообразным. Ввиду этого использование в систематике признаков, характерных только для взрослых стадий, кажется неоправданным. Альтернативой могут служить изучение личинок Thecostraca и молекулярная систематика.

Несмотря на огромные морфологические различия среди взрослых Thecostraca, большинство их представителей в каждом таксоне обладают пелагическими личинками — науплиусами и все — циприсовидными личинками. Сходное строение и гомология органов этих личинок, включая многочисленные признаки, обнаруженные на сканирующем электронном микроскопе, делают личиночные стадии крайне заманчивыми для изучения филогенетического родства между отдельными таксонами Thecostraca (Grygier, 1987a, b; Walossek *et al.*, 1996; Колбасов, 1997, 1998; Kolbasov *et al.*, 1999; Nøeg & Kolbasov, 2002; Kolbasov & Nøeg, 2007).

Виды *Acrothoracica* практикуют вынашивание эмбрионов внутри мантийной полости. Так что метаморфоз науплиальных стадий протекает у большинства видов под покровом яйцевой оболочки (Batham & Tomlinson, 1965; Tomlinson, 1969; Turquier, 1985a), а в окружающую среду выходят лишь циприсовидные личинки (Kolbasov *et al.*, 1999). Известны лишь несколько видов *Acrothoracica*, имеющие свободноплавающих науплиусов: *Lithoglyptes indicus*, *Bendtia purpurea*, *Trypetesa lampas*, *Trypetesa nassarioides*.

Последняя личиночная стадия — цирприсовидная личинка, покрытая головным щитом или карапаксом, являющимся у *Cirripedia* и *Facetotecta* цельным (одностворчатым), а у *Acrothoracida*, состоящим из двух створок. Она обладает особыми прикрепительными антеннулами, служащими для нахождения и прикрепления к субстрату, рудиментарными ротовыми конечностями, изначально развитым тораком с 6 двуветвистыми плавательными конечностями — торакоподами, абдоменом разной степени развития и тельсоном с фуркой.

Большинство работ, касающихся морфологии цирприсовидных личинок *Acrothoracida*, выполнены с использованием светового микроскопа (Berndt, 1907a; Kühnert, 1934; Batham & Tomlinson, 1965; Wells & Tomlinson, 1966; Turquier, 1967b, 1970b, 1971a, 1985a, b; Tomlinson, 1969). В большинстве случаев все сводится к простому описанию формы личинки, без дальнейшего рассмотрения ее морфологии. Пожалуй, лишь в работах Тюркье (Turquier), указанных выше, уделяется особое внимание строению внутренних органов цирприсовидной личинки и основным морфологическим перестройкам в ходе метаморфоза во взрослую стадию.

До наших исследований, с использованием электронных микроскопов цирприсовидные личинки изучались лишь в трех работах. Так Йенсен сотоварищи (Jensen *et al.*, 1994) и Хёг с коллегами (Høeg *et al.*, 1998) исследовали наружную и внутреннюю морфологию решетчатых органов у *Cirripedia*, а Мойс и другие (Moyses *et al.*, 1995) изучили строение прикрепительного органа антеннул цирприсовидных личинок *Cirripedia*. Эти работы сфокусированы на изучении отдельных признаков у 1–2 видов *Acrothoracida* (изучены только *Weltneria spinosa* и *Ttypetesa lampas*).

Для цирприсовидных личинок *Acrothoracida* отсутствуют достаточные данные по ультраструктуре, уже полученные для двух других надотрядов *Cirripedia* (Høeg, 1985; Walker, 1985, 1999; Walker *et al.*, 1987; Glenner *et al.*, 1989; Jensen *et al.*, 1994; Elfimov, 1995; Glenner & Høeg, 1995; Moyses *et al.*, 1995; Walossek *et al.*, 1996). Более полное знание микроанатомии цирприсовидных личинок *Acrothoracida* необходимо для оценки филогенетического родства как внутри *Cirripedia*, так и с остальными *Thecostraca*.

Кроме того, обязательно изучение цирприсовидных личинок различных таксонов *Acrothoracida* для выявления родственных связей и хода эволюции внутри него. До этого времени было известно, что личинки обладают различной формой головного щита, а для цирприсовидных личинок семейства *Cryptophialidae* характерна редукция торакоподов (Batham & Tomlinson, 1965; Tomlinson, 1969; Turquier, 1985a).

Поэтому были предприняты попытки более полного и тщательного изучения ультраструктуры цирприсовидных личинок *Acrothoracida*.

А. Общий вид, размеры и форма

Циприсовидные личинки Acrothoracica, прежде всего, различаются по форме. Так для видов отряда Lithoglyptida характерна веретенообразная или вытянуто-овальная форма головного щита (карапакса), целиком покрывающего тело личинки (рис. 47 а, б; 49). Сами циприсовидные личинки — «узкие», т.е. сильно сжаты латерально (рис. 49 з), их длина около 450–700 мкм. У остальных Cirripedia циприсовидные личинки не такие узкие. Может быть, такая форма личинок Acrothoracica способствует лучшему проникновению в различные щели на известковом субстрате хозяев, для более успешного их оседания (Kolbasov *et al.*, 1999). Передний конец головного щита закруглен, тогда как задний конец срезан. Дорсальный край у личинок родов *Armatoglyptes* и *Kochlorine* слегка выгнут (рис. 47 а, б; 49 в, д), тогда как личинки родов *Weltneria* и *Trypetesa* обладают более выгнутым дорсальным краем (рис. 49 а, б, е). Как следствие, циприсовидные личинки первых двух родов выглядят более вытянутыми (отношение ширины к высоте примерно 3:1 или 4:1), тогда как личинки *Weltneria* и *Trypetesa lateralis* более округлые (отношение ширины к высоте примерно 2,5:1). Хотя для циприсовидных личинок *T. lampas* характерна более вытянутая форма (отношение ширины к высоте чуть меньше 3:1) (Høeg *et al.*, 1998; Kolbasov & Høeg, 2001), т.е. этот признак несколько варьирует в пределах рода *Trypetesa*.

Вентральный край головного щита практически прямой. Задние концы карапакса плотно сомкнуты и не образуют заметного дорсального шва или щели. Часто из под створок торчат различные придатки тела: торакоподы и антеннулы (рис. 47 б; 49 в, з). Иногда у личинки, готовой к оседанию или только что осевшей, наружи находятся торакс с конечностями и прикрепительные антеннулы (рис. 49 д).

Циприсовидные личинки отряда Cryptophialida коренным образом отличаются от аналогичных отряда Lithoglyptida по своему габитусу (рис. 47 в, е, ж, з; 50). Прежде всего, их головной щит сложной формы, сужается к переднему концу, передний и задний концы закруглены (рис. 47 ж; 50 а, з, д). Головной щит не охватывает тело личинки целиком, так что ее нижняя вентральная часть покрыта мантией (рис. 50 а, в–д). На заднем конце личинки головной щит формирует заметный дорсальный шов или щель (рис. 47 в; 52 а, б). Вентральные края мантии смыкаются в задней половине (рис. 50 в). Как следствие этого, прикрепительные антеннулы у циприсовидных личинок Cryptophialida всегда расположены наружи, а щетинки рудиментов торакоподов и фуркальных ветвей маркируют задний конец. Следствием редукции торакса является уменьшение ширины циприсовидных личинок Cryptophialida, которая колеблется примерно от

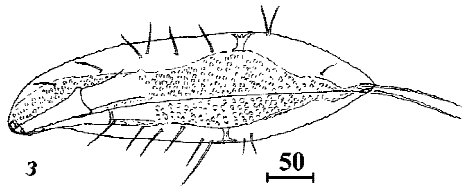
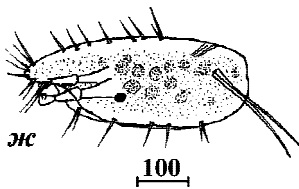
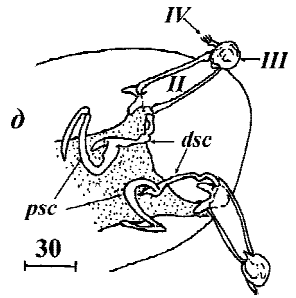
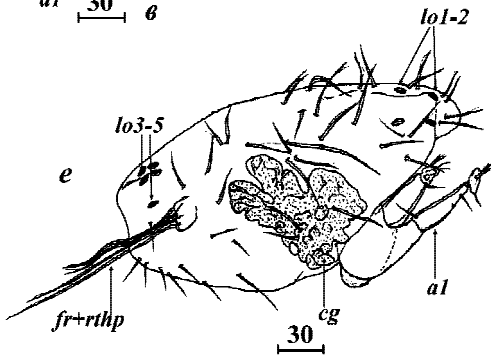
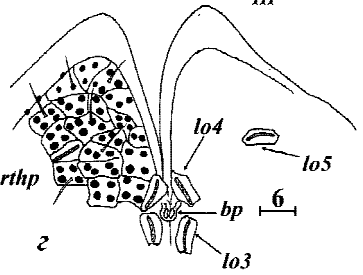
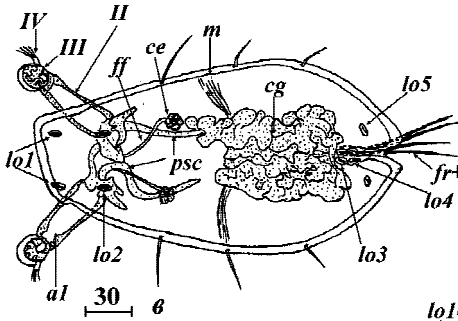
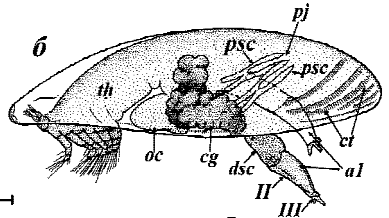
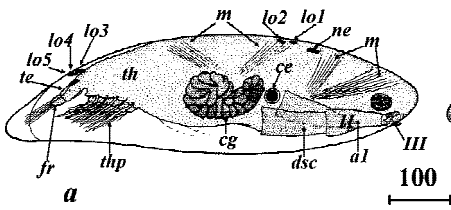


Рис. 47. Общая морфология циприсовидных личинок надотряда Acrothoracica (по: Kolbasov & Нюег, 2007), *а, б* — отряд Lithoglyptida, *в-з* — отряд Cryptophialida. *а, б* — циприсовидная личинка *Armatoglyptes habei*, вид сбоку; *в, г, д* — циприсовидная личинка *Australophialus melampygos*, вид с дорсальной стороны, задний конец с дорсальной стороны, передний конец с вентральной стороны соответственно; *е* — циприсовидная личинка *Cryptophialus heterodontus*, дорсо-латеральный вид; *жс* — циприсовидная личинка *C. gantsevichi*, вид сбоку; *з* — циприсовидная личинка *C. hoegi*, вид с вентральной стороны. Обозначения: *al* — антеннулы (*II, III, IV* — сегменты); *bp* — большая центральная пора; *ce* — сложный глаз; *cg* — цементная железа; *ct* — ктеноидные ряды внутри мантийной полости; *dsc* — дистальный склерит первого антеннулярного сегмента; *ff* — фронтальные филаменты; *fr* — фуркульные ветви; *fr+rthp* — фуркальные ветви и рудименты торакоподов; *lol-5* — решетчатые органы; *m* — мышцы; *ne* — науплиальный глаз; *oc* — ротовой конус; *pj* — «маятниковое» сочленение; *psc* — проксимальный склерит первого антеннулярного сегмента; *te* — тельсон; *th* — торакс; *thp* — торакоподы. Масштаб в мкм.

Fig. 47. General morphology of cypris larvae of Acrothoracica (from Kolbasov & Нюег, 2007), *a, b* — order Lithoglyptida, *v-z* — order Cryptophialida. *a, b* — *Armatoglyptes habei*, cypris larva, lateral view; *v, g, d* — *Australophialus melampygos*, cypris larva, dorsal view, posterior end with dorsal side, anterior end with ventral side; *e* — *Cryptophialus heterodontus*, cypris larva, dorso-lateral view; *жс* — *C. gantsevichi*, cypris larva, lateral view; *з* — *C. hoegi*, cypris larva, ventral view. Abbreviations: *al* — antennules (*II, III, IV* — segments); *bp* — big central pore; *ce* — compound eye; *cg* — cement gland; *ct* — ctenes inside mantle cavity; *dsc* — distal sclerite of first antennular segment; *ff* — frontal filaments; *fr* — furcal rami; *fr+rthp* — furcal rami and rudiments of thoracopods; *lol-5* — lattice organs; *m* — muscles; *ne* — naupliar eye; *oc* — oral (buccal) cone; *pj* — pendulary joint; *psc* — proximal sclerite of 1st antennular segment; *te* — telson; *th* — thorax; *thp* — thoracopods. Scale bars in μm.

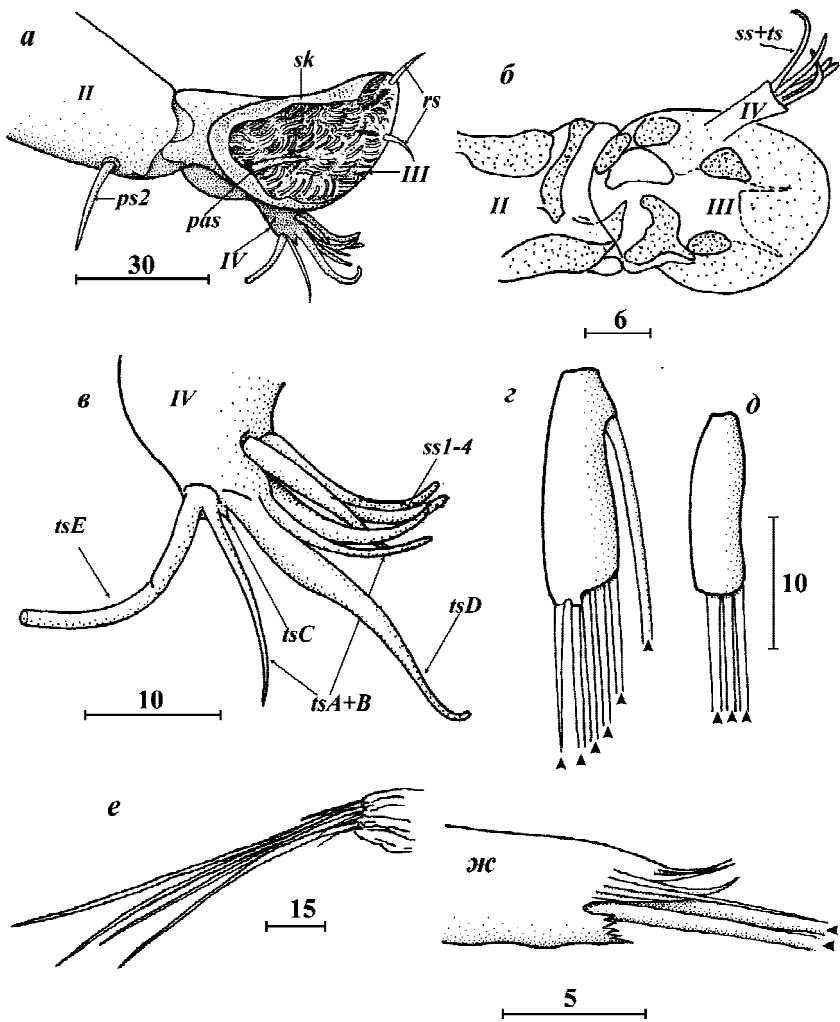


Рис. 48. Морфология придатков тела Acrothoracica (по: Kolbasov & Нøег, 2007). *a* — дистальная часть антеннулы Lithoglyptida (сегменты пронумерованы римскими цифрами); *б* — дистальная часть антеннулы Cryptophialida (сегменты пронумерованы римскими цифрами); *в* — строение четвертого антеннулярного сегмента Lithoglyptida; *г* — расположение щетинок на терминальном (втором) сегменте экзоподита торакоподов (IV) Lithoglyptida (изолированная базальная и тесно сближенные 3 субтерминальные и 2 терминальные щетинки указаны стрелками); *д* — расположение щетинок на терминальном (третьем) сегменте эндоподита торакоподов (IV) Lithoglyptida (щетинки указаны стрелками); *е* — задняя часть торакса Cryptophialida с рудиментами конечностей; *ж* — терминальная часть фуркальной ветви Lithoglyptida с двумя щетинками (указаны стрелками). Обозначения: *pas* — постаксиальная сенсилла; *ps2* — постаксиальная щетинка; *rs* — радиальные щетинки; *sk* — кутикулярный валик, окружающий прикрепительный диск; *ss1-4* — субтерминальные щетинки; *ss+ts* — объединенные субтерминальные и терминальные щетинки Cryptophialida; *ts A-E* — терминальные щетинки; *tsC* — рудиментарная терминальная щетинка. Масштаб в мкм.

Fig. 48. Morphology of body appendages of Acrothoracica (from Kolbasov & Нøег, 2007). *a* — distal part of antennule of Lithoglyptida (segments numbered in Roman); *б* — distal part of antennule of Cryptophialida (segments numbered in Roman); *в* — morphology of fourth antennular segment of Lithoglyptida; *г* — setation (arrowheads) of terminal (2nd) segment in thoracopodal exopod (IV) of Lithoglyptida (isolated seta, three subterminal and two terminal setae closely grouped); *д* — setation (arrowheads) of terminal (3rd) segment of thoracopodal endopod (IV) of Lithoglyptida; *е* — posterior part of thorax of Cryptophialida with rudiments of limbs; *ж* — terminal part of furcal rami of Lithoglyptida with two setae (arrowheads). Abbreviations: *pas* — postaxial sensillum; *ps2* — postaxial seta; *rs* — radial setae; *sk* — skirt encircling attachment disk; *ss1-4* — subterminal setae; *ss+ts* — united subterminal and terminal setae of Cryptophialida; *ts A-E* — terminal setae; *tsC* — rudimental terminal seta. Scale bars in μm .

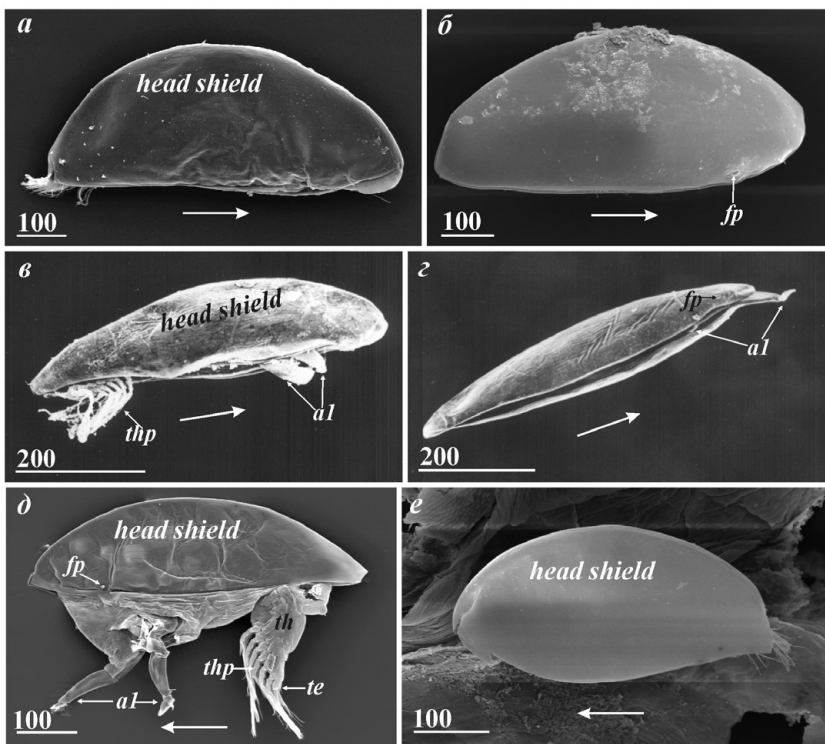


Рис. 49. Общая морфология циприсовидных личинок отряда Lithoglyptida (семейства Lithoglyptidae и Trypetesidae), стрелка указывает направление от заднего конца к переднему: *a* — *Weltneria spinosa*, вид сбоку; *б* — *W. reticulata*, вид сбоку; *в* — *Armatoglyptes habeii*, вид сбоку; *з* — *A. mitis*, вид с вентральной стороны (видна щель, ведущая в мантийную полость); *д* — *Kochlorine grebelnii*, вид сбоку, большая часть тела расположена кнаружи от головного щита, т.к. личинка готовится к оседанию; *е* — *Trypetesa lateralis*, вид сбоку (*б, е* — по: Kolbasov & Нюег, 2007; *в, з* — по: Kolbasov *et al.*, 1999; *д* — по: Колбасов, 2002). Обозначения: *al* — антеннулы; *fp* — фронтолатеральные поры; *te* — тельсон; *th* — торакс; *thp* — торакоподы. Масштаб в мкм.

Fig. 49. General morphology of cypris larvae of order Lithoglyptida (families Lithoglyptidae and Trypetesidae), arrow indicates anterior direction: *a* — *Weltneria spinosa*, lateral view; *б* — *W. reticulata*, lateral view; *в* — *Armatoglyptes habeii*, lateral view; *з* — *A. mitis*, ventral view (entrance to mantle cavity observed); *д* — *Kochlorine grebelnii*, lateral view, main part of body situates outside head shield, since larva going to settle; *е* — *Trypetesa lateralis*, lateral view (*б, е* — from Kolbasov & Нюег, 2007; *в, з* — from Kolbasov *et al.*, 1999; *д* — from Колбасов, 2002). Abbreviations: *al* — antennules; *fp* — frontolateral pores; *te* — telson; *th* — thorax; *thp* — thoracopods. Scale bars in μm.

300 до 400 мкм. Отметим, что в отличие от циприсовидных личинок *Lithoglyptida*, личинки *Cryptophialida* сплюснены в дорсо-вентральном, а не в латеральном, направлении. Поэтому личинки криптофиалид кажутся широкими. Личинки рода *Australophialus* (рис. 47 в; 50 б) более широкие (около 200 мкм в ширину, при длине 400 мкм), чем аналогичные рода *Cryptophialus* (рис. 47 з). Наружная поверхность циприсовидных личинок *Cryptophialida* часто покрыта заметными щетинками.

Внутреннее строение циприсовидных личинок *Acrothoracica* (рис. 47 а–в, д) сходно с таковым у остальных *Cirripedia*. Четырехсегментные антеннулы расположены в передней половине тела. Крупная дольчатая цементная железа, окрашенная в спирту в темно-коричневый цвет, лежит в основании первых сегментов антеннул. Парные сложные глаза, ассоциированные с палочковидными фронтальными филаментами, расположены впереди от цементной железы (рис. 47 а, в). Непарный науплиальный глаз находится у дорсального края головного щита, в передней части тела (рис. 47 а).

В передней части тела также располагаются склериты первого антеннулярного сегмента (рис. 47 б, в, д). Их форма различна у циприсовидных личинок отрядов *Lithoglyptida* и *Cryptophialida*. Так у *Lithoglyptida* проксимальные склериты имеют форму латинской «Y» (рис. 47 б), а у *Cryptophialida* — сложной «S-образной» формы (рис. 47 в, д). Мышцы ретракторы антеннул и торакса (рис. 47 а), а также мышцы аддукторы головного щита (рис. 47 в), наблюдаются в передней и средней частях тела и прикрепляются к дорсо-медиальной и боковым поверхностям головного щита. Полное описание мускулатуры личинок требует серий срезов и, желательнее, более лучшей фиксации (Walley, 1969; Нøег, 1985). Недифференцированный оральный (буккальный) конус и торакс (редуцирован у *Cryptophialida*) лежат в задней половине личинки (рис. 47 а, б; 58 з). Торакс *Lithoglyptida* несет 6 пар двуветвистых торакоподов с плавательными щетинками, абдомен рудиментарен, несет ясный тельсон с фуркальными ветвями (рис. 47 а, б).

Б. Головной щит (карапакс)

При больших увеличениях карапакс циприсовидных личинок *Lithoglyptida* выглядит гладким (рис. 51 а–д), без гексагональных клеточных гребней, характеризующих карапакс циприсовидных личинок подклассов *Facetotecta* (Schram, 1970; Itô & Takenaka, 1988; Kolbasov & Нøег, 2003; Kolbasov & Нøег, 2007) и *Ascothoracida* (Itô & Grygier, 1990), а также некоторых *Cirripedia Thoracica*. Карапакс *Lithoglyptida* лишен каких-либо крупных пор (за исключением фронтолатеральных), папилл и колесовидных органов, описанных для многих *Cirripedia Thoracica* (Elfimov, 1995). Из скульптуры карапакса *Lithoglyptida* следует выделить систему швов на

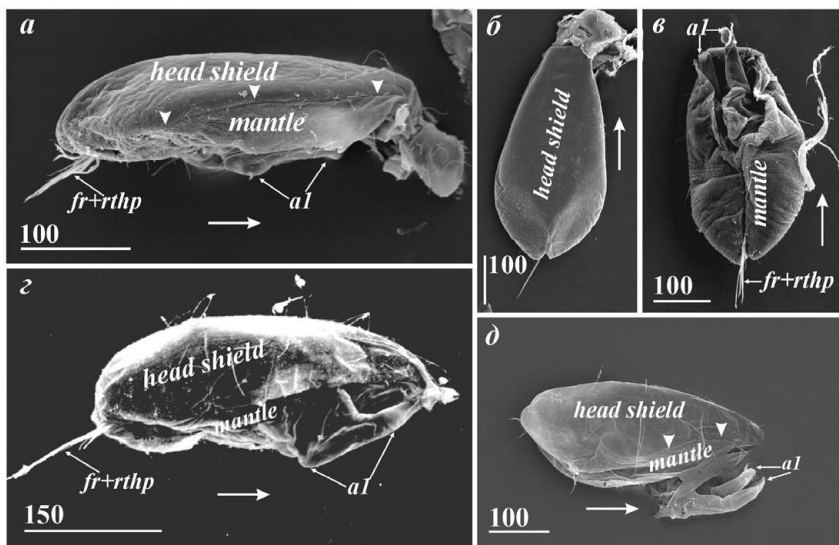


Рис. 50. Общая морфология циприсовидных личинок отряда Cryptophialida (семейство Cryptophialidae), длинная стрелка указывает направление от заднего конца к переднему, короткие стрелки — границу между головным щитом и мантией. *a* — *Australophialus turbonis*, вид сбоку; *б, в* — *A. melampygos*, вид с дорсальной и вентральной сторон; *г* — *Cryptophialus gantsevichi*, вид сбоку; *д* — *C. heterodontus*, вид сбоку (*a–в, д* — по: Kolbasov & Høeg, 2007). Обозначения: *al* — антеннулы; *fr+rthp* — щетинки фуркальных ветвей и, вероятно, рудиментов торакоподов. Масштаб в мкм.

Fig. 50. General morphology of cypris larvae of order Cryptophialida (family Cryptophialidae), long arrow indicates anterior direction, short arrows mark border between head shield and mantle: *a* — *Australophialus turbonis*, lateral view; *б, в* — *A. melampygos*, dorsal and ventral view; *г* — *Cryptophialus gantsevichi*, lateral view; *д* — *C. heterodontus*, lateral view (*a–в, д* — from Kolbasov & Høeg, 2007). Abbreviations: *al* — antennules; *fr+rthp* — setae of furcal rami and putative rudiments of thoracopods. Scale bars in μm.

переднем конце (рис. 51 а–в) и микроскопические щетинки (около 0,7 мкм в высоту), расположенные по всей поверхности карапакса (рис. 51 а–з). Эти щетинки могут быть одиночными (рис. 51 а, б), либо двойными (рис. 51 б–з), они расположены в неглубоких углублениях около 1 мкм шириной. Одиночные щетинки встречаются более часто на передней и боковых поверхностях карапакса. Продольный ряд двойных щетинок расположен вдоль дорсо-медиальной линии карапакса, начинаясь от переднего конца (рис. 51 в, з). Редкие микроскопические поры (0,5–0,6 мкм в диаметре) также можно наблюдать на поверхности карапакса (рис. 51 б).

Карапакс циприсовидных личинок отряда *Cryptophialida*, напротив, покрыт гексагональными клеточными гребнями и перфорирован заметными порами (1–2 мкм в диаметре) по всей поверхности (рис. 47 з; 52 а–в). Кроме того, поверхность карапакса покрыта частыми и заметными длинными щетинками (рис. 47 в, е, ж, з; 50 г, д; 52 б, в).

В. Фронтолатеральные поры

Циприсовидные личинки *Acrothoracica* лишены особых фронтолатеральных рожков, обнаруженных у некоторых видов *Cirripedia Thoracica*. Тем не менее, пара заметных фронтолатеральных пор, расположенных ближе к переднему концу (около 80–100 мкм от переднего конца) на вентральном крае карапакса, является характерной особенностью циприсовидных личинок отряда *Lithoglyptida* (рис. 49 з, д; 51 д–и). Фронтолатеральные поры овальной или округлой формы, их максимальная длина колеблется от 4–5 мкм у родов *Armatoglyptes*, *Kochlorine* и *Trypetesa* (рис. 51 д, ж–и) до 25 мкм у *Weltneria* (рис. 51 е). Во всех случаях отверстие фронтолатеральной поры окружено простым кутикулярным валиком без скульптуры около 1,3 мкм в высоту. Фронтолатеральные поры являются выходом фронтолатеральных желез, характерных для циприсовидных личинок усоногих ракообразных.

На карапаксе циприсовидных личинок отряда *Cryptophialida* не найдено никаких образований сходных с фронтолатеральными порами. Лишь в одном случае у *Australophialus turbonis* была обнаружена структура, напоминающая фронтолатеральную пору (рис. 52 з). Возможно это и гомологичное образование фронтолатеральным порам *Lithoglyptida*, но положение на мантии, а не на карапаксе, странно.

Г. Решетчатые органы

Решетчатые органы, описанные впервые для циприсовидной личинки торацикового усоногого *Heteralepas mystacophora* (Ельфинов, 1986), были обнаружены впоследствии у всех циприсовидных личинок *Thecostraca* (Jensen *et al.*, 1994; Kolbasov *et al.*, 1999; Nøeg & Kolbasov, 2002; Kolbasov & Nøeg, 2007). Их число, расположение и морфология являются основными

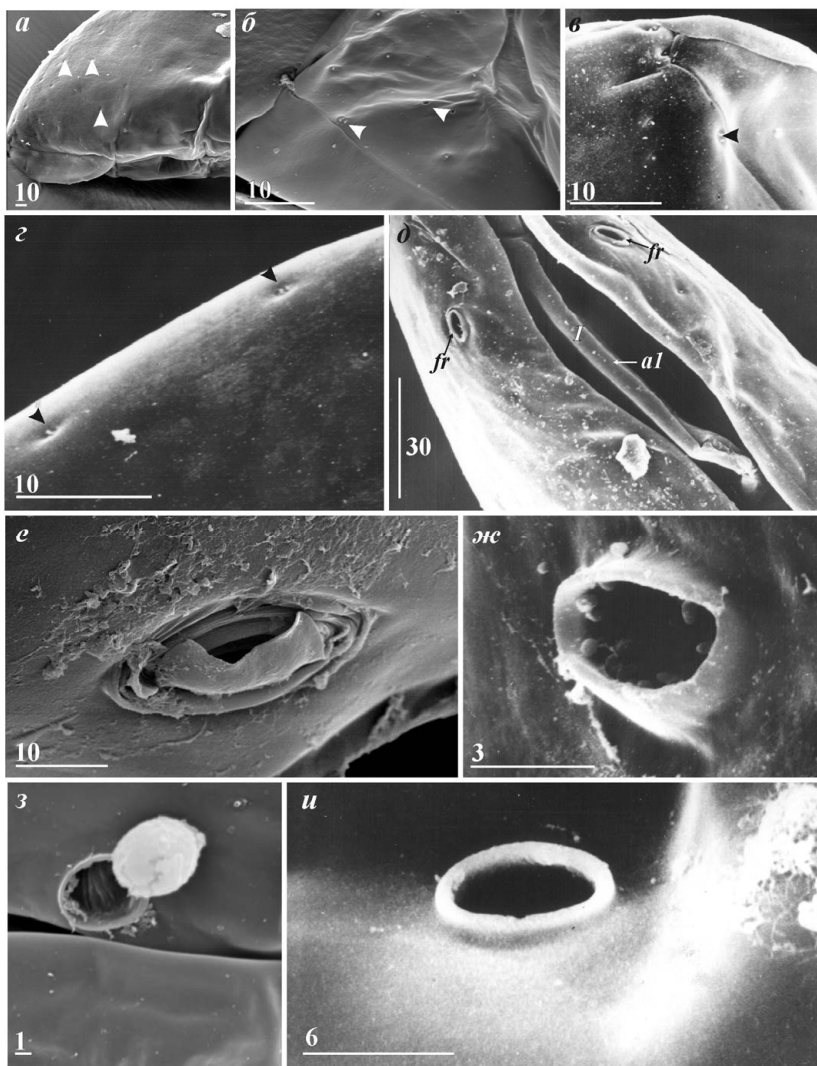


Рис. 51. Ультраструктуры головного щита циприсовидных личинок Acrothoracica отряда Lithoglyptida (семейства Lithoglyptidae и Trypetesidae). *a* — *Weltneria spinosa*, передний конец, вид сбоку, микроскопические щетинки указаны стрелками; *б* — *Kochlorine grebelnii*, передний конец, вид сбоку, двойная щетинка и пора указаны стрелками; *в* — *Armatoglyptes habei*, передний конец, вид сверху, двойная щетинка указана стрелкой; *г* — *A. habei*, двойные щетинки вдоль дорсального края (указаны стрелками); *д* — *A. mitis*, передний край, вентральная сторона, видны: вход в мантийную полость с антеннулами (I сегмент) и фронтолатеральные поры; *е-и* — фронтолатеральные поры *W. reticulata*, *A. habei*, *K. grebelnii* и *Trypetesa lampas* соответственно (*б, е, г, и* — по: Kolbasov & Нøег, 2007; *в-д, ж* — по: Kolbasov *et al.*, 1999). Обозначения: *al* — антеннулы; *fr* — фронтолатеральные поры. Масштаб в мкм.

Fig. 51. Ultrastructures of head shield of cypris larvae of Acrothoracica of order Lithoglyptida (families Lithoglyptidae and Trypetesidae). *a* — *Weltneria spinosa*, anterior end, lateral view, fine setae arrowed; *б* — *Kochlorine grebelnii*, anterior end, lateral view, double seta and pore arrowed; *в* — *Armatoglyptes habei*, anterior end, top view, double seta arrowed; *г* — *A. habei*, double setae along dorsal margin, arrowed; *д* — *A. mitis*, anterior end, ventral side with entrance to mantle cavity with antennules (1st segment) and frontolateral pores; *е-и* — frontolateral pores of *W. reticulata*, *A. habei*, *K. grebelnii* and *Trypetesa lampas* consequently (*б, е, г, и* — from Kolbasov & Нøег, 2007; *в-д, ж* — from Kolbasov *et al.*, 1999). Abbreviations: *al* — antennules; *fr* — frontolateral pores. Scale bars in μm.

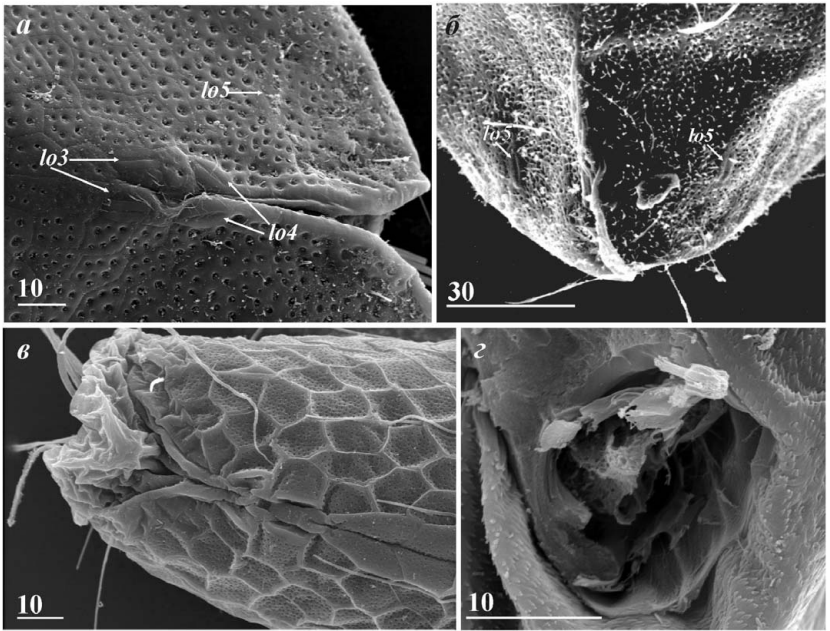


Рис. 52. Ультраструктуры головного щита циприсовидных личинок Acrothoracica отряда Cryptophialida (семейство Cryptophialidae). *a* — *Australophialus melampygos*, задний конец, дорсальная сторона; *б* — *Cryptophialus gantsevichi*, задний конец, дорсальная сторона; *в* — *C. heterodontus*, задний конец, дорсальная сторона; *з* — *Australophialus turbonis*, пора (?), передний конец, наружная мантия под головным щитом (*a, в, з* — по: Kolbasov & Høeg, 2007). Обозначения: *lo3–5* — задние пары решетчатых органов. Масштаб в мкм.

Fig. 52. Ultrastructures of head shield of cypris larvae of Acrothoracica of order Cryptophialida (family Cryptophialidae). *a* — *Australophialus melampygos*, posterior end, dorsal side; *б* — *Cryptophialus gantsevichi*, posterior end, dorsal side; *в* — *C. heterodontus*, posterior end, dorsal side; *з* — *Australophialus turbonis*, pore (?), anterior end, external mantle bellow head shield (*a, в, з* — from Kolbasov & Høeg, 2007). Abbreviations: *lo3–5* — posterior pores of lattice organs. Scale bars in μm .

таксономическими признаками при выяснении родственных связей среди Thecostraca. Морфология решетчатых органов циприсовидных личинок Acrothoracica (до начала наших работ) была исследована только для *Trypetes lampas* и частично для *Weltneria spinosa* (Jensen *et al.*, 1994). Этот значимый признак не мог быть полностью использован для изучения филогенетических связей внутри Acrothoracica и Thecostraca в целом.

Все исследованные циприсовидные личинки Acrothoracica обладают 5 парами решетчатых органов, т.е. исходным их числом для всех Thecostraca. Две передних пары расположены в передней трети личинки на дорсальной стороне карапакса, а три задние — в его задней трети (рис. 47 *а–в, е*). Причем пятая пара решетчатых органов несколько отстоит от третьей и четвертой, смещаясь на латеральную поверхность головного щита (рис. 53 *д, е; 54 жс*) — черта характерная для всех Acrothoracica, отличающая их от многих личинок других усоногих ракообразных. Тем не менее, морфология решетчатых органов у отрядов Lithoglyptida и Cryptophialida имеет существенные отличия (Kolbasov & Нøег, 2007).

Все решетчатые органы Lithoglyptida удлинненные и узкие, расположены в углублениях 7–18 мкм в длину и 0,8–1 мкм в ширину (рис. 53), причем 5 пара, как правило, наименьшей длины. Они часто имеют невысокий, но четкий медиальный киль или гребень, но не окружены кутикулярным валиком (рис. 53 *в–д*). Дно решетчатых органов перфорировано мелкими и частыми порами, образующими, так называемое, пористое поле (рис. 53 *г, ж–и*), также характерное для остальных Cirripedia.

Характерной морфологической особенностью решетчатых органов Lithoglyptida являются терминальные поры около 0,2–0,3 мкм в диаметре (рис. 53 *а–г, жс–и*). Они расположены у задних концов решетчатых органов 1-й и 3–5-й пар, тогда как терминальные поры 2 пары решетчатых органов расположены у переднего конца (рис. 53 *а–в*).

Передние и задние решетчатые органы располагаются вокруг непарных, больших, центральных пор, находящихся на дорсо-медиальной линии карапакса. Эти поры покрыты сверху сплошной эпикутикулой и представляют собой небольшие углубления (рис. 53 *а, жс*). Эти структуры характерны также и для других циприсовидных личинок Cirripedia, под ними располагается особая железа (Нøег *et al.*, 1998; Нøег & Kolbasov, 2002).

Циприсовидные личинки отряда Cryptophialida также имеют 5 пар решетчатых органов, расположенных сходно с Lithoglyptida (рис. 47 *в, е*). Тем не менее, решетчатые органы Cryptophialida (рис. 47 *в, г, е; 54*) обладают рядом существенных отличий от аналогичных у Lithoglyptida. Прежде всего, они имеют вид утолщенных табличек, как правило, пента- или гексагональных (рис. 54 *в, е, и–н*). Именно такое строение решетчатых органов делает их хорошо заметными и на световом микроскопе (рис. 47 *в, г, е*). Вероятно, именно поэтому Берндт изобразил передние решетчатые

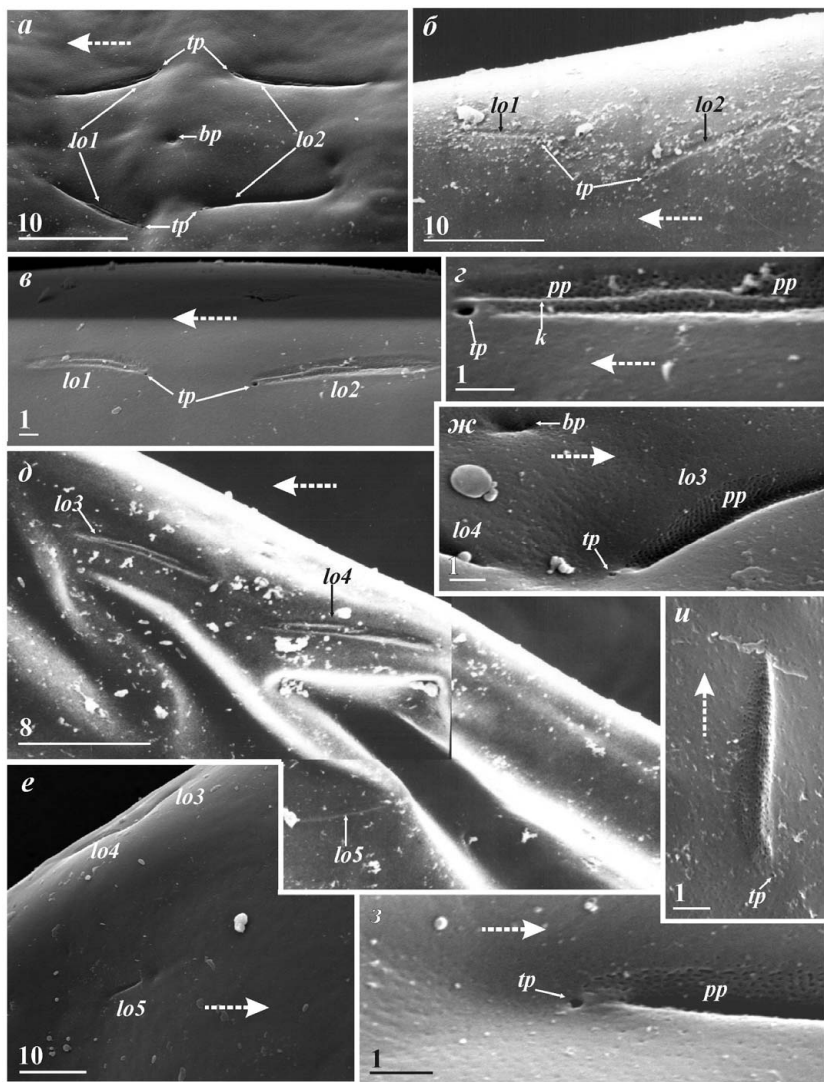


Рис. 53. Решетчатые органы Acrothoracica (отряд Lithoglyptida), пунктирная стрелка указывает направление к переднему концу. *a* — *Weltheria spinosa*, передние решетчатые органы, дорсальная сторона; *б* — *Armatoglyptes mitis*, передние решетчатые органы, вид сбоку; *в* — *Trypetesa lateralis*, передние решетчатые органы, вид сбоку; *г* — *T. lateralis*, решетчатый орган 2-й пары, вид сбоку; *д* — *A. mitis*, задние решетчатые органы, вид сбоку; *е* — *W. spinosa*, задние решетчатые органы, вид сбоку; *ж* — *W. spinosa*, решетчатый орган 3-й пары, вид сбоку; *з* — *W. spinosa*, решетчатый орган 4-й пары, вид сбоку; *и* — *W. spinosa*, решетчатый орган 5-й пары (*a, в, г, е-и* — по: Kolbasov & Høeg, 2007; *б, д* — по: Kolbasov *et al.*, 1999). Обозначения: *bp* — большая центральная пора; *k* — киль; *lo(1-5)* — решетчатые органы; *pp* — пористое поле; *tp* — терминальная пора. Масштаб в мкм.

Fig. 53. Lattice organs of Acrothoracica (order Lithoglyptida), dotted arrow indicates anterior direction. *a* — *Weltheria spinosa*, anterior lattice organs, dorsal side; *б* — *Armatoglyptes mitis*, anterior lattice organs, lateral view; *в* — *Trypetesa lateralis*, anterior lattice organs, lateral view; *г* — *T. lateralis*, lattice organ of 2nd pair, lateral view; *д* — *A. mitis*, posterior lattice organs, lateral view; *е* — *W. spinosa*, posterior lattice organs, lateral view; *ж* — *W. spinosa*, lattice organ of 3rd pair, lateral view; *з* — *W. spinosa*, lattice organ of 4th pair, lateral view; *и* — *W. spinosa*, lattice organ of 5th pair (*a, в, г, е-и* — from Kolbasov & Høeg, 2007; *б, д* — from Kolbasov *et al.*, 1999). Abbreviations: *bp* — big central pore; *k* — keel; *lo(1-5)* — lattice organs; *pp* — pore field; *tp* — terminal pore. Scale bars in μm .

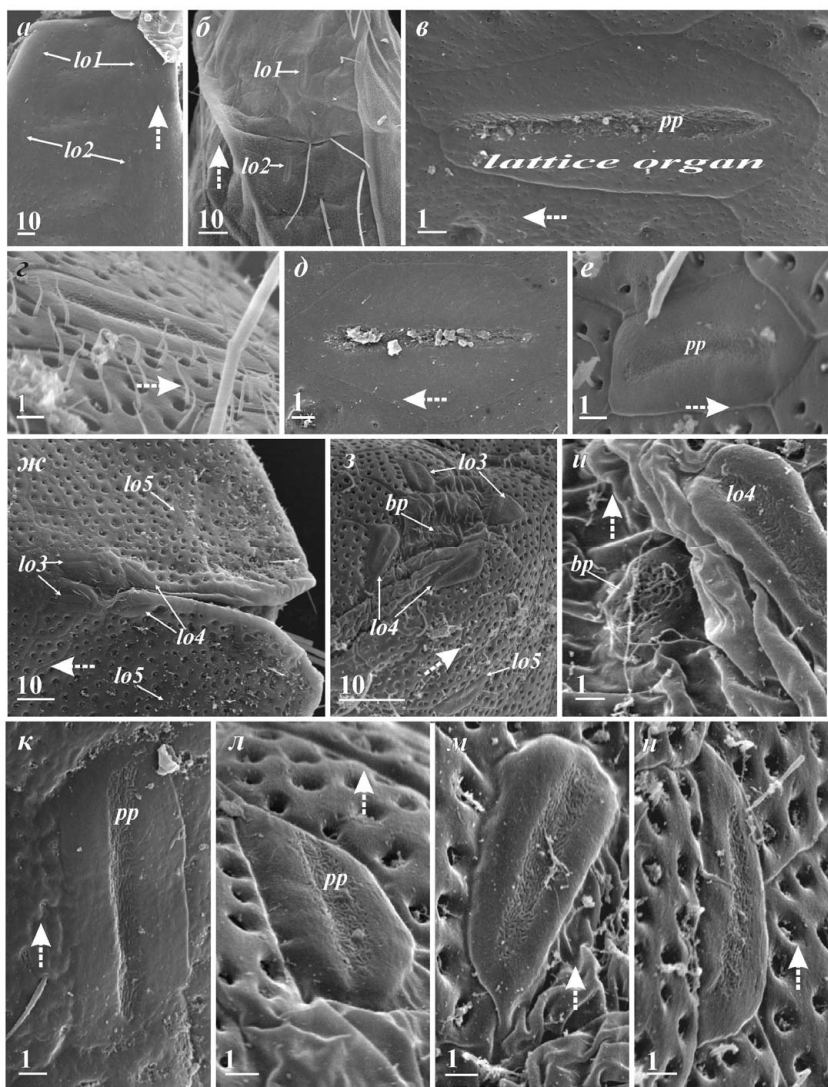


Рис. 54. Решетчатые органы Acrothoracica (отряд Cryptophialida), пунктирная стрелка указывает направление к переднему концу (по: Kolbasov & Høeg, 2007). *a* — *Australophialus melampygos*, передний конец, дорсальная сторона; *б* — *Cryptophialus wainwrighti*, передние решетчатые органы, вид сбоку; *в* — *A. melampygos*, решетчатый орган 1-й пары; *г* — *C. wainwrighti*, решетчатый орган 1-й пары; *д* — *A. melampygos*, решетчатый орган 2-й пары; *е* — *C. wainwrighti*, решетчатый орган 2-й пары; *ж* — *A. melampygos*, задние решетчатые органы, дорсальная сторона; *з* — *C. wainwrighti*, задние решетчатые органы, дорсальная сторона; *и* — *C. wainwrighti*, большая центральная пора задних решетчатых органов; *к* — *A. melampygos*, решетчатый орган 3-й пары; *л* — *C. wainwrighti*, решетчатый орган 3-й пары; *м* — *C. wainwrighti*, решетчатый орган 4-й пары; *н* — *C. wainwrighti*, решетчатый орган 5-й пары. Обозначения: *bp* — большая центральная пора; *lo(1–5)* — решетчатые органы; *pp* — пористое поле. Масштаб в мкм.

Fig. 54. Lattice organs of Acrothoracica (order Cryptophialida), dotted arrow indicates anterior direction (from Kolbasov & Høeg, 2007). *a* — *Australophialus melampygos*, anterior end, dorsal side; *б* — *Cryptophialus wainwrighti*, anterior lattice organs, lateral view; *в* — *A. melampygos*, lattice organ of 1st pair; *г* — *C. wainwrighti*, lattice organ of 1st pair; *д* — *A. melampygos*, lattice organ of 2nd pair; *е* — *C. wainwrighti*, lattice organ of 2nd pair; *ж* — *A. melampygos*, posterior lattice organs, dorsal side; *з* — *C. wainwrighti*, posterior lattice organs, dorsal side; *и* — *C. wainwrighti*, big central pore of posterior lattice organs; *к* — *A. melampygos*, lattice organ of 3rd pair; *л* — *C. wainwrighti*, lattice organ of 3rd pair; *м* — *C. wainwrighti*, lattice organ of 4th pair; *н* — *C. wainwrighti*, lattice organ of 5th pair. Abbreviations: *bp* — big central pore; *lo(1–5)* — lattice organs; *pp* — pore field. Scale bars in μm .

органы на рисунке циприсовидной личинки *Cryptophialus (Australophialus)*, правда, никак их не описав (Berndt, 1907a). Пористое поле решетчатых органов окружено сплошным толстым кутикулярным валиком (рис. 54 м). Поры пористого поля плотные, не округлые, как у *Lithoglyptida*, а вытянутые, неправильной формы (рис. 54 в, к–н). Основной морфологической характеристикой решетчатых органов *Cryptophialida*, отличающей их от остальных решетчатых органов *Acrothoracica* и многих *Thecostraca*, является полное отсутствие терминальных пор на всех 5 парах. Большую, непарную, центральную пору удалось обнаружить у заднего конца, вокруг нее располагаются 3 и 4-я пары решетчатых органов (рис. 47 з; 54 з). Эпикуткула, покрывающая большую центральную пору, перфорирована более мелкими и частыми порами (рис. 54 и).

Д. Мантия и мантийная полость

Как уже упоминалось выше, головной щит *Lithoglyptida* полностью покрывает тело циприсовидной личинки. Вследствие этого наружная поверхность мантии срастается с ним. У циприсовидных личинок отряда *Cryptophialida* головной щит не охватывает тела полностью, оставляя вентральную часть мантии свободной. Как следствие этого, основные структуры мантии *Lithoglyptida* сосредоточены на внутренней поверхности (мантийной полости), а у *Cryptophialida* — на ее наружной стороне.

Мантийная полость циприсовидных личинок *Lithoglyptida* содержит тело личинки с ее основными органами (антеннулами, тораксом с придатками и т.д.) (рис. 55 а, б). Внутренняя поверхность мантии образует продольную складку (край), тянущуюся вдоль вентральных концов карапакса и отстоящую от них на 8–18 мкм (рис. 55 б, в). Край этой складки бахромчатый, с частыми выростами.

В передней части мантийной полости расположены несколько (5) ктенонидных рядов выростов, параллельных вентральному краю карапакса (рис. 47 б; 55 з). Каждый такой ряд образован плотными кутикулярными выростами 3–5 мкм в высоту (рис. 55 д). Наличие аналогичных рядов в задней части проследить не удалось.

Край мантии циприсовидных личинок *Cryptophialida*, покрывающей тело с вентральной стороны, также бахромчатый (рис. 55 е). Наружная поверхность мантии покрыта плотным ковром из острых шиповидных выростов (рис. 55 е–з), размеры которых колеблются от 0,3 до 1 мкм. Интересно отметить, что концы этих выростов чаще направлены к заднему концу личинки. Отдельные щетинки также встречаются на поверхности мантии.

Е. Антеннулы

Морфология прикрепительных антеннул циприсовидных личинок является, наряду со строением решетчатых органов, основным таксономи-

ческим признаком при построении филогении класса Thecostraca. Поэтому следует уделить особое внимание их ультраструктуре в надотряде Acrothoracica.

Четырехсегментные антеннулы характерны для всех циприсовидных личинок Cirripedia. Общая морфология этих конечностей у Acrothoracica сходна с аналогичной у остальных усоногих ракообразных. Первый и второй сегменты наибольшие, третий сегмент подкововидный, служит для прикрепления к субстрату и несет рудиментарный четвертый сегмент, прикрепленный латерально (рис. 47 *a–в*; 55 *a*; 56 *a*). Такая унифицированная морфология антеннул Cirripedia вызвана их одинаковой функцией у циприсовидных личинок этого подкласса — поиском подходящего субстрата и оседанием (прикреплением) на него. Различного рода сенсиллы и другие щетинки, а также прикрепительный диск третьего сегмента служат для выполнения этой функции. Цементные железы (рис. 47 *a, в*), расположенные у основания первых сегментов антеннул, открываются на прикрепительном диске (подошве) третьего сегмента и выделяют особый цемент, служащий для прикрепления к субстрату.

Антеннулы у циприсовидных личинок Lithoglyptida, находящихся в мантийной полости самок, располагаются внутри мантийной полости личинки (рис. 55 *a, б*; 56 *a*). Тогда как у циприсовидных личинок Cryptophialida они всегда расположены наружи (рис. 50 *a, в–д*; 57 *a*). Существенные отличия, кроме упомянутых выше — различных склеритов первого антеннулярного сегмента, наблюдаются в строении четвертых антеннулярных сегментов Lithoglyptida и Cryptophialida, поэтому строение остальных сегментов будет рассмотрено для обоих отрядов.

Первый сегмент (рис. 47 *a, e*; 49 *д*; 50 *г*; 56 *a*; 57 *a*) наиболее массивный, около 80–100 мкм в длину и 40–60 мкм в ширину, латерально уплощен и лишен щетинок. Как и у остальных усоногих этот сегмент имеет коническую (Lithoglyptida) или треугольную (Cryptophialida) форму и соединяется с цилиндрическим вторым сегментом (Høeg, 1985). Проксимальный склерит, упомянутый ранее, расположен в основании и несет два, направленных вперед «стержня» (рис. 47 *б*; 55 *б*) у Lithoglyptida и большинства других Cirripedia, или «S-образной» формы у Cryptophialida (рис. 47 *в, д*). Дистальный склерит соединяется с цилиндрическим вторым сегментом. Первый сегмент, как правило, целиком расположен внутри мантийной полости (у Lithoglyptida), но может высовываться наружу в процессе «хождения» по субстрату и прикрепления (рис. 49 *д*).

Второй антеннулярный сегмент (рис. 47 *a–в*; 56 *a*; 57 *a*) цилиндрический, около 70–100 мкм в длину. Его вентральный (постаксиальный) край может быть прямым или слегка вогнутым, дорсальный край слегка выгнут, реже вогнут. Ширина сегмента уменьшается от проксимального (35–40 мкм) к дистальному (12–20 мкм) концу. Заметная постаксиальная ще-

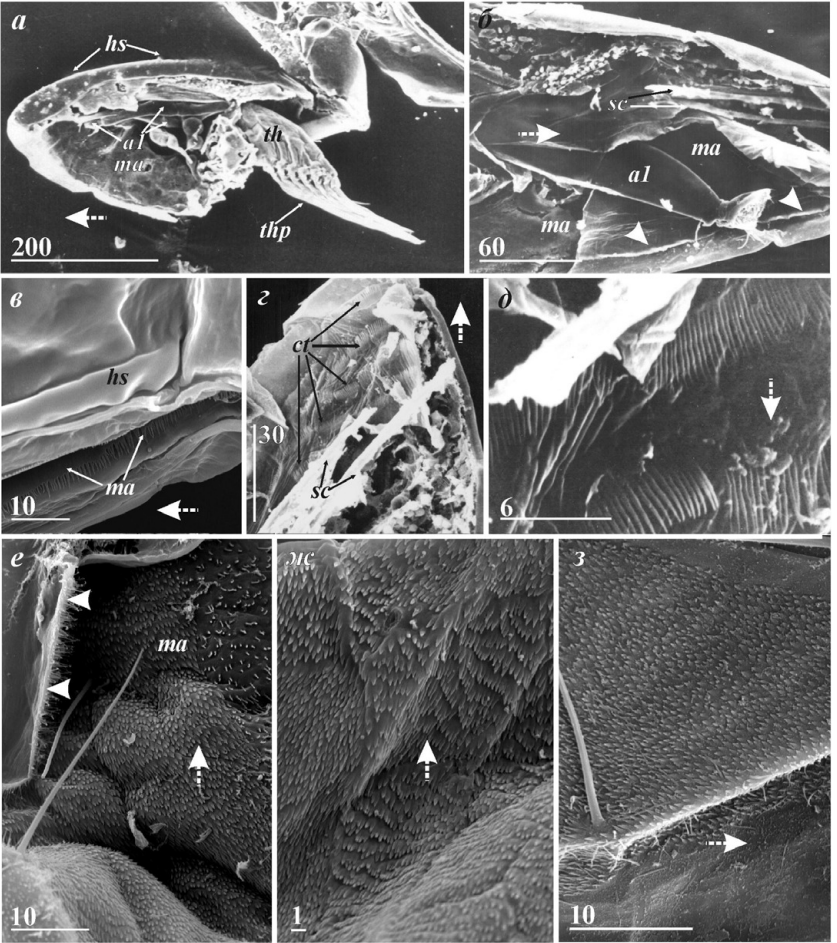


Рис. 55. Мантия и мантийная полость циприсовидных личинок Acrothoracica, пунктирная стрелка указывает направление к переднему концу. *a* — *Trypetesa lampas*, вскрытая мантийная полость с телом, вид сбоку (левая часть головного щита удалена); *б* — *Armatoglyptes mitis*, передняя половина мантийной полости, вид сбоку (правая часть головного щита удалена, подстилающий край мантии указан стрелками); *в* — *Weltneria spinosa*, вход в мантийную полость (щель между вентральными краями головного щита); *г* — *Armatoglyptes habei*, передний конец, левая сторона головного щита удалена, внутренняя поверхность мантии несет ктеноидные кутикулярные ряды; *д* — *A. habei*, ктеноидные кутикулярные ряды мантии у переднего конца; *е* — *Australophialus melampygos*, передняя часть мантии, край указан стрелками; *ж* — *A. turbonis*, передняя часть мантии; *з* — *Cryptophialus heterodontus*, задняя часть мантии (*a* — по: Kolbasov & Høeg, 2001; *б, г, д* — по: Kolbasov *et al.*, 1999; *в, е, з* — по: Kolbasov & Høeg, 2007). Обозначения: *al* — антеннулы; *ct* — ктеноидные ряды; *hs* — головной щит; *ma* — мантия; *sc* — проксимальные склериты первого антеннулярного сегмента; *th* — торакс; *thp* — торакоподы. Масштаб в мкм.

Fig. 55. Mantle and mantle cavity of cypris larvae of Acrothoracica, dotted arrow indicates anterior direction. *a* — *Trypetesa lampas*, mantle cavity with body (left valve of carapace removed); *б* — *Armatoglyptes mitis*, anterior half of mantle cavity, lateral view (right valve of carapace removed, margin of mantle arrowed); *в* — *Weltneria spinosa*, entrance to mantle cavity (slit between ventral margins of carapace); *г* — *Armatoglyptes habei*, anterior end (left valve of carapace removed, internal surface of mantle bears rows of cuticular ctenes); *д* — *A. habei*, rows of cuticular ctenes at anterior end; *е* — *Australophialus melampygos*, anterior part of mantle (margin arrowed); *ж* — *A. turbonis*, anterior part of mantle; *з* — *Cryptophialus heterodontus*, posterior part of mantle (*a* — from Kolbasov & Høeg, 2001; *б, г, д* — from Kolbasov *et al.*, 1999; *в, е, з* — from Kolbasov & Høeg, 2007). Abbreviations: *al* — antennules; *ct* — rows of ctenes; *hs* — carapace (head shield); *ma* — mantle; *sc* — proximal sclerites of first antennular segment; *th* — thorax; *thp* — thoracopods. Scale bars in μm .

тинка 2 (номер 13 в классификации Nott & Foster (1969)), расположена вентрально у дистального конца (рис. 56 *г*; 57 *а-в*). Эта щетинка характерна для циприсовидных личинок усоногих (Glennner *et al.*, 1989; Moyses *et al.*, 1995; Kolbasov *et al.*, 1999). Мне не удалось обнаружить другие щетинки на этом сегменте, лишь небольшая ктеноидная чешуйка из 7–10 отдельных выростов (*fringes*) (рис. 56 *б*) расположена на боковой поверхности ближе к базальному краю сегмента.

Третий сегмент характерной подкововидной формы (рис. 48 *а*; 56 *в-е*; 57 *б-г*), около 30–40 мкм в длину и 15–20 мкм в ширину. Щетинки концентрируются вокруг прикрепительного диска или на нем. Хорошо развитый кутикулярный валик («skirt» в понимании Moyses *et al.*, 1995) окружает поверхность прикрепительного диска (рис. 48 *а*; 56 *г, е*; 57 *б, г*). Прикрепительный диск — морфологически вентральный (рис. 56 *г-е*; 57 *а-г*), покрыт плотным ковром из кутикулярных виллей. В центре прикрепительного диска иногда заметен радиальный рисунок неправильной формы, обусловленный отсутствием виллей в этом месте (рис. 57 *г*). Аксиальный сенсорный орган (сенсиллу) обнаружить не удалось, но у других циприсовидных личинок он часто скрыт под кутикулярными виллями (Moyse *et al.*, 1995). Тем не менее, «не нахождение» этой структуры у множества экземпляров циприсовидных личинок разных видов *Acrothoracica* свидетельствует в пользу ее отсутствия. Хорошо развитая постаксиальная сенсилла (*pas*) расположена у постаксиального края сегмента между кутикулярными виллями и кутикулярным валиком (рис. 48 *а*; 56 *д-ж*). Две щетинки расположены на дистальном, преаксиальном крае сегмента (рис. 48 *а*; 56 *г*; 57 *в, г*) и представляют собой радиальные сенсиллы, имеющиеся также у циприсовидных личинок *Cirripedia Thoracica*. Небольшая постаксиальная щетинка 3 (*ps3*) расположена на латеральной поверхности третьего сегмента, недалеко от основания четвертого (рис. 56 *в*; 57 *в*). У циприсовидных личинок других надотрядов *Cirripedia: Thoracica* и *Rhizosephala* эта щетинка развита в заметную сенсиллу (Nott & Foster, 1969; Moyses *et al.*, 1995). Сочленение между вторым и третьим сегментами покрыто снаружи сочленяющей (артроподиальной) мембраной (рис. 56 *г*; 57 *б*).

Четвертый — самый мелкий из всех антеннулярных сегментов. Но, несмотря на его малые размеры, он, вероятно, играет существенную роль в процессе оседания личинки. Его положение рядом с прикрепительным диском (рис. 48 *а, б*; 56 *в, г*; 57 *б, ж*) и вооружение щетинками разной морфологии (рис. 48 *в*; 56 *ж-к*; 57 *д-ж*) свидетельствуют в пользу этого.

Четвертый сегмент причленяется латерально к третьему антеннулярному сегменту (рис. 56 *в*; 57 *б*), его высота колеблется от 5 мкм (*Armatoglyptes*, *Kochlorine*, *Trypetesa*) до 10–12 мкм (*Weltneria*, *Australophialus*, *Cryptophialus*). При этом, четвертый сегмент *Lithoglyptida* — более мас-

сивный, пеньковидный (отношение длины к ширине 5:4 или 3:2), а у *Cryptophialida* — он палочковидный (отношение длины к ширине не более чем 3:1). Как и у циприсовидных личинок усоногих надотряда *Thoracica* (Clare & Nott, 1994), четвертый сегмент *Lithoglyptida* несет субтерминальные и терминальные щетинки (4 субтерминальных и 5 терминальных). Терминология этих щетинок дается по схемам, приведенным в работах Gibson & Nott (1971), Clare & Nott (1994), Glenner & Høeg (1995), Walossek *et al.* (1996), Kolbasov *et al.* (1999) и Kolbasov & Høeg (2007). К сожалению, щетинки четвертого сегмента циприсовидной личинки *Kochlorine* были частично отломаны, поэтому трудно судить об их ультраструктуре, можно только констатировать наличие субтерминальных и терминальных щетинок. Наиболее просто вооружен четвертый антеннулярный сегмент у циприсовидных личинок родов *Armatoglyptes* и *Trypetesa* (рис. 48 в; 56 з, к). Субтерминальные щетинки (4) расположены близко друг к другу, морфологически идентичны, примерно равной длины (9 мкм и 5 мкм соответственно) и сходны с аналогичными у усоногих надотряда *Thoracica*. Напротив, у усоногих надотряда *Rhizocephala*, ведущих паразитический образ жизни, характер вооружения четвертого сегмента сильно изменен (Walossek *et al.*, 1996; Walker, 1999).

Хотя терминальные щетинки у *Armatoglyptes* и *Trypetesa* различны по длине и ширине, эти отличия недостаточны для установления твердой гомологии с аналогичными у *Thoracica*, формирующими эстетаски, имеющими сетулы и т.д. (Gibson & Nott, 1971; Clare & Nott, 1994; Glenner & Høeg, 1995; Kolbasov *et al.*, 1999).

Терминальные щетинки расположены на верхушке сегмента и окружены низкой кутикулярной складкой (рис. 56). Их — 5 у родов *Armatoglyptes* и *Trypetesa* (рис. 56 з, к), но всего 3 у *Weltneria* (рис. 56 и). Все терминальные щетинки у *Armatoglyptes* и *Trypetesa* лишены тонких сетул. У *Armatoglyptes* щетинки *A* и *B* равной длины, тонкие, щетинка *D* длиннее (13 мкм) и утолщена в базальной половине, щетинка *E* крупная, изодиаметричная (равного диаметра по всей длине), слегка изогнута, с крупной порой на верхушке, щетинка *C* рудиментарна (рис. 56 з). У *Trypetesa* только щетинка *D* легко распознаваема, 13 мкм в длину, лентовидная, сужается к вершине, другая щетинка короче, 8 мкм в длину, раздваивается у вершины, три оставшихся щетинки одной длины, изодиаметричные, с порами на концах (рис. 56 к).

Циприсовидная личинка рода *Weltneria* имеет более сложное вооружение четвертого антеннулярного сегмента (рис. 56 и). Субтерминальные щетинки (4) здесь также обычного строения, зато терминальные имеют различную ультраструктуру. Щетинка *D* 13 мкм в длину и 3 мкм в ширину у основания, целиком покрыта многочисленными листовидными сетулами и формирует явный эстетаск. Остальные две щетинки (рудиментар-

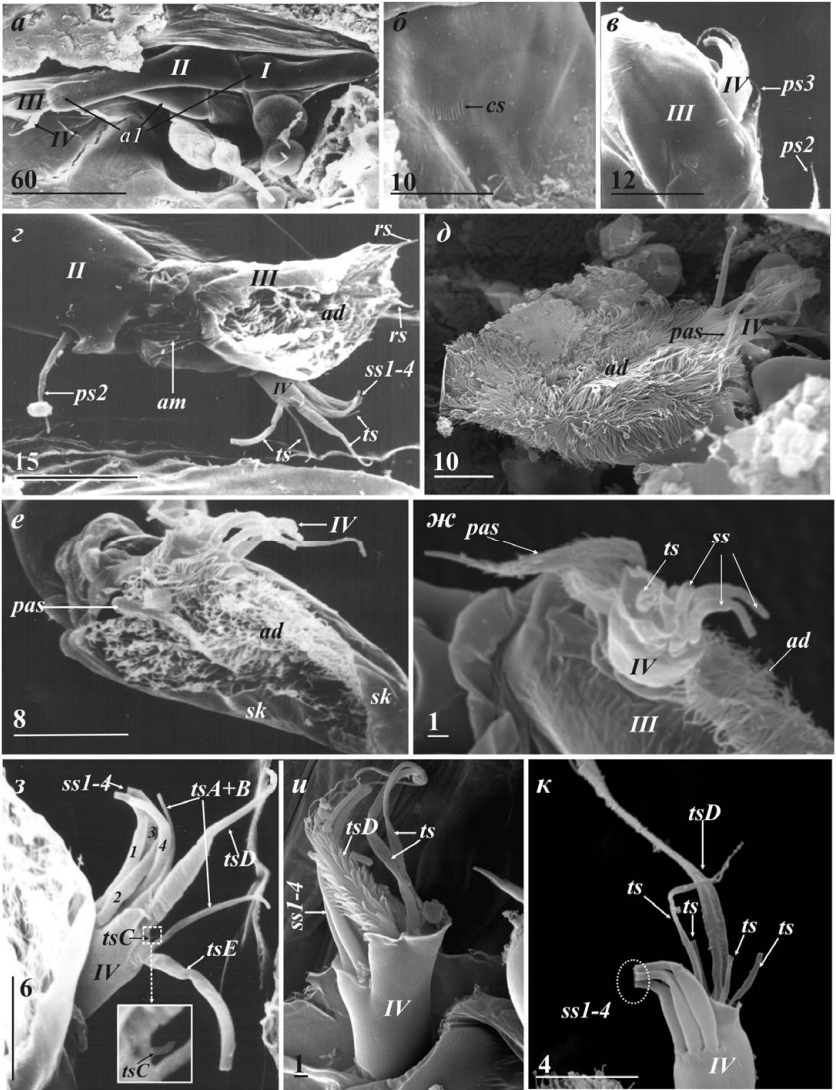


Рис. 56. Морфология антеннул Acrothoracica (отряд Lithoglyptida), сегменты антеннул пронумерованы римскими, щетинки — арабскими цифрами. *a* — *Trypetesa lampas*, антеннулы внутри мантийной полости, вид сбоку; *б* — *Armatoglyptes habei*, ктеноидная чешуйка на боковой поверхности второго сегмента; *в* — *A. habei*, дорсальная (преаксиальная) сторона III сегмента, виден боковой IV сегмент; *г* — *A. habei*, дистальная часть антеннулы; *д* — *Weltneria spinosa*, поверхность прикрепительного диска III сегмента; *е* — *A. mitis*, поверхность прикрепительного диска III сегмента; *ж* — *Kochlorine grebelnii*, III и IV сегменты; *з, и, к* — *A. habei*, *W. spinosa*, *T. lampas*, IV сегменты (*в, г, е, з* — по: Kolbasov *et al.*, 1999; *а, ж, и, к* — по: Kolbasov & Høeg, 2007). Обозначения: *al* — антеннулы; *ad* — прикрепительный диск III сегмента антеннул; *am* — сочленяющая «мембрана» (между II и III сегментами); *cs* — ктеноидная чешуйка; *pas* — постаксиальная сенсилла; *ps2* — постаксиальная щетинка 2; *ps3* — постаксиальная щетинка 3; *rs* — радиальные щетинки; *sk* — кутикулярный валик, окружающий прикрепительный диск; *ss1–4* — субтерминальные щетинки IV сегмента; *ts(A–E)* — терминальные щетинки IV сегмента; *tsC* — рудиментарная терминальная щетинка IV сегмента. Масштаб в мкм.

Fig. 56. Antennular morphology of Acrothoracica (order Lithoglyptida), antennular segments numbered in Roman, setae — in Arabic. *a* — *Trypetesa lampas*, antennules inside mantle cavity, lateral view; *б* — *Armatoglyptes habei*, ctene on lateral surface of second segment; *в* — *A. habei*, dorsal, preaxial side of segment III, with lateral segment IV; *г* — *A. habei*, distal part of antennule; *д* — *Weltneria spinosa*, surface of attachment disk of segment III; *е* — *A. mitis*, surface of attachment disk of segment III; *ж* — *Kochlorine grebelnii*, segments III and IV; *з, и, к* — *A. habei*, *W. spinosa*, *T. lampas*, segment IV (*в, г, е, з* — from Kolbasov *et al.*, 1999; *а, ж, и, к* — from Kolbasov & Høeg, 2007). Abbreviations: *al* — antennules; *ad* — attachment disk of segment III; *ae* — aesthetasc; *am* — articulated «membrane» (between segments II and III); *cs* — ctene; *pas* — postaxial sensillum; *ps2* — postaxial seta 2; *ps3* — postaxial seta 3; *rs* — radial setae; *sk* — cuticular skirt, encircling attachment disk; *ss1–4* — subterminal setae of segment IV; *ts(A–E)* — terminal setae of segment IV; *tsC* — rudimental terminal seta of segment IV. Scale bars in μm .

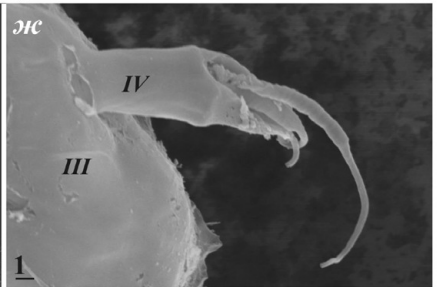
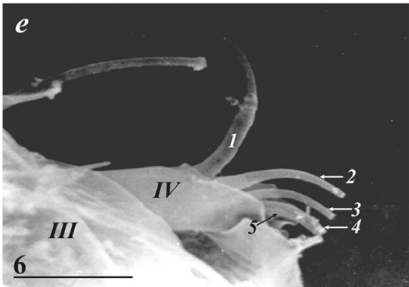
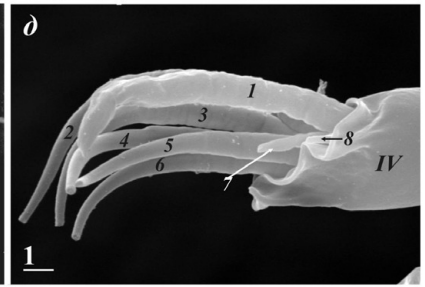
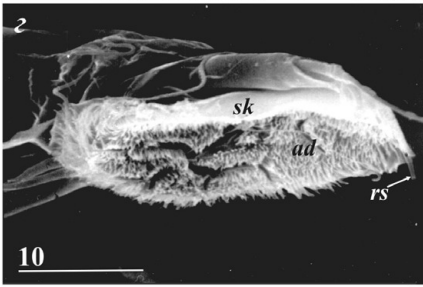
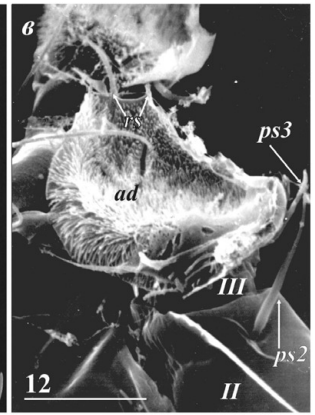
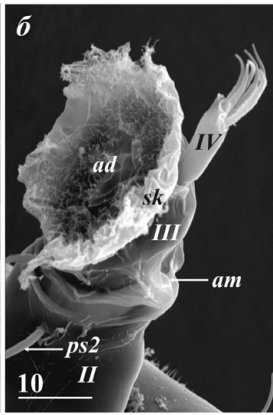
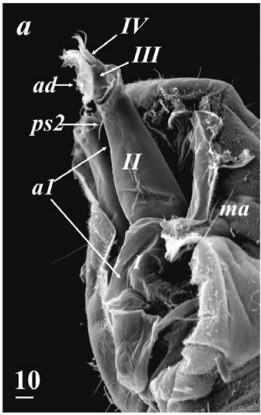


Рис. 57. Морфология антеннул Acrothoracica (отряд Cryptophialida), сегменты антеннул пронумерованы римскими, щетинки — арабскими цифрами. *a* — *Australophyalus melampygos*, антеннулы, вентральная сторона; *б* — *A. melampygos*, дистальная часть антеннулы; *в* — *Cryptophialus gantsevichi*, дистальная часть антеннулы; *г* — *C. gantsevichi*, третий сегмент, вид сбоку; *д* — *A. melampygos*, четвертый сегмент, сбоку (щетинка «1» напоминает щетинку «D» у Lithoglyptida); *е, ж* — *C. gantsevichi*, *C. heterodontus*, IV сегменты, дорсальная сторона (*a–e* — по: Kolbasov & Нøег, 2007). Обозначения: *a1* — антеннулы; *ad* — прикрепительный диск III сегмента антеннул; *am* — сочленяющая «мембрана» (между II и III сегментами); *ma* — мантия; *ps2* — постаксиальная щетинка 2; *ps3* — постаксиальная щетинка 3; *rs* — радиальные щетинки; *sk* — кутикулярный валик, окружающий прикрепительный диск. Масштаб в мкм.

Fig. 57. Antennular morphology of Acrothoracica (order Cryptophialida), antennular segments numbered in Roman, setae numbered in Arabic. *a* — *Australophyalus melampygos*, antennules, ventral side; *б* — *A. melampygos*, distal part of antennule; *в* — *Cryptophialus gantsevichi*, distal part of antennule; *г* — *C. gantsevichi*, segment III, lateral view; *д* — *A. melampygos*, segment IV, lateral view (seta «1» resembles seta «D» of Lithoglyptida); *е, ж* — *C. gantsevichi*, *C. heterodontus*, segments IV, dorsal side (*a–e* — from Kolbasov & Нøег, 2007). Abbreviations: *a1* — antennules; *ad* — attachment disk of segment III; *am* — arthropodial membrane (between segments II and III); *ma* — mantle; *ps2* — postaxial seta 2; *ps3* — postaxial seta 3; *rs* — radial setae; *sk* — cuticular skirt, encircling attachment disk. Scale bars in μm .

ную щетинку обнаружить не удалось) более длинные с плоскими широкими проксимальными половинами и тонкими, бичевидными окончаниями. Причем одна из них имеет двойное бичевидное окончание может быть образована слиянием двух щетинок своими проксимальными частями. Таким образом, здесь также могут присутствовать 4 длинных терминальных щетинки и, возможно, пятая рудиментарная.

Характер вооружения палочковидного четвертого антеннулярного сегмента ципривидных личинок *Cryptophialida* сильно отличается от такового у *Lithoglyptida* и большинства *Thoracica*. Все щетинки четвертого сегмента *Cryptophialida* являются по своему положению терминальными, т.е. субтерминальные щетинки отсутствуют (рис. 48 б, 57 д–ж). Причем, практически все эти щетинки имеют одинаковую морфологию — они лишены сетул, нет похожих на эстетаски, их размеры, в основном, идентичны, а апикальные концы большинства из них с порами. Вариации следующие: шесть щетинок четвертого сегмента у рода *Australophialus* — идентичных формы и размеров (около 10 мкм в длину), пять из них с апикальными порами, а одна без поры и напоминает щетинку «D» у *Lithoglyptida* (рис. 57 д — щетинка «I»), лишь две щетинки (седьмая и восьмая) — рудиментарные (3 и 1 мкм в длину соответственно) и лишены апикальных пор (рис. 57 д). У видов рода *Cryptophialus* удалось насчитать 5 развитых щетинок, вероятно, рудиментарные щетинки были скрыты ими или самими краями четвертого сегмента (рис. 57 е). Причем, одна из этих щетинок (8–11 мкм) в 2–2,5 раза длиннее остальных (4–5 мкм) (рис. 57 е, ж). Наличие 8 щетинок на четвертом антеннулярном сегменте *Australophialus* свидетельствует об объединении типичных субтерминальных (4) и терминальных (5) щетинок предковой формы (плезиоморфное состояние), сходной по этому признаку с ципривидными личинками отряда *Lithoglyptida*. В результате этого процесса, все щетинки стали морфологически терминальными. Характерно то, что более плезиоморфный род *Australophialus* обладает большим числом щетинок.

Ж. Торакс и торакоподы

Развитый торакс с плавательными конечностями присутствует у ципривидных личинок *Lithoglyptida* (рис. 47 а, б; 58 а–в), тогда как у *Cryptophialida* он рудиментарен (рис. 47 е; 48 е).

Торакс *Lithoglyptida* 100–120 мкм в длину и занимает заднюю треть тела ципривидной личинки (рис. 47 а, б; 58 а). Как и у других *Cirripedia*, он состоит из шести сегментов, каждый из которых несет пару двуветвистых плавательных торакоподов. У ципривидных личинок некоторых видов надотряда *Rhizocephala* (Walossek *et al.*, 1996), а также подклассов *Ascothoracida* (Grygier, 1987a; Itô & Grygier, 1990) и *Facetotecta* (Itô, 1989) был обнаружен непарный медио-вентральный отросток между последним

(б) торакальным сегментом и первым абдоминальным (или рудиментом абдомена у *Rhizosephala*), который может быть рудиментарным пенисом (его зачатком). У циприсовидных личинок *Acrothoracisca* такой структуры обнаружить не удалось (рис. 58 *г*; 60 *а*).

Торакоподы изученных видов сходны в общих чертах с торакоподами циприсовидной личинки *Trypetesa nassarioides*, описанными с помощью светового микроскопа (Turquier, 1967b). Торакоподы состоят из протоподита (кокка + базис), несущего двусегментный экзоподит и трехсегментный эндоподит (рис. 58 *г–е*, *з*). Склериты неправильной четырехугольной формы прикрывают с боков проксимальные части торакоподов (рис. 58 *в*, *з*). Все торакоподы изогнуты (по местам сочленения сегментов) в направлении заднего конца.

Первый сегмент экзоподита несет единственную большую пальчатую щетинку (*ses*), расположенную дистально и заходящую за дистальный край следующего (второго) сегмента (рис. 58 *б–е*, *з*). Эта щетинка несет ряд шиповидных выростов, направленных ко второму сегменту экзоподита. Размеры этой щетинки и ее шиповидных выростов отличны у циприсовидных личинок разных родов. Так, наибольшие размеры (35–40 мкм) этой щетинки у родов *Armatoglyptes* (рис. 58 *г*) и *Trypetesa* (рис. 58 *з*). Кроме того, шиповидные выросты этой щетинки в роде *Armatoglyptes* наиболее массивные. Циприсовидные личинки родов *Weltneria* и *Kochlorine* имеют более короткие пальчатые щетинки (20–25 мкм), вооружение которых слабее (рис. 58 *д*, *е*). Второй сегмент экзоподита несет 5 терминальных простых длинных щетинок и единственную изолированную простую щетинку, расположенную у основания сегмента (рис. 48 *г*; 58 *г*, *ж*). Заметный сгиб в сочленении часто наблюдается между первым и вторым сегментами экзоподита (рис. 58 *г*, *д*).

Эндоподит слегка короче экзоподита (рис. 58 *з*). Основной сгиб в сочленении наблюдается между вторым и третьим сегментом, но никогда между первым и вторым (рис. 58 *з*). Эти факты указывают на то, что у живой циприсовидной личинки движение (изгибание) торакоподов происходит между первым и вторым и вторым и третьим сегментами экзоподита и эндоподита соответственно. Характер вооружения экзоподита щетинками трудно проследить, т.к. он скрыт экзоподитом, но второй сегмент, похоже, несет единственную простую щетинку на дистальном конце, тогда как третий сегмент обладает тремя терминальными щетинками (рис. 48 *д*; 58 *ж*). Если это правильно, то такое вооружение соответствует аналогичному, описанному для *T. nassarioides* (Turquier, 1967b).

Циприсовидные личинки *Cryptophialida* обладают рудиментарным тораком, абдоменом и тельсоном (Batham & Tomlinson, 1965; Turquier, 1985a; Kolbasov & Høeg, 2007). Этот участок тела расположен в задней части тела (рис. 47 *е*) и маркирован длинными щетинками рудиментов торако-

Рис. 58. Торакс и торакоподы Acrothoracica (отряд Lithoglyptida). *a* — *Armatoglyptes habei*, задняя часть торакса и abdomen, вид сбоку (головной щит отломан); *б* — *Kochlorine grebelnii*, торакс с торакоподами (пронумерованы), abdomen с тельсоном и фуркой, вид сбоку; *в* — *Trypetesa lampas*, торакоподы (пронумерованы), abdomen и тельсон с фуркой, вид сбоку; *г* — *A. habei*, деталь «а», показаны 3 задних торакальных сегмента (римские цифры), экзоподиты 5-й и 6-й пары торакоподов пронумерованы арабскими цифрами, крупные стрелки указывают 3 сегмента эндоподита 6-й пары; *д* — *Weltneria spinosa*, торакоподы, вид сбоку; *е* — *K. grebelnii*, передние торакоподы, вид сбоку; *ж* — *A. habei*, торакс, вид с дорсо-латеральной стороны (крупная стрелка указывает базальную щетинку на терминальном сегменте экзоподита); *з* — *T. lampas*, зачаточный оральный конус, передние торакоподы, вид с вентральной стороны (сегменты экзо- и эндоподитов пронумерованы) (*a, г, ж* — по: Kolbasov *et al.*, 1999; *б, е* — по: Колбасов, 2002; *в, з* — по: Kolbasov & Høeg, 2001; *д* — по: Kolbasov & Høeg, 2007). Обозначения: *ab* — abdomen; *ba* — базис; *co* — кокса; *en* — эндоподит; *ex* — экзоподит; *fr* — фуркальные ветви; *hs* — головной щит; *oc* — зачаточный ротовой конус; *ses* — пильчатая щетинка на первом сегменте экзоподита; *te* — тельсон; *th* — торакс; *thp* — торакоподы. Масштаб в мкм.

Fig. 58. Thorax and thoracopods of Acrothoracica (order Lithoglyptida). *a* — *Armatoglyptes habei*, posterior part of thorax and abdomen, lateral view (head shield removed); *б* — *Kochlorine grebelnii*, thorax with thoracopods (numbered) and abdomen with telson and furca, lateral view; *в* — *Trypetesa lampas*, thoracopods (numbered), abdomen with telson and furca, lateral view; *г* — *A. habei*, enlarged part of «а», showed 3 posterior thoracic segments (in Roman), exopods of 5th and 6th pairs of thoracopods numbered in Arabic, arrowheads indicate three segments of endopod of 6th thoracopod; *д* — *Weltneria spinosa*, thoracopods, lateral view; *е* — *K. grebelnii*, anterior thoracopods, lateral view; *ж* — *A. habei*, thorax, dorso-lateral view (arrowhead indicates basal seta of terminal segment of exopod); *з* — *T. lampas*, vestigial oral cone, anterior thoracopods, ventral view (segments of exo- and edopods numbered) (*a, г, ж* — from Kolbasov *et al.*, 1999; *б, е* — from Колбасов, 2002; *в, з* — from Kolbasov & Høeg, 2001; *д* — from Kolbasov & Høeg, 2007). Abbreviations: *ab* — abdomen; *ba* — basis; *co* — coxa; *en* — endopod; *ex* — exopod; *fr* — furcal rami; *hs* — head shield; *oc* — vestigial oral cone; *ses* — serrated seta on exopod segment 1; *te* — telson; *th* — thorax; *thp* — thoracopods. Scale bars in μm .

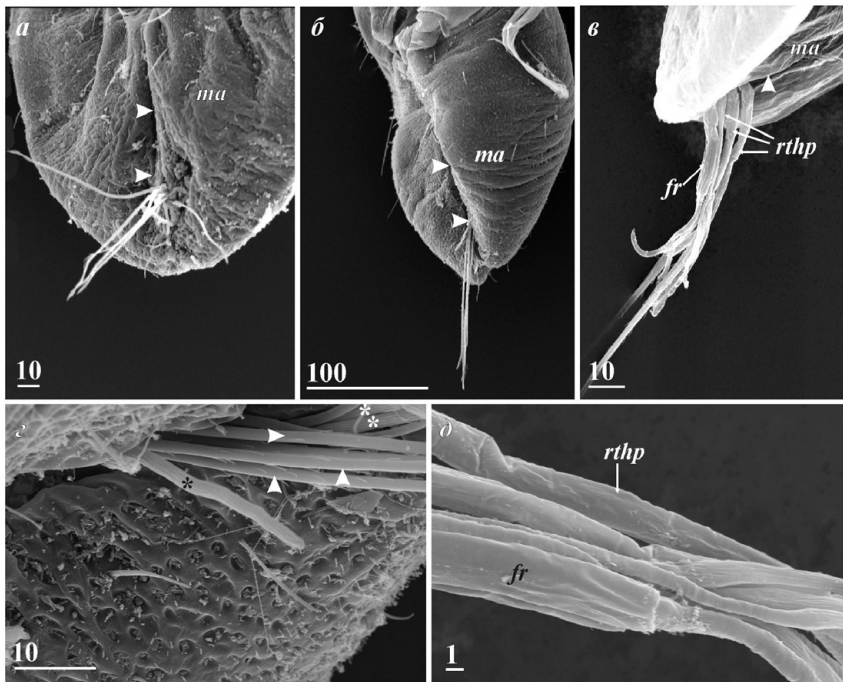


Рис. 59. Рудименты торакоподов и фуркальные ветви *Acrothoracica* (отряд *Cryptophialida*, по: Kolbasov & Høeg, 2007). *a* — *Australophialus turbonis*, задний конец, вентральная сторона (вход в мантийную полость указан стрелками); *б* — *A. melampygos*, задний конец, дорсо-латеральный вид (вход в мантийную полость указан стрелками); *в* — *Cryptophialus heterodontus*, задний конец, вид сбоку (вход в мантийную полость указан стрелкой); *г* — *A. melampygos*, щетинки рудиментов торакоподов и фуркальных ветвей (щетинки с сетулами указаны стрелками, лишенные сетул — звездочками); *д* — *C. heterodontus*, щетинки рудиментов торакоподов и фуркальные ветви. Обозначения: *fr* — фуркальная ветвь; *ma* — мантия; *rthp* — щетинки рудиментов торакоподов. Масштаб в мкм.

Fig. 59. Rudiments of thoracopods and furcal rami of *Acrothoracica* (order *Cryptophialida*, from Kolbasov & Høeg, 2007). *a* — *Australophialus turbonis*, posterior end, ventral side (entrance to mantle cavity indicated by arrowheads); *б* — *A. melampygos*, posterior end, dorso-lateral view (entrance to mantle cavity indicated by arrowhead); *в* — *Cryptophialus heterodontus*, posterior end, lateral view (entrance to mantle cavity indicated by arrowheads); *г* — *A. melampygos*, setae of thoracopodal rudiments and furcal rami (setae with setules indicated by arrowheads, setae lacking setules — by asterisks); *д* — *C. heterodontus*, setae of thoracopodal rudiments and furcal rami. Abbreviations: *fr* — furcal ramus; *ma* — mantle; *rthp* — setae of thoarcopodal rudiments. Scale bars in μm .

подов и фуркальных ветвей (рис. 47 *e*; 59). Границы рудиментов торакоподов отмечены бороздами, представляется невозможным проследить их число и морфологию. Среди щетинок, выходящих из заднего конца личинки (рис. 59 *a–b*), можно выделить 2 типа: длинные щетинки с сетулами (*omniserate setae*) и щетинки без сетул, с продольными бороздами по всей длине (рис. 59 *z*). Щетинки с сетулами (4) вероятно принадлежат фуркальным ветвям, а более многочисленные с продольной исчерченностью — к рудиментам торакоподов.

3. Абдомен, тельсон и фуркальные ветви

Циприсовидные личинки отряда *Lithoglyptida* обладают рудиментарным абдоменом с четким тельсоном, несущим фуркальные ветви (рис. 58 *a*; 60 *a–в*), тогда как у личинок *Cryptophialida* из этих структур различимы лишь фуркальные ветви (рис. 59 *в, d*).

Абдомен циприсовидных личинок *Lithoglyptida* цилиндрический, короткий: от 7 мкм у родов *Armatoglyptes*, *Kochlorine* и *Trypetesa* (рис. 58 *a–z*; 60 *a, z*) до 16 мкм у рода *Weltneria* (рис. 60 *d*). Его дорсальная и боковые поверхности лишены какой-либо сегментации, следы которой удалось обнаружить на вентральной стороне абдомена (рис. 60 *b*). Четыре поперечных борозды на вентральной стороне абдомена могут указывать на присутствие четырех слившихся сегментов (Kolbasov *et al.*, 1999).

Боковая поверхность тельсона *Lithoglyptida* может нести ктеноидную чешуйку, состоящую из отдельных шипиков (рис. 60 *a*). Латеральные края дистального конца вооружены двумя пучками простых щетинок (по пучку с каждой стороны) (рис. 60 *a, в, z*). Заметная медиальная борозда (*cl*) делит тельсон на две одинаковые части. Степень развития этой борозды различна. Так у циприсовидных личинок рода *Trypetesa* эта борозда развита слабо, около 1/4 всей длины тельсона и расположена в его дистальной части (рис. 60 *e*). У представителей рода *Armatoglyptes* тельсон расщеплен бороздой наполовину (рис. 60 *a, b*), а у родов *Weltneria* и *Kochlorine* тельсон расщеплен практически полностью и лишь в его базальной части остается связь между его двумя половинками (рис. 60 *z, d*). Таким образом, процесс расщепления тельсона происходит внутри *Lithoglyptida* (Kolbasov & Нюег, 2007).

Фуркальные ветви *Lithoglyptida* одночлениковые (рис. 58 *a–в*; 60 *в, e*), хотя расщепленный тельсон можно принять за базальные фуркальные сегменты, что и делалось ранее. Членик фуркальной ветви примерно в 3 раза длиннее тельсона (30–44 мкм), сужается к дистальному концу. Одиночная ктеноидная чешуйка может находиться на его боковой поверхности (рис. 60 *ж*). Дистальный конец фуркальной ветви несет пару длинных и простых щетинок, которые окружает воротничок из кутикулярных виллей разного размера (рис. 60 *з, и*). Размер этих виллей уменьшается от дор-

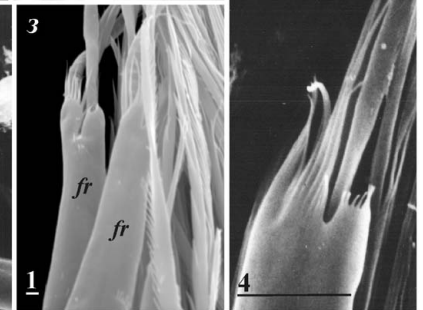
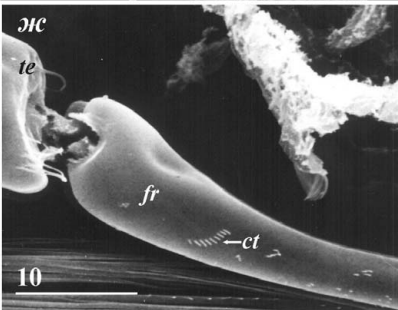
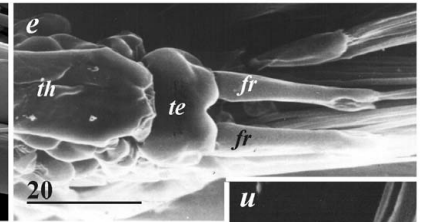
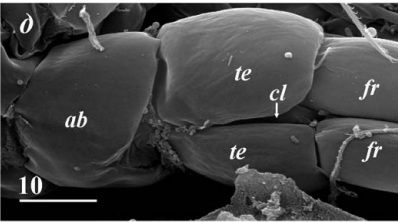
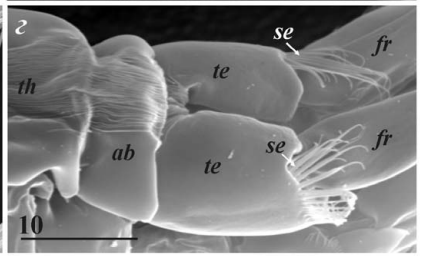
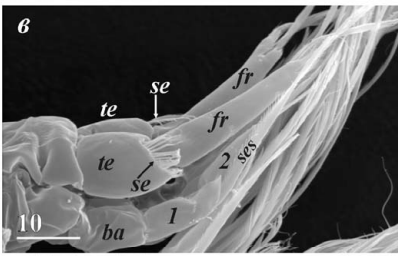
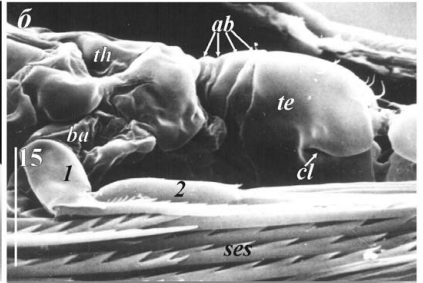
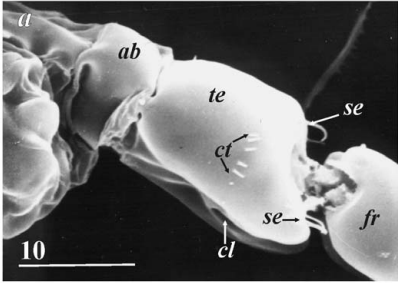


Рис. 60. Абдомен, тельсон и фуркальные ветви Acrothoracica (отряд Lithoglyptida). *a* — *Armatoglyptes habei*, абдомен, тельсон и проксимальная часть левой фуркальной ветви, вид сбоку; *б* — *A. habei*, задняя часть торакса (сегменты шестого экзоподита торакопода пронумерованы), абдомен (борозды — границы слившихся четырех абдоминальных сегментов) и тельсон, вентральная сторона; *в* — *Kochlorine grebelnii*, задняя часть тела, вид сбоку (сегменты экзоподита пронумерованы); *г* — *K. grebelnii*, задняя часть торакса, абдомен, тельсон и проксимальные части фуркальных ветвей, дорсальная сторона; *д* — *Weltneria spinosa*, абдомен, тельсон и проксимальные части фуркальных ветвей, дорсо-латеральная сторона; *е* — *Trypetesa lateralis*, задняя часть тела, дорсальная сторона; *ж* — *A. habei*, проксимальная и средняя части левой фуркальной ветви, вид сбоку; *з* — *K. grebelnii*, концы фуркальных ветвей; *и* — *A. habei*, конец фуркальной ветви (*a, б, ж, и* — по: Kolbasov *et al.*, 1999; *в, г, з* — по: Колбасов, 2002; *е* — по: Kolbasov & Нøег, 2001; *д* — по: Kolbasov & Нøег, 2007). Обозначения: *ab* — абдомен; *ba* — базис; *cl* — расщепляющая борозда; *ct* — стеноидная чешуйка; *fr* — фуркальная ветвь; *se* — щетинки тельсона; *ses* — пильчатая щетинка экзоподита торакоподов; *te* — тельсон; *th* — торакс. Масштаб в мкм.

Fig. 60. Abdomen, telson and furcal rami of Acrothoracica (order Lithoglyptida). *a* — *Armatoglyptes habei*, abdomen, telson and proximal part of left furcal rami, lateral view; *б* — *A. habei*, posterior part of thorax (segments of exopod of thoracopod 6 numbered), abdomen (furrows — borders of four fused abdominal segments) and telson, ventral side; *в* — *Kochlorine grebelnii*, posterior part of body, lateral view (exopod segments numbered); *г* — *K. grebelnii*, posterior part of thorax, abdomen, telson and proximal parts of furcal rami, dorsal side; *д* — *Weltneria spinosa*, abdomen, telson and proximal parts of furcal rami, dorso-lateral side; *е* — *Trypetesa lateralis*, posterior part of body, dorsal side; *ж* — *A. habei*, proximal and middle parts of left furcal ramus, lateral view; *з* — *K. grebelnii*, ends of furcal rami; *и* — *A. habei*, end of furcal ramus (*a, б, ж, и* — from Kolbasov *et al.*, 1999; *в, г, з* — from Колбасов 2002; *е* — from Kolbasov & Нøег, 2001; *д* — from Kolbasov & Нøег, 2007). Abbreviations: *ab* — abdomen; *ba* — basis; *cl* — cleavage; *ct* — ctenoid scale; *fr* — furcal ramus; *se* — setae of telson; *ses* — serrated seta of exopod; *te* — telson; *th* — thorax. Scale bars in μm .

сального к дистальному концу. Узкая и глубокая медиальная вырезка расположена на латеральной поверхности у дистального края (рис. 48 ж; 60 е, з, и). Причем у родов *Kochlorine* и *Trypetesa* она более глубокая, чем у других.

У циприсовидных личинок отряда *Cryptophialida* фуркальные ветви, скорее всего, также одночлениковые. Их членики трубковидные, лишены какой либо развитой скульптуры из щетинок или ктеноидных чешуек и несут пару простых дистальных щетинок (рис. 59 в, д).

3.3. ЗНАЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ ЦИПРИСОВИДНОЙ ЛИЧИНКИ ПРИ ПОСТРОЕНИИ ФИЛОГЕНИИ НАДОТЯДА ACROTHORACICA

В этом разделе следует обсудить филогенетическую значимость некоторых признаков циприсовидной личинки *Acrothoracica* и попытаться восстановить родственные связи между основными таксонами *Acrothoracica*, используя эти характеристики.

Прежде всего, циприсовидные личинки *Acrothoracica* явно распадаются на две группы. В первой группе находятся личинки, тело которых полностью покрыто неперфорированным головным щитом с фронтолатеральными порами и без длинных щетинок, имеющие нормальный торакс с развитыми торакоподами, пористое поле решетчатых органов перфорировано мелкими округлыми порами, а сами решетчатые органы карапакса с терминальными порами, четвертый антеннулярный сегмент с субтерминальными и терминальными щетинками. Эти циприсовидные личинки принадлежат к выделенному здесь отряду *Lithoglyptida* (семейство *Lithoglyptidae*, роды *Weltneria*, *Berndtia*, *Lithoglyptes*, *Armatoglyptes*, *Auritoglyptes*, *Kochlorine*, *Kochlorinopsis*, семейство *Trypetesidae*, роды *Trypetesa*, *Tomlinsonia*).

Признаками (синапоморфиями, как будет показано ниже), характерными для циприсовидных личинок нового отряда *Cryptophialida* (семейство *Cryptophialidae*, роды *Australophialus* и *Cryptophialus*), являются: перфорированный головной щит с длинными щетинками и без фронтолатеральных пор, не покрывающий полностью тело личинки, редукция торакса и торакоподов, поры пористого поля решетчатых органов вытянутые, червеобразные, терминальные поры решетчатых органов отсутствуют, щетинки четвертого антеннулярного сегмента — терминальные по своей морфологии.

Большинство признаков циприсовидных личинок далее будет сравнено и обсуждено в контексте общей филогении *Thecostraca*. Поэтому в этом разделе они будут рассмотрены частично, а не детально. Кроме того, выяснение плезиоморфности или апоморфности каждого признака весьма

тяжело без привлечения данных по морфологии взрослых стадий *Acrothoracica*. Поэтому полный (суммарный) анализ филогении группы будет сделан отдельно.

Головной щит, полностью покрывающий тело циприсовидной личинки, вероятно, является плезиоморфной характеристикой для *Acrothoracica*. Хотя у циприсовидных личинок *Facetotecta* головной щит также не целиком покрывает тело, т.е. вопрос о плезиоморфной форме головного щита у *Thecostraca* не решен. Циприсовидные личинки подкласса *Ascothoracida* и большинства *Cirripedia* обладают головным щитом, охватывающим все тело. Нельзя ответить однозначно является ли перфорированность головного щита и наличие на нем клеточных кутикулярных гребней плезиоморфией или апоморфией, т.к. среди всех *Cirripedia* эти признаки распределены равномерно, а циприсовидные личинки других групп *Thecostraca* могут иметь перфорированные карапаксы или нет. Но так как большинство признаков циприсовидных личинок отряда *Lithoglyptida* (наличие торакса и торакоподов, терминальные поры решетчатых органов, субтерминальные щетинки четвертого антеннулярного сегмента), как будет показано — плезиоморфные для *Acrothoracica*, то и гладкий карапакс, которым обладают эти личинки, скорее должен рассматриваться как исходный (если только *Cryptophialida* и *Lithoglyptida* не произошли от разных предков).

Отсутствие фронтолатеральных пор на карапаксе циприсовидных личинок *Cryptophialida*, также вторично, т.к. для *Cirripedia* наличие фронтолатеральных желез, открывающихся наружу этими порами, является синопоморфией.

Торакс и развитые плавательные торакоподы, необходимые для движения (плавания) личинки, характерны для всех циприсовидных личинок *Thecostraca*. Поэтому не вызывает сомнений, что редукция торакса и торакоподов у *Cryptophialida* — вторичный, апоморфный признак.

Решетчатые органы, представляющие хемосенсорные структуры (Нøег *et al.*, 1998; Нøег & Kolbasov, 2002), у всех *Thecostraca* изначально обладают терминальными порами, поэтому их редукция у *Cryptophialida* — также апоморфия. Наличие вытянутых, червеобразных пор пористого поля решетчатых органов, обнаруженных у *Cryptophialida*, вообще уникальный случай, так как все остальные циприсовидные личинки *Cirripedia* обладают округлыми порами пористого поля, такими, как и у *Lithoglyptida* (Jensen *et al.*, 1994; Kolbasov & Нøег, 2007).

Изменения в морфологии антеннул циприсовидных личинок *Thecostraca* (Grygier, 1983; Нøег & Kolbasov, 2002), вероятно, связаны с объединением сегментов и редукцией числа щетинок. В этом контексте наличие 8 терминальных щетинок у *Cryptophialida* — апоморфный признак. Действительно, логично предположить, что они произошли от объе-

динения 4 субтерминальных и 5 терминальных щетинок с редукцией одной из них, а не наоборот. Причем наличие субтерминальных и терминальных щетинок характерно для подавляющего большинства Cirripedia. Отклонения от этой схемы наблюдаются лишь у специализированных паразитов надотряда Rhizocephala (Нøeg & Rybakov, 1996).

Таким образом, представители отряда Cryptophialida, на основе ряда синапоморфий циприсовидных личинок, образуют монофилитическую группу. Причем циприсовидные личинки рода *Australophialus* (как и взрослые самки этого рода, см. главу 2.1, 2.3) обладают более плезиоморфными характеристиками (большее число щетинок на четвертом антеннулярном сегменте, наличие обособленных рудиментов торакоподов), чем личинки рода *Cryptophialus*. Эволюция циприсовидных личинок Cryptophialida связана с редукцией их различных органов и структур, а именно, торакса с торакоподами и фронтолатеральных пор, полным исчезновением терминальной поры решетчатых органов и уменьшением размеров головного щита. Чем это вызвано? Ведь такие специализированные роды отряда Lithoglyptida, как *Trypetesa* и *Kochlorine*, самки которых обладают тремя парами терминальных усоножек, к тому же одноветвистых у *Trypetesa*, имеют обычных циприсовидных личинок без редуцированных органов. Скорее всего, это связано с образом жизни, который ведут представители Cryptophialida (Kolbasov & Нøeg, 2007). Известно, что многие виды этого отряда образуют плотные поселения-колонии в сотню и более особей на одном экземпляре хозяина (Batham & Tomlinson, 1955; Tomlinson, 1969; Колбасов, 2000б), тогда как для Lithoglyptida характерны единичные находки. Так как науплиальные стадии у многих акротораицик редуцированы (у Cryptophialida — всегда), то единственной расселительной стадией является циприсовидная личинка. Такая стратегия и наблюдается у видов Lithoglyptida. Виды же Cryptophialida стараются как можно плотнее заселить одного хозяина, а не расселяться по разным. При этой стратегии циприсовидная личинка, выходящая из мантийной полости самки, должна сразу же оседать на субстрат хозяина, на котором и живут ее родители. Для этого ей необходимы только прикрепительные антеннулы, а плавательные торакоподы становятся не нужны. Редукция терминальных пор решетчатых органов — косвенное свидетельство, что эти хемо-сенсорные структуры нужны циприсовидной личинке при плавании и обнаружении субстрата. Обе стратегии расселения хороши. Первая дает возможность для расширения круга хозяев и для более быстрого увеличения ареала, но не гарантирует каждой личинке Lithoglyptida возможность нахождения таких хозяев. Вторая стратегия Cryptophialida хороша для освоения одной особи хозяина или когда плотность поселений потенциальных хозяев высока, как на коралловом рифе, например.

Итак, представители Lithoglyptida обладают циприсовидными личинками с более плезиоморфными чертами, чем личинки Cryptophialida. Ка-

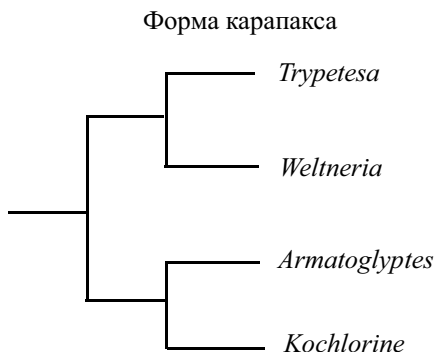


Рис. 61. Две группы циприсовидных личинок отряда Lithoglyptida, выделенные на основе формы карапакса. Объяснения в тексте.

Fig. 61. Two groups of cypris larvae of order Lithoglyptida, distinguished on base of carapace form. Explanations in text.

кие же из них ближе к исходному типу предка и как будут выглядеть родственные связи между ними? Прежде всего, форма личинок Lithoglyptida различна (глава 3.2), так более вытянутые личинки родов *Armatoglyptes* и *Kochlorine* формируют одну группу, а более округлые личинки родов *Weltneria* и *Trypetesa* — другую (рис. 61). Причем установить какая из этих форм более плезиоморфна для Acrothoracica не представляется возможным.

Циприсовидные личинки Lithoglyptida также делятся по степени расщепленности тельсона. Тельсон личинок *Trypetesa* и *Armatoglyptes* расщеплен не более чем на 1/2 общей длины, тогда как у *Weltneria* и *Kochlorine* он расщеплен почти до основания. Как будет показано далее, при сравнении циприсовидных личинок Acrothoracica с другими группами Thecostraca, плезиоморфным состоянием является нерасщепленный (цельный) тельсон. В пределах надотряда Acrothoracica наблюдается его постепенное расщепление: от небольшой выемки у *Trypetesa*, к глубокой (около 1/2 общей длины) борозде у *Armatoglyptes* и практически полному расщеплению у *Weltneria* и *Kochlorine* (рис. 62). Поэтому этот признак, в отличие от формы карапакса, действительно имеет некоторое филогенетическое значение. Судя по расщепленности тельсона (но не по всем признакам) циприсовидные личинки *Trypetesa* наиболее близки к предковой форме и, наверно, рано отщепились от общего ствола Lithoglyptida. Тот факт, что тельсон у *Armatoglyptes* менее расщеплен, чем у *Weltneria*, говорит что род *Armatoglyptes*, произошел не непосредственно от *Weltneria* (такое возможно в эволюционной систематике, но не филогенетике), а от общего предка.

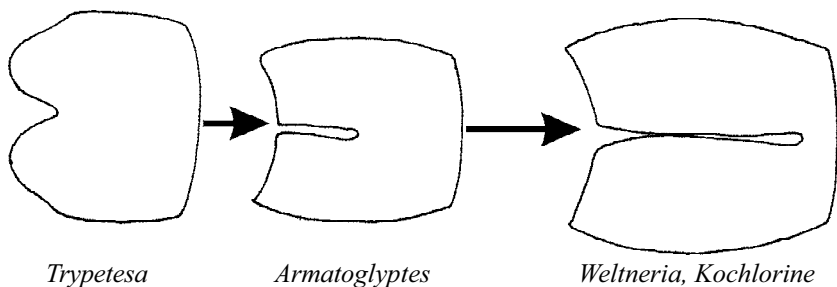


Рис. 62. Процесс расщепления тельсона циприсовидных личинок отряда Lithoglyptida (схема, по: Kolbasov & Høeg, 2007). Объяснения в тексте.

Fig. 62. Process of telson cleavage of cypris larvae of order Lithoglyptida (scheme, from Kolbasov & Høeg, 2007). Explanations in text.

Род *Kochlorine* мог произойти (= иметь общего предка) как от *Weltneria*, так и от *Armatoglyptes*. Но сходная форма головного щита у *Kochlorine* и *Armatoglyptes* склоняет к последнему. Наиболее вероятная схема родства (на мой взгляд) по степени расщепленности тельсона показана на рис. 63.

Наиболее интересна ситуация, связанная с эволюционными преобразованиями вооружения четвертого антеннулярного сегмента циприсовидных личинок Acrothoracica. Как было сказано выше, у Cryptophialida он вооружен только терминальными (8 или меньше) щетинками, образованными в ходе слияния терминальных и субтерминальных щетинок предковой формы.

Пожалуй, наиболее плезиоморфным строением обладает четвертый антеннулярный сегмент циприсовидных личинок рода *Armatoglyptes*. Он несет 4 одинаковых субтерминальных и 5 терминальных (одна редуцированная) щетинок. Примечательно, что терминальные щетинки устроены более или менее сходно — не формируют явных эстетасков, не несут сетулы и т.д. Аналогичную картину — «простого» строения терминальных щетинок четвертого сегмента мы наблюдаем у личинок *Trypetesa*, но в данном случае одна из терминальных щетинок с раздвоенным концом.

Редукция числа щетинок на определенных сегментах, слияние сегментов и/или усложнение морфологии щетинок, характерны для эволюции ракообразных. Таким образом, это апоморфное состояние (*Trypetesa*), которое может быть выведено из морфологии этого сегмента у *Armatoglyptes* (рис. 64). Циприсовидная личинка *Weltneria* обладает терминальными щетинками более сложной морфологии — имеется развитый эстетаск, другие щетинки с плоскими нижними и бичевидными верхними частями, одна из них раздвоена. Дальнейшее усложнение морфологии терминальных

Расщепленность тельсона

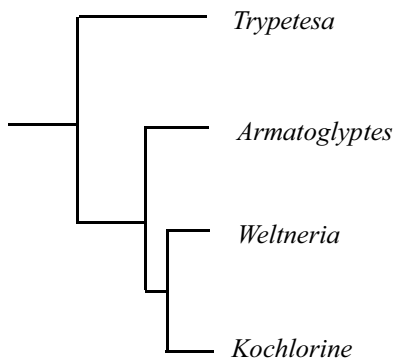


Рис. 63. Наиболее вероятная схема родственных отношений между некоторыми родами отряда Lithoglyptida, построенная на основе изменения морфологии тельсона циприсовидных личинок. Объяснения в тексте.

Fig. 63. Most probable scheme of relations between several genera of order Lithoglyptida, reconstructed on base of changes of telson morphology of cypris larvae. Explanations in text.

щетинок следует признать апоморфным состоянием по сравнению с простыми терминальными щетинками четвертого антеннулярного сегмента у *Armatoglyptes*. Находясь на прикрепительном третьем сегменте, четвертый антеннулярный сегмент должен играть большую роль в поиске и определении субстрата и оседании на него и логично предположить постепенное усложнение морфологии терминальных щетинок.

Таким образом, эволюционные преобразования у Lithoglyptida связаны с изменением морфологии терминальных щетинок. Для рода *Kochlorine* трудно что-либо сказать, т.к. щетинки, исследованной личинки, были обломаны (см. главу 3.2). Для Lithoglyptida наблюдаются 2 основных линии эволюции морфологии щетинок четвертого антеннулярного сегмента (рис. 64, 65), а наиболее плезиоморфным следует признать строение четвертого сегмента у рода *Armatoglyptes*.

Четвертый антеннулярный сегмент Cryptophialida обладает щетинками (исключая 2 редуцированных) сходной простой морфологии — без эстетасков, не раздвоенных и т.д. Таким образом, такое строение этого сегмента могло возникнуть в ходе слияния терминальных и субтерминальных щетинок предковой формы, четвертый антеннулярный сегмент которой был схож по морфологии с аналогичным у *Armatoglyptes*. Морфоло-

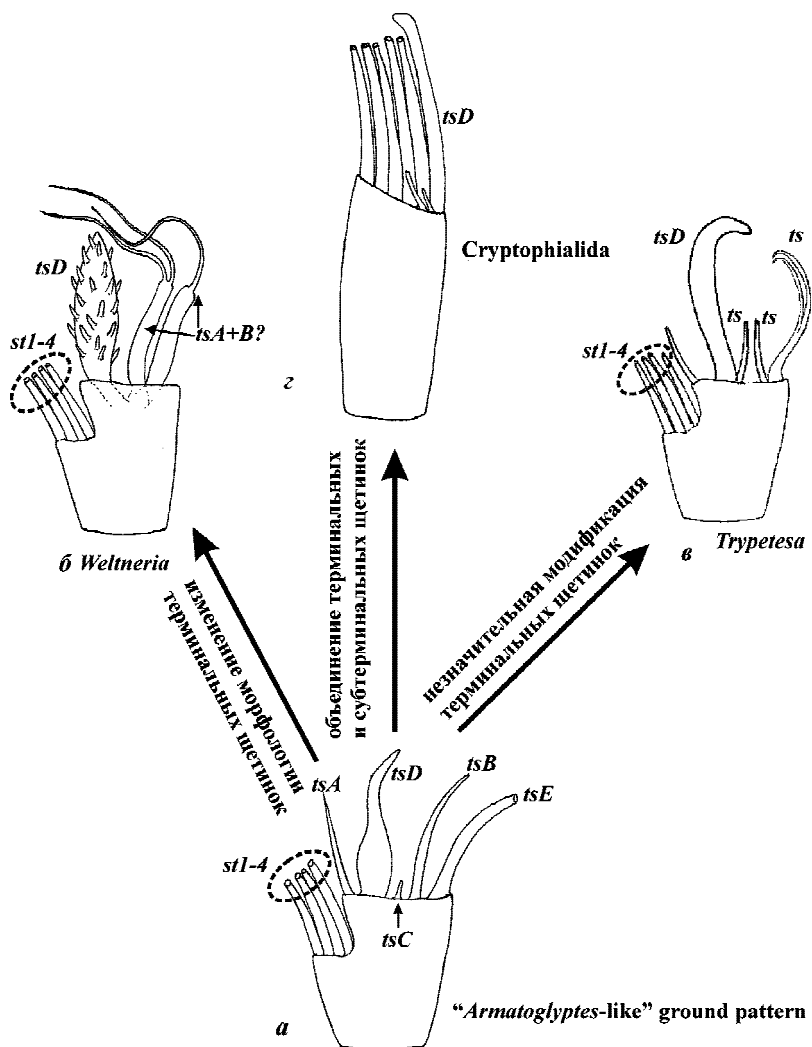


Рис. 64. Эволюционные изменения в морфологии четвертых антеннулярных сегментов циприсовидных личинок Acrothoracica (морфология сегментов характерная для: *a* — род *Armatoglyptes*, *б* — род *Weltneria*, *в* — род *Trypetesa*; *з* — отряд Cryptophialida; по: Kolbasov & Нюег, 2007). Объяснения в тексте.

Fig. 64. Evolutionary changes of morphology of fourth antennular segment of cypris larvae of Acrothoracica (morphology of segments characteristic for: *a* — genus *Armatoglyptes*, *б* — genus *Weltneria*, *в* — genus *Trypetesa*; *з* — order Cryptophialida; from Kolbasov & Нюег, 2007). Explanations in text.

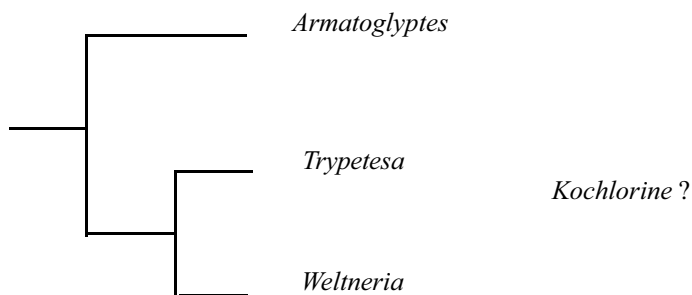


Рис. 65. Наиболее вероятная схема филогенетических связей таксонов Lithoglyptida, построенная на основе изменений морфологии IV антеннулярного сегмента циприсовидной личинки. Объяснение в тексте.

Fig. 65. Most probable scheme of phylogenetic relations of taxa of Lithoglyptida, reconstructed on base of changes of morphology of antennular segment IV. Explanations in text.

гия четвертого антеннулярного сегмента *Cryptophialida* апоморфна по сравнению с аналогичной у *Armatoglyptes*, так как сложно предположить обратное расщепление морфологически терминальных щетинок *Cryptophialida* на субтерминальные и терминальные, к тому же с образованием новой щетинки (четвертый сегмент *Armatoglyptes* с 9 щетинками, а у *Cryptophialida* — с 8). Благодаря этим фактам, можно предложить следующую схему эволюции четвертого антеннулярного сегмента у *Acrothoracica* (рис. 64).

Основываясь на строении четвертого антеннулярного, сегмента можно построить следующую схему филогенетических связей внутри *Lithoglyptida* (рис. 65).

Опираясь на приведенные выше факты и рассуждения, можно воссоздать примерную схему филогенетического родства таксонов *Acrothoracica*, основанную на эволюционных изменениях морфологии их циприсовидных личинок (рис. 66). Ни одна из исследованных личинок *Lithoglyptida* не может рассматриваться как близкая к предковой форме *Cryptophialida*, т.к. не обладает ни одним из синапоморфных признаков *Cryptophialida* (см. выше). Скорее всего, *Lithoglyptida* и *Cryptophialida* эволюционировали от общего предка. Судя по морфологии циприсовидных личинок, род *Trypetesa*, как и все семейство *Trypetesidae*, рано отделились от ствола *Lithoglyptida*. Род *Armatoglyptes*, скорее всего, имеет общего с родом *Weltneria*

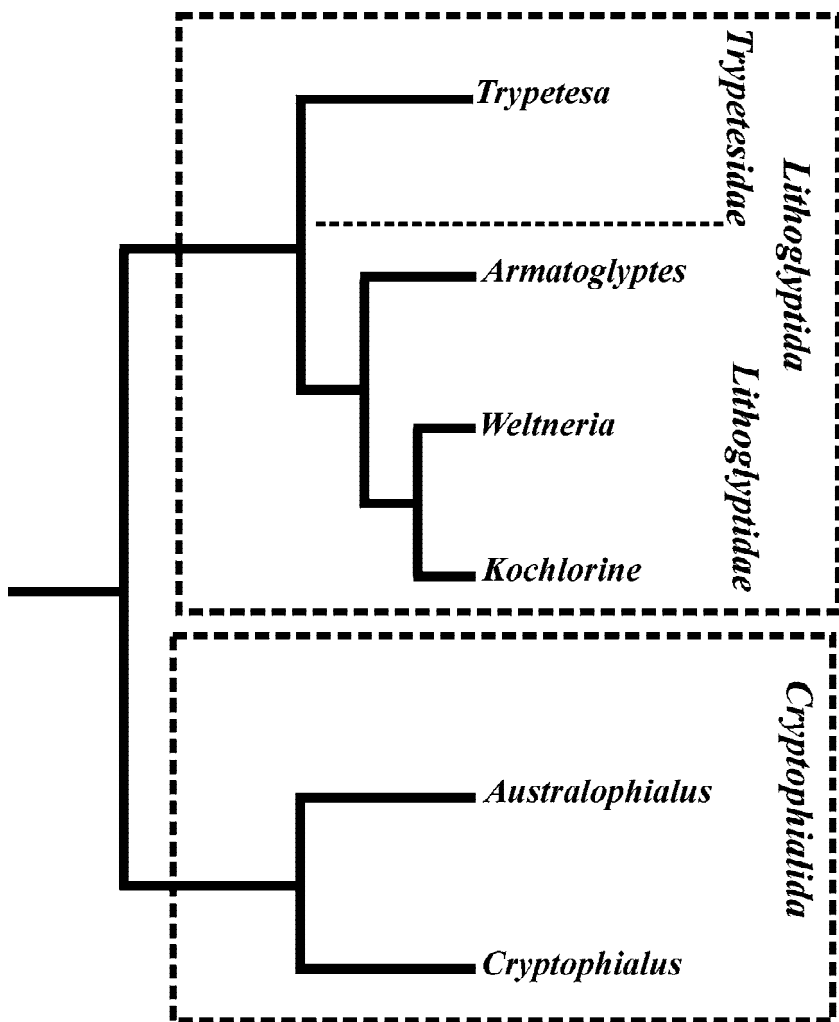


Рис. 66. Наиболее вероятная схема родственных отношений между таксонами Acrothoracica, построенная на основе эволюции циприсовидных личинок (по Kolbasov & Høeg, 2007 с изменениями). Объяснения в тексте.

Fig. 66. Most probable scheme of relations between taxa of Acrothoracica, reconstructed on base of evolution of cypris larvae (from Kolbasov & Høeg, 2007 with modifications). Explanations in text.

предка. Представители рода *Kochlorine*, вероятнее всего, возникли от форм близких по строению к видам *Armatoglyptes*. Эти связи отражены ниже (рис. 66).

В заключение необходима та самая ложка дегтя в приведенные здесь заключения. Обсуждая признаки циприсовидных личинок *Acrothoracica*, становится заметно, что ни одна из циприсовидных личинок не обладает только плезиоморфными признаками. На самом деле присутствует мозаика плезиоморфных и апоморфных признаков, не позволяющая однозначно судить о ходе эволюции внутри более мелких групп *Acrothoracica* (чем меньше таксон, тем это труднее). Дело в том, что с эволюционной точки зрения циприсовидная личинка, да и любая другая личинка, — единица эволюции, которая может эволюционировать отдельно от взрослой стадии и не всегда в параллельном направлении. Конечно, это касается не больших таксонов, таких как роды и семейства. Именно поэтому циприсовидная личинка *Armatoglyptes* обладает большими плезиоморфиями, чем у *Weltneria*, тогда как ситуация у взрослых форм прямо противоположная. Именно самостоятельной эволюцией личинок и объясняется мозаика признаков — следствие неравномерной эволюции в разных направлениях.

Не следует также забывать, что *Acrothoracica*, в отличие от *Thoracica*, настоящие двуполые животные. Так что и их циприсовидные личинки могут обладать половым диморфизмом, как это наблюдается у *Rhizocephala* (Нøeg, 1984, 1987a, b). Все это накладывает определенные трудности на построение эволюционных схем.

Поэтому становится очевидным необходимость привлечения данных по взрослым стадиям группы для построения окончательной схемы ее эволюции. Но, все-таки, изменения морфологии циприсовидных личинок позволяют судить об основном направлении эволюции внутри *Acrothoracica* и дают возможность выявить родственные связи между крупными таксонами надотряда, которые также подтверждаются анализом эволюции взрослых стадий.

3.4. РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ ACROTHORACICA С ДРУГИМИ НАДОТРЯДАМИ ПОДКЛАССА CIRRIPIEDIA И ДРУГИМИ ГРУППАМИ КЛАССА THECOSTRACA, ПОСТРОЕННЫЕ НА ОСНОВЕ МОРФОЛОГИИ ЦИПРИСОВИДНЫХ ЛИЧИНОК. ФИЛОГЕНИЯ THECOSTRACA

Как уже говорилось ранее, ларвальные морфологические признаки особенно ценны при построении системы ракообразных класса *Thecostraca*. Имеющиеся данные по морфологии циприсовидных личинок *Acrothoracica*, а также новые сведения по строению циприсовидных личинок подкласса *Facetotecta*, полученные в ходе дополнительных исследований,

позволяют заново оценить степень филогенетического родства между таксонами класса Thecostraca и ход эволюции в этом классе. При проведении сравнения с другими группами класса использован целый ряд данных, полученных другими авторами (Grygier, 1983, 1987a, b; Itô & Grygier, 1990; Jensen *et al.*, 1994; Glenner & Høeg, 1995; Høeg & Rybakov, 1996; Walossek *et al.*, 1996; Høeg *et al.*, 1998; Walker, 1999).

Представители подклассов Ascothoracida и Facetotecta, как и Cirripedia, обладают особыми циприсовидными личинками (рис. 67), следующими за науплиальными стадиями. Все эти личинки имеют ряд сходных признаков — морфологических приспособлений, необходимых для оседания на субстрат (хозяина) — прикрепительные антеннулы, плавательные торакоподы, сложные глаза, развитый головной щит (карапакс) с 5 парами решетчатых органов и т.д. Несмотря на это циприсовидные личинки Thecostraca обладают существенными отличиями, в том числе и в ультраструктуре перечисленных признаков.

Прежде всего, циприсовидные личинки текострак отличаются по внешнему виду. Так циприсовидные личинки Ascothoracida (рис. 67 *в, з*) обладают настоящим двустворчатым головным щитом (часто с сетчатым кутикулярным рисунком), целиком покрывающим тело, несущее развитый пятиsegmentный абдомен. В отличие от Ascothoracida, циприсовидные личинки Facetotecta и Cirripedia обладают одностворчатым головным щитом. Головной щит Facetotecta (рис. 67 *а, б*) имеет форму перевернутой лодки, он не покрывает тела ни с боков, ни его заднюю часть, несет ясные кутикулярные гребни, образующие так называемые «таблички», тело с развитым абдоменом, состоящим из трех коротких сегментов и крупного тельсона сложной структуры. Морфология циприсовидных личинок усконогих ракообразных подкласса Cirripedia, к которому принадлежат Acrothoracica, а также Thoracica и Rhizocephala (рис. 67 *д*), обсуждалась ранее.

Особое внимание следует уделить таким основным таксономическим характеристикам циприсовидных личинок, как морфология решетчатых органов (синапоморфия Thecostraca) и строение прикрепительных антеннул. Но прежде кратко проанализируем некоторые другие признаки.

Мантийная полость. Параллельные ряды ктеноидных выростов на внутренней мантийной поверхности, описанные у циприсовидных личинок Acrothoracica (рис. 55 *з, д*), были также обнаружены у циприсовидных личинок Rhizocephala (Walossek *et al.*, 1996), Thoracica (Høeg, личн. сообщ.) и Ascothoracida (Grygier, 1987b; Itô & Grygier, 1990, собств. данные). Эти факты указывают на то, что такие ряды следует рассматривать как изначальный признак — «ground pattern» (может быть апоморфный) для всех Thecostraca. Функция таких образований может состоять в очистке прикрепительных антеннул от посторонних частиц (Kolbasov *et al.*, 1999).

Торакоподы. Лишь в нескольких работах внимание фокусировалось на торакоподах циприсовидных личинок, несмотря на их значение в пелагической фазе жизни личинки. Циприсовидные личинки *Acrothoracica* обладают трехсегментным эндоподитом и двусегментным экзоподитом, также как изначально у *Ascothoracida* и *Facetotecta*. Как детально обсуждалось ранее (Grygier, 1987b; Glenner & Нøег, 1995, Kolbasov *et al.*, 1999), этот факт подтверждает, что такой характер сегментации торакоподов должен быть присущ циприсовидной личинке предка *Thecostraca*, и также предковой форме *Cirripedia*. Полученные данные подтверждают мнение, что у усонюгих ракообразных (*Thoracica* и *Rhizocephala*) происходит слияние 1-го и 2-го сегментов эндоподитов (Grygier, 1987b; Kolbasov *et al.*, 1999). Отсутствие сгиба между 1-м и 2-м сегментами эндоподита *Acrothoracica* может также указывать на то, что именно эти сегменты слились в ходе эволюции (Kolbasov *et al.*, 1999). Присутствие тонкой бороздки на первом сегменте эндоподита у *Thoracica* отражает наличие в прошлом трехсегментной ветви (плезиomorphic состояние) (Glenner *et al.*, 1995). Хотя изначально *Facetotecta* также имеют трехсегментный эндоподит, было обнаружено, что некоторые виды обладают двусегментным эндоподитом, образовавшимся в ходе слияния 2-го и 3-го сегментов (Schram, 1970; Grygier 1987b). Очевидно, что двусегментные эндоподиты, обнаруженные у апоморфных таксонов *Cirripedia* и некоторых *Facetotecta*, не являются гомологичными образованиями и показывают, что простой подсчет сегментов конечностей может приводить к ошибочным заключениям, часто элегантно разработанным (Huys & Boxshall, 1991).

Все циприсовидные личинки усонюгих несут заметную пильчатую щетинку на первом сегменте экзоподита (Glenner & Нøег, 1995; Walossek *et al.*, 1996; Kolbasov *et al.*, 1999). У надотрядов *Thoracica* и *Rhizocephala* эта щетинка значительно короче плавательных щетинок, расположенных на втором сегменте. Тем не менее, у *Acrothoracica* эта щетинка более длинная и вооружена крупными выростами. Функция этой щетинки, вероятно, состоит в очистке (грумминге) плавательных щетинок, оснований торакоподов и мантийной полости (Kolbasov *et al.*, 1999). Ничего сходного с этой щетинкой не обнаружено у *Ascothoracida* и *Facetotecta*. Таким образом, пильчатая щетинка — еще одна из апоморфий циприсовидных личинок *Cirripedia*.

Тагмозис тела циприсовидной личинки. В ряде работ (Grygier, 1983, 1987a; Grygier & Ohtsuka, 1995) высказывается мнение, что для *Thecostraca*, как и для других *Maxillopoda*, изначально следует считать схему тагмозиса 5-7-4 (или 5-6-5 — в зависимости от взглядов авторов). У циприсовидных личинок *Acrothoracica* наличие 4 коротких абдоминальных сегментов и удлиненного тельсона с односегментными фуркальными ветвями согласуется с такой схемой. Четырехсегментный абдомен более плези-

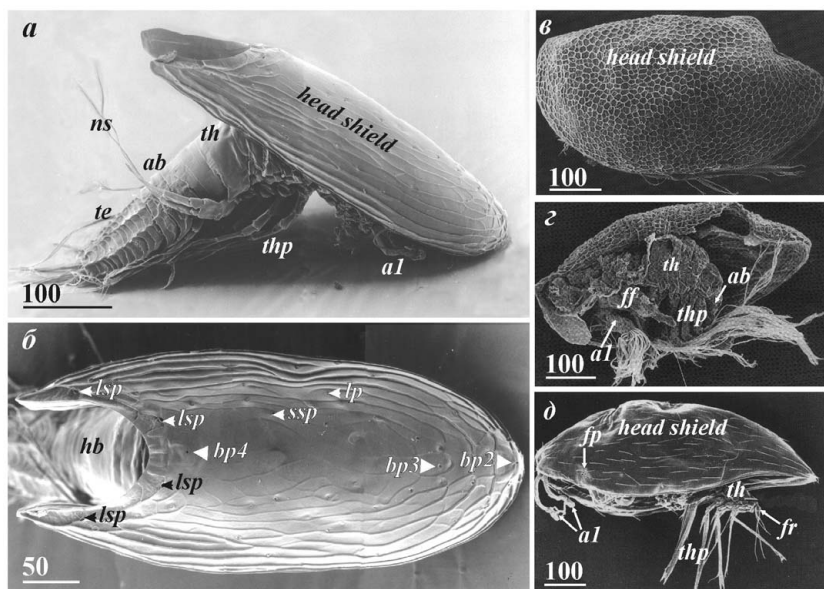


Рис. 67. Ципривидные личинки основных таксонов класса Thecostraca. *a, б* — *Hansenocaris* sp. (подкласс Facetotecta); *в, з* — *Baccaulaureus falsiramus* (подкласс Ascothoracida); *д* — *Briarosaccus tenellus* (подкласс Cirripedia, Rhizocephala). *a* — общий вид сбоку; *б* — головной щит, дорсальная сторона; *в* — общий вид сбоку; *з* — внутреннее тело, вид сбоку (створка удалена); *д* — общий вид сбоку (*a, б* — по: Нøег & Kolbasov, 2002; *в, з* — по: Itô & Grygier, 1990; *д* — по: Walossek *et al.*, 1996). Обозначения: *a1* — антеннулы; *ab* — abdomen; *bp* (2–4) — большие центральные поры; *ff* — комплекс фронтальных филаментов; *fp* — фронтолатеральная пора; *fr* — фуркальные ветви; *hb* — задняя часть тела (торакс + abdomen); *lp* — латеральные поры; *lsp* — латеральные поры с большой щетинкой; *ns* — плавательные щетинки торакоподов; *ssp* — поры с мелкой щетинкой; *te* — тельсон; *th* — торакс; *thp* — торакоподы. Масштаб в мкм

Fig. 67. Cypris larvae of main taxa of Thecostraca. *a, б* — *Hansenocaris* sp. (subclass Facetotecta); *в, з* — *Baccaulaureus falsiramus* (subclass Ascothoracida); *д* — *Briarosaccus tenellus* (subclass Cirripedia, Rhizocephala). *a* — general view, laterally; *б* — head shield, dorsal side; *в* — general view, laterally; *з* — body proper, lateral view (valve removed); *д* — general view, laterally (*a, б* — from Нøег & Kolbasov, 2002; *в, з* — from Itô & Grygier, 1990; *д* — from Walossek *et al.*, 1996). Abbreviations: *a1* — antennules; *ab* — abdomen; *bp* (2–4) — big central pores; *ff* — frontal filament complex; *fp* — frontolateral pore; *fr* — furcal rami; *hb* — hindbody (thorax + abdomen); *lp* — lateral pores; *lsp* — lateral pores with big seta inside; *ns* — natatory setae of thoracopods; *ssp* — pores with small seta inside; *te* — telson; *th* — thorax; *thp* — thoracopods. Scale bars in µm.

оморфен по сравнению с другими усоногими ракообразными (взрослыми или личинками). В ходе наших исследований не было обнаружено следов 7-го торакомера, который в изначальном плане строения *Thecostraca* несет пенис, если только он не входит в число коротких редуцированных сегментов, которые мы определили как абдоминальные (Kolbasov *et al.*, 1999). Имеющиеся в нашем распоряжении микрофотографии показывают, что некоторые циприсовидные личинки *Thoracica Lepadomorpha* обладают трехсегментным абдоменом.

Более или менее расщепленный тельсон *Acrothoracica*, несущий одноветвистые фуркальные ветви является изначальным (ground pattern), т.е. плезиоморфным, для циприсовидных личинок *Cirripedia*. Ранее также высказывалось мнение, что базальные сегменты двуветвистых фуркальных ветвей *Thoracica Lepadomorpha* и *Rhizocephala* вероятно следует рассматривать как продукт расщепления тельсона (Grygier, 1987b; Walossek *et al.*, 1996). Напротив, в некоторых работах с использованием сканирующей электронной микроскопии (Walker & Lee, 1976 и Glenner & Høeg, 1995) утверждается, что виды *Thoracica Balanomorpha* обладают двусегментными фуркальными ветвями, причлняющимися непосредственно к заднему концу торакса, без видимых следов абдомена и тельсона. Полученные нами данные указывают, что и эти циприсовидные личинки, скорее всего, обладают одноветвистыми фуркальными ветвями, сидящими на расщепившемся тельсоне, формирующем «базальные» сегменты. Предки *Thecostraca*, несомненно, должны были обладать односегментными фуркальными ветвями, обнаруженными также у *Ascothoracida* и *Facetotecta* (Grygier, 1987b; Kolbasov & Høeg, 2003).

Решетчатые органы. Решетчатые органы являются хемосенсорными структурами головного щита (карапакса) циприсовидных личинок *Thecostraca*. До начала наших исследований решетчатые органы были описаны у циприсовидных личинок всех трех надотрядов *Cirripedia* (*Acrothoracica*, *Thoracica*, *Rhizocephala*) и у подкласса *Ascothoracida* (Ельфинов, 1986; Itô & Grygier, 1990; Jensen *et al.*, 1994; Høeg *et al.*, 1998; Kolbasov *et al.*, 1999). Недавние исследования показали наличие 5-ти пар решетчатых органов у *Facetotecta* (Høeg & Kolbasov, 2002). Поэтому необходимо уделить особое внимание именно им.

Как говорилось ранее, насчитывается 5 пар решетчатых органов, организованных в 2 передних и 3 задних пары. Вариации в морфологии этих структур содержат важнейшую филогенетическую информацию.

Решетчатые органы *Ascothoracida* имеют форму более или менее выступающего кия, расположенного в вытянутом углублении (рис. 68 *a, в*; 71 *з*). В англоязычной литературе для них принят термин «keel/crest in a trough» (Itô & Grygier, 1990; Jensen *et al.*, 1994; Grygier & Itô, 1995; Høeg & Kolbasov, 2002). Такая морфология свидетельствует в пользу того, что ре-

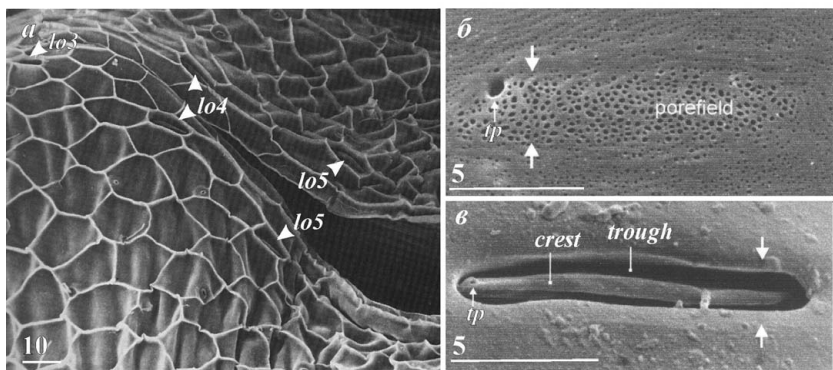


Рис. 68. Решетчатые органы подклассов Ascothoracida (а, в) и Cirripedia, надотряд Thoracica (б). а — *Baccaureus falsiramus*, задние решетчатые органы; б — *Scalpellum scalpellum* решетчатый орган (границы указаны стрелками) с развитым пористым полем (pore field); в — *Ulophysema oeresundense*, килевидный решетчатый орган (crest), расположенный в желобке (trough), границы указаны стрелками (а — по Itô & Grygier, 1990; б, в — по Høeg & Kolbasov, 2002). Обозначения: lo (3–5) — решетчатые органы; tp — терминальная пора. Масштаб в мкм.

Fig. 68. Lattice organs of subclasses Ascothoracida (a, в) and Cirripedia, superorder Thoracica (б). а — *Baccaureus falsiramus*, posterior lattice organs; б — *Scalpellum scalpellum* lattice organ (borders indicated by arrows) with developed pore field; в — *Ulophysema oeresundense*, keel-like lattice organ (crest) in through, borders indicated by arrows (а — from Itô & Grygier, 1990; б, в — from Høeg & Kolbasov, 2002). Abbreviations: lo (3–5) — lattice organs; tp — terminal pore. Scale bars in μm .

шетчатые органы, скорее всего, произошли от хемосенсорных щетинок науплиусов (Рубаков *et al.*, 2003; также см. ниже). Решетчатые органы Ascothoracida лишены пористого поля (рис. 68 в), имеющегося у всех таксонов Cirripedia (рис. 53 в, г, и, з; 68 б). Изначально решетчатые органы Cirripedia Ascothoracida имеют более или менее сходную морфологию (рис. 53), хотя киль менее четок, вытянутые решетчатые органы, уже обладающие пористым полем, располагаются в небольших углублениях, кутикула которых отлична от остальной (Jensen *et al.*, 1994; Kolbasov *et al.*, 1999; Kolbasov & Høeg, 2007). Представители Cirripedia — Thoracica и Rhizocephala обладают более широкими овальными решетчатыми органами (рис. 68 б), полностью лишенными киля, просто расположенными на поверхности головного щита (не в углублении), с хорошо развитым пористым полем (Jensen *et al.*, 1994; Høeg *et al.*, 1998; Høeg & Kolbasov, 2002).

Каждый решетчатый орган Thecostraca изначально имеет заметную терминальную пору, расположенную на одном из его концов. У *Ascothoracida* терминальные поры расположены на конце киля (рис. 68 в), тогда как у *Cirripedia* они расположены у конца решетчатого органа (рис. 68 б). Положение терминальных пор различных пар решетчатых органов варьирует в различных группах Thecostraca, а, следовательно, может являться признаком, имеющим существенное значение при построении филогении. Циприсовидные (аскоторацидные) личинки *Ascothoracida* обладают терминальными порами, расположенными изначально на задних концах всех 5 пар решетчатых органов. Хотя было показано, что некоторые аскоторациды, а именно *Synagoga millipalus*, обладают передними терминальными порами решетчатых органов первой и третьей пар (Grygier & Ohtsuka, 1995). Правда, в этой работе был исследован самец, а не аскоторацидная личинка, поэтому положение терминальных пор могло измениться после линьки личинки. В силу этого, я склонен считать заднее положение терминальных пор — исходным (плезиоморфным) для циприсовидных личинок *Ascothoracida*. Хотя, следует отметить, что аскоторацидные личинки эволюционно продвинутого рода *Dendrogaster* обладают четырьмя парами решетчатых органов, причем терминальные поры первой пары — передние, тогда как остальные задние, при линьке в самца терминальные поры меняют положение (Kolbasov *et al.*, 2008).

Большинство усоногих ракообразных, а именно надотряды *Thoracica* и *Rhizocephala* сохраняют задние терминальные поры только на решетчатых органах 3–5-й пар, тогда как две передних пары имеют передние терминальные поры (Jensen *et al.*, 1994; Kolbasov *et al.*, 1999). Представители надотряда *Acrothoracica* занимают промежуточное положение между *Ascothoracida* и другими *Cirripedia* по этому признаку. Как показано выше, они имеют передние терминальные поры лишь у второй пары решетчатых органов, тогда как остальные пары с задними терминальными порами. Наконец, *Acrothoracica Cryptophialida* и *Rhizocephala Akentrogonida* обладают решетчатыми органами лишенными терминальных пор (Jensen *et al.*, 1994; здесь).

Исходя из всех этих данных, необходимо было провести исследования *Facetotecta*, как третьей группы Thecostraca, для изучения морфологии решетчатых органов (если они вообще есть у видов этого подкласса) и выяснения плезиоморфного положения терминальных пор. Обладая знаниями по морфологии решетчатых органов *Facetotecta*, можно выяснить картину филогенетических связей внутри Thecostraca, т.к. наличие решетчатых органов может быть апоморфией этого класса, имеющей филогенетическую ценность. Кроме того, необходимо выяснить являются ли решетчатые органы разных подклассов Thecostraca гомологичными образованиями? Почему некоторые таксоны имеют решетчатые органы лишен-

ные терминальных пор? Для этого необходимы не только исследования решетчатых органов *Facetotecta* на сканирующем электронном микроскопе, но и изучение внутреннего строения этих структур на трансмиссионном электронном микроскопе у всех *Thecostraca*. Именно это и было сделано недавно (Нøег & Kolbasov, 2002; Kolbasov & Нøег, 2007).

Внешняя морфология решетчатых органов *Facetotecta*. Головной щит большинства исследованных циприсовидных личинок *Facetotecta* несет 5 пар решетчатых органов (у *Hansenocaris papillata* удалось обнаружить лишь 4 пары решетчатых органов Kolbasov *et al.*, 2007), расположенных вдоль дорсо-медиальной линии и сгруппированных в 2 передних и 3 задних пары (рис. 69). Передние пары находятся вокруг второй непарной большой поры (*bp2*) на переднем конце, у сгиба головного щита (рис. 69 б, е–з). Передние концы обоих передних пар решетчатых органов направлены друг к другу. Три задних пары решетчатых органов лежат одна за другой в задней части головного щита, причем 5-я пара почти достигает его заднего края (рис. 69 а, в–д, и–м). 3-я и 4-я пары располагаются вокруг 4-й непарной большой поры (*bp4*). 3-я пара решетчатых органов сильно изогнута кпереди, 4-я — практически параллельна средней линии карапакса, а 5-я — слабо изогнута кзади (рис. 69 а, и).

Каждый решетчатый орган *Facetotecta* около 12–15 мкм в длину и 1–2 мкм в ширину, отделен от основной кутикулы головного щита слабым углублением, киль развит слабо. Орган расширяется кпереди (особенно первой и третьей пар) и слегка заостряется кзади. Все решетчатые органы имеют развитую терминальную пору у заднего конца (рис. 69 б–з, к–м), пористое поле, характерное для решетчатых органов *Cirripedia*, отсутствует. Терминальные поры передних пар крупнее терминальных пор задних пар решетчатых органов.

Внутреннее строение решетчатых органов *Thecostraca*. До наших исследований внутреннее строение решетчатых органов, с применением трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ), было изучено только для циприсовидных личинок *Cirripedia Acrothoracica* и *Rhizocephala* (Нøег *et al.*, 1998). Нами (Нøег & Kolbasov, 2002) были проведены исследования внутреннего строения решетчатых органов остальных групп *Thecostraca* (*Ascothoracida*, *Facetotecta* и *Cirripedia Thoracica*).

Facetotecta: Сагиттальные срезы показали, что решетчатые органы этого подкласса обладают сходной морфологией с описанной для решетчатых органов *Cirripedia Acrothoracica* и *Rhizocephala* (Нøег *et al.*, 1998). Цилиарные сегменты сенсорных клеток с продольными микротрубочками проходят через канал в полость органа, расположенную под кутикулой головного щита (рис. 70 а). Терминальная пора расположена у противоположного конца полости, пробка из неоформленного материала закрывает вход в терминальную пору и полость решетчатого органа соответственно (рис. 70 в).

Кутикула головного щита, хотя и состоит из нескольких слоев, не обнаруживает четкого деления на экзо- и эндокутикулу. Кутикула над полостью (камерой) решетчатого органа — только 0,2 мкм толщиной и совершенно лишена пор (рис. 70 з), наблюдаемых у *Cirripedia* (рис. 71 а). Фиксация не позволила нам детально изучить цилиарные элементы, расположенные внутри кутикулярной полости органа, но продольные микротрубочки, проходящие через канал, различимы (рис. 70 а).

Cirripedia: Полость решетчатого органа расположена в развитой экзокутикуле (рис. 71 а, б). Кутикула, покрывающая полость органа около 1 мкм в ширину и пронизана многочисленными мелкими порами, как и у других усоногих (рис. 71 а). Эти поры, практически, достигают самой полости и отделены от нее лишь тончайшим слоем эпикутикулы. Электронно-плотный материал шарообразной формы расположен в полости органа снаружки от обкладочных клеток, окружающих цилиарные сегменты (рис. 71 а). Полость сообщается с внутренней частью циприсовидной личинки через длинный канал (как и у *Facetotecta*), направляющийся книзу через толстую эндокутикулу (рис. 71 б). Поперечные срезы показали, что 4 цилиарных сегмента отходят от двух сенсорных клеток находящихся под кутикулой и проходят через канал в полость решетчатого органа (рис. 71 в). Иногда на одном срезе можно наблюдать несколько частей (две) разных решетчатых органов (рис. 71 б), на которых виден канал одного органа и полость другого, соседнего решетчатого органа.

Ascothoracida: Поперечный срез решетчатого органа (рис. 71 з), сделанный в месте, указанном стрелками (рис. 68 в), т.е. недалеко от переднего конца, где канал отходит от полости органа внутрь личинки. Из-за изогнутости канала и скошенной плоскости среза на микрофотографии присутствуют и полость (камера), и канал этого органа одновременно. Полость лежит внутри килевидного выроста кутикулы, расположенного в глубоком желобке. Как и у *Facetotecta*, окружающая кутикула не имеет ясного подразделения на экзо- и эндокутикулу. Полость заполняет практически всю внутреннюю часть кия (рис. 71 з). Полость покрывает кутикула 0,2 мкм в толщину и тонкая (более электронноплотная) эпикутикула лишена пор пористого поля.

Гомология решетчатых органов Thecostraca. Обнаружение решетчатых органов у *Facetotecta* и полученные нами данные по внутренней морфологии этих органов у всех *Thecostraca*, позволяют сделать целый ряд филогенетических обобщений. Мы обнаружили эти структуры у *Y-*циприсовидных личинок (*Facetotecta*), которые представляют 5 или 6 разных видов. Таким образом, решетчатые органы характерны для *Facetotecta*, как для таксона в целом. По своей форме, заднему положению терминальных пор и отсутствию пористого поля решетчатые органы *Facetotecta* сходны с килевидными решетчатыми органами *Ascothoracida*.

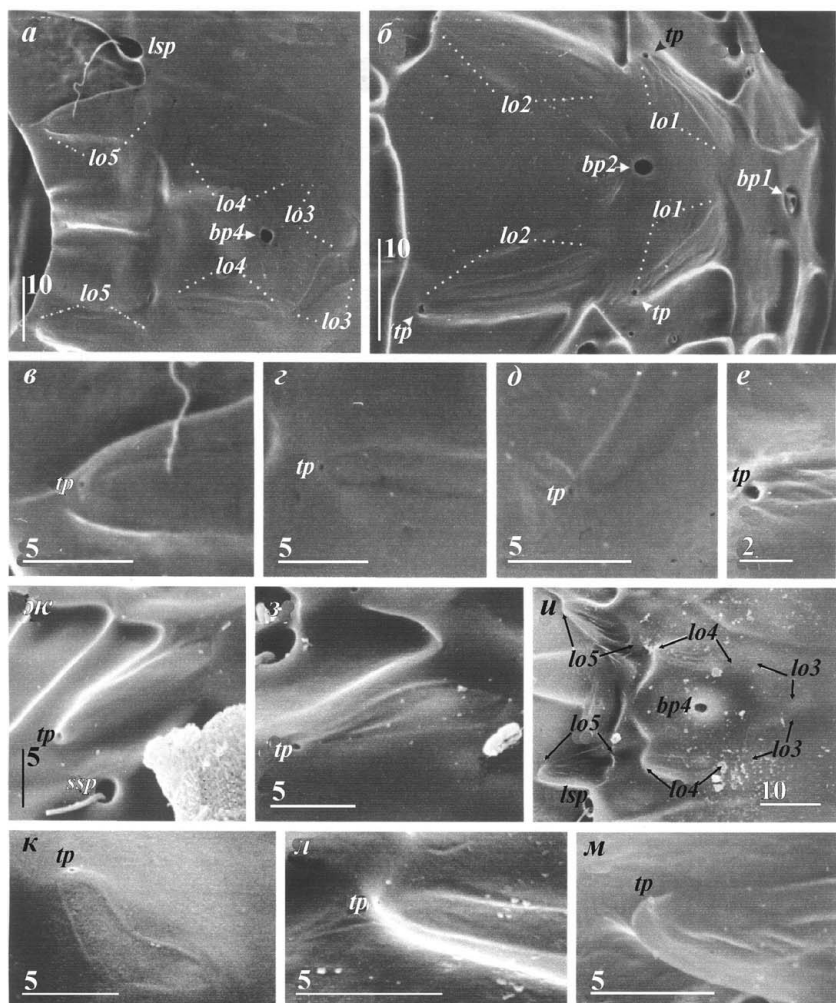


Рис. 69. Решетчатые органы подкласса Facetotecta (*a-e* — *Hansenocaris* sp. — Норвежское море, Берген; *ж-м* — *Hansenocaris itoi* — Белое море). *a* — задние решетчатые органы; *б* — передние решетчатые органы; *в-д* — окончания решетчатых органов 5-й, 4-й и 3-й пар соответственно с терминальными порами; *e* — окончание решетчатого органа 1-й пары с терминальной порой; *ж* — решетчатый орган 1-й пары; *з* — решетчатый орган 2-й пары; *и* — задние решетчатые органы; *к* — решетчатый орган 3-й пары; *л, м* — окончания решетчатых органов 4-й и 5-й пар (по: Нøег & Kolbasov, 2002). Обозначения: *bp* (1–4) — большие центральные поры; *lo*(1–5) — решетчатые органы; *lsp* — поры с большой щетинкой; *ssp* — поры с маленькой щетинкой; *tp* — терминальные поры. Масштаб в мкм.

Fig. 69. Lattice organs of subclass Facetotecta (*a-e* — *Hansenocaris* sp. — Norwegian Sea, Bergen; *ж-м* — *Hansenocaris itoi* — White Sea). *a* — posterior lattice organs; *б* — anterior lattice organs; *в-д* — ends of lattice organs with terminal pores of pairs 5, 4 and 3 consequently; *e* — end of lattice organ with terminal pore of pair 1; *ж* — lattice organ of pair 1; *з* — lattice organ of pair 2; *и* — posterior lattice organs; *к* — lattice organ of pair 3; *л, м* — ends of lattice organs of pairs 4 and 5 (from Нøег & Kolbasov, 2002). Abbreviations: *bp* (1–4) — big central pores; *lo*(1–5) — lattice organs; *lsp* — pores with big seta inside; *ssp* — pores with small seta inside; *tp* — terminal pores. Scale bars in μm .

Нами было показано, что, несмотря на все разнообразие внешней морфологии решетчатых органов Thecostraca, их внутренняя анатомия сходна. Каждый решетчатый орган состоит из двух сенсорных клеток, снабженных двумя цилиарными выростами — наружным дендритным и цилиарным сегментами (outer dendritic segments, ciliary segments). Цилиарные сегменты проходят через канал в полость органа, расположенную в кутикуле головного щита. П полость органа сообщается («псевдосообщается»), так как отграничена тонкой эпикутиколой) с окружающей средой через терминальную пору. Поскольку для Facetotecta сделаны только сагиттальные срезы, мы можем лишь подтвердить присутствие цилиарных сегментов, но нельзя говорить о числе самих сенсорных клеток, входящих в состав решетчатого органа.

Присутствие 5 пар решетчатых органов, организованных в 2 группы и сходное внутреннее строение (на уровне ТЭМ), не оставляют сомнений, что эти структуры — гомологичные у всех Thecostraca. Наличие у Facetotecta больших непарных пор между решетчатыми органами 1–2-й и 3–4-й пар (рис. 69 *a, б, и*) указывает на гомологию с усоногими ракообразными, у которых эти поры также обнаружены (Jensen *et al.*, 1994; Нøег *et al.*, 1998; Kolbasov & Нøег, 2007; см. главу 3.2).

Решетчатые органы не были найдены за пределами Thecostraca. Они отсутствуют у Tantulocarida — наиболее вероятной сестринской группы Thecostraca (Колбасов, 2007). Поэтому мы заключаем, что они представляют синапоморфию для класса Thecostraca (рис. 72, характеристика 1). Отсутствие решетчатых органов за пределами Thecostraca не противоречит предположению, что они могут соответствовать дорсальным органам, характерным для других Crustacea (Walossek, 1993).

Характер эволюции. Некоторые особенности морфологии решетчатых органов варьируют среди Thecostraca и интересны филогенетически. В конечном итоге, признаки, связанные с решетчатыми органами, следует внести в список характеристик (матрикс), необходимых для анализа филогении Thecostraca в целом и Cirripedia в частности. Основные шаги в этом направлении уже были сделаны ранее (Glennner *et al.*, 1995; Нøег *et al.*, 1999; Kolbasov *et al.*, 1999), но они не включали анализ Facetotecta. Теперь мы можем дополнить филогенетический анализ Thecostraca признаками Facetotecta.

Схема филогенетических связей Thecostraca (рис. 72) построена на основе идей разных авторов (Grygier, 1987b; Нøег, 1992, 1995a, b; Spears *et al.*, 1994; Kolbasov *et al.*, 1999; Kolbasov & Нøег, 2000; Нøег & Kolbasov, 2002). Монофилия Cirripedia обоснована такими апоморфиями как науплиальные фронтолатеральные рожки и многочисленными признаками циприсовидных личинок, указанными ранее в тексте. Родственные связи между Thoracica и Rhizocephala, как сестринских групп, были также под-

тверждены на молекулярном уровне (Spears *et al.*, 1994; Mizrahi *et al.*, 1998; Mouchel-Viehl *et al.*, 1998; Perl-Treves *et al.*, 2000; Harris *et al.*, 2000). Как и ранее, основная трихотомия между Ascothoracida, Facetotecta и Cirripedia остается неразрешенной (рис. 72). Это означает, что Facetotecta могут быть сестринской группой остальным Thecostraca — либо Cirripedia, либо Ascothoracida. Хотя такие признаки, как одностворчатый карапакс и некоторые особенности морфологии антенул, на мой взгляд, сближают их с усконогими ракообразными.

Вариации в морфологии решетчатых органов связаны, прежде всего, с формой органа и положением терминальных пор всех пяти пар органов. Положение терминальных пор следует рассматривать как отдельный признак при построении филогении Thecostraca.

Положение терминальных пор. Терминальные поры расположены сзади у всех пяти пар решетчатых органов Facetotecta и Ascothoracida (по крайней мере, изначально). Поэтому, мы рассматриваем заднее положение терминальных пор как плезиоморфное для всех Thecostraca. В стволовой линии Cirripedia положение терминальной поры меняется на переднее у 2-й пары решетчатых органов (Acrothoracica, рис. 72, характеристика 2). Переднее положение терминальной поры также и у 1-й пары органов возникает у надотрядов Rhizosephala и Thoracica (рис. 72, характеристика 3). Таким образом, Acrothoracica обладают апоморфным передним положением поры органов 2-й пары, но сохраняют плезиоморфное заднее положение поры органов 1-й пары.

Естественен вопрос, почему переднее положение терминальной поры 2-й пары решетчатых органов Cirripedia следует считать апоморфным, а не плезиоморфным для Thecostraca? Циприсовидные личинки Ascothoracida и Facetotecta обладают рядом плезиоморфных признаков по сравнению с циприсовидными личинками Cirripedia (например, ясная сегментация абдомена). Вероятно, что и заднее положение всех терминальных пор следует считать плезиоморфным. Нами также доказано, что решетчатые органы Thecostraca — гомологичные структуры и все пять пар, имеющиеся на одной личинке, также гомологичны — одного внутреннего строения. Поэтому мы вправе ожидать, что положение терминальных пор должно было быть изначально идентично на всех пяти парах.

Пористое поле решетчатых органов. Ранее считалось, что Thoracica и Rhizosephala обладают более апоморфными решетчатыми органами в форме пористого поля («porefield» shaped lattice organ), тогда как Ascothoracida и Acrothoracica сохраняют плезиоморфную — килевидную форму решетчатых органов (Jensen *et al.*, 1994). Теперь мы можем подтвердить, что и Facetotecta сохраняют эту изначально форму решетчатых органов. Тем не менее, морфология решетчатых органов Acrothoracica должна рассматриваться как промежуточная. Недавние исследования (Нюег

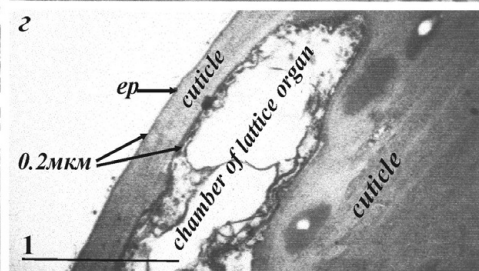
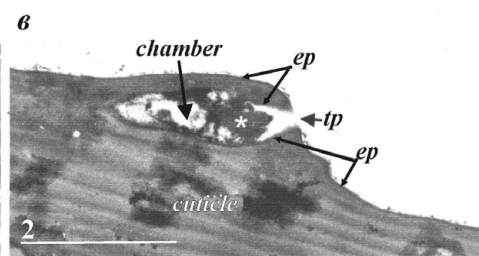
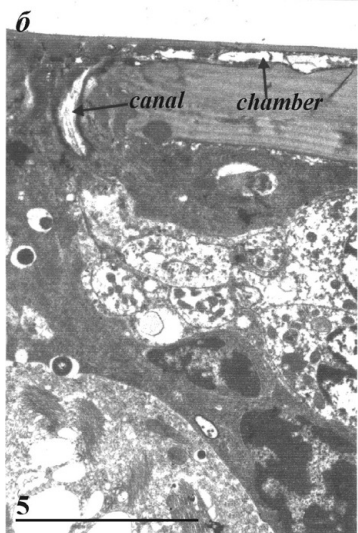
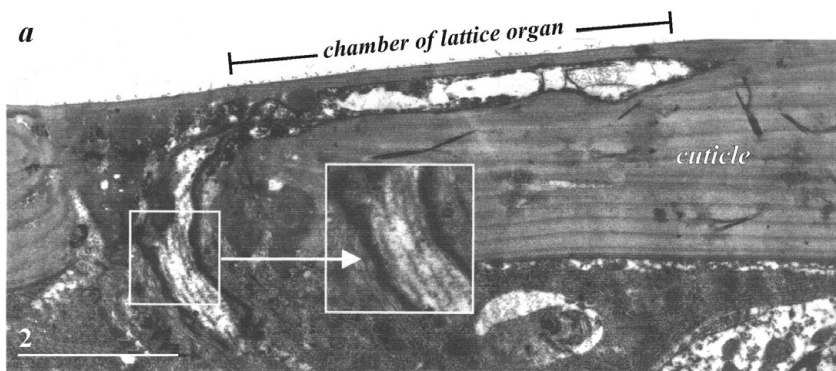


Рис. 70. Внутреннее строение решетчатых органов *Hansenocaris itoi* (Facetotecta). *a* — сагиттальный срез через кутикулу головного щита и решетчатый орган; кутикулярная полость органа (chamber of lattice organ) сообщается через канал с внутренней частью органа; кутикула лишена деления на эндо- и экзокутикулу; увеличенные микротрубочки цилиарных сегментов сенсорных клеток показаны в прямоугольной рамке; *б* — общий вид решетчатого органа (полость — chamber и канал — canal); *в* — срез через терминальную пору, пробка из неясного материала (*) отделяет полость органа от окружающей среды; *г* — покрывающая кутикула всего 0.2 мкм в высоту, эпикутикула и кутикула лишены пор (по: Нøег & Kolbasov, 2002). Обозначения: *ep* — эпикутикула; *tp* — терминальная пора. Масштаб в мкм.

Fig. 70. Anatomy of lattice organs of *Hansenocaris itoi* (Facetotecta). *a* — sagittal section through cuticle of head shield and lattice organ; chamber of lattice organ connected by canal with internal part of organ; cuticle lacks endo- and exocuticle layers; enlarged microtubes of ciliary segments of sensory cells in frame; *б* — general view of lattice organ (chamber and canal); *в* — section through terminal pore, plug of indefinite material (*) separates of chamber from environment; *г* — covering cuticle, only 0.2 μm high, epicuticle and cuticle lack pores (from Нøег & Kolbasov, 2002). Abbreviations: *ep* — epicuticle; *tp* — terminal pore. Scale bars in μm.

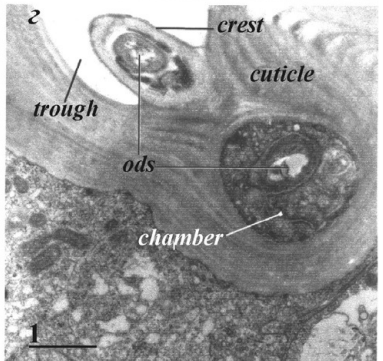
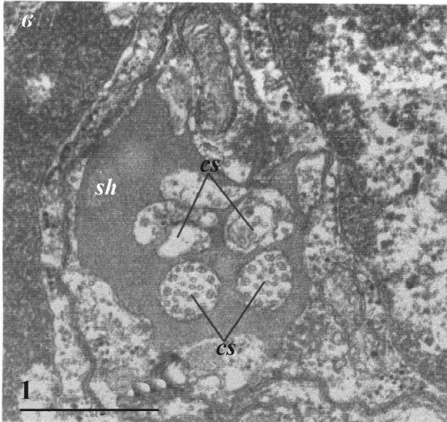
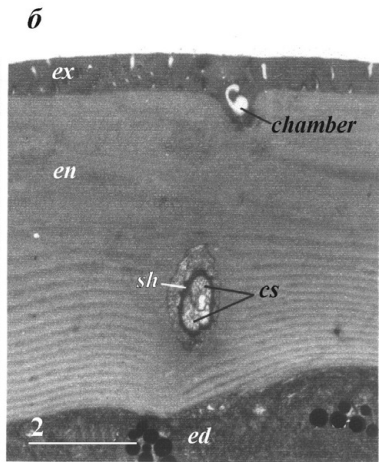
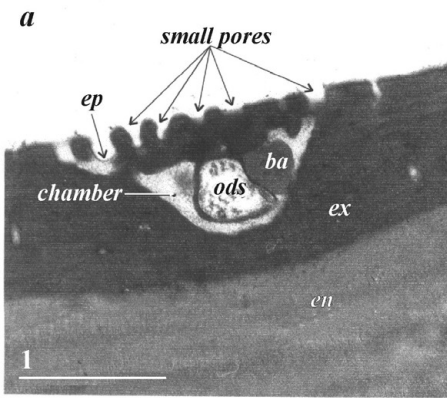


Рис. 71. Внутреннее строение решетчатых органов ракообразных подклассов Cirripedia (*a–в* — *Scalpellum scalpellum*, н/отр. Thoracica) и Ascothoracida (*г* — *Ulophysema oeresundense*). *a* — поперечный срез решетчатого органа (плоскость среза указана стрелками на рис. 68 *б*), полость решетчатого органа (chamber) расположена в экзокутикуле, покрывающая экзокутикула пронизана порами (small pores), отграниченными от полости только тонким слоем эпикутикулы (пора в левом верхнем углу); *б* — поперечный срез, показывающий канал одного решетчатого органа в эндокутикуле и терминальную часть полости (chamber) другого в экзокутикуле; *в* — внутренняя часть решетчатого органа под кутикулой, 4 цилиарных сегмента с микротрубочками окружены влагалищными клетками; *г* — поперечный срез через решетчатый орган (плоскость среза указана стрелками на рис. 68 *в*), полость органа расположена в «киле» (crest), находящемся в глубоком желобке (trough), поры в покрывающей кутикуле отсутствуют, канал и полость видны из-за скошенного направления среза (по: Høeg & Kolbasov, 2002). Обозначения: *ba* — шаровидное тело; *cs* — цилиарный сегмент; *ed* — эпидермис; *en* — эндокутикула; *ep* — эпикутикула; *ex* — экзокутикула; *ods* — наружный дендритный сегмент; *sh* — обкладочные клетки. Масштаб в мкм.

Fig. 71. Anatomy of lattice organs of crustaceans of subclasses Cirripedia (*a–в* — *Scalpellum scalpellum* superorder Thoracica) and Ascothoracida (*г* — *Ulophysema oeresundense*). *a* — transverse section of lattice organ (plane of section indicated by arrows in Fig. 68 *б*), chamber locates in exocuticle, covering exocuticle penetrated by small pores, separated from chamber only thin layer of epicuticle (pore in left upper angle); *б* — transverse section, showing canal of one lattice organ in endocuticle and terminal part of chamber of another lattice organ in exocuticle; *в* — internal part of lattice organ under cuticle, 4 ciliary segments with microtubes encircled by sheath cells; *г* — transverse section through lattice organ (plane of section indicated by arrows in Fig. 68 *в*), chamber of lattice organ locates in crest in trough, pores lack in covering cuticle, canal and chamber observed because of cant direction of section (from Høeg & Kolbasov, 2002). Abbreviations: *ba* — ball body; *cs* — ciliary segment; *ed* — epidermis; *en* — endocuticle; *ep* — epicuticle; *ex* — exocuticle; *ods* — outer dendrite segment; *sh* — sheath cells. Scale bars in μm .

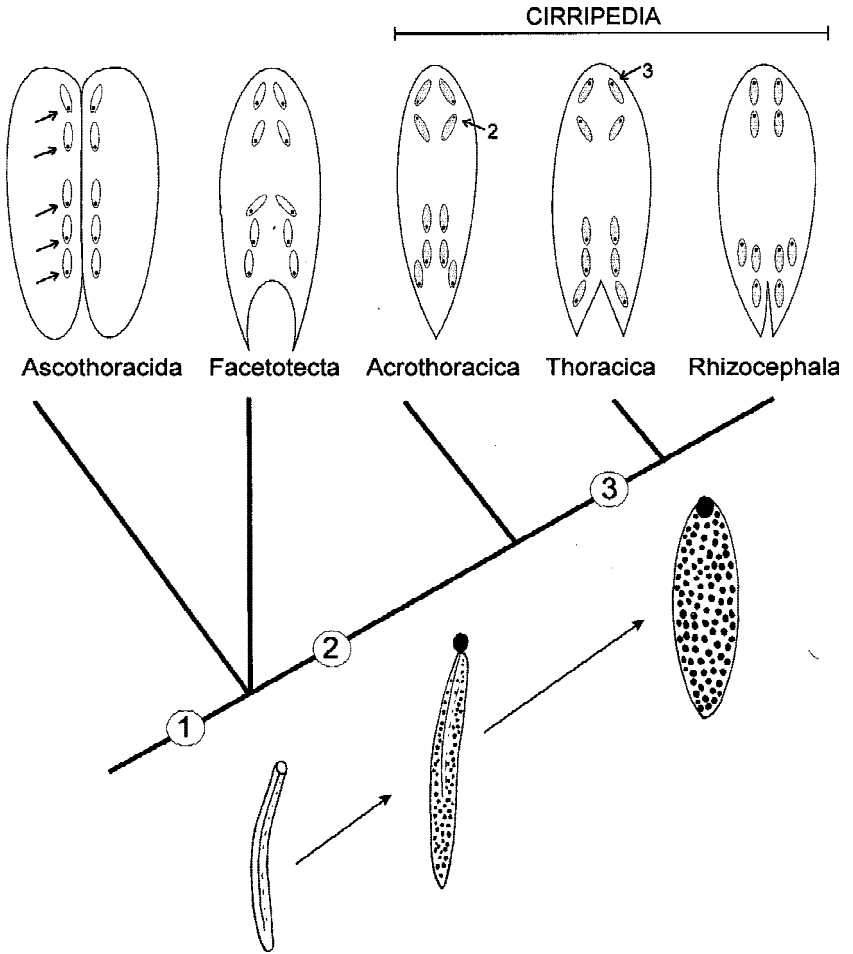


Рис. 72. Схема филогении ракообразных класса Thecostraca и ее связь с эволюцией решетчатых органов (мелкие стрелки указывают положение терминальных пор). 1 — возникновение решетчатых органов килевидной формы, лишенных пористого поля, с задними терминальными порами; 2 — появление пористого поля решетчатых органов, сохраняющих остатки «киля», реверсия положения терминальной поры решетчатых органов 2-й пары; 3 — исчезновение «киля», обе пары передних решетчатых органов с передними терминальными порами (по: Høeg & Kolbasov, 2002, с изменениями).

Fig. 72. Scheme of phylogeny of crustaceans of class Thecostraca and its relation with evolution of lattice organs (small arrows indicate position of terminal pores). 1 — origin of lattice organs of keel-like shape («crest in trough»), lacking porefield, with posterior terminal pores; 2 — origin of porefield of lattice organs, retaining rudimentary keel, reversion of terminal pore position of lattice organs pair 2; 3 — disappearance of keel (crest), both pairs of anterior lattice organs with anterior terminal pores (from Høeg & Kolbasov, 2002 with changes).

et al., 1998 — не указывали, но видно из микрофотографий; Kolbasov *et al.*, 1999; Kolbasov & Høeg, 2001, 2007) выявили наличие ясных мелких пор в эпикутикуле решетчатых органов *Acrothoracica*, которые следует рассматривать как гомологичные аналогичным, но более крупным у *Thoracica* и *Rhizocerphala*. Таким образом, отличие *Acrothoracica* от остальных надотрядов усоногих состоит в заднем положении терминальных пор первой пары решетчатых органов и более узкой форме этих органов, а наличие пористого поля на поверхности решетчатых органов следует признать синапоморфией *Cirripedia*.

С другой стороны срезы (ТЭМ) показывают, что ни *Ascothoracida*, ни *Facetotecta* не обладают кутикулярными порами над полостью решетчатого органа. Таким образом, апоморфное образование таких пор у *Cirripedia* может быть связано с какой-либо функциональной нагрузкой. С какой? Попытаемся ответить на этот вопрос.

Происхождение и функция решетчатых органов. Внутренняя ультраструктура решетчатых органов имеет все характеристики хеморецептора (Høeg *et al.*, 1998). Недавние исследования показали, что решетчатые органы *Thecostraca* являются дериватами особых щетинок, расположенных на головном щите науплиусов (Rybakov *et al.*, 2003). У *Ascothoracida* и *Facetotecta* терминальная пора — единственный путь, через который химические составляющие могут достичь цилиарных выростов в кутикулярной полости органов. У *Acrothoracica* мелкие эпикутикулярные поры могут с большой вероятностью обеспечивать диффузию веществ внутрь полости по всей длине решетчатого органа. При этом следует отметить, что обычные мелкие округлые поры *Acrothoracica* *Lithoglyptida* эволюционировали в более плотные и длинные червеобразные образования у *Acrothoracica* *Cryptophialida* (см. главу 3.2). Преобразование мелких округлых пор в более глубокие поры-ямки у *Thoracica* и *Rhizocerphala* означает, что лишь тонкий слой эпикутикулы отделяет полость органа от наружной среды. Такое строение решетчатых органов *Cirripedia* указывает на то, что значение терминальной поры, как связующего пути здесь отпадает. Это может объяснять почему такие группы усоногих как *Acrothoracica* *Cryptophialida* и *Rhizocerphala* *Akentronida* утратили терминальные поры решетчатых органов.

Наличие решетчатых органов у циприсовидных личинок всех *Thecostraca* говорит о том, что они выполняют очень важную функцию (ситуация напоминает аналогичную у науплиусов усоногих ракообразных, для которых характерны фронто-латеральные рожки). Положение решетчатых органов на головном щите (карапаксе), в противоположную от субстрата сторону, а не к нему, указывает что они задействованы в пелагической фазе, вероятно в определении субстрата для оседания на расстоянии. Такие органы логически нужны пелагическим личинкам *Thecostraca*, спе-

циализирующимся на поиске специфического субстрата, оседающим на него и метаморфизирующим в постоянно прикрепленную взрослую особь.

Взрослые стадии *Ascothoracida* (особенно самцы) сохраняют решетчатые органы с терминальными порами, причем решетчатые органы самцов рода *Dendrogaster* морфологически более дифференцированы, чем у аскоторацидной личинки. Этот факт указывает на то, что эти структуры функционируют у взрослых стадий и могут участвовать в поиске полового партнера или хозяина, или обеспечивать одновременное половое созревание самки и самца. В отличие от усоногих, взрослые стадии которых сидячие, примитивные роды мешкогрудых ракообразных способны менять субстрат. Это заставляет предположить, что решетчатые органы могли возникнуть как структуры взрослых стадий и лишь затем «передались» циприсовидным личинкам (Kolbasov *et al.*, 2008).

Прикрепительные антеннулы *Cirripedia*. Анализ морфологии антеннул циприсовидных личинок внутри надотряда *Acrothoracica* был проведен ранее. Поэтому для сравнения с антеннулами остальных *Cirripedia* будут использованы более плезиоморфные антеннулы *Acrothoracica Lithoglyptida*, а не модифицированные антеннулы *Acrothoracica Cryptophialida*.

Первый и вторые антеннулярные сегменты *Acrothoracica* очень сходны по морфологии с аналогичными у циприсовидных личинок других усоногих. У всех циприсовидных личинок усоногих радиальные щетинки третьего антеннулярного сегмента частично или целиком скрыты микровиллями, покрывающими прикрепительный диск. Поэтому их точный подсчет возможен лишь с использованием срезов (ТЭМ). Это было сделано только для *Semibalanus balanoides* (*Cirripedia Thoracica*), где были обнаружены 8 радиальных щетинок (Nott & Foster, 1969). Так что, обнаруженные 2 выступающие радиальные щетинки у *Acrothoracica* могут быть просто длиннее остальных, скрытых микровиллями. Для циприсовидных личинок *Cirripedia* характерен аксиальный сенсорный орган (сенсилла) третьего сегмента антеннул, который не был обнаружен у *Acrothoracica* при помощи сканирующего электронного микроскопа (Moyses *et al.*, 1995; Kolbasov *et al.*, 1999; Kolbasov & Нøег, 2001, 2007; Колбасов, 2002). Тем не менее, этот орган обнаруживается на срезах (ТЭМ) у *Trypetesa lampas* (Moyses *et al.*, 1995), а стало быть, может присутствовать у всех *Acrothoracica*.

Развитая постаксиальная щетинка 3 (*ps3*), располагающаяся на третьем сегменте антеннул у основания четвертого сегмента, и характерная для *Thoracica* и *Rhizosephala*, не была описана ранее у *T. lampas* (Moyses *et al.*, 1995). Рудиментарная постаксиальная щетинка 3 все же была обнаружена нами (рис. 56 в) у циприсовидных личинок *Acrothoracica* (Kolbasov *et al.*, 1999). Таким образом, наличие этой структуры характерно для всех

Cirripedia, а рудиментарная постаксиальная щетинка 3 — апоморфия *Acrothoracica* (Kolbasov *et al.*, 1999).

Морфология четвертого антеннулярного сегмента, связанная с характером его вооружения, играет значительную роль при воссоздании родственных связей между таксонами Cirripedia. Изначально этот сегмент у *Acrothoracica* обладает тем же числом и положением щетинок, что и у *Thoracica*. Гомология четырех субтерминальных щетинок, имеющих одинаковые морфологию и расположение у *Acrothoracica* и *Thoracica*, не вызывает сомнения. Сложнее с 5 терминальными щетинками — трудно с определенностью сказать какие из них у *Acrothoracica* соответствуют терминальным щетинками *Thoracica*. Напомню, что циприсовидные личинки *Thoracica* обладают двумя перистыми тонкими щетинками *A* и *B* (нумерация со стороны субтерминальных щетинок), затем расположена рудиментарная щетинка *C*, за которой следует большой эстетаск *D*, последняя щетинка *E* — тонкая и простая (терминология дана по Gibson & Nott, 1971). Одна терминальная щетинка (*ts(c)*) рудиментарна у обоих надотрядов (рис. 56 з). Кроме того, эстетаски у обоих надотрядов также могут быть гомологичными. Отметим, что явный эстетаск присутствует у *Weltneria* (рис. 56 *u*), а утолщенные щетинки *Armatoglyptes* и *Trypetesa* (рис. 56 з, *к*) можно считать гомологичными (см. ранее). Развитый эстетаск (щетинка *D*) также присутствует у личинок *Rhizosephala* (Høeg & Rybakov, 1996). Касаемо остальных трех щетинок, невозможно сказать что-либо определенное.

Уникальное строение прикрепительных антеннул циприсовидных личинок *Acrothoracica*, *Thoracica* и *Rhizosephala* выраженное в ряде предполагаемых апоморфий указывает на то, что эти группы образуют монофилитический таксон Cirripedia (Kolbasov *et al.*, 1999). Во всех трех надотрядах антеннула состоит из четырех сегментов удивительно сходных формы и функции. Это, вероятно, отражает одинаковую функциональную нагрузку этих конечностей — разведка субстрата перед оседанием и окончательное прикрепление (цементация). Наиболее важные апоморфии следующие: треугольный или конический первый сегмент, состоящий из двух склеритов, расположенных под углом друг к другу; длинный, цилиндрический второй сегмент; небольшой, подкововидный третий сегмент с прикрепительным диском и маленький, цилиндрический четвертый сегмент, изначально несущий 4+5 сенсорных щетинок. Именно морфология двух последних сегментов варьирует среди усоногих ракообразных. Неудивительно, ведь именно эти сегменты контактируют с субстратом. Так у *Acrothoracica* редуцирована постаксиальная щетинка 3 третьего сегмента, тогда как у *Thoracica* эта щетинка длинная и простая, а у *Rhizosephala* она может модифицироваться в длинный эстетаск (у самцов) (Walker, 1985; Moyses *et al.*, 1995).

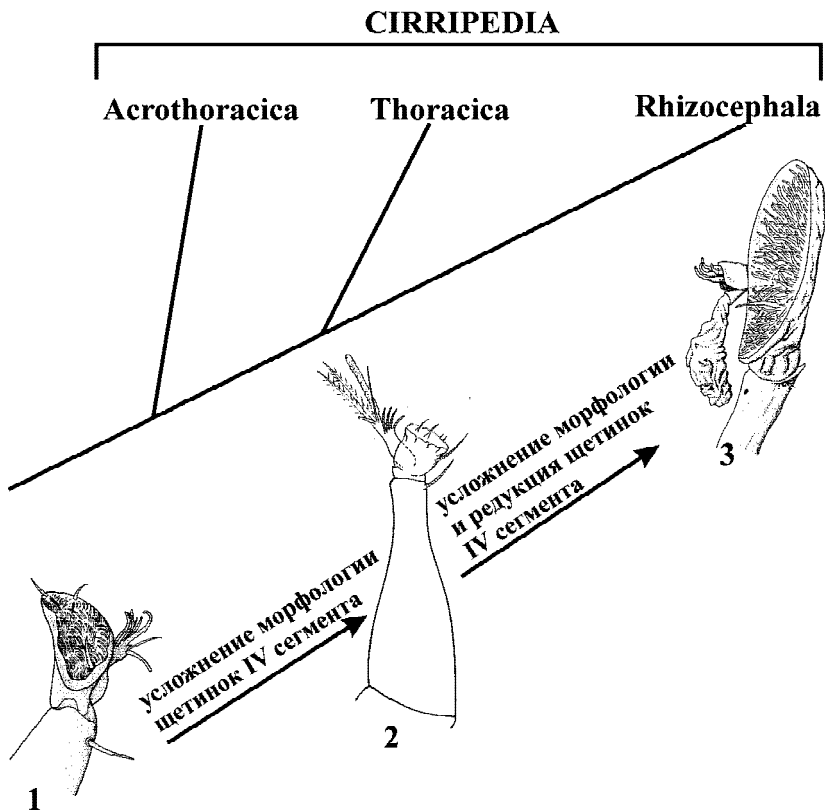


Рис. 73. Схема филогении усоногих ракообразных подкласса Cirripedia и ее связь с эволюцией антеннул циприсовидных личинок. 1 — терминальная часть антеннулы надотряда Acrothoracica (по: Kolbasov *et al.*, 1999); 2 — антеннула надотряда Thoracica (по: Nott & Foster, 1969); 3 — терминальная часть антеннулы надотряда Rhizocephala (по: Walossek *et al.*, 1996).

Fig. 73. Scheme of phylogeny of crustaceans of subclass Cirripedia and its relation with evolution of antennules of cypris larvae. 1 — terminal part of antennule of superorder Acrothoracica (from Kolbasov *et al.*, 1999); 2 — antennule of superorder Thoracica (from Nott & Foster, 1969); 3 — terminal part of antennule of superorder Rhizocephala (from Walossek *et al.*, 1996).

Четвертый сегмент несет 4 субтерминальных и 5 терминальных щетинок у *Thoracica* и изначально у *Acrothoracica*. Это — «ground pattern» для *Cirripedia*. Тем не менее, терминальные щетинки *Acrothoracica* проще устроены, чем у *Thoracica* и этот факт заставляет рассматривать такое вооружение как плезиоморфное для *Cirripedia* (рис. 73). Редукцию числа и изменение морфологии этих щетинок у усоногих надотряда *Rhizocephala* следует рассматривать как апоморфию. Уменьшение числа и объединение субтерминальных и терминальных щетинок у *Acrothoracica Cryptophialida* — также синапоморфия этого отряда. Эти факты не удивительны, так как наблюдаются у высоко специализированных групп (*Rhizocephala* — паразиты, *Acrothoracica Cryptophialida* — вершина эволюции этой комменсальной группы).

Как результат проведенных обсуждений предлагаю схему эволюции надотрядов *Cirripedia*, связанную с изменением морфологии прикрепительных антеннул циприсовидной личинки (рис. 73).

В заключение скажем несколько слов о молекулярных исследованиях *Thecostraca*. Недавно были проведены исследования всех групп *Thecostraca* с использованием 18S rDNA, в которых исследовались и беломорские *Facetotecta* (Pérez-Losada *et al.*, 2002). До сих пор морфологические данные по эволюции и филогении класса *Thecostraca* (*Facetotecta*, *Ascothoracida*, *Cirripedia*) не согласуются с молекулярными. Три недавних работы посвященные филогении группы, основанные на сиквенировании 18S rDNA некоторых видов *Cirripedia* (*Thoracica*, *Rhizocephala* и *Acrothoracica*) и *Ascothoracida* показали, что *Acrothoracica* и *Ascothoracida* представляют монофилетическую группу (Spears *et al.*, 1994; Mizrahi *et al.*, 1998; Perl-Treves *et al.*, 2000). Тем не менее, недавние морфологические исследования (Kolbasov *et al.*, 1999) и данные, приведенные здесь, показывают, что это не так. Мы проанализировали те же молекулярные данные с привлечением новых по *Facetotecta* с использованием ряда оригинальных методов. Наши результаты строго подтверждают монофилию усоногих ракообразных, где *Acrothoracica* — сестринская группа *Thoracica* и *Rhizocephala* (Pérez-Losada *et al.*, 2002). Кроме того, анализ полученных данных показал, что *Facetotecta* являются сестринской группой остальным *Thecostraca* (*Ascothoracida* + *Cirripedia*). В то же время, такие морфологические характеристики, как одностворчатый головной щит и морфология антеннул сближают *Facetotecta* с *Cirripedia*, а строение решетчатых органов — *Ascothoracida* с *Facetotecta*. Таким образом, нельзя однозначно ответить, кто *Ascothoracida* или *Facetotecta* являются сестринской группой *Cirripedia*, а основная трихотомия *Ascothoracida* – *Facetotecta* – *Cirripedia* (рис. 72, 74) остается неразрешенной окончательно.

Глава 4

ФИЛОГЕНИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ

4.1. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И СИСТЕМАТИКА ACROTHORACICA

Основной анализ филогенетического положения *Acrothoracica* среди других групп класса Thecostraca, а также родственные связи между таксонами самих *Acrothoracica* и направления их эволюции, были сделаны ранее (главы 2.3, 2.4, 2.5, 3.3, 3.4).

В этом разделе следует коротко подытожить полученные выводы, а также привлечь для анализа родственных связей некоторые признаки взрослых стадий этих ракообразных. Необходимо также привести новую систему надотряда *Acrothoracica* и ее филогенетический анализ.

Монофилия *Acrothoracica*. Среди трех надотрядов Cirripedia монофилетичность надотряда *Acrothoracica* вызывает наименьшее сомнение. Проведенные исследования показывают, что такие признаки как оперкулярные утолщения, устьевого бугорок, сверлящий аппарат из чешуек (но не сами чешуйки), гребневидный воротничок и некоторые другие признаки самок представляют аутапоморфии для *Acrothoracica*. Кроме того, для всех акроторацик характерно наличие сходных карликовых самцов, а решетчатые органы циприсовидных личинок изначально обладают одинаковой ультраструктурой. Добавим к этому сверлящий, эндолитический образ жизни, отделение ротовых усоножек от терминальных и поворот тела ювенили самки на 180° при оседании и метаморфозе циприсовидной личинки. Монофилия *Acrothoracica* нашла подтверждение и в молекулярных исследованиях 18S rDNA (Spears *et al.*, 1994; Mizrahi *et al.*, 1998).

Филогенетическое положение. На рисунке 74 показаны 4 возможных положения *Acrothoracica* среди ракообразных класса Thecostraca: (I) внутри усоножих Thoracica (=Thoracica парафилиетичны); (II) сестринская группа Thoracica; (III) сестринская группа Thoracica + Rhizocephala; (IV) сестринская группа Ascothoracida (=Cirripedia парафилиетичны).

Родственные связи с Thoracica (рис. 74 I, II). Только предполагаемая гомология между известковой табличкой некоторых видов *Acrothoracica* и известковым рострумом Thoracica говорит в пользу такого предположения. Тем не менее, проведенные исследования (см. главу 2.4) заставляют отказаться от такой гомологии.

Acrothoracica обладают рядом характеристик, имеющих более плезиоморфное состояние, чем у Thoracica. Так мандибулярные щупики Thoracica «апоморфно» отделены от мандибул, а мандибулярные щупики Acrothoracica сохраняют плезиоморфное сочленение с мандибулами. Взрослые стадии Acrothoracica и Iblidae сохраняют плезиоморфное посторальное (под пищеводом) положение мышцы аддуктора, наблюдаемое также у Ascothoracida и циприсовидных личинок (Batham, 1945; Utinomi, 1960; Turquier, 1970b; Anderson, 1987). В то же время у Thoracica (исключая Ibliformes, систематическое положение которых неясно) в ходе метаморфоза развивается новая мышца аддуктора, расположенная преорально (над пищеводом), тогда как ларавальный посторальный аддуктор дегенерирует (Glenner & Нøег, 1998). Новая мышца аддуктора взрослых Thoracica ответственна за открытие/закрытие оперкулярных табличек. Сохранение ларавального аддуктора у взрослых Acrothoracica свидетельствует об отсутствии в их эволюции оперкулярных табличек, наблюдаемых у Thoracica (Колбасов, 2000а). Многие авторы рассматривают Iblidae, выделяемых Андерсоном в отдельный надотряд Prothoracica (Anderson, 1994), как наиболее вероятных кандидатов на сестринскую группу для Acrothoracica (Klepal, 1985; Anderson, 1994; Glenner *et al.*, 1995; Kolbasov & Нøег, 2000). Эти усонogie разделяют с акроторациками много общих характеристик и на ультраструктурном уровне: характер вооружения ротовых частей, развитые торакальные складки (см. главу 2.3). Тем не менее, такие признаки, как посторальное положение мышцы аддуктора, более бедное вооружение (щетинками) ротовых конечностей, наличие развитых торакальных складок, сближающие Iblidae и Acrothoracica, являются общими симплезиоморфиями для Cirripedia. Поэтому Iblidae и Acrothoracica формально не могут рассматриваться как сестринские таксоны. Предпочтительно говорить о морфологической близости этих усоногих, т.е. из всех Cirripedia Iblidae наиболее морфологически близки к Acrothoracica.

Морфология циприсовидной личинки Acrothoracica, обладающей более плезиоморфным строением решетчатых органов, вооружением четвертого антеннулярного сегмента и наличие у нее нерасщепленного до конца тельсона — свидетельства не в пользу близкого родства с Thoracica (см. главу 3.4). Морфология взрослых и личиночных стадий Acrothoracica свидетельствует о невозможности помещения их внутрь Thoracica (рис. 74 I).

В то же время, не обосновано выведение Acrothoracica от Iblidae (Tomlinson, 1969). Как показано (см. главу 2.3), иблиды обладают рядом апоморфных признаков по сравнению с акроторациками. Например, многосегментными, а не двусегментными, каудальными придатками (у некоторых видов редуцированы до 1 сегмента), наличием 4 табличек, образованных из фосфата, а не карбоната, кальция и проч.

Недавно, на основе сиквенирования 18S РНК, было показано, что *Ibla* дивергировала не в основании, а в более верхней части древа *Thoracica*, т.е. является их представителем, имеющим упрощенную/регрессивную морфологию (Mizrahi *et al.*, 1998). Таким образом, хотя некоторые морфологические данные, приведенные ранее, говорят о возможности выделения *Iblidae* в отдельный надотряд *Prothoracica*, молекулярные данные исключают такую возможность. Как было показано недавно, *Iblidae*, скорее всего, представляют отдельный отряд *Ibliformes* (= *Iblomorpha* по Pérez-Losada *et al.*, 2008) в пределах *Thoracica* (Buckeridge & Newman, 2006). В силу этой неопределенности, я предпочел не указывать *Ibliformes* отдельно на кладограмме родственных связей *Thecostraca* (рис. 74).

Родственные связи с *Rhizocephala*. Взрослые стадии *Rhizocephala* не могут быть сравнены с другими *Cirripedia* по таким признакам, как мышца аддуктора, мандибулярные щупики или строение других придатков. В данном случае становится необходимым привлечение данных по морфологии циприсовидной личинки (см. главу 3.4), которые показывают, что *Rhizocephala* являются родственной сестринской группой монофилетическим *Thoracica*. В то же время, такие признаки, как ультраструктура решетчатых органов и вооружение четвертого антеннулярного сегмента циприсовидной личинки *Acrothoracica* свидетельствуют о том, что они более далеки от *Thoracica*, чем *Rhizocephala* и не являются их сестринской группой, то есть положение (II) (рис. 74) неверно.

Исследования 18S РНК *Rhizocephala* (Spears *et al.*, 1994; Mizrahi *et al.*, 1998) также подтверждают их родство с *Thoracica*.

Acrothoracica могут быть сестринской группой к *Rhizocephala* + *Thoracica* в пределах *Cirripedia* (рис. 74 III) или быть сестринской группой *Ascothoracida* (рис. 74 IV).

Родственные связи с *Ascothoracida*. Исследования 18S РНК якобы показывают, что *Acrothoracica* являются сестринской группой (рис. 74 IV) *Ascothoracida*, не принадлежащих к *Cirripedia* (Spears *et al.*, 1994). Это противоречит предположениям о монофилетичности всех *Cirripedia*. Несмотря на ряд плезиоморфий сближающих циприсовидные личинки *Ascothoracida* и *Acrothoracica*, например, килевидные решетчатые органы (см. главу 3.4), имеется целый ряд синапоморфий объединяющих *Cirripedia* (Kolbasov *et al.*, 1999). Таковыми являются: морфология прикрепительных антеннул, пористое поле решетчатых органов, реверсия терминальной поры 2 пары решетчатых органов и некоторые другие признаки (см. главу 3.4). Кроме того, карапакс циприсовидной личинки *Cirripedia* одностворчатый, а не двустворчатый, как у *Ascothoracida*. И действительно, было элегантно показано (Wägele, 1996), что выводы, полученные Spears *et al.* (1994) основаны на общих плезиоморфиях *Ascothoracida* и *Acrothoracica*. К тому же монофилия *Cirripedia*, как и всех *Thecostraca* нашла

подтверждение в новых молекулярных исследованиях (Pérez-Losada *et al.*, 2002).

Таким образом, наши исследования указывают, что Acrothoracica являются сестринским таксоном Rhizocephala и Thoracica в пределах монофилетического подкласса Cirripedia (рис. 74, III).

Любопытно еще раз отметить, что все представители Thecostraca (вероятно и Facetotecta), кроме Thoracica, раздельнополые животные, ведущие симбиотический образ жизни. Это может свидетельствовать о том, что предки как усоногих, так и текострак (ur-Cirripedia, ur-Thecostraca) вели симбиотический образ жизни и имели прикрепленных/малоподвижных самок с карликовыми самцами (Høeg, 1995b; Kolbasov, 1996).

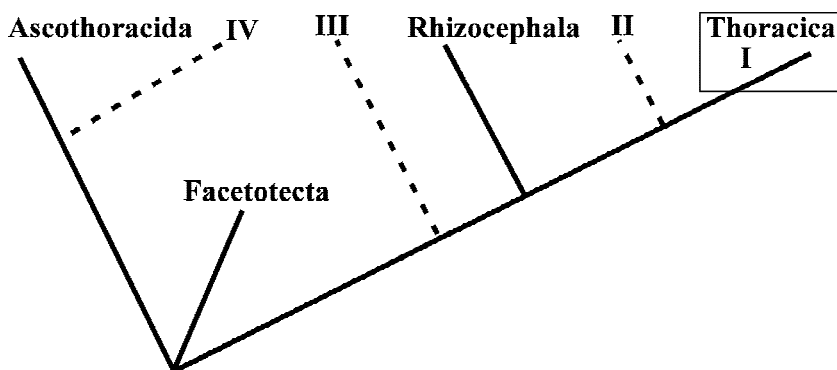


Рис. 74. Предполагаемая кладограмма родственных связей Crustacea Thecostraca, включающая 4 возможных положения Acrothoracica: (I) внутри Thoracica, Thoracica — парафилетический таксон; (II) сестринская группа монофилетическим Thoracica; (III) сестринская группа монофилетическим Thoracica + Rhizocephala; (IV) сестринская группа Ascothoracida, Cirripedia — парафилетический таксон. Точное положение Facetotecta до сих пор полностью неясно. Положение (III) лучше всего согласуется с имеющимися данными (по Kolbasov & Høeg, 2000).

Fig. 74. Putative cladogram of the Crustacea Thecostraca, indicating 4 possible positions of the Acrothoracica: (I) ingroup in Thoracica, Thoracica paraphyletic; (II) sistergroup to a monophyletic Thoracica; (III) sistergroup to a monophyletic Thoracica + Rhizocephala; (IV) sistergroup to the Ascothoracida, Cirripedia paraphyletic. The exact position of the Facetotecta remains uncertain. Position (III) agrees best with all available data. (from Kolbasov & Høeg, 2000).

Полученные новые данные по морфологии самок, карликовых самцов и циприсовидных личинок позволяют не только оценить родственные связи *Acrothoracica* с остальными *Thecostraca*, но и создать новую систему самого надотряда. Эта система призвана отразить основные тенденции в эволюции *Acrothoracica*, описанные в предыдущих главах.

До начала этих исследований *Acrothoracica* включали 54 вида, объединяемых в 10 родов, 3 семейства и 2 подотряда/отряда. Несмотря на то, что Томлинсон в своей последней работе (Tomlinson, 1987) приводит *Acrothoracica* как отряд, их ранг должен быть поднят до уровня надотряда наравне с *Rhizocephala* и *Thoracica*, образующими подкласс *Cirripedia* (Anderson, 1994).

Старая система *Acrothoracica* выглядела следующим образом (диагнозы даны по Tomlinson, 1987).

Отряд/надотряд *Acrothoracica*: «Мягкий карапакс, известковые таблички отсутствуют или сильно редуцированы, усконожки обычно редуцированы, от 3 до 5 пар усконожек сконцентрированы у заднего конца тела; первая пара усконожек присутствует вблизи ото рта и часто сильно редуцирована; с или без каудальных придатков; 3 пары ротовых конечностей: мандибулы с щупиком; максиллулы и максиллы. Абдомен отсутствует у взрослых. Самцы карликовые и сильно редуцированы в строении; самки с яичниками расположенными в более или менее уплощенной части мантии, которая формирует здесь место прикрепления к стенке норки. Развитие всегда включает циприсовидную стадию, но свободноплавающие науплиальные стадии часто отсутствуют. Сверлильщики, живут в домиках других усконогих (*Thoracica*), хитонах, гастроподах, двустворчатых моллюсках, кораллах, мшанках и известняке. Ископаемые формы известны с Девона, в известняке, кораллах, иглокожих, брахиоподах и во многих раковинах моллюсков» (Tomlinson, 1987).

Диагноз, приведенный выше, весьма полный, но, тем не менее, бросается в глаза отсутствие ряда апоморфий, да и плезиоморфий, характерных для личиночных и взрослых стадий этой группы. Кроме того, следует отметить, что *Acrothoracica* никогда не имели развитых известковых табличек, кроме базальной, поэтому они не могут быть у них редуцированными. Эта характеристика, вероятно, отражает возможность происхождения *Acrothoracica* от *Thoracica*, опровергнутую теперь. Многие таксоны *Thoracica* обладают редуцированными табличками домика (*Pagurolepadidae*, *Rhizolepadidae*, *Anelasmataidae*, может быть *Heteralepadidae* и другие — Зевина, 1982; Зевина, Колбасов, 1997, 2000; Kolbasov & Zevina, 1999). Хотя для подавляющего большинства *Thoracica* характерны все 6 пар усконожек, иногда редуцированных в размерах, все же у видов семейства *Rhizolepadidae*

(Thoracica Lepadomorpha) имеется всего 5 пар. Редукция каудальных придатков характерна и для Thoracica, тот же факт, что они у Acrothoracica имеют плезиоморфную двусегментную морфологию в диагнозе не отмечен. Абдомен отсутствует у всех взрослых стадий Cirripedia, а, следовательно, его отсутствие не может быть диагностическим признаком Acrothoracica. Известен целый ряд видов Thoracica, обладающих как карликовыми (как и Acrothoracica), так и дополнительными самцами (два вида рода *Ibla* и несколько видов из скальпеллидных родов: *Lithoscalpellum*, *Ornatoscalpellum*, *Planoscalpellum*, *Scalpellum* и *Weltnerium*) (Anderson, 1994; Darwin, 1854; Klepal, 1987). Известно, что яичники у Acrothoracica, как и у Thoracica, расположены в базальной области, т.е. это общий признак для Cirripedia (см. главу 2.4). Вынашивание науплиальных стадий внутри мантийной полости до стадии циприсовидной личинки характерно не только для большинства Acrothoracica, но и для некоторых Thoracica, причем как глубоководных, так и мелководных (Зевина, 1982). Циприсовидные личинки и метанауплиусы последней стадии обнаружены в мантийной полости у видов *Tetraclita divisa* (Nilsson-Cantell, 1921), *Compresoscalpellum faurei*, *Ornatoscalpellum ornatum*, *Tarasovium eumitos*, *T. natalense*, *Verum cancelatum* (Barnard, 1924), *Ornatoscalpellum stroemii* (Hoek, 1883), *Trianguloscalpellum compactum*, *Weltnerium speculum*, *Tarasovium cornutum* (Зевина, 1982). Хотя большинство Thoracica, в отличие от Acrothoracica, формы не сверлящие, все же виды рода *Lithotrya* — сверлильщики (известняк, раковины моллюсков и кораллы).

Очевидно, что диагноз, данный Томлинсоном, нуждается в доработке, как и диагнозы отрядов и семейств. Необходимо отметить, что до настоящих исследований в Acrothoracica выделяли 2 отряда: Pygophora и Apygophora. К первому относились виды семейств Lithoglyptidae и Cryptophialidae, а ко второму виды семейства Трупетесidae (рис. 75 А).

Система Acrothoracica, до данного времени, выглядела следующим образом:

НАДОТРЯД/ОТРЯД ACROTHORACICA GRUVEL 1905

Отряд/подотряд Pygophora Berndt 1907 — Acrothoracica с двуветвистыми терминальными усоножками, два вентральных ганглия (хотя у Cryptophialidae 3 вентральных ганглия, см. главу 2.2), кишка с анусом, каудальные придатки имеются или отсутствуют. Включает 2 семейства: Lithoglyptidae и Cryptophialidae.

Семейство Lithoglyptidae Aurivillius 1892 — Acrothoracica с кишкой без кишечной терки; ротовые усоножки хорошо развиты; лабрум тех же размеров, что и остальные, хорошо развитые ротовые части; длинные (бичевидные) выросты торакса отсутствуют; отверстие норки щелевидное, каудальные придатки могут присутствовать. Как заметно большинство этих характеристик — плезиоморфии. Семейство включало 6 родов.

Род *Weltneria* Berndt 1907 — Самки с 5 парами терминальных усоножек; каудальные придатки присутствуют, латеральные полосы слабые или отсутствуют; глубоководные виды могут иметь известковые «ростральную» табличку и цемент; самцы с тупым задним выростом.

Род *Lithoglyptes Aurivillius* 1892 — Самки с 4 парами терминальных усоножек и каудальными придатками. Некоторые виды секретируют известковый цемент, а один глубоководный — известковый «рострум».

Такая короткая характеристика центрального рода семейства обусловлена тем, что он, скорее всего, сборный. Как показали наши исследования виды, входящие в *Lithoglyptes* (s.l.) обладают разной эволюционной морфологией как самок, так и самцов. Поэтому нами была проведена ревизия этого рода (Kolbasov & Newman, 2005).

Род *Kochlorine* Noll 1872 — Самки с 3 парами терминальных усоножек и каудальными придатками.

Род *Kochlorinopsis* Stubbings 1967 — Характеристики как у *Kochlorine*, но самки лишены мышцы «*retractor pallii rostralis*».

Род *Berndtia* Utinomi 1950 — Самки с 5 парами терминальных усоножек, без каудальных придатков.

Род *Balanodytes* Utinomi 1950 — Самки с 4 парами терминальных усоножек, без каудальных придатков.

Этот монотипический род был сведен сначала к роду *Lithoglyptes* (s.l.) (Kolbasov, 2000c), а затем помещен в род *Armatoglyptes* (Kolbasov & Newman, 2005; см. главу 4.3).

Семейство Cryptophialidae Gerstaecker 1866–1879. Самки с кишечной теркой, ротовые усоножки атрофированы или отсутствуют, лабрум длинный, языковидный; ротовые части относительно слабые, отверстие норки округлое, 3–4 пары терминальных усоножек, нет каудальных придатков, латеральные полосы присутствуют; вынашивают личинки до циприсовидной стадии. Включает 2 рода.

Заметим, что нет ни характеристик самцов, ни ларвальных стадий, отсутствуют некоторые характерные апоморфии самок. В то же время 3–4 пары терминальных усоножек, отсутствие каудальных придатков, наличие латеральных полос — признаки характерные и для некоторых *Lithoglyptidae* (как и вынашивание личинок). Характерно, что все из исследованных мной видов криптофиалид имели редуцированные ротовые усоножки, даже в том случае, если в их первоописаниях было указано на их отсутствие. Это заставляет признать, что все виды обладают рудиментами ротовых усоножек, часто незаметными на световом уровне.

Род *Australophialus* Tomlinson 1969 — Самки с 4 парами терминальных усоножек, один дорсальный бичевидный вырост торакса, ротовые усоножки рудиментарные.

Род *Cryptophialus* Darwin 1854 — Самки с 3 парами терминальных усоножек, 2 дорсальными бичевидными выростами торакса, ротовые усоножки рудиментарные.

Отряд/подотряд *Apygophora* Berndt 1907 — Самки с 3 парами одноветвистых, четырехсегментных терминальных усоножек, 2 первых пары из которых, по крайней мере, с маленькими подушковидными бугорками на втором сегменте, без каудальных придатков, кишка мешковидная с выростами, слепая, без ануса, 1 вентральный ганглий, мандибулярные щупики рудиментарны или отсутствуют. Включает 1 семейство.

Семейство *Trypetesidae* Stebbing 1910 — Характеристики такие же, как и у отряда.

Род *Trypetesa* Norman 1903 — Подушковидные бугорки самок на 1-2-й парах терминальных усоножек.

Род *Tomlinsonia* Turquier 1985 (как *Alcippoides* Turquier & Carton 1976) — Подушковидные бугорки самок на всех 3 парах терминальных усоножек.

Данные по эволюционной и функциональной морфологии различных жизненных стадий *Acrothoracica*, полученные в ходе этой работы позволили не только дополнить и кое-где исправить диагнозы таксонов, но и создать новую систему надотряда с 2 новыми отрядами и 2 новыми родами (рис. 75 Б). Также описаны 10 новых видов *Acrothoracica*. Предлагаемая система выглядит так:

Надотряд *Acrothoracica* Gruvel 1905. Раздельнополюе усоногие ракообразные небольших размеров, тело покрыто мантией лишенной известковых капитулярных и оперкулярных табличек, взрослые самки сохраняют ларвальную посторальную мышцу аддуктора. Апертура мантийного мешка самок окружена апертуральными губами, верхняя часть которых несет хитиновые оперкулярные утолщения разной степени развития и гребневидный воротничок у заднего края, иногда редуцированный; передний/базальный край мантийного мешка формирует особую структуру — прикрепительный диск, служащий для прикрепления к норке, мандибулы сохраняют связь с мандибулярным щупиком, ротовые усоножки или их рудименты сгруппированы с ротовым конусом и сильно отстоят от пучка из 5–3 пар терминальных усоножек, расположенных на вытянутой дистальной части торакса, покрытой рядами торакальных складок, иногда редуцированных в размерах, развитые каудальные придатки двусегментные, рудиментарны или отсутствуют у ряда групп. Карликовые самцы мешковидные, сохраняют антеннулы циприсовидной личинки, служащие для прикрепления к самке. В ходе метаморфоза циприсовидной личинки в самку, тело поворачивается на 180° относительно рудиментов антеннул. Сверлят норки в известняке, кораллах, усоногих надотряда *Thoracica*, хитонах, гастроподах, двустворчатых моллюсках и мшанках. Известны с

Девона из известняка, кораллов, иглокожих, брахиопод и раковин моллюсков. Включают отряды *Lithoglyptida* и *Cryptophialida*.

Отряд *Lithoglyptida* Kolbasov, Newman et Høeg order nov. Самки с мешковидной мантией, оперкулюм без шейки, с широкой апертурой, оперкулярные утолщения меньше длины апертуры, лабрум большой, седловидный, ротовые усоножки развитые, торакс без бичевидных дорсальных выростов, ячейки торакальных складок без кутикулярного бортика, кишечная терка отсутствует. Поверхность самцов с многочисленными кутикулярными выростами (шипиками), лишена мантийных зубчиков. Тело циприсовидных личинок с развитыми торакоподами, полностью покрыто неперфорированным карапаксом с фронто-латеральными порами, решетчатые органы 1-й и 3–5-й пар с задними терминальными порами, 2-й пары с передней терминальной порой, поры пористого поля решетчатых органов округлые, 4-й сегмент антеннул с субтерминальными и терминальными щетинками. Отверстие норки вытянутое, щелевидное. Включает семейства *Lithoglyptidae* и *Tryptesidae*.

Семейство *Lithoglyptidae* Aurivillius 1892. — Самки с развитыми оперкулярными утолщениями и гребневидным воротничком, оперкулюм с рядами массивных чешуек, часто с ассоциированными оперкулярными порами и папиллами, протоподит ротовых усоножек двусегментный, ротовые конечности развитые, терминальные усоножки многосегментные, двуветвистые, каудальные придатки имеются или отсутствуют, торакальные складки развитые, кишка сквозная с анусом. Некоторые виды родов *Weltneria*, *Armatoglyptes* и *Lithoglyptes* могут иметь базальную известковую структуру — «табличку», покрытую прикрепительным диском. Карликовые самцы без пары латеральных долей у основания прикрепительных антеннул или стебелька, задний конец с апертуральной щелью или прикрывающей ее полукруглой складкой. Населяют домики *Thorasica*, раковины гастропод, двустворчатых моллюсков, хитонов, кораллы, мшанки, в известняке, отверстие норки всегда экспонировано в окружающую среду. Включает 7 родов.

Подсемейство *Weltneriinae* Kolbasov et Newman 2005 — Самки с 5 парами терминальных усоножек, каудальные придатки есть или отсутствуют. Включает роды *Weltneria* и *Berndtia*.

Род *Weltneria* Berndt 1907 — Самки с 5 парами терминальных усоножек, простые, двусегментные каудальные придатки, латеральные полосы слабые или отсутствуют, развитый устьевой бугорок отсутствует. Карликовые самцы всех видов, за исключением *W. exargilla*, грушевидные или бутылковидные, без латеральных выростов, прикрепительные антеннулы простые, без стебелька. Включает 11 видов.

Род *Berndtia* Utinomi 1950 — Самки с 5 парами терминальных усоножек, без развитых каудальных придатков, латеральных полос и устьевого

бугорка. Самцы бутылковидные, без латеральных выростов, с простыми прикрепительными антеннулами без стебелька. Включает 3 вида.

Подсемейство *Lithoglyptinae* Aurivillius 1892 (nom. trans. *Lithoglyptidae* Aurivillius, 1892 здесь, = *Chytraeidae* Utinomi, 1950c:457 и *Balanodytidae* Utinomi, 1950: 99 частично) — Самки с 4 парами терминальных усоножек и каудальными придатками. Включает роды *Armatoglyptes*, *Auritoglyptes* и *Lithoglyptes*.

Род *Armatoglyptes* Kolbasov et Newman, 2005. — Самки с 4 парами терминальных усоножек и простыми, двусегментными каудальными придатками, устьевой бугорок развит или рудиментарен, латеральные полосы слабые или отсутствуют, задний край апертуры без лопастей или выростов. Карликовые самцы грушевидные, сердцевидные или V-образные, без латеральных выростов, прикрепительные антеннулы простые, без стебелька. Включает 10 видов.

Род *Lithoglyptes* (s.s.) Aurivillius 1892 — Самки с 4 парами терминальных усоножек, каждый двусегментный каудальный придаток расположен на базальном выросте — пьедестале, задний край апертуры с 2 небольшими или рудиментарными лопастями со щетинками, устьевой бугорок и латеральные полосы отсутствуют. Зрелые самцы с небольшими латеральными выростами и коротким стебельком между телом и прикрепительными антеннулами. Включает 4 вида.

Род *Auritoglyptes* Kolbasov et Newman 2005 — Самки с 4 парами терминальных усоножек, каудальные придатки с базальным пьедесталом, задний край апертуры с 2 большими щетинконосными выростами, устьевой бугорок рудиментарен, латеральные полосы отсутствуют. Зрелые самцы с вытянутым задним концом и развитыми латеральными выростами, с длинным стебельком. Монотипический.

Подсемейство *Kochlorininae* Gruvel 1905 (nom. trans. *Kochlorinidae* Gruvel 1905 здесь) — Самки с 3 парами терминальных усоножек и каудальными придатками. Включает роды *Kochlorine* и *Kochlorinopsis*.

Род *Kochlorine* Noll 1872 * — Самки с 3 парами терминальных усоножек и простыми, двусегментными каудальными придатками, латеральные

* Виды *Kochlorine* обладают не только рядом общих признаков, различимых на световом микроскопе, но и на удивление сходной ультраструктурой (Колбасов, 2002). Тем не менее, один вид *Kochlorine ulula* Tomlinson имеет отличные характеристики, лишь наличие 3 пар терминальных усоножек, простых каудальных придатков и устьевого бугорка сближает его с другими видами рода, тогда как слабые латеральные полосы и грушевидный карликовый самец без стебелька — признаки других родов, например, рода *Armatoglyptes*. Таким образом, принадлежность *K. ulula* к роду *Kochlorine* вызывает законные сомнения (Колбасов, 2002).

полосы и устьевой бугорок развиты. Зрелые самцы с латеральными выростами и длинным стебельком. Включает 7 видов.

Род *Kochlorinopsis* Stubbings 1967 — Самки с 3 парами терминальных усоножек, простые, двусегментные каудальные придатки, без мышцы *retractor pallii rostralis*, латеральные полосы отсутствуют. Монотипический.

Семейство Trypetesidae Stebbing 1910 — Самки с тонкими, плохо различимыми оперкулярными утолщениями, гребневидный воротничок редуцирован, оперкулом без рядов массивных чешуек, оперкулярных пор и папилл, протоподит ротовых усоножек односегментный, ротовые конечности редуцированы в размере и вооружении, 3 пары четырехсегментных, одноветвистых терминальных усоножек, каудальные придатки отсутствуют, торакальные складки редуцированы в размере и числе, кишка слепая, без ануса. Карликовые самцы сложной формы, с парой латеральных долей у основания прикрепительного стебелька/выроста, задний конец без апертуральной щели. Населяют район колломеллы раковин гастропод, занятых раком-отшельником, комменсалы. Включает 2 рода.

Род *Tomlinsonia* Turquier 1985 (как *Alcippoides* Turquier et Carton 1976) — Подушковидные бугорки самок на всех 3 парах терминальных усоножек, мантийный мешок спирально закручен. Включает 2 вида.

Род *Trypetesa* Norman 1903 — Подушковидные бугорки самок на 1–2-й парах терминальных усоножек, мантийный мешок симметричный или спирально закручен. Включает 5 видов.

Отряд Cryptophialida Kolbasov, Newman et Høeg order nov. — Самки с бутылковидной мантией, оперкулом с вытянутой шейкой, апертура небольшая, оперкулярные утолщения занимают всю ее длину, латеральные и усиливающие полосы развитые, длинные и тонкие, лабрум вытянутый, языковидный, ротовые усоножки рудиментарные, торакс с 1–2 бичевидными дорсальными выростами, ячейки торакальных складок с кутикулярным бортиком, кишка с кишечной теркой, каудальные придатки отсутствуют. Поверхность самцов без многочисленных кутикулярных выростов, задний конец с циркулярными кутикулярными ребрами, часто несет заметные мантийные зубчики, прикрепительные антеннулы простые, без стебелька. Тело циприсовидных личинок с рудиментарными торакоподами, не полностью покрыто перфорированным карапаксом без фронтально-латеральных пор, решетчатые органы без терминальных пор, поры пористого поля решетчатых органов вытянутые, червеобразные, 4 сегмент антеннул только с морфологически терминальными щетинками. Отверстие норки округлое. Включает одно семейство Cryptophialidae.

Семейство Cryptophialidae Gerstaecker 1866-1879 — диагноз аналогичен диагнозу отряда. Включает 2 рода.

Род *Australophialus* Tomlinson 1969 — Самки с 4 парами терминальных усоножек и 1 бичевидным, дорсальным выростом торакса. Включает 5 видов.

Род *Cryptophialus* Darwin 1854 — Самки с 3 парами терминальных усоножек и 2 бичевидными дорсальными выростами. Включает 16 видов.

Для сравнения предлагаемой новой системы *Acrothoracica* со старой приводится схема (рис. 75).

Филогения *Acrothoracica*

Каковы филогенетические связи между родами *Acrothoracica* и отражает ли их предложенная система? Для выяснения этих вопросов был проведен кладистический анализ филогении группы. Если раньше при реконструкции филогении отдельных таксонов *Acrothoracica* (Kolbasov & Newman, 2005) использовались признаки исключительно взрослых стадий (самок и карликовых самцов), то теперь мы включили и признаки их циприсовидных личинок (здесь; Kolbasov *et al.*, in press). Широкое использование электронной микроскопии позволило включить в матрицу признаков и ультраструктурные характеристики.

С помощью компьютерной программы Nexus Data Editor 5.0 нами была разработана матрица, состоящая из 65 морфологических признаков (табл. 1). Состояния признаков были помечены «0» или «1», либо «0+1» когда в роде присутствуют оба состояния признака, в случае множественного состояния признаки отмечались как «0», «1» и «2». Отсутствующий признак помечался для рода как «-», неизвестное состояние признака отмечалось как «?». Неинформативными для анализа прасимионии оказались 6 признаков: «3» (наличие гребневидного воротничка), «7» (положение мышцы «скутального» аддуктора), «14» (наличие ауриколей), «33» (подушковидные бугорки на терминальных усоножках), «37» (число бичевидных дорсальных отростков торакса) и «64» (медиальная борозда тельсона циприсовидной личинки). Но все эти признаки представляют важнейшие синопоморфии либо самих *Acrothoracica*, либо *Cirripedia* в целом, поэтому мы считаем их крайне важными в эволюции акроторацик. Сами признаки и их эволюционные состояния (апоморфные или плезиоморфные) обсуждались ранее, поэтому ограничимся лишь краткими комментариями.

Признаки, использованные при реконструкции филогении *Acrothoracica*:

1. Хитиновые оперкулярные утолщения (рис. 4, 9): 0 = нет, 1 = есть. Оперкулярные утолщения (гл. 2.1, 2.3) присутствуют только у видов *Acrothoracica* и отсутствуют у остальных *Cirripedia*. Эти защитные хитинизированные структуры закрывают отверстие норки и мантийную полость самки. Они эволюционировали в ходе эндолитического образа жизни и являются аутапоморфией *Acrothoracica*.

2. Сверлящий аппарат из ктеноидных чешуек (рис. 13–16): 0 = нет, 1 = есть. Ктеноидные чешуйки присутствуют и у видов *Thoracica*, но только у

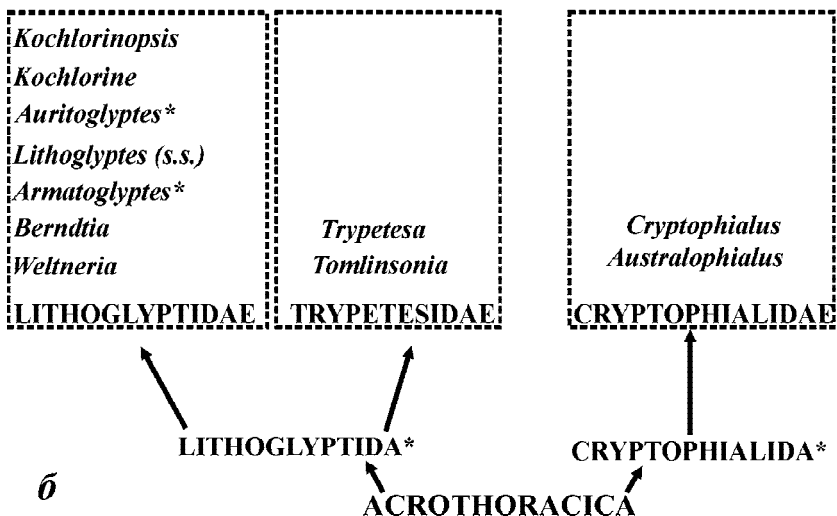
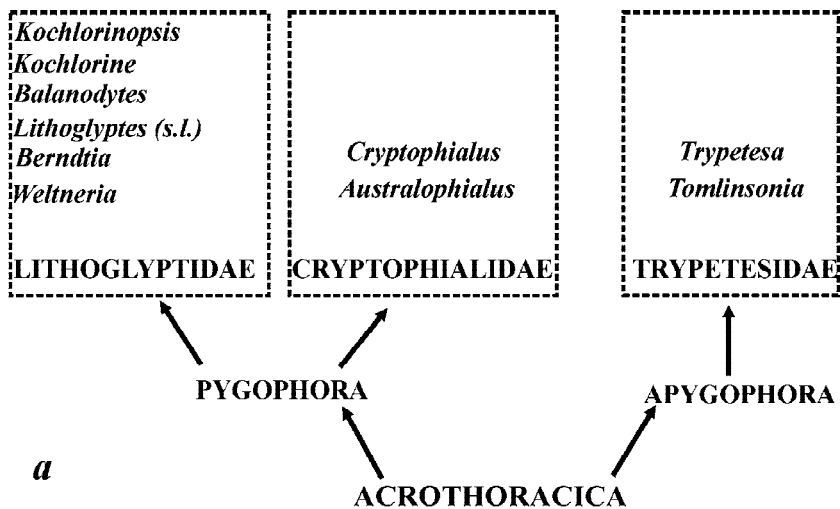


Рис. 75. Системы усоногих надотряда Acrothoracica: *a* — старая, традиционная; *б* — новая, предлагаемая (звездочкой отмечены новые таксоны). По данным Колбасова, Ньюмена и Хёга.

Fig. 75. Systems of barnacles of superorder Acrothoracica: *a* — old, traditional system; *б* — new, offered system (asterisks indicate new taxa). From data of Kolbasov, Newman & Høeg.

Acrothoracica комплекс различных ктеноидных чешуек, иногда вместе с оперкулярными порами или папиллами, формирует на наружной поверхности мантии сверлящий аппарат (гл. 2.1, 2.3), который является аутапоморфией группы.

3. Гребневидный воротничок (рис 11): 0 = нет, 1 = есть. Гребневидный воротничок характерен для *Acrothoracica* (гл. 2.1, 2.3), он выполняет защитную и очистительную функции. Для *Ibliformes*, включаемых многими авторами в состав *Thoracica*, также указано наличие гребневидного воротничка (Buckeridge & Newman, 2006), но тонкая морфология этой структуры не исследована. Хотя мы и указали его присутствие у *Ibliformes*, гомология этих образований у них и *Acrothoracica* окончательно не доказана. Гребневидный воротничок может быть как синапоморфией, так и симплезиоморфией этих групп.

4. Терминальная пора первой пары решетчатых органов циприсовидной личинки (рис. 53, 69, 72): 0 = задняя, 1 = передняя. Циприсовидные личинки *Acrothoracica* обладают задней терминальной порой первой пары решетчатых органов (кроме *Cryptophialida*, у которых редукция всех терминальных пор является апоморфией, гл. 3.2, 3.3). Аналогичное расположение терминальных пор передней пары решетчатых органов наблюдается у циприсовидных личинок *Facetotecta* и *Ascothoracida* и является плезиоморфным. У циприсов усоногих ракообразных надотрядов *Thoracica* и *Rhizosephala* терминальные поры первой пары решетчатых органов передние — это апоморфное состояние признака (гл. 3.4).

5. Форма решетчатых органов циприсовидной личинки: 0 = с рудиментарным килем и мелкими порами «пористого поля», 1 = без киля, в виде «пористого поля» (рис. 53, 68 б). Решетчатые органы являются дериватами науплиальных щетинок (гл. 3.4), наиболее плезиоморфное состояние — килевидные решетчатые органы *Ascothoracida* (рис. 68 в). У *Acrothoracica* (кроме специализированных *Cryptophialida*) решетчатые органы с рудиментарным килем и мелкими порами «пористого поля» — это плезиоморфное состояние признака по сравнению с решетчатыми органами *Thoracica* или *Rhizosephala* лишенными рудиментов киля и представленными только «пористым полем».

6. Усоножки I пары (ротовые): 0 = сгруппированы с остальными, 1 = значительно отделены от остальных (рис. 19, 30). У *Thoracica* все усоножки сгруппированы вместе, тогда как у *Acrothoracica* усоножки II-VI пар расположены на удлинённой терминальной части торакса. Вероятно, такое положение усоножек является аутапоморфией *Acrothoracica*.

7. Положение мышцы «скутального» аддуктора (рис. 35): 0 = под пищеводом, 1 = над пищеводом. У взрослых *Acrothoracica* (гл. 2.2), как и у *Ascothoracida* и циприсовидных личинок, сохраняется мышца аддуктора, расположенная под пищеводом (плезиоморфное состояние), тогда как у

взрослых *Thoracisa* она развивается заново и располагается над пищеводом (апоморфное состояние). Лишь у *Ibliformes* она сохраняет изначальное положение (гл. 4.1).

8. Капитулярные минерализованные таблички: 0 = нет, 1 = есть. Представители *Acrothoracisa* лишены минерализованных капитулярных табличек (плезиоморфное состояние). Эти защитные структуры эволюционировали лишь в пределах *Thoracisa* и являются их аутапоморфией (гл. 2.4).

9. Сочленение мандибулярных щупиков (рис. 5, 30): 0 = с мандибулами, 1 = с лабрумом. У *Acrothoracisa* мандибулярные щупики остаются сочлененными с мандибулами (плезиоморфное состояние), тогда как у *Thoracisa* они прирастают к лабруму (апоморфное состояние, гл. 2.3).

10. Форма мантии (рис. 2, 3, 8): 0 = мешковидная, без «шейки», 1 = бутылковидная, с вытянутой шейкой. Представители отряда *Lithoglyptida* сохраняют мешковидную мантию (плезиоморфное состояние), тогда как виды отряда *Cryptophialida* имеют бутылковидную мантию, образованную за счет вытягивания оперкулярной области в так называемую «шейку» (апоморфное состояние, гл. 2.1, 2.3).

11. Размер и форма оперкулярных утолщений (рис. 4, 9): 0 = вытянутые, не покрывают целиком апертуральные губы, 1 = короновидные, покрывают апертуральные губы (аперттуру) целиком. У представителей *Lithoglyptida* оперкулярные утолщения не покрывают апертуральные губы целиком, оставляя свободным их задний край. У *Cryptophialida* оперкулярные утолщения целиком покрывают аперттуру (гл. 2.1, 2.3). Такая морфология этих структур у криптофиалид, скорее всего, является их апоморфией и вызвана возникновением «шейки», ведущим к уменьшению аперттуры.

12. Развитые задние выросты вытянутых оперкулярных утолщений (рис. 4, 8, 9): 0 = нет, 1 = есть. Эти защитные структуры *Lithoglyptidae*, вероятно, являются их апоморфией (гл. 2.1, 2.3).

13. Небольшие задние лопасти оперкулюма (рис. 4) : 0 = нет, 1 = есть. Эти структуры рассматриваются нами, как синапоморфии родов *Lithoglyptes* и *Berndtia* (гл. 2.1).

14. Ауриколи или задние отростки апертуральных губ (рис. 2, 9): 0 = нет, 1 = есть. Ауриколи являются аутапоморфией рода *Auritoglyptes* (гл. 2.1).

15. Вооружение оперкулярных утолщений (рис. 4, 9, 10): 0 = слабое, с мелкими шипиками, 1 = развитое, с большими зубцами разной формы. Мы предполагаем усиление защитного аппарата *Acrothoracisa*, в который входят и зубцы оперкулярных утолщений, в ходе эволюции. Поэтому их наличие является апоморфией (гл. 2.1, 2.3).

16. Форма гребневидного воротничка (рис. 4, 9): 0 = расположен между оперкулярными утолщениями и кзади от них, 1 = расположен только между оперкулярными утолщениями. Гребневидный воротничок подсти-

лает оперкулярные утолщения и продолжается на свободные задние концы апертуральных губ Lithoglyptidae (плезиоморфное состояние). Образование «шейки» у Cryptophialida ведет к тому, что гребневидный воротничок целиком расположен между оперкулярными утолщениями (апоморфное состояние). Редукция этой структуры у Trypetesidae — скорее всего, их аутапоморфия, вызванная комменсализмом с раками-отшельниками (гл. 2.1, 2.3).

17. Морфология выростов гребневидного воротничка (рис. 11): 0 = сраяны нижними половинами, 1 = сраяны более чем 2/3 от всей длины. Дальнейшее слияние выростов гребневидного воротничка, характерное для Cryptophialida, является их аутапоморфией (гл. 2.1, 2.3).

18. Латеральные полосы (рис. 2, 3, 8, 9): 0 = нет, 1 = есть. Латеральные полосы являются усиливающим элементом оперкулюма Acrothoracica, их наличие следует считать апоморфией (гл. 2.1, 2.3).

19. Форма латеральных полос (рис. 2, 3, 8, 9): 0 = короткие, треугольные, сетчатые, 1 = длинные, палочковидные, плотные. Для Lithoglyptida характерны короткие, треугольные латеральные полосы (отсутствуют у некоторых таксонов). У Cryptophialida образуются палочковидные латеральные полосы, поддерживающие длинную «шейку» (гл. 2.1, 2.3). Образование длинных палочковидных латеральных полос может рассматриваться как апоморфия, хотя, эти структуры могут быть негомологичными в обоих отрядах (Kolbasov & Newman, 2005).

20. Поперечный ряд из двойных зубцов оперкулюма у верхнего конца латеральной полосы или соответствующей области (рис. 4, 9): 0 = нет, 1 = есть. Присутствует у видов Cryptophialida и, вероятно, является их аутапоморфией (гл. 2.1, 2.3).

21. Наличие устьевого бугорка (рис. 2, 12): 0 = присутствует, 1 = отсутствует. Эта защитная структура мантийного мешка, несущая длинные щетинки и ктеноидные чешуйки и часто вооруженная мантийными зубцами, может рассматриваться как синапоморфия некоторых Lithoglyptida (гл. 2.1, 2.3).

22. Прикрепительный диск (рис. 2, 3, 17): 0 = развит, 1 = слабо отличим от остальной кутикулы. Прикрепительный диск служит для фиксации самки к стенке норки, он развит у всех Acrothoracica, кроме Trypetesidae, у которых он подвергается редукции (гл. 2.1, 2.3).

23. Форма лабрума (рис. 5, 19–21): 0 = седловидная, 1 = языковидная. Все Lithoglyptida обладают седловидным лабрумом (симплезиоморфия), в то время как у Cryptophialida он приобретает выянутую, языковидную форму (аутапоморфия), что является следствием удлинения оперкулярной области — «шейки» (гл. 2.1, 2.3).

24. Дорсальный вырост лабрума (рис. 5, 21): 0 = есть, 1 = нет. Седловидный лабрум Lithoglyptida может нести особый дорсальный вырост (пле-

зиоморфное состояние), который исчезает у более продвинутых таксонов (апomorphicное состояние; гл. 2.1, 2.3).

25. Ктеноидные щетинки лабрума (рис. 21): 0 = развиты, 1 = рудиментарны. Седловидный лабрум *Lithoglyptida* вооружен ктеноидными щетинками, выполняющими очистительную функцию. У *Cryptophialida*, обладающих языковидным лабрумом, они рудиментарны (гл. 2.1, 2.3).

26. Ротовые конечности (мандибулы, максиллулы и максиллы; рис. 5, 20, 22–24): 0 = развиты, 1 = рудиментарны. У активно фильтрующих *Lithoglyptidae* и *Cryptophialida* ротовые конечности развиты (плезиоморфное состояние). У комменсальных *Trypetesidae* они подвергаются редукции (апomorphicное состояние, гл. 2.1, 2.3).

27. Форма мандибулярных щупиков (рис. 5, 20, 23): 0 = треугольные, состоят из двух частей, 1 = палочковидные, состоят из одной части, 2 = рудиментарны. Представители *Lithoglyptidae* обладают мандибулярными щупиками неправильно треугольной формы, состоящими из двух частей (сегментов?), вероятно, это плезиоморфное состояние. У других представителей отряда — семейства *Trypetesidae* они редуцируются, как и остальные ротовые конечности (апomorphicное состояние). Палочковидные мандибулярные щупики *Cryptophialida*, скорее всего, следует считать апomorphicфией (гл. 2.1, 2.3).

28. Вооружение мандибулярных щупиков (рис. 23): 0 = кутикулярные складки и острые шипы, 1 = рудиментарно. Мандибулярные щупики *Lithoglyptidae* обладают развитым вооружением, которое редуцируется у *Cryptophialida* (вероятно, апomorphicное состояние; гл. 2.1, 2.3)

29. Ротовые усоножки (рис. 7, 20, 25): 0 = развиты, 1 = редуцированы. Виды *Lithoglyptida* характеризуются развитыми, двуветвистыми ротовыми усоножками (плезиоморфное состояние). У *Cryptophialida* происходит значительная редукция этих конечностей (апomorphicное состояние), связанная с образованием «шейки» (гл. 2.1, 2.3).

30. Протоподит и ветви ротовых усоножек (рис. 7, 20): 0 = многосегментные, 1 = несегментированы. Протоподит, как и ветви ротовых усоножек *Lithoglyptidae* состоят из нескольких сегментов (плезиоморфное состояние). У *Trypetesidae* происходит слияние сегментов протоподита и обеих ветвей (апomorphicное состояние; гл. 2.1, 2.3).

31. Морфология терминальных усоножек (рис. 19, 27): 0 = двуветвистые, 1 = одноветвистые. У активных фильтраторов *Lithoglyptidae* и *Cryptophialida* терминальные усоножки обычные, двуветвистые (плезиоморфное состояние), тогда как у комменсальных *Trypetesidae* происходит редукция одной из ветвей (апomorphicное состояние, гл. 2.1, 2.3).

32. Число терминальных усоножек (рис. 19): 0 = 5 пар, 1 = 4 пары, 2 = 3 пары. Одно из основных направлений эволюции *Acrothoracica* — редукция числа терминальных усоножек: от 5 пар у родов *Weltneria* и *Berndtia*,

к 4 парам у родов *Lithoglyptes*, *Armatoglyptes*, *Auritoglyptes* и *Australophialus* и 3 парам у родов *Kochlorine*, *Kochlorinopsis*, *Trypetesa*, *Tomlinsonia* и *Cryptophialus* (гл. 2.1, 2.3).

33. Подушковидные бугорки на терминальных усонаожках (рис. 7, 27): 0 = на базисах всех трех пар, 1 = на базисах двух пар. Эти образования характерны для одноветвистых усонаожек Trypetesidae. Если они представляют рудименты передних ветвей, то наличие их на всех парах усонаожек — плезиоморфное состояние (*Tomlinsonia*), а на двух усонаожках — апоморфное (*Trypetesa*; гл. 2.1, 2.3).

34. Каудальные придатки (рис. 7, 28): 0 = есть, 1 = нет. Каудальные придатки изначально характерны для Thecostraca и циприсовидных личинок. Их наличие — плезиоморфное состояние (гл. 2.1, 2.3).

35. Форма каудальных придатков (рис. 7, 28): 0 = без пьедестала, 1 = с пьедесталом. Каудальные придатки без пьедестала характерны для большинства Acrothoracica. Наличие базального пьедестала, может быть как синапоморфией, так и симплезиоморфией *Auritoglyptes* и *Lithoglyptes* (гл. 2.1, 2.3).

36. Бичевидные дорсальные отростки торакса (рис. 3, 19, 28): 0 = нет, 1 = есть. Эти структуры, скорее всего, выполняющие дыхательную функцию, являются аутапоморфией Cryptophialida (гл. 2.1, 2.3).

37. Число бичевидных дорсальных отростков торакса (рис. 3, 19): 0 = 1, 1 = 2. Сложно сказать об изначальном числе дорсальных отростков. Так как *Australophialus* обладает большими плезиоморфиями, чем *Cryptophialus*, то, вероятно, один дорсальный отросток — плезиоморфное состояние (гл. 2.1, 2.3).

38. Форма торакальных складок (рис. 26): 0 = длинные, организованы в ряды, 1 = короткие, не организованы в ряды. Для большинства Acrothoracica характерны длинные торакальные складки, организованные в ряды (плезиоморфное состояние). Уменьшение размеров и числа этих очистительных структур вызвано комменсализмом у Trypetesidae (апоморфное состояние; гл. 2.1, 2.3).

39. Морфология дистальных ячеек торакальных складок (рис. 26): 0 = не ограничены кутикулярным валиком, 1 = ограничены кутикулярным валиком. Постепенное объединение этих структур ведет к образованию четких ячеек ограниченных кутикулярным валиком у Cryptophialida (апоморфное состояние; гл. 2.1, 2.3).

40. Анальное отверстие (рис. 29): 0 = есть, 1 = нет (слепозамкнутая кишка). Редукция анального отверстия является аутапоморфией Trypetesidae, вызванной комменсализмом с раками-отшельниками (гл. 2.2, 2.3).

41. Кишечная терка (рис. 3, 7, 29): 0 = нет, 1 = есть. Эта структура, выполняющая функцию дальнейшего измельчения пищи, является одной из основных аутапоморфий Cryptophialida (гл. 2.2, 2.3).

42. Число вентральных ганглиев (рис. 29, 35): 0 = 2, 1 = 3. Для самок *Lithoglyptida* характерны два вентральных ганглия, которые практически сливаются у взрослых *Tryptesidae*. Вероятно, два вентральных ганглия — плезиоморфное состояние. Возникновение третьего вентрального ганглия у *Cryptophialida* (апomorphicное состояние) может быть связано с удлинением тела и образованием «шейки» (гл. 2.2, 2.3).

43. Форма отверстия норки (рис. 34, 130, 146, 147): 0 = вытянутая, 1 = округлая. Форма отверстия норки зависит от формы оперкулярных утолщений. Поэтому у *Lithoglyptida* она вытянутая, а у *Cryptophialida* — округлая (гл. 2.3).

44. Шиповидные выросты кутикулы зрелых самцов (рис. 39–42): 0 = нет, 1 = есть. Наличие шиповидных выростов кутикулы характерно для самцов отряда *Lithoglyptida* (плезиоморфное состояние). Их отсутствие, скорее всего, является вторичной редукцией, а, следовательно, аутапоморфией *Cryptophialida* (гл. 2.5).

45. Мантийные зубчики на кутикуле зрелых самцов (рис. 38, 42): 0 = нет, 1 = есть. Мантийные зубчики присутствуют исключительно у самцов отряда *Cryptophialida*. Затруднительно однозначно ответить плезиоморфия это или апоморфия (гл. 2.5).

46. Морфология прикрепительных антеннул зрелых самцов (рис. 37, 38, 40, 42): 0 = простые, 1 = с прикрепительным выростом или стебельком. Наличие особого выроста или стебелька, расположенного между телом самца и антеннулами, рассматривается как апоморфия некоторых родов отряда *Lithoglyptida* (гл. 2.5).

47. Развитые кольцевые кутикулярные ребра в задней части зрелых самцов (рис. 42): 0 = нет, 1 = есть. Эти структуры, вероятно, представляют одну из аутапоморфий *Cryptophialida* (гл. 2.5).

48. Боковые выросты/«крылья» тела зрелых самцов (рис. 37, 38, 40, 41): 0 = нет, 1 = есть. Эти образования, увеличивающие объем тела самца и служащие дополнительнымместищем для длинного пениса, являются апоморфиями некоторых родов отряда *Lithoglyptida* (гл. 2.5).

49. Апертуральная щель на заднем конце зрелых самцов (рис. 37–40, 42): 0 = есть, 1 = нет. Так как апертуральная щель самцов *Acrothoracica*, скорее всего, гомологична мантийной апертуре самки, то ее отсутствие следует рассматривать как вторичную редукцию, т.е. апоморфию, встречающуюся у некоторых родов отряда *Lithoglyptida* (гл. 2.5).

50. Форма карапакса циприсовидной личинки (рис. 47, 49, 50): 0 = вытянутая, веретенновидная, порывает тело личинки целиком, 1 = укороченная, не покрывает все тело личинки. Развитый карапакс веретенновидной формы характерен для всех *Cirripedia* и редукцию его размеров и изменение формы следует рассматривать как аутапоморфию *Cryptophialida* (гл. 3.2, 3.3).

51. Длинные щетинки на карапаксе циприсовидной личинки (рис. 47, 50): 0 = нет, 1 = есть. Наличие длинных щетинок по совокупности других признаков, вероятно, следует рассматривать как апоморфию *Cryptophialida* (гл. 3.2, 3.3).

52. Поверхность карапакса циприсовидной личинки (рис. 51, 52): 0 = гладкая, без перфорации, 1 = с пента- и гексагональными кутикулярными гребнями, перфорирована мелкими порами. В пределах *Acrothoracica* перфорированный карапакс с кутикулярными гребнями, вероятно следует рассматривать как апоморфное состояние, характерное для циприсовидных личинок *Cryptophialida* (гл. 3.2, 3.3).

53. Форма проксимального склерита первого антеннулярного сегмента циприсовидной личинки (рис. 47): 0 = Y-образный, 1 = S-образный. S-образные проксимальные склериты уникальны для антеннул *Cirripedia* и, вероятно, являются аутапоморфией циприсовидных личинок *Cryptophialida* (гл. 3.2; Kolbasov & Нøeg, 2007).

54. Фронтолатеральные поры циприсовидной личинки (рис. 51): 0 = есть, 1 = нет. Фронтолатеральные поры циприсовидных личинок являются дериватами пор фронтолатеральных рожек науплиусов и характерны для большинства *Cirripedia*. Их редукция у *Cryptophialida*, очевидно, вторична (апоморфное состояние) и конвергентна с аналогичной у некоторых видов надотряда *Rhizosephala* (гл. 3.2, 3.3, Kolbasov & Нøeg, 2007).

55. Терминальные поры решетчатых органов циприсовидной личинки (рис. 53, 54): 0 = есть, 1 = нет. Терминальные поры решетчатых органов характерны для циприсовидных личинок всех *Thecostraca* (плезиоморфное состояние). Их редукция вторична (апоморфное состояние) и характерна для специализированных *Cryptophialida* и некоторых *Rhizosephala* (гл. 3.2, 3.3, 3.4; Kolbasov & Нøeg, 2007).

56. Поры пористого поля решетчатых органов циприсовидной личинки (рис. 53, 54): 0 = округлые, 1 = вытянутые. Для *Lithoglyptida*, как и для остальных *Cirripedia*, характерны округлые поры пористого поля решетчатых органов. Наличие вытянутых пор у *Cryptophialida* уникально и является их аутапоморфией (гл. 3.2, 3.3).

57. Форма решетчатых органов циприсовидной личинки (рис. 53, 54): 0 = узкие, не располагаются внутри пента- и гексагональных табличек, 1 = расположены внутри пента- и гексагональных табличек. Нахождение решетчатых органов внутри особых кутикулярных табличек уникально для *Thecostraca* и является аутапоморфией *Cryptophialida* (гл. 3.2, 3.3).

58. Форма четвертого антеннулярного сегмента циприсовидной личинки (рис. 48, 56, 57): 0 = с выступом (для субтерминальных щетинок), 1 = вытянутая, без выступа. Вытянутая форма четвертого антеннулярного сегмента характерна для циприсовидных личинок таких специализированных групп, как *Cryptophialida* и некоторых *Rhizosephala* (для которых все

«общие» апоморфии — гомоплазии) и является апоморфией для *Acrothoracica* и *Cirripedia* в целом (гл. 3.2, 3.3, Kolbasov & Нøeg, 2007).

59. Расположение щетинок на четвертом антеннулярном сегменте циприсовидной личинки (рис. 48, 56, 57): 0 = субтерминальные и терминальные, 1 = все щетинки терминальные по морфологии. Слияние терминальных и субтерминальных щетинок в единый терминальный пучок — апоморфия, характерная для *Cryptophialida* и некоторых *Rhizocephala* (гл. 3.2, 3.3, Kolbasov & Нøeg, 2007).

60. Морфология щетинок четвертого антеннулярного сегмента циприсовидной личинки (рис. 56, 57, 64): 0 = простые, не формируют явных эстетасков, не раздваиваются на конце, 1 = сложные, формируют явные эстетаски и/или раздваиваются на конце. Усложнение морфологии щетинок четвертого антеннулярного сегмента является синапоморфией родов *Lithoglyptida* (гл. 3.2, 3.3).

61. Торакс и торакоподы циприсовидной личинки (рис. 47, 58, 59): 0 = развиты, 1 = рудиментарны. Торакс с шестью парами торакоподов изначально характерны для циприсовидных личинок всех *Thecostraca* (плезиоморфное состояние). Их вторичная редукция у *Cryptophialida* и некоторых *Rhizocephala* из семейства *Chthamalophilidae* — апоморфное состояние (гл. 3.2, 3.3, Kolbasov & Нøeg, 2007).

62. Пильчатая щетинка первого сегмента экзоподита циприсовидной личинки (рис. 58). 0 = короткая, 1 = длинная. Развитие и удлинение этой щетинки, выполняющей защитную и очистительную функции, следует считать апоморфным состоянием (гл. 3.2, 3.3).

63. Тельсон циприсовидной личинки (рис. 59, 60): 0 = развит, 1 = рудиментарен. Вторичная редукция тельсона у *Cryptophialida*, как и редукция торакса с торакоподами, является апоморфией (гл. 3.2, 3.3).

64. Медиальная борозда тельсона циприсовидной личинки (рис. 60, 62): 0 = зачаточная, 1 = около 1/2 от общей длины, 2 = более чем 2/3 от общей длины. Для *Lithoglyptida* эволюционной тенденцией является расщепление тельсона на две части, постепенное увеличение медиальной борозды — апоморфное состояние (гл. 3.2, 3.3).

65. Фуркальные ветви циприсовидной личинки (рис. 59, 60): 0 = развиты, 1 = рудиментарны. Фуркальные ветви изначально характерны для всех циприсовидных личинок *Thecostraca*, поэтому их вторичная редукция — апоморфия *Cryptophialida* (гл. 3.2, 3.3).

На основании этих морфологических признаков, с помощью анализа парсимонии, в компьютерной программе PAUP 4.0 (Swofford, 1998) были реконструированы филогенетические деревья (рис. 76). Все признаки были помечены как «равновесные» (equal weight) и «неупорядоченные» (unordered). На обоих деревьях ясно выделяются *Acrothoracica* (1) на основе таких синапоморфий, как хитиновые оперкулярные утолщения, на-

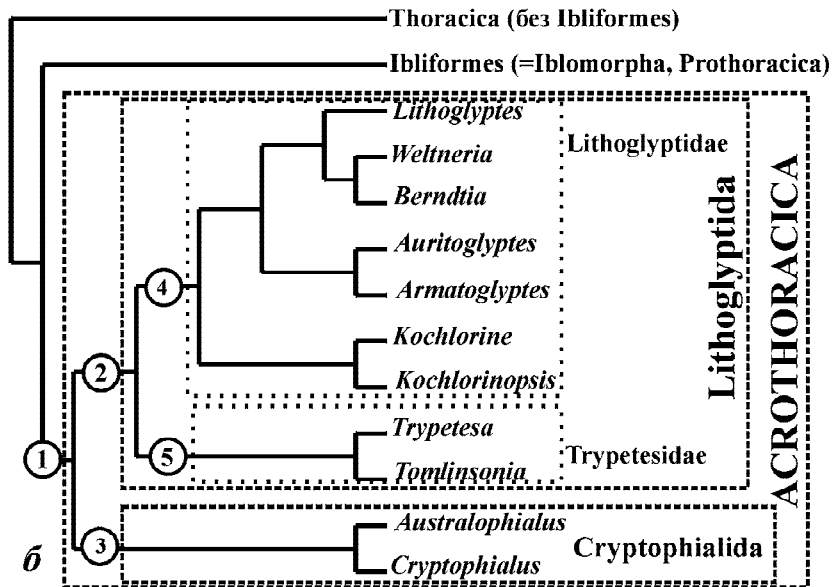
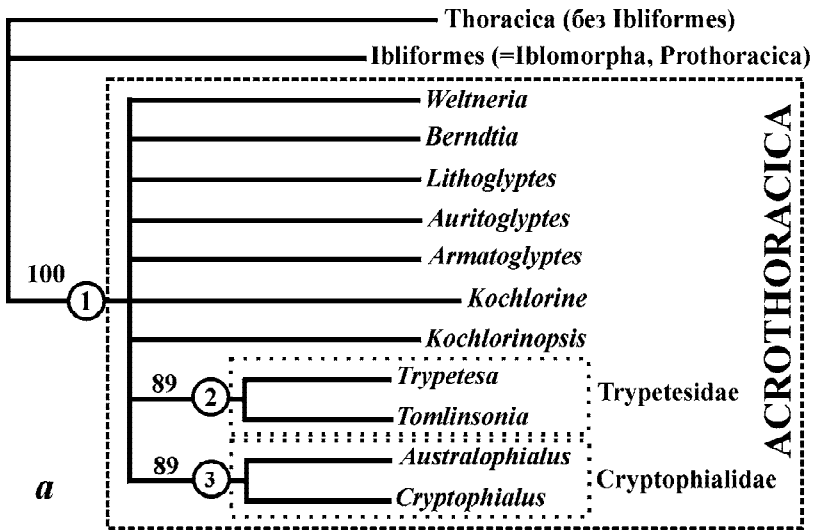


Рис. 76. Кладограммы, построенные на основе морфологических признаков (см. таблицу) и реконструирующие филогению Acrothoracica (все признаки «равновесные» и «неупорядоченные»; PAUP, Swofford, 1998). *а* — дерево, полученное методом «bootstrap 50% majority-rule consensus», вероятностные значения (%) выделения таксонов указаны цифрами. Выделяются: надотряд Acrothoracica (1) и группы, соответствующие семействам Trypetesidae (2) и Cryptophialidae (3), остальные политомии остаются неразрешенными. *б* — дерево, полученное методом «neighbor-joining», разрешает основные дихотомии между родами Acrothoracica. Выделяются: надотряд Acrothoracica (1), отряд Lithoglyptida (2) с семействами Lithoglyptidae (4) и Trypetesidae (5) и отряд Cryptophialida (3). Дальнейшие объяснения в тексте. По данным Колбасова, Ньюмана и Хёга.

Fig. 76. Phylogenetic reconstruction cladograms of Acrothoracica based on character matrix (see Table; all characters unordered and of equal weight; PAUP, Swofford, 1998). *a* — Bootstrap 50% majority-rule consensus tree. Percentages at nodes denote likelihood of taxa: superorder Acrothoracica (1) and groups corresponding to families Trypetesidae (2) and Cryptophialidae (3), other polytomies are unsolved. *b* — Neighbor-joining tree, major dichotomies between genera of Acrothoracica are solved: superorder Acrothoracica (1), order Lithoglyptida (2) with families Lithoglyptidae (4) and Trypetesidae (5) and order Cryptophialida (3). Further explanations in text. From data of Kolbasov, Newman & Høeg.

Номера признаков	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
Thoracica (без Ibliformes)	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ibliformes (=Prothoracica)	0	0	1	1	1	0	0	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Weltneria</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Berndtia</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lithoglyptes</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Auritoglyptes</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Armatoglyptes</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Kochlorine</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Kochlorinopsis</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trypetes</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tomlinsonia</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Australophialus</i>	1	1	1	-	-	1	0	0	0	1	1	-	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	-	1	0	1	1	1	-	0	2	-
<i>Cryptophialus</i>	1	1	1	-	-	1	0	0	0	1	1	-	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	-	1	0	1	1	1	0	2	-	

Таблица. Морфологические признаки, использованные для кладистического анализа филогении Acrothoracica (начало). В качестве сестринских таксонов (out-groups) выбраны Thoracica (без Ibliformes) и сами Ibliformes. Неизвестные состояния признаков для таксонов помечены как «?», признаки неприменимые к таксону помечены как «-», если в пределах одного таксона известны оба состояния признака, то — «0+1». Объяснения в тексте.

Table. Character matrix for cladistic analysis of phylogeny of Acrothoracica (begin). Thoracica (without Ibliformes) and Ibliformes themselves are chosen as out-groups. Unknown states for character is marked with «?», inapplicable with «-», when both states of character present in taxon with «0+1». Explanations in text.

Номера признаков	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65													
Thoracica (без Ibliformes)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-												
Ibliformes	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-												
<i>Weltmeria</i>	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0												
<i>Berndtia</i>	1	-	0	-	0	?	0	0	0	?	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	?	0	?	0											
<i>Lithoglyptes</i>	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	?	0	?	0										
<i>Auritoglyptes</i>	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	?	0	?	0	?	0									
<i>Armatoglyptes</i>	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0							
<i>Kochlorine</i>	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0					
<i>Kochlorinopsis</i>	0	0	0	-	0	?	0	0	0	?	0	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?						
<i>Trypetesa</i>	1	-	0	-	1	-	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
<i>Tomlinsonia</i>	1	-	0	-	1	-	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	?	0	?	0	?	0	?	0	?	0				
<i>Australophialus</i>	1	-	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	-	1	-	1	-	1	-	1	-	1	-	1			
<i>Cryptophialus</i>	1	-	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	-	1	-	1	-	1	-	1	-	1	-	1	-	1

Таблица. Морфологические признаки, использованные для кладистического анализа филогении Acrothoracica (окончание). В качестве сестринских таксонов (out-groups) выбраны Thoracica (без Ibliformes) и сами Ibliformes. Неизвестные состояния признаков для таксонов помечены как «?», признаки неприменимые к таксону помечены как «-», если в пределах одного таксона известны оба состояния признака, то — «0+1». Объяснения в тексте.

Table. Character matrix for cladistic analysis of phylogeny of Acrothoracica (end). Thoracica (without Ibliformes) and Ibliformes themselves are chosen as out-groups. Unknown states for character is marked with «?», inapplicable with «-», when both states of character present in taxon with «0+1». Explanations in text.

личие отделенных от ротовых терминальных усоножек и сверлящий аппарат из ктеноидных чешуек. Сестринские *Thoracica*, включая *Ibliformes*, выделяются по таким синапоморфиям, как: наличие минерализованных капитулярных табличек, мандибулярные щупики сочленены с лабрумом; решетчатые органы циприсовидных личинок без рудиментарного кыля, терминальная пара первой пары — передняя.

На дереве, полученном методом «bootstrap 50% majority-rule consensus», ясно выделяются две группы, соответствующие семействам *Trypetesidae* и *Cryptophialidae* (рис. 76 а). Обе группы характеризуются большим количеством аутапоморфий. Для *Trypetesidae* следует выделить такие, как редукция передних ветвей терминальных усоножек, редукция гребневидного воротничка, ротовых конечностей и анального отверстия у самок и усложнение морфологии карликовых самцов. Для *Cryptophialidae* это, прежде всего, бутылковидная мантия с развитыми латеральными полосами и короновидными оперкулярными утолщениями, языковидный лабрум, редукция ротовых усоножек, длинные бичевидные отростки торакса, образование кишечной терки у самок; циркулярные кутикулярные ребра на заднем конце карликовых самцов; редукция торакса с торакоподами и терминальных пор решетчатых органов, объединение субтерминальных и терминальных щетинок четвертого антеннулярного сегмента у циприсовидных личинок.

Тем не менее, это дерево не разрешает политомии между остальными родами *Acrothoracica* с одной стороны и между ними и *Trypetesidae* и *Cryptophialidae* с другой стороны, оставляя вопрос о систематическом ранге выделяемых групп открытым. Эти вопросы удастся решить с помощью дерева, полученного методом «neighbor-joining», которое разрешает основные дихотомии между родами *Acrothoracica* (рис. 76 б). Выделяются группы, соответствующие: отряду *Lithoglyptida* (2) с семействами *Lithoglyptidae* (4) и *Trypetesidae* (5) и отряду *Cryptophialida* (3). Филогения *Acrothoracica*, реконструированная на этом дереве отражает, предложенную новую систему (рис. 75 б).

Необходимо отметить, что если *Cryptophialida* выделяются по большому количеству аутапоморфий, указанных ранее, то большинство общих для *Lithoglyptida* признаков представлены такими симплезиоморфиями, как мешковидная мантия, вытянутые оперкулярные утолщения, отсутствие или слабое развитие латеральных полос, седловидный лабрум, развитые ротовые усоножки самок; шиповидные выросты кутикулы зрелых самцов; развитые торакс с торакоподами и наличие терминальных пор решетчатых органов у циприсовидных личинок. Тем не менее, в пределах семейств *Lithoglyptidae* и *Trypetesidae* можно выделить ряд синапоморфий отличающих их от *Cryptophialida*. Это — наличие устьевого бугорка на мантийном мешке самок; усложнение морфологии карликовых самцов,

выраженное в возникновении боковых выростов тела, длинного прикрепительного стебелька и редукции апертуральной щели; терминальные щетинки четвертого антеннулярного сегмента обладают более сложной морфологией у циприсовидных личинок *Lithoglyptida* (эстетаски, бичевидные и двойные щетинки), чем у циприсовидных личинок *Cryptophialida*.

4.2. ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ НАДОТРЯДА ACROT HORACISA

- 1а. Самки с короткой, широкой оперкулярной областью, кишка простая, без терки, каудальные придатки, как правило, имеются, лабрум седловидный, карликовые самцы различного строения, циприсовидные личинки с развитыми торакоподами 2 (**отр. Lithoglyptida**)
- 1б. Самки с узкой, вытянутой оперкулярной областью — шейкой, кишка с развитой тёркой, развитые каудальные придатки отсутствуют, лабрум языковидный, карликовые самцы без боковых выростов, с простыми антеннулами, циприсовидные личинки с редуцированными торакоподами 45 (**отр. Cryptophialida**)
- 2а. Терминальные усоножки двуветвистые, многочлениковые, анус имеется, ротовые части развиты 3 (**сем. Lithoglyptidae**)
- 2б. Терминальные усоножки одноветвистые, малочлениковые, анус отсутствует, ротовые части подвергаются редукции 39 (**сем. Trypetesidae**)
- 3а. Самки без развитых каудальных придатков 9 (*Berndtia*)
- 3б. Самки с развитыми каудальными придатками 4
- 4а. Самки с 5 парами терминальных усножек 11 (*Weltneria*)
- 4б. Самки с 4-3 парами терминальных усножек 5
- 5а. Самки с 4 парами терминальных усножек 6
- 5б. Самки с 3 парами терминальных усножек 8
- 6а. Оперкулум самок без задних лопастей или выростов, каудальные придатки без базального пьедестала. 21 (*Armatoglyptes*)
- 6б. Оперкулум самок с задними лопастями или выростами, каудальные придатки с базальным пьедесталом 7
- 7а. Оперкулярные утолщения без развитых задних выростов, оперкулум с короткими задними лопастями 30 (*Lithoglyptes*)
- 7б. Оперкулярные утолщения с крючковидными задними выростами, оперкулум с длинными задними отростками .. (*Auritoglyptes*, *A. bicornis*)
- 8а. Латеральные полосы развитые 33 (*Kochlorine*)
- 8б. Латеральные полосы отсутствуют .. (*Kochlorinopsis*, *K. discoporellae*)
- 9а. Оперкулярные утолщения в средней части покрыты многочисленными тупыми, массивными бугорковидными зубцами и более чем 30 простыми краевыми зубцами *Berndtia nodosa*

9б. Оперкулярные утолщения только с многочисленными мелкими краевыми зубцами	10
10а. Краевые зубцы простые	<i>Berndtia purpurea</i>
10б. Краевые зубцы арковидные, с пильчатым краем	<i>Berndtia fossata</i>
11а. Оперкулярные утолщения без задних выростов, соединены специальным лигаментом	<i>Weltneria ligamenta</i>
11б. Оперкулярные утолщения без лигамента, задние выросты разной степени развития	12
12а. Оперкулярные утолщения вооружены небольшими шипиками и бугорками	13
12б. Оперкулярные утолщения вооружены развитыми зубчиками	15
13а. Мандибула с 3 зубами, оперкулярные утолщения без острых шипиков	<i>Weltneria tomlinsoni</i>
13б. Мандибула с 4 зубами, оперкулярные утолщения с острыми шипиками	14
14а. Срединные области оперкулярных утолщений с двойными и сложными шипиками	<i>Weltneria hessleri</i>
14б. Срединные области и края оперкулярных утолщений с простыми шипиками	<i>Weltneria exargilla</i>
15а. Края оперкулярных утолщений с двойными зубчиками, срединные части без зубчиков и шипиков	<i>Weltneria bekae</i>
15б. Оперкулярные утолщения иного строения	16
16а. Оперкулярные утолщения с развитыми задними выростами	17
16б. Задние выросты слабо развиты	20
17а. Задние выросты крючковидные	<i>Weltneria spinosa</i>
17б. Задние выросты прямые	18
18а. Оперкулярные утолщения с длинными игловидными шипами	<i>Weltneria aapta</i>
18б. Оперкулярные утолщения без длинных игловидных шипов	19
19а. Задние выросты оперкулярных утолщений с многочисленными зубчиками, оперкулярные утолщения с частыми (более сотни) сложными зубчиками	<i>Weltneria zibrowii</i>
19б. Задние выросты оперкулярных утолщений лишены зубчиков, оперкулярные утолщения с мелкими и редкими (менее пятидесяти) сложными зубчиками	<i>Weltneria hirsuta</i>
20а. Края оперкулярных утолщений с простыми зубчиками	<i>Weltneria griggi</i>
20б. Края оперкулярных утолщений с одиночными, двойными и сложными зубчиками	<i>Weltneria reticulata</i>
21а. Оперкулярные утолщения с непарным срединным выростом	<i>Armatoglyptes scamborachis</i>
21б. Оперкулярные утолщения без срединного выроста	22

22а. Устьевого бугорок с заметными зубцами	23
22б. Устьевого бугорок без зубцов или отсутствует	24
23а. Задние выросты оперкулярных утолщений прямые, без длинного переднего, загнутого игловидного шипа	<i>Armatoglyptes mitis</i>
23б. Задние выросты крючковидные или прямые с длинным передним, загнутым игловидным шипом	<i>Armatoglyptes habei</i>
24а. Задние выросты оперкулярных утолщений загнуты назад у взрослых самок	25
24б. Задние выросты оперкулярных утолщений загнуты вперед или прямые у взрослых самок	26
25а. Задние выросты около 1/2 длины оперкулярных утолщений или более	<i>Armatoglyptes balanodytes</i>
25б. Задние выросты менее чем 1/4 длины оперкулярных утолщений	<i>Armatoglyptes cornutus</i>
26а. Задние выросты загнуты вперед, верхний край прикрепительного диска достигает или заходит за оперкулярные утолщения	27
26б. Самки с иными признаками	28
27а. Мандибула с 3 тупыми зубцами и многочисленными мелкими бугорками в нижней части	<i>Armatoglyptes wilsoni</i>
27б. Мандибула с 3 острыми зубцами и группой острых шипиков в нижней части	<i>Armatoglyptes thomasi</i>
28а. Задние выросты оперкулярных утолщений прямые, без загнутых шипов в верхней части	29
28б. Задние выросты оперкулярных утолщений загнуты вперед, с 1–2 загнутыми шипами	<i>Armatoglyptes stirni</i>
29а. Задние выросты оперкулярных утолщений с несколькими продольными рядами загнутых зубцов	<i>Armatoglyptes echinoideus</i>
29б. Задние выросты оперкулярных утолщений без продольных рядов загнутых зубцов	<i>Armatoglyptes egorovi</i>
30а. Оперкулярные утолщения вооружены двойными зубчиками	<i>Lithoglyptes ivanovi</i>
30б. Оперкулярные утолщения без двойных зубчиков, с простыми зубчиками и/или мелкими шипиками	31
31а. Задние лопасти оперкулюма развиты	32
31б. Задние лопасти оперкулюма рудиментарны	<i>Lithglyptes indicus</i>
32а. Мантийный мешок самки с длинным трубковидным дистальным выростом	<i>Lithoglyptes tectoscrobis</i>
32б. Мантийный мешок без трубковидного выроста ...	<i>Lithoglyptes viatrix</i>
33а. Оперкулярные утолщения с развитыми срединными крючковидными выростами	34
33б. Оперкулярные утолщения лишены срединных крючковидных выростов	36

- 34а. Оперкулярные утолщения с двумя срединными крючковидными выростами *Kochlorine bihamata*
- 34б. Оперкулярные утолщения с одним срединным крючковидным выростом 35
- 35а. Срединный крючковидный вырост с одним окончанием
..... *Kochlorine grebelnii*
- 35б. Срединный крючковидный вырост с двойным окончанием
..... *Kochlorine hamata*
- 36а. Латеральные полосы слабо развиты, оперкулярные утолщения с двойными зубчиками *Kochlorine ulula*
- 36б. Латеральные полосы развиты, грануловидной структуры, оперкулярные утолщения имеют сложные зубчики 37
- 37а. Сложные зубчики оперкулярных утолщений — розетковидные, размеры двойных и сложных зубчиков одинаковы ... *Kochlorine floridana*
- 37б. Сложные зубчики оперкулярных утолщений гораздо больше двойных зубчиков 38
- 38а. Оперкулярные утолщения с 3–4 парами крупных якоревидных зубчиков с закругленными вершинами *Kochlorine anchorella*
- 38б. Каждое оперкулярное утолщение с 8–13 длинными копьевидными зубчиками с острыми вершинами *Kochlorine bocqueti*
- 39а. Все три пары терминальных усоножек с подушковидными бугорками на вторых сегментах 40 (*Tomlinsonia*)
- 39б. Подушковидные бугорки вторых сегментов на 1–2-й парах терминальных усоножек 41 (*Trypetesa*)
- 40а. Первые 3 сегмента терминальных усоножек примерно равной длины и ширины *Tomlinsonia asymetrica*
- 40б. Второй сегмент терминальных усоножек короче, чем 1-й и 3-й, 3-й сегмент заметно уже 1-го и 2-го *Tomlinsonia mclaughlinae*
- 41а. Мантийный мешок самок с наружным выростом на левой стороне *Trypetesa lateralis*
- 41б. Мантийный мешок самок без наружного выроста 42
- 42а. Мантийный мешок спирально закручен *Trypetesa nassarioides*
- 42б. Мантийный мешок не закручен спирально 43
- 43а. Устьевой бугорок развит *Trypetesa habei*
- 43б. Устьевой бугорок рудиментарен 44
- 44а. Прикрепительный диск сжат в дорсо-вентральном направлении и параллелен поверхности раковины хозяина *Trypetesa lampas*
- 44б. Прикрепительный диск иного строения *Trypetesa spinulosa*
- 45а. Самки с 4 парами терминальных усоножек, торакс с непарным дорсальным выростом 46 (*Australophialus*)
- 45б. Самки с 3 парами терминальных усоножек, торакс с парой дорсальных выростов 50 (*Cryptophialus*)

- 46а. Оперкулярные утолщения с четкой, узкой каплевидной вырезкой, отстоящей на 1/3 всей длины от переднего края *Australophtialus turbonis*
- 46б. Оперкулярные утолщения без каплевидной вырезки 47
- 47а. Оперкулярные утолщения с простыми, коническими зубчиками с гладким краем *Australophtialus melampygos*
- 47б. Оперкулярные утолщения с зубчиками иного строения 48
- 48а. Оперкулярные утолщения с мелкими двойными зубчиками *Australophtialus utinomii*
- 48б. Оперкулярные утолщения с развитыми зубчиками с пильчатым краем 49
- 49а. Оперкулярные утолщения с широкими зубчиками неправильной формы, между которыми расположены мелкие шипики *Australophtialus pecorus*
- 49б. Оперкулярные утолщения с шиповидными зубчиками, которые в 3–4 раза длиннее, чем шире *Australophtialus tomlinsoni*
- 50а. Оперкулярные утолщения лишены выростов 51
- 50б. Оперкулярные утолщения с выростами разной формы 52
- 51а. Боковые края оперкулярных утолщений ровные, покрыты острыми зубчиками с пильчатыми краями *Cryptophtialus rossi*
- 51б. Боковые края оперкулярных утолщений с заметной вырезкой ближе к переднему краю, с простыми зубчиками *Cryptophtialus zulloi*
- 52а. Все выросты оперкулярных утолщений короткие и массивные, их высота менее 1/3 длины апертуры 53
- 52б. Оперкулярные утолщения имеют длинные (более 1/3 длины апертуры), шиповидные выросты 60
- 53а. Оперкулярные утолщения с 4 выростами, покрытыми острыми шипиками *Cryptophtialus hoegi*
- 53б. Оперкулярные утолщения с меньшим количеством выростов 54
- 54а. Оперкулярные утолщения с заметной вырезкой посередине, кпереди от которой расположены 2 коротких выроста *Cryptophtialus heterodontus*
- 54б. Оперкулярные утолщения без вырезки в средней части 55
- 55а. Оперкулярные утолщения с мощным зубчатым выростом посередине, кпереди от него расположены 2 более мелких ... *Cryptophtialus epacrus*
- 55б. Оперкулярные утолщения без мощного срединного выроста, все выросты примерно равны 56
- 56а. Оперкулярные утолщения с 3 выростами в передней половине, задняя половина с 4–5 крупными, изогнутыми двойными зубцами *Cryptophtialus wainwrighti*
- 56б. Строение оперкулярных утолщений другое (отсутствуют крупные, загнутые двойные зубцы в задней половине 57

57а. Шейка очень короткая, практически неразличима, оперкулярные утолщения с 2–3 очень короткими выростами	<i>Cryptophialus minutus</i>
57б. Шейка развита, 1/4–1/3 от общей длины, выросты оперкулярных утолщений заметные	58
58а. Оперкулярные утолщения с 3 массивными выростами	59
58б. Оперкулярные утолщения с 2 массивными выростами, несущими длинные шипы с пильчатым краем и тупые зубовидные отростки	<i>Cryptophialus newmani</i>
59а. Волнообразные выросты оперкулярных утолщений с длинными игловидными зубчиками	<i>Cryptophialus cordylacis</i>
59б. Выросты оперкулярных утолщений с короткими и тупыми зубчиками	<i>Cryptophialus coronatus</i>
60а. Оперкулярные утолщения с 2 игловидными выростами в передней половине	<i>Cryptophialus longicollatus</i>
60б. Оперкулярные утолщения с большим числом выростов	61
61а. Оперкулярные утолщения с 3 выростами: коротким передним и 2 длинными средними	<i>Cryptophialus variabilis</i>
61б. Оперкулярные утолщения с 4 выростами (имеется задний)	62
62а. Все 4 выроста игловидные, примерно одной высоты, длинные	<i>Cryptophialus coronophorus</i>
62б. Выросты оперкулярных утолщений разной морфологии	63
63а. Задний вырост короткий, состоит из 2 зубов	<i>Cryptophialus gantsevichi</i>
63б. Задний вырост развит, игловидный	64
64а. Выросты оперкулярных утолщений не покрыты зубчиками	<i>Cryptophialus unguiculus</i>
64б. Выросты оперкулярных утолщений несут шиповидные зубчики	<i>Cryptophialus lanceolatus</i>

4.3. ДИАГНОЗЫ ВИДОВ ACROTHORACICA

Надотряд Acrothoracica Gruvel 1905

Отряд Lithoglyptida Kolbasov, Newman, Nøeg ord. nov.

Семейство Lithoglyptidae Aurivillius 1892

Подсемейство Weltneriinae Kolbasov et Newman 2005

Род *Weltneria* Berndt 1907

Weltneria aapta Tomlinson 1969

Рис. 77

Tomlinson, 1969: 44.

ДИАГНОЗ. *Weltneria* с острыми и развитыми задними выростами оперкулярных утолщений. Каждое оперкулярное утолщение, кроме многочисленных щетинок и двойных зубчиков, несет 12 и более длинных и острых игловидных шипов одинаковой высоты.

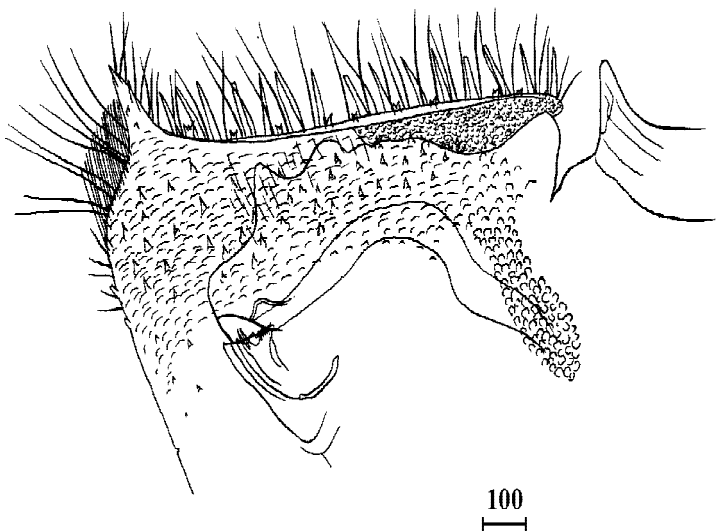


Рис. 77. *Weltneria aapta*, самка. Оперкулярная область сбоку (из Tomlinson, 1969).

Fig. 77. *Weltneria aapta*, female. Opercular area, lateral view (from Tomlinson, 1969).

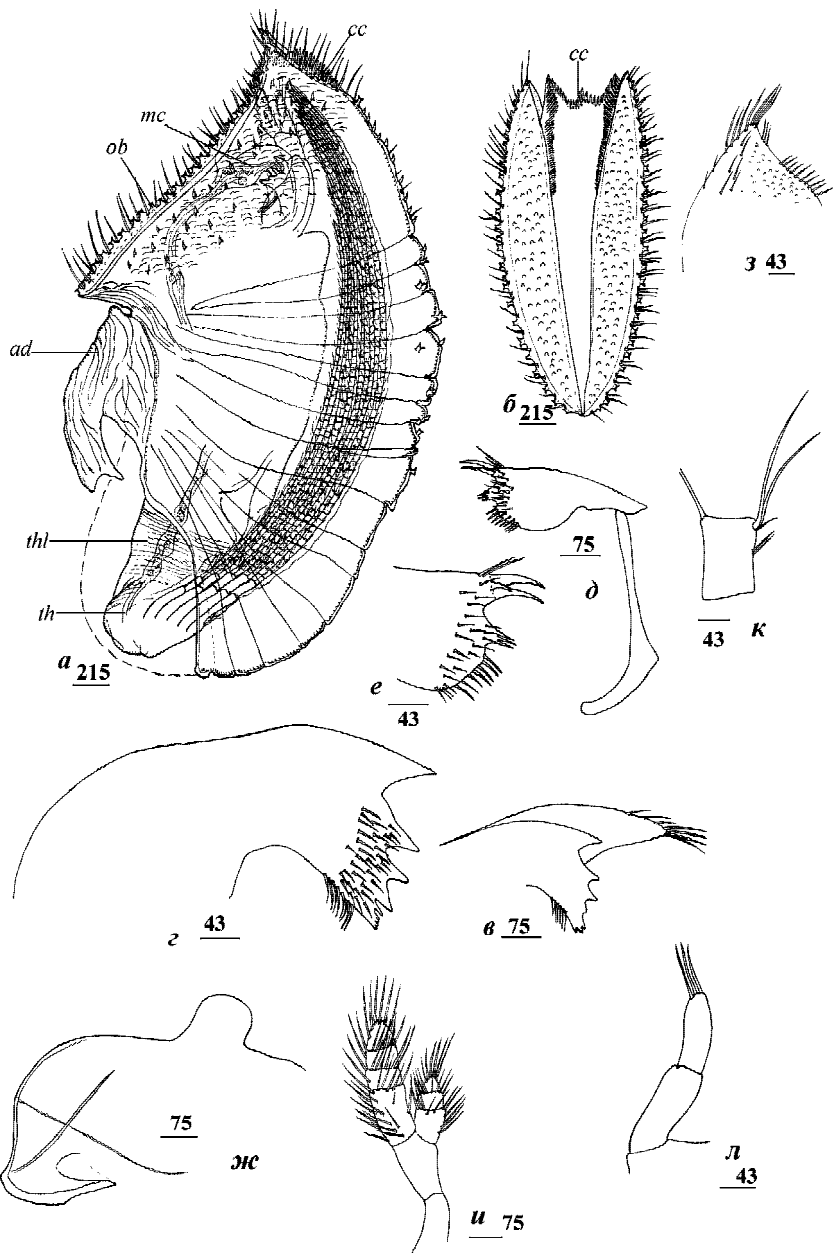


Рис. 78.

Рис. 78. *Weltneria bekae*, самка: *a* — общий вид сбоку; *b* — оперкулярные утолщения, вид сверху; *в* — левая мандибула с щупиком; *г* — правая мандибула; *д* — левая максиллула; *е* — правая максиллула; *жс* — лабрум; *з* — максилла; *и* — ротовая усоножка; *к* — срединный сегмент передней ветви V пары терминальных усоножек; *л* — каудальный придаток (по: Колбасов, 2001). Обозначения: *ad* — прикрепительный диск; *cc* — гребневидный воротничок; *mc* — ротовой конус; *ob* — оперкулярные утолщения; *th* — торакс; *thl* — торакальные складки. Масштаб в мкм.

Fig. 78. *Weltneria bekae*, female: *a* — general view; *b* — opercular bars, top view; *в* — left mandible with palp; *г* — right mandible; *д* — left maxillule; *е* — right maxillule; *жс* — labrum; *з* — maxilla; *и* — mouth cirrus; *к* — middle segment of anterior ramus of terminal cirrus V; *л* — caudal appendage (from Колбасов, 2001). Abbreviations: *ad* — attachment disk; *cc* — comb collar; *mc* — mouth cone; *ob* — opercular bars; *th* — thorax; *thl* — thoracic lappets. Scale bars in μm .

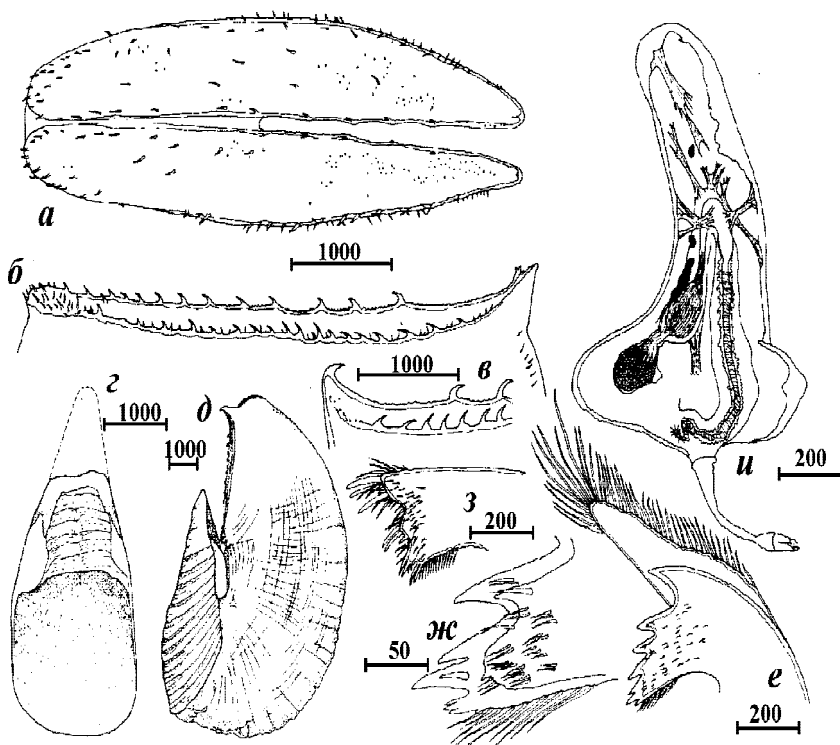


Рис. 79. *Weltneria exargilla*. *a-з* — самка. *a* — оперкулярные утолщения, вид сверху; *б, в* — правое и левое оперкулярные утолщения, вид сбоку; *з* — известковая табличка, вид изнутри (линия апикальной части реконструирована); *д* — общий вид, правая сторона; *е* — мандибула с щупиком; *ж* — нижний угол мандибулы; *з* — максиллула; *и* — карликовый самец (из: Newman, 1974). Масштаб в мкм.

Fig. 79. *Weltneria exargilla*. *a-з* — female. *a* — opercular bars, top view; *б, в* — right and left opercular bars, lateral view; *з* — calcareous plate, internal view (apical part reconstructed with dotted line); *д* — general view, right side; *е* — mandible with palp; *ж* — lower angle of mandible; *з* — maxillule; *и* — dwarf male (from Newman, 1974). Scale bars in μm .

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Новый Южный Уэльс, Австралия, из гастроподы *Berylsma waitei*.

***Weltneria bekae* Kolbasov 2001**

Рис. 78.

Колбасов, 2001: 1168–1177.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с небольшими прямыми выростами у заднего (каринального) края, с двойными зубчиками вдоль внутреннего и наружного краев; латеральные полосы и устьевой бугорок отсутствуют; мандибула с четырьмя основными зубами.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Папуа Новая Гвинея, Порт Морсби (примерно 9°25' ю.ш., 147°08' в.д.), риф, 3–4 м, в колонии *Hydrocorallia*.

***Weltneria exargilla* Newman 1974**

Рис. 79

Newman, 1974: 449–453.

ДИАГНОЗ: Самка с хорошо развитой известковой табличкой. Оперкулярные утолщения простые; их задние («каринальные») края формируют пару небольших выростов, загнутых вперед, с апикальными загнутыми шипами или без них; передние («ростральные») концы широкозакругленные; замыкающий край с загнутыми шипами, расставленными широко; мелкие конические зубчики расположены между ними; поверхность оперкулярных утолщений покрыта мелкими простыми шипиками.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ: Бискайский залив, глубина 1500 м, из комков глинистого шлама (предположительно палеоценового возраста) с более типичной, мягкой голубой и коричневой глиной.

***Weltneria griggi* Grygier et Newman 1985**

Рис. 80

Grygier & Newman, 1985: 12–15.

ДИАГНОЗ. Известковая табличка присутствует. Оперкулярные утолщения несут многочисленные и длинные щетинки, с простыми шипиками вдоль боковых краев, срединная область с мелкими бугорками, сложные шипики расположены ближе к латеральным краям.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. О-в Гренада (Карибское море), глубина 402 м, из коралла *Enallopsammia rostrata*.

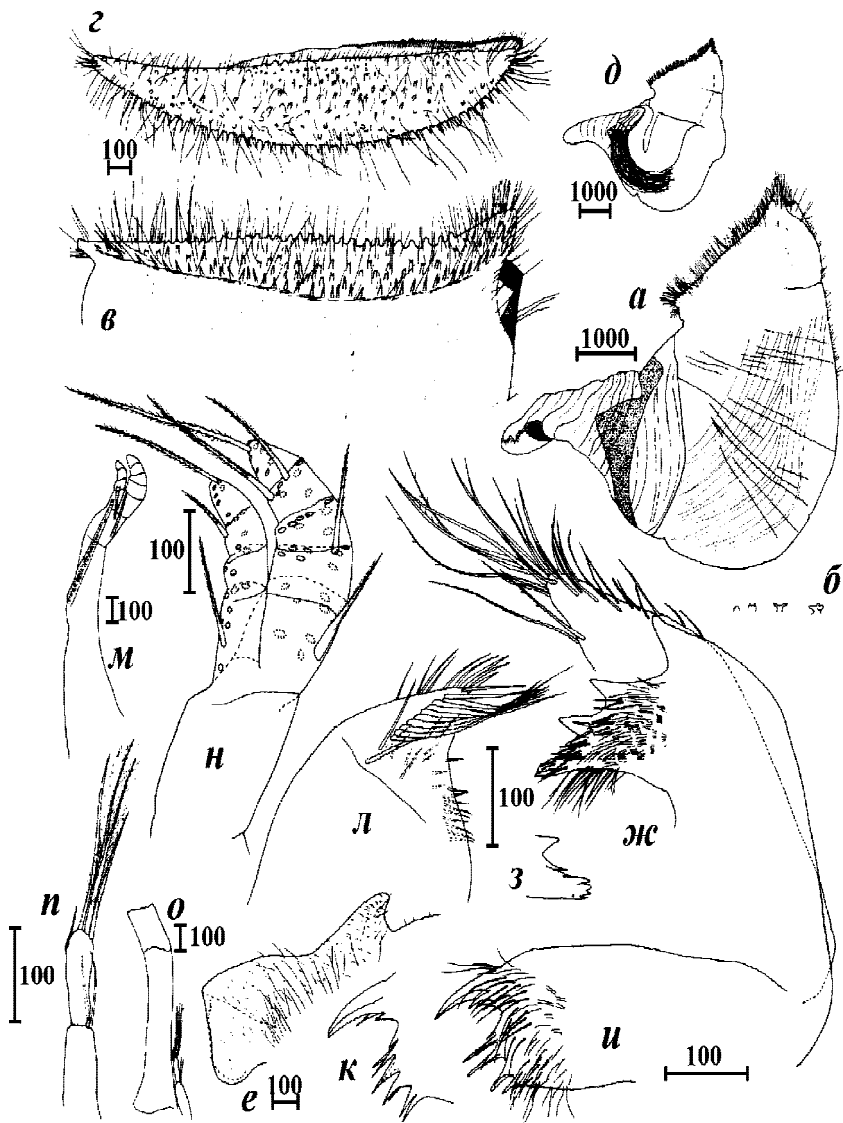


Рис. 80. *Weltneria griggi*, самка. *a* — общий вид сбоку, показана кутикула прикрепительного диска, остатки известковой таблички затенены; *б* — типы мантийных зубов; *в, г* — оперкулярное утолщение, вид сбоку и сверху; *д* — общий вид, показывающий положение торакса и усоножек; *е* — лабрум сбоку; *ж* — мандибула с щупиком; *з* — нижний угол мандибулы; *и, к* — максиллула; *л* — максилла; *м, н* — ротовые усоножки; *о* — протоподит последней пары терминальных усоножек (VI пара) и каудальный придаток; *н* — каудальный придаток (из: Grygier & Newman, 1985). Масштаб в мкм.

Fig. 80. *Weltneria griggi*, female. *a* — general view, lateral, cuticle of attachment disk showed, remnants of calcareous plate shadowed; *б* — types of mantle teeth; *в, г* — opercular bar, lateral and top view; *д* — general view, showing positions of thorax and cirri; *е* — labrum, lateral view; *ж* — mandible with palp; *з* — lower angle of mandible; *и, к* — maxillule; *л* — maxilla; *м, н* — mouth cirri; *о* — protopod of terminal cirri of last pair (pair VI) and caudal appendage; *н* — caudal appendage (from Grygier & Newman, 1985). Scale bars in μm .

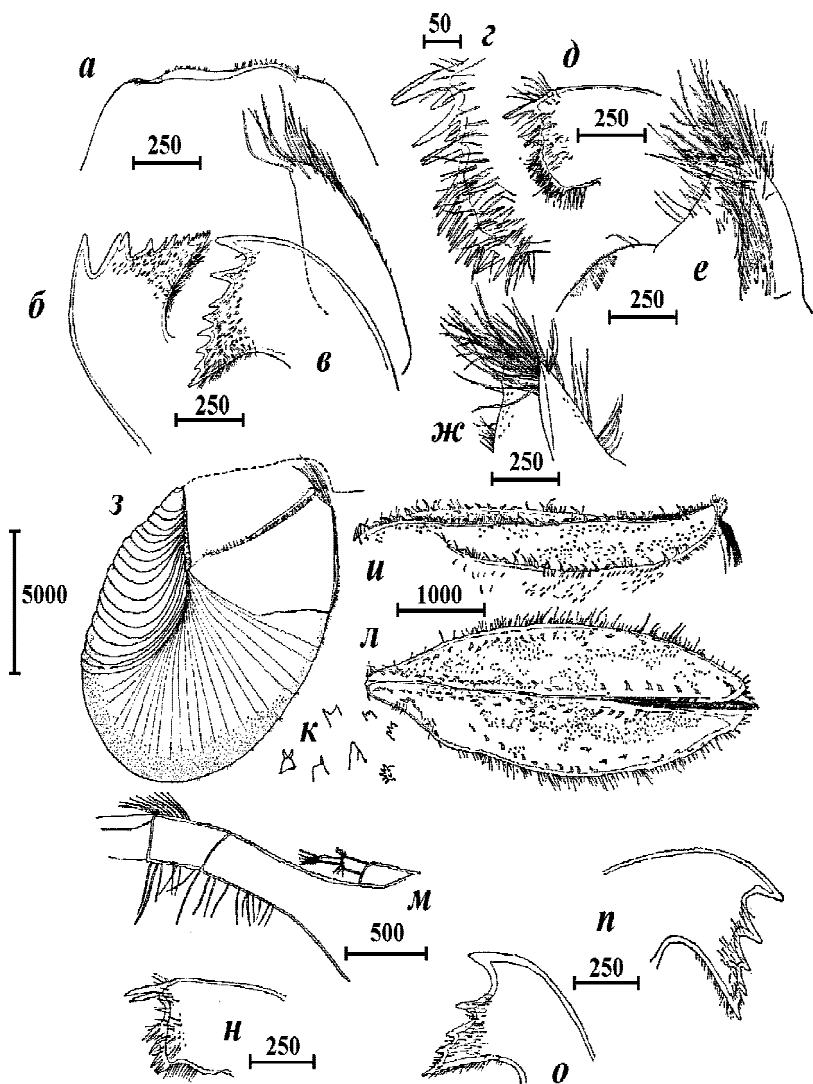


Рис. 81. *Weltneria hessleri*, самка, *а-л* — голотип, *м-п* — паратип. *а* — лабрум; *б, в* — мандибулы (с щупиком на «в»); *з, д* — максиллула; *е, ж* — максилла; *з* — общий вид с правой стороны, линия внешнего края норки показана пунктиром; *и* — оперкулярные утолщения сбоку; *к* — мелкие шипики, покрывающие оперкулярные утолщения; *л* — оперкулярные утолщения сверху; *м* — протоподит усоножек VI пары с каудальным придатком; *н* — максиллула; *о, п* — мандибулы (из: Newman, 1971). Масштаб в мкм.

Fig. 81. *Weltneria hessleri*, female, *а-л* — holotype, *м-п* — paratype. *а* — labrum; *б, в* — mandibles (with palp on «в»); *з, д* — maxillule; *е, ж* — maxilla; *з* — general view, right side, margin of burrow indicated by dotted line; *и* — opercular bars, lateral view; *к* — small denticles, covering opercular bars; *л* — opercular bars, top view; *м* — protopod of cirri VI with caudal appendage; *н* — maxillule; *о, п* — mandibles (from Newman, 1971). Scale bars in μm .

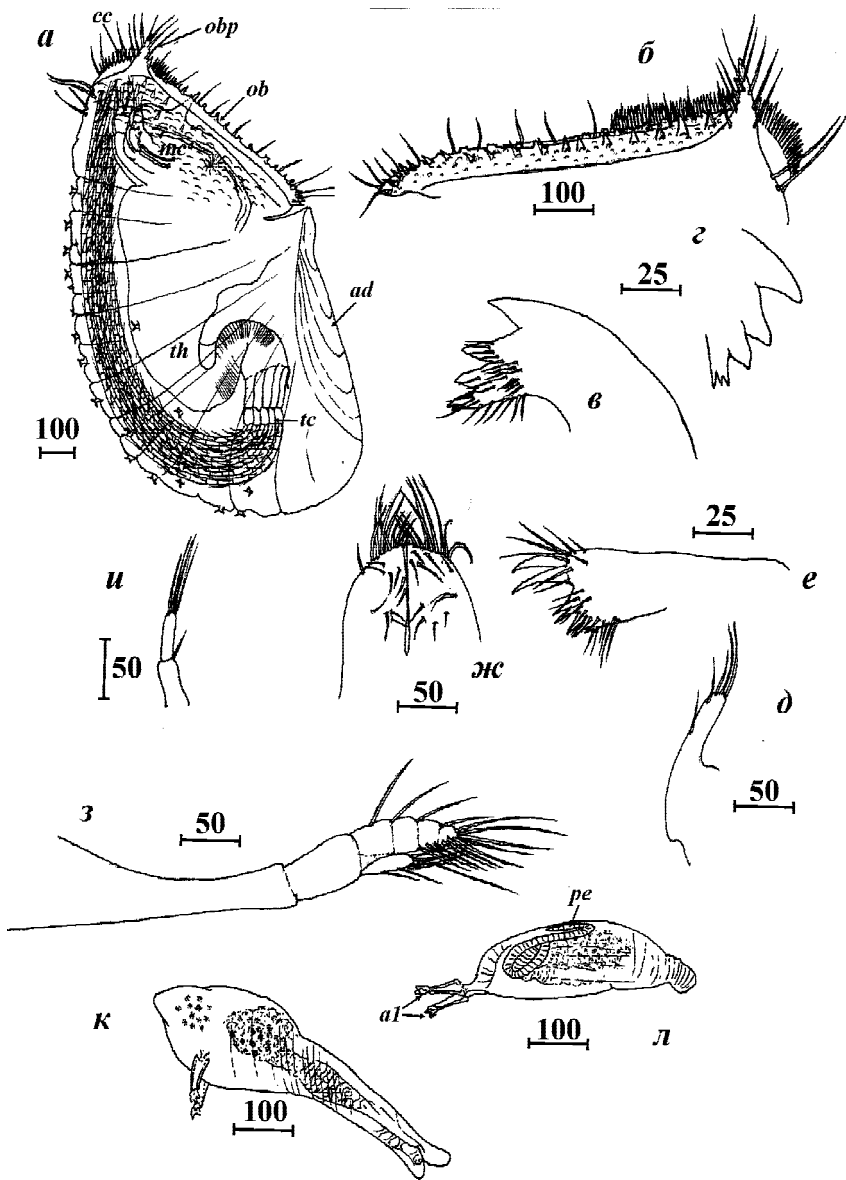


Рис. 82. *Weltneria hirsuta*. *a-u* — самка; *к, л* — карликовые самцы. *a* — вид сбоку; *б* — правое оперкулярное утолщение; *в, г* — мандибулы; *д* — мандибулярный щупик; *е* — максиллула; *жс* — максиллы; *з* — ротовая усоножка; *и* — каудальный придаток; *к* — зрелый карликовый самец; *л* — молодой карликовый самец. Обозначения: *al* — прикрепительные антеннулы; *ad* — прикрепительный диск; *cc* — гребневидный воротничок; *mc* — ротовой конус; *ob* — оперкулярное утолщение; *obp* — задний вырост оперкулярного утолщения; *pe* — пенис; *tc* — терминальные усоножки; *th* — торакс. Масштаб в мкм.

Fig. 82. *Weltneria hirsuta*. *a-u* — female; *к, л* — dwarf males. *a* — lateral view; *б* — right opercular bar; *в, г* — mandibles; *д* — mandibular palp; *е* — maxillule; *жс* — maxillae; *з* — mouth cirrus; *и* — caudal appendage; *к* — mature dwarf male; *л* — young dwarf male. Abbreviations: *al* — attachment antennules; *ad* — attachment disk; *cc* — comb collar; *mc* — mouth cone; *ob* — opercular bar; *obp* — posterior process of opercular bar; *pe* — penis; *tc* — terminal cirri; *th* — thorax. Scale bars in μm .

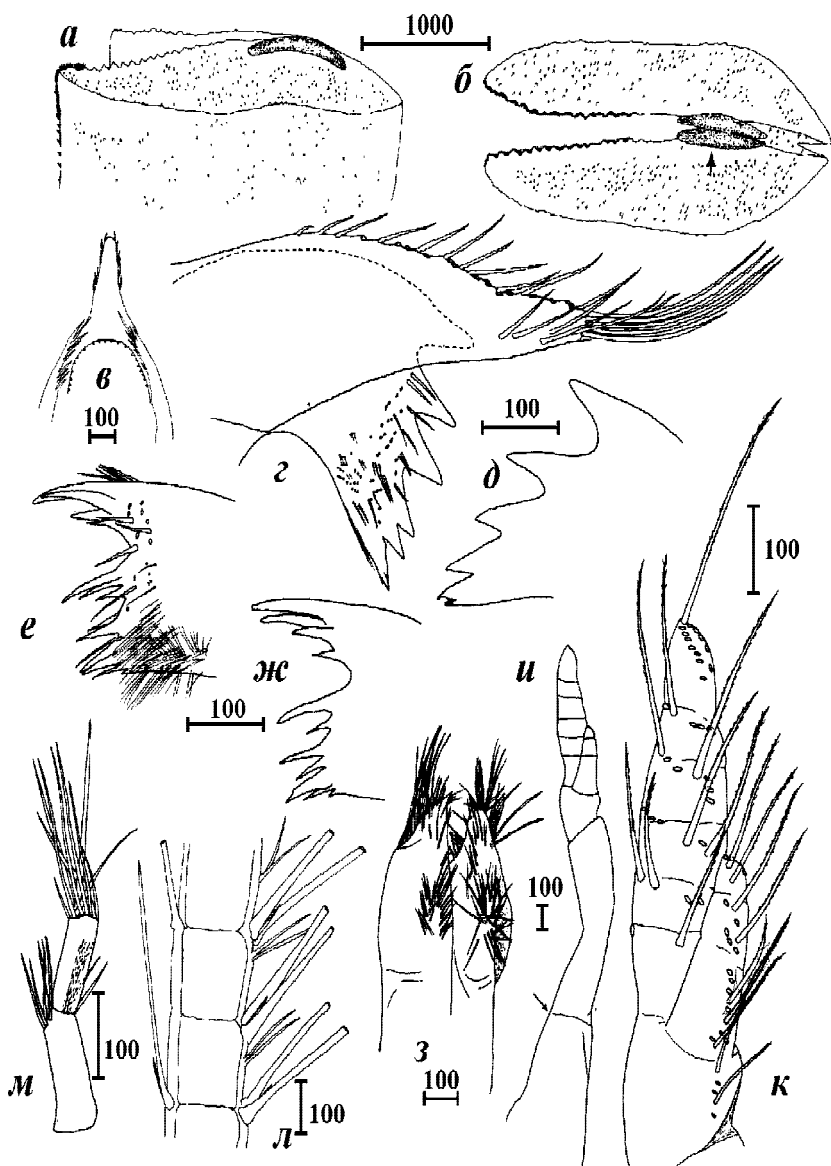


Рис. 83. *Weltneria ligamenta*, самка. *а, б* — оперкулом сбоку и сверху, лигамент затенен и указан стрелкой; *в* — лабрум и мандибулярные щупики, вид сзади; *г, д* — мандибулы; «*г*» с щупиком; *е, ж* — максиллулы; *з* — максиллы сзади; *и* — ротовая усоножка (I), стрелкой указано возможное вторичное соединение на коксе (или механический разлом); *к* — ветви ротовой усоножки; *л* — типичное вооружение сегментов III–VI пар терминальных усоножек, срединная часть; *м* — каудальный придаток (из: Grygier & Newman, 1985). Масштаб в мкм.

Fig. 83. *Weltneria ligamenta*, female. *a, b* — operculum, lateral and top view, ligament shadowed and indicated by arrow; *в* — labrum and mandibular palps, rear view; *г, д* — mandibles; «*г*» with palp; *е, ж* — maxillules; *з* — maxillae, rear view; *и* — mouth cirrus (I), arrow indicates putative secondary join on coxa (or mechanical fissure); *к* — rami of mouth cirrus; *л* — typical armament of middle segments of terminal cirri III–VI; *м* — caudal appendage (from Grygier & Newman, 1985). Scale bars in μm .

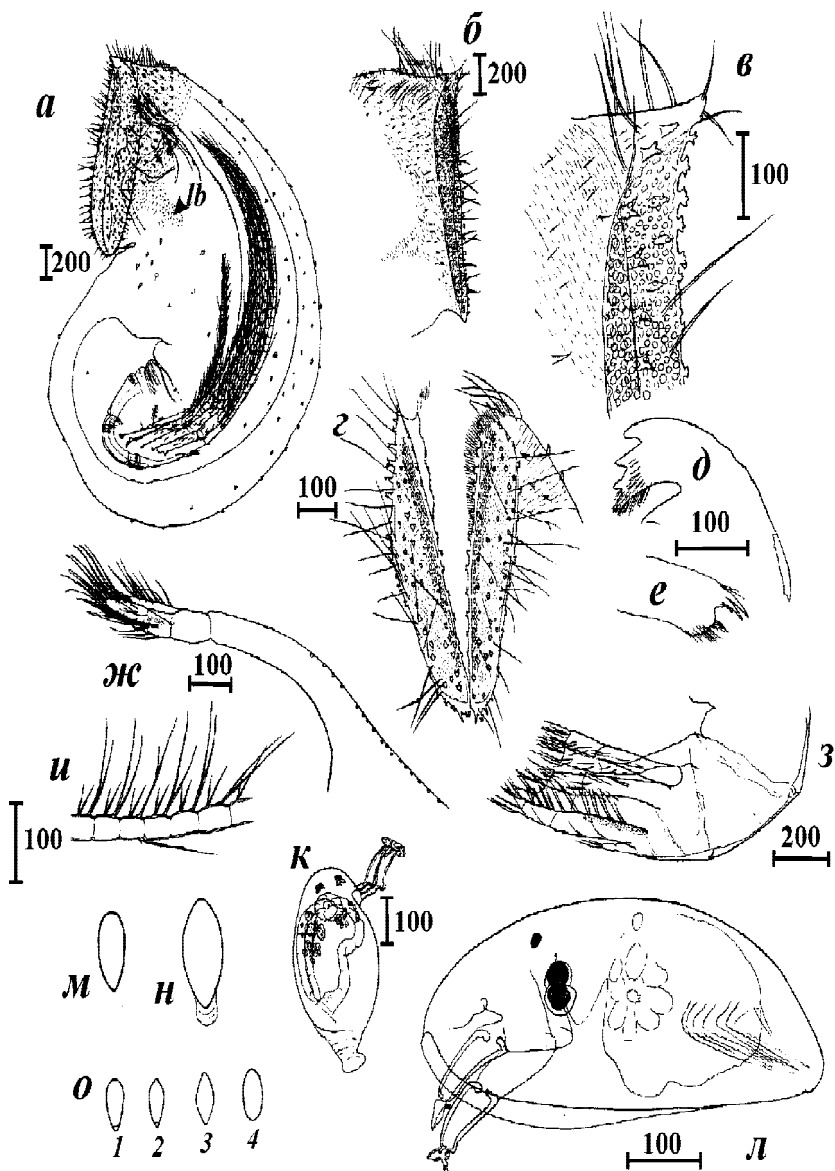


Рис. 84. *Weltneria reticulata*, *a-u* — самка; *к* — карликовый самец; *л* — циприсовидная личинка. *a* — общий вид сбоку, правая сторона; *б* — оперкулярная область, левая сторона; *в* — задняя часть оперкулярного утолщения; *г* — оперкулярные утолщения, вид сверху; *д* — мандибула; *е* — максиллула; *ж* — ротовая усоножка; *з* — терминальная часть торакса; *и* — вооружение сегментов терминальных усоножек; *к* — зрелый карликовый самец; *л* — циприсовидная личинка; *м-о* — отверстия норок (*м* — из *Turbo setosus*, *н* — из *Turbo chrysostoma*, *о* — из *Tridacna maxima*) (из: Tomlinson, 1969). Обозначения: *лб* — латеральная полоса. Масштаб в мкм.

Fig. 84. *Weltneria reticulata*, *a-u* — female; *к* — dwarf male; *л* — cypris larva. *a* — general view, right side; *б* — opercular area, left side; *в* — rear part of opercular bar; *г* — opercular bars, top view; *д* — mandible; *е* — maxillule; *ж* — mouth cirrus; *з* — terminal part of thorax; *и* — armament of segments of terminal cirri; *к* — mature dwarf male; *л* — cypris larva; *м-о* — burrows (*м* — from *Turbo setosus*, *н* — from *Turbo chrysostoma*, *о* — from *Tridacna maxima*) (from Tomlinson, 1969). Abbreviations: *лб* — lateral bar. Scale bars in μm .

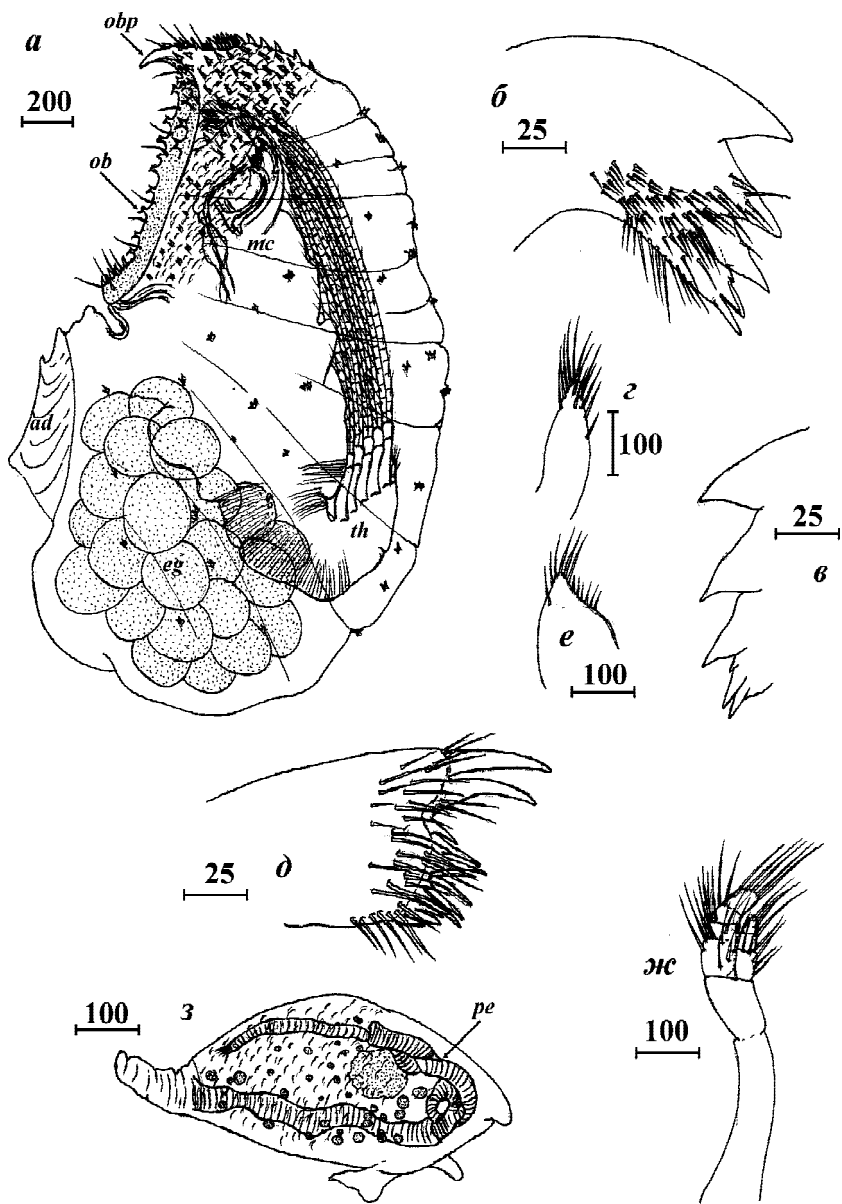


Рис. 85. *Weltneria spinosa*. *а-ж* — самка; *з* — карликовый самец. *а* — общий вид сбоку; *б, в* — мандибулы; *г* — мандибулярный щупик; *д* — максиллула; *е* — максилла; *ж* — ротовая усоножка (I пара); *з* — карликовый самец (прикрепительные антеннулы оторваны). Обозначения: *ad* — прикрепительный диск; *eg* — яйца; *mc* — ротовой конус; *ob* — оперкулярные утолщения; *obp* — задний вырост оперкулярных утолщений; *pe* — пенис; *th* — торакс. Масштаб в мкм.

Fig. 85. *Weltneria spinosa*. *а-ж* — female; *з* — dwarf male. *а* — general view, lateral; *б, в* — mandibles; *г* — mandibular palp; *д* — maxillule; *е* — maxilla; *ж* — mouth cirrus (pair I); *з* — dwarf male (attachment antennules broken). Abbreviations: *ad* — attachment disk; *eg* — eggs; *mc* — mouth cone; *ob* — opercular bars; *obp* — posterior process of opercular bars; *pe* — penis; *th* — thorax. Scale bars in μm .

Weltneria hessleri Newman 1971

Рис. 81

Newman, 1971: 423–429.

ДИАГНОЗ. *Weltneria* с оперкулярными утолщениями, лишенными задних выростов или крючков, с небольшими простыми шипиками по краям оперкулярных утолщений; без латеральных полос; известковая табличка развита.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Бермудские о-ва, глубина около 1000 м, из фораминиферового мела.

Weltneria hirsuta (Tomlinson) 1963

Рис. 82

Lithoglyptes hirsutus Tomlinson, 1963b: 299.

Utinomia newmani Tomlinson, 1963c: 265.

Weltneria hirsuta Tomlinson, 1969: 36–39.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с острым, прямым задним выростом, покрыты простыми, двойными и сложными зубчиками. Оперкулюм с длинными щетинками.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ: Гавайские о-ва, Филиппины, Япония (Сето), глубина 0,9–2 м, из кораллов *Porites compressa*, *Psammocora verrilli* и гастроподы *Bursa bufo*.

Weltneria ligamenta Grygier et Newman 1985

Рис. 83

Grygier & Newman, 1985: 11–12.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения лишены щетинок и краевых зубцов и соединены уникальным, заметным двойным «лигаментом».

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Тонга, глубина 250–290 м, из коралла *Enallopsammia amphelioides*.

Weltneria reticulata Tomlinson 1969

Рис. 84

Tomlinson, 1969: 39–44; 1973: 264.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с небольшим острым задним выступом, вооружены многочисленными двойными и сложными зубами, гребни в срединной части формируют сетчатый рисунок, ряды мелких бугорков расположены латерально.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Восточная Австралия (острова у побережья Квинсленда), из гастропод *Turbo chrysostoma* и *Turbo setosus* и двустворчатого моллюска *Tridacna maxima*.

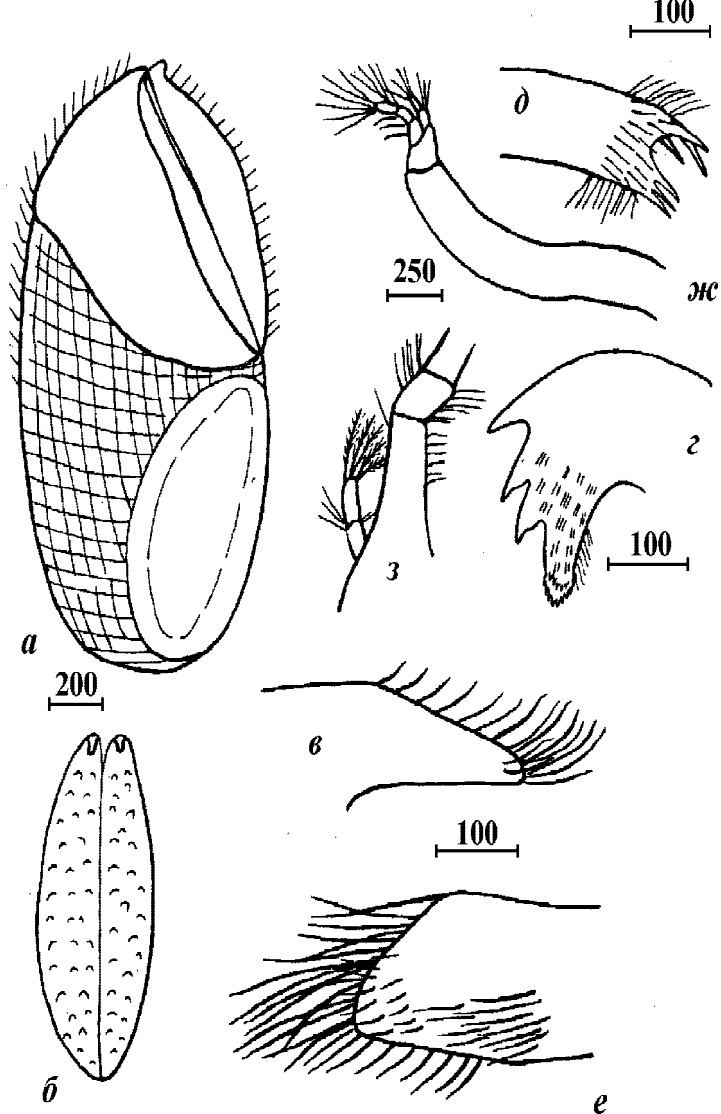


Рис. 86. *Weltneria tomlinoni*, самка. *a* — вид сбоку, *б* — оперкулярные утолщения сверху; *в* — мандибулярный щупик; *г* — мандибула; *д* — максиллула; *е* — максилла; *ж* — ротовые усоножки; *з* — каудальный придаток (по: Зевина, 1991). Масштаб в мкм.

Fig. 86. *Weltneria tomlinoni*, female. *a* — lateral view, *б* — opercular bars, top view; *в* — mandibular palp; *г* — mandible; *д* — maxillule; *е* — maxilla; *ж* — mouth cirri; *з* — caudal appendage (from Зевина, 1991). Scale bars in μm .

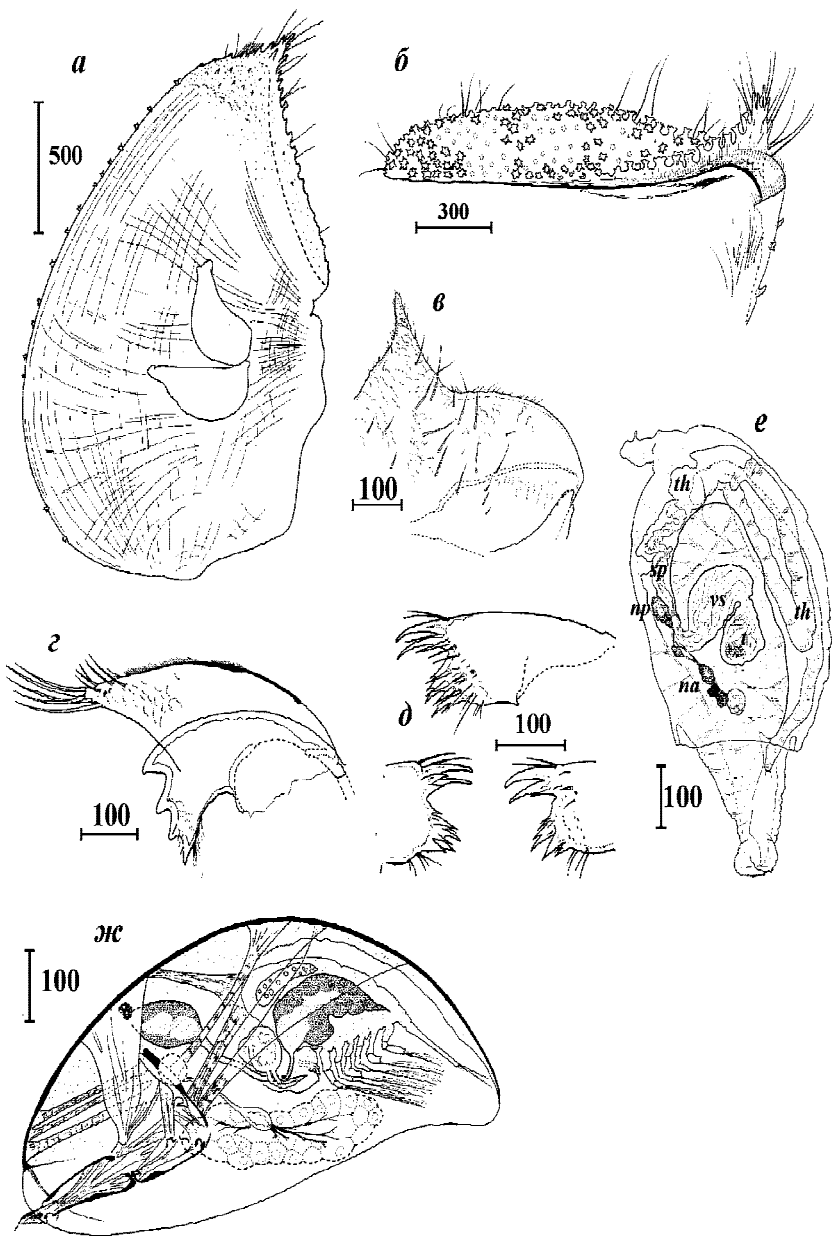


Рис. 87. *Weltneria zibrowii*. *a-d* — самка: *a* — общий вид сбоку; *б* — левое оперкулярное утолщение изнутри; *в* — лабрум; *г* — мандибула с щупиком; *д* — максиллулы; *e* — карликовый самец; *ж* — циприсовидная личинка самца (из: Turquier, 1985b). Обозначения: *na* — церебральный ганглий; *np* — подпищеводный ганглий; *sp* — семяпровод; *t* — семенник; *th* — рудиментарный то-ракс, переходящий в пенис; *vs* — семенной пузырек. Масштаб в мкм.

Fig. 87. *Weltneria zibrowii*. *a-d* — female: *a* — general view, lateral; *б* — left opercular bar, internal view; *в* — labrum; *г* — mandible with palp; *д* — maxillules; *e* — dwarf male; *ж* — cypris larva of male (from Turquier, 1985b). Abbreviations: *na* — cerebral ganglion; *np* — infraoesophagial ganglion; *sp* — ejaculatory duct; *t* — testis; *th* — rudimentary thorax, prolonged to penis; *vs* — seminal vesicle. Scale bars in μm .

Weltneria spinosa Berndt 1907

Рис. 85

Berndt, 1907b: 289; Tomlinson, 1969: 32–36.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с развитыми крючковидными задними выростами, покрыты двойными и простыми зубчиками. Боковые поверхности оперкулярной области с частыми простыми и двойными зубчиками.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Южная Африка, в гастроподах *Argobuccinum argus*, *Haliotis midae* и *Turbo sarmaticus*.

Weltneria tomlinoni Zevina 1991

Рис. 86

Зевина, 1991: 134–136.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с небольшими острыми клювовидными задними выростами. Поверхность оперкулярных утолщений лишена зубчиков и шипиков и покрыта мелкими бугорками.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Подводный хребет Наска, глубина 1300–1400 м, из мертвого коралла.

Weltneria zibrowii Turquier 1985

Рис. 87

Turquier, 1985b: 169–189; Turquier, 1987: 392.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения сзади с небольшими, коническими выростами, покрытыми частыми шиповидными зубчиками. Внутренний край и срединная поверхность оперкулярных утолщений покрыты сложными зубчиками, наружный край несет двойные и простые зубчики. Латеральные полосы неразвиты.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Алжир, глубина 20 м, из колонии мшанки *Myriapora truncata*.

Род *Berndtia* Utinomi 1950

Berndtia fossata Tomlinson 1969

Рис. 88

Tomlinson, 1969: 79–82.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения по краю несут небольшие зубчики, каждый из которых с пильчатой вершиной (3–5 окончаний) арковидной формы.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Новая Гвинея, в коралле *Psammocora fossata*.

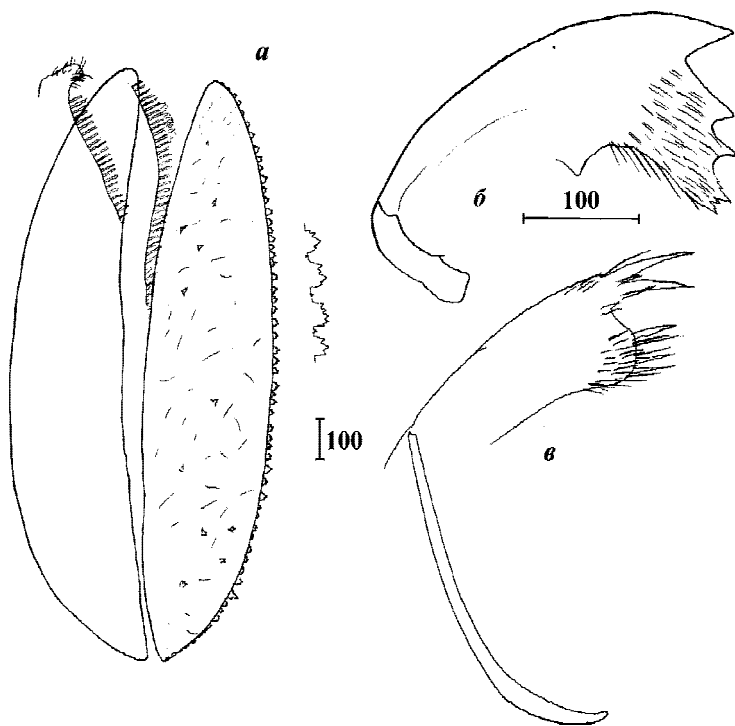


Рис. 88. *Berndtia fossata*, самка. *a* — оперкулярные утолщения сверху, с деталью строения бокового края; *б* — мандибула; *в* — максиллула (по: Tomlinson, 1969). Масштаб в мкм.

Fig. 88. *Berndtia fossata*, female. *a* — opercular bars, top view, with detail of lateral margin; *б* — mandible; *в* — maxillule (from Tomlinson, 1969). Scale bars in μm .

Рис. 89

Tomlinson, 1967: 101; 1969: 82–84.

ДИАГНОЗ. Длина оперкулярных утолщений меньше наибольшей ширины мантии. Срединные части оперкулярных утолщений с многочисленными тупыми бугорковидными зубцами, края с 30 и более острыми простыми зубчиками; развитые конические выросты тела (торакса) отсутствуют. Карликовые самцы прикрепляются к экзувии прикрепительного диска самки или к стенкам норки.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Сингапур, из коралла *Psammocora contigua*.

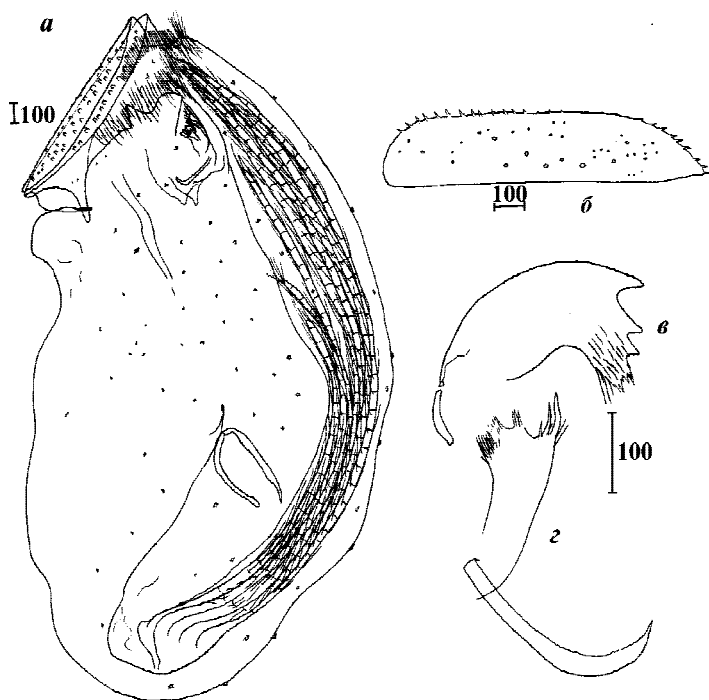


Рис. 89. *Berndtia nodosa*, самка. *a* — общий вид сбоку; *б* — оперкулярное утолщение (створка), вид сверху; *в* — мандибула; *г* — максиллула (по: Tomlinson, 1967, 1969). Масштаб в мкм.

Fig. 89. *Berndtia nodosa*, female. *a* — general view, lateral; *б* — opercular bar, top view; *в* — mandible; *г* — maxillule (from Tomlinson, 1967, 1969). Scale bars in μm .

Berndtia purpurea Utinomi 1950

Рис. 90

Berndtia purpurea Hiro (Krüger, 1940), использование невалидного названия; Utinomi, 1950a: 83–89; 1957: 4–23; 1960: 224–273; 1961: 414–443; Tomlinson, 1969: 79.

ДИАГНОЗ. Длина оперкулярных утолщений, несущих простые зубчики, практически равна наибольшей ширине мантийного мешка, прикрепительный диск длинный и узкий, оперкулярная область фиолетово-голубого цвета, остальная часть мантийного мешка розовато-желтая.

Крюгер (Krüger, 1940) ссылаясь на название *Berndtia purpurea*, не имея никакого описательного материала. Он основывался на письме Хиро (Hiro), который опубликовал заметку о новом виде усонного рака в 1937 году. Хиро принял позже имя Утиноми (Utinomi). Полное описание вида было сделано им позднее (Utinomi, 1950a).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Тихоокеанское побережье южной Японии, литораль, сублитораль. Хозяева — кораллы: *Lepastrea purpurea*, *Psammocora profundacella*.

Подсемейство *Lithoglyptinae* Aurivillius 1892

(nom. trans. *Lithoglyptidae* Aurivillius 1892 = *Chytraeidae* Utinomi 1950c: 457, *Balanodytidae* Utinomi 1950b: 99)

Род *Armatoglyptes* Kolbasov et Newman 2005

Armatoglyptes balanodytes (Kolbasov 2000)

Рис. 91, 92

Как *Lithoglyptes balanodytes* Kobasov, 2000c: 85–89.

Как *Balanodytes taiwanus* Tomlinson, 1969: 84–87.

Монотипический род *Balanodytes* был выделен Утиноми (Utinomi, 1950b) как *Lithoglyptidae*, обладающие 4 парами терминальных усоножек и лишённые каудальных придатков. Позже Томлинсон (Tomlinson, 1969) также описал экземпляр акроторацик с 4 парами терминальных усоножек и без каудальных придатков как *Balanodytes taiwanus*. В обоих случаях материал был поврежден грибком, а материал Утиноми (голотип) был вообще утерян при препарировании. Колбасов (Kolbasov, 2000c) обнаружил несколько особей сходных с особью *B. taiwanus*, описанной Томлинсоном, но обладающими каудальными придатками. При анализе всех признаков и данных, был сделан вывод, что каудальные придатки в предыдущих случаях были уничтожены грибком. Поэтому было предложено объединение экземпляров Томлинсона и Колбасова в вид *Lithoglyptes balanodytes*, тогда как две особи изученные Утиноми, скорее всего, принадле-

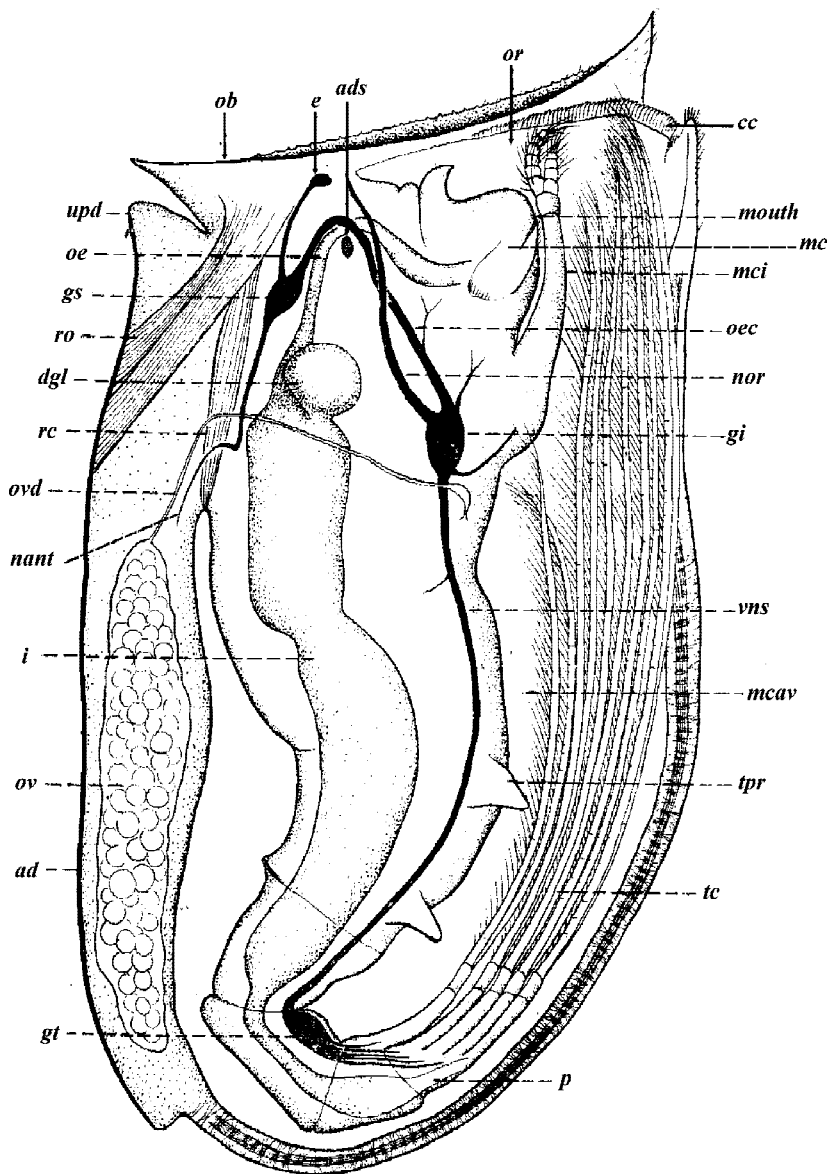


Рис. 90. *Berndtia purpurea*. Схема строения, вид сбоку. Обозначения: *ad* — прикрепительный диск; *ads* — мышца скутального аддуктора; *cc* — гребневидный воротничок; *dgl* — пищеварительные железы; *e* — глаз; *gi* — подпищеводный ганглий; *gs* — надпищеводный ганглий (мозг); *gt* — терминальный ганглий; *i* — кишка; *mc* — ротовой конус; *mcav* — мантийная полость; *mci* — ротовые усоножки; *mouth* — рот; *nant* — антеннулярный нерв; *nor* — нерв оперкулярного отверстия (нерв аддуктора); *ob* — оперкулярные утолщения; *oe* — пищевод; *oec* — пищеводная комиссура; *or* — оперкулярное отверстие; *ov* — яичник; *ovd* — яйцевод; *p* — задняя кишка с анусом; *rc* — мышцы *retractor corporis*; *ro* — мышцы *retractor orificii*; *tc* — терминальные усоножки; *tpr* — выросты торакса; *upd* — верхний выступ прикрепительного диска; *vnc* — вентральный нервный ствол (по: Utinomi, 1960).

Fig. 90. *Berndtia purpurea*. Scheme of morphology, lateral view. Abbreviations: *ad* — attachment disk; *ads* — scutal adductor muscle; *cc* — comb collar; *dgl* — digestive glands; *e* — eye; *gi* — infraoesophageal ganglion; *gs* — supraoesophageal ganglion (brain); *gt* — terminal ganglion; *i* — intestine; *mc* — mouth cone; *mcav* — mantle cavity; *mci* — mouth cirri; *nant* — antennular nerve; *nor* — orificial nerve; *ob* — opercular bars; *oe* — oesophagus; *oec* — oesophageal commissure; *or* — opercular orifice; *ov* — ovary; *ovd* — oviduct; *p* — porctum with anus; *rc* — *retractor corporis* muscles; *ro* — *retractor orificii* muscles; *tc* — terminal cirri; *tpr* — thorax projections; *upd* — upper projection of attachment disk; *vnc* — ventral nerve cord (from Utinomi, 1960).

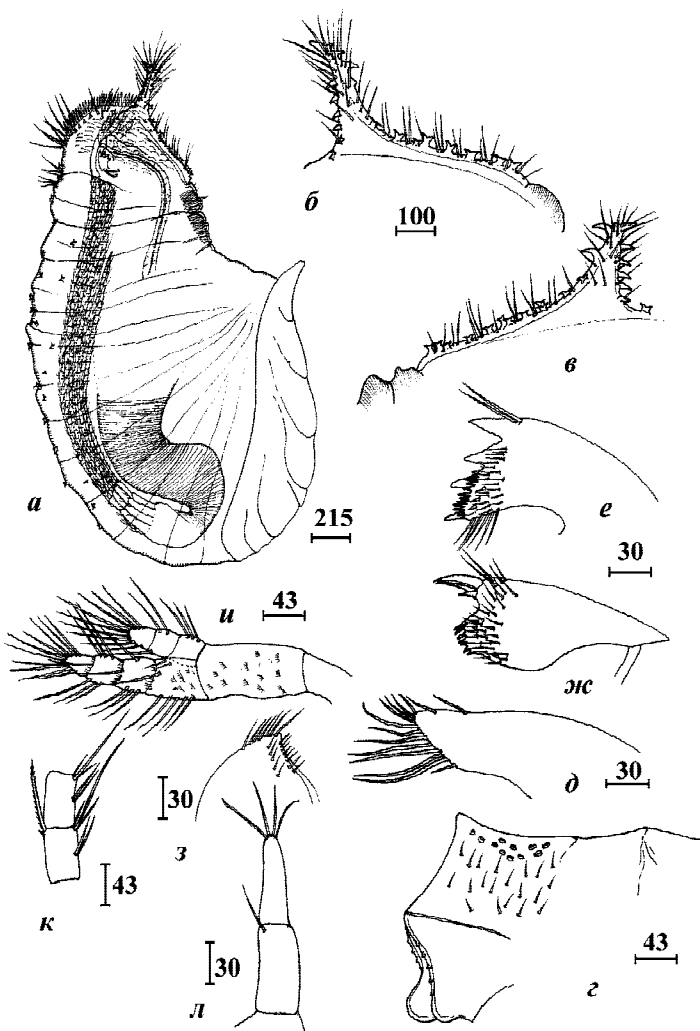


Рис. 91. *Armatoglyptes balanodytes*, голотип. *a* — общий вид; *б, в* — левое и правое оперкулярные утолщения; *г* — лабрум; *д* — мандибулярный щупик; *е* — мандибула; *жс* — максиллула; *з* — максилла; *и* — ротовая усоножка; *к* — срединные сегменты передней ветви IV пары терминальной усоножки; *л* — каудальные придатки (по: Kolbasov, 2000с). Масштаб в мкм.

Fig. 91. *Armatoglyptes balanodytes*, holotype. *a* — general view; *б, в* — left and right opercular bars; *г* — labrum; *д* — mandibular palp; *е* — mandible; *жс* — maxillule; *з* — maxilla; *и* — mouth cirrus; *к* — middle segments of anterior ramus of terminal cirrus IV; *л* — caudal appendages (from Kolbasov, 2000с). Scale bars in μm .

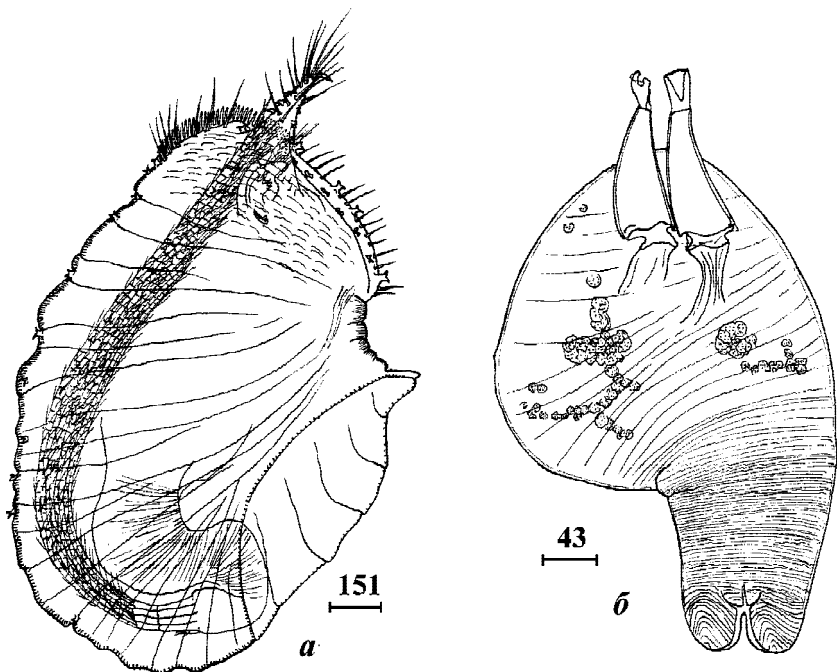


Рис. 92. *Armatoglyptes balanodytes*: *a* — молодая самка, общий вид; *б* — карликовый самец, общий вид (по: Kolbasov, 2000c). Масштаб в мкм.

Fig. 92. *Armatoglyptes balanodytes*: *a* — young female, general view; *b* — dwarf male, general view (from Kolbasov, 2000c). Scale bars in μm .

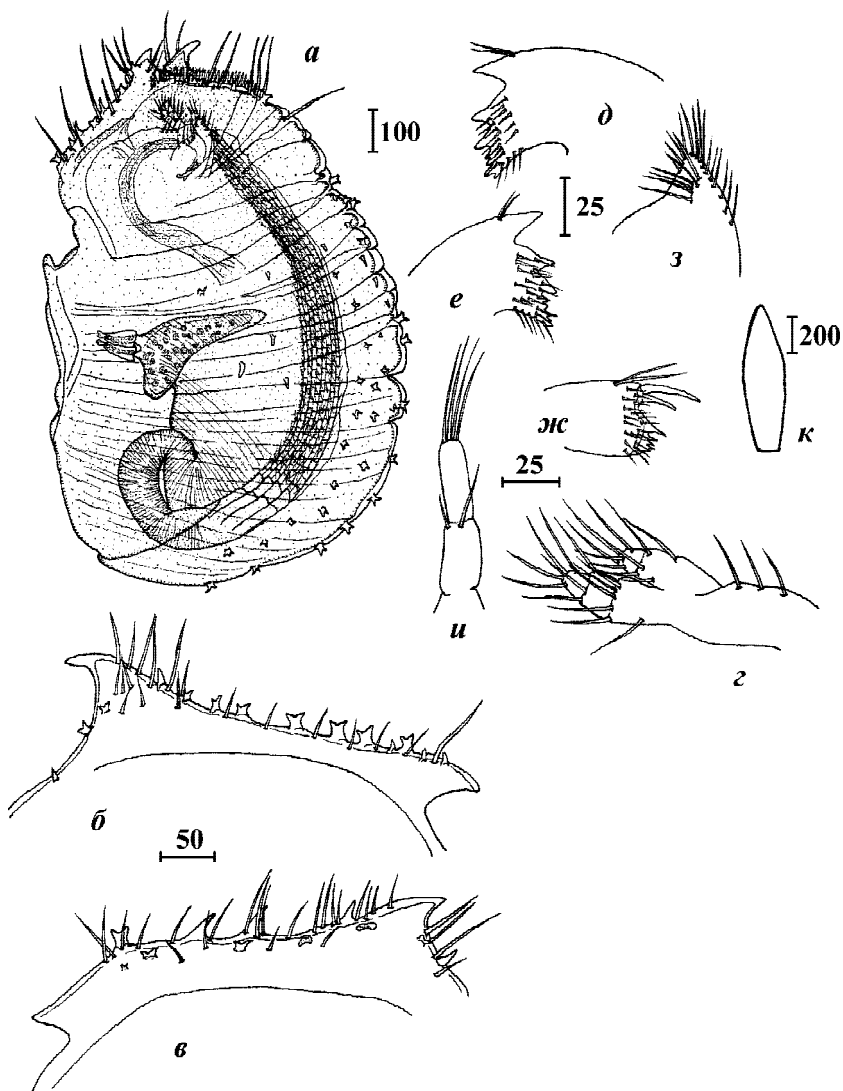


Рис. 93. *Armatoglyptes cornutus*, голотип. *a* — самка с карликовым самцом, вид сбоку; *б* — левое оперкулярное утолщение; *в* — правое оперкулярное утолщение; *г* — ротовая усложка; *д, е* — мандибулы; *ж* — максиллула; *з* — максилла; *и* — каудальный придаток; *к* — отверстие норки (по: Kolbasov, 2000d). Масштаб в мкм.

Fig. 93. *Armatoglyptes cornutus*, holotype. *a* — female with dwarf male, lateral view; *б* — left opercular bar; *в* — right opercular bar; *г* — mouth cirrus; *д, е* — mandibles; *ж* — maxillule; *з* — maxilla; *и* — caudal appendage; *к* — burrow (from Kolbasov, 2000d). Scale bars in μm .

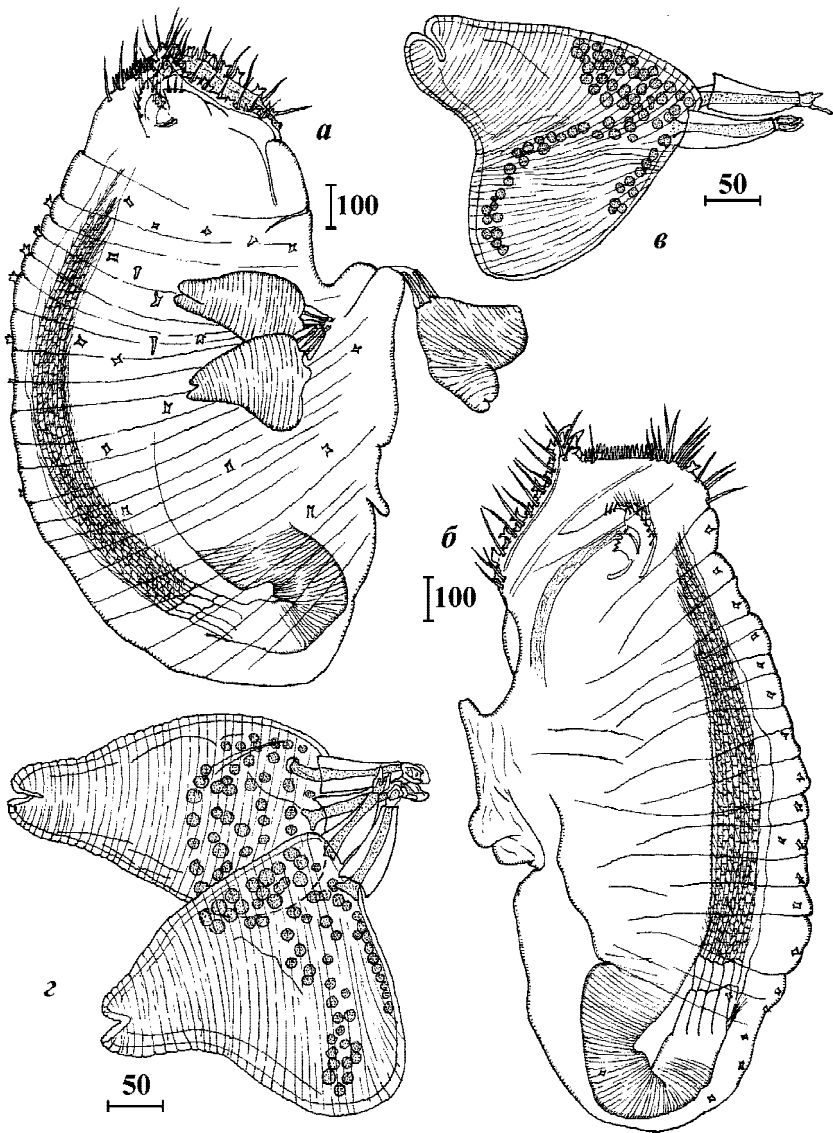


Рис. 94. *Armatoglyptes cornutus*, паратипы. *a* — самка с тремя карликовыми самцами, вид сбоку; *b* — самка, вид сбоку; *в, г* — карликовые самцы с особи «*a*» (по: Kolbasov, 2000d). Масштаб в мкм.

Fig. 94. *Armatoglyptes cornutus*, paratypes. *a* — female with three dwarf males, lateral view; *b* — female, lateral view; *в, г* — dwarf males from specimen «*a*» (from Kolbasov, 2000d). Scale bars in μm .

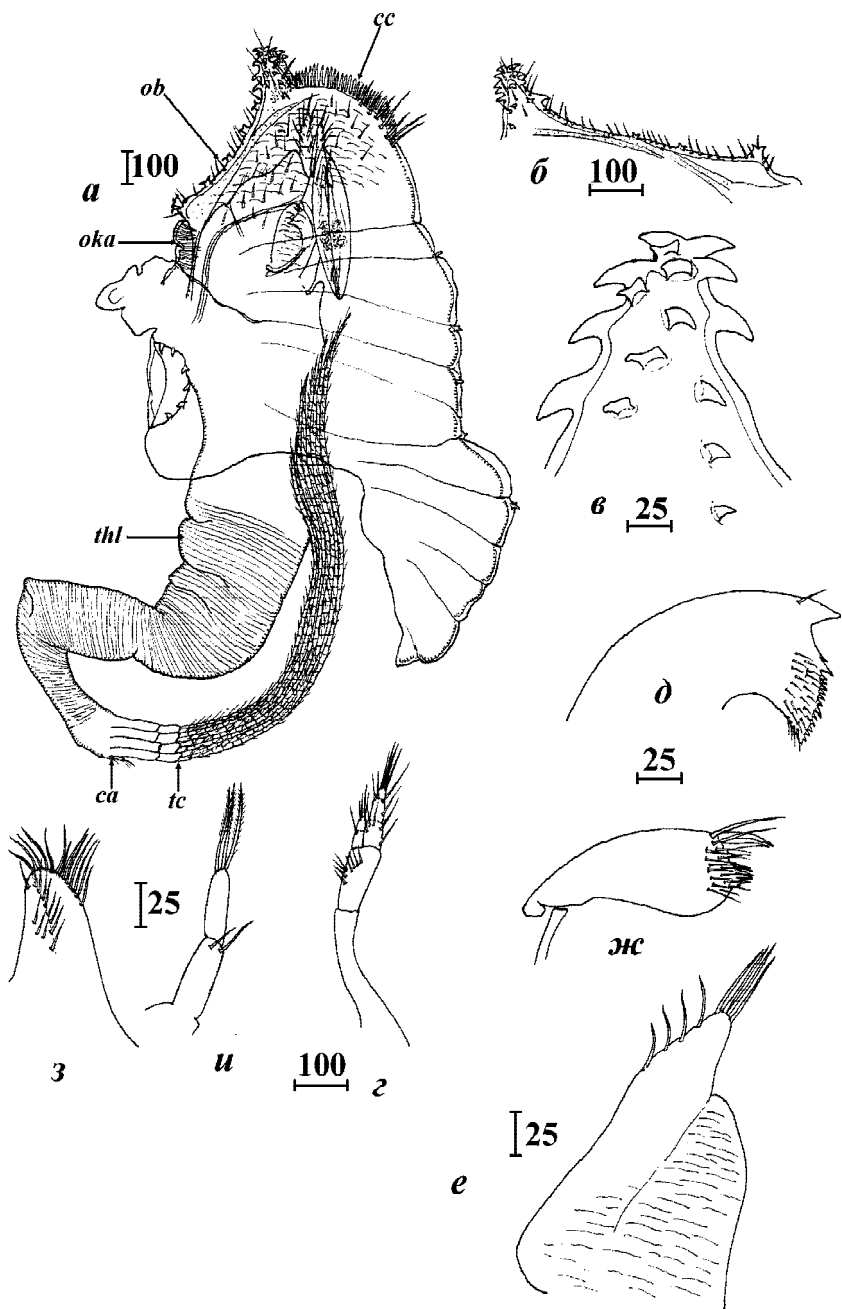


Рис. 95. *Armatoglyptes echinoideus*, голотип: *a* — общий вид, *б* — левое оперкулярное утолщение, *в* — задний вырост (правый) оперкулярных утолщений, *г* — ротовая усоножка (I пара), *д* — мандибула, *е* — мандибулярный щупик, *ж* — максиллула, *з* — максилла, *и* — каудальный придаток (по: Колбасов, 2000в). Обозначения: *ca* — каудальные прадатки, *cc* — гребневидный воротничок, *ob* — оперкулярное утолщение, *oka* — устьевой бугорок, *tc* — терминальные усоножки, *thl* — торакальные складки. Масштаб в мкм.

Fig. 95. *Armatoglyptes echinoideus*, holotype: *a* — general view, *б* — left opercular bar, *в* — posterior process (right) of opercular bars, *г* — mouth cirrus I, *д* — mandible, *е* — mandibular palp, *ж* — maxillule, *з* — maxilla, *и* — caudal appendage (from Колбасов, 2000в). Abbreviations: *ca* — caudal appendages, *cc* — comb collar, *ob* — opercular bar, *oka* — orificial knob area, *tc* — terminal cirri, *thl* — thoracic lappets. Scale bars in μm .

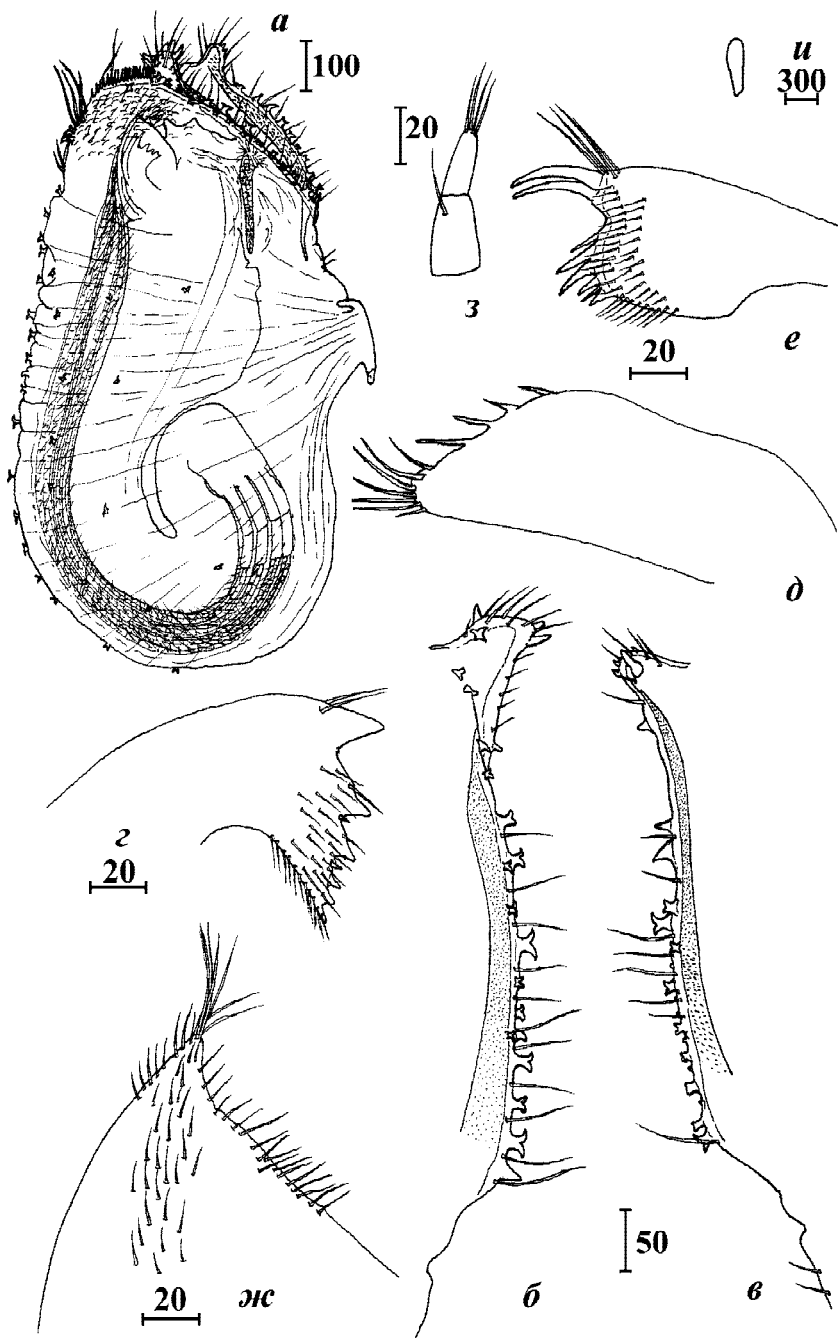


Рис. 96. *Armatoglyptes egorovi*: *a* — общий вид сбоку; *б* — левое оперкулярное утолщение; *в* — правое оперкулярное утолщение; *г* — мандибула; *д* — мандибулярный щупик; *е* — максиллула; *ж* — максилла; *з* — каудальный придаток; *и* — отверстие норки (по: Колбасов, 1999). Масштаб в мкм.

Fig. 96. *Armatoglyptes egorovi*: *a* — general view, lateral; *б* — left opercular bar; *в* — right opercular bar; *г* — mandible; *д* — mandibular palp; *е* — maxillule; *ж* — maxilla; *з* — caudal appendage; *и* — burrow (from Колбасов, 1999). Scale bars in μm .

жат к виду *Armatoglyptes habei* (Tomlinson 1963), что невозможно установить из-за их потери. Таким образом, положение рода *Balanodytes* остается неопределенным.

ДИАГНОЗ. *Armatoglyptes* с двумя длинными задними оперкулярными выростами, загнутыми назад у взрослых и вперед у молодых особей, латеральные полосы и вооруженный устьевой бугорок отсутствуют, имеется развитый прикрепительный диск.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Маршалловы о-ва, море Фиджи, в коралле *Distichopora nitida* и колонии другого *Hydrocorallia*, 40 м.

***Armatoglyptes cornutus* (Kolbasov 2000)**

Рис. 93, 94

Как *Lithoglyptes cornutus* Kolbasov, 2000d: 185–191.

ДИАГНОЗ. *Armatoglyptes* с короткими задними выростами оперкулярных утолщений с загнутыми назад вершинами, оперкулом гладкий, без латеральных полос и устьевого бугорка.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Сейшельские о-ва, в гастроподах *Turbo argirostoma* и *Conus vexillum*, литораль.

***Armatoglyptes echinoideus* (Kolbasov 2000)**

Рис. 95

Как *Lithoglyptes echinoideus* Колбасов, 2000в: 372–376.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с заметным задними выростами, покрытыми несколькими продольными рядами загнутых зубов, латеральные полосы отсутствуют, область устьевого бугорка без зубов и щетинок, 2-й и 3-й зубы мандибулы гораздо меньше первого и практически равны шипикам, покрывающим нижнюю часть мандибулы.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. О-в Науру, в гидрокоралле *Distichopora* sp., 19–20 м.

***Armatoglyptes egorovi* (Kolbasov 1999)**

Рис. 96

Как *Lithoglyptes egorovi* Колбасов, 1999: 1125–1128.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с тупым, заметным задним выростом, латеральные полосы присутствуют, устьевой бугорок отсутствует.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Мальдивские о-ва, в гастроподe *Morula cavernosa*, 1,8 м.

Armatoglyptes habei (Tomlinson 1963)

Рис. 97

Как *Kochlorine habei* Tomlinson, 1963: 270.

Как *Lithoglyptes habei* Tomlinson, 1969: 61–65; 1973: 265; Kolbasov & Нøег, 2000: 13–27.

Предположительно как *Balanodytes taiwanus* Utinomi, 1950: 1–6.

ДИАГНОЗ. Крайне пластичный (изменчивый вид), можно выделить следующие диагностические признаки: оперкулярные утолщения с крючковидными задними выростами или коническими с 1–3 длинными игловидными шипами у вершины, латеральные полосы есть, слабо развитые, устьевой бугорок развит, вооружен зубчиками и щетинками. Карликовый самец грушевидной формы.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Широко тропический вид, встречается в районах Мальдивских и Сейшельских о-вов, Красного моря, Аденского и Персидского заливов, Японии, Вьетнама, Явы, Новой Гвинеи, северной, восточной и южной Австралии, Гавайских о-вов, о. Сан-Феликс (Чили). Глубина от литорали до 150–220 м. Хозяева: Кораллы: *Millepora* sp., *Scleractinia*, *Seriatopora* sp. Гастроподы: *Berylsma waitei*, *Buccinidae*, *Bursa bubo*, *Bursa bufo*, *Bursa rubeta*, *Cerithium erythraeonense*, *Charonia sauliae*, *Comus vexillum sumatrensis*, *Coralliophilla deformis*, *Coralliophilla violacea*, *Cronia pseudamygdala*, *Dinassovica jourdani*, *Drupa morum*, *Drupa ricinus*, *Drupa rubusidaeus*, *Drupella cornus*, *Fulgetrum* sp., *Fusinus* sp., *Hipponix* sp., *Kelletia lischkei*, *Lambis chiragra artritica*, *Latiriolagena smaragdula*, *Latirus polygonus*, *Mancinella mancinella*, *Morula biconica*, *Morula cavernosa*, *Peristernia* sp., *Plecuna lobata*, *Quoyula madreporatum*, *Siphonalia tasmaniensis*, *Thais armigera*, *Thais bufo*, *Xenogalea stadialus*, *Xenophora* sp. Двустворчатые моллюски: *Ostrea angasi*, *Ostrea* sp., *Pinctada margaritifera*, *Tridacna maxima*, *Vulsella* sp.

Armatoglyptes mitis (Tomlinson 1969)

Рис. 98

Как *Lithoglyptes mitis* Tomlinson, 1969: 52–55; 1973: 265; Smyth, 1990: 432–449; Kolbasov & Нøег, 2000: 13–27.

ДИАГНОЗ. Как и у *A. habei* наблюдается большая пластичность в морфологии задних выростов оперкулярных утолщений, степени развития латеральных полос и других признаков. Типичными можно считать следующие признаки: задние выросты оперкулярных утолщений прямые, конические, покрыты длинными щетинками и двойными зубчиками, латеральные полосы слабо развитые, устьевой бугорок развит, с загнутыми зубчиками и щетинками. Карликовый самец грушевидной формы.

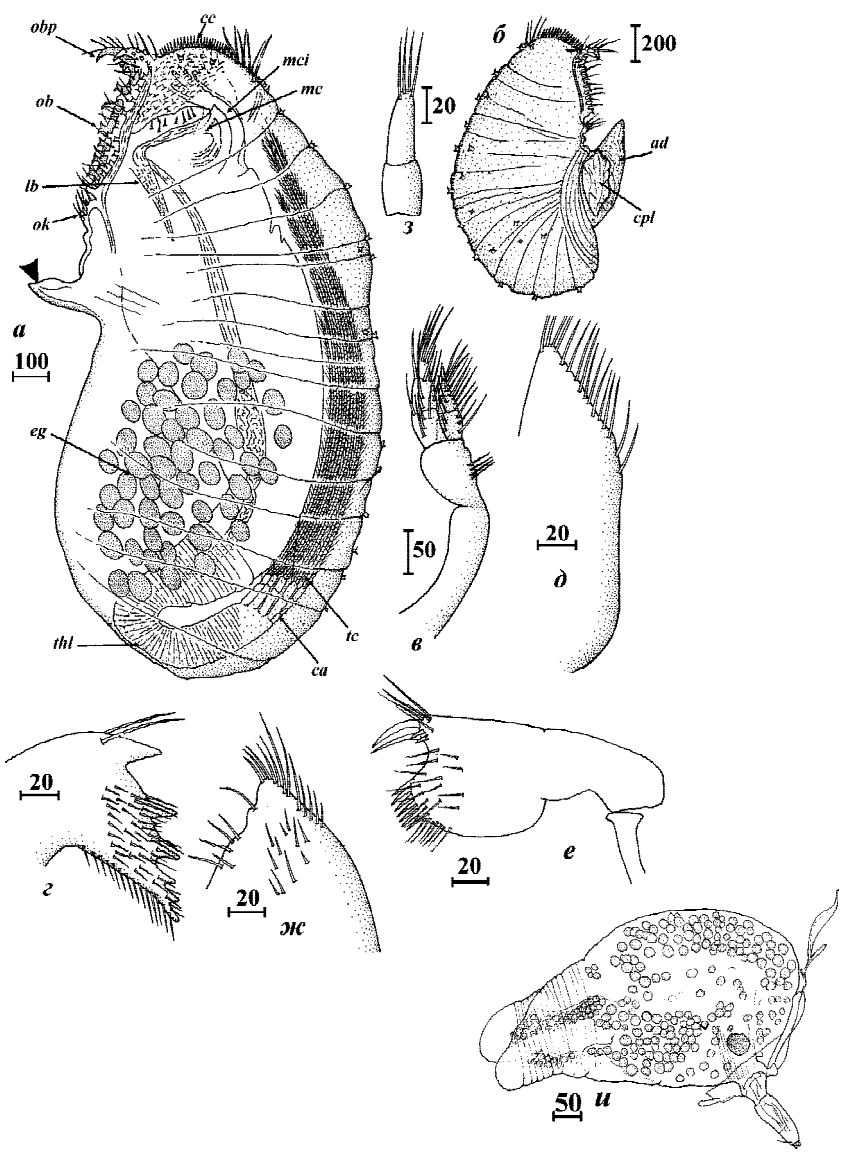


Рис. 97. *Armatoglyptes habei*. Морфология самки и самца. *a* — общий вид сбоку (стрелка указывает заостренный вырост над прикрепительным диском, который удален); *б* — общий вид сбоку (особь не обработана KOH); *в* — ротовая усоножка; *г* — мандибула; *д* — мандибулярный щупик; *е* — максиллула; *ж* — максилла; *з* — каудальный придаток; *и* — молодой карликовый самец (по: Kolbasov & Нøег, 2000). Обозначения: *ad* — прикрепительный диск; *ca* — каудальные придатки; *cc* — гребневидный воротничок; *cpl* — остатки известковой таблички; *eg* — яйца; *lb* — латеральная полоса; *mc* — ротовой конус; *mci* — ротовые усоножки; *ob* — оперкулярные утолщения; *obp* — задний вырост оперкулярных утолщений; *ok* — устьевой бугорок; *tc* — терминальные усоножки; *thl* — торакальные складки. Масштаб в мкм.

Fig. 97. *Armatoglyptes habei*. Morphology of female and dwarf male. *a* — general view, lateral (arrowhead indicates sharp projection under removed attachment disk); *б* — general view, lateral (specimen not boiled in KOH); *в* — mouth cirrus; *г* — mandible; *д* — mandibular palp; *е* — maxillule; *ж* — maxilla; *з* — caudal appendage; *и* — young dwarf male (from Kolbasov & Нøег, 2000). Abbreviations: *ad* — attachment disk; *ca* — caudal appendages; *cc* — comb collar; *cpl* — remnants of calcareous plate; *eg* — eggs; *lb* — lateral bar; *mc* — mouth cone; *mci* — mouth cirri; *ob* — opercular bars; *obp* — posterior process of opercular bars; *ok* — orificial knob; *tc* — terminal cirri; *thl* — thoracic lappets. Scale bars in μm .

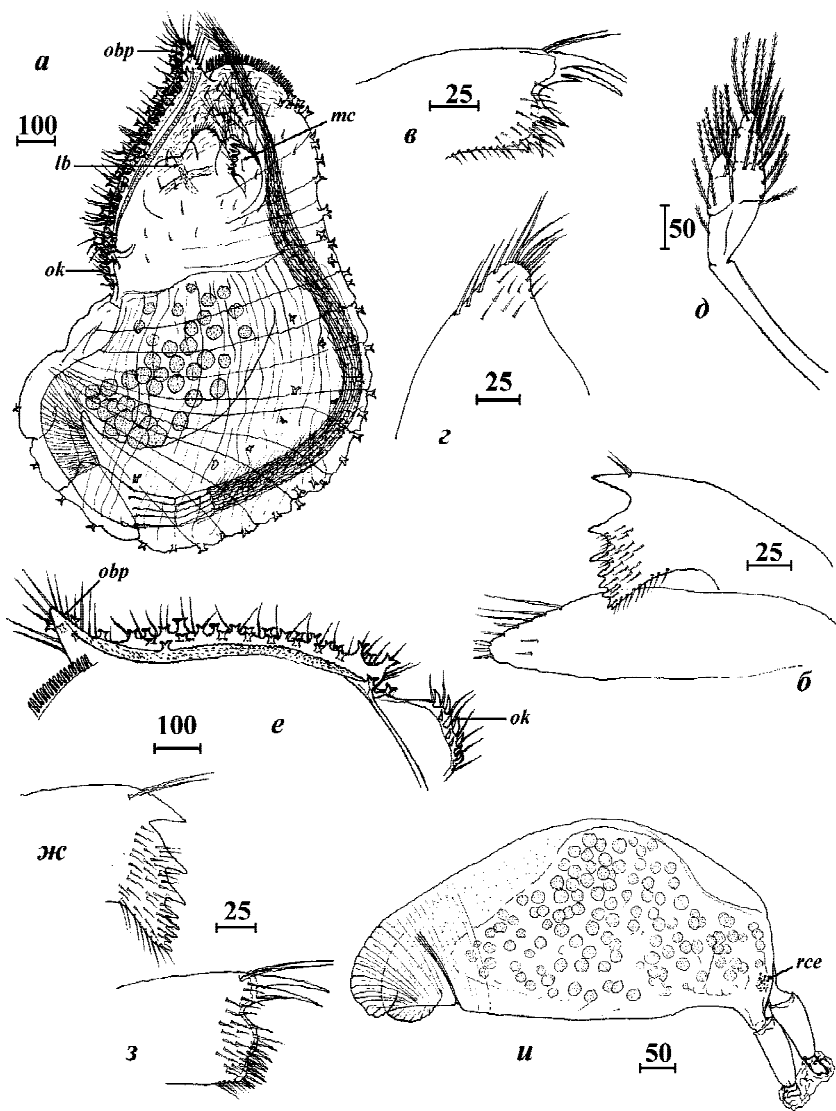


Рис. 98. *Armatoglyptes mitis*. *a-d* — одна самка, *e-z* — другая самка, *u* — карликовый самец. *a* — общий вид (прикрепительный диск удален); *b* — мандибула с верхней частью щупика; *в* — максиллула; *г* — максилла; *д* — ротовая усоножка; *e* — левое оперкулярное утолщение; *ж* — мандибула; *з* — максиллула; *u* — карликовый самец («*a*» из: Kolbasov & Høeg, 2000). Обозначения: *lb* — латеральная полоса; *obp* — задний вырост оперкулярных утолщений; *ok* — устьевой бугорок; *rce* — редуцирующийся сложный (циприсовидный) глаз. Масштаб в мкм.

Fig. 98. *Armatoglyptes mitis*. *a-d* — one female, *e-z* — other female, *u* — dwarf male. *a* — general view (attachment disk removed); *b* — mandible with upper part of mandibular palp; *в* — maxillule; *г* — maxilla; *д* — mouth cirrus; *e* — left opercular bar; *ж* — mandible; *з* — maxillule; *u* — dwarf male («*a*» from Kolbasov & Høeg, 2000). Abbreviations: *lb* — lateral bar; *obp* — posterior process of opercular bars; *ok* — orificial knob; *rce* — reduced compound (cyprid) eye. Scale bars in μm .

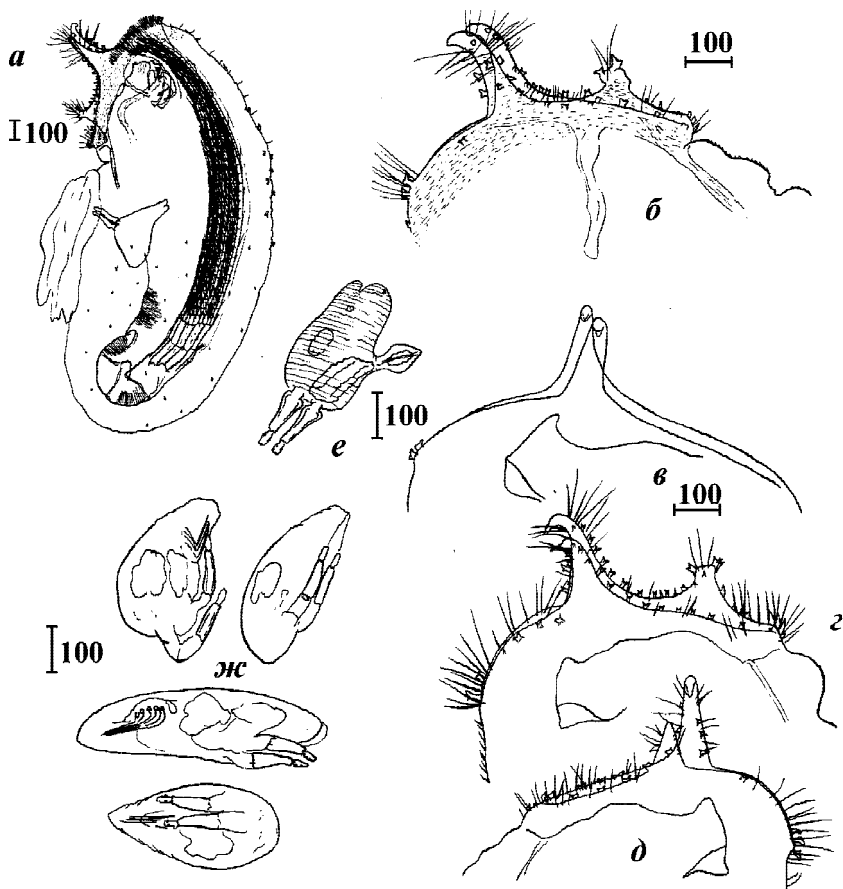


Рис. 99. *Armatoglyptes scamborachis*. *a* — самка с карликовым самцом, вид сбоку; *б* — оперкулярная область; *в-г* — строение оперкулярных областей у разных особей (*в, д* — вероятно незрелые, *г* — зрелая); *е* — карликовый самец, схема; *ж* — ципрсовидные личинки, вид с четырех сторон (по: Tomlinson, 1969). Масштаб в мкм.

Fig. 99. *Armatoglyptes scamborachis*. *a* — female with dwarf male, lateral view; *б* — opercular area; *в-г* — morphology of opercular area in different specimens (*в, д* — probably young specimens, *г* — mature specimen); *е* — dwarf male, scheme; *ж* — cypris larvae, view from different sides (from Tomlinson, 1969). Scale bars in μm .

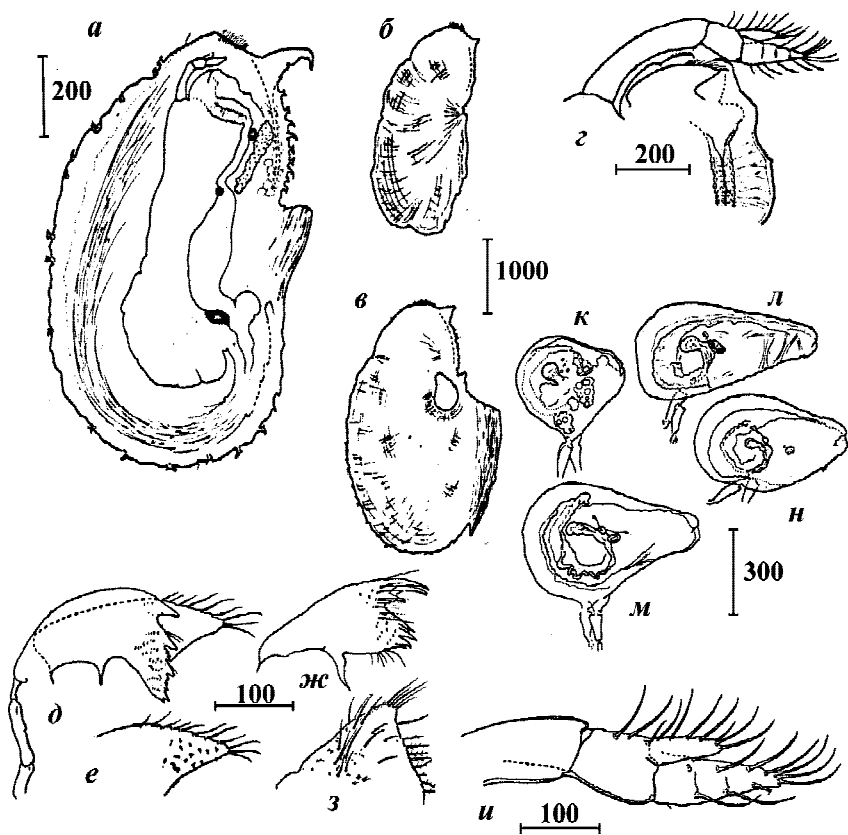


Рис. 100. *Armatoglyptes stirni*. а-и — самки; к-м — карликовые самцы. а-в — самки, общий вид сбоку (самка «в» с прикрепленным самцом); г — ротовой конус сбоку; д — мандибула с щупиком; е — верхушка мандибулярного щупика; ж — максиллула; з — максилла; и — ротовая усконожка; к-м — карликовые самцы разных возрастов (по: Turquier, 1987). Масштаб в мкм.

Fig. 100. *Armatoglyptes stirni*. а-и — females; к-м — dwarf males. а-в — general view, lateral (female «в» with attached male); г — mouth cone, lateral view; д — mandible with palp; е — tip of mandibular palp; ж — maxillule; з — maxilla; и — mouth cirrus; к-м — dwarf males of different ages (from Turquier, 1987). Scale bars in μm .

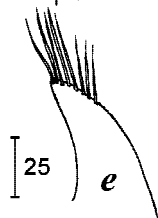
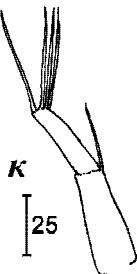
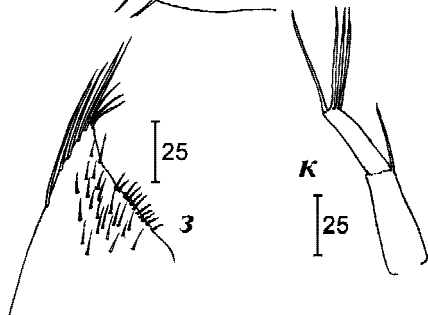
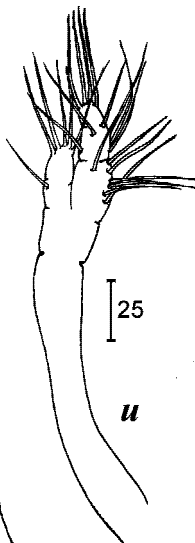
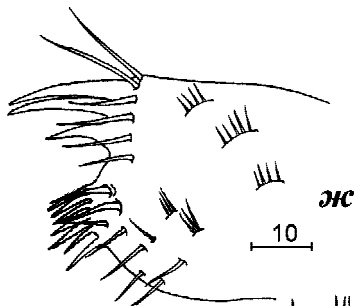
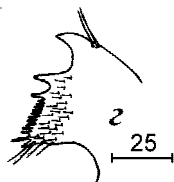
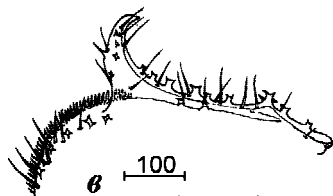
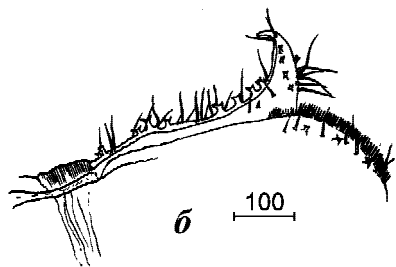
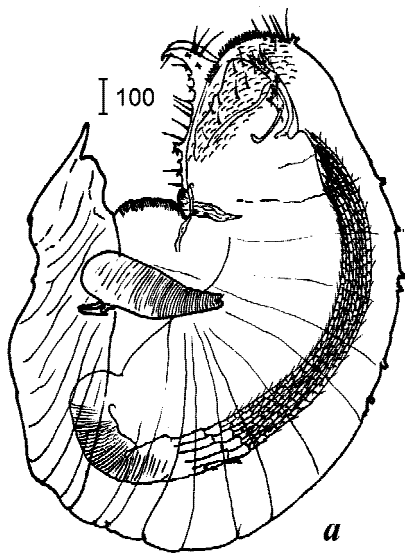


Рис. 101. *Armatoglyptes thomasi*. *a* — самка с карликовым самцом, общий вид сбоку; *б, в* — правое и левое оперкулярные утолщения; *г, д* — мандибула, общий вид, нижняя половина; *е* — мандибулярный щупик; *ж* — максиллула; *з* — максилла; *и* — ротовая усоножка; *к* — каудальный придаток (по: Kolbasov & Newman, 2005). Масштаб в мкм.

Fig. 101. *Armatoglyptes thomasi*. *a* — female with dwarf male, general view, lateral; *б, в* — right and left opercular bars; *г, д* — mandible, general view, lower half; *е* — mandibular palp; *ж* — maxillule; *з* — maxilla; *и* — mouth cirrus; *к* — caudal appendage (from Kolbasov & Newman, 2005). Scale bars in μm .

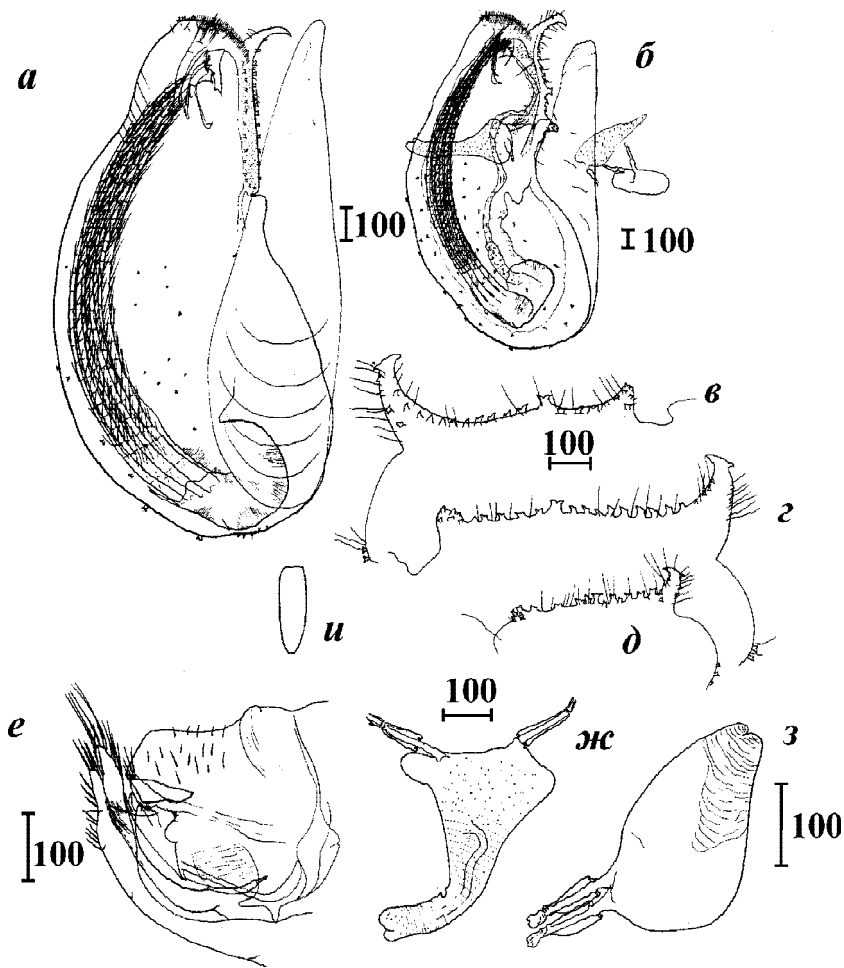


Рис. 102. *Armatoglyptes wilsoni*. *a-e* — самки; *ж, з* — карликовые самцы. *a* — самка, общий вид сбоку; *б* — самка с тремя самцами, общий вид сбоку; *в-д* — наружные границы (профили) оперкулярных утолщений; *e* — ротовой конус сбоку; *ж, з* — карликовые самцы из разных местонахождений; *и* — отверстие норки (по: Tomlinson, 1969). Масштаб в мкм.

Fig. 102. *Armatoglyptes wilsoni*. *a-e* — females; *ж, з* — dwarf males. *a* — general view, lateral; *б* — female with three males, general view, lateral; *в-д* — profiles of opercular bars; *e* — mouth cone, lateral view; *ж, з* — dwarf males from different locations; *и* — burrow (from Tomlinson, 1969). Scale bars in μm .

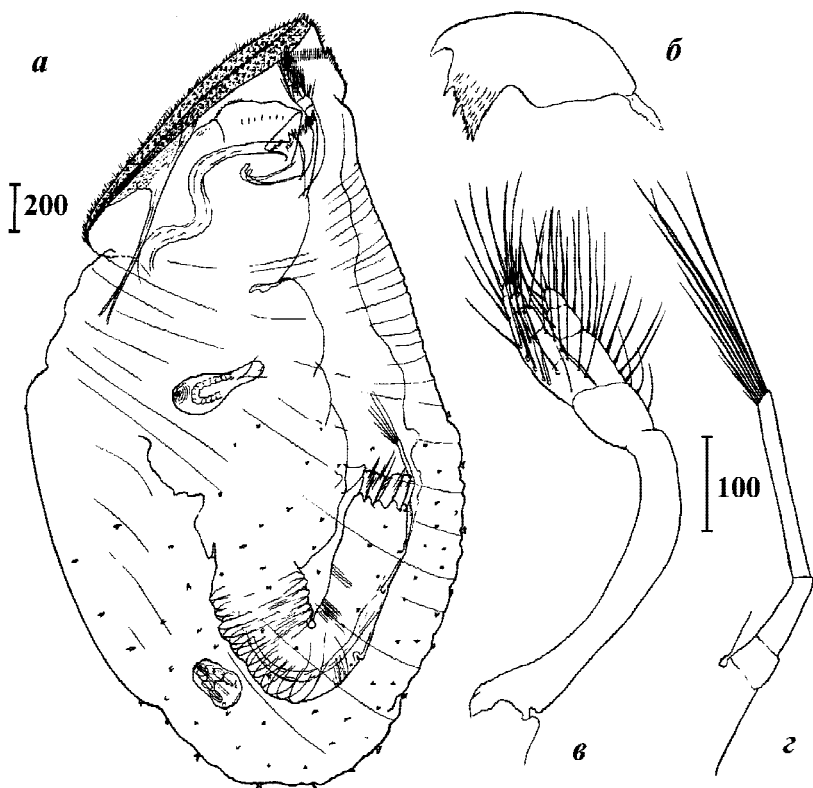


Рис. 103. *Lithoglyptes indicus*. *a* — самка с прикрепленным самцом, вид сбоку, терминальные усоножки утеряны; *б* — мандибула; *в* — ротовая усоножка; *г* — каудальный придаток (из: Tomlinson, 1969). Масштаб в мкм.

Fig. 103. *Lithoglyptes indicus*. *a* — female with attached dwarf male, lateral view, terminal cirri lost; *b* — mandible; *в* — mouth cirrus; *г* — caudal appendage (from Tomlinson, 1969). Scale bars in μm .

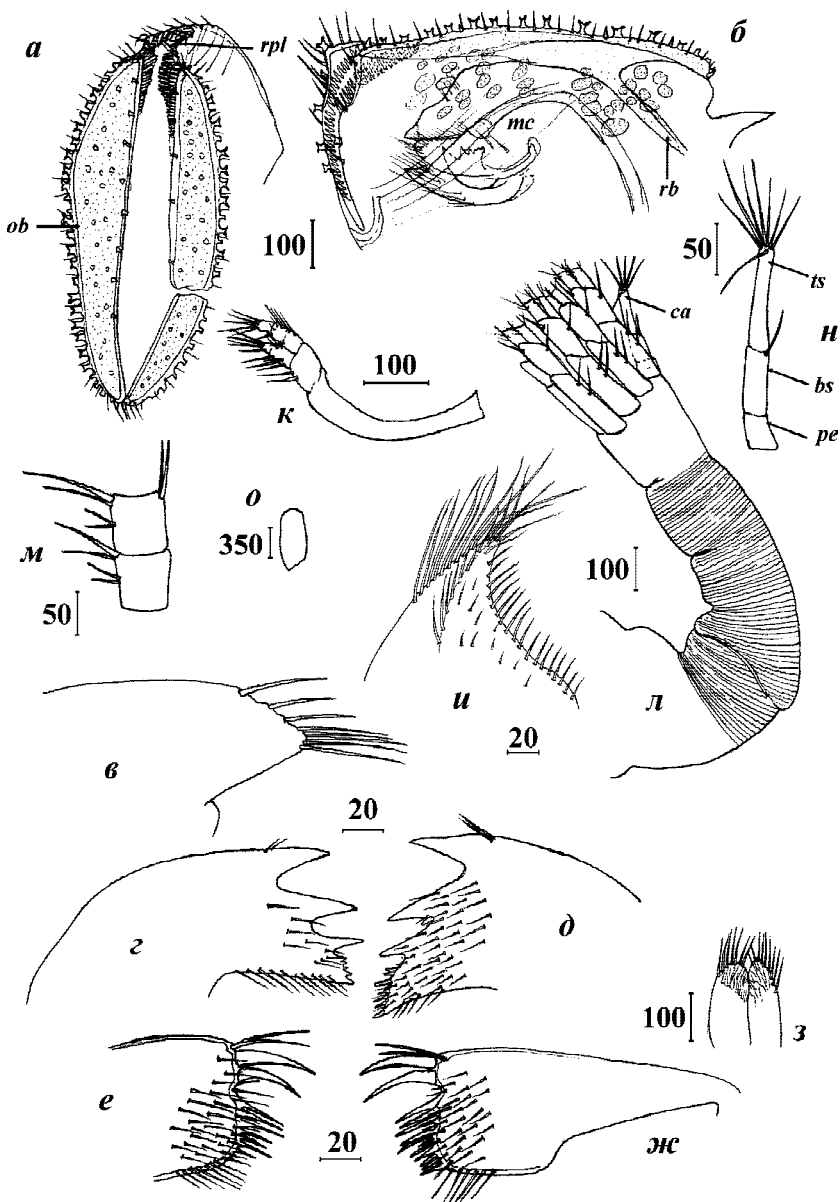


Рис. 104. *Lithoglyptes ivanovi*. Морфология самки. *a* — оперкулюм, вид сверху; *б* — оперкулюм, вид сбоку; *в* — мандибулярный щупик; *г, д* — мандибулы; *е, ж* — максиллулы; *з* — максиллы, внутренняя поверхность; *и* — максилла, вид сбоку; *к* — ротовая усоножка; *л* — терминальная часть торакса; *м* — срединные сегменты задней ветви V пары усоножек; *н* — каудальный придаток; *о* — отверстие норки (по: Kolbasov, 1998). Обозначения: *bs* — базальный сегмент; *ca* — каудальные придатки; *mc* — ротовой конус; *ob* — оперкулярные утолщения; *pe* — пьедестал; *rb* — усиливающая полоса; *rpl* — рудиментарные задние лопасти; *ts* — терминальный сегмент. Масштаб в мкм.

Fig. 104. *Lithoglyptes ivanovi*. Morphology of female. *a* — operculum, top view; *б* — operculum, lateral view; *в* — mandibular palp; *г, д* — mandibles; *е, ж* — maxillules; *з* — maxillae, inner surface; *и* — maxilla, lateral view; *к* — mouth cirrus; *л* — terminal part of thorax; *м* — middle segments of posterior ramus of cirrus V; *н* — caudal appendage; *о* — burrow (from Kolbasov, 1998). Abbreviations: *bs* — basal segment; *ca* — caudal appendages; *mc* — mouth cone; *ob* — opercular bars; *pe* — pedestal; *rb* — reinforcing bar; *rpl* — rudimentary posterior lobes; *ts* — terminal segment. Scale bars in μm .

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Широко тропический вид, встречается в районах Мальдивских и Сейшельских о-вов, Красного моря, Аденского залива, Малаккского пролива, Южно-Китайского моря, о. Гуам, о. Явы, Океании (Микронезия, Меланезия, Полинезия). Глубина от литорали до 78 м. Хозяева: Кораллы: *Cladocora* sp., Scleractinia. Гастроподы: *Bursa bubo*, *Cerithium erythraeonense*, *Cerithium nodulosum*, *Chicoreus brunneus*, *Conus arenatus*, *Conus distans*, *Conus lividus*, *Conus miles*, *Conus rattus*, *Coralliophilla violacea*, *Drupa ricinus*, *Drupa rubusidaeus*, *Fasciolaria filamentosa*, *Fasciolaria trapecium*, *Flabellum* sp., *Hipponix* sp., *Latirolagena smaragdula*, *Mancinella alouina*, *Mancinella mancinella*, *Morula cavernosa*, *Morula uva*, Muricidae, *Peristernia forscali*, *Peristernia nassatula*, *Peristernia* sp., *Purpura nodosa*, *Ricinula rubicunda*, *Tectus pyramis*, *Thais aperta*, *Thais armigera*, *Thais tuberosa*, *Trochus incrassatus*, *Trochus obeliscus*, *Trochus pyramis*, *Trochus* sp., *Trochus virgatus*, *Turbo argirostoma*, *Turbo marmatostoma crassus*, *Turbo petolatus*, *Vasum ceramicum*. Двустворчатые моллюски: *Barbatia* sp., *Chama* sp., *Spondilus* sp., *Tridacna* sp.

Armatoglyptes scamborachis (Tomlinson 1969)

Рис. 99

Как *Lithoglyptes scamborachis* Tomlinson, 1969: 55–58.

ДИАГНОЗ. Вершины длинных задних выростов оперкулярных утолщений загнуты назад или вбок, непарный заметный вырост, покрытый зубчиками, отходит от середины левого оперкулярного утолщения. Латеральные полосы слабые. У карликовых самцов обнаружен пенис.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Побережье Восточной Австралии. Глубина не указана. Все особи из двустворчатого моллюска *Tridacna maxima*.

Armatoglyptes stirni (Turquier 1987)

Рис. 100

Как *Lithoglyptes stirni* Turquier, 1987: 392–400.

ДИАГНОЗ. Задний вырост оперкулярных утолщений мощный, загнутый вперед у молодых самок и часто притупленный или обломанный у более взрослых особей. Оперкулярные утолщения покрыты двойными зубчиками и острыми, загнутыми кзади, простыми зубчиками. Латеральные полосы и устьевой бугорок отсутствуют.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Гибралтарский пролив, глубина 90–390 м. Хозяева — кораллы: *Caryophyllia cyathus*, *Errina asperata*, *Lophelia pertusa*, *Madrepora oculata*, *Paracyathus pulchellus*.

Рис. 101

Kolbasov & Newman, 2005: 52–54.

ДИАГНОЗ: Задние выросты оперкулярных утолщений развитые, загнуты вперед, оперкулярные утолщения с небольшим бугорком, отстоящим на 1/3 от преднего края, устьевой бугорок нечеткий, без вооружения, латеральные полосы отсутствуют, мандибула с рядом острых шипиков в нижней половине.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ: Бермудские о-ва, глубина 0–3 м, из известняка.

Armatoglyptes wilsoni (Tomlinson 1969)

Рис. 102

Как *Lithoglyptes wilsoni* Tomlinson, 1969: 58–61.

ДИАГНОЗ. Задние выросты оперкулярных утолщений длинные, загнуты вперед, оперкулярные утолщения с большими двойными зубами, иногда средний зуб превышает по размеру остальные. Латеральные полосы и устьевой бугорок отсутствуют. Прикрепительный диск с сильно вытянутым верхним концом.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Каролинские о-ва, глубина 4–18 м (указана для одного нахождения). Хозяева: кораллы — *Heliopora* sp. и неопределенный коралл; гастроподы — *Turbo lajonkairi*.

Род *Lithoglyptes Aurivillius 1892*
Lithoglyptes indicus Aurivillius 1892

Рис. 103

Aurivillius, 1892: 133–134; 1894: 1–107; Tomlinson, 1969: 46–48.

ДИАГНОЗ: Оперкулярные утолщения без задних выростов, вооружены только мелкими щетинками и шипиками, задние лопасти рудиментарные, прикрепительный диск овальный или эллиптический. Отмечены свободноплавающие науплиусы.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ: Яванское море, западное побережье о. Суматра, Красное море. Хозяева — неопределенные кораллы и моллюски. Глубины неопределены.

Lithoglyptes ivanovi Kolbasov 1998

Рис. 104

Kolbasov, 1998: 175–178.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения без заднего выроста, наружные края покрыты двойными зубцами, задние (каринальные) лопасти руди-

ментарны, каудальные придатки «трехсоставные» (два сегмента и базальный пьедестал), латеральные полосы и устьевой бугорок отсутствуют.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Индийский океан, о. Ява, Чилачап, в гастроподе *Thais* sp., литораль.

***Lithoglyptes tectoscrobis* Grygier et Newman 1985**

Рис. 105

Grygier & Newman, 1985: 9–11.

ДИАГНОЗ. Мантийный мешок в нижней части вытянут в особый трубковидный вырост, задний («каринальный») край широкоокруглый. Имеются известковые цемент и базальная табличка.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Тонга, в коралле *Enallopsammia ampheloides*, глубина 250–290 м.

***Lithoglyptes viatrix* Grygier et Newman 1985**

Рис. 106

Grygier & Newman, 1985: 3–9; Колбасов, 2000а: 1286.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения вооружены простыми острыми зубчиками и мелкими бугорками, задние лопасти развитые, нижний край прикрепительного диска сильно вытянут, имеется известковая табличка.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Гавайи, Коралловое море; в кораллах *Enallopsammia ampeloides*, *Enallopsammia rostrata* и *Scleractinia*, глубина 310–500 м.

Род *Auritoglyptes* Kolbasov et Newman 2005 ***Auritoglyptes bicornis* (Aurivillius 1892)**

Рис. 107

Как *Lithoglyptes bicornis* Aurivillius, 1892: 134; 1894: 70; Tomlinson, 1969: 48; 1973: 264; Newman & Tomlinson, 1974: 205–208; Kolbasov, 2000b: 193–204.

Как *Lithoglyptes ampula* Aurivillius, 1892: 134; 1894: 71; Tomlinson, 1969: 50.

Как *Lithoglyptes spinatus* Tomlinson & Newman, 1960: 519; Tomlinson, 1969: 49; 1973: 264.

A. bicornis — один из наиболее широко распространенных видов акроторацик, населяющий большой круг хозяев. Особи из различных мест обладают несколько отличной морфологией, к тому же имеет место и онтогенетический диморфизм (Newman & Tomlinson, 1974). Неудивительно, что некоторые формы *A. bicornis* были описаны как разные виды. Тем не менее было показано, что все они составляют один вид (Newman & Tomlinson, 1974).

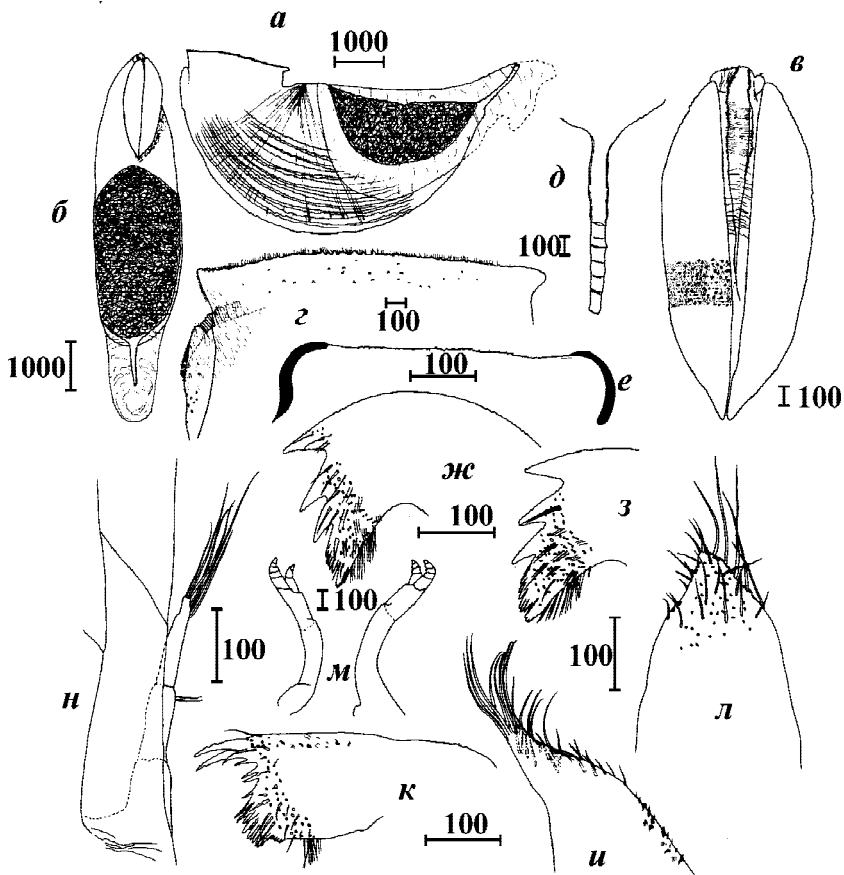


Рис. 105. *Lithoglyptes tectoscrobis*. Самка. *a, б* — общий вид, сбоку и спереди; *в, г* — оперкулюм, сверху и сбоку; *д* — трубковидный вырост мантии; *e* — гребень лабрума; *ж, з* — мандибулы; *и* — мандибулярный щупик; *к* — максиллула; *л* — максилла; *м* — ротовые усоножки (щетинки удалены); *н* — каудальный придаток (по: Grygier & Newman, 1995). Масштаб в мкм.

Fig. 105. *Lithoglyptes tectoscrobis*, female. *a, б* — general view, lateral and anterior; *в, г* — operculum, top and lateral view; *д* — tube-like process of mantle; *e* — ridge of labrum; *ж, з* — mandibles; *и* — mandibular palp; *к* — maxillule; *л* — maxilla; *м* — mouth cirri (setae removed); *н* — caudal appendage (from Grygier & Newman, 1995). Scale bars in μm .

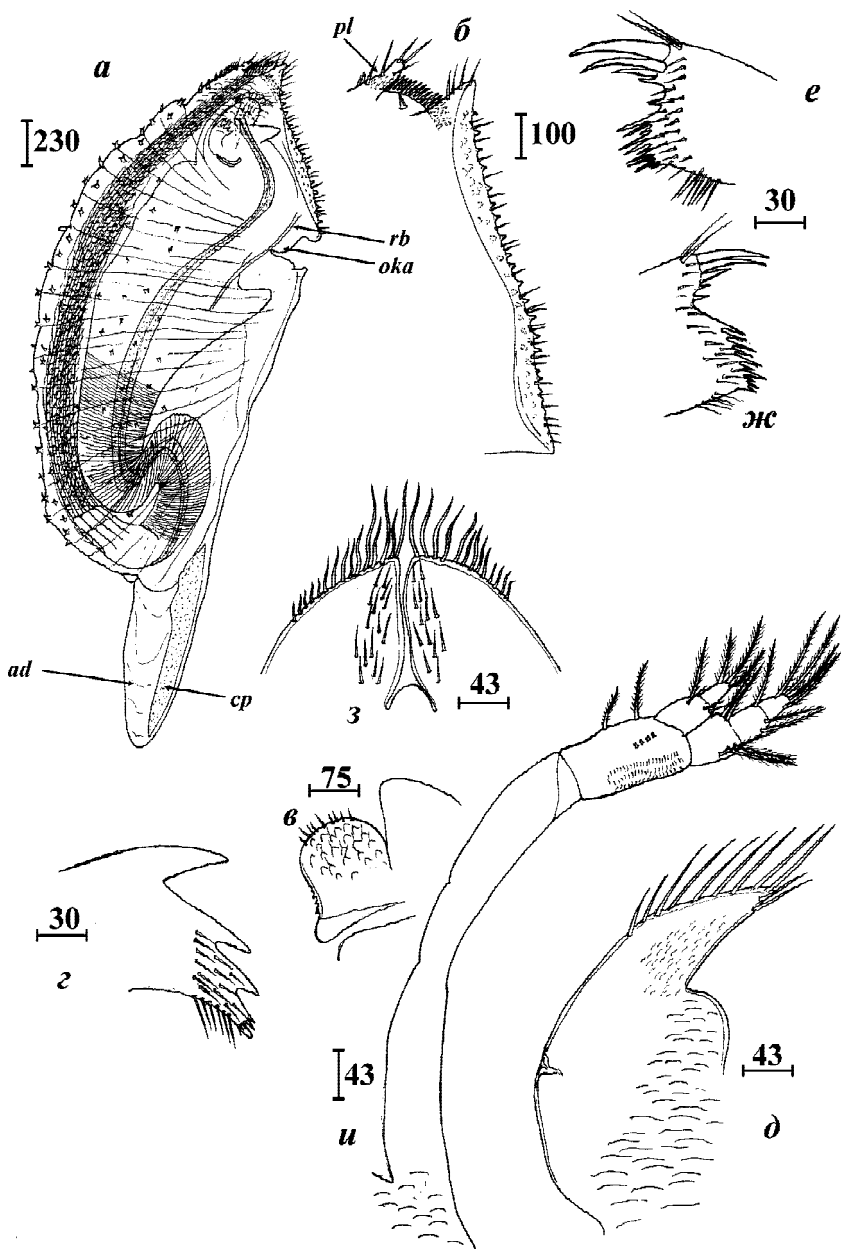


Рис. 106. *Lithoglyptes viatrix*, самка. *a* — общий вид сбоку; *б* — оперкулярное утолщение и задняя лопасть; *в* — лабрум сбоку; *г* — мандибула; *д* — мандибулярный щупик; *е, ж* — максиллулы; *з* — максиллы; *и* — ротовая усоножка (*a, б* — по: Kolbasov & Newman, 2005). Обозначения: *ad* — прикрепительный диск; *cp* — известковая табличка; *oka* — область устьевого бугорка; *pl* — задняя лопасть; *rb* — усиливающая полоса. Масштаб в мкм.

Fig. 106. *Lithoglyptes viatrix*, female. *a* — general view, lateral; *б* — opercular bar and posterior lobe; *в* — labrum, lateral view; *г* — mandible; *д* — mandibular palp; *е, ж* — maxillules; *з* — maxillae; *и* — mouth cirrus (*a, б* — from Kolbasov & Newman, 2005). Abbreviations: *ad* — attachment disk; *cp* — calcareous plate; *oka* — orificial knob are; *pl* — posterior lobe; *rb* — reinforcing bar. Scale bars in μm .

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с развитыми крючковидными задними выростами, сзади от которых расположены длинные отростки – ауриколи, покрытые щетинками, латеральные полосы отсутствуют, устьевой бугорок рудиментарен, без зубчиков, каудальные придатки трехсоставные. Карликовый самец с боковыми выростами и длинным стебельком.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Почти все тропические и субтропические воды: Мальдивы, Красное море, Аденский залив, Ява, Таиланд, Новая Гвинея, Вьетнам, Северная Австралия, Большой Барьерный Риф, Океания, Япония, Карибское море, Флорида. Глубины от литорали до 132 м. Хозяева. Кораллы: *Acropora palmata*, *Acropora studieri*, *Cladocora* sp., *Dendrophylla axifuga* и другие неопределенные кораллы. Моллюски: двустворчатые — *Barbatia decussata*, *Pinctada margaritifera*, *Tridacna maxima*; гастроподы — *Drupa ricinus*, *Morula cavernosa*, *Pteria avicula*, *Turbo argirostoma*.

Подсемейство Kochlorininae Gruvel 1905

(nom. trans. Kochlorinidae Gruvel 1905)

Род *Kochlorine* Noll 1872

Kochlorine anchorella Tomlinson 1969

Рис. 108

Tomlinson, 1969: 69–72.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения вооружены 3–4 парами больших, якоревидных зубцов и многочисленными двойными зубчиками и щетинками.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Восточное побережье Австралии. Хозяева — гастропода: *Bursa rubeta gigantea*; двустворчатый моллюск *Chama lazarus*.

Kochlorine bihamata Noll 1883*

Noll, 1883: 472; Tomlinson, 1969: 72.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения крючковидными задними выростами, без выроста в средней части.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Южная Африка в гастроподе *Haliotis* sp.

*Как отмечает Томлинсон (Tomlinson, 1969), валидность этого вида, для которого отсутствуют рисунки и который был описан по сухим экземплярам, сомнительна. Им обследовано множество раковин *Haliotis midae* из этого района и обнаружены виды *Kochlorine hamata* (также описанный оттуда (Noll, 1872b)) и *Weltneria spinosa*. Последняя, вероятно, и была ошибочно описана как *K. bihamata*.

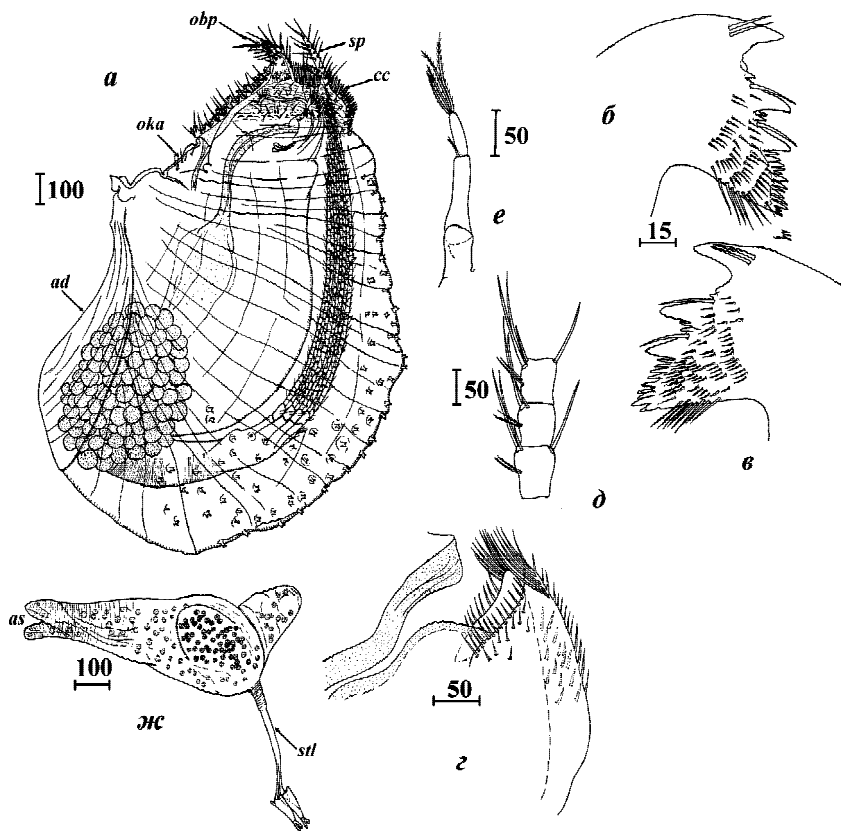


Рис. 107. *Auritoglyptes bicornis*. *a-e* — самка; *жс* — карликовый самец. *a* — общий вид сбоку; *б, в* — мандибулы; *г* — максиллы с ротовым отверстием; *д* — срединные сегменты передней ветви IV пары терминальных усоножек; *е* — каудальный придаток; *жс* — карликовый самец, общий вид (по: Kolbasov, 2000b). Обозначения: *ad* — прикрепительный диск; *as* — апертуральная щель; *cc* — гребневидный воротничок; *obp* — задний вырост оперкулярных утолщений; *oka* — область устьевого бугорка; *sp* — задний отросток — аурикола; *stl* — стебелек. Масштаб в мкм.

Fig. 107. *Auritoglyptes bicornis*. *a-e* — female; *жс* — dwarf male. *a* — general view, lateral; *б, в* — mandibles; *г* — maxillae with mouth opening; *д* — middle segments of anterior ramus of terminal cirri IV; *е* — caudal appendage; *жс* — dwarf male, general view (from Kolbasov, 2000b). Abbreviations: *ad* — attachment disk; *as* — apertural slit; *cc* — comb collar; *obp* — posterior process of opercular bars; *oka* — area of orificial knob; *sp* — setose process; *stl* — stalk. Scale bars in μm.

***Kochlorine bocqueti* Turquier 1977: 134**

Рис. 109

Turquier 1977: 134–148, 1978: 107; Kolbasov, 1999: 139; Колбасов, 2002: 529–546.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с парой небольших задних конических выростов, вооружены двойными и длинными, острыми, копьевидными зубчиками.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Сублитораль, Мадагаскар, о-в Сокотра. Хозяева: гастроподы — *Charonia tritonis*, *Conus terebra*.

***Kochlorine floridana* Wells et Tomlinson 1966**

Рис. 110

Wells & Tomlinson 1966: 27–35; Tomlinson, 1969: 72–77; Колбасов, 2002: 529–546.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с двойными и сложными, розетковидными зубчиками, с короткими коническими задними выростами.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. От Северной Каролины до Флориды и Пуэрто-Рико, сублитораль. Хозяева: гастроподы — *Cumatium parthenopeum*, *Murex fulvescens*, *Murex microphyllus*, *Murex potum*; двустворчатые моллюски — *Crassostrea virginica*; мадрепоровые кораллы.

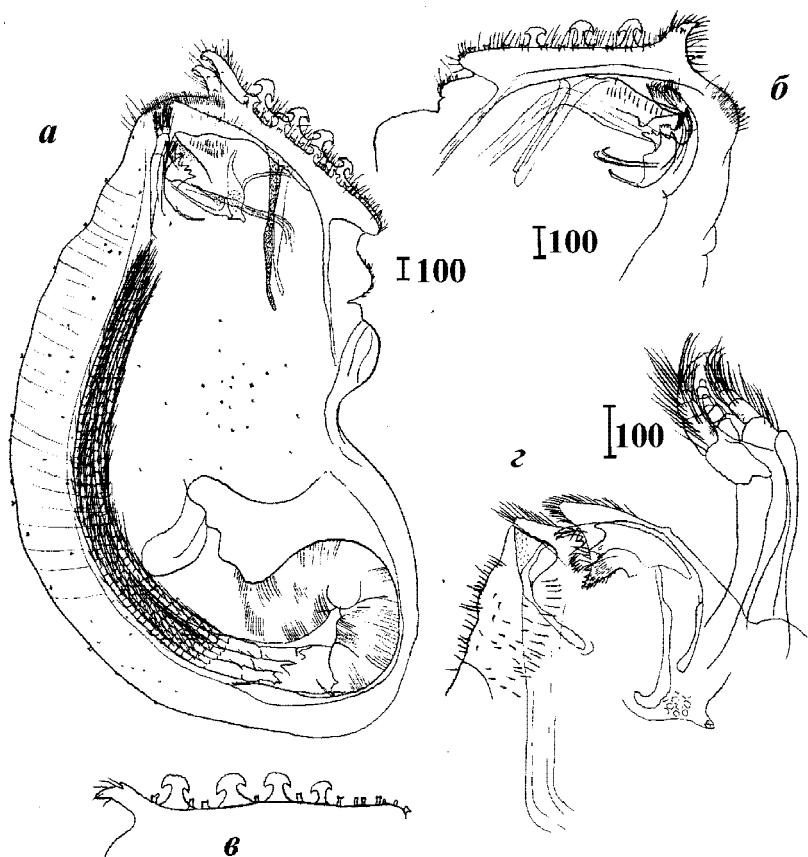


Рис. 108. *Kochlorine anchorella*. Самка. *a* — общий вид сбоку; *б* — оперкулярная область; *в* — оперкулярное утолщение; *г* — ротовой конус (по: Tomlinson, 1969). Масштаб в мкм.

Fig. 108. *Kochlorine anchorella*, female. *a* — general view, lateral; *б* — opercular area; *в* — opercular area; *г* — mouth cone (from Tomlinson, 1969). Scale bars in μm .

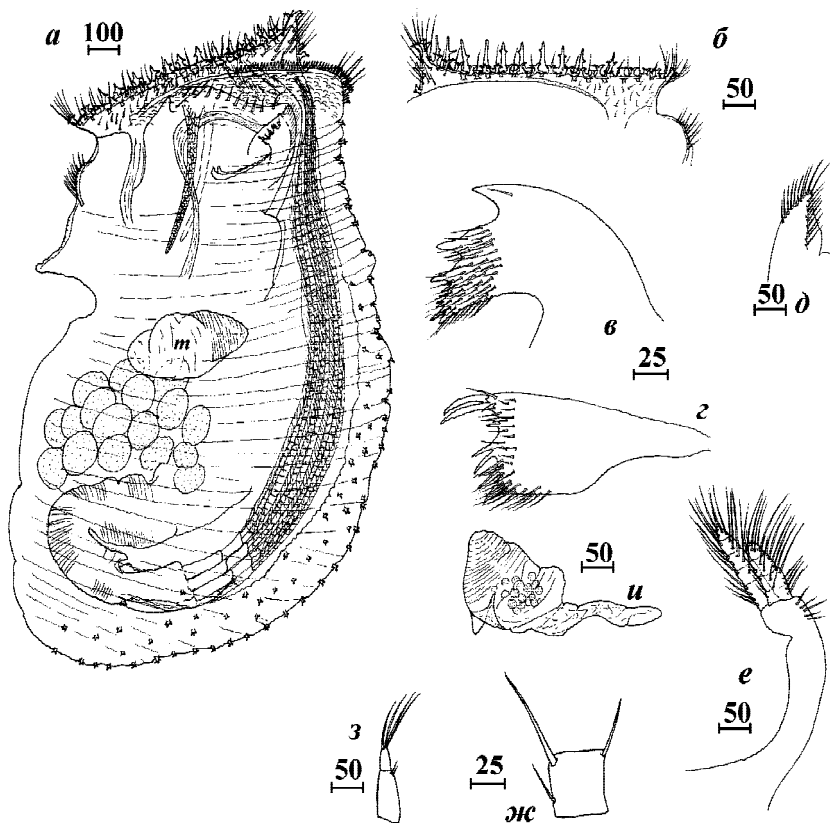


Рис. 109. *Kochlorine bocqueti*: *a* — самка с карликовым самцом, общий вид; *б* — левая створка оперкулярных утолщений; *в* — мандибула; *г* — максиллула; *д* — максилла; *е* — ротовая усоножка; *ж* — 9-й сегмент передней ветви III пары терминальных усоножек; *з* — каудальный придаток; *и* — карликовый самец (по: Колбасов, 2002). Обозначения: *т* — карликовый самец. Масштаб в мкм.

Fig. 109. *Kochlorine bocqueti*: *a* — female with dwarf male, general view; *б* — left valve of opercular bars; *в* — mandible; *г* — maxillule; *д* — maxilla; *е* — mouth cirrus; *ж* — 9-th segment of anterior ramus of terminal cirrus III; *з* — caudal appendage; *и* — dwarf male (from Колбасов, 2002). Abbreviations: *т* — dwarf male. Scale bars in μm .

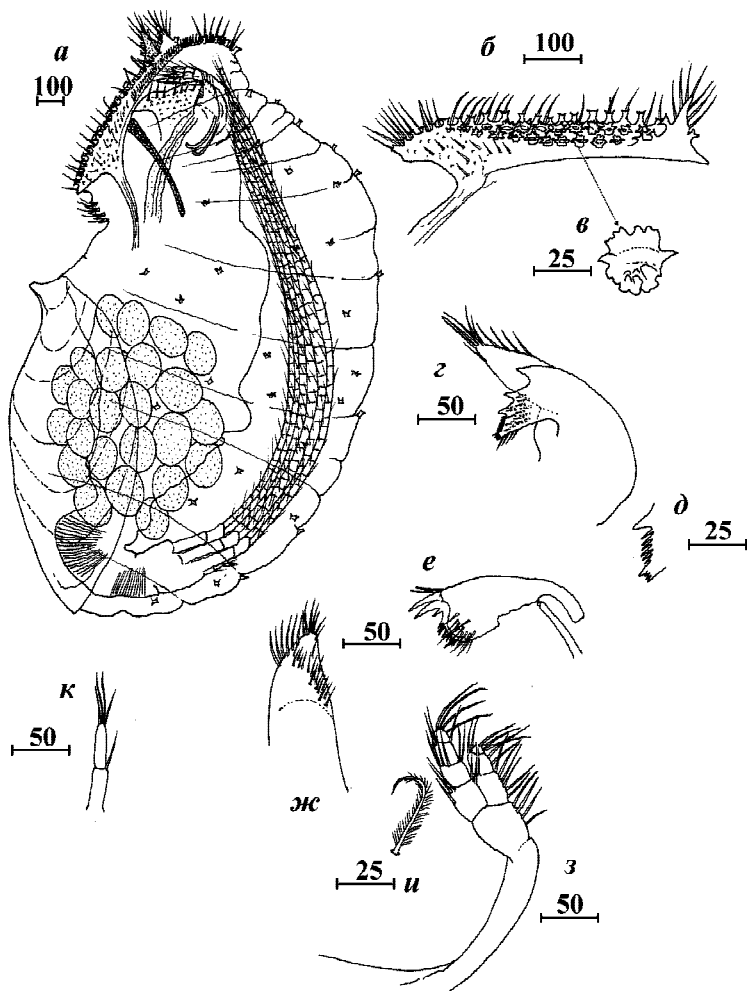


Рис. 110. *Kochlorine floridana*, самка: *a* — общий вид; *б* — левая створка оперкулярных утолщений, внутренняя поверхность; *в* — розетковидный сложный зубчик, верхушка; *з* — мандибула с шупиком; *д* — нижний угол мандибулы; *е* — максиллула; *ж* — максилла; *з* — ротовая усоножка; *и* — перистая щетинка ротовой усоножки; *к* — каудальный придаток (по: Колбасов, 2002). Масштаб в мкм.

Fig. 110. *Kochlorine floridana*, female: *a* — general view; *б* — left valve of opercular bars, inner surface; *в* — rosette-like complex teeth, tip; *з* — mandible with palp; *д* — lower angle of mandible; *е* — maxillule; *ж* — maxilla; *з* — mouth cirrus; *и* — plumose seta of mouth cirrus; *к* — caudal appendage (from Колбасов, 2002). Scale bars in μm.

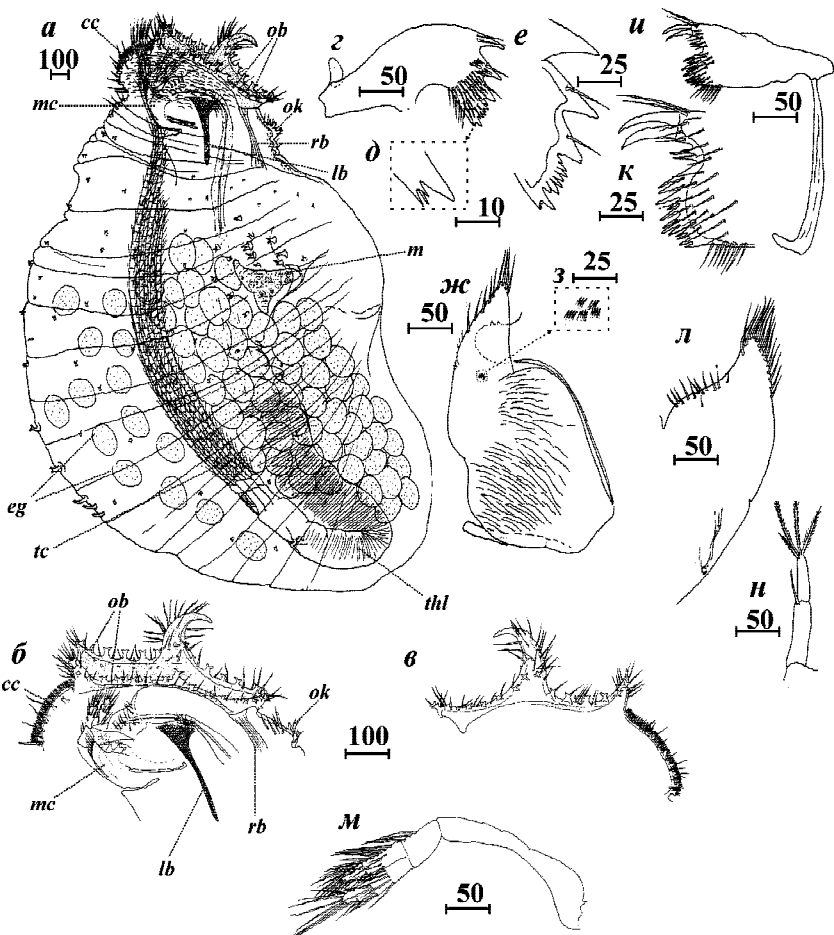


Рис. 111. *Kochlorine grebelnii*, голотип: *a* — самка с карликовым самцом, общий вид; *b* — оперкулярная область; *в* — правое оперкулярное утолщение; *z-e* — мандибула: общий вид, нижний угол, режущий край; *ж-з* — мандибулярный щупик: общий вид, вооружение верхней части; *и-к* — максиллула: общий вид, режущий край; *л* — максилла; *м* — ротовая усоножка; *н* — каудальный придаток (по: Колбасов, 2002). Обозначения: *cc* — гребневидный воротничок; *eg* — яйца; *lb* — латеральные полосы; *m* — карликовый самец; *mc* — ротовой конус; *ob* — оперкулярные утолщения; *ok* — устьевой бугорок; *rb* — усиливающая полоса; *tc* — терминальные усоножки; *thl* — торакальные складки. Масштаб в мкм.

Fig. 111. *Kochlorine grebelnii*, holotype: *a* — female with dwarf male, general view; *b* — opercular area; *в* — right opercular bar; *z-e* — mandible, general view, lower angle, cutting edge; *ж-з* — mandibular palp, general view, armament of upper part; *и-к* — maxillule, general view, cutting edge; *л* — maxilla; *м* — mouth cirrus; *н* — caudal appendage (from Колбасов, 2002). Abbreviations: *cc* — comb collar; *eg* — eggs; *lb* — lateral bars; *m* — dwarf male; *mc* — mouth cone; *ob* — opercular bars; *ok* — orificial knob; *rb* — reinforcing bar; *tc* — terminal cirri; *thl* — thoracic lappets. Scale bars in μm .

Рис. 111, 112

Колбасов, 2002: 529–546.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с прямыми, коническими выростами у заднего («каринального») края, правая или левая створка оперкулярных утолщений с большим крючковидным выростом (в 2–4 раза выше задних выростов), имеющим одну вершину.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. О-ва Зеленого Мыса, в мадрепоровых кораллах *Prionastrea* sp., как между живыми полипами, так и в отмерших частях колонии.

***Kochlorine hamata* Noll 1872**

Рис. 113

Noll, 1872b: 50; Tomlinson, 1969: 65, 1973: 266; Turquier, 1987: 400; Колбасов, 2002: 529–546.

как *Kochlorine haliotidis* Noll 1872a: 24 *nomen nudum*.

как *Kochlorine inermis* Stubbings, 1967: 343.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с прямыми, коническими выростами у заднего (каринального) края, правая или левая створка оперкулярных утолщений с крючковидным выростом примерно равным задним коническим выростам и имеющим двойную вершину.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Средиземное море, Гана, Ангола, Сиамский залив, Таиланд, Филиппины, Папуа Новая Гвинея, Северная Австралия, Коста Рика (тихоокеанский остров), Панама (тихоокеанское побережье), Чили, Мексика (Акапулько), от литорали до 150–220 м. Хозяева: гастроподы — *Vaccinidae*, *Charonia nodiferus*, *Cymbium glans*, *Haliotis tuberculata*, *Hexaplex phyllonotus regius*, *Thais haemastoma*, *Throchus trocus*, *Turbo bruneus*, *Turbo chrysostoma*, *Turbo ticaonicus*; двустворчатые моллюски — *Tridacna* sp., кораллы — *Acropora prostrata*, *Balanophyllia regia*, *Myriapora truncata*; усоногие ракообразные — *Balanus tintinnabulum*.

***Kochlorine ulula* Tomlinson 1973**

Рис. 114

Tomlinson, 1973: 266–271.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с коническими, прямыми задними выростами, покрыты многочисленными двойными зубчиками и мелкими шипиками, латеральные полосы слабые. Самец грушевидный, без стебелька.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Атолл Намонуито, 37 м, из мертвого коралла.

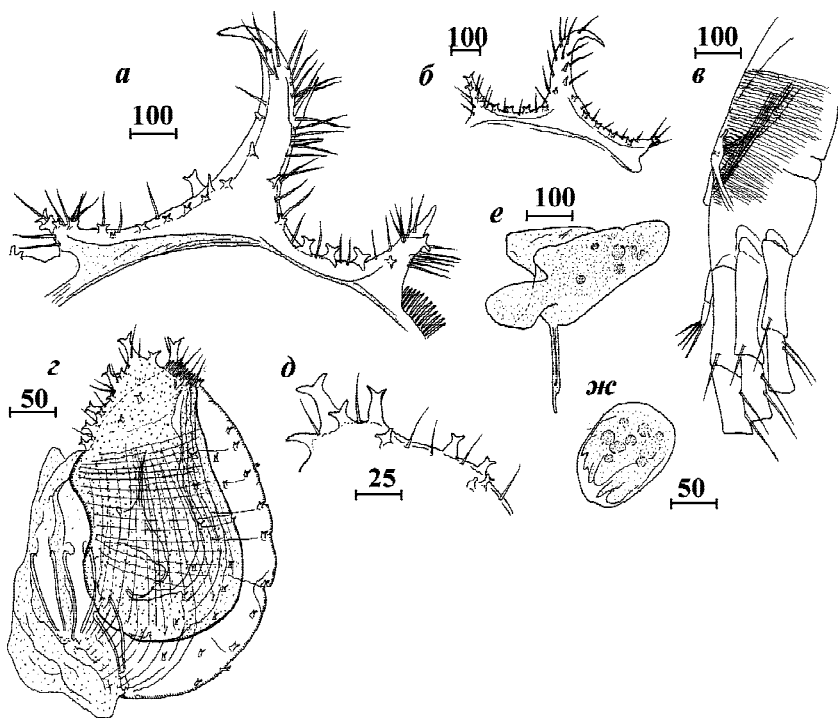


Рис. 112. *Kochlorine grebelnii* Kolbasov: *a–б* — паратип, правая и левая створки оперкулярных утолщений; *в* — паратип, дистальная часть торакса; *г* — самка, ювениль, общий вид; *д* — левая створка оперкулярных утолщений, ювениль; *е* — карликовый самец; *жс* — яйцо (по: Колбасов, 2002). Масштаб в мкм.

Fig. 112. *Kochlorine grebelnii* Kolbasov: *a–б* — paratype, right and left valves of opercular bars; *в* — paratype, distal part of thorax; *г* — juvenile of female, general view; *д* — left valve of opercular bars, juvenile; *е* — dwarf male; *жс* — egg (from Колбасов, 2002). Scale bars in μm .

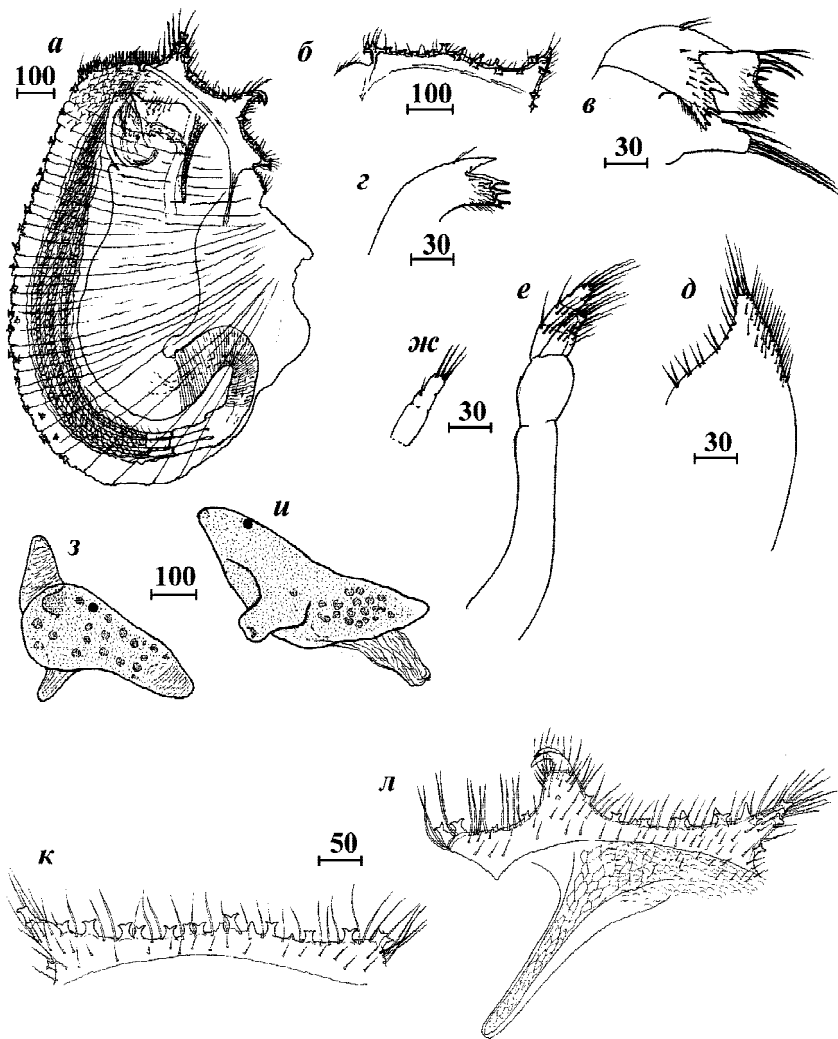


Рис. 113. *Kochlorine hamata*. б-ж — части самки «а», к-л — части другой самки: а — общий вид; б — правая створка оперкулярного утолщения; в — ротовые конечности: мандибула с мандибулярным шупиком и максиллула; г — мандибула; д — максилла; е — ротовая усоножка; ж — каудальный придаток; з-и — карликовые самцы, прикрепительный стебелек утерян; к-л — левая и правая створки оперкулярных утолщений (по: Колбасов, 2002). Масштаб в мкм.

Fig. 113. *Kochlorine hamata*. б-ж — parts of female «а», к-л — parts of other female: а — general view; б — right valve of opercular bar; в — mouth legs: mandible with mandibular palp and maxillule; г — mandible; д — maxilla; е — mouth cirrus; ж — caudal appendage; з-и — dwarf males, attachment stalk lost; к-л — left and right valves of opercular bars (from Колбасов, 2002). Scale bars in μm .

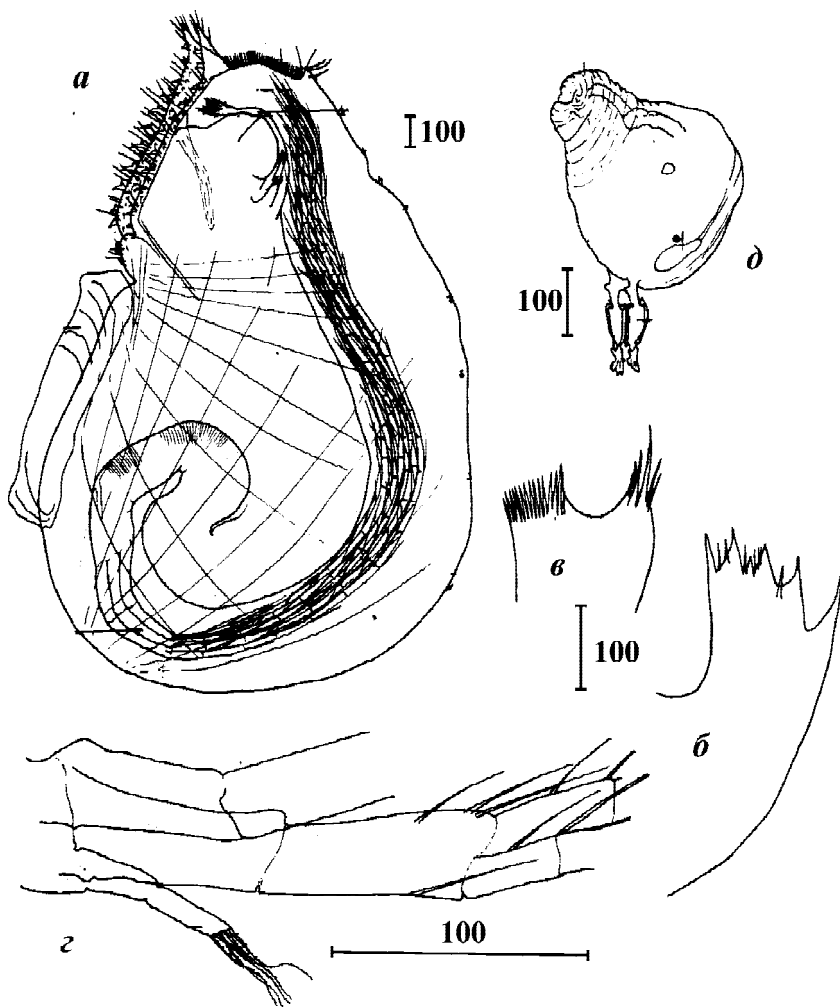


Рис. 114. *Kochlorine ulula*. *a* — самка, общий вид; *б* — мандибула; *в* — максиллула; *г* — каудальный придаток с базальными сегментами терминальных усоножек; *д* — карликовый самец (по: Tomlinson, 1973). Масштаб в мкм.

Fig. 114. *Kochlorine ulula* Tomlinson. *a* — female, general view; *б* — mandible; *в* — maxillule; *г* — caudal appendage with basal segments of terminal cirri; *д* — dwarf male (from Tomlinson, 1973). Scale bars in μm .

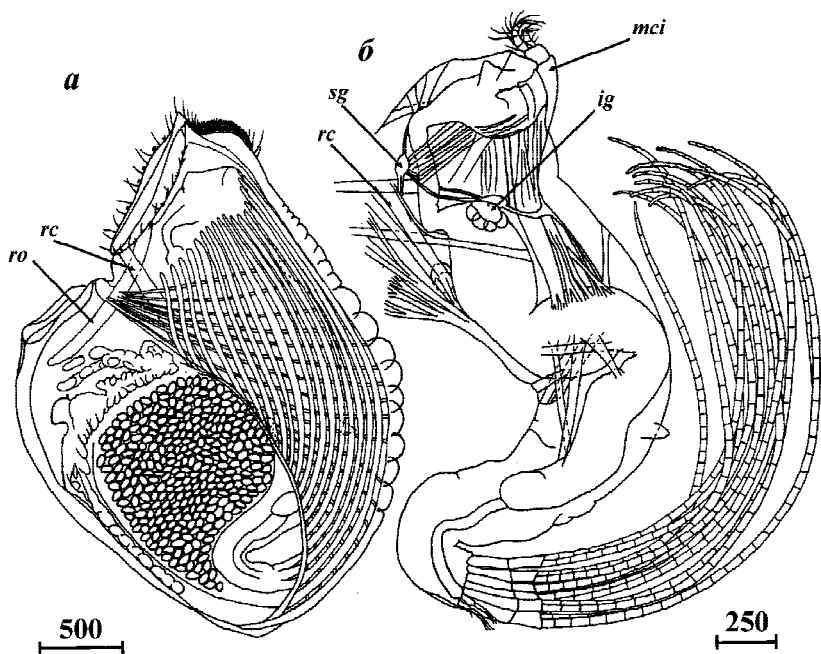


Рис. 115. *Kochlorinopsis discoporellae*. Самка. *a* — общий вид сбоку, видны мускулатура мантии, яичник и яйца; *б* — внутреннее тело (мантия удалена) (по: Stubbings, 1967 и Tomlinson, 1969). Обозначения: *ig* — подпищеводный ганглий; *mci* — ротовая усоножка; *rc* — мышца *retractor corporis*; *ro* — мышца *retractor orificii*; *sg* — надпищеводный ганглий. Масштаб в мкм.

Fig. 115. *Kochlorinopsis discoporellae*, female. *a* — general view, lateral, with mantle muscles, ovary and eggs; *b* — body proper (mantle removed) (from Stubbings, 1967 and Tomlinson, 1969). Abbreviations: *ig* — infraoesophageal ganglion; *mci* — mouth cirrus; *rc* — *retractor corporis* muscle; *ro* — *retractor orificii* muscle; *sg* — supraoesophageal ganglion. Scale bars in μm .

Род *Kochlorinopsis* Stubbings 1967
***Kochlorinopsis discoporellae* Stubbings 1967**

Рис. 115

Stubbings, 1967: 302; Tomlinson, 1969: 77–79.

ДИАГНОЗ. Lithoglyptidae с тремя парами терминальных усоножек, без мышцы *retractor pallii rostralis*, оперкулярные утолщения прямые, без заметных задних выростов, покрыты двойными и сложными зубчиками и щетинками. Латеральные полосы отсутствуют.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Западная Африка (Сенегал, Гвинея, Кот-д-Ивуар, Гана и Габон), сублитораль. Хозяева — мшанки: *Discoporella umbellata* и 3 вида из рода *Cupuladria*.

Семейство Trypetesidae Krüger 1940

Род *Trypetesa* Norman 1903
***Trypetesa caveata*† Tomlinson 1963**

Рис. 147

Tomlinson, 1963a: 164–166; 1969: 141.

Поскольку этот вид ископаемый, а его родовая принадлежность не может быть установлена с полной уверенностью (по крайней мере, для меня), его описание приводится вместе с другими ископаемыми видами (см. далее).

***Trypetesa habei* Utinomi 1962**

Рис. 116

Utinomi, 1962: 399; Tomlinson, 1969: 129–132.

ДИАГНОЗ. Самка билатерально симметричная, устьевой бугорок с двумя пальпами, апертуральные губы равной длины, с мелкими шипиками, лишены крупных зубцов и гребневидного воротничка, форма диска вариабельна. Карликовые самцы бутылковидные, с влагалищем для пениса.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Юго-западная Япония, литораль и сублитораль. Хозяева: раковины гастропод, занятые раками отшельниками: *Chlorostoma nigerrimum*, *Monilea* sp., *Tectus conus*, *Tegula rustica*.

***Trypetesa lampas* (Hancock 1849)**

Рис. 117

Turquier, 1967a: 76–78; 1987: 401–406; Tomlinson, 1969: 127–129; Колбасов, Хёр, 2001: 525–533.

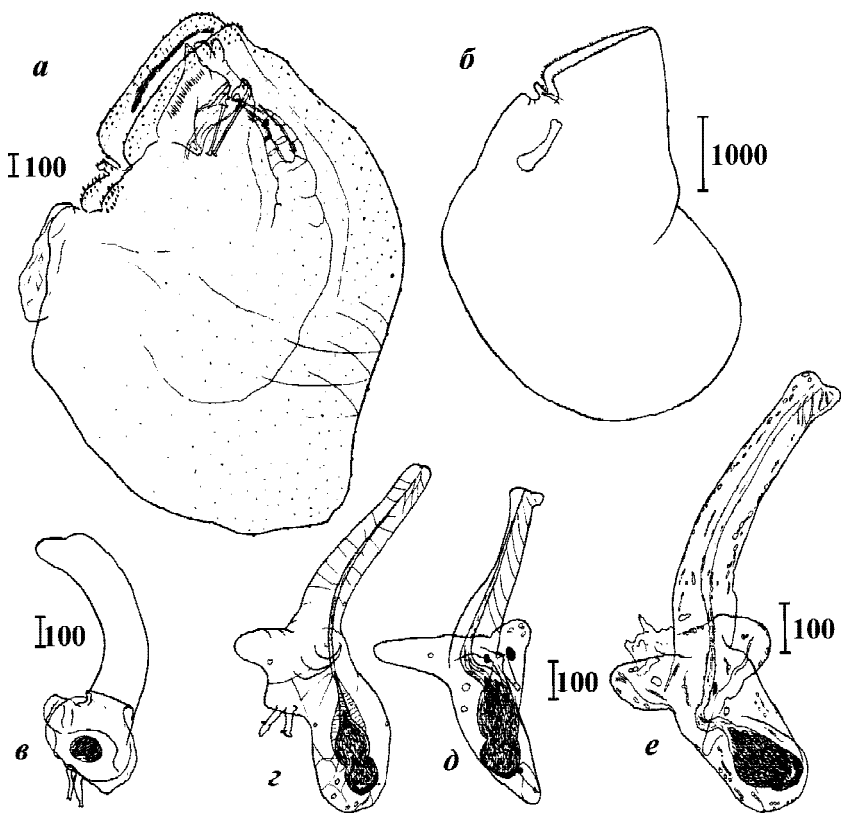


Рис. 116. *Trypetesa habei*. Общая морфология, *a, б* — самка, *в-е* — карликовый самец. *a, б* — общий вид сбоку; *в-г* — общий вид (по: Tomlinson, 1969). Масштаб в мкм.

Fig. 116. *Trypetesa habei*. General morphology, *a, б* — female, *в-е* — dwarf male. *a, б* — general view, lateral; *в-г* — general view (from Tomlinson, 1969). Scale bars in μm .

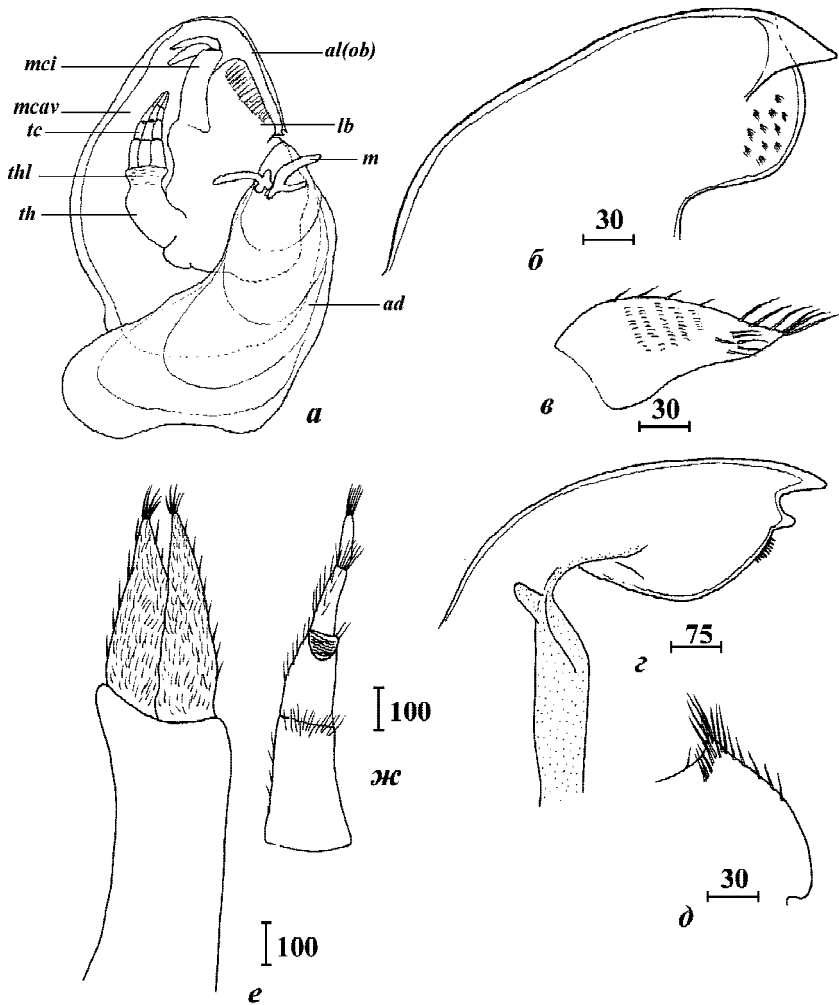


Рис. 117. *Trypetesa lampas*. Самка, общая морфология: *a* — общий вид (схема); *б* — мандибула; *в* — мандибулярный щупик; *г* — максиллула; *д* — максилла; *е* — ротовая усоножка; *ж* — III (II терминальная) усоножка (по: Колбасов, Хёг, 2001). Обозначения: *ad* — диск; *al(ob)* — апертуральные губы с оперкулярными утолщениями; *lb* — лабрум; *m* — карликовые самцы; *mcav* — мантийная полость; *mci* — ротовая усоножка; *tc* — терминальные усоножки; *th* — торакс; *thl* — рудиментарные торакальные складки. Масштаб в мкм.

Fig. 117. *Trypetesa lampas*. Female, general morphology: *a* — general view (scheme); *б* — mandible; *в* — mandibular palp; *г* — maxillule; *д* — maxilla; *е* — mouth cirrus; *ж* — cirrus III (terminal cirrus II) (from Колбасов, Хёг, 2001). Abbreviations: *ad* — disk; *al(ob)* — apertural lips with opercular bars; *lb* — labrum; *m* — dwarf males; *mcav* — mantle cavity; *mci* — mouth cirrus; *tc* — terminal cirri; *th* — thorax; *thl* — rudimantal thoracic lappets. Scale bars in μm .

как *Alcippe lampas* Hancock, 1849: 314; *Alcippe lampas gigantea* Berndt, 1907b: 289.

ДИАГНОЗ. Оперкулярная область сжата с боков, расположена перпендикулярно поверхности раковины хозяина, диск сжат в дорсо-вентральном направлении и параллелен поверхности раковины. Взрослые самки превышают 8 мм в длину, билатерально симметричные. Самцы с развитым пенисом, прикрепляются только к диску самок. Науплиальные личинки свободноплавающие.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Северная Атлантика: Средиземное море, побережье Западной Европы (от Испании до юга Норвегии), Британские острова, восточное побережье США, сублитораль. Хозяева: разнообразные раковины гастропод, чаще *Buccinidae*, занятые раками отшельниками.

***Trypetesa lateralis* Tomlinson 1953**

Рис. 118

Tomlinson, 1953: 374; 1955: 98–113; 1969: 132–133.

ДИАГНОЗ. Тело самки сжато с боков, не более 5 мм в длину, не билатерально симметричный мантийный мешок с наружным выростом на левой стороне, правая апертуральная губа больше левой. Карликовые самцы прикрепляются к диску самки или к норке у наружного выроста мантии, пенис не обнаружен. Свободноплавающие науплиусы отсутствуют.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Калифорния, литораль. Хозяева: раковины гастропод, преимущественно рода *Tegula*, занятые раками отшельниками.

***Trypetesa nassarioides* Turquier 1967**

Рис. 119

Turquier, 1967a: 78–84; Tomlinson, 1969: 134.

ДИАГНОЗ. Населяет только район колюмеллы раковины, форма тела повторяет ее форму, т.е. спирально закручена, прикрепительная поверхность узкая, напоминает раздвоенную ленту, небольшие двойные или тройные зубчики расположены вблизи от апертуральных губ, устьевой бугорок отсутствует. Карликовый самец с пенисом.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Роскофф (Франция), сублитораль. В раковинах гастропод родов *Mangelia*, *Nassarius*, *Trophon*, занятых раками отшельниками.

***Trypetesa spinulosa* Turquier 1976**

Рис. 120

Turquier, 1976: 560–570.

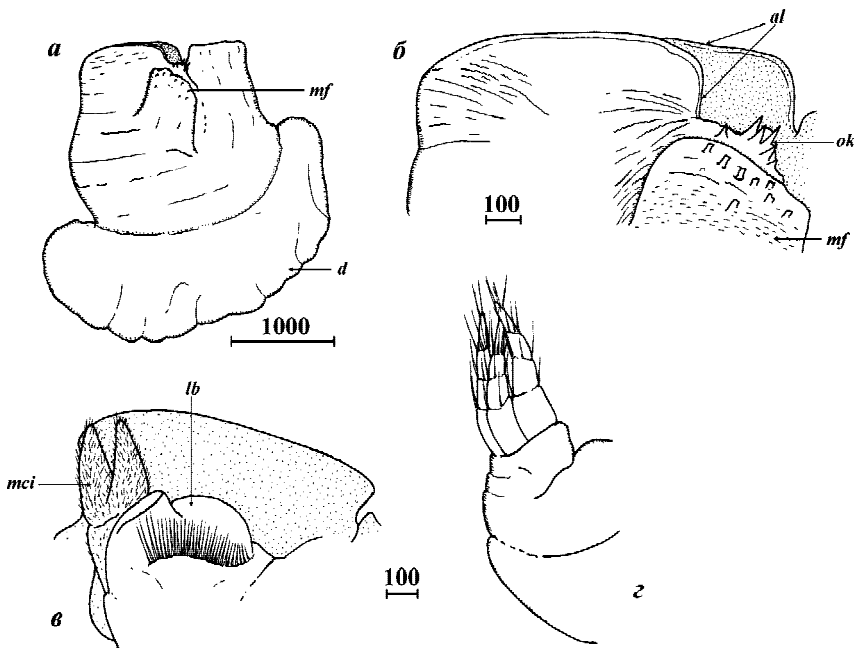


Рис. 118. *Trypetesa lateralis*. Самка. *a* — общий вид сбоку; *б* — оперкулярная область сбоку, левая сторона; *в* — ротовой конус; *г* — торакс с терминальными усоножками. Обозначения: *al* — апертуральные губы; *d* — диск; *lb* — лабрум; *mci* — ротовые усоножки; *mf* — наружный вырост мантийного мешка; *ok* — устьевой бугорок. Масштаб в мкм.

Fig. 118. *Trypetesa lateralis*. Female. *a* — general view, lateral; *б* — opercular area, left side, lateral; *в* — mouth cone; *г* — thorax with terminal cirri. Abbreviations: *al* — apertural lips; *d* — disk; *lb* — labrum; *mci* — mouth cirri; *mf* — external flap of mantle sac; *ok* — official knob. Scale bars in µm.

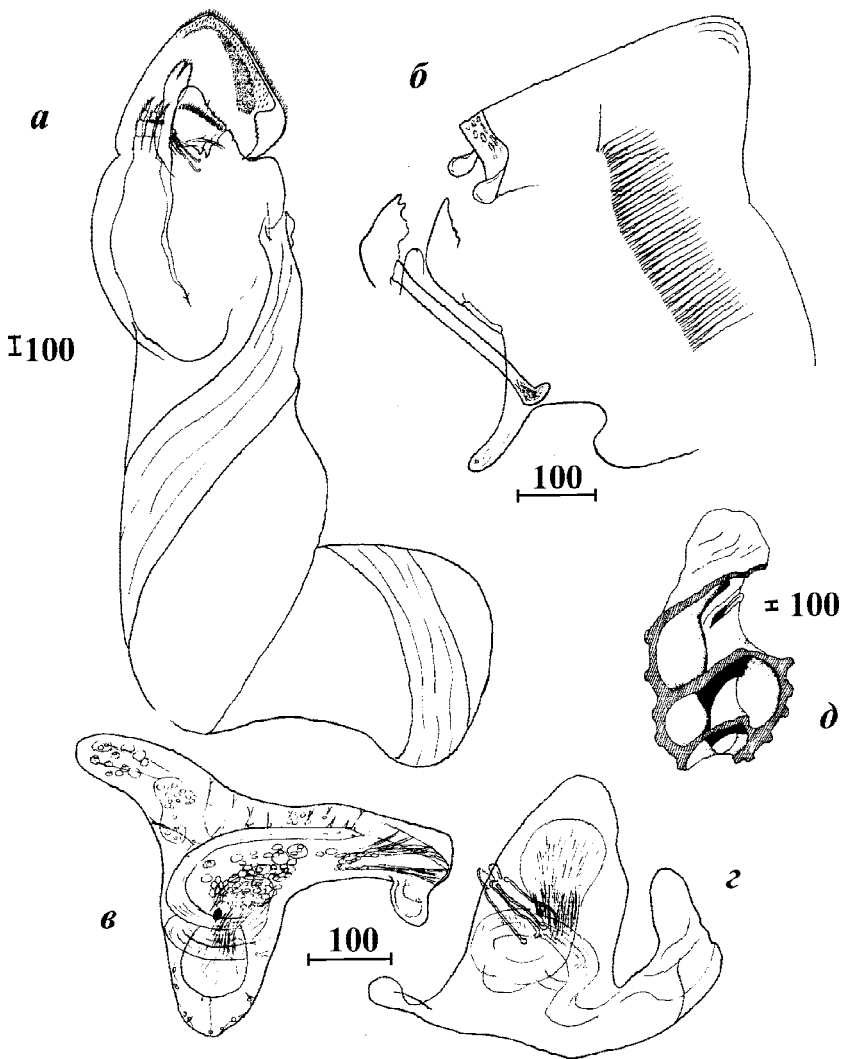


Рис. 119. *Trypetesa nassarioides*. Общая морфология. *a* — самка, общий вид сбоку; *б* — ротовые части; *в*, *z* — карликовые самцы, молодой самец «*z*» сохранил прикрепительные антеннулы; *д* — отверстие норки в колюмелле (по: Turquier, 1967a и Tomlinson, 1969). Масштаб в мкм.

Fig.119. *Trypetesa nassarioides*. General morphology. *a* — female, lateral view; *б* — mouth parts; *в*, *z* — dwarf males, young male «*z*» retains attachment antennules; *д* — burrow in columella (from Turquier, 1967a and Tomlinson, 1969). Scale bars in μm .

ДИАГНОЗ. Апертуральные губы самки и верхняя часть мантийного мешка балатерально симметричны; апертуральные губы лишены крупных зубцов или шипов; устьевой бугорок отсутствует, имеются лишь оперкулярные пальпы; нижняя часть мантийного мешка подошвовидная. Карликовые самцы бутылковидные.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ: Юго-западное побережье Мадагаскара, литораль. Хозяева — различные раковины гастропод (в том числе *Tona* sp.), занятые раками отшельниками.

Род *Tomlinsonia* Turqueir 1985
(=*Alcippoides* Turquier et Carton 1976)
***Tomlinsonia asymetrica* (Turquier et Carton 1976)**

Рис. 121

как *Alcippoides asymetrica* Turquier, Carton: 1976: 384–389.

ДИАГНОЗ. Апертуральные губы примерно равной длины, мантийный мешок асимметричный, спирально закрученный с крыловидными выростами, ротовые конечности рудиментарны, все три пары терминальных усоножек с подушковидными бугорками. Первые три сегмента терминальных усоножек примерно равной длины и ширины.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ: Мадагаскар, юго-западный берег, средняя литораль. Хозяева: раковины гастропод рода *Cerithium* (в колюмелле), занятые раком-отшельником *Calcinus latans*.

***Tomlinsonia mclaughlinae* Williams et Boyko 2006**

Рис. 122

ДИАГНОЗ. Апертуральные губы примерно равной длины, левое оперкулярное утолщение уже правого, мантийный мешок асимметричный, уплощен с боков, спирально закрученный, прикрепительный диск с мелкими бляшками, ротовые конечности рудиментарны, все три пары терминальных усоножек с подушковидными бугорками. 2-й сегмент терминальных усоножек короче, чем 1-й и 3-й, 3-й сегмент заметно уже 1-го и 2-го.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ: Филиппины, верхняя сублитораль, 0–5 м. Хозяева: разнообразные раковины гастропод (в колюмелле), занятые раками-отшельниками *Calcinus* spp.

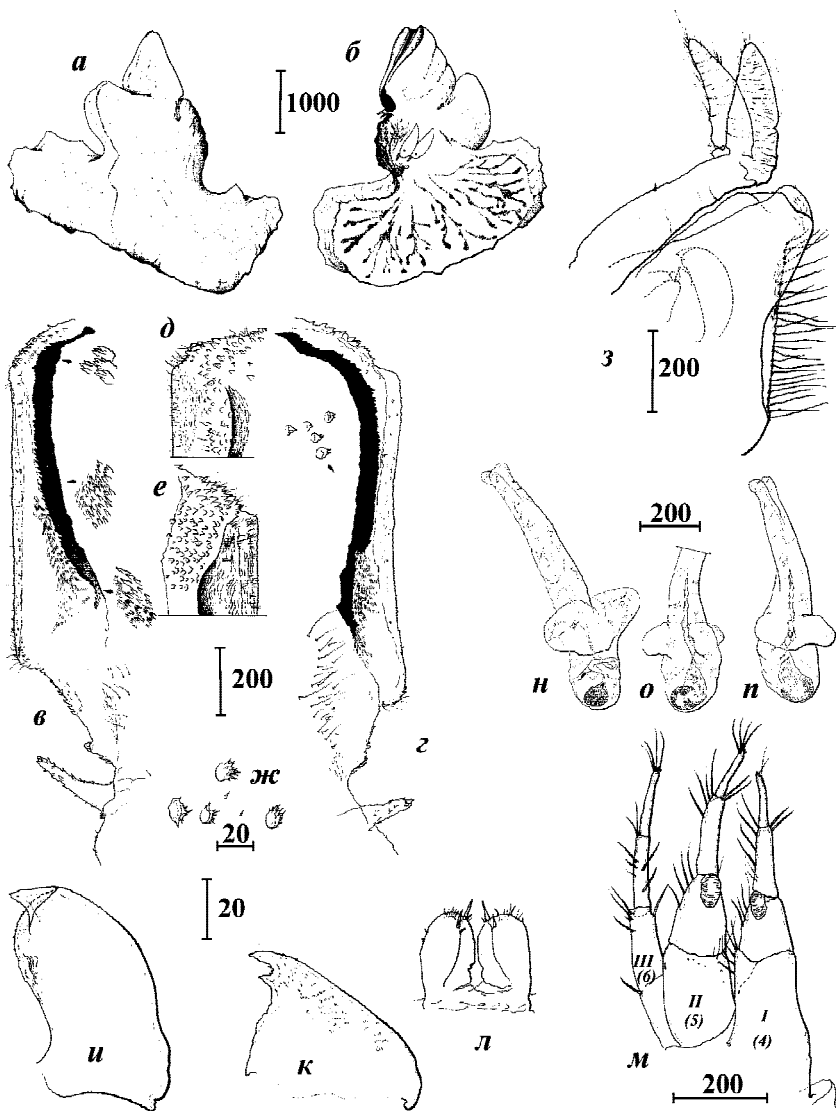


Рис. 120. *Trypetesa spinulosa*. Общая морфология, *а-м* — самка, *н-п* — карликовые самцы. *а, б* — общий вид, сзади и сбоку (с 2 осевшими циприсовидными личинками карликовых самцов); *в, г* — левая и правая апертуральные губы, внутренняя поверхность с увеличенными элементами вооружения; *д, е* — наружные участки левой и правой апертуральных губ у заднего («каринально-го») угла; *ж* — мелкие зубчики на наружной поверхности оперкулярных утолщений; *з* — ротовой конус с ротовой усоножкой; *и* — мандибула; *к* — максиллула; *л* — максиллы; *м* — внутренняя поверхность правых терминальных усоножек (римскими цифрами указаны их номера, арабскими — реальные номера, соответствующие изначальным 6 парам усоножек); *н-п* — карликовые самцы, общий вид (по: Turquier, 1976). Масштаб в мкм.

Fig. 120. *Trypetesa spinulosa*. General morphology, *а-м* — female, *н-п* — dwarf male. *а, б* — general view, rear and lateral (with 2 settled male cypris larvae); *в, г* — left and right apertural lips, inner surface with enlarged elements of armament; *д, е* — outer parts of left and right apertural lips at posterior («carinal») angle; *ж* — fine teeth (denticles) on outer surface of opercular bars; *з* — mouth cone with mouth cirrus; *и* — mandible; *к* — maxillule; *л* — maxilla; *м* — inner surface of right terminal cirri (numbered in Roman, real numbers, corresponding to ground 6 pairs of cirri, indicated in Arabic); *н-п* — dwarf males, general view (from Turquier, 1976). Scale bars in μm .

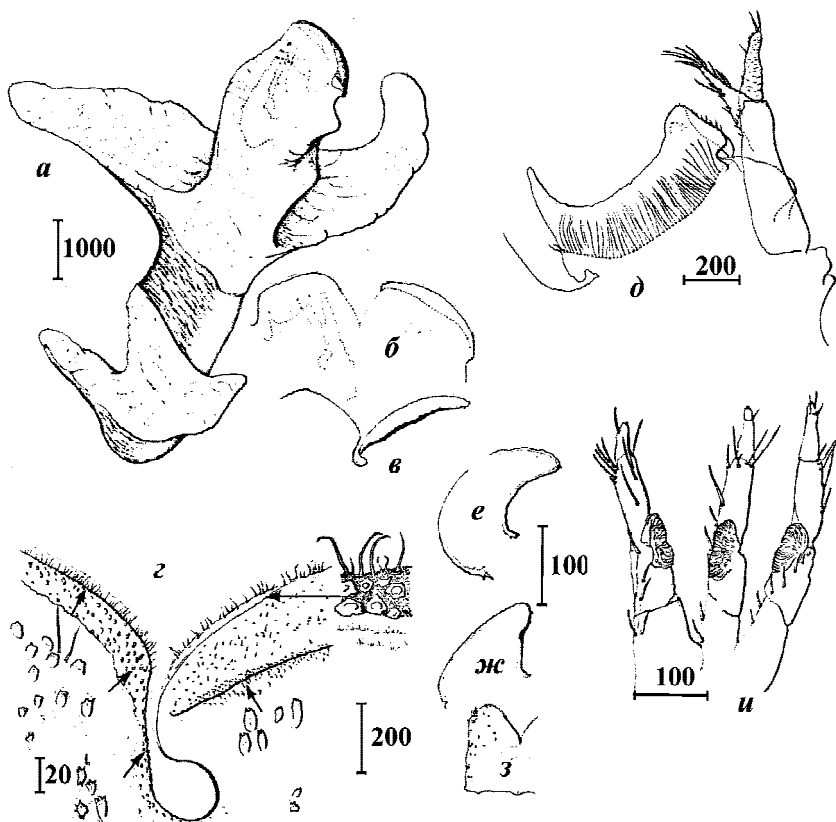


Рис. 121. *Tomlinsonia asymetrica*. Самка, общая морфология. *a* — общий вид; *б, в* — апертуральные губы, изнутри и снаружи; *з* — наружная поверхность апертуральных губ с деталями вооружения, передняя половина; *д* — ротовой конус (лабрум и ротовая усоножка); *е* — мандибула; *ж* — максиллула; *з* — максилла; *и* — левые терминальные усоножки (первая слева) (по: Turquier, Carton, 1976). Масштаб в мкм.

Fig. 121. *Tomlinsonia asymetrica*. Female, general morphology. *a* — general view; *б, в* — apertural lips, inner and outer surfaces; *з* — outer surface of apertural lips with details of armament, anterior half; *д* — mouth cone (labrum and mouth cirrus); *е* — mandible; *ж* — maxillule; *з* — maxilla; *и* — left terminal cirri (cirrus I left) (from Turquier, Carton, 1976). Scale bars in μm .

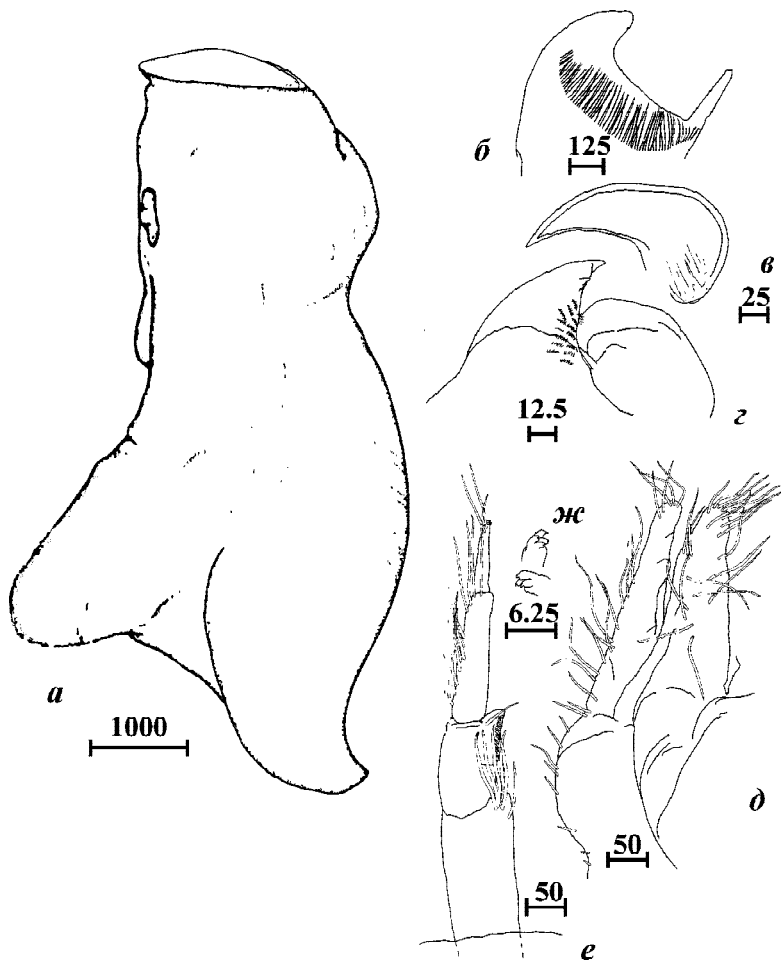


Рис. 122. *Tomlinsonia mclaughlinae*. Самка, общая морфология. *a* — общий вид; *б* — лабрум; *в* — мандибула; *з* — максиллула и максилла; *д* — ротовая усоножка; *е* — терминальная усоножка; *ж* — терминальные крючки терминальных усоножек (по: Williams & Boyko, 2006). Масштаб в мкм.

Fig. 122. *Tomlinsonia mclaughlinae*. Female, general morphology. *a* — general view; *б* — labrum; *в* — mandible; *з* — maxillule and maxilla; *д* — mouth cirrus; *е* — terminal cirrus; *ж* — terminal hooks of terminal cirrus (from Williams & Boyko, 2006). Scale bars in μm.

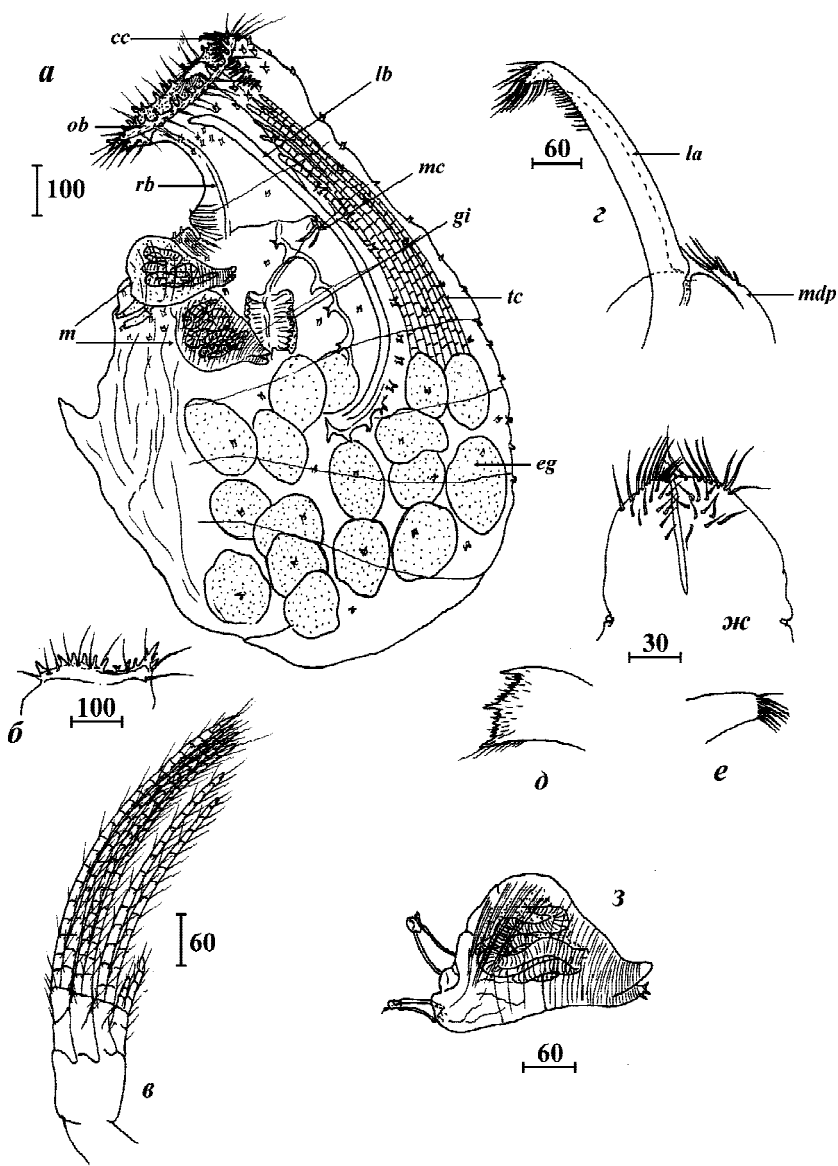


Рис. 123. *Austrtralphialus melampygos*. *a* — самка, общий вид сбоку; *б* — левое оперкулярное утолщение; *в* — дистальный конец торакса с терминальными усоножками (ювениль); *г* — ротовой конус сбоку; *д* — мандибула; *е* — максиллула; *ж* — максиллы; *з* — карликовый самец. Обозначения: *cc* — гребневидный воротничок; *eg* — яйца; *gi* — терка; *la* — лабрум; *lb* — латеральная полоса; *m* — карликовый самец; *mc* — ротовой конус; *mdp* — мандибулярный щупик; *ob* — оперкулярные утолщения; *rb* — усиливающая полоса; *tc* — терминальные усоножки. Масштаб в мкм.

Fig. 123. *Austrtralphialus melampygos*. *a* — female, general view, lateral; *б* — left opercular bar; *в* — distal end of thorax with terminal cirri (juvenile); *г* — mouth cone, lateral view; *д* — mandible; *е* — maxillule; *ж* — maxillae; *з* — dwarf male. Abbreviations: *cc* — comb collar; *eg* — eggs; *gi* — gizzard; *la* — labrum; *lb* — lateral bar; *m* — dwarf male; *mc* — mouth cone; *mdp* — mandibular palp; *ob* — opercular bars; *rb* — reinforcing bar; *tc* — terminal cirri. Scale in μm .

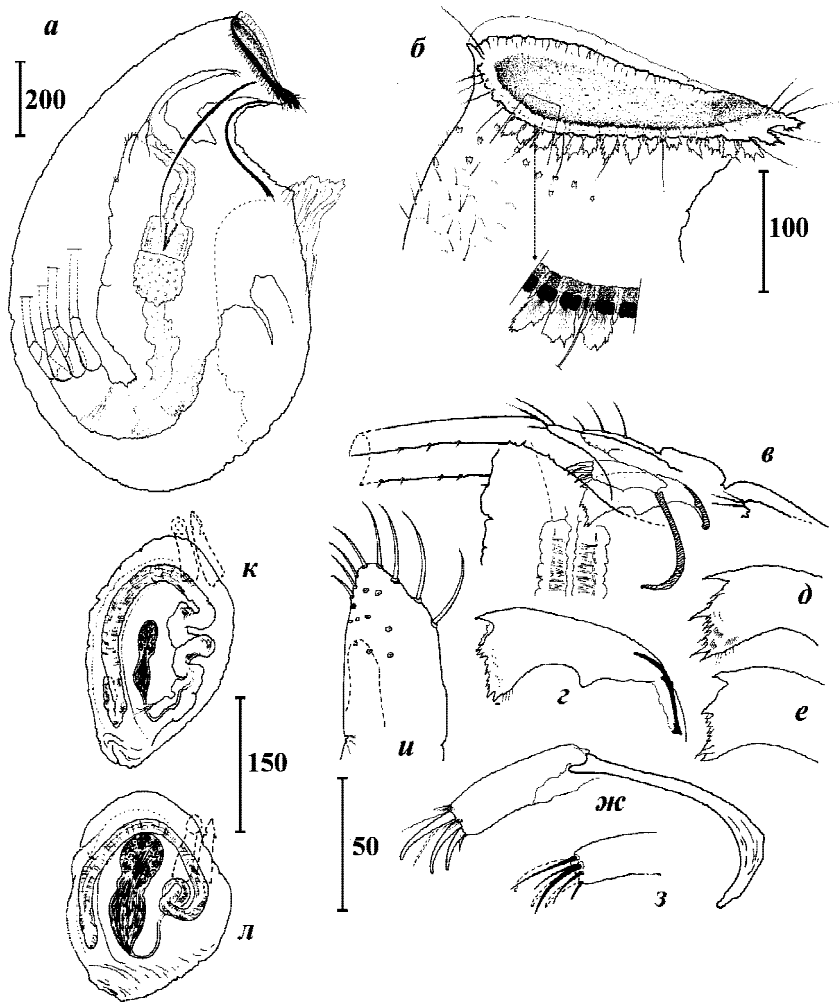


Рис. 124. *Australophialus pecorus*. Общая морфология, *a-u* — самка, *к, л* — карликовый самец. *a* — общий вид сбоку; *б* — оперкулярная область с увеличенной деталью края оперкулярных утолщений; *в* — ротовой конус сбоку, верхушка лабрума не изображена; *г-е* — мандибулы; *ж, з* — максиллулы; *и* — максилла; *к* — взрослый самец; *л* — молодой самец (по: Turquier, 1985a). Масштаб в мкм.

Fig. 124. *Australophialus pecorus*. General morphology, *a-u* — female, *к, л* — dwarf male. *a* — general view, lateral; *б* — opercular area with enlarged detail of edge of opercular bars; *в* — mouth cone, lateral view, tip of labrum not shown; *г-е* — mandibles; *ж, з* — maxillules; *и* — maxilla; *к* — adult male; *л* — young male (from Turquier, 1985a). Scale bars in μm .

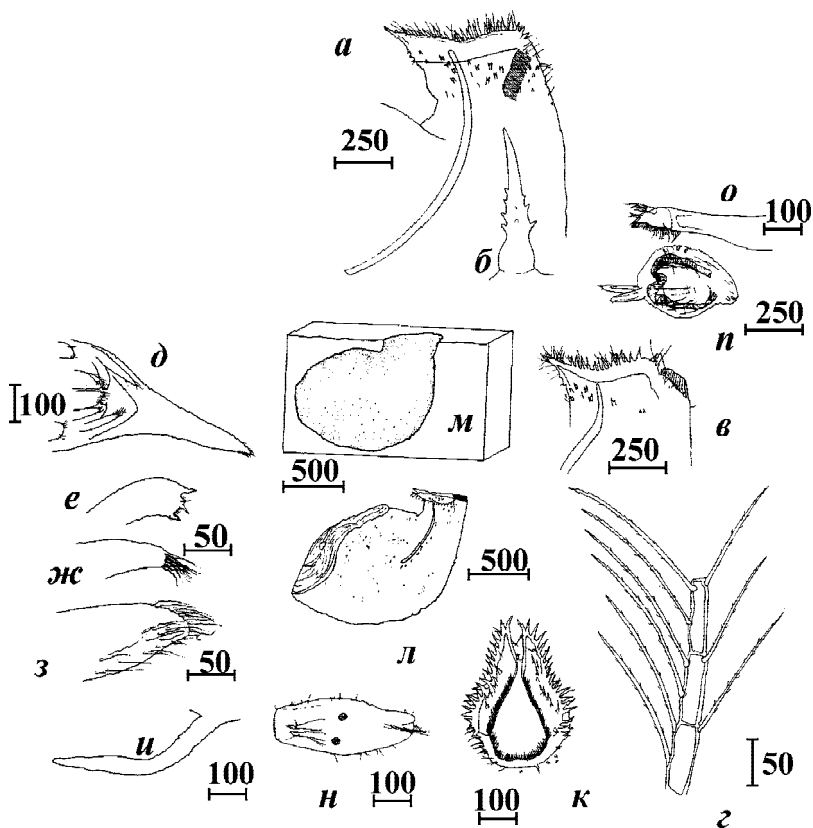


Рис. 125. *Australophilalus tomlinoni*. Общая морфология, а-л — самка; м — норка; н — циприсовидная личинка; о, п — карликовый самец. а, в — оперкулярная область; б — зубчик оперкулярных утолщений; г — срединные сегменты IV пары терминальных усоножек; д — ротовой конус с вентральной стороны; е — мандибула; ж — максиллула; з — максилла; и — дорсальный вырост тела; к — оперкулярные утолщения сверху; л — общий вид сбоку; м — срез через норку; н — циприсовидная личинка с вентральной стороны; о — прикрепительная антеннула; п — карликовый самец сбоку (по: Newman, Ross, 1971). Масштаб в мкм.

Fig. 125. *Australophilalus tomlinoni* (Newman et Ross). General morphology, а-л — female; м — burrow; н — cypris larva; о, п — dwarf male. а, в — opercular area; б — tooth of opercular bars; г — middle segments of terminal cirrus IV; д — mouth cone, ventral side; е — mandible; ж — maxillule; з — maxilla; и — dorsal process of body; к — opercular bars, top view; л — general view, lateral; м — section of burrow; н — cypris larva, ventral view; о — attachment antennule; п — dwarf male, lateral view (from Newman, Ross, 1971). Scale bars in μm.

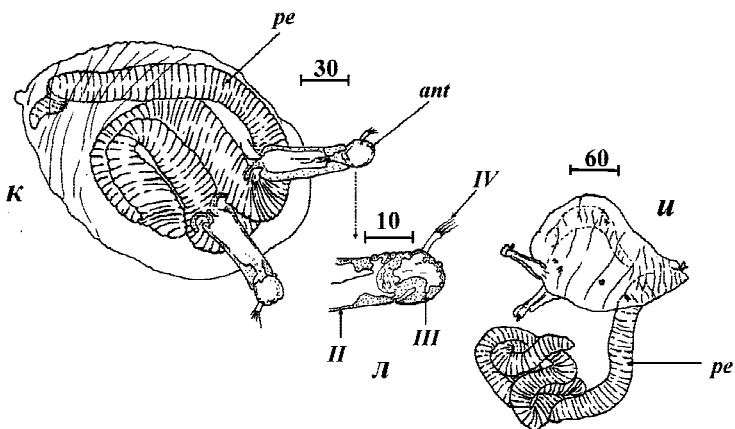
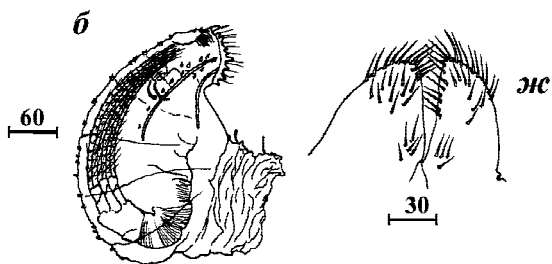
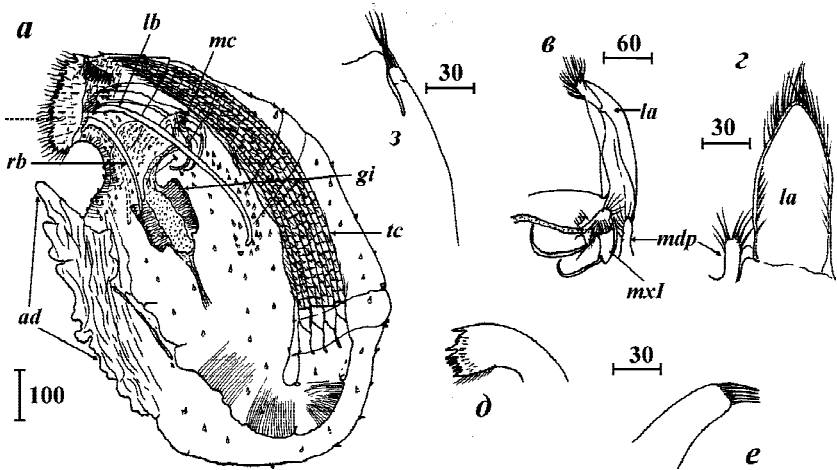


Рис. 126. *Australophialus turbonis*. Строение самки (а–з) и карликового самца (и–к). а — общий вид сбоку, вырезка на оперкулярном утолщении указана пунктиром; б — ювенильная самка, общий вид сбоку; в — ротовой конус сбоку; г — лабрум (внутренняя сторона) и мандибулярный щупик; д — мандибула; е — максиллула; жс — максиллы; з — рудиментарная ротовая усоножка; и — зрелый карликовый самец сбоку, пенис снаружи; к — молодой карликовый самец вентрально, пенис внутри мантии; л — дистальный конец прикрепительной антеннулы (сегменты пронумерованы). Обозначения: ad — прикрепительный диск; ant — прикрепительные антеннулы; gi — терка; la — лабрум; lb — латеральная полоса; mc — ротовой конус; mdp — мандибулярный щупик; mxl — максиллула; pe — пенис; rb — усиливающая полоса; tc — терминальные усоножки. Масштаб в мкм.

Fig. 126. *Australophialus turbonis*. Morphology of female (a–z) and dwarf male (и–к). а — general view, lateral, notch on opercular bar indicated by dotted line; б — juvenile female, general view, lateral; в — mouth cone, lateral view; г — labrum (inner side) and mandibular palp; д — mandible; е — maxillule; жс — maxillae; з — rudimentary mouth cirrus; и — mature dwarf male, lateral view, penis outside; к — young dwarf male, ventral view, penis inside mantle; л — distal end of attachment antennule (segments numbered). Abbreviations: ad — attachment disk; ant — attachment antennules; gi — gizzard; la — labrum; lb — lateral bar; mc — mouth cone; mdp — mandibular palp; mxl — maxillule; pe — penis; rb — reinforcing bar; tc — terminal cirri. Scale bars in μm .

Отряд Cryptophialida Kolbasov, Newman et Høeg ord. nov.
Семейство Cryptophialidae Gerstaecker 1866-1879

Род *Australophialus* Tomlinson 1969
***Australophialus melampygos* (Berndt 1907)**

Рис. 123

Как *Cryptophialus melampygos* Berndt, 1907b: 288; Batham & Tomlinson, 1965: 142–153; Newman & Ross, 1971: 27–28.

Australophialus melampygos Tomlinson, 1969: 118–119.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения без вырезки, с четкими простыми коническими зубчиками, передний («ростральный») край вытянут.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Новая Зеландия, во многих видах гагтропод, двустворчатых моллюсков, хитонов и одна находка в торациковом усоногом *Elminius plicatus*.

***Australophialus pecorus* Turquier 1985**

Рис. 124

Turquier, 1985a: 152–166.

ДИАГНОЗ. Опекулярные утолщения сердцевидные, вытянуты к переднему концу, покрыты широкими зубчиками неправильной формы с пильчатым краем, между которыми расположены мелкие шипики.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Гибралтар, 90–390 м. Хозяева — батинальные кораллы: *Caryophyllia cyathus*, *Errina asperata* и *Madrepora oculata*.

***Australophialus tomlinsoni* (Newman et Ross 1971)**

Рис. 125

Как *Cryptophialus tomlinsoni* Newman & Ross, 1971: 25–28.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с шипиовидными зубцами, которые в 3–4 раза длиннее, чем шире, их боковые края зубчатые.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Антарктика (61°25' ю.ш., 56°30' з.д.; 60°47' ю.ш., 53°30' з.д.; 72°55' ю.ш., 175°30' в.д.) 300–641 м. Хозяева: в домиках торацикового усоногого *Bathylasma corolliforme*, мшанки, мертвые кораллы.

***Australophialus turbonis* (Barnard 1925)**

Рис. 126

Как *Cryptophialus turbonis* Barnard, 1925: 5; Newman & Ross, 1971: 26.

Australophialus turbonis Tomlinson, 1969: 121–125; 1987: 66.

Для данного вида неизвестен типовой материал. Дело в том, что институт, куда он был депонирован Барнардом в 1925 г., несколько раз под-

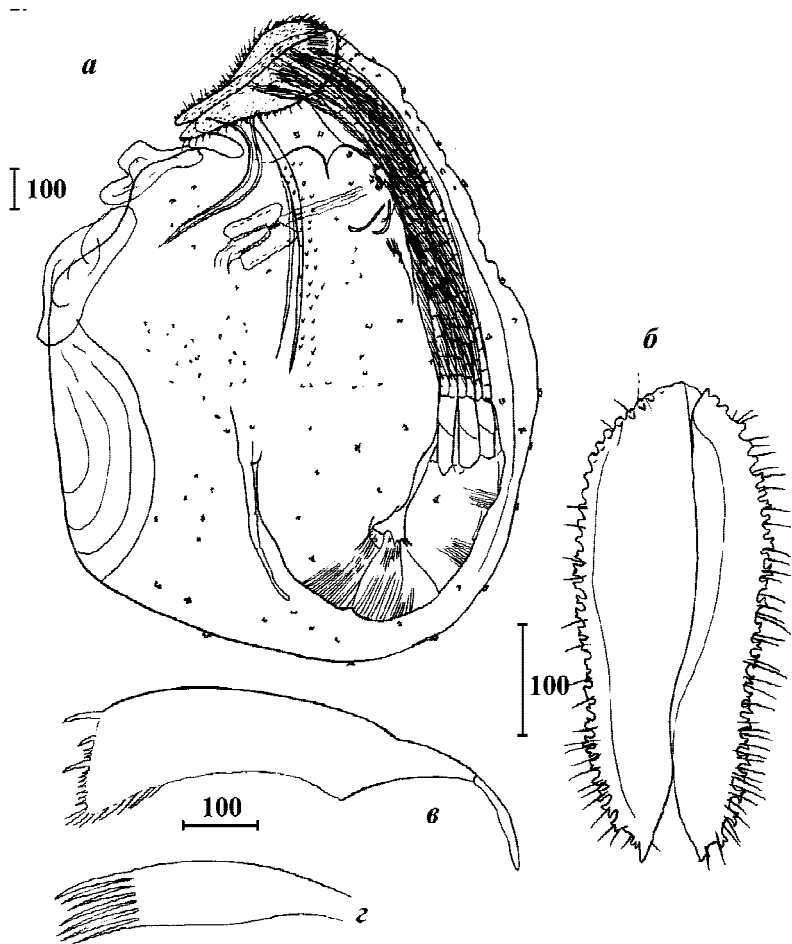


Рис. 127. *Australophialus utinomii*. Самка. *a* — общий вид сбоку; *б* — оперкулярные утолщения сверху; *в* — мандибула; *г* — максиллула (по: Tomlinson, 1969). Масштаб в мкм.

Fig. 127. *Australophialus utinomii*, female. *a* — general view, lateral; *б* — opercular bars, top view; *в* — mandible; *г* — maxillule (from Tomlinson, 1969). Scale bars in μm .

вергался реорганизации, в ходе которой он и был утерян (Tomlinson, 1969). Тем не менее, Томлинсону удалось получить материал из типового места нахождения (Залив Фэлш (False Bay), из *Turbo sarmaticus*), который был также исследован мною.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с четкой и узкой вырезкой каплевидной формы, отстоящей на 1/3 общей длины от переднего края, покрыты частыми и мелкими простыми зубчиками и щетинками. Мандибула с 4–5 зубами.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Южная Африка. Хозяева: гастроподы *Burnupena cincta*, *Burnupena limbosa*, *Thais rudolphi* и *Turbo sarmaticus*.

***Australophtialus utinomii* Tomlinson 1969**

Рис. 127

Tomlinson, 1969: 119–121.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с прямым боковым краем, лишены крупных простых зубчиков или шипов, несут многочисленные мелкие двойные зубчики. Латеральные полосы ассоциированы с многочисленными и мелкими простыми зубчиками практически по всей длине.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Южная Африка, из гастроподы *Dinoplax gigas*.

Род *Cryptophtialus* Darwin 1854 ***Cryptophtialus cordylacis* Tomlinson 1969**

Рис. 128

Tomlinson, 1969: 114–117.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с тремя широкими и короткими волнообразными выростами, каждый из которых вооружен большим числом длинных игловидных зубцов. Шейка длинная, более 1/3 от общей длины. Нижний конец латеральных полос с толстым гребнем, несущим когтевидные зубцы.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Маршалловы о-ва из коралла *Distichopora nitida*.

***Cryptophtialus coronatus* Tomlinson 1960**

Рис. 129

Tomlinson, 1960: 404–409; 1969: 94–96.

Диагноз. Оперкулярные утолщения с тремя массивными выростами, покрытыми зубчиками, задний вырост меньше переднего и среднего. Шейка относительно короткая 1/4–1/3 от общей длины. Томлинсон (Tomlinson, 1960, 1969) также указывает в диагнозе на то, что нижний конец

левой латеральной полосы ассоциирован с группой простых зубчиков (?), тогда как нижний конец правой латеральной полосы — нет, признак, на мой взгляд, весьма сомнительный.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Западная Африка (Сенегал), указанная глубина — 6 м. Хозяева: гастроподы *Haliotis tuberculata* и *Thais* (= *Pourpres*) *neritoides* (= *T. nodosa*); усоногий рак *Balanus tintinnabulum*.

***Cryptophtialus coronophorus* Smyth 1986**

Рис. 130

Smyth, 1986: 146–152.

Диагноз. Оперкулярные утолщения с четырьмя длинными и острыми выростами, формирующими короновидную структуру, каждый вырост с 0–5 острыми зубчиками по краям и щетинками. Шейка относительно длинная, около 1/3–1/2 от общей длины. Нижний конец латеральных полос ассоциирован с несколькими простыми и двойными загнутыми зубцами (данные СЭМ).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Остров Гуам, 0–0,5 м. Хозяева: раковины гастропод *Bursa buffonia*, *Cantharus undosus*, *Chicoreus brunneus*, *Drupa arachnoides*, *D. morum*, *D. ricinus*, *Morula granulata*, *Thais armigera*, *T. tuberosa*, *Trochus niloticus*, *T. ochroleucus*, *Turbo setosus*, *Vasum turbinellus* занятые моллюсками, раками отшельниками или пустые.

***Cryptophtialus epacrus* Tomlinson 1973**

Рис. 131

Tomlinson, 1973: 283–286.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения очень толстые, с мощным зубчатым выростом посредине и двумя более мелкими кпереди от него, покрытыми простыми крупными зубцами. Нижний конец латеральных полос не ассоциирован со специальными зубами. Мандибула с 2 зубами (считая нижний край).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Архипелаг Туамото, в гастроподе *Turbo setosus*.

***Cryptophtialus gantsevichi* Kolbasov 2003**

Рис. 132, 133

Колбасов, 2003: 17–20.

ДИАГНОЗ. Оперкулярная шейка около 1/4–1/3 общей длины; оперкулярные утолщения с 4 выростами, из которых срединные наибольшие, задний («каринальный») вырост короткий, состоит из двух зубов; нижний конец латеральной полосы ассоциирован с зубчиками различной формы и количества.

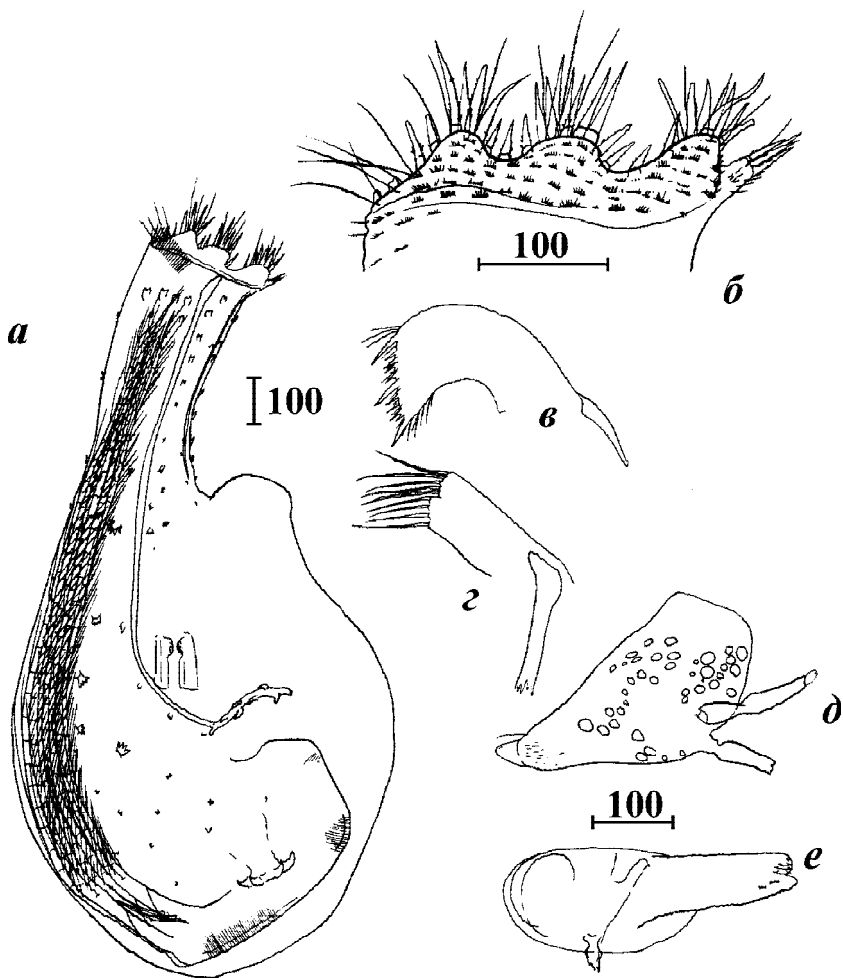


Рис. 128. *Cryptophialus cordylacis*. Общая морфология. *a* — самка, вид сбоку; *б* — левое оперкулярное утолщение; *в* — мандибула; *з* — максиллула; *д* — молодой самец; *е* — зрелый самец (по: Tomlinson, 1969). Масштаб в мкм.

Fig. 128. *Cryptophialus cordylacis*, general morphology. *a* — female, lateral view; *б* — left opercular bar; *в* — mandible; *з* — maxillule; *д* — young male; *е* — mature male (from Tomlinson, 1969). Scale bars in µm.

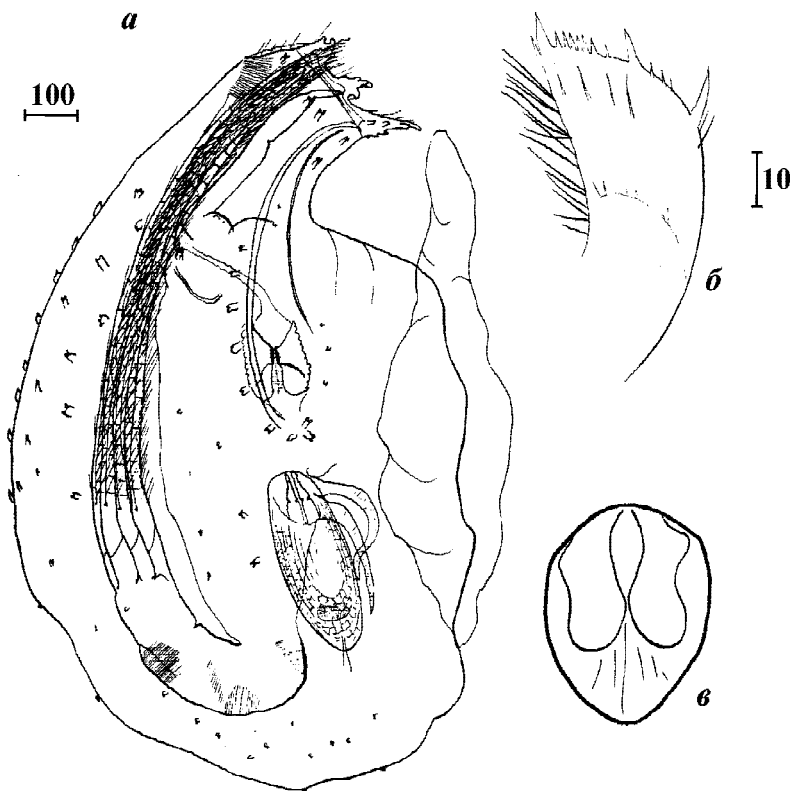


Рис. 129. *Cryptophialus coronatus*. Самка, общая морфология. *a* — общий вид сбоку с циприсовидной личинкой самца; *б* — мандибула; *в* — отверстие норки с силуэтом оперкулярных утолщений самки (по: Tomlinson, 1969). Масштаб в мкм.

Fig. 129. *Cryptophialus coronatus*, female, general morphology. *a* — general view, lateral, with male larva; *б* — mandible; *в* — burrow aperture with contained operculum of female (from Tomlinson, 1969). Scale bars in μm .

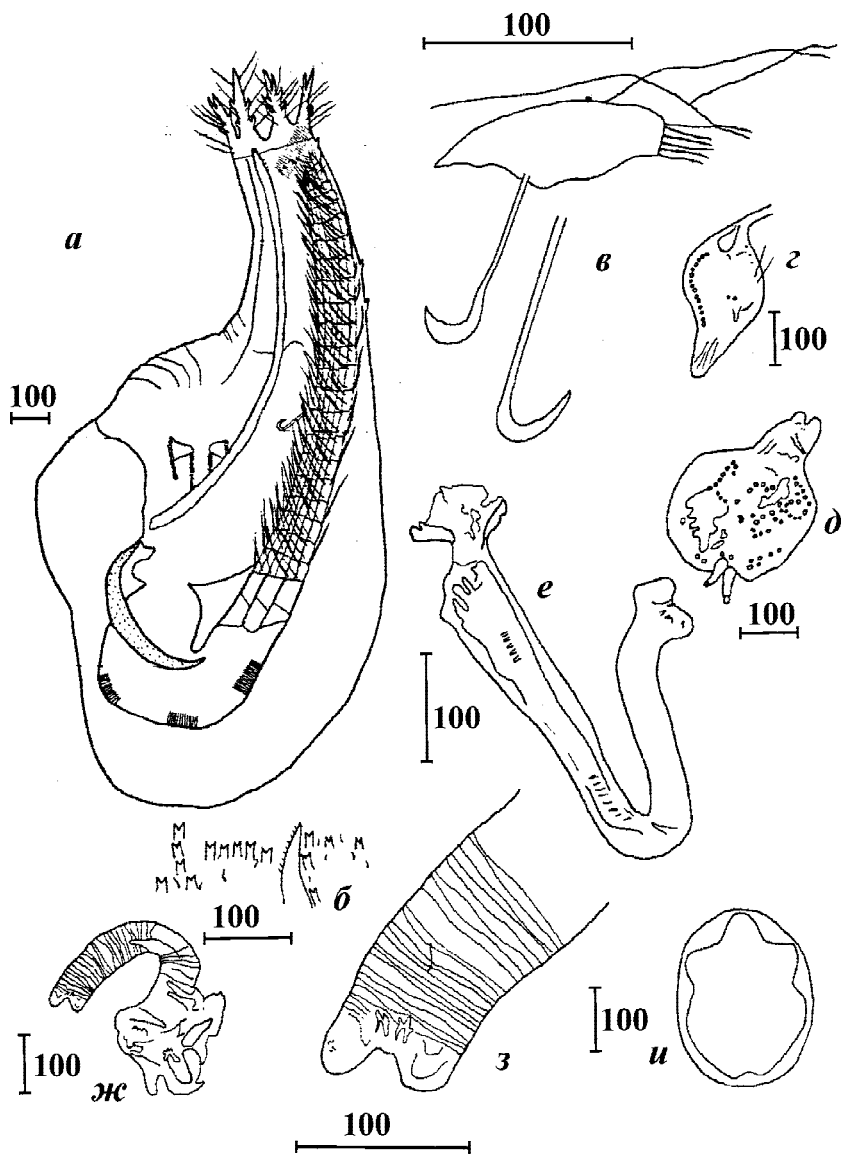


Рис. 130. *Cryptophialus coronophorus*. Общая морфология, *а-в* — самка; *д-з* — карликовый самец. *а* — общий вид сбоку; *б* — зубчики около верхней части левой латеральной полосы; *в* — ротовые части; *г* — эмбрион(?); *д* — незрелый самец; *е* — зрелый самец с поврежденным передним краем; *ж* — зрелый самец; *з* — задний конец зрелого самца «ж»; *и* — отверстие норки (по: Smyth, 1986). Масштаб в мкм.

Fig. 130. *Cryptophialus coronophorus* Smyth. General morphology, *a-b* — female; *д-з* — dwarf male. *a* — general view, lateral; *б* — teeth near upper part of left lateral bar; *в* — mouth parts; *г* — embryo (?); *д* — unmatured male; *е* — mature male with damaged rear margin; *ж* — mature male; *з* — rear end of mature male «ж»; *и* — burrow (from Smyth, 1986). Scale bars in μm .

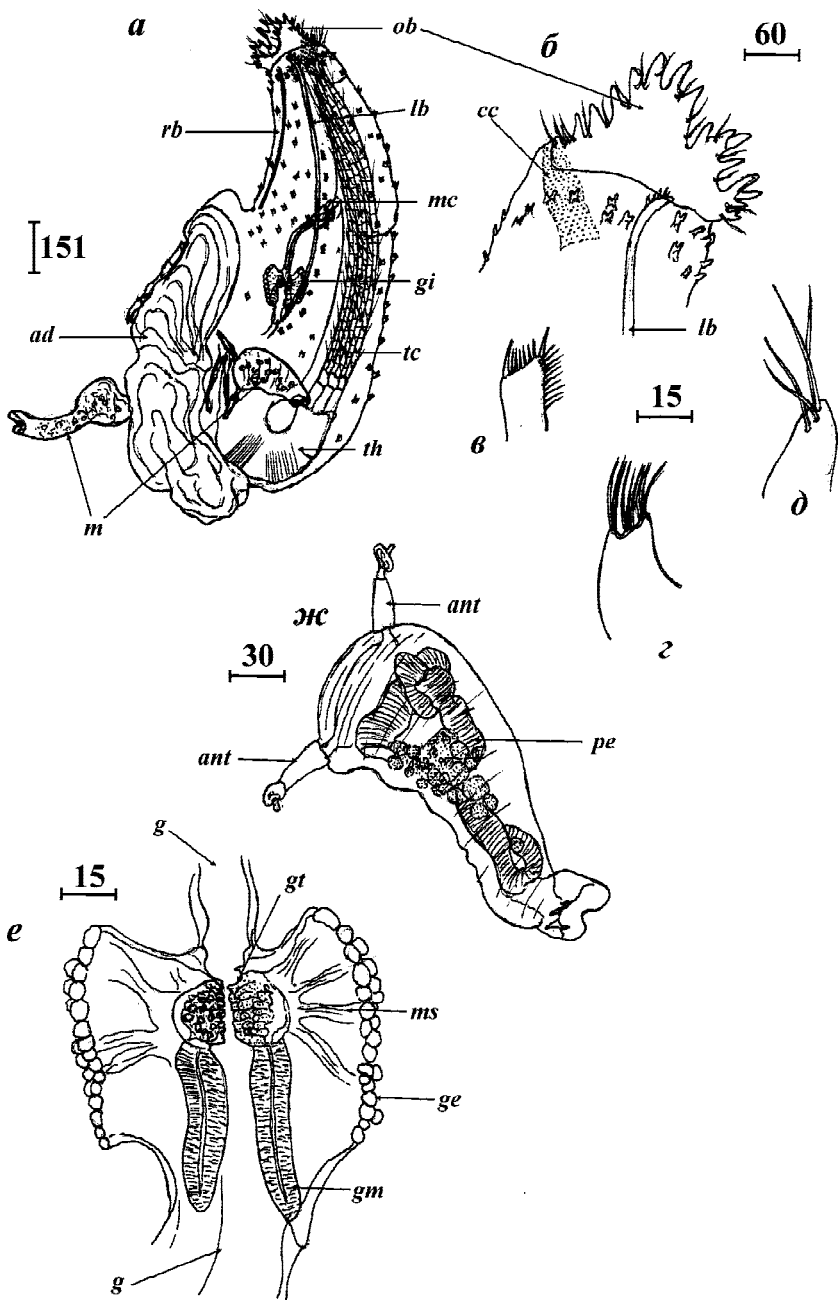


Рис. 131. *Cryptophialus epacrus*, *a-e* — самка, *ж* — карликовый самец. *a* — общий вид сбоку; *b* — левое оперкулярное утолщение; *в* — мандибула; *z* — максиллула; *d* — рудимент ротовой усоножки; *e* — кишечная терка; *ж* — самец, общий вид. Обозначения: *ad* — прикрепительный диск; *ant* — прикрепительные антеннулы; *cc* — гребневидный воротничок; *g* — кишка; *ge* — наружные клетки кишечной терки (эпителий); *gi* — кишечная терка; *gm* — мышцы в нижней части кишечной терки; *gt* — зубы кишечной терки; *lb* — латеральная полоса; *m* — карликовые самцы; *mc* — ротовой конус; *ms* — мышцы зубов кишечной терки; *ob* — оперкулярные утолщения; *pe* — пенис; *rb* — усиливающая полоса; *tc* — терминальные усоножки; *th* — торакс. Масштаб в мкм.

Fig. 131. *Cryptophialus epacrus*, *a-e* — female, *ж* — dwarf male. *a* — general view, lateral; *b* — left opercular bar; *в* — mandible; *z* — maxillule; *d* — rudimentary mouth cirrus; *e* — gizzard; *ж* — male, general view. Abbreviations: *ad* — attachment disk; *ant* — attachment antennules; *cc* — comb collar; *g* — gut; *ge* — external cells of gizzard (epithelium); *gi* — gizzard; *gm* — muscles of lower part of gizzard; *gt* — teeth of gizzard; *lb* — lateral bar; *m* — dwarf males; *mc* — mouth cone; *ms* — muscles of teeth of gizzard; *ob* — opercular bars; *pe* — penis; *rb* — reinforcing bar; *tc* — terminal cirri; *th* — thorax. Scale bars in μm .

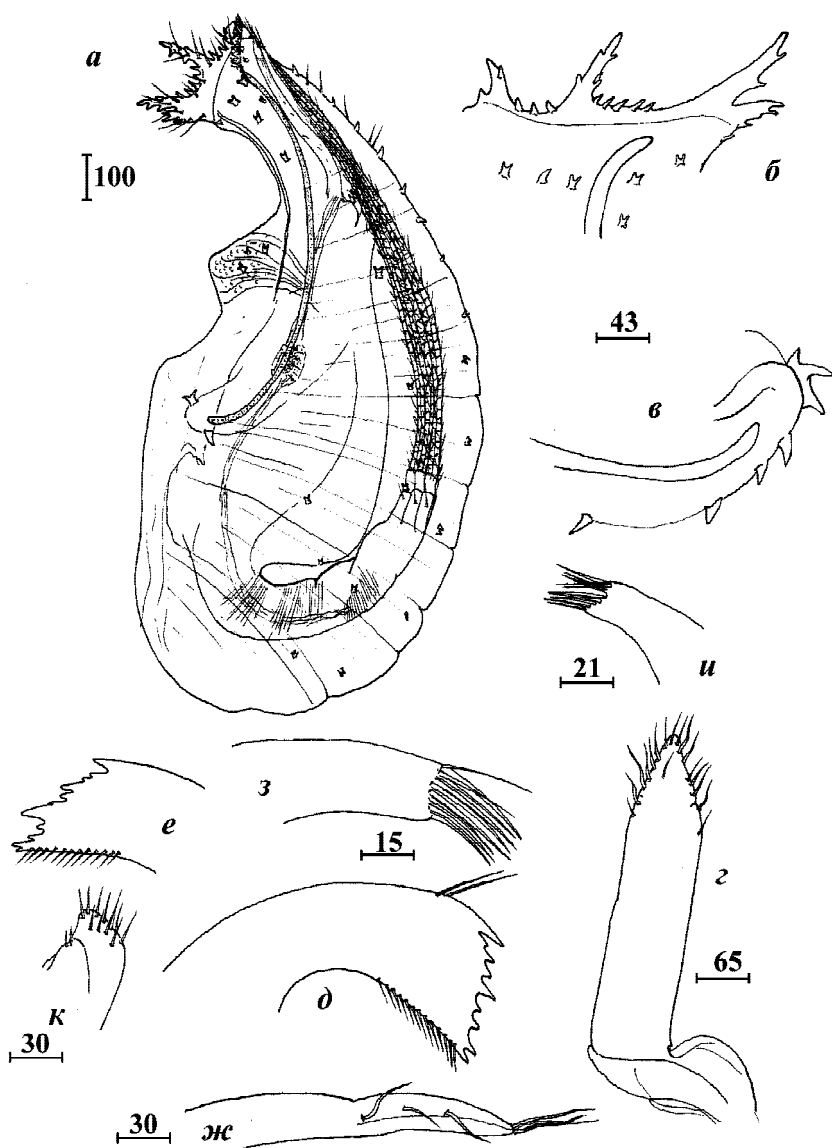


Рис. 132. *Cryptophialus gantsevichi*. Самка (голотип), общая морфология. *a* — общий вид сбоку; *b* — левое оперкулярное утолщение; *в* — нижний конец левой оперкулярной полосы; *г* — лабрум; *д, е* — мандибулы; *жс* — мандибулярный щупик; *з, и* — максиллулы; *к* — максилла (по: Колбасов, 2003). Масштаб в мкм.

Fig. 132. *Cryptophialus gantsevichi*. Female (holotype), general morphology. *a* — general view, lateral; *b* — left opercular bar; *в* — lower end of left opercular bar; *г* — labrum; *д, е* — mandibles; *жс* — mandibular palp; *з, и* — maxillules; *к* — maxilla (from Колбасов, 2003). Scale bars μm .

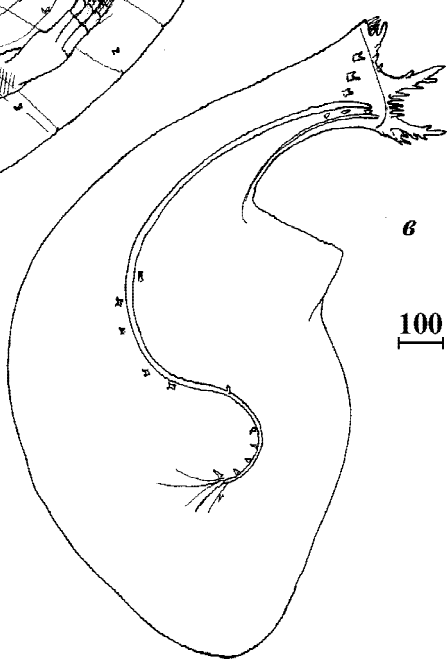
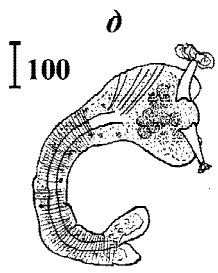
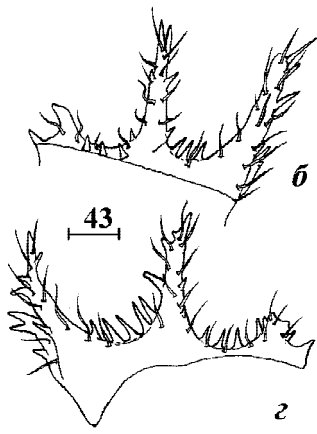
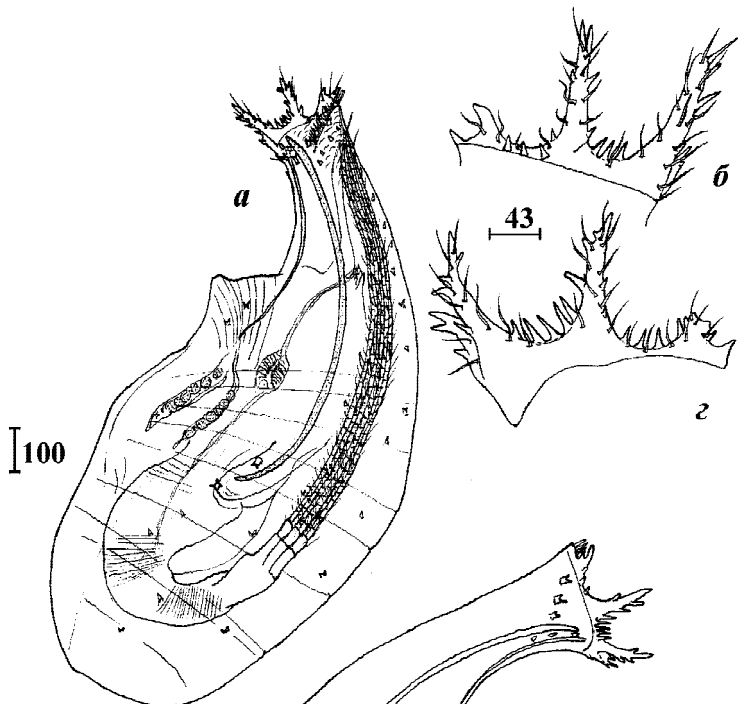


Рис. 133. *Cryptophialus gantsevichi*. Паратипы, общая морфология, *a–z* — самки, *д* — карликовый самец. *a* — общий вид сбоку; *б* — левое оперкулярное утолщение особи «*a*»; *в* — общий вид сбоку; *z* — правое оперкулярное утолщение особи «*в*»; *д* — карликовый самец, общий вид (по: Колбасов, 2003). Масштаб в МКМ.

Fig. 133. *Cryptophialus gantsevichi*. Paratypes, general morphology, *a–z* — females, *д* — dwarf male. *a* — general view, lateral; *б* — left opercular bar of specimen «*a*»; *в* — general view, lateral; *z* — right opercular bar of specimen «*в*»; *д* — dwarf male, general view (from Колбасов, 2003). Scale bars in μm .

151

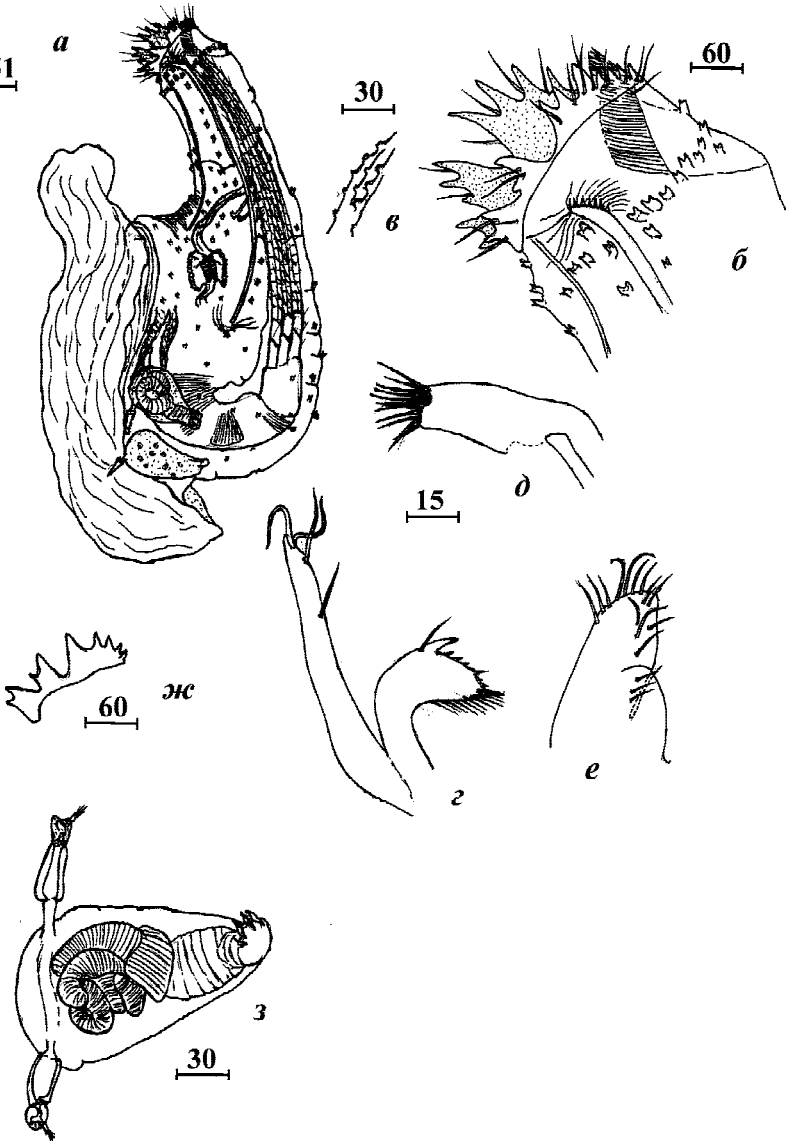


Рис. 134. *Cryptophialus heterodontus*. Общая морфология, *а-ж* — самка; *з* — карликовый самец: *а* — общий вид сбоку; *б* — оперкулярная область (верхняя часть шейки), правая сторона; *в* — поверхность мантии у основания шейки, над прикрепительным диском (видны папилловидные структуры); *г* — мандибула с щупиком; *д* — максиллула; *е* — максилла; *ж* — правое оперкулярное утолщение молодой особи; *з* — самец, общий вид. Масштаб в мкм.

Fig. 134. *Cryptophialus heterodontus*. General morphology, *a-ж* — female; *з* — dwarf male. *a* — general view, lateral; *б* — opercular area (upper part of neck), right side; *в* — surface of mantle at base of neck, under attachment disk (papillae-like structures observed); *г* — mandible with palp; *д* — maxillule; *е* — maxilla; *ж* — right opercular bar of young specimen; *з* — male, general view. Scale bars in μm .

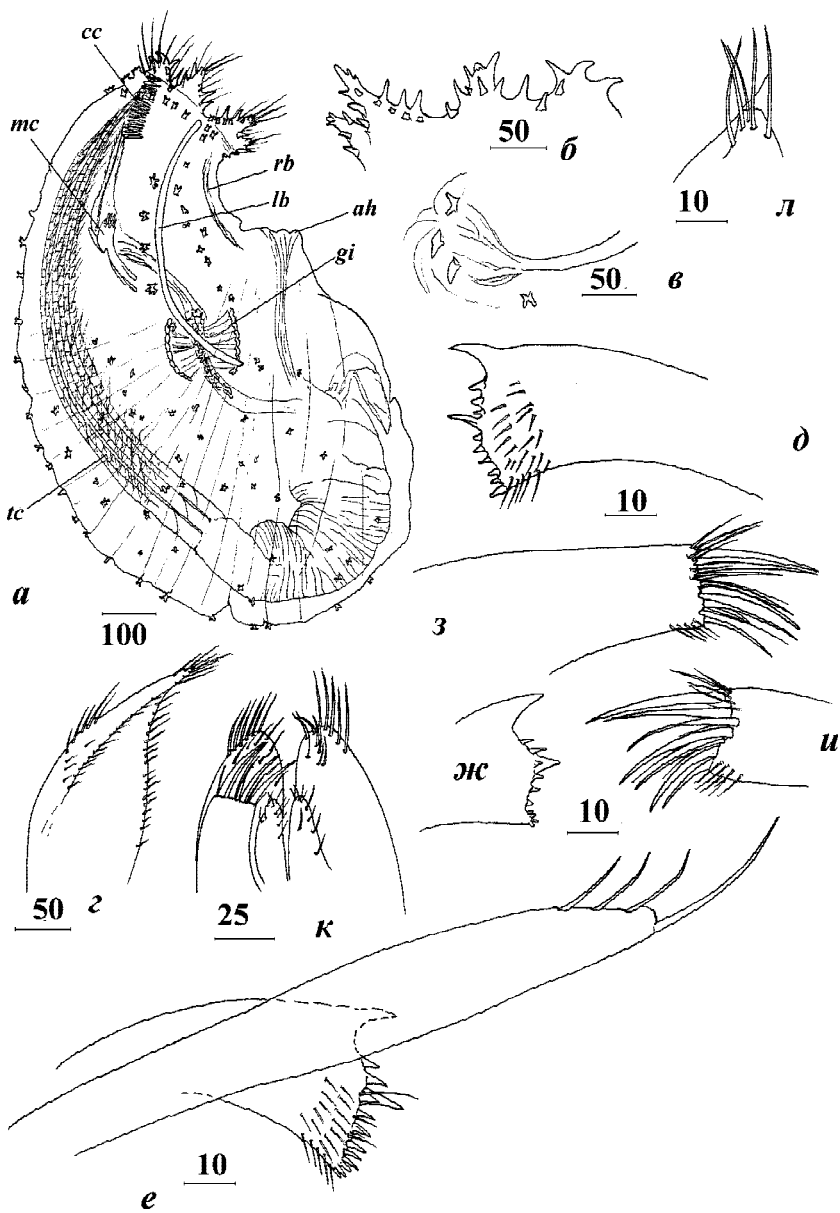


Рис. 135. *Cryptophialus hoegi*. Самка, *a–e, з, к, л* — голотип; *жс, и* — паратип: *a* — общий вид, левая сторона; *б* — правое оперкулярное утолщение; *в* — окончание латеральной полосы, правая сторона; *г* — вершина лабрума; *д* — *жс* — мандибула (*e* — с мандибулярным щупиком); *з, и* — максиллула; *к* — максиллы; *л* — рудимент ротовой усоножки (по: Колбасов, 2000б). Обозначения: *ah* — прикрепительный бугорок; *cc* — гребневидный воротничок; *gi* — терка; *lb* — латеральная полоса; *mc* — ротовой конус; *rb* — усиливающая полоса; *tc* — терминальные усоножки. Масштаб в мкм.

Fig. 135. *Cryptophialus hoegi*. Female, *a–e, з, к, л* — holotype; *жс, и* — paratype: *a* — general view, left side; *б* — right opercular bar; *в* — end of lateral bar, right side; *г* — tip of labrum; *д* — *жс* — mandible (*e* — with mandibular palp); *з, и* — maxillule; *к* — maxillae; *л* — rudiment of mouth cirrus (from Колбасов, 2000б). Abbreviations: *ah* — attachment hillock; *cc* — comb collar; *gi* — gizzard; *lb* — lateral bar; *mc* — mouth cone; *rb* — reinforcing bar; *tc* — terminal cirri. Scale bars in μm .

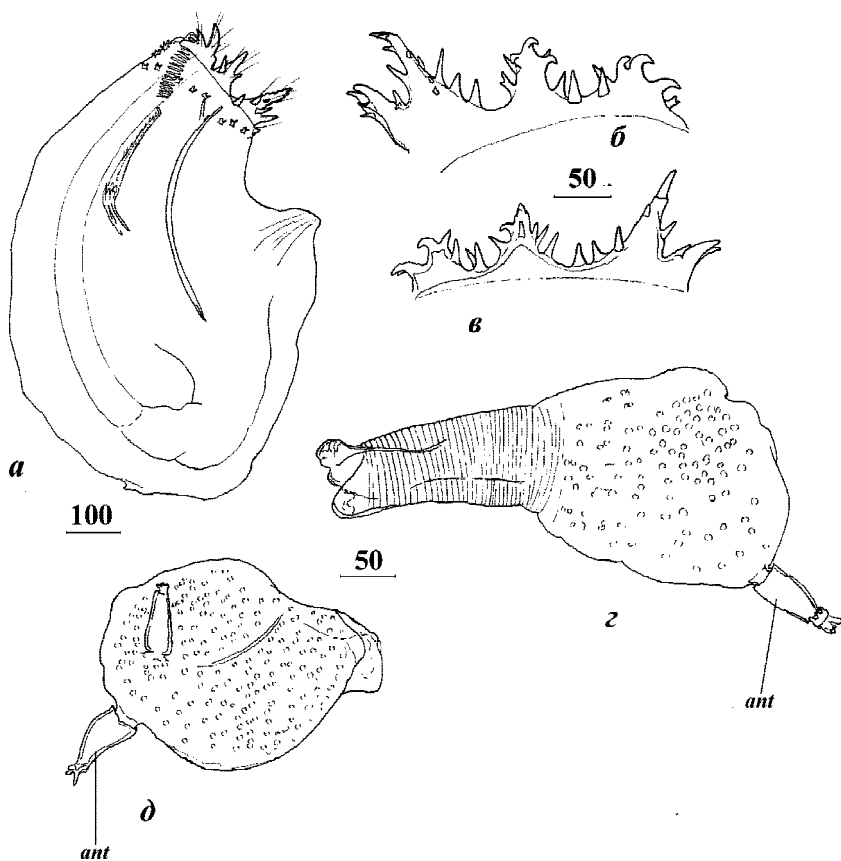


Рис. 136. *Cryptophialus hoegi*. Самка, паратипы — а-в; карликовые самцы — з, д. а — молодая особь, общий вид, левая сторона; б, в — правое и левое оперкулярные утолщения зрелой особи; з — зрелый самец; д — молодой самец (по: Колбасов, 2000б). Обозначения: ant — прикрепительные антеннулы самцов. Масштаб в мкм.

Fig. 136. *Cryptophialus hoegi*. Female, paratypes — а-в; dwarf males — з, д. а — young specimen, general view, left side; б, в — right and left opercular bars of mature specimen; з — mature male; д — young male (from Колбасов, 2000б). Abbreviations: ant — attachment antennules of male. Scale bars in μm.

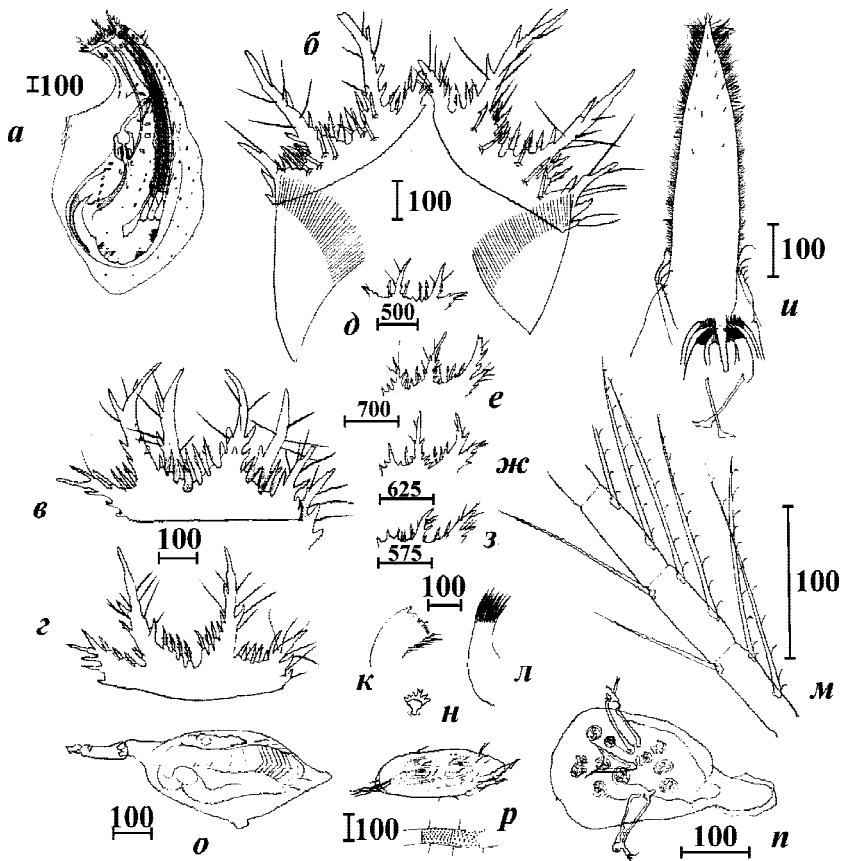


Рис. 137. *Cryptophialus lanceolatus*. Общая морфология, *a–н* — самка; *o, n* — карликовый самец; *p* — циприсовидная личинка. *a* — общий вид сбоку; *б* — оперкулярные утолщения, вскрытые со стороны гребневидного воротничка; *в, з* — оперкулярные утолщения, передний край слева; *д–з* — оперкулярные утолщения, передний край справа; *u* — ротовой конус с вентральной стороны; *к* — мандибула; *л* — максиллула; *м* — сегменты терминальной усоножки; *н* — мантийный зубчик; *o* — самец сбоку; *n* — самец с вентральной стороны; *p* — циприсовидная личинка с деталью строения карапакса (по: Tomlinson, 1969). Масштаб в мкм.

Fig. 137. *Cryptophialus lanceolatus*. General morphology, *a–н* — female; *o, n* — dwarf male; *p* — cypris larva. *a* — general view, lateral; *б* — opercular bars, dissected at side of comb collar; *в, з* — opercular bars, anterior margin left; *д–з* — opercular bars, anterior margin right; *u* — mouth cone, ventral side; *к* — mandible; *л* — maxillule; *м* — segments of terminal cirrus; *н* — mantle teeth; *o* — male, lateral view; *n* — male, ventral side; *p* — cypris larva with detail of carapace structure (from Tomlinson, 1969). Scale bars in μm .

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Южно-Китайское море, Вьетнам, 3–4 м, в раковинах гастропод, занятых раками отшельниками

Cryptophtialus heterodontus Tomlinson 1969

Рис. 134

Tomlinson, 1969: 90–92; 1973: 272.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения без длинных выростов, с заметной вырезкой посередине, перед которой расположены 2 коротких выроста, задняя половина и передние выросты с зубцами разной величины. Нижние концы латеральных полос ассоциированы с группой крупных и загнутых зубов неправильной формы.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Восточное побережье Австралии, Маршалловы о-ва, атолл Бикини, Япония (Окинава). Хозяева: коралл *Distichopora nitida*; гастроподы: *Thais mancenelloides*, *Turbo argirostomus*, *Turbo setosus*, *Turbo* sp.; двустворчатые моллюски: *Tridacna maxima*.

Cryptophtialus hoegi Kolbasov 2000

Рис. 135, 136

Колбасов, 2000б: 1027–1035.

ДИАГНОЗ. Оперкулярная шейка короткая; оперкулярные утолщения с 4 выростами, покрытыми острыми шипами; мандибула с 2 зубами и рядом шипиков.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Аденский залив, о-в Сиха, сублитораль, в гастроподе *Purpura persica*

Cryptophtialus lanceolatus Tomlinson 1969

Рис. 137

Tomlinson, 1969: 107–112.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения в средней части с двумя острыми и длинными выростами, покрытыми шиповидными зубчиками и щетинками; у переднего и заднего краев также имеются выросты, но меньших размеров; игловидные зубчики с пальчатыми краями и часто с копьевидными вершинами расположены по краям. Шейка около 1/3 от общей длины. Латеральные полосы ассоциированы с рядом из двойных зубчиков вдоль заднего края и с рядом простых зубчиков у нижнего конца.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Восточная Австралия (Heron Island). Хозяева: гастропода *Turbo speciosus* и двустворчатый моллюск *Tridacna maxima*.

Cryptophialus longicollatus Berndt 1907

Рис. 138

Berndt, 1907a: 200; Tomlinson, 1969: 92–93.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с двумя длинными игловидными выростами в передней половине, покрытыми щетинками. Шейка длинная. Латеральные полосы длинные, около $2/3$ общей длины, нижний конец не ассоциирован с зубцами.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Маврикий, в гастроподe *Haliotis ovina*.

Cryptophialus minutus Darwin 1854

Рис. 139

Darwin, 1854: 563; Tomlinson, 1969: 88–90.

как *C. striatus* Berndt, 1903b: 436

как *C. minutus striatus* Berndt, 1907a: 167; 1907b: 289.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с 2–3 очень короткими выростами, иногда плохо отличимыми от обычных зубцов, зубцы простые и острые, иногда с копьевидными вершинами. Зубчики под оперкулярными

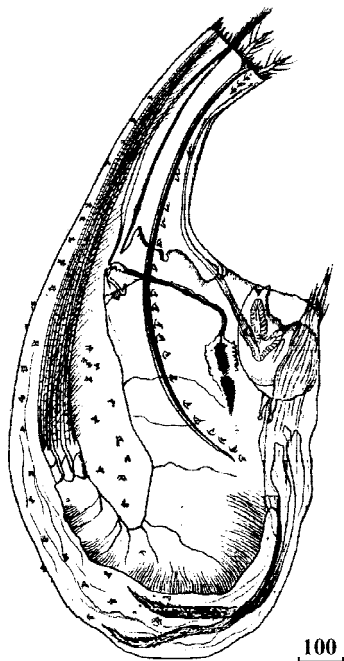


Рис. 138. *Cryptophialus longicollatus* Berndt. Самка с карликовым самцом, общий вид (по: Berndt, 1907a). Масштаб в мкм.

Fig. 138. *Cryptophialus longicollatus* Berndt. Female with dwarf male, general view (from Berndt, 1907a). Scale bars in μm .

100

утолщениями расположены беспорядочно. Шейка очень короткая, практически неразличимая. Нижний конец латеральных полос ассоциирован с простыми и двойными зубцами, слившимися основаниями в овальную группу.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Чили, южное побережье Аргентины. Хозяева: гастроподы *Acanthina (Chorus) gigantea*, *Concholepas concholepas*, *Concholepas peruviana*, *Fissurella maxima*; хитон *Chiton magnificus*.

***Cryptophialus newmani* Tomlinson 1969**

Рис. 140

Tomlinson, 1969: 104–107.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с двумя массивными выростами, несущими длинные острые шипы с зубчатыми краями и тупые зубовидные отростки, покрытые мелкими шипиками; около 15 одинарных зубцов с пильчатыми краями расположены по краям утолщений. Шейка около 1/3 общей длины. Очень тонкие латеральные полосы ассоциированы с несколькими массивными зубами у нижнего края.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Филиппины, Океания (о. Уэйк (Wake Island)). Хозяева: коралл *Acropora digitifera*; гастропода *Turbo lajonkairi*.

***Cryptophialus rossi* Tomlinson 1973**

Рис. 141

Tomlinson, 1973: 272–280.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с ровными боковыми краями, лишены каких-либо выростов и целиком покрыты большим числом (несколько сотен) острых зубчиков с пильчатыми краями. Нижние концы латеральных полос ассоциированы с несколькими мантийными зубцами.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Микронезия, атолл Бикини, в гастропode *Turbo setosus*.

***Cryptophialus unguiculus* Tomlinson 1969**

Рис. 142

Tomlinson, 1969: 112–114.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с 4 выростами, два средних и задний из которых длинные, игловидные, не покрыты зубчиками, зубчики, расположенные по краям, пильчатые. Латеральные полосы заканчиваются внизу большим сложным (когтевидным) зубом с несколькими вершинами.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Гавайские о-ва, Океания (о. Санта Круз, о. Уэйк).
Хозяева — гастроподы *Thais aperta*, *Turbo lajonkairi*, *Turbo marmoratus*.

***Cryptophtialus variabilis* Stubbings 1961**

Рис. 143

Stubbings, 1961: 189; Tomlinson, 1969: 100–104.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с двумя длинными выростами, покрытыми щетинками и часто раздваивающимися вершинами, у переднего края есть короткий выrost, покрытый зубчиками. Шейка 1/4–1/3 от общей длины. Нижний край латеральных полос не ассоциирован со специальными зубцами.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Западная Африка (Гвинея), в конгломерате из раковин моллюсков и известковых водорослей, а также в домике усоногого рака *Balanus tintinnabulum tintinnabulum*.

***Cryptophtialus wainwrighti* Tomlinson 1969**

Рис. 144

Tomlinson, 1969: 97–100.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения с тремя короткими выростами, покрытыми простыми острыми зубчиками, в передней половине, задняя половина несет 4–5 крупных и изогнутых двойных зубцов. Шейка короткая. Нижний конец латеральной полосы ассоциирован с крупными, одиночными когтевидными зубцами слитыми основаниями. Мандибула с 2–3 зубами.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Западное побережье Мексики, Калифорнийский Залив. Хозяева: гастроподы *Thais triseriallis* и *Thais haemostoma*; двустворчатый моллюск *Triadacna maxima*.

***Cryptophtialus zulloi* Tomlinson 1973**

Рис. 145

Tomlinson, 1973: 280–283.

ДИАГНОЗ. Оперкулярные утолщения лишены выростов, с заметной боковой вырезкой ближе к переднему краю, по краю несут одинаковые простые зубчики. Шейка относительно длинная, группа двойных и простых зубчиков расположена недалеко от нижнего конца латеральных полос.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Туамоту (атолл Тикахау), о. Гуам (Smyth, 1990). Хозяева: гастроподы *Turbo setosus* и другие виды.

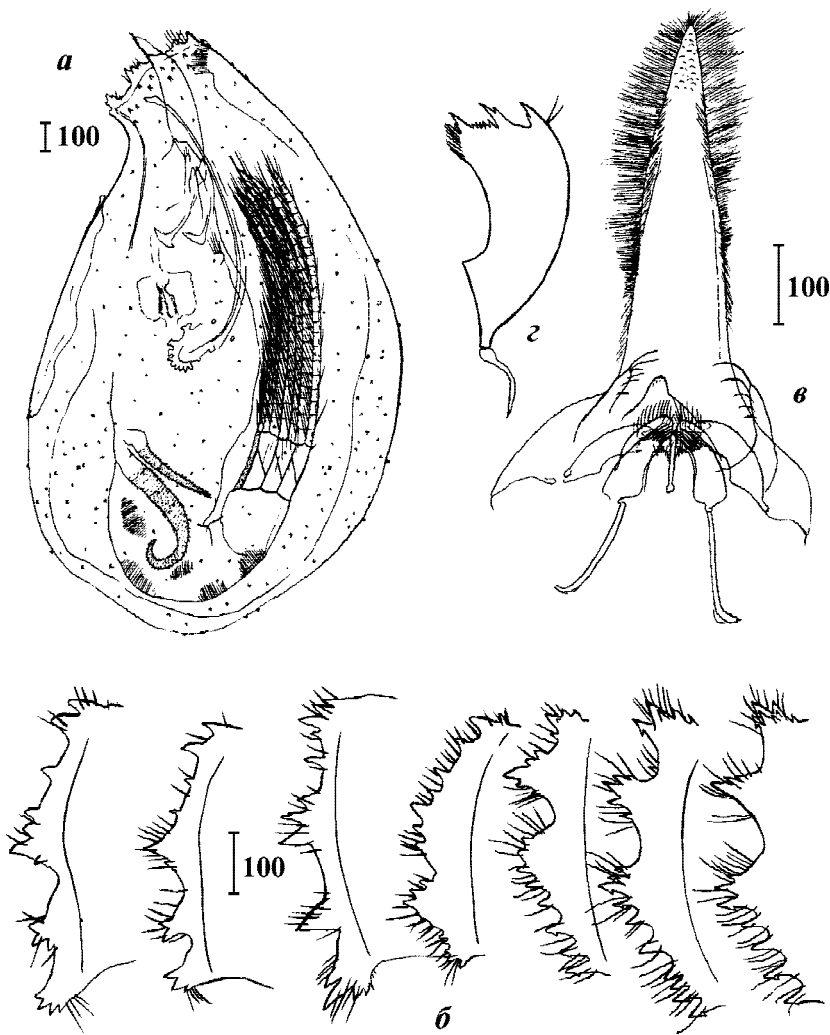


Рис. 139. *Cryptophialus minutus*. Самка, общая морфология. *a* — общий вид сбоку; *б* — оперкулярные утолщения (передний коней направлен книзу); *в* — ротовой конус с вентральной стороны; *з* — мандибула (по: Tomlinson, 1969). Масштаб в мкм.

Fig. 139. *Cryptophialus minutus*. Female, general morphology. *a* — general view, lateral; *б* — opercular bars (anterior end downstairs); *в* — mouth cone, ventral view; *з* — mandible (from Tomlinson, 1969). Scale bars in μm .

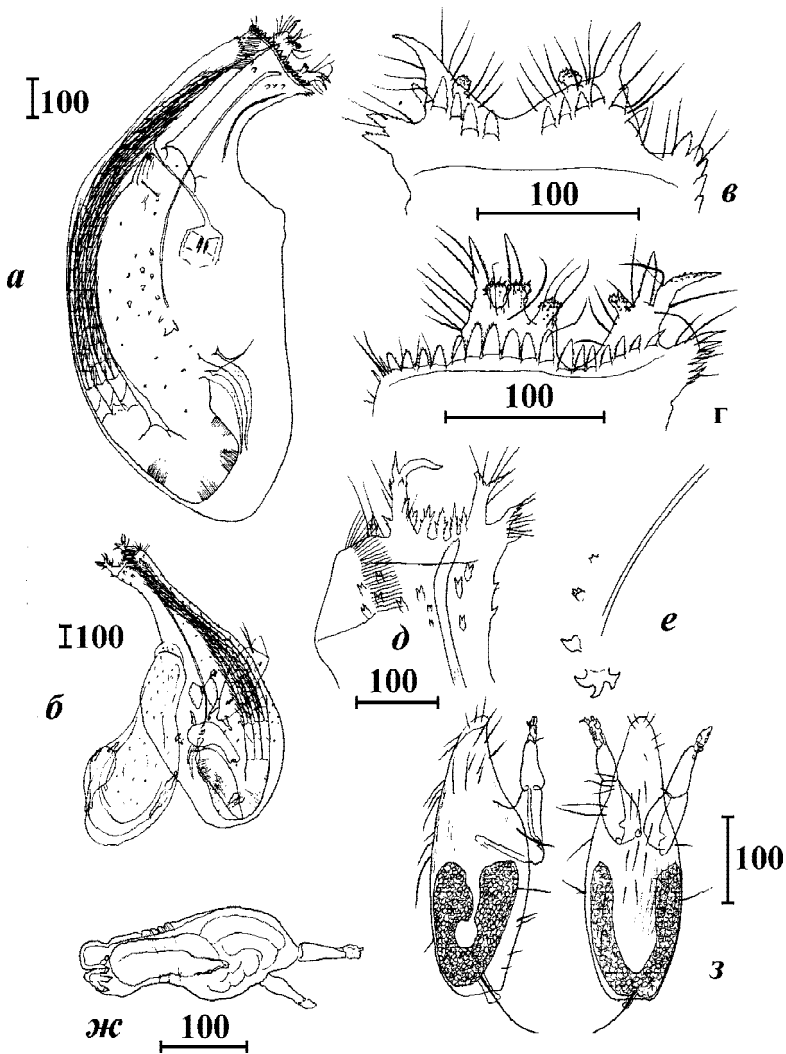


Рис. 140. *Cryptophialus newmani*. Общая морфология. *а, б* — самки, общий вид сбоку; *в, г* — правое и левое оперкулярные утолщения; *д* — верхняя часть шейки; *е* — нижняя часть латеральной полосы; *жс* — карликовый самец; *з* — ципривидные личинки (по: Tomlinson, 1969). Масштаб в мкм.

Fig. 140. *Cryptophialus newmani*. General morphology. *а, б* — females, general view, lateral; *в, г* — right and left opercular bars; *д* — upper part of neck; *е* — lower part of lateral bar; *жс* — dwarf male; *з* — cypris larvae (from Tomlinson, 1969). Scale bars in μm.

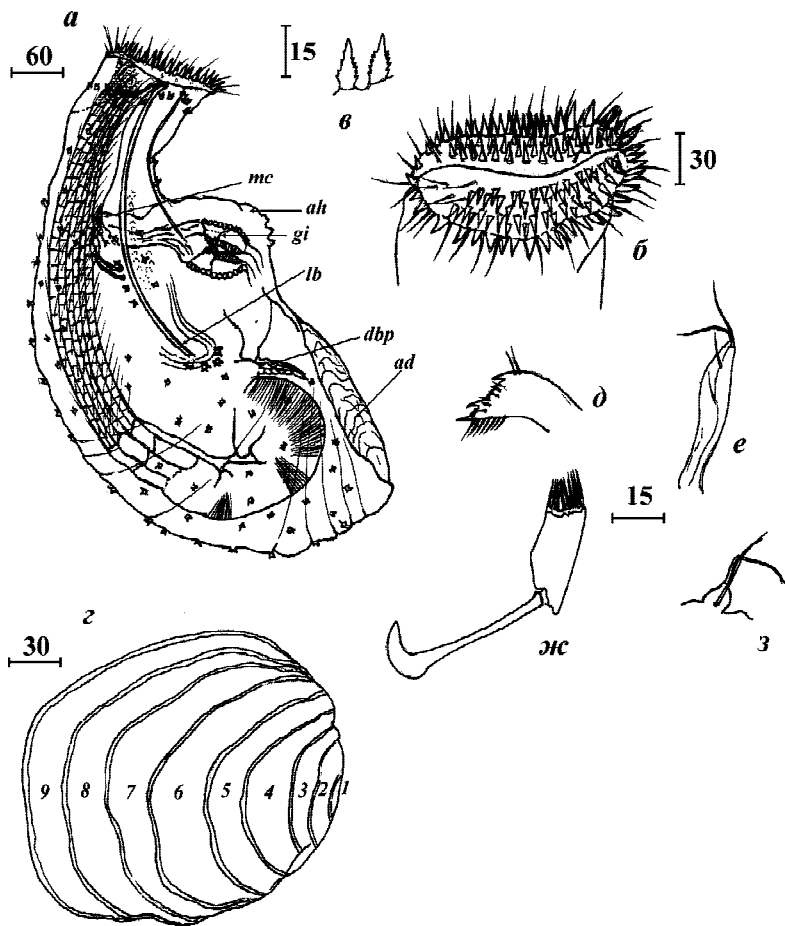


Рис. 141. *Cryptophialus rossii*. Самка, общая морфология. *a* — общий вид сбоку; *б* — оперкулярные утолщения сверху; *в* — зубчики оперкулярных утолщений; *з* — прикрепительный диск с линиями роста (линек) сверху (число линек указано цифрами); *д* — мандибула; *е* — мандибулярный шупик; *жс* — максиллула; *з* — рудимент ротовой усоножки. Обозначения: *ad* — прикрепительный диск; *ah* — прикрепительный вырост; *dbp* — дорсальные выросты тела; *gi* — терка; *lb* — латеральная полоса; *mc* — ротовой конус. Масштаб в мкм.

Fig. 141. *Cryptophialus rossii*. Female, general morphology. *a* — general view, lateral; *б* — opercular bars, top view; *в* — teeth of opercular bars; *з* — attachment disk with growth lines (molts), outer surface (amount of molts numbered); *д* — mandible; *е* — mandibular palp; *жс* — maxillule; *з* — rudiment of mouth cirrus. Abbreviations: *ad* — attachment disk; *ah* — attachment hillock; *dbp* — dorsal processes of body; *gi* — gizzard; *lb* — lateral bar; *mc* — mouth cone. Scale bars in μm .

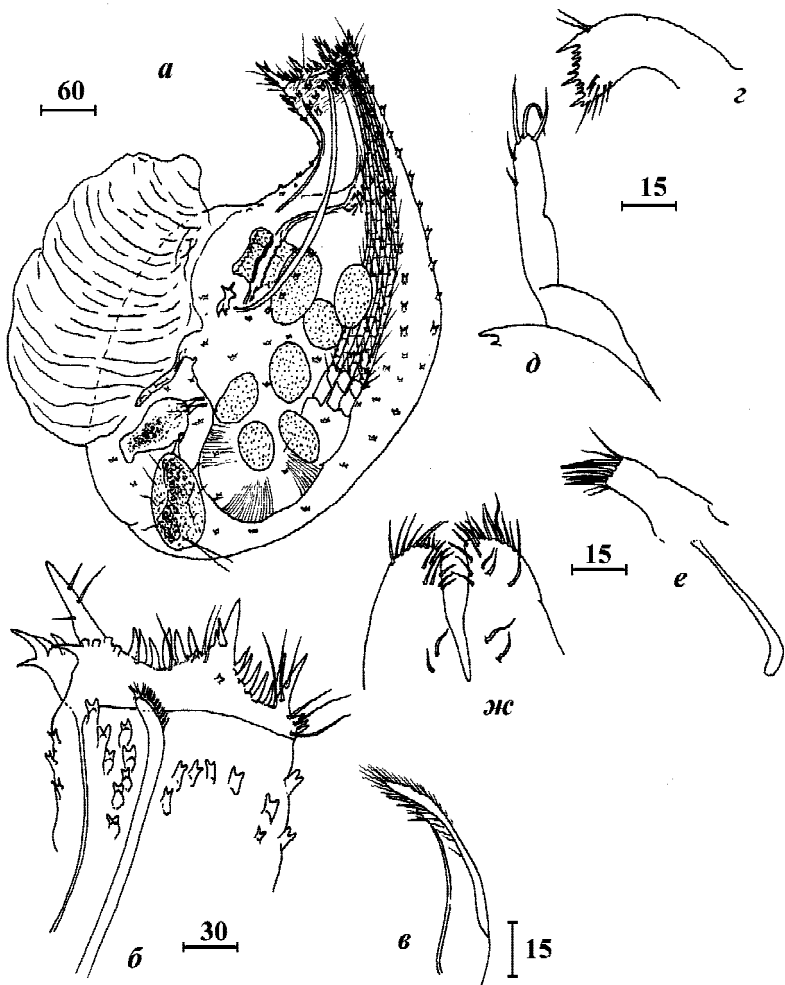


Рис. 142. *Cryptophialus unguiculatus*. Общая морфология, самка. *a* — общий вид сбоку (видны прикрепленный зрелый карликовый самец и только что осевшая циприсовидная личинка карликового самца); *б* — верхняя часть оперкулярной области, правая сторона; *в* — дистальная часть лабрума; *г* — мандибула; *д* — мандибулярный щупик; *е* — максиллула; *ж* — максиллы. Масштаб в мкм.

Fig. 142. *Cryptophialus unguiculatus*. General morphology, female. *a* — general view, lateral (mature dwarf male and just settled cypris larva of dwarf male observed); *б* — upper part of opercular area, right side; *в* — distal part of labrum; *г* — mandible; *д* — mandibular palp; *е* — maxillule; *ж* — maxillae. Scale bars in μm .

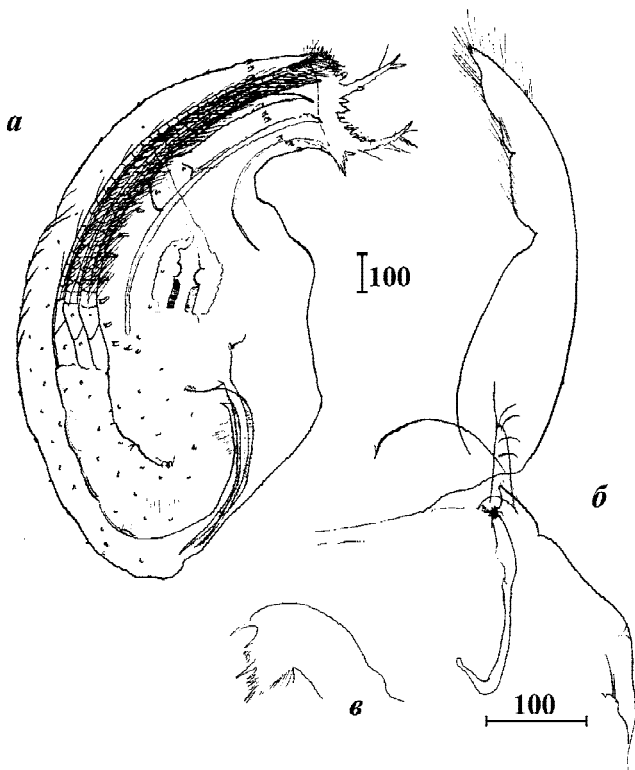


Рис. 143. *Cryptophialus variabilis*. Самка, общая морфология. *a* — общий вид сбоку; *б* — ротовой конус сбоку; *в* — мандибула (по: Tomlinson, 1969, после Stubbings, 1961). Масштаб в мкм.

Fig. 143. *Cryptophialus variabilis*. Female, general morphology. *a* — general view, lateral; *б* — mouth cone, lateral; *в* — mandible (from Tomlinson, 1969, after Stubbings, 1961). Scale bars in μm .

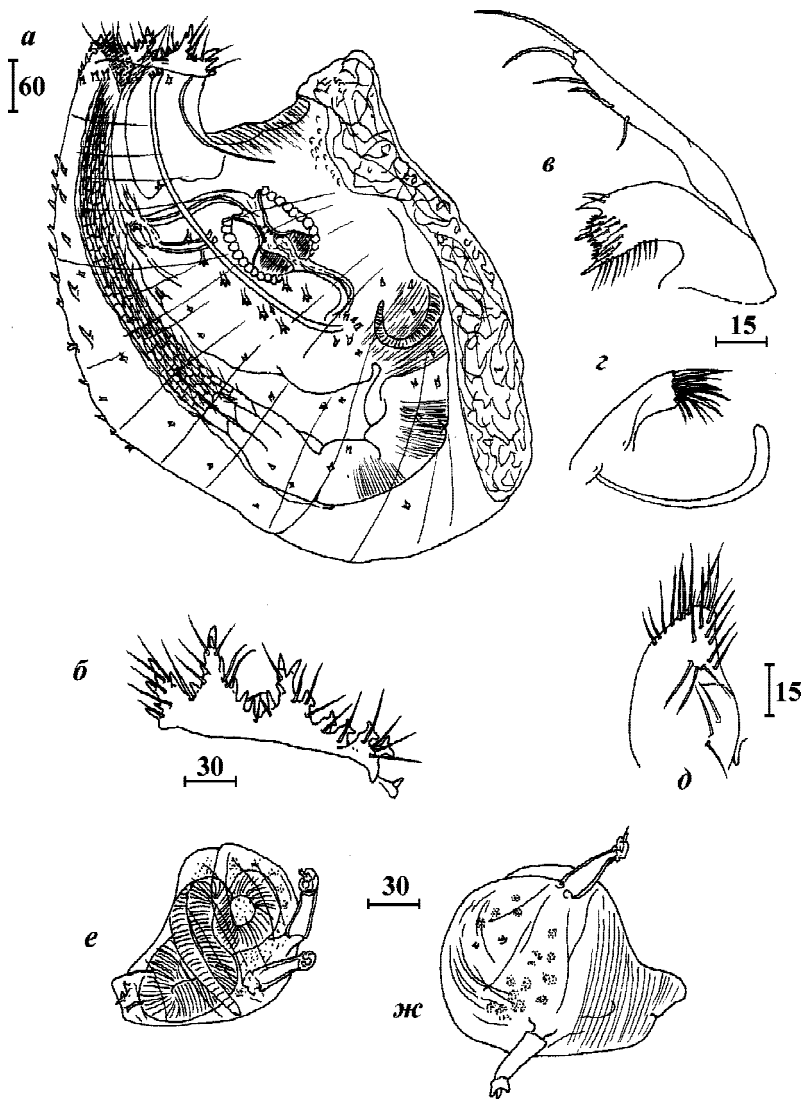


Рис. 144. *Cryptophialus wainwrighti*. Общая морфология, *а-д* — самка, *е, ж* — карликовые самцы. *а* — общий вид сбоку; *б* — правое оперкулярное утолщение; *в* — мандибула с щупиком; *г* — максиллула; *д* — максилла; *е, ж* — карликовые самцы, общий вид. Масштаб в мкм.

Fig. 144. *Cryptophialus wainwrighti* Tomlinson. General morphology, *а-д* — female, *е, ж* — dwarf males. *а* — general view, lateral; *б* — right opercular bar; *в* — mandible with palp; *г* — maxillule; *д* — maxilla; *е, ж* — dwarf males, general view. Scale bars in μm.

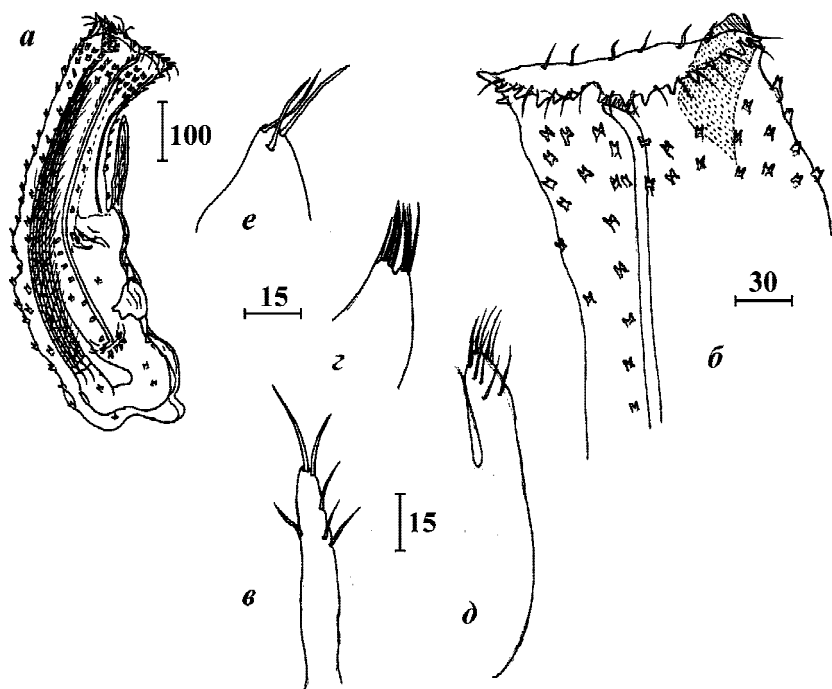


Рис. 145. *Cryptophialus zulloi*. Самка, общая морфология. *a* — общий вид сбоку (высушенная); *б* — верхняя часть шейки, правая сторона; *в* — мандибулярный щупик; *г* — максиллула; *д* — максилла сбоку; *е* — рудимент ротовой усоножки. Масштаб в мкм.

Fig. 145. *Cryptophialus zulloi*. Female, general morphology. *a* — general view, lateral (dried); *б* — upper part of neck, right side; *в* — mandibular palp; *г* — maxillule; *д* — maxilla, lateral view; *е* — rudiment of mouth cirrus. Scale bars in μm .

4.4. ИСКОПАЕМЫЕ ACROTHORACISA

Так как *Acrothoracisa* представлены формами, лишенными известкового домика (за исключением базальных известковых табличек у небольшого числа видов), то основными следами жизнедеятельности являются их норки — продукт сверления известкового субстрата хозяина. Многие ископаемые таксоны *Acrothoracisa* описывались на основании размеров и формы норки (рис. 146), принадлежности к определенному хозяину, геологического и географического распространения (Saint-Seine, 1951, 1954, 1955a, b, 1956; Codez, 1957; Joysey, 1959; Schlaudt & Young, 1960; Tomlinson, 1963a, 1969; Seilacher, 1968). Впервые такие ископаемые сверления были отнесены к норкам *Acrothoracisa* Цапфом (Zapfe, 1936). Ископаемые остатки *Acrothoracisa* известны с девона по плиоцен (Newman *et al.*, 1969; Rodriguez & Gutschick, 1977).

Вполне естественно, что классификация этих форм *Acrothoracisa* сопряжена с массой трудностей. Во-первых, надо установить, что норка принадлежит именно *Acrothoracisa*, во-вторых эта норка (норки) очень часто разрушены, так что невозможно определить их форму и размеры. Поэтому ископаемых *Acrothoracisa* возможно классифицировать до отряда, в лучшем случае до семейства. Лишь в одном случае было сообщено о наличии остатков тела (Turner, 1973). Оказывается, что ископаемые *Acrothoracisa* населяли не только характерные для наших дней группы хозяев (кораллы, гастроподы, двустворчатые моллюски, мшанки и усонogie надотряда *Thoracisa*), но и полностью вымершие или не являющиеся хозяевами *Acrothoracisa* в наши дни таксоны (брахиоподы, аммониты, белемниты и иглокожие). Например, норки *Acrothoracisa* обнаружены на раковинах позднеюрских и меловых белемнитов (Seilacher, 1968), вероятно уже после их смерти (Алексеев, 1971).

Все известные ископаемые *Acrothoracisa* принадлежат к отряду *Lithoglyptida* (семейства *Lithoglyptidae* и *Trypetesidae*). Лишь один ископаемый вид *Trypetesa caveata* Tomlinson 1963 (рис. 144), обнаруженный в ископаемых двустворках ранней перми (Tomlinson, 1963a) и обладающий характерной вееровидной формой норки, принадлежит к ныне живущему роду, тогда как остальные виды были объединены в собственные семейства *Rogellidae* и *Zapfelliidae* только на основе параметров норки и поэтому сомнительные (Saint-Seine, 1951, 1954; Codez & Saint-Seine, 1957). Вероятно по этим причинам рода, принадлежащие этим семействам, разумно помещены Томлинсоном в семейство *Lithoglyptidae* (Tomlinson, 1969).

Дальнейшую попытку сравнения ископаемых и современных норок приняли Грайгир и Ньюман (Grygier & Newman, 1985). Так, изучив миоценовые раковины гастроподы *Fasciolaria terbelliana*, в которых были обнаружены норки *Acrothoracisa*, принадлежащие *Zapfella pattei* Saint-Seine

(Zapfe, 1936; Saint-Seine, 1954) — виду, из которого впоследствии было выделено 3 рода (Codez, 1957), Грайгир и Ньюмэн обнаружили короткий «хвостобразный след», отходящий от «рострального» конца апертуры норки. Такой «след», образованный известковым цементом с линиями роста, имеется только у *Lithoglyptes viatrix* Grygier et Newman. Таким образом, некоторые особи сборного вида *Z. pattei* могут на самом деле принадлежать к роду *Lithoglyptes*. Показано, что ископаемый род *Rogerella* Saint-Seine из мезозоя и третичного периода родственен *Trypetesa* (Grygier & Newman, 1985). Тем не менее, эти спекуляции носят характер предположений и поэтому здесь приводится система принятая Томлинсоном (Tomlinson, 1969). Также, не следует забывать, что большое количество ископаемых норок *Acrothoracica*, обнаруженных в различных геологических слоях и типах хозяев, не имеют таксономической идентификации (Zapfe, 1936; Joysey, 1959; Schlaudt & Young, 1960; Rodda & Fisher, 1962; Ross, 1965).

Как разумно отметил Томлинсон (Tomlinson, 1969), за время своей эволюции *Acrothoracica* несколько раз меняли основные типы своих хозяев, всегда предпочитая селиться на животных, обладающих толстыми известковыми раковинами, панцирями и т.д. Возникшие в еще Палеозое, *Acrothoracica* до мезозоя населяли толстые раковины двустворчатых моллюсков и брахиопод. Когда же раковины этих хозяев стали тоньше, они сменили их на аммонитов, иглокожих и, наконец, гастропод, так как именно эти формы, обладающие массивными раковинами (панцирями), стали многочисленными в кайнозое.

Надотряд *Acrothoracica* Gruvel 1905
Отряд *Lithoglyptida* Kolbsov, Newman et Høeg order nov.
Семейство *Lithoglyptidae* Aurivillius 1892

Род *Simonizapfes* Codez 1957

Codez, 1957: 704

ДИАГНОЗ. Норки длинные и узкие, максимальная длина норки примерно в 4 раза больше ширины.

Типовой вид: *Simonizapfes elongata* Codez.

***Simonizapfes elongata* Codez 1957**

Codez, 1957: 705.

как *Zapfella pattei* Saint-Seine, 1954: 447 — часть особей, т.к. вид сборный
ДИАГНОЗ. Размеры апертуры норки около 1,0–2,3 × 0,3–0,6 мм; максимальные длина и ширина норки около 2,0–4,5 × 0,5–1,1 мм.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Известен из Триаса и Юры Европы и Индии. Хозяева: особенно часто на раковинах белемнитов и двустворчатых моллюсков семейства *Ostreidae*, хотя также известен в других двустворчатых моллюсках, гастроподах, кораллах и морских лилиях.

***Simonizapfes davenporti* Tomlinson 1969**

Tomlinson, 1969: 136–137.

ДИАГНОЗ. Норки удлинненно-эллиптические. Размеры апертуры 1,15–2,16 × 0,3–0,65 мм, глубина норки 0,3–0,96 мм.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Известен из позднего мела, Нью-Джерси (США). Хозяева: двустворчатые моллюски *Exogyra costata*, *Gryphaea mutabilis*, *Ostrea falcata* и белемнит *Belemnitella americana*.

Род *Brachyzapfes* Codez 1957

Codez, 1957: 706.

ДИАГНОЗ. Норки эллиптические на срезе, не очень глубокие, короткие и широкие, глубина норки около 1/2 ее длины. Глубина норки около 4/5 длины ее апертуры.

Типовой вид: *Brachyzapfes elliptica* Codez.

***Brachyzapfes elliptica* Codez 1957**

Brachyzapfes elliptica Codez, 1957: 707.

как *Zapfella pattei* Saint-Seine, 1954: 447 — часть особей, т.к. вид сборный.

как *Brachtzapfes elliptica* var. *gigantea* Taylor, 1965: 39

как *Nygmities sacculus* Mägdefrau, 1937: 57; Seilacher, 1968: 280.

ДИАГНОЗ. Такой же как у рода. Апертура норки 0,9–1,8 мм в длину и 0,3–0,5 мм в ширину; длина и ширина норок 1,1–2,0 и 0,4–0,9 мм соответственно. Апертура норки в форме запятой, более правильной, чем у *Simonizapfes*.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Известен из мела Франции и о. Александр (Антарктика). Хозяева: чаще белемниты, реже двустворчатые моллюски (*Duvalia dilatata*).

Род *Nygmities* Mägdefrau 1937

Mägdefrau, 1937: 56

ДИАГНОЗ. Апертура норки в виде ясной запятой, размеры норок несколько больше чем у *Simonizapfes* и *Brachyzapfes* в раковинах моллюсков, кораллах и скалах (вероятно в известняке?).

Типовой вид *Nygmities sacculus* Mägdefrau.

***Nygmites sacculus* Mägdefrau 1937**

Mägdefrau, 1937: 57.

как *Zapfella pattei* Saint-Seine, 1954: 447.

ДИАГНОЗ такой же, как и у рода. Длина апертуры норки 1,5–2,5 мм, ширина 0,3–0,6 мм, максимальная длина норки 2,2–3,6 мм, ширина 1,0–1,8 мм.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Известен из миоцена и плиоцена Германии, Франции, Австрии, Польши и Алжира. Хозяева: чаще гастроподы, двустворчатые моллюски и белемниты (*Belemnites hostatus*), реже кораллы. Также обнаружены в известняке.

Под *Rogerella* Saint-Seine 1951

Saint-Seine, 1951: 1051.

ДИАГНОЗ. Апертура норки с щелью у «рострального» (прикрепительного) конца и краевым гребнем.

Типовой вид *Rogerella lecointrei* Saint-Seine.

***Rogerella lecointrei* Saint-Seine 1951**

Рис. 146

Saint-Seine, 1951: 1051.

ДИАГНОЗ. Апертура норки состоит из двух частей, с узкой щелью у прикрепительного конца, иногда сильно искривленной, краевой гребень толстый. Размеры норки: 1,5 × 0,5 мм, длина щели до 2,7 мм, максимальная ширина краевого гребня до 0,5 мм.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Известен из верхнего мела Франции. Хозяева: иглокожие родов *Micraster* и *Echinocoris*.

***Rogerella mathieui* Saint-Seine 1955**

Saint-Seine, 1955a: 300.

ДИАГНОЗ. Апертура ноки прямая или арковидная, плавно расширяющаяся, не из двух частей, краевой гребень тонкий, хрупкий, часто отсутствует. Размеры норки: апертура 1–2 × 0,3–0,8 мм в длину и ширину, длина норки 1,3–2,5 мм, ширина 0,6–1,1 мм.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Известен из средней юры, верхнего мела, спорадически из миоцена и плиоцена Англии и Франции. Хозяева: двустворчатые моллюски, белемниты и кораллы.



Рис. 146. *Rogerella lecointrei*, отверстие норки (по: Saint-Seine, 1955a).

Fig. 146. *Rogerella lecointrei*, burrow opening (from Saint-Seine, 1955a).

***Rogerella cragini* Schlaudt et Young 1960**

Schlautd, Young, 1960: 903.

ДИАГНОЗ. Апертура норки 0,8–1,9 мм в длину и 0,3–0,7 мм в ширину, в виде запятой, иногда изогнутой вправо, но чаще — влево, с щелью у прикрепительного конца, которая может отходить от широкой части апертуры под разными углами, краевой гребень присутствует редко, глубина норки примерно в 2 раза больше длины.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Известен из нижнего мела США (Техас). Хозяева: гастропода *Ceritella proctori*.

Семейство Trypetesidae Krüger 1940

Род *Trypetesa* Norman 1903

***Trypetesa caveata* Tomlinson 1963**

Рис. 147

Tomlinson, 1963a: 164–166, 1969: 141

ДИАГНОЗ. Норки вееровидные, с вытянутой, заостренной, щелевидной апертурой, средний размер которой $1,76 \times 0,6$ мм, камера норки расширяется латерально или в направлении заостренного конца апертуры.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Известен из перми США (Канзас, Техас и Оклахома). Хозяева: двустворчатые моллюски *Myalina copei*, *M. glossodoidea*, *M. pliofetina*, *Orthomyalina slocomi*, *O. subquadrata*, *Septimyalina orbiculata*, *S. perattenuata*.

Отметим, что современные представители рода обитают внутри раковин гастропод, занятых раками-отшельниками, поэтому нахождение ископаемых норок в двустворчатых моллюсках может свидетельствовать о неправильном определении родовой принадлежности.

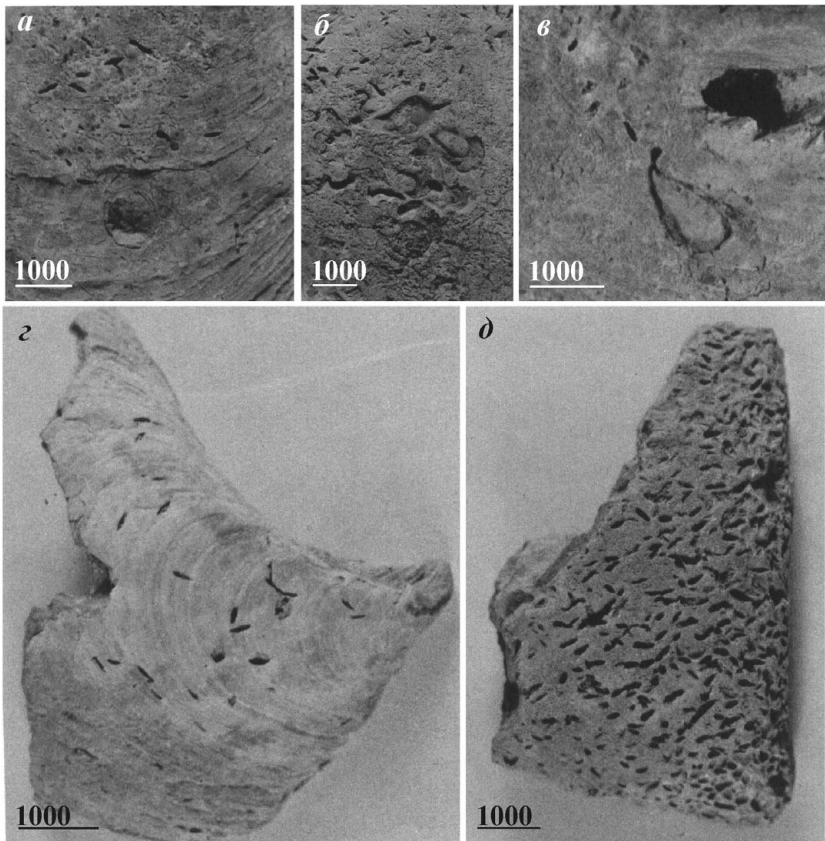


Рис. 147. Норки *Trypetesa caveata*. *a* — норки в *Orthomyalina subquadrata*; *б* — норки в *O. slocomi*, имеются разрушенные и целые норки; *в* — разрушенная норка в *Septimyalina perattenuata*, голотип; *г* — норки в *O. slocomi*; *д* — норки в *Myalina pliopetina*, имеется большое число выветренных норок (по: Tomlinson, 1963a). Масштаб в мкм.

Fig. 147. Burrows of *Trypetesa caveata*. *a* — burrows in *Orthomyalina subquadrata*; *б* — burrows in *O. slocomi*, present destroyed and undestroyed burrows; *в* — destroyed burrow in *Septimyalina perattenuata*, holotype; *г* — burrows in *O. slocomi*; *д* — burrows in *Myalina pliopetina*, a lot of eroded burrows present (from Tomlinson, 1963a). Scale bars in μm .

Глава 5

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ УСОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ НАДОТРЯДА ACROTHORACICA

Лишь ограниченное количество работ затрагивает тему распространения Acrothoracica. Из них можно выделить две работы: в монографии Томлинсона (Tomlinson, 1969) обсуждается характер распределения всех таксонов Acrothoracica, а в работе Ньюмэна и Росса (Newman & Ross, 1971) приводится распространение нескольких видов CRYPTOPHIALIDAE, обитающих в Южном полушарии. За прошедшее время был описан ряд новых видов и расширены ареалы находений уже известных форм. Кроме того, выделение новых таксонов влечет за собой пересмотр границ ареалов распространения.

Все современные представители Acrothoracica — симбионты бентосных животных. Хозяева современных Acrothoracica — прикрепленные (усоногие Thoracica, кораллы, двустворчатые моллюски, мшанки) или малоподвижные формы (гастроподы и раки-отшельники в раковинах гастропод). В силу этого активное расселение взрослых Acrothoracica сейчас невозможно. Этого нельзя сказать об ископаемых хозяевах акроторацик, таких как аммониты (см. главу 4.4), в раковинах которых они обитали в течение мезозоя и которые могли расселять их в различные места Мирового океана.

Известно, что основными расселительными стадиями усонюгих надотряда Thoracica являются их пелагические личинки, которые имеют длительный срок жизни (до 6 науплиальных и циприсовидная стадии) и способны плавать (науплиусы). Подавляющее же большинство Acrothoracica вынашивают личинок до циприсовидной стадии, которая малоподвижна (у Cryptophialida вообще лишена плавательных конечностей) и служит только для оседания на субстрат. Сходный механизм с Thoracica распространения могут иметь лишь некоторые виды родов *Lithoglyptes* (s.s.), *Berndtia* и *Trypetesa*, обладающие свободноплавающими науплиусами. Тем не менее, многие виды Acrothoracica, официально не обладающие свободноплавающими науплиусами, распространены довольно широко, например *Auritoglyptes bicornis*. В свете этого загадочным выглядит механизм расселения большинства видов группы. Вероятно, это достигается более продолжительным, чем у Thoracica, сроком жизни циприсовидной личинки, которая может переноситься морскими течениями на значительные расстояния.

Говоря о географическом распространении рода *Weltneria*, хочется отметить, что лишь два вида, *W. hirsuta* и *W. reticulata*, известны из различных мест (рис. 148). Шесть видов описаны из района Тихого океана (боль-

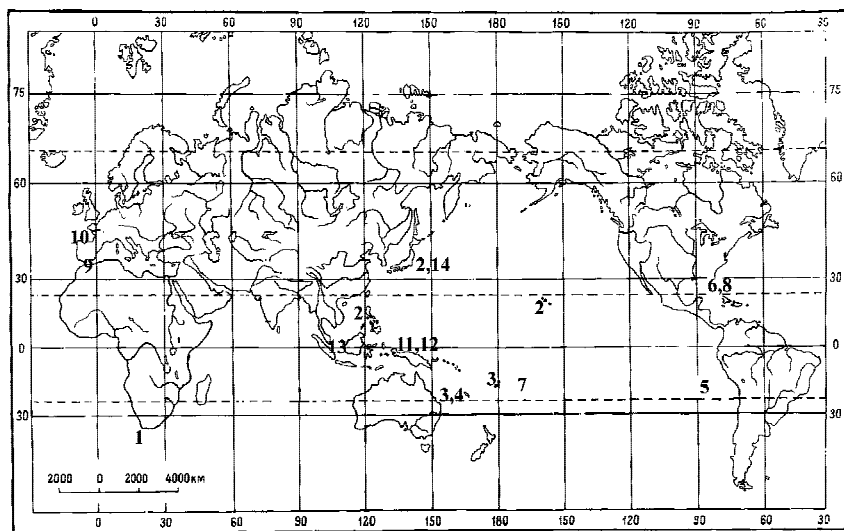


Рис. 148. Географическое распространение видов родов *Weltneria* (1–11) и *Berndtia* (12–14): 1 — *W. spinosa*, 2 — *W. hirsuta*, 3 — *W. reticulata*, 4 — *W. aapta*, 5 — *W. tomlinsoni*, 6 — *W. hessleri*, 7 — *W. ligamenta*, 8 — *W. griggi*, 9 — *W. zibrowii*, 10 — *W. exargilla*, 11 — *W. bekae*; 12 — *B. fossata*, 13 — *B. nodosa*, 14 — *B. purpurea*.

Fig. 148. Geographical distribution of species of genera *Weltneria* (1–11) and *Berndtia* (12–14): 1 — *W. spinosa*, 2 — *W. hirsuta*, 3 — *W. reticulata*, 4 — *W. aapta*, 5 — *W. tomlinsoni*, 6 — *W. hessleri*, 7 — *W. ligamenta*, 8 — *W. griggi*, 9 — *W. zibrowii*, 10 — *W. exargilla*, 11 — *W. bekae*; 12 — *B. fossata*, 13 — *B. nodosa*, 14 — *B. purpurea*.

шинство в Западной Пацифике), четыре — из Атлантики и один — из Южной Африки. Глядя на карту географического распространения (рис. 148), трудно делать выводы о характере распространения, центре образования рода и проч. Можно, конечно, попытаться объяснить характер распределения тем, что род *Weltneria* наиболее плезиоморфный из *Acrothogasica*, а виды, которые остались — рефугии и в силу этого большинство их известны из единичных мест. Наличие глубоководных форм (*W. exargilla*, *W. griggi*, *W. hessleri*, *W. tomlinsoni*) и некая раздробленность ареала рода также могут служить этому подтверждением. Тем не менее, сведения о распространении и биологии видов *Weltneria* крайне бедны и утверждения о рефугиальном характере распространения многих видов рода могут быть опровергнуты в ходе описаний новых видов из различных мест, а также обнаружения уже известных из новых точек.

Представители другого генерализованного рода *Berndtia*, как и *Weltneria* обладающие всеми 6 парами усоножек, также характеризуются раздроб-

ленностью ареала. Виды этого малочисленного рода известны лишь из единичных мест Западной Пацифики (рис. 148). Они описаны только с кораллов, в основном рода *Psammocora*, поэтому ареал рода *Berndtia* может также быть ограничен ареалом хозяев.

Характерно отсутствие находок *Weltneria* и *Berndtia* в акватории Индийского океана. Такую разорванность ареала, особенно для *Weltneria* (наличие в Западной Пацифике с одной стороны и в Средиземном и Карибском районах — с другой) можно попытаться объяснить древним характером распространения, связанным с морем Тетис, образовавшимся в девоне и просуществовавшим долгое историческое время. Но наличие *W. spinosa* в Южной Африке путает все карты. Как попал этот вид в этот район, исторически являющейся южной частью Гондваны? Из Западной Пацифики или Средиземного моря, а может это реликт? Факт такого нахождения указывает на малую изученность рода и его распространения.

Для видов рода *Armatoglyptes* характерно ИндоВест-Пацифическое распространение и отсутствие в Западной Африке и Западной Атлантике (рис. 149). Большая концентрация и число видов (5) обнаружены в Западной Пацифике, 4 вида — обитатели Индийского океана и лишь по одному виду обнаружено у Гибралтара и Бермудских островов. Наличие *A. stirni* и *A. thomasi* в районах Гибралтара и Бермуд может быть объяснено как распространением, связанным с существованием моря Тетис, так и плохой изученностью. Интересно отметить, что среди *Armatoglyptes* имеется ряд видов, обладающих широким ареалом, например *A. mitis* распространен от Красного моря до Океании, а *A. habeii* от Красного моря до берегов Чили. Такой характер распространения свидетельствует о том, что *Armatoglyptes* является более процветающим родом, чем *Weltneria* и *Berndtia*.

Для рода *Lithoglyptes* (s.s.), насчитывающего всего 4 вида характерно Индо-Вест-Пацифическое распространение (рис. 149). Большинство видов (3) населяют район Индонезии и Северной Австралии. Два вида известны из нескольких мест, причем *L. indicus* известен из Красного моря и района Индонезии одновременно.

Монотипический род *Auritoglyptes* характеризуется практически всемирным распространением *A. bicornis* (рис. 149) в тропических и субтропических водах Мирового океана, свидетельствующим в пользу процветания этого вида. Полное отсутствие этого вида в Восточной Атлантике выглядит явно временным недоразумением. Интересно отметить тот факт, что процветание у *Acrothoracis* может выражаться не только наличием большого числа видов в роде, но и широким ареалом монотипического рода. Впрочем, это заставляет задуматься о валидности выделения нескольких видов рода *Auritoglyptes*. Дело в том, что *A. bicornis* объединяет 3 вида, сведенных в один (Newman & Tomlinson, 1974; Kolbasov, 2000b; см. главу

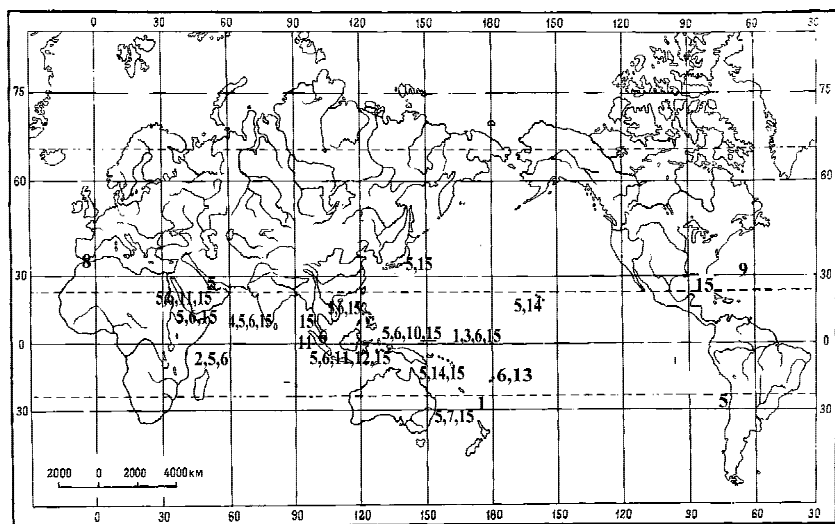


Рис. 149. Географическое распространение видов родов *Armatoglyptes* (1–10), *Lithoglyptes* (11–14) и *Auritoglyptes* (15): 1 — *A. balanodytes*, 2 — *A. cornutus*, 3 — *A. echinoideus*, 4 — *A. egorovi*, 5 — *A. habei*, 6 — *A. mitis*, 7 — *A. scamborachis*, 8 — *A. stirni*, 9 — *A. thomasi*, 10 — *A. wilsoni*; 11 — *L. indicus*, 12 — *L. ivanovi*, 13 — *L. tectoscrobis*, 14 — *L. viatrix*; 15 — *A. bicornis*.

Fig. 149. Geographical distribution of species of genera *Armatoglyptes* (1–10), *Lithoglyptes* (11–14) and *Auritoglyptes* (15): 1 — *A. balanodytes*, 2 — *A. cornutus*, 3 — *A. echinoideus*, 4 — *A. egorovi*, 5 — *A. habei*, 6 — *A. mitis*, 7 — *A. scamborachis*, 8 — *A. stirni*, 9 — *A. thomasi*, 10 — *A. wilsoni*; 11 — *L. indicus*, 12 — *L. ivanovi*, 13 — *L. tectoscrobis*, 14 — *L. viatrix*; 15 — *A. bicornis*.

4.3). Автором был исследован довольно большой материал по этому виду из различных мест Мирового океана (Kolbasov, 2000b), изученные особи не обладают сколько-нибудь существенными отличиями, свидетельствующими в пользу того, что они могут представлять разные виды.

Большинство видов рода *Kochlorine* описаны из одного-двух мест (рис. 150), что обусловлено, в первую очередь, слабой изученностью группы, а не эндемизмом (впрочем, как и для остальных *Acrothoracica*). Наиболее полная картина распространения представлена для *K. hamata*. Особи этого вида распространены, практически, во всех тропических и субтропических водах, за исключением восточных побережий Африки, Северной и Южной Америк и Западного побережья Австралии. В целом виды рода распространены в большинстве тропических и субтропических вод Мирового океана, кроме Западной Австралии и восточного побережья Юж-

ной Америки. Наличие особей *K. floridana* одновременно в Карибском районе, у восточного побережья США и у берегов Мадагаскара — свидетельство, что не только *K. hamata* может обладать широким ареалом, но и другие виды рода. Такой широкий ареал не самого многочисленного рода Lithoglyptida, заселившего не только традиционную Индо-Вест-Пацифику, но и Восточную Атлантику, Карибский бассейн, и западное побережье обеих Америк — свидетельство в пользу процветания этого наиболее морфологически продвинутого рода Lithoglyptidae.

Монотипический род *Kochlorinopsis* известен лишь из одного местонахождения (рис. 150).

Представители родов *Trypetesa* и *Tomlinsonia* известны из разных районов океана (рис. 150). Все виды, кроме *T. lampas*, описаны из одного ме-

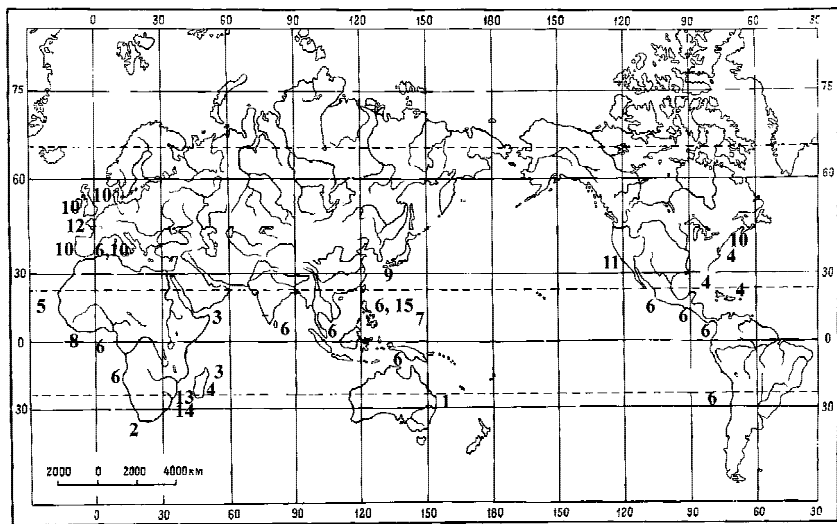


Рис. 150. Географическое распространение видов родов *Kochlorine* (1–7), *Kochlorinopsis* (8), *Trypetesa* (9–13) и *Tomlinsonia* (14, 15): 1 — *K. anchorella*, 2 — *K. bihamata*, 3 — *K. bocqueti*, 4 — *K. floridana*, 5 — *K. grebelnii*, 6 — *K. hamata*, 7 — *K. ulula*; 8 — *K. discoporellae*; 9 — *T. habei*, 10 — *T. lampas*, 11 — *T. lateralis*, 12 — *T. nassarioides*, 13 — *T. spinulosa*, 14 — *Tomlinsonia asymetrica*, 15 — *T. mclaughlinae*.

Fig. 150. Geographical distribution of species of genera *Kochlorine* (1–7), *Kochlorinopsis* (8), *Trypetesa* (9–13) and *Tomlinsonia* (14, 15): 1 — *K. anchorella*, 2 — *K. bihamata*, 3 — *K. bocqueti*, 4 — *K. floridana*, 5 — *K. grebelnii*, 6 — *K. hamata*, 7 — *K. ulula*; 8 — *K. discoporellae*; 9 — *T. habei*, 10 — *T. lampas*, 11 — *T. lateralis*, 12 — *T. nassarioides*, 13 — *T. spinulosa*, 14 — *Tomlinsonia asymetrica*, 15 — *T. mclaughlinae*.

ста. Причем места эти связаны не с реальным распространением родов, а с активностью ученых. Так японский ученый Утиноми обнаружил *T. habei* у берегов Японии (Utinomi, 1962). Находки южно-африканских особей обоих родов связаны с деятельностью Тюркье (Turquier, 1976; Turquier & Carton, 1976). *Trypetesa lateralis* была обнаружена у берегов Калифорнии усилиями Томлинсона (Tomlinson, 1953). Многочисленные находки *T. lampas* у берегов Западной Европы и восточного побережья Северной Америки обусловлены хорошей изученностью этого района. Это объясняется тем, что виды родов Trypetesidae — комменсалы раков-отшельников, а их норки находятся внутри раковины и скрыты от наблюдателя. В силу этого довольно трудно обнаружить представителей этого таксона, вероятно имеющих более широкий ареал. Иначе трудно объяснить полное одиночество *T. lateralis* у калифорнийских берегов. В свою очередь широкий ареал распространения *T. lampas* от субтропических вод Средиземноморья до бореальных вод Норвегии (самое северное нахождение *Acrothoracica*) свидетельствует в пользу широкой экологической адаптивности рода, обусловленной эволюционным переходом к комменсализму (см. главу 2.3). Кроме того, *T. lampas* — вид достоверно обладающий свободноплавающими науплиальными личинками.

Характер распределения Cryptophialida (рис. 151) подтверждает предположения об их эволюционном процветании (см. главу 2.3) и стратегии расселения (см. главу 3.3).

Большинство видов *Australophialus* (4 из 5) известны из одного местонахождения (рис. 151). До описания *A. pecorus* (Turquier, 1985a) из района Гибралтара, виды рода были типичными обитателями южной части Мирового океана (отсюда и название рода), причем умеренных, бореальных и антарктических вод.

Представители самого многочисленного среди *Acrothoracica* рода *Cryptophialus*, несмотря на отсутствие в Средиземноморье и Карибском бассейне, распространены широко и встречаются у берегов Западной и Южной Африки, Индийском и Тихом океанах (до берегов Калифорнии и Чили), один вид обнаружен у южных берегов Аргентины (рис. 151). Большинство видов — обитатели Западной Пацифики. Такой широкий ареал — свидетельство процветания рода, что находит подтверждения с эволюционно-морфологической точки зрения (см. главу 2.3). Интересен тот факт, что большинство (11 из 16) видов рода эндемичны, большинство находок из новых мест приносят новые виды. Чем это вызвано, ведь процветающие таксоны *Lithoglyptida* (например, *Kochlorine*) обладают не только широким ареалом, но и видами, встречающимися практически во всех теплых водах (например, *Kochlorine hamata*)? Объяснить это можно отличной стратегией распространения Cryptophialida. Как говорилось ранее (Kolbasov & Нюег, 2007; см. главу 3.2), виды этого отряда обладают цип-

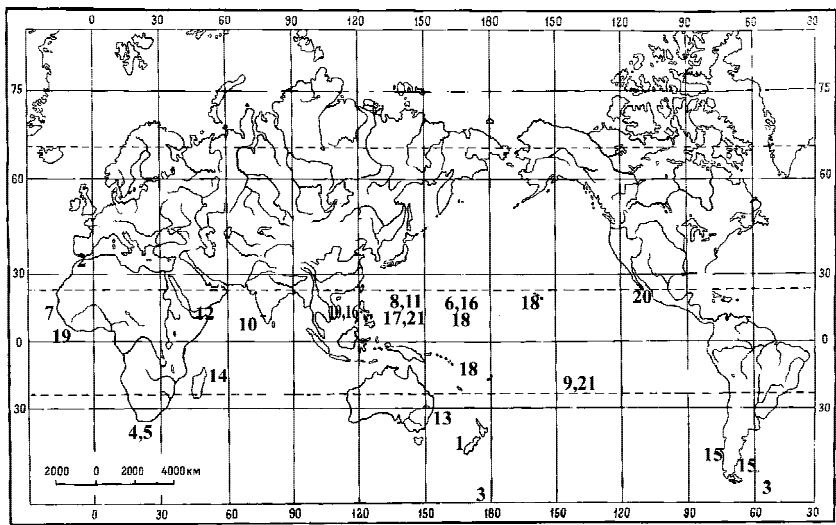


Рис. 151. Географическое распространение видов родов *Australophialus* (1–5), *Cryptophialus* (6–21): 1 — *A. melampygos*, 2 — *A. pecorus*, 3 — *A. tomlinsoni*, 4 — *A. turbonis*, 5 — *A. utinomi*; 6 — *C. cordylacis*, 7 — *C. coronatus*, 8 — *C. coronophorus*, 9 — *C. epacrus*, 10 — *C. gantsevichi*, 11 — *C. heterodontus*, 12 — *C. hoegi*, 13 — *C. lanceolatus*, 14 — *C. longicollatus*, 15 — *C. minutus*, 16 — *C. newmani*, 17 — *C. rossi*, 18 — *C. unguiculus*, 19 — *C. variabilis*, 20 — *C. wainwrighti*, 21 — *C. zulloi*.

Fig. 151. Geographical distribution of species of genera *Australophialus* (1–5), *Cryptophialus* (6–21): 1 — *A. melampygos*, 2 — *A. pecorus*, 3 — *A. tomlinsoni*, 4 — *A. turbonis*, 5 — *A. utinomi*; 6 — *C. cordylacis*, 7 — *C. coronatus*, 8 — *C. coronophorus*, 9 — *C. epacrus*, 10 — *C. gantsevichi*, 11 — *C. heterodontus*, 12 — *C. hoegi*, 13 — *C. lanceolatus*, 14 — *C. longicollatus*, 15 — *C. minutus*, 16 — *C. newmani*, 17 — *C. rossi*, 18 — *C. unguiculus*, 19 — *C. variabilis*, 20 — *C. wainwrighti*, 21 — *C. zulloi*.

рисовидными личинками лишенными плавательных торакоподов, которые являются единственной пелагической стадией и неспособны к расселению на большие расстояния. Этим объясняется не только кучность поселения криптофиалид, но и их относительный эндемизм. Очевидно, что виды отрядов Lithoglyptida и Cryptophialida имеют не только разную морфологию, но и разный характер распространения. До берегов Южной и Северной Америк виды Cryptophialida могли «добраться» через острова Океании, Пасхи, Сала-и-Гомес, Сан-Феликс до берегов Чили. Отсутствие криптофиалид в Карибском бассейне свидетельствует скорее в пользу ларвального распространения в этот район акроторакик отряда Lithoglyptida, а не влиянием моря Тетис.

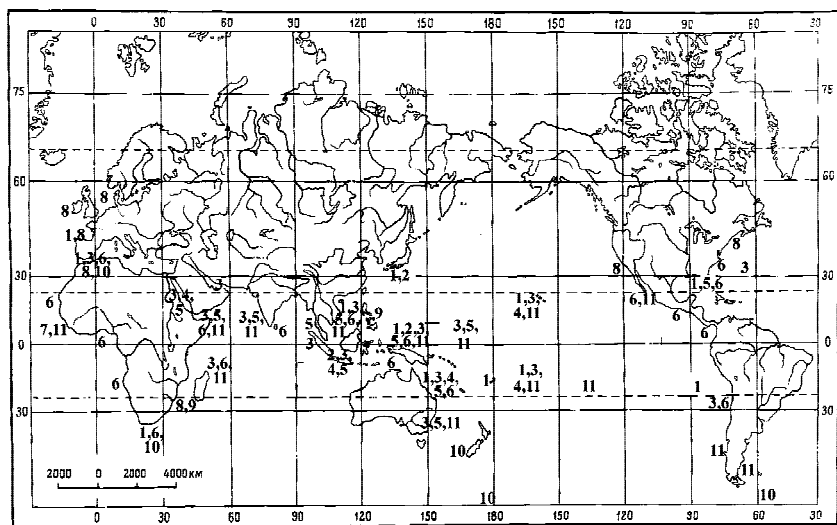


Рис. 152. Географическое распространение Acrothoracica: 1 — *Weltneria*, 2 — *Berndtia*, 3 — *Armatoglyptes*, 4 — *Lithoglyptes*, 5 — *Auritoglyptes*, 6 — *Kochlorine*, 7 — *Kochlorinopsis*, 8 — *Trypetesa*, 9 — *Tomlinsonia*, 10 — *Australophialus*, 11 — *Cryptophialus*.

Fig. 152. Geographical distribution of genera of Acrothoracica: 1 — *Weltneria*, 2 — *Berndtia*, 3 — *Armatoglyptes*, 4 — *Lithoglyptes*, 5 — *Auritoglyptes*, 6 — *Kochlorine*, 7 — *Kochlorinopsis*, 8 — *Trypetesa*, 9 — *Tomlinsonia*, 10 — *Australophialus*, 11 — *Cryptophialus*.

Суммируя вышесказанное можно сказать, что подавляющее большинство Acrothoracica — обитатели тропических вод (рис. 152). Дело в том, что для успешной жизни им требуется известковый субстрат для сверления норок, который они в избытке находят на коралловых рифах. Обилие коралловых рифов в Западной и Центральной (Океания) Пацифике обуславливает большую встречаемость Acrothoracica именно в этих районах. Наличие рифов в Красном море, Аденском заливе и других частях Индийского океана, также не осталось незамеченным. Конечно, моллюски обитают и в холодных умеренных и бореальных водах, но большинство из них имеет более тонкие раковины (факт, отмеченный для холодноводных видов, включая глубоководные формы), плохо подходящие для сверления норок. Современное распространение акроторакик может объясняться как существованием моря Тетис, так и переносом личинок океаническими течениями. Два отряда Acrothoracica имеют различный характер распространения.

Переходя к обсуждению вертикального распределения представителей Acrothoracica, следует сказать, что попытки анализа распределения этой

группы усоногих ракообразных полностью отсутствуют в литературе. Кроме того, авторы часто брезгают указывать глубину нахождения. В оправдание стоит сказать, что часто материал, попадающий в руки со стороны, особенно из сухих кораллов, лишен указаний на глубину сбора.

Говоря о том, что большинство *Acrothoracica* встречаются на беспозвоночных, обитающих на коралловых рифах (сами кораллы, моллюски, мшанки и проч.), мы вправе рассчитывать на то, что верхняя сублитораль и литораль — их характерная среда обитания. Это действительно так (рис. 153).

Усоногие ракообразные надотряда *Acrothoracica* встречаются от литорали до средних горизонтов батииали (1000–1500 м). Подавляющее большинство этих усоногих (72%, 46 видов) обнаружено в верхней сублиторали (0–30 м) и литорали (44%, 28 видов). Естественно, литораль, как зона осушки, менее благоприятна для большинства беспозвоночных, усонogie ракообразные *Thoracica* не являются исключением (Newman & Stanley, 1981; Kolbasov, 1996). Тем не менее, способность переносить временное обсыхание выражена как у *Thoracica*, так и у *Acrothoracica*. С переходной зоной между верхней и нижней сублиторалью (30–50 м) и глубже происходит резкое, скачкообразное падение встречаемости видов *Acrothoracica* — не более 3–11% от общего числа (рис. 153). Это связано с резким сужением круга хозяев, вызванным исчезновением коралловых рифов на этих глубинах. Кроме того, и плотность поселений животных-хозяев падает с глубиной. Не стоит забывать, что с увеличением глубины известковые раковины хозяев-моллюсков становятся более тонкими и менее пригодными для сверления норок. Поэтому основными хозяевами в нижней сублиторали и батииали становятся глубоководные гидрокораллы или различные конкреции с содержанием извести. Зависимость распределения симбиотических групп усоногих от распределения их хозяев характерна для многих таксонов *Cirripedia* (Ross & Newman, 1973; Kolbasov, 1993).

Хотя большинство видов практически каждого рода *Acrothoracica* обитает в верхней сублиторали, все же имеются некоторые различия в вертикальном распределении отдельных родов.

Если большое число видов рода *Weltneria* (45%, 5 видов) обитает в верхней сублиторали, все же 6 других видов встречаются гораздо глубже: 2 вида (18%) — в переходной зоне от нижней сублиторали к батииали (200–500 м), 1 вид (9%) — в верхнем горизонте (500–1000 м) и 2 вида (18%) — в среднем горизонте батииали (1000–3000 м). Следует отметить, что эти представители *Weltneria* — самые глубоководные формы среди *Acrothoracica*. Чем объяснить разрыв в вертикальном распределении (отсутствие в нижней сублиторали от 30 до 200 м) видов рода?

Вспомним, что и в географическом распространении *Weltneria* имеется разрыв (см. выше), который возможно объяснить рефугиальным или

Глубина м	<i>Weltneria</i>	<i>Bernardia</i>	<i>Armato- glyptes</i>	<i>Litho- glyptes</i>	<i>Aurito- glyptes</i>	<i>Kochlorine Kochlori- nopsis</i>	<i>Trypeta</i>	<i>Tomtin- sonia</i>	<i>Austrato- phialus</i>	<i>Crypto- phialus</i>	<i>Acro- thoracica</i>
литораль		33% (1)	40% (4)	50% (2)	100% (1)	43% (3)	60% (3)	100% (2)		75% (12)	44% (28)
0-30	45% (5)	100% (3)	80% (8)	25% (1)	100% (1)	86% (6)	60% (3)	50% (1)	40% (2)	100% (16)	72% (46)
30-50			30% (3)		100% (1)	29% (2)					9% (6)
50-200			30% (3)		100% (1)	14% (1)			20% (1)		9% (6)
200-500	18% (2)		10% (1)	50% (2)					40% (2)		11% (7)
500-1000	9% (1)								20% (1)		3% (2)
1000-3000	18% (2)										3% (2)

Рис. 153. Вертикальное распределение родов Acrothoracica и всего надотряда в целом, значения даны в процентном соотношении от общего числа видов каждой группы, в скобках указано число видов.

Fig. 153. Vertical distribution of genera of Acrothoracica and whole superorder, meanings are indicated in percentage proportion from number of species in each group, number of species is indicated in brackets.

реликтовым характером. Попробуем сделать это и для вертикального распределения. У всех сидячих Cirripedia, включая симбионтов, существует конкуренция за субстрат. Более продвинутые эволюционно группы, возникшие позже, вытесняли более ранние, примитивные в неблагоприятные участки — на литораль, либо на глубину (Newman & Stanley, 1981; Kolbasov, 1993, 1996). Действительно многие примитивные группы подотряда Balanomorpha (надсемейства Chthamaloidea, Coronuloidea и семейство Archaeobalanidae) были вытеснены более продвинутыми Balanidae из верхней сублиторали (Newman & Stanley, 1981; Kolbasov, 1996). Такой вид *Weltneria* мог развиваться в ходе эволюции Acrothoracica и возникновении новых более продвинутых таксонов. Вытеснение некоторых видов *Weltneria* на глубину способствовало сохранению их видового разнообразия. Не следует также забывать, что род *Weltneria*, скорее всего, наиболее древний среди современных Acrothoracica и его представители имели достаточно времени, чтобы приспособиться к обитанию на различных глубинах.

Представители многих родов Acrothoracica (*Berndtia*, *Kochlorinopsis*, *Trypetesa*, *Tomlinsonia* и *Cryptophialus*) — обитатели литорали и верхней сублиторали (рис. 153).

Монотипический род *Auritoglyptes* имеет широкий диапазон глубин — от литорали до 132 м (нижняя сублитораль), свидетельствующий о приспособленности и эволюционной продвинутости вида *A. bicornis*.

Виды родов *Armatoglyptes* и *Kochlorine* имеют сходное распределение. При явном обилии видов родов в верхней сублиторали и литорали, некоторые из них достигают нижних границ сублиторали и верхних горизонтов батиаля. Такой характер вертикального распределения говорит о хороших адаптационных возможностях этих родов. Действительно, такие виды как *Armatoglyptes habei* и *Kochlorine hamata* не только населяют разнообразные группы хозяев и отмечены во многих районах Мирового океана, но и встречаются от литорали до 150–220 м.

Разрыв в распределении родов *Lithoglyptes* и *Australophialus*, принадлежащих к разным отрядам и имеющих глубоководные, батиальные формы, может свидетельствовать об их раннем возникновении и относительной примитивности. Вероятно, некоторые их виды, также как и у *Weltneria*, могли быть вытеснены другими Acrothoracica. Вспомним, что самки *Lithoglyptes* обладают неразвитым вооружением оперкулярных утолщений и полным отсутствием устьевого бугорка — признаками плезиоморфными для Lithoglyptida. Виды *Australophialus* могли испытывать конкуренцию со стороны более продвинутого рода *Cryptophialus* — типичного обитателя сублиторали и литорали (рис. 153), являющегося их родственником, обладающим сходной стратегией расселения и заселения хозяев.

Показано, что смена субстрата, например, переход к симбиозу, является уходом от конкурентной борьбы у *Cirripedia*, позволяющим выжить многим примитивным таксонам (Kolbasov, 1996). Недаром многие примитивные таксоны *Cirripedia Thoracica* — симбионты. *Acrothoracica*, скорее всего, никогда не были свободноживущими формами *Cirripedia*, а вели симбиотический, эндолитический образ жизни. Именно поэтому они избежали конкуренции за субстрат с более продвинутыми родственниками из надотряда *Thoracica* и сохранились до наших дней.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ УСОНОГИМИ НАДОТРЯДА ACROTHORACICA И ОРГАНИЗМАМИ-ХОЗЯЕВАМИ

Приступая к рассмотрению вопроса о взаимоотношениях *Acrothoracica* с их хозяевами, чувствуешь особую солидарность с предшествующими авторами, уделявшими незначительное внимание этому аспекту и просто указывающими таксономическую принадлежность хозяев. Действительно, как показывают личные наблюдения, для акроторацик, нуждающихся только в известковом субстрате для сверления норки, практически не существует специфичности в выборе хозяев.

В литературе удается обнаружить несколько ссылок на характер взаимоотношений *Acrothoracica* с хозяевами (Utinomi, 1957; Batham & Tomlinson, 1965; Tomlinson, 1969; Grygier & Newman, 1985). Известна лишь одна работа (Smyth, 1990) посвященная воздействию сверлильщиков, в том числе трех видов *Acrothoracica*, на раковины гастропод острова Гуам.

Acrothoracica являются организмами, участвующими в процессе биоэрозии. Биоэрозия представляет собой органическую эрозию известковых субстратов (Neumann, 1966). Известны представители 12 основных систематических групп морских водорослей и беспозвоночных сверлящих/разрушающих известковые субстраты химическим и/или механическим способами (Rützler & Rieger, 1973).

Отмечено, что виды *Acrothoracica* селятся на отмерших частях колоний кораллов или на тех частях раковины, где нарушен слой периостракума (Batham & Tomlinson, 1965; Tomlinson, 1969, Grygier & Newman, 1985). Следовательно, отдается предпочтение известковому субстрату экспонированному непосредственно в окружающую среду. Имеются и исключения, так вид *Berndtia purpurea* селится на поверхности мадрепорового коралла, покрытой живыми полипами, таким образом, достигается защита от возможных хищников (Utinomi, 1957).

Показано, что для *Acrothoracica*, в отличие от большинства других сверлильщиков, предпочитают отсутствие живого моллюска в раковине, это несущественно и они равновероятно населяют раковины с моллюском и без него (Smyth, 1990). Тем не менее, это не всегда так. Некоторые таксоны гастропод обладают развитым защитным периостракумом, который разрушается после смерти моллюска, лишь после этого *Acrothoracica* способны заселить такую раковину (например, раковины семейства Terebridae из обработанного мной материала). Заселение пустой раковины имеет как позитивные, так и негативные моменты. В пустой раковине для заселения пригодны не только наружная, но и внутренняя стороны, но норки в неподвижной раковине могут быть быстро заилены (Tomlinson, 1969). С этой

точки зрения представители *Trypsetesidae* демонстрируют наиболее выгодную стратегию заселения. Обитая внутри раковин гастропод, занятых раком-отшельником, они защищены от хищников, а циркуляция воды в полости раковины, обеспечиваемая хозяином, устраняет опасность заиливания.

В большинстве случаев *Acrothoracica* не образуют плотного поселения на хозяине и не оказывают на него никакого воздействия. Исключения могут составлять представители *Cryptophialida*, стратегия расселения которых (см. главы 3.3, 5) позволяет чрезвычайно плотно заселять особь хозяина. Отмечено, что особи *Australophialus melampygos* плотно селятся на раковинах *Haliotis iris* и *Perna canaliculus*, приводят к их ослаблению — раковины становятся ломкими (Batham & Tomlinson, 1965). Особи *Cryptophialus hoegi* покрывали всю наружную поверхность гастроподы *Purpura persica*, плотность их поселения составляла около 30–37 норок на 10 мм² (Колбасов, 2000б).

Перейдем к некоторой статистике. Из обработанных автором 3113 особей гастропод, принадлежащих более чем к 70 родам, распределенных по 43 семействам, норки *Acrothoracica* были обнаружены в 248 раковинах 25 родов и 14 семейств соответственно. Эти семейства следующие: Turbinidae, Trochidae, Cymatiidae, Hipponicidae, Fascioliidae, Xenophoridae, Cerithidae, Muricidae, Coralliophilidae, Thaididae, Vasidae, Conidae, Architectonicidae и Strombidae. Зараженные раковины живых гастропод составляют 8% от общего числа. Хотя я старался обрабатывать коллекции гастропод целиком, но упор делался на тропические сборы, так что этот показатель мало о чем говорит (если бы обрабатывались только тропические сборы, процент был бы выше, а если бы — со всего Мирового океана, включая Арктику, например, — то ниже). Поэтому интересно, каков процент зараженных раковин среди семейств гастропод, в раковинах которых отмечены *Acrothoracica*. Было осмотрено 1882 особи, принадлежащих к этим 14 семействам, из них 13% оказались заселенными акроторациками. Наиболее подвержены этому гастроподы семейств *Cerithidae* (*Cerithium*) — 65%, *Hipponicidae* (*Hipponix*) — 60% и *Fascioliidae* (*Fasciolaria*, *Fusinus*, *Latirolagena*, *Latirus*, *Peristernia*) — 33%. Эти гастроподы обладают массивными раковинами, лишенными развитого переостракума, часто корродированными и покрытыми корковыми водорослями и поэтому больше всего подходят для колонизации *Acrothoracica*. Для циприсовидных личинок размеры раковины хозяина, вероятно, не играют существенной роли при оседании, т.е. оседание происходит на субстрат больший по размерам самой личинки. Действительно трудно предположить, что циприсовидная личинка способна отличать раковины 2–3 см в длину от раковин длиной 3–4 см. Так, из всех инфицированных раковин гастропод (для которых промерена длина/высота раковины), 12 находок приходится на раковины

менее 1 см в длину, 18 — на раковины 1–2 см в длину, 26 — на раковины 2–3 см в длину, 66 — на раковины 3–4 см в длину, 55 — на раковины 4–5 см в длину и 34 находки на раковины более 5 см в длину. Эта статистика, скорее всего, отражает то, что раковин размерной категории 3–4 см в длину больше всего в обследованных коллекциях. Кроме того, эта размерная категория может быть наиболее характерна вообще для гастропод, принадлежащих к семействам, которые являются наиболее частыми хозяевами *Acrothoracisa*. Естественно, чем больше (=старше) раковина, тем больше вероятность, что плавающая циприсовидная личинка так или иначе обнаружит именно ее — эта также одна из причин более частых находок *Acrothoracisa* на более крупных раковинах. В то же время, гастроподы семейства *Hipponicidae*, являющиеся одними из наиболее частых хозяев *Acrothoracisa*, обладают небольшими размерами (обычно 1–2 см в длину), правда стоит отметить, что чаще всего эти гастроподы прикрепляются к другим инфицированным раковинам или кораллам.

Следует указать, что большинство норок *Acrothoracisa* расположены в районе макушки, прилегающих к ней частях раковины (около 80 находок) и в ее средней части (около 80 находок), тогда как число находок норок в районе устья в два раза меньше. Этому имеются два объяснения. Области раковины у макушки и прилегающих частей наиболее старые и, следовательно, более корродированные, с нарушенным периостракумом, а поэтому более доступны для оседания. Область устья, кроме того, что более молодая и раковина здесь менее ослаблена, еще непосредственно контактирует с высывающимся телом моллюска, который может механически счищать обрастателей.

Гастроподы выработали несколько механизмов борьбы с обрастателями и сверлильщиками. Прежде всего, это развитый периостракум, покрывающий раковину. Именно благодаря периостракуму многие гастроподы (семейства *Melongenidae*, *Cassidae* и другие) лишены норок *Acrothoracisa*. Большая часть раковины некоторых гастропод может прикрываться сверху мантией, которая предохраняет раковину от оседания обрастателей (семейства *Cypraeidae*, *Eulimidae*, *Marginellidae*, *Olividae*, *Volutidae* и другие). Тонкая раковина некоторых, чаще глубоководных, гастропод (*Volutomitridae*, *Trophoninae*, *Admetidea*, *Cancellariidae* и другие) также непригодна для сверления норок. Следует отметить, что наличие тонких, частых выступающих спиральных ребер, также делает рельеф раковины малопригодным для сверления норок. В свою очередь обладание толстой, массивной раковинной, пусть и заселенной различными организмами, позволяет моллюску «не обращать на это внимание», так как обрастатели не могут нанести ему существенного вреда. Так что это тоже своего рода защита.

Кроме морфологических особенностей раковины, защита от обрастателей и сверлильщиков может достигаться и образом жизни моллюска.

Прежде всего, гастроподы, постоянно живущие в верхней литорали, раковины которых часто и надолго обсыхают (семейства Planaxiidae, Patellidae, Asmaeidae, Neretidae, Littorinidae и другие) лишены большинства обрастателей, которые не могут переносить такие условия. Некоторые гастроподы, особенно хищные, часто зарываются надолго в песок (семейства Cassidae, Mitridae, Muricidae, Strombidae). Поэтому условия для обитания *Acrothoracica* на таких раковинах также неблагоприятны.

Показатели заселения *Acrothoracica* раковин двустворчатых моллюсков сходны с таковыми для гастропод. Так из 306 особей, принадлежащих к 20 семействам (32 родам), 27 особей из 9 семейств (9%) оказались инфицированными *Acrothoracica*. Это моллюски семейств Spondylidae, Chamidae, Pectinidae, Pteridae, Arcidae, Tridacnidae, Ostreidae, Isognomonidae и Malleidae. Осмотрено 229 особей из этих семейств, соответственно 12% из них оказались с норками *Acrothoracica*. Наиболее часто заселены моллюски семейств Chamidae (*Chama*) — 29%, Arcidae (в основном *Barbatia*) — 17% и Tridacnidae (*Tridacna*) — 17%. Это моллюски, обладающие массивной, крупной раковиной, как правило, лишенной развитого переостракума. Хотя возможность быть заселенными *Acrothoracica* не исключена даже для небольших двустворок (одна находка в раковине 1–2 см в длину и 6 находок в раковинах 2–3 см в длину), наиболее часто заселены раковины более 6 см в длину (9 находок). Объяснение этому факту такое же, как и для раковин гастропод. Норки усоногих чаще расположены у макушки и прилегающих к ней районах, так как именно здесь раковина наиболее старая и корродирована, а защитный периостракум часто разрушен (*Barbatia*). Стоит отметить, что для моллюсков, крепящихся одной створкой к субстрату (*Chlamis*), заселенной оказывается подвижная створка. Механизм защиты от обрастателей у двустворчатых моллюсков во многом схож с таковым у гастропод. Прежде всего, это развитый переостракум (Mytilidae), мешающий оседанию. Многие Arcidae несут длинные и частые волоски, которые препятствуют оседанию сверлильщиков. Эти волоски отсутствуют в районе макушки, где и селятся *Acrothoracica*. Частые ребрышки, покрывающие многие раковины, также делают их рельеф, как у гастропод, неблагоприятным для сверления норок. Тонкие раковины (Pinnidae) то же не могут быть заселены *Acrothoracica*.

Раковины гастропод, заселенные раками-отшельниками, теряют защитный периостракум, корродируют и являются легкой добычей для ципри-совидных личинок *Acrothoracica* (независимо от самой таксономической принадлежности раковин). Из 306 просмотренных раковин, принадлежащих 21 семейству и заселенных раками-отшельниками, лишь 12 (4%) несли норки *Acrothoracica*. Это объясняется тем, что в просмотренном материале преобладали бореальные и глубоководные сборы.

Переходя к кораллам, также являющимися основными хозяевами *Acrothoracisa*, следует сразу отметить, что в подавляющем большинстве случаев, заселению подвержены мертвые участки колонии/одиночного коралла, часто покрытые другими обрастателями. Было просмотрено около 200 единиц хранения склерактиний и гидрокораллов, к сожалению, многие из которых сухие. Заселенными оказались 27 экземпляров (14%): 23 экземпляра из отряда Scleractinia (чаще всего семейства Pocilloporidae и Flabellidae) и 4 экземпляра Hydrocorallia.

Наиболее характерным ландшафтом, в котором обитают *Acrothoracisa*, являются разнообразные коралловые рифы и клумбы кораллов. Это подтверждает выводы, что глубина обитания и распространение *Acrothoracisa* связаны с распределением коралловых рифов в Мировом Океане (см. главу 5).

Касательно видовой специфичности хозяев для *Acrothoracisa*, скажем, что ее нет. Если посмотреть на диагнозы видов (см. главу 4.3), можно отметить, что виды одного рода могут встречаться как на кораллах, так и на моллюсках. Виды, известные не из одного местонахождения, также населяют разнообразный круг хозяев. Это характерно даже для специализированных *Acrothoracisa* из рода *Cryptophialus*.

Таким образом, суммируя можно сказать, что представители *Acrothoracisa* предпочитают любой известковый субстрат. Особенно предпочтительны ослабленные участки раковин и колоний кораллов. В подавляющем большинстве случаев представители *Acrothoracisa* не наносят никакого вреда хозяину, а поэтому являются облигатными комменсалами-квартирантами. Такой тип симбиотических отношений характерен для многих Cirripedia Thoracica (Галкин, 1984, 1989; Зевина, 1989; Колбасов, 1990а, б, 1991, 1992а, б, в; Ross & Newman, 1973; Kolbasov, 1993, 1996). Большинство *Acrothoracisa* не делают предпочтения какому-либо из известковых субстратов и ведут обыкновенный эндолитический образ жизни. Для них не действует правило Хиро (Hiro, 1938), применимое к большинству симбиотических Thoracica, выражающееся в том, что чем более специализирован (морфологически) вид, тем меньший круг хозяев он заселяет. Исключение составляют представители семейства Trypetesidae, которым необходимо наличие рака-отшельника в раковине гастроподы. Таким образом, здесь налицо установление неких специфических взаимоотношений, которые могут носить мутуалистический характер. Так рак-отшельник может поставлять *Acrothoracisa* пищу, а сам усоногий рак очищать полость раковины от фекалий и пищевых остатков. Правда, вряд ли это скольконибудь существенно для самого рака-отшельника.

SUMMARY

EXTERNAL MORPHOLOGY OF FEMALES OF ACROTHORACICA. FUNCTIONS AND EVOLUTION OF EXTERNAL STRUCTURES. DIRECTIONS OF EVOLUTION OF FEMALES OF ACROTHORACICA

A detailed description of all main structures of females (including their ultrastructure) and their morpho-functional analysis are given in this chapter. The adaptations of the Acrothoracica for burrowing way of life and main morphological synapomorphies of this group are designated firstly. A direction of the evolution of the superorder is reconstructed and taxonomical groups, corresponding to new orders, are proposed. A comparison of obtained data with analogous ones in other Cirripedia is carried out.

As in other cirripedes, the body of acrothoracican females is surrounded by a mantle, forming a mantle sac. Mantle sac serves as a brooding chamber (eggs and nauplii are growing up in it) and connecting with the environment through an aperture, which is able to close (Figs. 2, 3 δ). Aperture consists of a pair of apertural lips, bearing chitinous opercular bars and comb collar at rear margin (Fig. 4). Opercular area (operculum) situates in the upper part of mantle sac. It is wide in the order Lithoglyptida and occupies the upper quarter of mantle sac (Fig. 2). The presence of a narrow, peculiar neck in the opercular area is characteristic for the order Cryptophialida (Fig. 3). Thus, their mantle sac has bottle-like shape. The lateral and reinforcing bars are situated in the opercular area. The lateral bars may be wide, as in some species of the Lithoglyptida, or narrow, rod-like, as in the species of the Cryptophialida. The attachment disk, serving for firm fixation of the female to the burrow, is located in the lower part of the mantle sac. It often has drop-like and oval form. In some species of the family Lithoglyptidae the cuticle of attachment disk secretes a peculiar calcareous cement and may cover a calcareous plate (Fig. 2 ϵ). A hillock-like orificial knob (Fig. 12), bearing noticeable setae and teeth, is situated in many species of the Lithoglyptida at the anterior margin of mantle sac, between the opercular bars and the attachment disk. A conical attachment hillock lacks any setae and teeth is often located between the base of neck and the attachment disk in the species of the Cryptophialida (Fig. 3 ϵ). The lower part of the mantle sac possesses the more wrinkled cuticle with longitudinal and transverse striation and scattered with numerous teeth.

The body proper, having the arthropodial limbs and appendages, characteristic for the Cirripedia, is situated inside the mantle sac (Figs. 2, 3, 19). The mouth (oral) cone, going into the head, is disposed at the upper end. It is formed by labrum and mouth limbs — mandibles with palps, maxillules and maxillae. A pair of mouth cirri (rudimentary in the Cryptophialida), marked the proximal

end of thorax, is grouped with the oral cone. The thorax itself is strongly elongated, the posterior (distal) end bears terminal cirri (3–5 pairs) grouped into a tuft. Two-segmented caudal appendages, belonging to the rudimental abdomen, situate at the last pair of terminal cirri in a majority of the Lithoglyptida. They are rudimentary in the Cryptophialida.

The side of the body between the mouth and anus, through the mouth limbs and mouth cirri, is morphologically ventral one, opposite side is dorsal. It is difficult with the definition of the mantle sac sides. The body proper connects with the mantle by anterior and dorsal sides of the head in the areas of the orificial knob and attachment disk.

In my opinion, sides of the female mantle sac should be homologized with previous cypris larva, that has clearly defined sides. Consequently, a side of the mantle sac at the head end is an anterior margin, and an opposite one should be reckoned as a posterior margin. A part of mantle sac between orificial knob and attachment disk corresponds to that place where the antennules of cypris larva attach to head. In that case, by the analogue with cypris larva, a part of mantle sac between the upper end of attachment disk and posterior end of the aperture through the orificial knob and the opercular bars is ventral, and dorsal side is between the lower end of the attachment disk and the posterior end of the aperture (comb collar).

Although a mantle is characteristic for all Cirripedia, the mantle sac with such structures as the opercular bars, comb collar, orificial knob, attachment disk, lateral bars, and also elongated thorax, isolated mouth cirri are synapomorphies for the Acrothoracica. These synapomorphies must to have a row of unique ultrastructures, which were found subsequently.

Let us consider a fine morphology of female. The morphology of the opercular bars traditionally is one of the basic characters in the acrothoracican taxonomy (Figs. 4, 9, 10). Really the opercular bars bear different projections, teeth, and setae, or rarely lack any armament. The opercular bars of the species of the order Lithoglyptida are elongated, narrow, semi-circled (fusiform) at the top view, often bear the posterior projection of different length and form (straight, curved anteriorly or posteriorly). The main surface of opercular bars bears small, blunt knobs, and often — dense, small pores. The opercular bars of the Cryptophialida differ strongly from that in the Lithoglyptida. A narrow neck of the cryptophialids terminates with massive and short, crown-like opercular bars, covered all length of the apertural lips.

The developed opercular bars may serve for open/closing of the aperture during the protrusion of distal part of thorax with terminal cirri. Closed opercular bars, hermetically acceded to the burrow margins, defend not only the mantle cavity, but also the burrow itself from the foreign objects ingress (animals, detritus, sand). Numerous setae, teeth and projections may have a sensory function. Obviously, small pores function as receptors.

In the species of the family Trypetesidae, that lay the defend function on their hosts — hermit-crabs, occurred a reduction of the opercular bars, hardly distinguished from other part of the apertural lips (Fig. 9 з).

The morphology of the comb collar more or less is similar in all acrothoracican species (except Trypetesidae which lack comb collar). At a light microscope in the species of the Lithoglyptidae it looks as a palisade membrane having «U» form. Here the comb collar is adjacent to the internal margins of the opercular bars and borders the posterior end of apertural lips. The comb collar of the Cryptophialida lays completely between the opercular bars. The comb collar itself consists of numerous seta-like cuticular projections 30–50 μm in length, their lateral margins are covered with dense villiform processes. The comb collar serves for grooming of the terminal cirri and restricts the entrance for foreign objects into the mantle cavity, while the terminal cirri are expanded. It also may capture the food intake near the oral cone.

The Acrothoracica are the borers, therefore is actual the question about which structures do form a boring apparatus? These are tiny multifid scales of different types, covering the most part of external surface of the mantle sac (Figs. 13–16). The massive multifid scales densely scattered on almost whole faces of the operculum are most developed. They are 7–15 μm in the length and consist of several tens (20–40) of sharp denticles 2–2.5 μm in the length and fused with their lower halves. The massive multifid scales are straight or feeble arcuate and often associated with opercular pores or papillae in the species of the family Lithoglyptidae. The species of the order Cryptophialida possess the arch-shaped massive multifids and lack opercular pores or papillae. The morphology, position on the mantle sac and association with opercular pores/papillae indicate, that the massive multifids form the main boring apparatus. Besides the massive multifid scales, the mantle sac bears different types of feeble multifid scales, basically serving for the burrow cleaning, their morphology more variable in the species of the Cryptophialida.

Thin membrane-like cuticle of the attachment disk (Fig. 17) bears conspicuous cuticular projections about 1 μm in the length. In the species of the order Lithoglyptida (except the symbionts of the hermit-crabs Trypetesidae) these projections cover the whole surface of the attachment disk, and may be associated in transverse rows, groups of oval outline, or irregularly distributed. These projections are more rare in the species of the Cryptophialida and form irregular groups or peculiar scales. A function of these projections might consist in the secretion of special fixative cement.

The morphology of mouth cone (Fig. 20) is one of the main differences between the orders Lithoglyptida and Cryptophialida. First of all, the species of the Lithoglyptida possess large, saddle-like labrum armed with different setae and scales (Fig. 21 *a–d, ж, з*), it isolates the mantle cavity entrance from environment. Besides, the species of this order obtain the developed biramous mouth

cirri (Fig. 25). The elongation of the opercular area in the cryptophialids leads to the strong reduction of the mouth cirri (looking as small hillocks) and to the origination of long, tongue-like labrum lacks the armament of multifid scales, with dense, thin setae on its lateral margins (Fig. 21 *e, u*). It is like to note, that the majority of the cirripedes of the superorder Thoracica, investigated by me, have labrum without multifid scales, and only species of the Ibliformes possess labrum with scales.

Considering the ultrasructure of the mouth parts (Figs. 22–24): mandibles, maxillules and maxillae, notice that they are armed with simple, smooth setae, biserrate or omniserrate setae and stub setae. In comparison with barnacles of the superorder Thoracica, having more different types of setae and denticles, the Acrothoracica possess poorer armament of the mouth limbs. The presence of greater number of different types of the setae should be reckoned as an evolutionary advantage, because affords to expand a food diet. Therefore the character of the mouth limbs armament of the Acrothoracica should be considered as more plesiomorphic in comparison with Thoracica.

The thoracic lappets (Fig. 26) are common structure for all acrothoracicans. They form transverse rows in the distal part of thorax. Each thoracic lappet consists of 50–80 cuticular projections about 1 μm in the length. The distal rows of thoracic lappets are assigned in sets, which in the species of the Cryptophialida have a peculiar cuticular border. In the species of the Trypetesidae — symbionts of hermit-crabs, the thoracic lappets reduced into rare scales. The morphology of the thoracic lappets shows that these structures take part in the cleaning of the mantle cavity from fecoes and foreign particles. The thoracic lappets (Fig. 33 *a, z*) are strongly reduced in the majority of the Thoracica (except Ibliformes, Fig. 31 *k*), numerous ctenoid scales, covering the cirri, serve for the mantle cavity cleaning. However, the presence of the thoracic lappets rudiments in such relatively big animals as thoracicans may represent indirect evidence that their ancestors were rather small organisms, leading endolithic or refuge way of life.

The main directions of the acrothoracican female evolution are connected with the origination of the order Cryptophialida. The appearance of narrow and elongated neck in the opercular area of the mantle sac led to the decreasing of the aperture and removing of the mouth parts from the opercular bars inside the mantle cavity, the orificial knob is reduced, and the comb collar is occurred inside the mantle sac. Changes also touched with the body proper. Firstly, functions and form of some mouth parts, as labrum and mandibular palps were changed. The mouth cirri have been reduced significantly.

Concerning the Lithoglyptida, the basic evolutionary transformations in this order are connected with a transition to the symbiosis. It leads to the reduction of several defense structures of the mantle sac, such as the opercular bars, for example. The inhabitation in the gastropod columella invokes the reduction of

boring apparatus and asymmetry of the mantle sac. The ability to get food directly from host leads to the reduction of sizes of the mouth limbs, distal part of the thorax and terminal cirri. These evolutionary changes resulted in the origination of the family Trypetesidae, representatives of which retained anyway the basic characters of the Lithoglyptida — sac-like mantle, long aperture, orificial knob, saddle-like labrum, and developed mouth cirri.

The common directions for all Acrothoracica are gradual reduction of the aperture size, and, as a consequence, reduction of terminal cirri number.

CALCAREOUS FORMATIONS OF THE ACROTHORACICA. HOMOLOGY WITH CALCAREOUS PLATES OF THE SUBORDER THORACICA

A calcareous plate, found in some lithoglyptid species, situated under the cuticle of attachment disk and being its derivative (Figs. 2 *e*, 34), represented the peculiar problem in the acrothoracican phylogeny, as well as for all Cirripeedia. It was supposed, that only deep-water, refugial species possess this plate. However, I have managed to find it also in ordinary sublittoral species. This plate was interpreted as a rudiment of calcareous shell of the Thoracica, namely as a rostral plate (rostrum), and therefore the Acrothoracica themselves were considered as regressive derivatives of the thoracican cirripedes (Newman, 1971, 1974; Grygier & Newman, 1985). At the same time, some primordial (ground) plesiomorphic characters of the adult Acrothoracica, such as postoesophageal adductor muscle (preoesophageal in thoracicans) and connection the mandibular palps directly with the mandibles, but not with the labrum as in the thoracicans lead us to reject this hypothesis.

The functions of calcareous plate and cement are following: firmer fixation of the animal inside the burrow, the base for mantle muscles attachment (taking part in abrasion movements) and retractor muscles, and also for defense the parts of animal exposed outside the burrow.

Our investigations showed, that the area of attachment disk of the Acrothoracica are basal in its nature and, consequently, this plate cannot be the rudiment of rostrum, and represents a basal plate. Thus, it is homologous to the calcareous base of some thoracicans. Really, exuviae of the attachment antennules of cypris larvae retain the connection with the mantle sac after metamorphosis in some juveniles of the Acrothoracica (Fig. 34 *δ*). They are inserted above the attachment disk. A rostral plate lays down at the front of the cyprid antennules in thoracican species, and a base (sometimes calcareous) situates under (from the rear) them. The fact that the attachment disk and calcareous plate locate under the antennules indicates on their basal, but not rostral position and their homologue with the thoracican base.

Comparing plans of constitution of the superorders Thoracica and Acrothoracica (Fig. 35), we should notice the following homologies between the thoracican base and the attachment disk of the acrothoracicans: 1) depressor muscles of the Thoracica, which are responsible for opening/closing of the opercular orifice, attach to the base, analogous muscles of the Acrothoracica are connected with the attachment disk; 2) antennular nerves of the Thoracica terminate in the basal part, and in the Acrothoracica — in the area of attachment disk; 3) ovaries of the Thoracica are situated in the area of the base, in the Acrothoracica — in the area of the attachment disk. The base of the thoracicans and the attachment disk of the acrothoracicans serve for a common function — fixation. These data indicate that the basal calcareous plate of the Acrothoracica is not homologous to the rostral plate of the thoracican shell. Otherwise, there are not reasons to postulate, that ancestors of the Acrothoracica had a calcareous shell, and, consequently, the Acrothoracica cannot be considered as the derivatives of the Thoracica. Instead, the Acrothoracica represent more generalized taxon.

DWARF MALES OF THE ACROTHORACICA

Although the well-known representatives of the class Thecostraca — the cirripedes of the superorder Thoracica are mainly hermaphrodites (there are some dieocious species), this is rather an exception, but not a rule, because other thecostracans (for which adult stages are known) are dieocious species. They often possess reduced, dwarf males, attached to a female, or located inside its mantle cavity, and serving only for fertilization.

The dwarf males of the Acrothoracica are sac-like, attached by the cyprid antennules, retained after metamorphosis, to the external surface of the mantle sac, near the attachment disk of female (Figs. 2 ♂, 3 ♂). Form of male body is variable, a long, stranded penis often situates inside the mantle cavity (Figs. 37, 38). Males of the order Lithoglyptida have a different morphology. The males of pear/bottle-like shape should be considered as most plesiomorphic (Fig. 37). They possess simple attachment antennules and clear apertural slit at the posterior end of body, being homologous to female aperture. The margins of the apertural slit often are surrounded with dense, seta-like denticles, directed outside and defending the entrance into the mantle cavity. A noticeable elongation of the posterior (distal) body end is observed in the mature males, in comparison with young males, and a form becomes bottle-like. Further evolutionary changes of morphology of the dwarf males of the Lithoglyptida lead to the origination of peculiar lateral projections — lobes or «wings», serving as sheaths for penis and testis (Fig. 37). Parallel a peculiar, long stalk originates between the body and antennules, the apertural slit disappeared, and an opening in the posterior end may be lack or closed with a semicircular cuticular fold, noticeable only at a electron microscope.

Males of the order Cryptophialida have bottle-like shape, with strongly elongated posterior end in mature males, and bearing the apertural slit, and simple attachment antennules without stalk (Fig. 38). Just settled males are rounded and lack long posterior end. For many cryptophialid males is characteristic the presence of conspicuous mantle teeth at the posterior end. Whereas, the lithoglyptid males lack these teeth.

Differences between males of two orders of the Acrothoracica also become apparent at ultrastructural level. So, the cuticle of males of the order Lithoglyptida always bears dense processes with sharp tips and united in groups or transverse rows in the proximal and middle parts of the body. These processes are mostly about 1 μm long (genera *Weltneria*, *Armatoglyptes*, *Auritoglyptes*), but they may be longer significantly — spine-like, about 3–4 μm long (*Kochlorine*), or noticeably less, 0.3–0.5 μm long (*Trypetesa*). This character can be used in the systematics of the superorder.

Males of the order Cryptophialida lack such cuticular processes, but their posterior end bears distinct and dense circular, cuticular ribs, which are absent in the males of the Lithoglyptida. These ribs may reinforce a flexible posterior end, and also their straightness (stretch) leads to the elongation of posterior end.

At the base of obtained data the dwarf males of the Acrothoracica were assigned into several groups:

A. Males with different cuticular processes/denticles (order Lithoglyptida: families Lithoglyptidae, Trypetesidae): 1) Pear-, bottle-like or heart-shaped males, without lateral projections («wings»), with simple antennules and apertural slit (genera: *Weltneria*, *Armatoglyptes* and *Berndtia*). 2) Mature males with lateral projections and attachment stalk: a) Distal (posterior) end with apertural slit (*Auritoglyptes* and *Lithoglyptes*); b) Distal end covered by peculiar, semicircular fold (*Kochlorine*). 3) Males of different form, with small lateral lobes and attachment process, lack apertural slit or fold (*Trypetesa*).

B. Bottle-like males, without cuticular processes, with rare, but conspicuous mantle teeth, attachment antennules simple, elongated posterior part of body with developed circular, cuticular ribs (order Cryptophialida: *Australophialus*, *Cryptophialus*).

Each type of the males is characteristic for definite taxa of the Acrothoracica. It was shown in the course of the work, that evolution of males correlates with evolution of females, therefore males were also used in the phylogeny and systematic reconstruction of this group (Table 1).

Elongation of the posterior end of males and origination of long stalk serve for a common aim — to draw together apertures of female and male, necessary for more successful fertilization.

The function of the assorted denticles covering the cuticle of acrothoracican male seems to be similar to that of the cuticular structures in scalpellid

males (Klepal & Nemeschkal, 1995), in which «...keeping the distance allows an exchange of substances between the body and the surrounding water.» They may also act like cleaning structures for removing detritus and abrasive material (Kolbasov, 2002). The long, sharp denticles may abrade the boring wall of burrow themselves. The fringe-like, small, and sparse denticles also might function as chemoreceptors for co-ordinating the maturation both females and males (Kolbasov, 2002).

Several complex cuticular structures such as scales, fringe-spines, and scale-combs, described in scalpellid sac-like males and suggested as the derivatives of simple denticles or fringes (Klepal & Nemeschkal, 1995) are not found in acrothoracican males. Acrothoracica represent the most plesiomorphic taxon of extant Cirripedia (Kolbasov et al., 1999), therefore the absence of some complex cuticular structures may be rather reckoned as plesiomorphic cuticle armament, than the secondary loss, in comparison with the thoracican sac-like males.

Different cuticular structures, such as denticles, fringes, setae, scales, and combs are characteristic of arthropod cuticle in general and the fact of their presence should be reckoned as a plesiomorphic/generalised condition for all crustaceans (Muller & Walossek, 1988). Simple denticles are present in the dwarf males of almost all acrothoracican taxa except the Cryptophialida. The absence of denticles in the Cryptophialida is apparently another apomorphic condition distinguishing this order from the other acrothoracicans. On the contrary, the males of the Lithoglyptidae and Trypetesidae have more common characters between themselves than with the Cryptophialida.

CYPRIS LARVAE OF THE ACROTHORACICA. SIGNIFICANCE OF CYPRID CHARACTERS IN PHYLOGENY RECONSTRUCTION OF THE SUPERORDER ACROTHORACICA

All crustaceans of the class Thecostraca possess plankton larvae, serving for distribution. A so-called cypris-like larva, following by naupliar larvae (6 naupliar instars are primordial — a ground pattern) is characteristic for the Thecostraca. It represents an apomorphy for the thecostracan. This larva serves exclusively for a substrate searching and settling-down on it. All adult thecostracans are changed strongly by sessile or symbiotic way of life. Therefore usage of the cypris larvae, having a row of valuable morphological characters, in the pylogenetic reconstruction of this class brings substantial results.

The cypris larvae of the Acrothoracica possess all basic organs characteristic for cirripede cypris larvae (Figs. 47, 48). Their body is covered by the uni-valve head shield or carapace. Typical four-segmented antennules, characteristic for all Cirripedia, are inserted at the anterior end of the body. Compound eyes, associated with a pair of frontal filaments, are situated at the base of antennules. Big, lobed cement gland lays in the central area. On the dorsal side

of carapace, even at a light microscope, we may observe 5 pairs of lattice organs — peculiar cuticular, elongated chemosensory structures.

Nevertheless, the cypris larvae of the order Cryptophialida have unique morphology and differ from the cypris larvae of the order Lithoglyptida (Kolbasov & Høeg, 2007). First of all, it is expressed in strong reduction of the thorax with limbs — thoracopods. Besides, form of the cypris larvae of the Cryptophialida differs from an ordinary spindle-like in the Lithoglyptida, and other Cirripedia. The carapace of the Cryptophialida bears long setae, perforated with numerous, small pores, and does not cover a larval body completely, left the antennules free, whereas the lithoglyptid unperforated carapace lacks setae and covers whole body.

Differences between the acrothoracican orders are expressed especially at ultrastructural level. Firstly, it is the absence of two fronto-lateral pores in the cypris larvae of the Cryptophialida. These pores, situated laterally (close to the ventral margin), at the anterior end of carapace, are the biggest pores of cypris larva (up 4 to 25 μm in the length in different species of the Acrothoracica Lithoglyptida). The fronto-lateral pores are characteristic for the majority of Cirripedia, include the order Lithoglyptida.

Significant differences are observed in the lattice organs morphology. All 5 pairs of them are characteristic for all acrothoracican cypris larvae — 2 anterior and 3 posterior. The lattice organs of the order Lithoglyptida are narrow, groove-like (7–18 μm in the length and 0.8–1 μm in the width), often have rudimentary medial keel. Surface of each lattice organ are perforated by small, rounded pores, forming «pore field» of the lattice organ. All five pairs of the lattice organs possess a terminal pore (0.2–0.3 μm in diameter), located at the end of lattice organ, and being characteristic for the majority of representatives of the class Thecostraca. Only lattice organs of second pair have terminal pores at the anterior end, other pairs possess posterior terminal pores.

The lattice organs of the cypris larvae of the order Cryptophialida differ strongly in their ultrastructure from the Lithoglyptida. They are surrounded by special cuticular border forms penta- or hexagonal «plate», and lack medial keel. Pores of the «pore field» are elongated, worm-like, but not rounded. But the main difference is the absence of terminal pores in all 5 pairs of the lattice organs. Terminal pores are characteristic for the majority of the Cirripedia, and only for one rhizocephalan group their absence is described.

The ultrastructure of small fourth antennular segment is also different in the Acrothoracica (Fig. 48). The fourth antennular segments of the lithoglyptid cypris larvae are armed with 4 subterminal and 5 terminal setae (Fig. 48). Such a character of the armament is typical and general (ground) for all Cirripedia. Subterminal setae of are always similar, simple, smooth, with terminal pores. But the morphology of the terminal setae varies: there may be aesthetascs, setae with setules, and rudimentary setae. The most plesiomorphic character of terminal setae morphology from all known Cirripedia are proper for some

Lithoglyptida — their terminal setae are similar one another, do not form clear aesthetascs, and do not bear setules (genus *Armatoglyptes*, Fig. 48). But even in the limits of this order we can observe a complication of the terminal setae morphology, concerning with their reduction, the origination of clear aesthetasc, seta with whip-like distal part and bifurcated seta (genus *Weltneria*) or bifurcated seta (genus *Trypetesa*).

The morphology of fourth antennular segment is especially unique in the cypris larvae of the order Cryptophialida (Fig. 48). Although clear aesthetascs are also absent here and all setae have a similar morphology, but aggregation of subterminal and terminal setae with following reduction of their number takes place (8–6 setae altogether). Thus, all setae in the species of this order become morphologically terminal.

The cypris larvae of the order Lithoglyptida obtain 6 pairs of typical natatory thoracopods and furca. Thoracopods consist of protopodit (coxa + basis), bearing two-segmented exopod and three-segmented endopod. It is interesting to pay an attention on the posterior body end, which bears developed telson with unsegmented furcal rami. A rudimentary abdomen, lacking in all adult Cirripedia, is situated in front of the telson. In comparison with the cypris larvae of the superorder Thoracica, it is more developed and retains traces of segmentation on the ventral side (absent in the Thoracica), indicating on the presence of 4 fused segments. The morphology of the telson is also interesting. Generally, telson has small notch (cleavage) at the middle of posterior margin (*Trypetesa*), which gradually becomes deeper, up to the half of the telson length (*Armatoglyptes*), and then splits it almost in two parts (*Weltneria*, *Kochlorine*). It was concluded, that in the course of evolution of the cirripedes, split telson forms the basal segments of two-segmented furcal rami, observed in the cypris larvae of the superorder Thoracica.

Using obtained data on the morphology of cypris larvae, it is possible to reconstruct the following scheme of relationships of main acrothoracican taxa (Fig. 66). We can observe a clear distribution of the larvae into two groups, corresponding the orders Lithoglyptida and Cryptophialida.

**RELATIONSHIPS OF THE ACROTHORACICA WITH
THE SUPERORDERS OF THE SUBCLASS CIRRIPEDIA
AND OTHER GROUPS OF THE CLASS THECOSTRACA,
RECONSTRUCTED ON THE BASE OF MORPHOLOGY OF CYPRIS
LARVAE. PHYLOGENY OF THE THECOSTRACA**

A detailed analysis of position of the Acrothoracica in the system of the class Thecostraca is done in this chapter. Due to a row of apomorphies described during the investigation of morphology of cypris larvae of the subclasses Cirripedia, Ascothoracida and Facetotecta, it became possible to reconstruct

the direction of evolution in the class Thecostraca and established phylogenetic relations between its main taxa. All subclasses of the Thecostraca possess the cypridiform larvae. Namely these stages are suitable for analysis of relationships and evolution. The cyprid larvae of the Facetotecta, as well as the Cirripedia, have univalved carapace, which covers in the facetotectans only anterior parts of the larva. The cyprid larvae of the Ascothoracida possess bivalved carapace.

A unique morphology of the attachment antennules of the cypris larvae of the Acrothoracica, Thoracica, and Rhizocephala, representing in a row of apomorphies, indicates on that these groups form monophyletic taxon Cirripedia. In all three orders antennula consists of four segments, having remarkably identical forms and functions. Such morphology reflects a functional capacity of these limbs — searching for substrate before settle-down and a final fixation. More important apomorphies are following: triangular first segment, consisting of two sclerites to be sharp-set each other; long, cylindrical second segment; horseshoe-like third segment with attachment organ on the ventral (post-axial) side; and small, cylindrical fourth segment, inserted laterally to the third segment and generally (ground pattern) bearing 4+5 sensory setae. The fourth segment bears 4 subterminal and 5 terminal setae in the Thoracica and primary in the Acrothoracica. However, terminal setae of the Acrothoracica have a simpler morphology, than in the Thoracica, and this fact indicates on that the acrothoracicans possess the most plesiomorphic setation of the fourth antennular segment among the Cirripedia. Reduction of number and changing of morphology of these setae in the cirripedes of the superorder Rhizocephala should be considered as an apomorphy. Decrease number and union of subterminal and terminal setae in the Acrothoracica Cryptophialida are also an apomorphy of this order. These facts are not surprising, because observed in highly specialized groups (Rhizocephala — parasites, Acrothoracica Cryptophialida — top of evolution of the acrothoracicans). On the base of morphological changes of the antennules of cypris larvae was proposed a scheme, reflecting a way of evolution of the Cirripedia (Fig. 73).

Is it possible to single out other synapomorphies for the cirripedes else, and what is their position in the system of the Thecostraca? As these investigations showed, the lattice organs should be reckoned as such apomorphic characters for the Cirripedia, and also for whole class Thecostraca. Before these studies, the lattice organs were described for the cyprid larvae of the Ascothoracida and Cirripedia, and a position of their terminal pores vary in these subclasses. Basically, all 5 pairs of the lattice organs of the Ascothoracida are keel-like, without the «pore field», and have only posterior terminal pores. Whereas in the Cirripedia they have variable morphology. The lattice organs of the Acrothoracica are elongated, with unclear medial keel, but in other superorders Thoracica and Rhizocephala they represent a «pore field» and lack medial keel. If in the Acrothoracica only the lattice organs of second pair possess anterior terminal pore,

other Cirripedia have anterior pores in the lattice organs of first and second pairs. It influences a row of questions. For instance, do the cyprid larvae of the subclass Facetotecta possess the lattice organs, and if they do, what is their morphology? What is connection between changes in the lattice organs morphology and the evolution of the Thecostraca as a class? Are the lattice organs homologous structures in all thecostracans?

The lattice organs of the facetotectan cypris larvae were firstly described by us (Høeg & Kolbasov, 2002). Their larvae possess all 5 pairs of the lattice organs, with elongated, slightly keel-like form. The absence of a «pore field» and having only posterior terminal pores are characteristic for the facetotectan lattice organs. The lattice organs of the Facetotecta are similar basically to that in the Ascothoracida by these characters and differ from the cirripede lattice organs.

Internal morphology of the lattice organs was studied for all 3 subclasses of the Thecostraca (firstly for the Ascothoracida, Facetotecta and Cirripedia Thoracica). Internal morphology of the thecostracan lattice organs is more or less similar in all taxa (Høeg & Kolbasov, 2002). A chamber of lattice organ is covered by a thin cuticle (0.2 μm), which may be entire (solid) in the Ascothoracida and Facetotecta or has pores in the Cirripedia. Peculiar chemosensory cells with ciliary segments, consisting of microtubules, are located just under the lattice organ. Sheath cells surround sensory cells and form a canal with microtubular segments inside, and connected with a chamber of lattice organ. A thin, membranous epicuticle isolates a chamber from the terminal pore.

Internal anatomy of the lattice organs has all characters of a chemoreceptor, and a keel-like form with terminal pore is the evidence of origination of these structures from naupliar setae (Rybakov *et al.*, 2003). The terminal pore of a Facetotecta and Ascothoracida is a single way for chemical substances to reach the chamber of lattice organ. Whereas in the Cirripedia it also may be occurred through the «pore field». Therefore in the cirripedes the terminal pore does not play such important role, as in the Facetotecta and Ascothoracida. This fact explains why the cypris larvae of some specialized groups of the Rhizocephala and Acrothoracica do not have terminal pores of the lattice organs.

Posterior position of terminal pores in all lattice organs should be supposed as a plesiomorph by following reasons: the cyprid larvae of the Facetotecta and Ascothoracida are more plesiomorphic in comparison with the Cirripedia, for example, by the presence of clearly segmented abdomen; all 5 pairs of the lattice organ have similar anatomy, and are homologous not only for all Thecostraca, but also between each other (themselves) on a single larva, therefore their general morphology should be similar primary (for example, all lattice organs have posterior terminal pores). In the course of evolution a transformation from keel-like organs of the Ascothoracida and Facetotecta to the «pore field» lattice organs of the Cirripedia is occurred. Thus, the origination of the «pore field» should be considered as other apomorphy of the cirripedes. Paral-

lel the reversion of the terminal pores to the anterior end of organ takes place, primarily in the second pair of lattice organs (Acrothoracica), and then in the first pair as well (Thoracica, Rhizocephala). Hereby, the reversion of the terminal pores of the lattice organs is also an apomorphy of the cirripedes. The lattice organs of the Acrothoracica occupy an intermediate position between the Facetotecta and Ascothoracida on the one hand (in having keel-like form) and other Cirripedia on the other hand. However, the reversion of terminal pores in the second pair of lattice organs and «pore field» indicate on the monophyly of all Cirripedia. The phylogenetic relations between thecostracan cypris larvae are reflected in the Fig. 72.

PHYLOGENY AND SYSTEMATICS OF THE ACROTHORACICA

Acrothoracican monophyly. Among the three cirripede orders the Acrothoracica is the most assuredly monophyletic. These investigations show, that such characters as the opercular bars, the orificial knob, the burrowing apparatus of multifid scales, the comb collar, and some other features of the females represent the autapomorphies for the Acrothoracica. Besides, for all the Acrothoracica are characteristic: similar dwarf males, burrowing, endolitic way of life, and separation of the mouth cirri from the terminal ones. Acrothoracican monophyly is supported also with 18S rDNA data (Spears et al., 1994; Mizrahi et al., 1998).

Phylogenetic positions. Fig. 74 illustrates four possible phylogenetic positions for the Acrothoracica within the crustacean subclass Thecostraca: (I) in-group in the Thoracica (=Thoracica paraphyletic); (II) sistergroup to the Thoracica; (III) sistergroup to the Thoracica + Rhizocephala, or, (IV) sistergroup to the Ascothoracida (=Cirripedia paraphyletic).

Relations to the Thoracica (Fig. 74 I, II). Only the putative homology between the acrothoracican calcareous plate and the calcareous rostrum of non-iblid Thoracica speaks for position I. However, as discussed above, we follow Turquier (1978), Newman (1987), Kolbasov (1999) and reject this proposed homology. The Acrothoracica possess a row of the characters, having more plesiomorphic condition, than in the Thoracica. So, the mandibular palps of the Thoracica «apomorphic» separated from the mandibles, but plesiomorphic articulated with them in the Acrothoracica. Adult acrothoracicans retain the plesiomorphic, postoral position of adductor muscle, also observed in the Ascothoracida and all cypris larvae. At the same time, a new preoral adductor muscle develops in the adult thoracicans during metamorphosis, whereas larval postoral adductor muscle degenerates (Glenner & Høeg, 1998). A new adductor muscle of adult Thoracica is responsible for opening/closing of the calcareous opercular plates. Retaining of larval adductor muscle in the adult Acrothoracica is the evidence of absence of the opercular plates in their evolution.

The morphology of the cypris larva of the Acrothoracica, having a plesiomorphic structure of the lattice organs, an armament of the fourth antennular segment, and uncleaved telson are the evidences against close relation with the Thoracica. Morphology of adult and larval instars of the Acrothoracica makes impossible to take their position ingroup of Thoracica (Fig. 74, I).

Relation to the Rhizocephala. The adult Rhizocephala cannot be compared with other the Cirripedia for such characters as adductor muscle, mandibular palps or any appendage features. In this case, using of larval data on the morphology becomes necessary. These indicate that the Rhizocephala is the sistergroup for the monophyletic Thoracica. At the same time, such characters, as an ultrastructure of the lattice organs and an armament of the fourth antennular segment of the cypris larva of the Acrothoracica point to that they cannot be a sistergroup for the Thoracica, as the rhizocephalans are, and position II (Fig. 74) is impossible.

The Acrothoracica may be a sistergroup for the Rhizocephala + Thoracica in the limits of the Cirripedia (Fig. 74 III), or for the Ascothoracida (Fig. 74, IV).

Relation to the Ascothoracida. The 18S rDNA sequence data of Spears et al. (1994) indicate quasi that the Acrothoracica are the sistergroup for the non-cirripede Ascothoracida (Fig. 74, IV). It conflicts with the suppositions on the monophyly of all Cirripedia. Despite on a row plesiomorphies related cyprid larvae of both the Ascothoracida and the Acrothoracica, for example «keel-like» lattice organs, there are a number of synapomorphies united the Cirripedia. These are: morphology of the attachment antennules, «pore field» of the lattice organs, reversion of terminal pores of the second pair of lattice organs. Besides, the carapace of the cirripede cypris larvae is an univalved, but not bivalved as in the Ascothoracida. Wägele (1996) elegantly showed that the result of Spears et al. (1994) is due to plesiomorphies in the sequence data retained in Ascothoracida and Acrothoracica but not present in their single outgroup Branchinecta.

Thus, our investigations indicate on that the Acrothoracica represent a sistergroup for the Rhizocephala+Thoracica in the limits of the monophyletic subclass Cirripedia (Fig. 74, III).

Data on the evolutionary and functional morphology of different living instars of the Acrothoracica, obtained in the course of this work, afforded not only add and improve the diagnoses of the acrothoracican taxa, but create a new systematics of the superorder with 2 new orders and 2 new genera (Fig. 75). Nine new acrothoracican species were described as well. A new system of the Acrothoracica looks like that:

Superorder Acrothoracica Gruvel 1905. Diecious (gonochoristic) crustaceans of small sizes, body covered by mantle, lacks calcareous capitular and opercular plates, adult females retain larval postoral adductor muscle. Aperture

of female mantle sac surrounded with apertural lips with opercular bars at upper part, comb collar (sometimes reduced) at posterior margin of aperture; anterior/basal margin of mantle sac forms peculiar structure — attachment disk, serving for fixation to burrow; mandibles retain connection with mandibular palps, mouth cirri or their rudiments grouped with oral cone and separated from tuft of 5–3 pairs of terminal cirri on elongated distal part of thorax, covered by rows of thoracic lappets (sometimes reduced in sizes), caudal appendages two-segmented or lack completely. Dwarf males sac-like, retain cyprid antennules, serving for attachment to female. In the course of the metamorphosis of cypris into female, the body rotates on 180° relatively to the antennular rudiments. The borers of limestone, corals, thoracican barnacles, chitons, gastropods, bivalve molluscs, and bryozoans. Occurred with Devonian form limestone, corals, echinoids, brachiopods, and mollusc shells. Include orders Lithoglyptida and Cryptophialida.

Order Lithoglyptida Kolbasov, Newman et Høeg order nov. Females with sac-like mantle, operculum without neck, with wide aperture, opercular bars less than aperture length, labrum big, saddle-like, mouth cirri developed, thorax without long dorsal processes, sets of thoracic lappets without cuticular border, gizzard (gastric mill) absent. Surface of males with numerous cuticular projections, lacks mantle teeth. Body of cypris larvae with developed thoracopods, completely covered with unperforated carapace with fronto-lateral pores, lattice organs of 1 and 3–5 pairs with posterior terminal pores, second pair with anterior terminal pores, pores of «pore field» rounded, fourth antennular segment with morphologically subterminal and terminal setae. Burrow aperture elongated, slit-like. It includes families Lithoglyptidae and Trypetesidae.

Family Lithoglyptidae Aurivillius 1892 — Females with developed opercular bars and comb collar, operculum with rows of massive multifid scales, often associated with opercular pores and papillae, protopod of mouth cirri two-segmented, mouth appendages developed, terminal cirri multisegmented, biramous, caudal appendages present or absent, thoracic lappets developed, intestine with anus. Several species of genera *Weltneria*, *Armatoglyptes* and *Lithoglyptes* may possess basal, calcareous structure — «plate», covered by attachment disk. Dwarf males without a pair of lobes at the base of attachment antennules or stalk, posterior end with apertural slit or with semicircular fold covered it. Inhabit shells of Thoracica, gastropods, bivalve molluscs, chitones, corals, bryozoans, in limestone, burrow aperture always exposed in the environment. It includes 7 genera.

Subfamily Weltneriinae Kolbasov et Newman 2005 — Females characterized by 5 pairs of terminal cirri, with or without caudal appendages. It includes genera *Weltneria* and *Berndtia*.

Genus *Weltneria* Berndt 1907 — Females with 5 pairs of terminal cirri, simple, two-segmented caudal appendages, lateral bars feeble or absent, devel-

oped orificial knob absent. Dwarf males pear-like or bottle-like, without lateral projections («wings»), attachment antennules simple, without stalk. It includes 11 species.

Genus *Berndtia* Utinomi 1950 — Females with 5 pairs of terminal cirri, without developed caudal appendages, lateral bars and orificial knob. Dwarf males bottle-like, without lateral projections, with simple attachment antennules, lack stalk. It includes 3 species.

Subfamily Lithoglyptinae Aurivillius 1892 — Females characterized by 4 pairs of terminal cirri, with or without caudal appendages. Genera *Armatoglyptes*, *Lithoglyptes* and *Auritoglyptes*.

Genus *Armatoglyptes* Kolbasov et Newman 2005 — Females with 4 pairs of terminal cirri, and simple, two-segmented caudal appendages, orificial knob developed or rudimental, lateral bars feeble or absent, posterior margin of aperture without lobes or processes. Dwarf males pear-like, cordate, or V-shaped, without lateral projections, attachment antennules simple, without stalk. It includes 10 species.

Genus *Lithoglyptes* Aurivillius 1892 — Females with 4 pairs of terminal cirri, each caudal appendage inserted on basal process — pedestal, posterior margin of aperture with 2 small or rudimentary setose lobes, orificial knob and lateral bars absent. Mature dwarf males with small lateral projections and short stalk between body and attachment antennules. It includes 4 species.

Genus *Auritoglyptes* Kolbasov et Newman 2005 — Females with 4 pairs of terminal cirri, caudal appendages with basal pedestal, posterior margin of aperture with 2 long setose processes/auricles, orificial knob rudimentary, lateral bars absent. Mature dwarf males with elongated posterior end and developed lateral projections, with long stalk. Monotypic.

Subfamily Kochlorininae Gruvel 1905 — Females characterized by 3 pairs of terminal cirri and caudal appendages. Genera *Kochlorine* and *Kochlorinopsis*.

Genus *Kochlorine* Noll 1872 — Females with 3 pairs of terminal cirri and simple, two-segmented caudal appendages, lateral bars and orificial knob developed. Mature dwarf males with lateral projections and long stalk. It includes 7 species.

Genus *Kochlorinopsis* Stubbings 1967 — Females with 3 pairs of terminal cirri, simple, two-segmented caudal appendages, without muscle *retractor pallii rostralis*, lateral bars absent. Monotypic.

Famaly Trypetesidae Stebbing 1910 — Females with thin, unclear opercular bars, comb collar reduced, operculum without rows of massive multifid scales, opercular pores and papillae, protopod of mouth cirri unisegmented, mouth appendages reduced in sizes, 3 pairs of four-segmented, uniramous terminal cirri, caudal appendages absent, thoracic lappets reduced in sizes and number, intestine without anus. Dwarf males of complex form, with a pair of

lobes at base of attachment stalk/process, posterior end without apertural slit. Inhabit region of gastropod columella, occupied with hermit-crab, commensals. It includes 2 genera.

Genus *Trypetesa* Norman 1903 — Pad-like knobs on 1–2 pairs of terminal cirri, mantle sac symmetrical or spiral. It includes 5 species.

Genus *Tomlinsonia* Turquier 1985 (as *Alcippoides* Turquier et Carton 1976) — Pad-like knobs on all 3 pairs of terminal cirri, mantle sac spiral. It includes 2 species.

Order Cryptophialida Kolbasov, Newman et Høeg, order nov. — Females with bottle-like mantle, operculum with elongated neck, aperture small, opercular bars occupy all aperture length, lateral and reinforcing bars developed, long and thin, labrum elongated, tongue-like, mouth cirri rudimentary, thorax with 1–2 whip-like, long dorsal processes, sets of thoracic lappets with cuticular border, intestine with gizzard (gastric mill), caudal appendages absent. Surface of dwarf males without numerous cuticular processes, posterior end with circular, cuticular ribs, often bears conspicuous mantle teeth, attachment antennules simple, without stalk. Body of cypris larvae with rudimentary thoracopods, perforated carapace does not cover body of larva completely, lack fronto-lateral pores, lattice organs without terminal pores, pores of «pore-field» elongated, worm-like, fourth antennular segment only with morphologically terminal setae. Burrow aperture rounded. It includes family Cryptophialidae.

Family Cryptophialidae Gerstaecker 1866–1879 — The same diagnosis as in order. It includes 2 genera.

Genus *Australophialus* Tomlinson 1969 — Females with 4 pairs of terminal cirri, with a single, whip-like dorsal thorax process. It includes 5 species.

Genus *Cryptophialus* Darwin 1854 — Females with 3 pairs of terminal cirri and 2 whip-like dorsal thorax processes. It includes 16 species.

Phylogeny of the Acrothoracica

What are the phylogenetic relations between the genera of the Acrothoracica, and does a new system reflect them? We carried out a cladistic analysis for reconstruction of the phylogeny of the Acrothoracica, using characters of females, dwarf males and cypris larvae, including the ultrastructural data (herein; Kolbasov *et al.*, in press). We developed a matrix of 65 morphological characters for Nexus Data Editor 5.0 (Table 1). Data were scored «0» or «1», or «0+1» when both conditions were present, and «0», «1» and «2» for multistate characters. Uninformative characters (6), such as «3», «7», «14», «33», «37» and «64», do not contribute to this parsimony analysis. But all these characters represent synapomorphies either for the Acrothoracica or for all Cirripedia and, therefore, we consider these features as very important in the acrothoracican evolution.

List of characters:

1. Chitinous opercular bars (Figs. 4, 9): 0 = absent, 1 = present.
2. Boring apparatus from ctenoid scales (Figs. 13-16): 0 = absents, 1 = presents.
3. Comb collar (Fig. 11): 0 = absents, 1 = presents.
4. Teminal pore of first pair of lattice organs of cypris (Figs. 53, 69, 72): 0 = posterior, 1 = anterior.
5. Form of lattice organs of cypris (Figs. 53, 68): 0 = with rudimentary keel and small pores of «pore field», 1 = without keel, «pore field»-like.
6. Cirri of I pair (mouth cirri) (Figs. 19, 30): 0 = grouped with others, 1 = separated.
7. Adductor muscle position (Fig. 35): 0 = postoesophageal, 1 = preoesophageal.
8. Capitular mineral plates: 0 = absent, 1 = present.
9. Mandibular palps articulation (Figs. 5, 30): 0 = with mandibles, 1 = with labrum.
10. Mantle form (Figs. 2, 3, 8): 0 = bag-shaped, without neck area, 1 = bottle-like, with neck area.
11. Size and form of opercular bars (Figs. 4, 9): 0 = elongated, do not cover whole apertural lips, 1 = crown-like, cover apertural lips completely.
12. Noticeable posterior projections of elongated opercular bars (Figs. 4, 8, 9): 0 = absent, 1 = present.
13. Small posterior lobes of operculum (Fig. 4): 0 = absent, 1 = present.
14. Auricles (Figs. 2, 9): 0 = absent, 1 = present.
15. Armament of opercular bars (Figs. 4, 9, 10): 0 = feeble, with small teeth, 1 = developed, with big teeth of different forms.
16. Form of comb collar (Figs. 4, 9): 0 = situates between and posterior to opercular bars, 1 = situates only between opercular bars.
17. Fusion of comb collar projections (Fig. 11): 0 = about 1/2 of length, 1 = more than 2/3 of length.
18. Lateral bars (Figs. 2, 3, 8, 9): 0 = absent, 1 = present.
19. Form lateral bars (Figs. 2, 3, 8, 9): 0 = short, triangular, reticular, 1 = long, dense, stick-shaped.
20. Transverse row of bifid teeth in operculum at upper end of lateral bar (or corresponding area) (Figs. 4, 9): 0 = absents, 1 = presents.
21. Orificial knob (Figs. 2, 12): 0 = absents, 1 = presents.
22. Attachment disk (Figs. 2, 3, 17): 0 = developed, 1 = weakly separated from other cuticle.
23. Form of labrum (Figs. 5, 19–21): 0 = saddle-shaped, 1 = tongue-shaped.
24. Dorsal process of labrum (Figs. 5, 21): 0 = presents, 1 = absents.
25. Ctenoid scales of labrum (Figs. 21): 0 = developed, 1 = rudimentary.
26. Mouth parts (mandibles, maxillules, maxillae; Figs. 5, 20, 22–24): 0 = developed, 1 = rudimentary.

27. Form of mandibular palps (Figs. 5, 20, 23): 0 = triangular, consist of two parts, 1 = stick-shaped, consist of one part, 2 = rudimentary.
28. Armament of mandibular palps (Fig. 23): 0 = cuticular lappets and spiny denticles, 1 = rudimentary.
29. Mouth cirri (Figs. 7, 20, 25): 0 = developed, 1 = reduced.
30. Protopod and rami of mouth cirri (Figs. 7, 20): 0 = multisegmented, 1 = unsegmented.
31. Morphology of terminal cirri (Figs. 19, 27): 0 = biramous, 1 = uniramous.
32. Number of terminal cirri (Fig. 19): 0 = 5 pairs, 1 = 4 pairs, 2 = 3 pairs.
33. Pads of terminal cirri (Figs. 7, 27): 0 = on bases of all 3 pairs of terminal cirri, 1 = on bases of 2 terminal cirri.
34. Caudal appendages (Figs. 7, 28): 0 = present, 1 = absent.
35. Form of caudal appendages (Figs. 7, 28): 0 = without pedestal, 1 = with pedestal.
36. Whip-shaped dorsal processes of thorax (Figs. 3, 19, 28): 0 = absent, 1 = present.
37. Number of whip-shaped dorsal processes of thorax (Figs. 3, 19): 0 = 1, 1 = 2.
38. Form of thoracic lappets (Fig. 26): 0 = long, organized in rows, 1 = short, unorganized in rows.
39. Morphology of distal sets of thoracic lappets (Fig. 26): 0 = not separated with cuticular border, 1 = separated with cuticular border.
40. Anus (Fig. 29): 0 = presents, 1 = absents.
41. Gut gizzard (Figs. 3, 7, 29): 0 = absents, 1 = presents.
42. Number of ventral ganglia (Figs. 29, 35): 0 = 2, 1 = 3.
43. Shape of burrow aperture (Figs. 34, 130, 146, 147): 0 = elongated, 1 — rounded.
44. Spine-like projections/denticles on cuticle of mature dwarf males (Figs. 39–42): 0 = absent, 1 = present.
45. Mantle teeth on cuticle of mature dwarf males (Figs. 38, 42): 0 = absent, 1 = present.
46. Morphology of attachment antennules in mature dwarf males (Figs. 37, 38, 40, 41): 0 = simple, 1 = with attachment process or stalk.
47. Developed circular cuticular ribs at posterior part of mature dwarf males (Fig. 42): 0 = absent, 1 = present.
48. Lateral projections/«wings» of body of mature dwarf males (Figs. 37, 38, 40, 41): 0 = absent, 1 = present.
49. Apertural slit on posterior end of mature dwarf males (Figs. 37–40, 42): 0 = presents, 1 = absents.
50. Form of carapace of cypris (Figs. 47, 49, 50): 0 = covers whole body proper, 1 = does not cover whole body proper.
51. Long setae of carapace of cypris (Figs. 47, 50): 0 = absent, 1 = present.

52. Surface of carapace of cypris (Figs. 51, 52): 0 = smooth, without perforation, 1 = with penta- and hexagonal cellular ribs, perforated with small pores.

53. Form of proximal sclerite of first antennular segment of cypris (Fig. 47): 0 = Y-shaped, 1 = S-shaped.

54. Frontolateral pores of cypris (Fig. 51): 0 = present, 1 = absent.

55. Terminal pores of lattice organs of cypris (Figs. 53, 54): 0 = present, 1 = absent.

56. Pores of «pore field» of lattice organs of cypris (Figs. 53, 54): 0 = rounded, 1 = elongated.

57. Form of lattice organs of cypris (Figs. 53, 54): 0 = narrow, do not situate inside penta- or hexagonal plates, 1 = situate inside penta- or hexagonal plates.

58. Form of fourth antennular segment of cypris (Figs. 48, 56, 57): 0 = with ledge, 1 = elongated, without ledge.

59. Localization of setae on fourth antennular segment of cypris (Figs. 48, 56, 57): 0 = subterminal and terminal, 1 = all setae morphologically terminal.

60. Morphology of setae of fourth antennular segment of cypris (Figs. 56, 57, 64): 0 = simple, do not form clear aesthetasc, without bifid tips, 1 = complex, form clear aesthetasc and/or with bifid tips.

61. Thorax and thoracopods of cypris (Figs. 47, 58, 59): 0 = developed, 1 = rudimentary.

62. Serrated seta of first exopod segment of cypris (Fig. 58): 0 = short, 1 = long.

63. Telson of cypris (Figs. 59, 60): 0 = developed, 1 = rudimentary.

64. Medial cleft of telson of cypris (Figs. 60, 62): 0 = vestigial, 1 = about 1/2 of total length, 2 = more than 2/3 of total length.

65. Furcal rami of cypris (Figs. 59, 60): 0 = developed, 1 = rudimentary.

These data were subjected to parsimony analysis and search of the shortest trees (PAUP 4.0, Swofford, 1998). All characters were entered unordered and of equal weight, and all trees were unrooted. We reconstructed bootstrap 50% majority-rule consensus and neighbor-joining trees (Fig. 76). The Acrothoracica (1) form a monophylum in both trees, on the base of such synapomorphies as chitinous opercular bars, separated terminal cirri and boring apparatus from ctenoid scales. Two groups, corresponding to the families Trypetesidae (2) and Cryptophialidae (3), are distinguished on the bootstrap 50% majority-rule consensus tree (Fig. 76 *a*) on the base of numerous autapomorphies. These are for Trypetesidae — reductions of rami of cirri, comb collar, mouth parts and anus in females and complex morphology of dwarf males. For Cryptophialidae these are bottle-shaped mantle sac with developed stick-like lateral bars, crown-like opercular bars, tongue-like labrum, reduction of mouth cirri, long whip-like processes of the thorax, gut gizzard (gastric mill) in females, circular cuticular ribs in dwarf males, reductions of thorax with thoracopods and terminal pores of the lattice organs, and union of terminal and subterminal setae on fourth antennular segment in cypris.

However, the main polytomy between other genera of the Acrothoracica is solved on the neighbor-joining tree (Fig. 76 δ). It shows taxonomic groups corresponding to the order Lithoglyptida (2) with the families Lithoglyptidae (4) and Trypetesidae (5) and the order Cryptophialida (3). This phylogeny reflects a new system of the acrothoracicans proposed herein (Fig. 75 δ). Although the majority of common characters for the Lithoglyptida represent symplesiomorphies (bag-shaped mantle sac, elongated opercular bars, presence of feeble lateral bars, saddle-shaped labrum, developed mouth cirri in females, cuticular spine-like processes/denticles of mature dwarf males, developed thorax with thoracopods and presence of terminal pores of the lattice organs in cyprids). However, there are several synapomorphies between the Lithoglyptidae and Trypetesidae distinguish them from the Cryptophialida. These are the orificial knob in females, the complication of dwarf male morphology (e.g. origination of lateral «wings» and long attachment stalk and gradual reduction of apertural slit), terminal setae of fourth antennular segment of cyprid larvae have more complex morphology in comparison with those in the cryptophialids.

GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION AND VERTICAL DISPERSION OF BARNACLES OF THE SUPERORDER ACROTHORACICA

All recent representatives of the Acrothoracica are the symbionts of benthic animals. Their hosts are sessile (Thoracica, corals, bivalves, bryozoans) or forms moving slowly (gastropods and hermit-crabs in gastropod shells). Therefore an active distribution of adult acrothoracicans is impossible nowadays. That cannot be said about extinct hosts of the acrothoracicans, such as ammonites, which were inhabited by the Acrothoracica during Mesozoic and could distribute them in different areas of the World Ocean.

It is well known that pelagic larvae are the main distributive stages for the thoracicans. A numerous of the Acrothoracica brood their larvae until cyprids, which serve mainly for substrate searching and settlement (especially in the cryptophialids, where lack natatory limbs at all). A similar way of distribution with thoracicans might have only few species of the genera *Lithoglyptes* (s.s.), *Berndtia*, and *Trypetesa*, having free-swimming nauplii. However, many acrothoracican species, which officially do not possess free-swimming larvae, have a wide range of distribution, for example genus *Auritoglyptes*. On this evidence, an arrangement of their distribution looks as enigmatic. Probably, it may be achieved by a longer, than in the thoracicans, terms of life of the acrothoracican cypris larvae, which may be spread with sea streams on significant distances.

Geographical distribution of all acrothoracican genera, including all known species, is given in this chapter. It was shown that the Acrothoracica are cos-

mopolitans, a majority of which are inhabitants of tropical waters. The fact is that they need a calcareous substrate for burrowing (and prosperity), which can be found aplenty on the coral reefs. Abundant coral reefs in the West and Central (Oceania) Pacific are the main reason for a great occurrence of the Acrothoracica namely in these regions. The coral reefs in the Red Sea, Aden Gulf and other parts of the Indian Ocean also were colonized by the acrothoracicans. Of course, molluscs inhabit colder boreal waters either, but a majority of them have thinner shells (fact indicated for cold water species, including deep-water ones). These shells are not suitable for burrowing. Recent distribution of the Acrothoracica can be explained as by existing of the Thetis, as spreading of larvae with oceanic streams. Two acrothoracican orders have different characters of distribution. The cypris larvae of the order Lithoglyptida, having developed thoracopods, are able to swim in plankton and colonize different hosts. Therefore lithoglyptids do not form dense colonies on one specimen of host, and many their species are known from different locations. The cypris larvae of the Cryptophialida possess reduced thoracopods and settle just after release from the female mantle cavity. Therefore cryptophialid species often form dense colonies on a single host specimen, and a number of them are known from a single locality.

Say that a majority of the Acrothoracica inhabit invertebrates, living on the coral reefs (corals themselves, molluscs, bryozoans, etc.), we can suppose that the upper subtidal and tidal zones are characteristic for their vertical dispersion. The barnacles of the superorder Acrothoracica occur up the tidal zone to the middle bathyal (1000–1500 m). A number of these cirripedes (72%, 46 species) are found at the upper subtidal zone (0–30 m) and tidal zone (44%, 28 species). Naturally, tidal zone, as a drain zone, is not favourable for a lot of invertebrates, including cirripedes. However, an ability to abide temporary drying is denominated in the acrothoracicans as in the thoracicans. At the intermediate zone between upper and lower subtidal zones (30–50 m) and deeper, decreasing of the acrothoracicans occurrence happens abruptly — no more than 3–11% of whole number. It is connected with a strong reduction of a range of hosts due to the elimination of the coral reefs at these depths. Besides, the density of hosts, suitable for the colonisation with the acrothoracicans, decreases with a depth. Deep-water hydrocorals or calcareous concretions become main host-substrates for the Acrothoracica at the lower subtidal and bathyal zones.

It was shown, that the substrate changing, for example, passing to the symbiosis, represents an escape from competition in the Cirripedia. It affords to survive several plesiomorph taxa. Not for nothing, many plesiomorph taxa of the Cirripedia Thoracica are symbionts. Obtained data indicate on that the Acrothoracica rather never were free-living forms of the Cirripedia, and led symbiotic, endolithic way of life. Due to this, the acrothoracicans escaped the substrate competition with more apomorph relatives from the superorder Thoracica and survive nowadays.

SOME ASPECTS OF INTERACTIONS BETWEEN THE ACROTHORACICA AND THEIR HOSTS

It was shown, that for the Acrothoracica, in contradiction to majority of other borers, preferring the absence of living mollusc in the shell, it is insignificant and they equally inhabit shells with a mollusc or without it (Smyth, 1990). Nonetheless, it is not always so. Several gastropod taxa possess a developed, defending periostracum, which is destroyed after a mollusc death, only after it the acrothoracican are able to colonize such a shell. A colonization of empty shell has as positive, as negative moments. Both internal and external surfaces are suitable for colonization in an empty shell, but the burrows in immovable shell may be silted quickly. At this point of view, the representatives of the Trypetesidae demonstrate more advantageous strategy of colonization. Inhabit inside the gastropod shells, occupied with hermit-crabs, they are defended from predators, and water circulation, produced by a hermit crab, eliminates a possibility for silting.

In a number of cases the Acrothoracica do not form a dense settlement on a host and do not influence on it. The species of the Cryptophialida may represent exceptions from this rule, their strategy of colonization affords extremely dense inhabit a single specimen of host. Specimens of *Cryptophialus hoegi* covered all external surface of the gastropod *Purpura persica*, their density was 30–37 burrows per 10 mm².

Let us show some statistic. From 3113 gastropod specimens, examined by me, belong to more than 70 genera of 43 families, the acrothoracican burrows were found in 248 shells of 25 genera (14 families) consequently. These families are: Turbinidae, Trochidae, Cymatiidae, Hipponicidae, Fascioliidae, Xenophoridae, Cerithidae, Muricidae, Coralliophilidae, Thaididae, Vasidae, Conidae, Architectonicidae, and Strombidae. Invasion gastropod shells with a mollusc inside composes 8% from a whole number. Although I tried to survey the collections entirely, but concentrated on tropical materials, so this character is not informative. Therefore it is interesting what is a percent of invaded shells among gastropod families, in which acrothoracicans were found? I examined 1882 specimens belong to that 14 families, 13% of them were inhabited by the acrothoracicans. The following families are more «friendly» for the acrothoracicans: Cerithidae (*Cerithium*) — 65%, Hipponicidae (*Hipponix*) — 60%, and Fascioliidae (*Fasciolaria*, *Fusinus*, *Latirolagena*, *Latirus*, *Peristernia*) — 33%. These gastropods possess massive shells, lack developed periostracum, often corroded, and covered by calcareous algae, and therefore more preferable for acrothoracican colonization. It is necessary to notice, that a majority of the burrows are located in region of the umbo and adjacent areas (about 80 findings) and in the middle parts (about 80 findings), whereas a number of findings in a region of the orifice twice less. There two explanations of it. The shell

areas at the umbo and nearby are oldest ones, and consequently more corroded with destroyed periostracum, and therefore easier for colonization. The orifice area is younger, and consequently a shell here is less broken and directly contacted with a mollusc body, which may brushes the acrothoracicans off. Really, the Acrothoracica prefer to colonise already feeble (broken) shells, a majority of which are corroded, covered by calcareous algae, and other fouling.

Gastropods produced several ways of defence from the fouling and borers. Firstly, it is a developed periostracum, covering a shell. Namely due to a periostracum, many gastropods (families Melongenidae, Cassidae) lack the acrothoracican burrows. The most part of shell in some gastropods may be covered by mantle, which preserves shell from borers settlement (families Cypraeidae, Eulimidae, Marginellidae, Olividae, Volutidae). Thin shell of some, more often deep-water gastropods (Volutomitridae, Trophoninae, Admetidae, Cancellariidae), is also unavailable for burrowing.

Besides morphological peculiarities of a shell, defence from the borers also may be achieved by a way of life of mollusc. Firstly, the gastropods living at the upper littoral, often dried for a long time (families Planaxiidae, Patellidae, Acmaeidae, Neretidae, Littorinidae), lack a majority of fouling, which cannot survive in such conditions. Some gastropods dig into sand for a long time (families Cassidae, Mitridae, Muricidae, Strombidae). Therefore the conditions of inhabit in these shells are also unfavourable for the Acrothoracica.

The rates of colonisation by the Acrothoracica of the bivalve shells are similar to that for the gastropods. So, from 306 specimens, belonged to the 20 families (30 genera), 27 specimens from 9 families (9%) were infested with the acrothoracicans. These are families Spondylidae, Chamidae, Pectinidae, Pteridae, Arcidae, Tridacnidae, Ostreidae, Isognomonidae and Malleidae. Two hundred twenty nine specimens from these families were examined, 12% of them, consequently, contained the acrothoracican burrows. The bivalves of the following families are infested oftener: Chamidae (*Chama*) — 29%, Arcidae (mainly *Barbatia*) — 17%, and Tridacnidae (*Tridacna*) — 17%. These molluscs possess a massive, big shell, lacks, as a rule, of developed periostracum. The barnacle burrows are often located at the umbo and adjacent areas, because here the shell is oldest and more corroded, and protective periostracum is destroyed often (*Barbatia*). A defence from the borers in the bivalves is similar to that in the gastropods. Firstly, it is a developed periostracum (Mytilidae) interfering for settlement. Many Arcidae bear long and dense hairs, which prevent against the settlement of borers. Dense ribs, covering shells, also make their relief, as in the gastropods, unfavourable for burrowing. Thin shells (Pinnidae) cannot be colonised with the Acrothoracica either.

The gastropod shells, occupied with the hermit-crabs, lack a preventing periostracum, corrode and represent an easy prey for the acrothoracican cypriids. From 306 examined shells, belonged to 21 families and occupied with

hermit-crabs, only 12 (4%) had the acrothoracican burrows. It may be explained, that boreal and deep-water samples prevailed in examined material.

Passing to the corals also representing main hosts for the Acrothoracica, it is necessary to notice, that in a lot of cases, the dead parts of the colony/single of coral are stronger infested by the acrothoracicans. About 200 samples of corals (scleractinians and hydrocorals) were surveyed. Unfortunately, many of them were dried. Twenty seven samples (14%) were infested: 23 samples from the order Scleractinia (generally families Pocilloporidae and Flabellidae), and 4 samples of the Hydrocorallia.

Concerning the host specificity for the Acrothoracica, say that it is absent. Species of one genus may occur as in the corals, as in the molluscs. Species, known from different locations, also inhabit a vast range of hosts. The representatives of the Acrothoracica prefer any calcareous substrate. The broken, corroded parts of shells and corals are especially preferable. At a number of cases the Acrothoracica do not harm their hosts, and therefore are obligate commensals. The representatives of the family Trypetidae, which need a hermit-crab in a gastropod shell, are an exception. Thus, here we can see an establishment of some specific cooperations (relations) between a barnacle and a host, which may have a mutualistic character. So, hermit-crab may provide a barnacle with food, and a barnacle itself may clean the shell cavity from fecoes and food remnants. Although the recent studies reported that trypetesids may ingest the eggs or embryos of host hermit crab (Willams & Boyko, 2006). Thus, trypetesids may be egg predators as well. But this supposition needs to be supported with further histological and ecological studies.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А.С. 1971. Ископаемые следы сверлений усоногих (*Acrothoracica*) // Бюлл. Московск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. Вып. 2. С. 153.
- Вагин В.Л. 1976 Мешкогрудые раки. Казань: Изд-во Казанского ун-та. 141 с.
- Галкин С.В. 1984. Экологические взаимоотношения кораллобионтов с рифообразующими кораллами (на примере усоногих раков). Автореферат дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: Ин-т океанологии АН СССР 20 с.
- Галкин С.В. 1989. Взаимоотношения кораллобионтов с рифообразующими кораллами // Симбиоз у морских животных. М. С. 75–88.
- Ельфимов А.С. 1986. Морфология карапакса циприсовидной личинки *Heteralepas mystacophora* Newman (Cirripedia, Thoracica) // Биология моря. № 3. С. 30–34.
- Зевина Г.Б. 1981. Усоногие раки подотряда Lepadomorpha (Cirripedia, Thoracica) Мирового океана. Ч. I. Л.: Наука. 404 с.
- Зевина Г.Б. 1982. Усоногие раки подотряда Lepadomorpha (Cirripedia, Thoracica) Мирового океана. Ч. II. Л.: Наука. 222 с.
- Зевина Г.Б. 1989. Комменсализм у усоногих раков (Cirripedia, Thoracica) // Симбиоз у морских животных. М. С. 193–200.
- Зевина Г.Б. 1991. Новый вид усоногого рака (Cirripedia, Acrothoracica) // Зоол. журн. Т. 70. Вып. 4. С. 134–136.
- Зевина Г.Б., Колбасов Г.А. 1997. Ревизия семейства Pagurolepadidae (Cirripedia, Lepadomorpha) // Зоол. журн. Т. 76. Вып. 9. С. 992–1003.
- Зевина Г.Б., Колбасов Г.А. 2000. Виды рода *Heteralepas* Pilsbry (Thecostraca: Cirripedia: Thoracica) из районов Канарских и Азорских островов. Описание ультраструктуры мантии // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 11. С. 1275–1283.
- Колбасов Г.А. 1990а. *Acasta tabachniki* sp.n. (Cirripedia, Thoracica) из Южно-Китайского моря // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 4. С. 135–137.
- Колбасов Г.А. 1990б. *Acasta pertusa* sp.n. (Cirripedia, Thoracica) из Красного моря // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 9. С. 142–145.
- Колбасов Г.А. 1991. Новые виды рода *Acasta* (Cirripedia, Thoracica) из восточной Пацифики // Зоол. журн. Т. 70. Вып. 7. С. 32–38.
- Колбасов Г.А. 1992а. Два новых вида рода *Acasta* (Cirripedia, Thoracica) из Юго-Западной части Индийского океана // Зоол. журн. Т. 71. Вып. 1. С. 140–145.
- Колбасов Г.А. 1992б. Новые виды рода *Acasta* (Cirripedia, Thoracica) из Юго-Западной части Индийского океана // Зоол. журн. Т. 71. Вып. 11. С. 24–32.
- Колбасов Г.А. 1992в. *Acasta spongiteformis* sp.n. (Cirripedia, Thoracica) из

- Юго-Восточной части Индийского океана // Зоол. журн. Т. 71. Вып. 12. С. 133–136.
- Колбасов Г.А. 1996. Жизненный цикл, размножение, морфология и биология корнеголовых раков (Rhizocephala: Cirripedia) на примере беломорского вида — *Peltogaster paguri* // Материалы научной конференции Беломорской биологической станции МГУ имени М.В. Ломоносова. С. 17–18.
- Колбасов Г.А. 1997. Беломорские ракообразные отряда Facetotecta и их значение в системе класса Thecostraca // Материалы II научной конференции Беломорской биологической станции МГУ имени М.В. Ломоносова. С. 34–35.
- Колбасов Г.А. 1998. Наружная морфология ракообразных подкласса Facetotecta и некоторые аспекты филогении класса Thecostraca // Материалы юбилейной научной конференции, посвященной 60-летию Беломорской биологической станции МГУ имени М.В. Ломоносова. С. 41–42.
- Колбасов Г.А. 1999. Новый вид сверлящих усоногих ракообразных рода *Lithoglyptes* (Cirripedia, Acrothoracica, Lithoglyptidae) из района Мальдивских о-вов // Зоол. журн. Т. 78. Вып. 9. С. 1125–1128.
- Колбасов Г.А. 2000а. Известковые образования усоногих ракообразных надотряда Acrothoracica, морфология и функции, гомология с известковыми образованиями усоногих ракообразных надотряда Thoracica (Thecostraca: Cirripedia) // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 11. С. 1284–1289.
- Колбасов Г.А. 2000б. Новый вид сверлящих усоногих *Cryptophialus hoegi* (Cirripedia: Acrothoracica: Cryptophialidae) из района Аденского залива. Описание ультраструктуры самки и дополнительного самца // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 9. С. 1027–1035.
- Колбасов Г.А. 2000в. Новый вид сверлящих усоногих ракообразных рода *Lithoglyptes* (Cirripedia: Acrothoracica: Lithoglyptidae) из района о. Науру (Микронезия) // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 3. С. 372–376.
- Колбасов Г.А. 2001. Новый вид сверлящего усоногого ракообразного *Weltneria bekae* sp.n. из района Папуа Новой Гвинеи (Cirripedia, Acrothoracica). Описание наружной морфологии // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 10. С. 1168–1177.
- Колбасов Г.А. 2002. Новый вид сверлящих усоногих *Kochlorine grebelnii* sp. n. из района островов Зеленого Мыса. Описание наружной ультраструктуры рода *Kochlorine* Noll (Thecostraca, Cirripedia, Acrothoracica) // Зоол. журн. Т. 81. Вып. 5. С. 529–546.
- Колбасов Г.А. 2004. Новый вид сверлящих усоногих *Cryptophialus gantsevichi*. Описание наружной ультраструктуры взрослых стадий семейства Cryptophialidae (Thecostraca, Cirripedia, Acrothoracica) // Зоол. журн. Т. 83. Вып. 1. С. 16–32.

- Колбасов Г.А. 2007. Микроскопические паразитические ракообразные класса Tantulocarida. Морфология, систематика и развитие // Уч. зап. Казанск. гос. ун-та. Сер. Естеств. н. Т. 149. Вып. 3. С. 89–92.
- Колбасов Г.А., Хёг Й.Т. 2001. Наружная морфология сверлящего усоногого ракообразного *Trypetesa lampas* (Cirripedia, Acrothoracica) // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 5. С. 525–533.
- Anderson D.T. 1969. On the embryology of the cirripede crustaceans *Tetraclita rosea* (Krauss), *Tetraclita purpurascens* (Wood), *Chthamalus antennatus* (Darwin) and *Chamaesipho columna* (Spengler) and some considerations of crustacean phylogenetic relationships // Phil. Trans. Roy. Soc. Vol. B256. P. 183–235
- Anderson D.T. 1987. The larval musculature of the barnacle *Ibla quadrivalvis* Cuvier (Cirripedia, Lepadomorpha) // Proc. R. Soc. Lond. Vol. 231B. P. 313–338.
- Anderson D.T. 1994. Barnacles – structure, function, development and evolution. London: Chapman & Hall. 357 p.
- Aurivillius C.W.S. 1892. Neue Cirripeden aus dem Atlantischen, Indischen und Stillen Ocean // Öfversigt Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhand. Bd. 49. H. 3. S. 133–134.
- Aurivillius C.W.S. 1894. Studien über Cirripeden // K. Svenska Vetensk. Akad. Handl., Stockholm. Bd. 4. S. 1–107.
- Barnard K.H. 1924. Contributions to the crustacean fauna of South Africa. N 7. Cirripedia // Ann. South Afr. Mus. Edinburgh. Vol. 20. No. 1. P. 1–103.
- Barnard K.H. 1925. Report on a collection of Cirripedia (barnacles) from South African waters // Fish. Mar. Biol. Surv., Capetown. Rep. 4.
- Barnes M. 1989. Egg production in cirripedes // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. Vol. 27. P. 91–165.
- Batham E.J. 1945. Description of female, male and larval forms of a tiny stalked barnacle, *Ibla idiotica* n.sp. // Trans. R. Soc. N.Z. Vol. 75. No. 3. P. 347–356.
- Batham E.J., Tomlinson J.T. 1965. On *Cryptophialus melampygos* Berndt, a small boring barnacles of the order Acrothoracica in some New Zealand molluscs // Trans. R. Soc. N.Z. Vol. 7. No. 9. P. 141–154.
- Berndt W. 1903a. Zur Biologie und Anatomie von *Alcippe lampas* Hancock // Zeitschr. wissensch. Zool. Bd. 74. S. 396–457.
- Berndt W. 1903b. Die Anatomie von *Cryptophialus striatus* Berndt // Sitzungsber. Gesellsch. naturfor. Freunde, Berlin. H. 10. S. 436–444.
- Berndt W. 1907a. Studien an bohrenden Cirripeden. (Ordnung Acrothoracica Gruvel, Abdominalia Darwin) I. Teil: Die Cryptophialidae // Arch. Biontol. Bd. 1. S. 167–210.
- Berndt W. 1907b. Über das System der Acrothoracica // Arch. Naturg. Jahrg. 73. H. 1. S. 287–289.

- Broch H. 1922. Studies on Pacific cirripeds (Papers from Dr. Mortensen's Pacific Expeditions 1914–1916. X) // Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren. Køb. Vol. 73. P. 215–358.
- Buckeridge J.S., Newman W.A. 2006. A revision of the Iblidae and the stalked barnacles (Crustacea: Cirripedia: Thoracica), including new ordinal, familiar and generic taxa, and two new species from New Zealand and Tasmanian waters // Zootaxa. No. 1136. P. 1–38.
- Clare A.S., Nott J.A. 1994. Scanning electron microscopy of the fourth antennular segment of *Balanus amphitrite amphitrite* // J. Mar. Biol. Ass. U.K. Vol. 74. P. 967–970.
- Codez J. 1957. Études de Cirripèdes acrothoraciques fossiles // Diplôme d'Études supérieures, Poitiers. P. 704–707
- Codez J., Saint-Seine R. de. 1957. Révision des cirripèdes acrothoraciques fossiles // Bull. Soc. Géol. France. 6 ser. Vol. 7. P. 699–719.
- Crisp D.J. 1967. Chemoreception in cirripedes // Biol. Bull. Vol. 133. No. 1. P. 128–140.
- Darwin Ch. 1854. A monograph on the sub-class Cirripedia. The Balanidae, the Verrucidae, etc. Vol. 2. London: The Ray Society. 684 p.
- Derby C.D. 1989. Physiology of sensory neurons in morphologically identified cuticular sensilla of crustaceans // B.E. Felgenhauer, L. Watling & A.B. Thistle (eds.). Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea. Crust. Issues. Rotterdam: A.A. Balkema. Vol. 6. P. 27–47.
- Dineen J.F., Jr. 1988. Functional morphology of *Lithotrya dorsalis* (Cirripedia: Thoracica) in relation to its burrowing habit // Biol. Bull. Vol. 172. P. 543–555.
- Elfimov A.S. 1995. Comparative morphology of thoracican larvae: studies on the carapace // Crust. Issues. Vol. 10. P. 137–152.
- Gerstaecker A. 1866–1879. Arthropoda // Bronn's Klassen und Ordnungen. Leipzig und Heidelberg: C.F. Winter. Bd. 5. S. 406–589.
- Gibson P., Nott J.A. 1971. Concerning of the fourth antennular segment of the cypris larva of *Balanus balanoides* // D.J. Crisp (ed.). Fourth European Marine Biology Symposium. Cambridge University Press. P. 227–236.
- Glenner H., Grygier M.J., Høeg J.T., Jensen P.G., Schram F.R. 1995. Cladistic analysis of the Cirripedia Thoracica (Crustacea: Thecostraca) // Zool. J. Linn. Soc. Vol. 114. P. 365–404.
- Glenner H., Høeg J.T. 1995. Scanning electron microscopy of cypris larvae of *Balanus amphitrite amphitrite* (Cirripedia: Thoracica: Balanomorpha) // J. Crustacean Biol. Vol. 15. P. 523–536.
- Glenner H., Høeg J.H. 1998. Fate of the cypris and adult adductor muscles during metamorphosis of *Balanus amphitrite* (Cirripedia; Thoracica) // J. Crustacean Biol. Vol. 18. P. 463–470.
- Glenner H., Høeg J.T., Klysner A., Brodin Larsen B. 1989. Cypris ultrastructure,

- metamorphosis and sex in seven families of parasitic barnacles (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // *Acta Zool.* (Stockholm). Vol. 70. P. 229–242.
- Gruvel A. 1905. *Monographie des Cirripèdes our Thécostracés*. Paris: Masson and Cie. 402 p.
- Grygier M.J. 1983. Ascothoracida and the unity of Maxillopoda // *Crustacean Issues*. Rotterdam: Balkema. Vol. 1. P. 73–104.
- Grygier M.J. 1987a. Nauplii, antennular ontogeny, and the position of the Ascothoracida within the Maxillopoda // *J. Crustacean Biol.* Vol. 7. P. 87–104.
- Grygier M.J. 1987b. New records, external and internal anatomy, and systematic position of Hansen's Y-larvae (Crustacea: Maxillopoda: Facetotecta) // *Sarsia*. Vol. 72. P. 261–278.
- Grygier M.J., Itô T. 1995. SEM-based morphology and new host and distribution records of *Waginella* (Ascothoracida) // F.R. Schram, J.T. Høeg (eds.). *New frontiers in barnacle evolution*. Crustacean Issues. Rotterdam: A.A. Balkema. Vol. 10. P. 209–228.
- Grygier M.J., Newman W.A. 1985. Motility and calcareous parts in extant and fossil Acrothoracica (Crustacea: Cirripedia), based primarily upon new species burrowing in the deep-sea coral *Enallopsammia* // *Trans. S. Diego Soc. nat. Hist.* Vol. 21. No. 1. P. 1–22.
- Grygier M.J., Ohtsuka S. 1995. New species of *Synagoga* (Crustacea: Ascothoracida) from plankton off Okinawa, Japan, with a SEM study of the carapace // *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* Vol. 36. P. 393–411.
- Hancock A. 1849. Notice of the occurrence on the British coast burrowing barnacle belonging to a new order of the class Cirripedia // *Ann. Mag. Nat. Hist.* Vol. 4. No. 2. P. 305–314.
- Harris D.J., Maxson L.S., Braithwaite L.F., Crandall K.A. 2000. Phylogeny of the thoracican barnacles based on 18S rDNA sequences // *J. Crust. Biol.* Vol. 20. P. 393–398.
- Hiro F. 1937. Occurrence of an acrothoracican cirriped in Japan // *Zool. Mag.* (Tokyo). Vol. 49. No. 3/4. P. 135–136 (in Japanese).
- Hiro F. 1938. Studies on the animals inhabiting reef corals, II. Cirripeds of the genera *Creusia* and *Pyrgoma* // *Palao Trop. Biol. Sta. Stud.* Vol. 1. No. 3. P. 391–416.
- Hoek P.P.C. 1883. Report on the Cirripedia collected by H.M.S. «Challenger» during the years 1873–76 // *Rep. Sci. Results Voyage H.M.S. «Challenger»*. Zool. Vol. 8. P. 1–169.
- Høeg J.T. 1984. Size and settlement behaviour in male and female cypris larvae of the parasitic barnacle *Sacculina carcini* Thompson (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 76. P. 145–156.
- Høeg J.T. 1985. Cypris settlement, kentron formation and host invasion in the parasitic barnacle *Lernaediscus porcellanae* (Müller) (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // *Acta Zool.* (Stockholm). Vol. 66. P. 1–45.

- Høeg J.T. 1987a. Male cyprid metamorphosis, and a new male larval form, the trichogon, in the parasitic barnacle *Sacculina carcini* (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // Phil. Trans. Roy. Soc. Vol. B317. P. 47–63.
- Høeg J.T. 1987b. The relation between cypris ultrastructure and metamorphosis in male and female *Sacculina carcini* (Crustacea, Cirripedia) // Zoomorphol. Vol. 107. P. 299–311.
- Høeg J.T. 1992. The phylogenetic position of the Rhizocephala: Are they truly barnacles? // Acta Zool. (Stockholm). Vol. 73. P. 323–326.
- Høeg J.T. 1995a. The biology and life cycle of the Cirripedia Rhizocephala // J. Mar. Biol. Ass. U. K. Vol. 75. P. 517–550.
- Høeg J.T. 1995b. Sex and the single cirripede: a phylogenetic perspective // F.R. Schram, J.T. Høeg (eds.). New frontiers in barnacle evolution. Crustacean Issues. Rotterdam: A.A. Balkema. Vol. 10. P. 195–206.
- Høeg J.T., Hosfeld B., Jensen P.G. 1998. TEM studies of lattice organs of cirripede cypris larvae (Crustacea, Thecostraca, Cirripedia) // Zoomorphology: Vol. 118. P. 195–205.
- Høeg J.T., Karnick E.S., Frølander A. 1994. Scanning electron microscopy of mouth appendages in six species of barnacles (Crustacea Cirripedia Thoracica) // Acta Zool. (Stockholm). Vol. 75. No. 4. P. 337–357.
- Høeg J.T., Kolbasov G.A. 2002. Lattice organs in y-cyprids of the Facetotecta and their significance in the phylogeny of the Crustacea Thecostraca // Acta Zool. (Stockholm). Vol. 83. P. 67–79.
- Høeg J.T., Rybakov A.V. 1996. Cypris ultrastructure in *Arcturosaccus kussakini* (Rhizocephala) and the homology of setae on the fourth antennular segment in rhizocephalan and thoracican cyprids // Zool. Anz. Vol. 234. P. 241–251.
- Høeg J.T., Whyte M.A., Glenner H., Schram F.R. 1999. New evidence on the basic phylogeny of the Cirripedia Thoracica // F.R. Schram, J.C. von Vaupel Klein (eds.). Crustaceans and the biodiversity crisis. Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress, Amsterdam, 1998. Vol. 1. P. 101–114.
- Huys R., Boxshall G.A. 1991. Copepod Evolution. London: Ray Society. 468 p.
- Ilan M., Loya Y., Kolbasov G.A., Brikner I. 1999. Sponge inhabiting barnacles from coral reefs // Mar. Biol. Vol. 133. P. 709–716.
- Ichikawa A., Yanagimachi R. 1958. Studies on the sexual organization of the Rhizocephala. I. The nature of the ‘testes’ of *Peltogastrella socialis* Krüger // Annot. zool. Japon. Vol. 33. P. 42–56.
- Itô T. 1989. A new species of *Hansenocaris* (Crustacea: Facetotecta) from Tanabe Bay, Japan // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. Vol. 34. P. 55–72.
- Itô T., Grygier M.J. 1990. Descriptions and complete larval development of a new species of *Baccalaureus* (Crustacea: Ascothoracida) parasitic in a zoanthid from Tanabe Bay, Honshu, Japan // Zoological Science. Vol. 7. P. 485–515.

- Itô T., Takenaka M. 1988. Identification of bifurcate paraocular process and postocular filamentary tuft of facetotectan cyprids (Crustacea: Maxillopoda) // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. Vol. 33. P. 19–38.
- Jensen P.G., Moyses J., Høeg J.T., Al-Yahya H. 1994. Comparative SEM studies of lattice organs: Putative sensory structures on the carapace of larvae from Ascothoracida and Cirripedia (Crustacea Maxillopoda Thecostraca) // Acta Zool. (Stockholm). Vol. 75. No. 2. P. 125–142.
- Joysey K.A. 1959. Probable Cirripede, Phoronid, and Echiuroid burrows within a cretaceous echinoid test // Paleontology. Vol. 1. No. 4. P. 397–400.
- Klepal W. 1985. *Ibla cumingi* (Crustacea, Cirripedia) — A gonochoristic species (Anatomy, dwarfing and systematic implications) // P.S.Z.N.I: Mar. Ecol. Vol. 6. P. 47–119.
- Klepal W. 1987. A review of the comparative anatomy of the males in cirripedes // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. Vol. 25. P. 285–351.
- Klepal W., Nemeschkal H. L. 1995. Cuticular structures in the males of Scalpellidae (Cirripedia: Thoracica): a character analysis // F. Schram, J.T. Høeg (eds.). New Frontiers in Barnacle Evolution. Rotterdam: A.A. Balkema. P. 179–194.
- Kolbasov G.A. 1993. Revision of the genus *Acasta* Leach (Cirripedia: Balanoidea) // Zool. J. Linn. Soc. Vol. 109. P. 395–427.
- Kolbasov G.A. 1996. The significance of symbiosis in the evolution of sessile barnacles (Cirripedia: Balanoidea) // Arthropoda Selecta. Vol. 5. No. 1/2. P. 3–16.
- Kolbasov G.A. 1998. A new species of the genus *Lithoglyptes* (Cirripedia: Acrothoracica) from Indian Ocean (Isl. Java) // Arthropoda Selecta. Vol. 7. No. 3. P. 175–178.
- Kolbasov G.A. 1999. The external mantle morphology of burrowing barnacles of the families Lithoglyptidae and Cryptophialidae (Cirripedia, Acrothoracica) // Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress, 1998, Amsterdam. Vol. 1. P. 139–149.
- Kolbasov G.A. 2000a. *Lithoglyptes cornutus*, new species (Cirripedia: Acrothoracica), a boring barnacle from Seychelles, with some data on the ultrastructure // Hydrobiologia. Vol. 438. No. 1–3. P. 185–191.
- Kolbasov G.A. 2000b. External morphology of the burrowing barnacle *Lithoglyptes bicornis* (Crustacea: Cirripedia: Acrothoracica: Lithoglyptidae) // Hydrobiologia. Vol. 438. No. 1–3. P. 193–204.
- Kolbasov G.A. 2000c. A new species of the genus *Lithoglyptes* (Crustacea: Cirripedia: Acrothoracica) from the Fiji Sea, with some data on its ultrastructure // Arthropoda Selecta. Vol. 9. No. 2. P. 85–89.
- Kolbasov G.A. 2002. Cuticular structures of some acrothoracican dwarf males (Crustacea: Thecostraca: Cirripedia: Acrothoracica) // Zool. Anz. Vol. 241. P. 85–94.

- Kolbasov G.A., Høeg J.T. 2000. External morphology of females in the burrowing barnacles *Lithoglyptes mitis* and *L. habei* (Lithoglyptidae) and the phylogenetic position of the Cirripedia Acrothoracica (Crustacea: Thecostraca) // *Arthropoda Selecta*. Vol. 9. No. 1. P. 13–27.
- Kolbasov G.A., Høeg J.T. 2001. External morphology of cypris larvae of two species of *Trypetesa* Norman, 1903 (Crustacea, Thecostraca, Cirripedia, Acrothoracica, Trypetesidae) // *Arthropoda Selecta*. Vol. 10. No. 2. P. 87–92.
- Kolbasov G.A., Høeg J.T. 2003. Facetotectan larvae from the White Sea with description of a new species (Crustacea: Thecostraca) // *Sarsia*. Vol. 88. P. 1–15.
- Kolbasov G.A., Høeg J.T. 2007. Cypris larvae of the acrothoracican barnacles (Thecostraca, Cirripedia, Acrothoracica) // *Zool. Anz*. Vol. 246. No. 2. P. 127–151
- Kolbasov G.A., Newman W.A. 2005. Revision of the Lithoglyptidae sensu Tomlinson, 1969 and *Lithoglyptes* Aurivillius, 1892 (Cirripedia, Acrothoracica), including a new species from Bermuda // *Zootaxa*. Vol. 1013. P. 35–64.
- Kolbasov G.A., Zevina G.B. 1999. A new species of *Paralepas* (Cirripedia: Heteralepadidae) symbiotic with *Xenophora* (Mollusca:Gastropoda) with the first complementary male known for the family // *Bull. Mar. Sci*. Vol. 64. No. 3. P. 391–398.
- Kolbasov G.A., Høeg J.T., Elfimov A.S. 1999. Cypris morphology in two species of *Lithoglyptes* using scanning electron microscopy (Crustacea, Thecostraca, Cirripedia, Acrothoracica, Lithoglyptidae) // *Contrib. Zool*. Vol. 63. No. 3. P. 143–160.
- Kolbasov G.A., Grygier M.J., Ivanenko V.N., Vagelli A.A. 2007. A new species of the y-larva genus *Hansenocaris* Itô, 1985 (Crustacea: Thecostraca: Facetotecta) from Indonesia, with a review of y-cyprids and a key to all their described species // *Raffles Bull. Zool*. Vol. 55. No. 2. P. 343–353.
- Kolbasov G.A., Grygier M.J., Høeg J.T., Klepal W. 2008. External morphology of ascothoracid-larvae of the genus *Dendrogaster* (Crustacea, Thecostraca, Ascothoracida), with remarks on the ontogeny of the lattice organs // *Zool. Anz*. Vol. 247. P. 159–183.
- Kolbasov G.A., Newman W.A., Høeg J.T. Revision of the Acrothoracica (Crustacea: Thecostraca: Cirripedia) // *Arthropod systematics and Phylogeny* (in press).
- Krüger P. 1940. Cirripedia // *Bronn's Klassen und Ordnungen d. Tierreichs*. Leipzig, Akademische Verlags GmbH. Bd. 5. H. 1. 560 S.
- Kühnert L. 1934. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Alcippe lampas* Hancock // *Z. Morph. Ökol*. Bd. 29. S. 45–78.
- Mägdefrau K. 1937. Lebensspuren fossiler «Bohr»-Organismen // *Beitr. Natursk.*

- Forsch. S.W.-Deutschland. Bd. 2. S. 53–67.
- Mesce K.A. 1993. Morphological and physiological identification of chelar sensory structures in the hermit crab *Pagurus hirsutiusculus* (Decapoda) // J. Crust. Biol. Vol. 13. P. 95–110.
- Mizrahi I., Achituv Y., Katcoff D.J., Perl-Treves R. 1998. Phylogenetic position of *Ibla* (Cirripedia: Thoracica) based on 18S rDNA sequence analysis // J. Crust. Biol. Vol. 18. P. 363–368.
- Mouchel-Viehl E., Rigolot C., Gibert J.-M., Deutsch J.S. 1998. Molecules and the body plan; The *Hox* genes of cirripedes (Crustacea) // Mol. Phyl. Evol. Vol. 9. P. 382–389.
- Moyse J., Jensen P.G., Høeg J.T., Al-Yahya H. 1995. Attachment organs in cypris larvae: using scanning electron microscopy // Crust. Issues. Vol. 10. P. 153–178.
- Müller K.J., Walossek D. 1988. External morphology and larval development of the Upper Cambrian maxillopod *Bredocaris admirabilis* // Fossils Strata. Vol. 23. P. 1–70.
- Neumann A.C. 1966. Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge, *Cliona lampa* // Limnol. Oceanogr. Vol. 11. P. 92–108.
- Newman W.A. 1971. A deep-sea burrowing barnacle (Cirripedia: Acrothoracica) from from Bermuda // J. Zool., Lond. Vol. 165. P. 423–429.
- Newman W.A. 1974. Two new deep-sea Cirripedia (Ascothoracica and Acrothoracica) from the Atlantic // J. Mar. Biol. Ass. U.K. Vol. 54. P. 437–456.
- Newman W.A. 1982. Cirripedia // L.G. Abele (ed.). Systematics, the fossil record, and biogeography. The biology of the Crustacea. London, New York: Academic Press. Vol. 1. P. 197–221.
- Newman W.A. 1987. Evolution of cirripedes and their major groups // Crustacean Issues. Vol. 5. P. 3–42.
- Newman W.A., Ross A. 1971. Antarctic Cirripedia // Antarctic Res. Ser. Vol. 14. P. 1–257.
- Newman W.A., Stanley S.M. 1981. Competition wins out overall: reply to Paine // Paleobiology. Vol. 7. No. 4. P. 561–569.
- Newman W.A., Tomlinson J.T. 1974. Ontogenetic dimorphism in *Lithoglyptes* (Cirripedia, Acrothoracica) // Crustaceana. Vol. 27. P. 204–208.
- Newman W.A., Zullo V.A., Withers T.H. 1969. Cirripedia // Treatise in invertebrate paleontology. Pt. R. Arthropoda 4. Vol. 1. Geol. Soc. Amer. P. 206–295.
- Nilsson-Cantell C.-A. 1921. Cirripeden Studien. Zur Kenntnis der Biologie, Anatomie und Systematik dieser Gruppe // Zool. Bidr. fr. Uppsala. Bd. 7. S. 75–390.
- Nilsson-Cantell C.A. 1931. Cirripeds from the Indian Ocean and Malay Archipelago in the British Museum (Nat. Hist.), London // Ark. Zool. Vol.

23. P. 1–12.
- Noll F.C. 1872a. Mittheilung von Dr. F.C. Noll // Bericht über die Senckenbergische naturf. Gesellsch. 1871–1872. Bd. 3. S. 21–26.
- Noll F.C. 1872b. *Kochlorine hamata* N., ein bohrender Cirripede // Bericht über die Senckenbergische naturf. Gesellsch. Bd. 4. S. 50–58.
- Noll F.C. 1883. *Kochlorine bihamata*, zur Verbreitung von *Kochlorine* // Zool. Anz. Bd. 6. S. 471–472.
- Norman A.M. 1903. New generic names for some Entomostraca and Cirripedia // Ann. Nat. Hist. Vol. 11. No. 7. P. 367–369.
- Nott J.A., Foster B.A. 1969. On the structure of the antennular attachment organ of the cipris larva of *Balanus balanoides* (L.) // Phil. Trans. R. Soc. Lond., Vol. 256. P. 115–134.
- Pérez-Losada M., Høeg J.T., Kolbasov G.A., Crandall K.A. 2002. Reanalysis of the relationships among the Cirripedia and the Ascothoracida and the phylogenetic position of the Facetotecta (Maxillopoda: Thecostraca) using 18S rDNA sequences // J. Crustacean Biol. Vol. 22. No. 3. P. 661–669.
- Pérez-Losada M., Harp M., Høeg J.T., Achituv Y., Jones D., Watanabe H., Crandall K.A. 2008. The tempo and mode of barnacle evolution // Mol. Phyl. Evol. Vol. 46. P. 328–346.
- Perl-Treves R., Mizrahi L., Katcoff D.J., Achituv Y. 2000. Elucidation of the phylogenetic relationship of three thecostracans, *Verruca*, *Paralepas*, and *Dendrogaster* based on 18S rDNA sequence // J. Crust. Biol. Vol. 20. P. 385–392.
- Petriconi V. 1969. Vergleichend anatomische Untersuchungen an Rankenfüßern (Crustacea: Cirripedia). I. Die Mundwerkzeuge von *Lepas anatifera* // Zool. Jb., Abt. Anat. Bd. 86. S. 67–83.
- Pilsbry H.A. 1908. On the classification of scalpelliform barnacles // Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. Vol. 60. P. 104–111.
- Rodda P.U., Fisher W.L. 1962. Upper Paleozoic acrothoracic barnacles from Texas // The Texas J. Sci. Vol. 14. No. 4. P. 460–479.
- Rodriguez J., Gutschick R.C. 1977. Barnacle borings in live and dead hosts from the Louisiana Limestone (Famennian) of Missouri // J. Paleont. Vol. 51. P. 718–724.
- Ross A. 1965. Acrothoracic barnacle burrows from Florida Miocene // Crustaceana. Vol. 9. No. 3. P. 317–318.
- Ross A., Newman W.A. 1973. Revision of the coral-inhabiting barnacles (Cirripedia: Balanidae) // Trans. San Diego Soc. Nat. Hist. Vol. 17. No. 2. P. 137–174.
- Rützler K., Rieger G. 1973. Sponge-burrowing: fine structure of *Cliona lampa* penetrating calcareous substrata // Mar. Biol. Vol. 21. P. 144–162.
- Rybakov A.V., Høeg J.T., Jensen P.G., Kolbasov G.A. 2003. The chemoreceptive lattice organs in cypris larvae develop from naupliar setae (Thecostraca:

- Cirripedia, Ascothoracida and Facetotecta) // Zool. Anz. Vol. 242. P. 1–20.
- Saint-Seine R. de. 1951. Un Cirripède acrothoracique du Crétacé: *Rogerella lecointrei*, n.g., n.sp. // C.R. Acad. Sci., Paris. T. 233. Fasc. 18. P. 1051–1053.
- Saint-Seine R. de. 1954. Existence de Cirripèdes acrothoraciques dès le Lias: *Zapfella pattei*, nov. gen., nov. sp. // Bull. Soc. Géol. France. 6 ser. T. 4. Fasc. 4/6. P. 447–451.
- Saint-Seine R. de. 1955a. Les Cirripèdes acrothoraciques Echinocoles // Bull. Soc. Géol. France. 6 ser. T. 5. No. 4/6. P. 299–303.
- Saint-Seine R. de. 1955b. Présence de Cirripèdes acrothoraciques dans le Jurassique supérieur de l'Ouest // C.R. Soc. Géol. France. Fasc. 7/8. P. 131–132.
- Saint-Seine R. de. 1956. Existence d'une fente pédonculaire chez l'Acrothoracique *Rogerella mathieui* Sant-Seine // C.R. somm. Soc. Géol. France. T. 6. P. 78.
- Schlaudt C.M., Young K. 1960. Acrothoracic barnacles from the Texas Permian and Cretaceous // J. Paleo. Vol. 34. No. 5. P. 903–907.
- Schram F.R. 1986. Crustacea. Oxford: Oxford University Press. 606 p.
- Schram T.A. 1970. Marine biological investigations in the Bahamas 14. Cypris y, a later developmental stage of nauplius y Hansen // Sarsia. Vol. 44. P. 9–24.
- Seilacher A. 1968. Swimming habits of Belemnites — recorded by boring barnacles // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. Vol. 4. No. 4. P. 279–285.
- Smyth M. 1986. *Cryptophialus coronophorus*, new species (Cirripedia, Acrothoracica), a boring barnacle from Guam, Mariana Islands, with new insights into cryptophialid ultrastructure // J. Crustacean Biol. Vol. 6. No. 1. P. 143–157.
- Smyth M. 1990. Incidence of boring organisms in gastropod shells on reefs around Guam // Bull. Mar. Sci. Vol. 46. No. 2. P. 432–449.
- Spears T., Abele L.G., Applegate M.A. 1994. A phylogenetic study of cirripeds and their relatives (Crustacea Thecostraca) // J. Crustacean Biol. Vol. 14. P. 641–656.
- Stubbings H.G. 1961. Cirripedia: Campagne de la Calypso dans le Golfe de Guinée et aux îles Principe, São Tomé, Annobon (1956) // Ann. Inst. Océan. Vol. 39. P. 179–192.
- Stubbings H.G. 1967. The cirriped fauna of tropical West Africa // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. Vol. 15. No. 6. P. 227–319.
- Swofford D.L. 1998. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Taylor B.J. 1965. Aptian cirripedes from Alexander Island // Brit. Antarctic Surv. Bull. Vol. 7. P. 37–42.
- Tomlinson J.T. 1953. A burrowing barnacle of the genus *Trypetesa* (Order

- Acrothoracica) // J. Washington Acad. Sci. Vol. 43. No. 11. P. 373–381.
- Tomlinson J.T. 1955. The morphology of an acrothoracican barnacle, *Trypetesa lateralis* // J. Morphol. Vol. 96. No. 1. P. 97–122.
- Tomlinson J.T. 1960. *Cryptophialus coronatus*, a new species of acrothoracican barnacle from Dakar // Bull. de l'Institut Français d'Afrique Noire. Vol. 22A. No. 2. P. 402–410.
- Tomlinson J.T. 1963a. Acrothoracican barnacles in Paleozoic myalinids // J. Paleo. Vol. 37. No. 1. P. 164–166.
- Tomlinson J.T. 1963b. *Lithoglyptes hirsutus* (Cirripedia: Acrothoracica), a new burrowing barnacle from Hawaii // Pacific Sci. Vol. 17. No. 3. P. 299–301.
- Tomlinson J.T. 1963c. Two new acrothoracican cirripeds from Japan // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. Vol. 11. No. 2. P.: 263–280.
- Tomlinson J.T. 1967. *Berndtia nodosa* sp. nov. (Cirripedia, Acrothoracica) a new burrowing barnacle from Singapore // Bull. Nat. Mus. Singapore. Vol. 33. No. 15. P. 101–105.
- Tomlinson J.T. 1969. The burrowing barnacles (Cirripedia: order Acrothoracica) // Bull. U.S. Natl. Mus. No. 296. P. 1–162.
- Tomlinson J.T. 1973. Distribution and structure of some burrowing barnacles, with four new species (Cirripedia: Acrothoracica) // Wasmann J. Biology. Vol. 31. P. 263–288.
- Tomlinson J.T. 1987. The burrowing barnacles (Acrothoracica) // A.J. Southward (ed.). Barnacle Biology. Rotterdam: A.A. Balkema. P. 63–72.
- Tomlinson J.T., Newman W.A. 1960. *Lithoglyptes spinatus*, a burrowing barnacle from Jamaica // Proc. U.S.N.M. Vol. 112. No. 3445. P. 517–526.
- Turner R.F. 1973. Occurrence and implications of fossilized burrowing barnacles // Geol. Soc. Am. Abstr. with Programs. Vol. 5. P. 230–231.
- Turquier Y. 1967a. Description d'un nouveau *Trypetesa* Norman (= *Alcippe* Hancock), Cirripède Acrothoracique des cotes Françaises de la Manche // Cahiers de Biologie Marine. Vol. 8. P. 75–87.
- Turquier Y. 1967b. Le développement larvaire de *Trypetesa nassarioides* Turquier, Cirripède Acrothoracique // Arch. Zool. exp. gén. T. 108. Fasc. 1. P. 33–47.
- Turquier Y. 1967c. L'embriogenèse de *Trypetesa nassarioides* Turquier (Cirripède. Acrothoracique). Ses rapports. Avec celle des autres Cirripèdes // Arch. Zool. exp. gén. T. 108. Fasc. 1. P. 111–137.
- Turquier Y. 1968. Recherches sur la biologie des Cirripèdes Acrothoraciques. I. L'anhydrase carbonique et la mécanisme de perforation du substrat par *Trypetesa nassaroides* Turquier // Arch. Zool. exp. gén. T. 109. P. 113–122.
- Turquier Y. 1970a. Recherches sur la biologie des Cirripèdes Acrothoraciques. II. Comportement des larves de *Trypetesa nassarioides* Turquier et *T. lampas* au moment de leur métamorphose // Arch. Zool. exp. gén. T. 111. Fasc. 3. P. 265–300.

- Turquier Y. 1970b. Recherches sur la biologie des Cirripèdes Acrothoraciques. III. La métamorphose des cypris femelles de *Trypetesa lampas* et de *T. nassarioides* Turquier // Arch. Zool. exp. gén. T. 111. Fasc. 4. P. 573–627.
- Turquier Y. 1971a. Recherches sur la biologie des Cirripèdes Acrothoraciques. IV. La métamorphose des cypris mâles de *Trypetesa nassarioides* Turquier et de *Trypetesa lampas* // Arch. Zool. exp. gén. T. 112. P. 301–348.
- Turquier Y. 1971b. Recherches sur la biologie des Cirripèdes Acrothoraciques. V. Étude du tégument et de la mue chez les Trypetesidae des côtes Françaises // Arch. Zool. exp. gén. T. 112. P. 397–432.
- Turquier Y. 1976. Étude de quelques Cirripèdes Acrothoraciques de Madagascar. II. Description the *Trypetesa spinulosa* n.sp. // Bull. Soc. zool. Fr. T. 110. Fasc. 2. P. 559–574
- Turquier Y. 1977. Étude de quelques Cirripèdes Acrothoraciques de Madagascar. III. — *Kochlorine bocqueti* n. sp. // Arch. Zool. exp. gén. T. 118. P. 133–153.
- Turquier Y. 1978. Le tégument des cirripèdes acrothoraciques // Arch. Zool. exp. gén. T. 119. P. 107–125.
- Turquier Y. 1985a. Cirripèdes Acrothoraciques des côtes occidentales de la Méditerranée et de l’Afrique du Nord. I. Cryptophialidae // Bull. Soc. Zool. Fr. T. 110. Fasc. 2. P. 151–168.
- Turquier Y. 1985b. Cirripèdes Acrothoraciques des côtes occidentales de la Méditerranée et de l’Afrique du Nord. II. *Weltneria zibrowii* n.sp. // Bull. Soc. Zool. Fr. T. 110. Fasc. 2. P. 169–189.
- Turquier Y. 1987. Cirripèdes Acrothoraciques des côtes occidentales de la Méditerranée et de l’Afrique du Nord. III. Lithoglyptidae et Trypetesidae // Bull. Mus. natn. Hist. nat. T. 9. Fasc. 2. P. 391–408.
- Turquier Y., Carton Y. 1976. Étude de quelques Cirripèdes Acrothoraciques de Madagascar. I. Alcippoides asymetrica nov. gen., nov. sp., et la famille des Trypetesidae // Arch. Zool. exp. gén. T. 117. P. 383–393.
- Utinomi H. 1950a. A new remarkable coral-inhabiting Acrothoracican cirriped // Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto. Ser. B. Vol. 19. No. 3. P. 83–89.
- Utinomi H. 1950b. On another form of Acrothoracica, newly found from Formosa // Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto. Ser. B. Vol. 19. No. 3. P. 95–100.
- Utinomi H. 1950c. General account of Acrothoracica // Prof. Nakamura (ed.). Some problems in Modern Biology. Osaka, Japan. P. 42–461.
- Utinomi H. 1957. Studies on the Cirripedia Acrothoracica. I. Biology and external morphology of the female of *Berndtia purpurea* Utinomi // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. Vol. 6. No. 1. P. 1–26.
- Utinomi H. 1960. Studies on the Cirripedia Acrothoracica. II. Internal anatomy of the female of *Berndtia purpurea* Utinomi // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. Vol. 8. No. 2. P. 223–279.
- Utinomi H. 1961. Studies on the Cirripedia Acrothoracica. III. Development of

- the female and male of *Berndtia purpurea* Utinomi // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. Vol. 9. No. 2. P. 413–446.
- Utinomi H. 1962. Occurrence of a *Trypetesa* in Japan // Zool. Mag. (Tokyo). Vol. 71. No. 1–12. P. 399 (in Japanese).
- Wägele J.W. 1996. First principles of phylogenetic systematics, a basis for numerical methods used for morphological and molecular characters // Vie et Milieu. Vol. 46. P. 125–138.
- Walker G. 1985. The cypris larvae of *Sacculina carcini* Thompson (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 93. P. 131–145.
- Walker G. 1999. The cypris larvae of the rhizocephalan barnacle *Heterosaccus lunatus* with particular reference to antennular morphology // Acta Zool. (Stockholm). Vol. 80. P. 209–217.
- Walker G., Lee V. 1976. Surface structure and sense organs of the cypris larva of *Balanus balanoides* by scanning and transmission electron microscopy // J. Zool. Lond. Vol. 178. P. 161–172.
- Walker G., Yule A.B., Nott J.A. 1987. Structure and function of balanomorph larvae // Crust. Issues. Vol. 5. P. 307–328.
- Walley L.J. 1969. Studies on the larval structure and metamorphosis of *Balanus balanoides* (L.) // Phil. Trans. R. Soc. Lond. Vol. 256B. P. 237–280.
- Walossek D. 1993. The upper Cambrian *Rehbachella* and the phylogeny of the Branchiopoda and Crustacea // Fossils and Strata. Vol. 32. P. 1–202.
- Walossek D., Høeg J.T., Shirley T.C. 1996. Larval development of the rhizocephalan cirripede *Briarosaccus tenellus* (Maxillopoda: Thecostraca) reared in the laboratory: A scanning electron microscopy study // Hydrobiologia. Vol. 328. P. 9–47.
- Wells H.W., Tomlinson J.T. 1966. A new burrowing barnacle from the Western Atlantic // Quarterly J. Florida Acad. Sci. Vol. 29. No. 1. P. 27–37.
- Whyte M.A. 1988. The mineral composition of the valves and peduncle scales of *Ibla quadrivalvis* (Cuvier) (Cirripedia, Thoracica) // Crustaceana. Vol. 55. P. 219–224.
- Williams J.D., Boyko C.B. 2006. A new species of *Tomlinsonia* Turquier, 1985 (Crustacea, Cirripedia, Trypetesidae) in hermit crab shells from Philippines, and a new parasite species of *Hemioniscus* Buchholz, 1866 (Crustacea, Isopoda, Hemioniscidae) // Zoosystema. Vol. 28. No. 2. P. 285–305.
- Zapfe H. 1936. Spuren bohrender Cirripedier in Gastropoden-Gehäusen des Miozäns // Senckenbergiana. Bd. 18. S. 130–134.

Алфавитный указатель
(полужирным шрифтом указаны номера страниц,
на которых даны диагнозы таксонов)

- Abdominalia 14
Acanthina gigantea 374
Acmaeidae 405, 430
Acropora digitifera 374
Acropora palmata 320
Acropora prostrata 328
Acropora studieri 320
Admetidea 404, 430
Akentrogonida 213, 226
Alcippe 14
Alcippe lampas 14, 338
Alcippe lampas gigantea 338
Alcippidae 14
Alcippoides 18, 238, 241, 341, 423
Alcippoides asymetrica 341
Alepas 14
Anelasma 14
Anelasmatidae 235
Apygophora 14, 17, 94, 236, **237**, 243
Archaeobalanidae 400
Architectonicidae 403, 429
Arcidae 405, 430
Argobuccinum argus 284
Armatoglyptes 32, 47, 76, 92, 118, 120, 137, 145, 146, 150, 163, 171, 184, 185, 191, 195, 198, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 228, 237, 239, **240**, 243, 248, 252, 254, 255, 257, 287, 300, 392, 393, 397, 399, 400, 413, 415, 416, 421, **422**
Armatoglyptes balanodytes 29, 31, 45, 72, 92, 137, 141, 259, **287**, 290, 291, 393
Armatoglyptes cornutus 49, 61, 63, 133, 259, 293, 295, **300**, 393
Armatoglyptes echinoideus 31, 259, 297, **300**, 393
Armatoglyptes egorovi 259, 299, **300**, 393
Armatoglyptes habeii 25, 39, 41, 49, 57, 69, 71, 81, 87, 89, 123, 125, 136, 151, 165, 168, 173, 183, 187, 193, 197, 259, 300, **301**, 303, 392, 393, 400
Armatoglyptes mitis 43, 45, 49, 51, 53, 61, 123, 125, 128, 133, 136, 137, 141, 151, 168, 173, 177, 183, 187, 259, **301**, 305, 392, 393
Armatoglyptes scamborachis 258, 306, **314**, 393
Armatoglyptes stirni 259, 307, **314**, 392, 393
Armatoglyptes thomasi 259, 309, **315**, 392, 393
Armatoglyptes wilsoni 259, 310, **315**, 393
Ascothoracida 10, 19, 20, 130, 161, 162, 169, 190, 199, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 219, 223, 224, 226, 227, 230, 231, 232, 233, 234, 244, 416, 417, 418, 419, 420
Auritoglyptes 32, 35, 47, 49, 55, 76, 92, 118, 120, 138, 139, 145, 146, 150, 198, 240, 243, 245, 248, 252, 254, 255, 257, 316, 392, 393, 397, 399, 400, 413, **422**, 427
Auritoglyptes bicornis 12, 25, 37, 41, 51, 61, 69, 71, 79, 83, 85, 133, 138, 143, 257, **316**, 321, 390, 392, 393, 400
Australophialus 76, 120, 144, 145, 169, 180, 184, 190, 198, 200, 206, 237, **241**, 243, 248, 252, 254, 255, 260, 352, 395, 396, 397, 399, 400, 413, **423**
Australophialus melampygos 16, 31, 35, 39, 45, 59, 61, 63, 81, 83, 94, 97, 131, 135, 149, 165, 170, 174, 179, 183, 189, 194, 261, 347, **352**, 396, 403
Australophialus pecorus 18, 261, 348, **352**, 395, 396
Australophialus tomlinsoni 261, 349, **352**, 396
Australophialus turbonis 27, 37, 67, 69, 71, 79, 83, 91, 135, 170, 171, 174, 183, 194, 261, 351, **352**, 396
Australophialus utinomii 261, 353, **354**, 396
Baccalaureus falsiramus 210, 212
Balanidae 400
Balanodytes 15, 92, **237**, 243, 287, 300
Balanodytes taiwanus 287, 301

Balanodytidae 240, 287
 Balanomorpha 211, 400
 Balanophyllia regia 328
 Balanus tintinnabulum 328, 355
 Balanus tintinnabulum tintinnabulum 375
 Barbatia 314, 405, 430, 186, 238, 258, 259
 Barbatia decussata 320
 Bathylasma corolliforme 352
 Belemnitella americana 385
 Belemnites hostatus 386
 Berndtia 15, 65, 76, 92, 120, 139, 145, 150, 151, 161, 198, 237, **239**, 243, 245, 247, 252, 254, 255, 257, 284, 390, 391, 392, 397, 399, 400, 413, 421, **422**, 427
 Berndtia fossata 258, **284**, 285, 391
 Berndtia nodosa 257, **286**, 391
 Berndtia purpurea 15, 94, 95, 97, 127, 129, 131, 135, 151, 155, 258, **287**, 289, 391, 402
 Berylsma waitei 267, 301
 Branchinecta 420
 Brachyzapfes **385**
 Brachyzapfes elliptica **385**
 Briarosaccus tenellus 210
 Buccinidae 301, 328
 Buccinum 14
 Burnupena cincta 354
 Burnupena limbosa 354
 Bursa bubo 301, 314
 Bursa bufo 280, 301
 Bursa buffonia 355
 Bursa rubeta 301
 Bursa rubeta gigantea 320
 Calcinus 341
 Calcinus latans 341
 Cancellariidae 404, 430
 Cantharus undosus 355
 Caryophyllia cyathus 314, 352
 Cassidae 404, 405, 430
 Ceritella proctori 388
 Cerithidae 403, 429
 Cerithium 341, 403, 429
 Cerithium erythraeonense 301, 314
 Cerithium nodulosum 314
 Chama 314, 405, 430
 Chama lazarus 320
 Chamidae 405, 430
 Charonia nodiferus 328
 Charonia sauliae 301
 Charonia tritonis 322
 Chicoreus brunneus 314, 355
 Chiton magnificus 374
 Chlamis 405
 Chlorostoma nigerrimum 334
 Chorus 374
 Chthamaloidea 400
 Chthamalophilidae 251
 Chytraeidae 240, 287
 Cirripedia 10, 11, 19, 20, 32, 65, 74, 93, 95, 98, 99, 101, 103, 105, 109, 110, 113, 114, 115, 117, 120, 122, 130, 131, 146, 153, 156, 157, 161, 162, 163, 169, 171, 175, 181, 184, 190, 199, 200, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 218, 219, 223, 224, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 242, 249, 250, 251, 398, 400, 401, 406, 407, 408, 411, 414, 415, 416, 417, 418, 419, 420, 423, 428
 Cladocora 314, 320
 Compressoscalpellum faurei 326
 Concholepas concholepas 374
 Concholepas peruviana 374
 Conidae 403, 429
 Conus arenatus 314
 Conus distans 314
 Conus lividus 314
 Conus miles 314
 Conus rattus 314
 Conus terebra 322
 Conus vexillum 300
 Conus vexillum sumatrensis 301
 Coralliophilla deformis 301
 Coralliophilla violacea 301, 314
 Coralliophilidae 403, 429
 Coronuloidea 400
 Crassostrea virginica 322
 Cronia pseudamygdala 301
 Crustacea 218
 Cryptophialida 22, 23, 27, 29, 31, 33, 35, 37, 39, 41, 43, 45, 46, 49, 54, 55, 59, 61, 63, 64, 65, 67, 69, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 79, 81, 83, 85, 87, 89, 91, 92, 95, 98,

99, 100, 101, 106, 107, 110, 112, 113,
 114, 115, 118, 119, 120, 121, 135, 139,
 144, 145, 149, 150, 163, 165, 167, 169,
 170, 171, 174, 175, 179, 180, 181, 184,
 189, 190, 191, 194, 195, 198, 199, 200,
 202, 203, 204, 205, 206, 213, 226, 227,
 230, 239, **241**, 243, 245, 246, 247, 248,
 249, 250, 251, 252, 253, 256, 257, 352,
 390, 395, 396, 402, 403, 407, 408, 409,
 410, 412, 413, 414, 415, 416, 417, 421,
423, 427, 428, 429
 Cryptophialidae 14, 94, 95, 162, 170,
 236, 237, **241**, 243, 244, 252, 253, 256,
 352, 390, **423**, 426
 Cryptophialus 14, 15, 76, 92, 120, 144,
 145, 169, 180, 184, 190, 198, 200, 206,
 238, **242**, 243, 248, 252, 254, 255, 260,
 354, 395, 396, 397, 399, 400, 406, 413,
423
 Cryptophialus cordylacis 262, **354**, 356,
 396
 Cryptophialus coronatus 262, **354**, 357,
 396
 Cryptophialus coronophorus 19, 100,
 262, **355**, 359, 396
 Cryptophialus epacrus 27, 37, 61, 63,
 135, 261, **355**, 361, 396
 Cryptophialus gantsevichi 29, 31, 49, 59,
 63, 67, 71, 83, 87, 91, 135, 149, 165,
 170, 174, 189, 262, **355**, 363, 365, 396
 Cryptophialus heterodontus 29, 35, 39,
 41, 63, 165, 170, 174, 183, 189, 194,
 261, 367, **372**, 396
 Cryptophialus hoegi 27, 35, 135, 144,
 165, 261, 369, 370, **372**, 396, 403, 429
 Cryptophialus lanceolatus 262, 371, **372**,
 396
 Cryptophialus longicollatus 262, **373**,
 396
 Cryptophialus melampygos 16, **352**
 Cryptophialus minutus 14, 262, **373**,
 376, 396
 Cryptophialus minutus striatus 373
 Cryptophialus newmani 262, **374**, 377,
 396
 Cryptophialus rossi 27, 35, 37, 41, 43,
 45, 91, 144, 149, 261, **374**, 378, 396
 Cryptophialus striatus 373
 Cryptophialus tomlinsoni 352
 Cryptophialus turbonis 352
 Cryptophialus unguiliculus 41, 43, 59,
 63, 149, 262, **374**, 379, 396
 Cryptophialus variabilis 262, **375**, 380,
 396
 Cryptophialus wainwrighti 31, 49, 79,
 83, 89, 179, 261, **375**, 381, 396
 Cryptophialus zulloi 261, **375**, 382, 396
 Cupuladria 334
 Cymatiidae 403, 429
 Cymatium parthenopeum 322
 Cymbium glans 328
 Cypraeidae 404, 430
 Dendrogaster 213, 227
 Dendrophylla axifuga 320
 Dinassovica jourdani 301
 Dinoplax gigas 354
 Discoporella umbellata 334
 Distichopora 300
 Distichopora nitida 300, 354, 372
 Drupa arachnoides 355
 Drupa morum 301, 355
 Drupa ricinus 301, 314, 320, 355
 Drupa rubusidaeus 301, 314
 Drupella cornus 301
 Duvalia dilatata 385
 Echinocoris 386
 Elminius plicatus 352
 Enallopsammia amphelioides 280, 316
 Enallopsammia rostrata 267, 316
 Errina asperta 314, 352
 Eulimidae 404, 430
 Exogyra costata 385
 Facetotecta 10, 20, 130, 156, 161, 162,
 169, 190, 199, 207, 209, 210, 211, 213,
 214, 215, 217, 218, 219, 221, 224, 226,
 230, 234, 244, 416, 417, 418, 419
 Fasciolaria 403, 429
 Fasciolaria filamentosa 314
 Fasciolaria terbelliana 383
 Fasciolaria trapecium 314
 Fasciolariidae 403, 429
 Fissurella maxima 374
 Flabellidae 406, 431
 Flabellum 314

Fulgetrum 301
 Fusinus 14, 301, 403, 429
 Gryphaea mutabilis 385
 Haliotis 320
 Haliotis iris 403
 Haliotis midae 284, 320
 Haliotis ovina 373
 Haliotis tuberculata 328, 355
 Hansenocaris 210, 217
 Hansenocaris itoi 217, 221
 Hansenocaris papillata 214
 Heliopora 315
 Heteralepadidae 110, 123, 235
 Heteralepas 109
 Heteralepas alboplaculus 109
 Heteralepas meteorensis 109
 Heteralepas mystacophora 171
 Hexaplex phyllonotus regius 328
 Hipponicidae 403, 404, 429
 Hipponix 301, 314, 403, 429
 Hydrocorallia 267, 300, 406, 431
 Ibla 101, 111, 130, 233, 236
 Ibla cumingi 101, 103, 105
 Iblidae 10, 17, 113, 114, 115, 118, 119, 120, 122, 232, 233
 Ibliformes 99, 101, 103, 105, 111, 115, 232, 233, 244, 245, 252, 254, 255, 256, 410
 Iblomorpha 233, 252
 Isognomonidae 405, 430
 Kelletia lischkei 301
 Kochlorine 14, 32, 47, 64, 76, 92, 118, 120, 136, 138, 139, 145, 146, 150, 163, 171, 184, 185, 191, 195, 198, 200, 201, 202, 203, 206, 207, 237, **240**, 243, 248, 252, 254, 255, 257, 320, 393, 394, 395, 397, 399, 400, 413, 416, **422**
 Kochlorine anchorella 260, **320**, 323, 394
 Kochlorine bihamata 260, **320**, 394
 Kochlorine bocqueti 17, 43, 51, 57, 260, **322**, 324, 394
 Kochlorine floridana 31, 49, 53, 67, 91, 143, 260, **322**, 325, 394
 Kochlorine grebelnii 25, 29, 35, 37, 39, 45, 51, 53, 57, 81, 83, 85, 87, 89, 135, 143, 168, 173, 187, 193, 197, 260, 327, **328**, 329, 394
 Kochlorine habei 301
 Kochlorine haliotidis 328
 Kochlorine hamata 63, 135, 143, 260, 320, **328**, 331, 393, 394, 395, 400
 Kochlorine inermis 328
 Kochlorine ulula 138, 240, 260, **328**, 332, 394
 Kochlorinidae 14, 240, 320
 Kochlorininae **240**, 320, **422**
 Kochlorinopsis 76, 92, 120, 139, 145, 198, 237, 240, **241**, 243, 248, 252, 254, 255, 257, 334, 394, 397, 399, 400, **422**
 Kochlorinopsis discoporellae 257, 333, **334**, 394
 Lambis chiragra artritica 301
 Latirolagena 403, 429
 Latirolagena smaragdula 301, 314
 Latirus 403, 429
 Latirus polygonus 301
 Lepadidae 14
 Lepadomorpha 17, 18, 19, 127, 211, 236
 Lepas 120
 Lepastrea purpurea 287
 Lithoglyptes 14, 15, 19, 32, 46, 47, 76, 92, 120, 137, 145, 146, 150, 151, 198, 237, 239, **240**, 243, 245, 248, 252, 254, 255, 257, 315, 384, 390, 392, 393, 397, 399, 400, 413, 421, **422**, 427
 Lithoglyptes ampula 316
 Lithoglyptes balanodytes 287
 Lithoglyptes bicornis 316
 Lithoglyptes cornutus 300
 Lithoglyptes echinoideus 300
 Lithoglyptes egorovi 300
 Lithoglyptes habei 301
 Lithoglyptes hirsutus 280
 Lithoglyptes indicus 137, 161, 259, 311, **315**, 392, 393
 Lithoglyptes ivanovi 259, 313, **315**, 393
 Lithoglyptes mitis 301
 Lithoglyptes scamborachis 314
 Lithoglyptes spinatus 316
 Lithoglyptes stirni 314
 Lithoglyptes tectoscrobis 259, **316**, 317, 393
 Lithoglyptes viatrix 25, 29, 31, 35, 37,

41, 51, 61, 91, 125, 128, 133, 137, 259,
316, 319, 384, 393
Lithoglyptes wilsoni 315
Lithoglyptida 22, 23, 25, 29, 31, 32, 33,
 35, 37, 39, 41, 43, 45, 46, 49, 51, 53, 54,
 57, 61, 63, 64, 65, 67, 69, 71, 72, 73, 77,
 79, 81, 85, 87, 89, 91, 98, 99, 100, 101,
 107, 111, 112, 114, 115, 119, 121, 133,
 135, 139, 141, 143, 144, 145, 147, 150,
 151, 160, 163, 165, 167, 168, 169, 171,
 173, 175, 177, 180, 181, 184, 185, 187,
 189, 190, 193, 195, 197, 198, 199, 200,
 201, 202, 205, 206, 226, 227, **239**, 243,
 245, 246, 247, 249, 250, 251, 252, 253,
 256, 257, 263, 383, 384, 394, 395, 396,
 400, 407, 408, 409, 410, 411, 412, 413,
 415, 416, **421**, 427, 428
Lithoglyptidae 14, 15, 23, 25, 32, 33, 46,
 47, 51, 54, 55, 61, 67, 69, 71, 72, 73, 74,
 75, 77, 79, 81, 85, 87, 89, 91, 94, 95,
 101, 107, 112, 113, 114, 118, 122, 123,
 125, 128, 133, 135, 137, 141, 143, 145,
 150, 168, 173, 198, 206, 236, 237, **239**,
 240, 243, 246, 247, 252, 253, 256, 257,
 263, 287, 334, 383, 384, 394, 407, 409,
 413, 414, **421**, 427
Lithoglyptinae 146, **240**, 287, **422**
Lithoscalpellum 130, 236
Lithotrya 18, 130, 236
Lithotrya dorsalis 107
Littorinidae 405, 430
Lophelia pertusa 314
Madrepora oculata 314, 352
Malleidae 405, 430
Mancinella alouina 314
Mancinella mancinella 301, 314
Mangelia 338
Marginellidae 404, 430
Maxillopoda 10, 209
Melongenidae 404, 430
Micraster 386
Millepora 301
Mitridae 405, 430
Monilea 334
Morula biconica 301
Morula cavernosa 300, 301, 314, 320
Morula granulata 355
Morula uva 314
Murex fulvescens 322
Murex microphyllus 322
Murex pomum 322
Muricidae 314, 403, 405, 429
Myalina copei 388
Myalina glossodoidea 388
Myalina pliopetina 388, 389
Myriapora truncata 284, 328
Mytilidae 405, 430
Nassarius 338
Neretidae 405, 430
Nygmites **385**
Nygmites sacculus 385, **386**
Olividae 404, 430
Ornatoscalpellum 130, 236
Ornatoscalpellum ornatum 236
Ornatoscalpellum stroemii 236
Orthomyalina slocomi 388, 389
Orthomyalina subquadrata 388, 389
Ostrea 301
Ostrea angasi 301
Ostrea falcata 385
Ostreidae 385, 405, 430
Pagurolepadidae 235
Paraclypeus pulchellus 314
Patellidae 405, 430
Pectinidae 405, 430
Peristernia 301, 314, 403, 429
Peristernia forscali 314
Peristernia nassatula 314
Perna canaliculus 403
Pinctada margaritifera 301, 320
Pinnidae 405, 430
Planaxiidae 405, 430
Planoscalpellum 130, 236
Plecuna lobata 301
Pocilloporidae 406, 431
Poecilasma 120
Pollicipes pollicipes 117, 118
Porites compressa 280
Pourpres 355
Prionastrea 328
Prothoracica 101, 111, 113, 115, 122,
 232, 233, 252, 254, 255
Psammocora 392
Psammocora contigua 286

Psammocora fossata 284
 Psammocora profundacella 287
 Psammocora verrilli 280
 Pteria avicula 320
 Pteridae 405, 430
 Purpura nodosa 314
 Purpura persica 372, 403, 429
 Pygophora 14, 94, **236**, 243
 Quoyula madreporatum 301
 Ricinula rubicunda 314
 Rhizocephala 10, 20, 99, 123, 130, 156, 161, 185, 190, 191, 200, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 218, 219, 224, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 233, 234, 235, 244, 250, 251, 417, 418, 419, 420
 Rhizolepadidae 235, 236
 Rogerella 384, **386**
 Rogerella cragini **388**
 Rogerella lecointrei **386**, 387
 Rogerella mathieui **386**
 Rogerellidae 383
 Scalpelloomorpha 18, 131
 Scalpellum 130, 236
 Scalpellum scalpellum 212, 223
 Scleractinia 301, 314, 316, 406, 431
 Semibalanus balanoides 227
 Septimyalina orbiculata 388
 Septimyalina perattenuata 388, 389
 Seriatopora 301
 Simonizapfes **384**, 385
 Simonizapfes davenporti **385**
 Simonizapfes elongata **384**
 Siphonalia tasmaniensis 301
 Spondylidae 405, 430
 Spondilus 314
 Strombidae 403, 405, 429, 430
 Synagoga millipalus 213
 Tantulocarida 218
 Tarasovium cornutum 236
 Tarasovium eumitos 236
 Tarasovium natalense 236
 Tectus conus 334
 Tectus pyramis 314
 Tegula 338
 Tegula rustica 334
 Terebridae 402
 Tetracrita divisa 236
 Thaididae 403, 429
 Thais 316
 Thais aperta 314, 375
 Thais armigera 301, 314, 355
 Thais bufo 301
 Thais haemastoma 328, 375
 Thais mancenelloides 372
 Thais neritoides 355
 Thais nodosa 355
 Thais rudolphi 354
 Thais triseriallis 375
 Thais tuberosa 314, 355
 Thecostraca 10, 11, 19, 20, 120, 122, 130, 156, 160, 161, 162, 175, 180, 181, 198, 199, 201, 207, 208, 209, 210, 211, 213, 214, 215, 218, 219, 224, 226, 230, 231, 233, 234, 235, 248, 250, 251, 412, 414, 415, 416, 417, 418, 419
 Thoracica 10, 17, 18, 19, 32, 65, 93, 99, 101, 103, 105, 106, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 117, 118, 119, 120, 122, 123, 127, 129, 130, 146, 160, 169, 171, 184, 185, 190, 207, 208, 209, 211, 212, 213, 214, 218, 219, 223, 224, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 236, 238, 239, 242, 244, 245, 252, 254, 255, 256, 383, 390, 398, 401, 406, 410, 411, 412, 416, 417, 418, 419, 420, 421, 427, 428
 Tomlinsonia 18, 74, 76, 92, 198, 238, **241**, 243, 248, 252, 254, 255, 260, 341, 394, 397, 399, 400, **423**
 Tomlinsonia asymetrica 260, **341**, 344, 394
 Tomlinsonia mclaughlinae 260, **341**, 345, 394
 Tona 341
 Trianguloscapellum compactum 236
 Tridacna 314, 328, 405, 430
 Tridacna maxima 280, 301, 314, 320, 372, 375
 Tridacnidae 403, 405, 430
 Trochidae 403, 429
 Trochus 314
 Trochus incrassatus 314
 Trochus niloticus 355
 Trochus obeliscus 314

Trochus ochroleucus 355
Trochus pyramis 314
Trochus trocus 328
Trochus virgatus 314
Trophon 338
Trophoninae 404, 430
Trypetesa 14, 15, 18, 74, 76, 92, 136, 145, 146, 150, 151, 159, 160, 163, 171, 184, 185, 191, 195, 198, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 228, 238, **241**, 243, 248, 252, 254, 255, 334, 384, 388, 390, 394, 397, 399, 400, 413, 416, **423**, 427
Trypetesa caveata 334, 383, **388**, 389
Trypetesa habei 46, 135, 260, **334**, 335, 394, 395
Trypetesa lampas 17, 31, 35, 37, 43, 53, 55, 57, 67, 71, 85, 87, 89, 94, 97, 110, 144, 147, 161, 162, 163, 173, 175, 183, 187, 193, 227, 260, **334**, 337, 394, 395
Trypetesa lateralis 16, 39, 41, 43, 46, 49, 57, 69, 81, 89, 97, 144, 147, 163, 168, 177, 197, 260, **338**, 339, 394, 395
Trypetesa nassarioides 17, 25, 31, 106, 151, 153, 155, 157, 161, 191, 260, **338**, 340, 394
Trypetesa spinulosa 18, 260, **338**, 343, 394
Trypetesidae 15, 17, 22, 23, 25, 32, 33, 46, 54, 55, 65, 67, 69, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 81, 85, 87, 89, 92, 93, 94, 95, 100, 101, 107, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 118, 119, 120, 121, 135, 144, 145, 147, 150, 168, 173, 198, 205, 206, 236, 238, 239, **241**, 243, 246, 247, 248, 249, 252, 253, 256, 257, 334, 383, 388, 395, 403, 406, 408, 409, 410, 413, 414, 421, **422**, 426, 427, 431
Turbinidae 403, 429
Turbo 372
Turbo argirostoma 300, 314, 320, 372
Turbo bruneus 328
Turbo chrysostoma 280, 328
Turbo lajonkairi 315, 374, 375
Turbo marmatostoma crassus 314
Turbo marmoratus 375
Turbo petolatus 314
Turbo sarmaticus 284, 354
Turbo speciosus 372
Turbo setosus 280, 355, 372, 374, 375
Turbo ticaonicus 328
Ulophysema oeresundense 212, 223
Utinomia newmani 280
Vasidae 403, 429
Vasum ceramicum 314
Vasum turbinellus 355
Verruca 32
Verrucomorpha 32
Verum cancelatum 236
Volutidae 404, 430
Volutomitridae 404, 430
Vulsella 301
Weltneria 14, 19, 47, 64, 65, 76, 92, 118, 120, 136, 138, 145, 146, 150, 163, 171, 184, 185, 191, 195, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 228, 237, **239**, 247, 254, 255, 257, 263, 280, 390, 391, 392, 398, 399, 400, 413, 415, **421–422**
Weltneria aapta 258, **263**, 391
Weltneria bekae 29, 31, 35, 41, 43, 51, 71, 79, 258, 265, **267**, 391
Weltneria exargilla 125, 136, 137, 150, 239, 258, 266, **267**, 391
Weltneria griggi 258, **267**, 269, 391
Weltneria hessleri 18, 122, 258, 271, **280**, 391
Weltneria hirsuta 39, 49, 53, 57, 61, 63, 87, 133, 136, 141, 258, 273, **280**, 390, 391
Weltneria ligamenta 29, 258, 275, **280**, 391
Weltneria reticulata 168, 173, 258, 277, **280**, 390, 391
Weltneria spinosa 25, 31, 53, 85, 91, 133, 141, 162, 168, 173, 175, 177, 183, 187, 197, 258, 279, **284**, 320, 391, 392
Weltneria tomlinsoni 258, 281, **284**, 391
Weltneria zibrowii 18, 160, 258, 283, **284**, 391
Weltneriinae 239, **263**, 421
Weltnerium 130, 236
Weltnerium speculum 236
Xenogalea stadialus 301
Xenophora 301
Xenophoridae 403, 429
Zapfella pattei 383, 384, 385, 386
Zapfelliidae 383