

П.Н. Корнев, Е.С. Чертопруд

ВЕСЛОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ
отряда Harpacticoida
Белого моря:

морфология, систематика, экология



Московский государственный университет
имени М. В. Ломоносова
Биологический факультет

П.Н. Корнев, Е.С. Чертопруд

Веслоногие ракообразные
отряда Harpacticoida
Белого моря:
морфология, систематика, экология

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2008

УДК 595.341.5(268.46)

Корнев П.Н., Чертопруд Е.С. Веслоногие ракообразные отряда Harpacticoida Белого моря: морфология, систематика, экология. М.: Т-во научных изданий КМК. 2008. 379 с.

Веслоногие ракообразные отряда Harpacticoida являются одной из ведущих групп в большинстве морских мейобентосных сообществ. Данная монография представляет собой первый полный обзор Harpacticoida Белого моря, охватывающий как фауну литорали и зарослей макрофитов, так и глубоководных илов. Приведены описания внешнего строения видов, их экологических и поведенческих особенностей. Для каждого вида даны ссылки на оригинальное описание, синонимия и краткая информация о распространении в регионе. Для отдельных таксонов приводится филогенетический анализ. Описаны основные жизненные формы гарпактикоид. Рассмотрены особенности биологии размножения и питания массовых видов, а также процесс заселения нарушенных местообитаний. Особое внимание уделяется временной и пространственной изменчивости группы, включая географическое распространение и фауногенез. Приведен определительный ключ всех известных для Белого моря видов Harpacticoida.

Книга рассчитана на зоологов беспозвоночных, гидробиологов, экологов, преподавателей и студентов биологических факультетов.

Ил. 213. Библиогр. 268 назв.

Рецензент: д.б.н. Е.Л. Мархасева (Зоологический институт РАН)

1. Введение

Острокогтистых бойся грифов, Зевесовых
Собак безмолвных! Войска одноглазого
Остерегайся Аримаспов-конников,
У золототекучего кочующих
Плутонова потока!

Эсхил. Прометей прикованный / Пер. А.И. Пиотровского

Чудовища — удивительные, непознанные существа, чей вид поражает сознание, заставляя нас по-новому взглянуть на уже знакомый нам мир, который, развлекаясь, в очередной раз преподносит сюрприз. Чем удивительнее внешний облик и загадочнее поведение, тем большее впечатление производит на нас организм. Чудовища окружают нас со всех сторон, населяя страницы книг, скрытые от нас уголки Земли и параллельные реальности. Заметим, что вопрос о существовании параллельных миров в природе гораздо шире, чем может показаться сначала. Его решение затрагивает не только область научной фантастики и философии, но также медицины, и даже современной экологии. Параллельность мировосприятия может быть создана на основе как психологических, так и физико-морфологических принципов. В первом случае сознание определяет бытие. Во втором случае, бытие матери определяется восприятием пространства и времени, согласно которому устанавливается картина мира. Как устроено пространство и время для «микробов» и «гигантов», насколько отличаются их точки зрения на эти понятия? Эти вопросы в течение последних десятилетий волнуют современную экологию. Ведь очевидно, что представление о мире не одинаково, например, для бактерии и кита.

Однако вернемся к чудовищам, которым, по сути дела, и посвящена эта книга. Обитающие преимущественно на дне микроскопические веслоногие ракообразные отряда Naupacticoidea часто остаются незамеченными и во многом чудовищными. Эти создания невообразимо многочисленны, они копошатся в наилке на грунте, движутся в лабиринтах между песчинками — интерстициали, таятся среди зарослей водорослей. Когда человек проходит по морской литорали, под его ногой гибнут десятки этих существ, но лежащий на литорали труп вполне может пойти им в пищу. По своему облику одни из них напоминают червей, другие ежей или просто перевернутую тарелку. В силу своих малых размеров (0,5–2 мм — размерная группа мейобентоса) и относительно короткого времени жизни (обычно около года) Naupacticoidea более чувствительны к изменчивости и неоднородности среды, чем крупные водные организмы: рыбы или беспозвоночные из группы макробентоса (моллюски, полихеты, иглокожие и т.д.). Бытовые события в жизни крупных представителей фауны могут стать роковыми для Naupacticoidea. Вместе с тем все эти группы организмов, несмотря на различия и даже благодаря им, интегрированы в единую сложно организованную систему. В частности, гарпактикоидные ракообразные одни из основных потребителей первичной продукции одноклеточных водорослей Мирового океана, являются, в свою очередь, пищей для многих беспозвоночных и мальков рыб.

В конце XX в. интерес исследователей к морскому мейобентосу значительно возрос, а таксономия многих групп организмов, в том числе Naupacticoidea, достаточно нестабильна. Это не облегчает распознавания многочисленных видов этих

веслоногих ракообразных. Многие исследователи, посвятившие свою жизнь описанию фауны Harpacticoida, даже потеряли рассудок, что не помешало им оставить после себя блестящие труды по систематике. В общем, несмотря ни на что, видовой список Harpacticoida неуклонно растет, хотя данные о мировой фауне продолжают оставаться фрагментарными и разрозненными. С одной стороны, это обусловлено тем, что фауна изучена только на отдельных участках побережий и акваторий. С другой стороны, работы о группе малочисленны и охватывают ее далеко не полно. В такой ситуации в основу биогеографического анализа фауны Harpacticoida могли бы лечь региональные сводки видов, составленные для отдельных морей или их районов. В рамках этого подхода выполнена настоящая работа, обобщающая материалы по гарпактикоидам Белого моря.

Фауна Harpacticoida морей российского сектора Арктики изучена еще далеко не полно и насчитывает лишь около 200 видов. Однако есть основания полагать, что при более детальных исследованиях она возрастет в несколько раз. В частности, до недавнего времени фауна Белого моря, представления о которой базировались лишь на данных В.А. Броцкой (1962) и Л.Л. Численко (1967), насчитывала только 85 видов. В результате же последних исследований П.В. Рыбникова число известных видов возросло до 112 (Ribnikov, 2001). В связи с этим в настоящей книге мы предлагаем новый, наиболее совершенный определительный ключ беломорской фауны Harpacticoida, охватывающий как давно известные, так и виды, обнаруженные для региона впервые. Определитель охватывает 32 семейства, 87 родов и более 150 видов отряда.

Авторы глубоко признательны своим учителям: кандидату биологических наук Павлу Владимировичу Рыбникову, докторам биологических наук Алексею Валерьевичу Чесунову и Андрею Игоревичу Азовскому за их поддержку и ценные рекомендации, касающиеся как анализа таксономии группы, так и статистической обработки данных. Работа не могла бы быть выполнена без материалов предоставленных многими специалистами: М.С. Сабуровой, Д.В. Кондарь, Ф.В. Сапожниковым, М.В. Чертопрудом. Мы приносим искреннюю благодарность коллегам, помогавшим при постановке лабораторных экспериментов и сборе проб мейобентоса в полевых условиях: А.А. Удалову, Д.Г. Жадану, М.В. Плющевой, К.А. Филипповой, А.Б. Цетлину и Н.А. Червяковой.

2. Краткие сведения о морфологии представителей отряда

2.1. Расчленение тела

Исходное число сегментов тела для веслоногих ракообразных (как и остальных максиллопод) равно шестнадцати. При этом цефалон всегда слит с последующим торакальным сегментом (несущим максиллипеды) в цефалосому. У большинства семейств (кроме *Canuellidae*, *Longipediidae*, *Rometidae*, *Aegisthiidae*, *Phyllognathorodidae*) сегмент, несущий первую пару ног, также сливается с цефалосомой, формируя единый цефалоторакс. Возможно, это слияние происходило неоднократно на протяжении эволюции гарпактикоид, равно как и в других отрядах копепод. На переднем конце цефалоторакса находится рострум, как правило, несущий 1–2 пары сенсилл. Рострум может срастаться с цефалотораксом или быть отделенным от нее сочленением.

Следующие за цефалотораксом четыре сегмента составляют торакс (грудной отдел тела) (рис. 2.1). Задние границы торакса и просомы у гарпактикоид не совпадают — сочленение между просомой (передний отдел тела) и уросомой (задний отдел тела) находится между третьим и четвертым свободными сегментом торакса. Первый сегмент уросомы (он же четвертый свободный сегмент торакса) несет пятую пару ног.

Второй и третий сегменты уросомы у самок большинства видов сливаются в двойной генитальный сегмент. У *Cancrinicolidae*, некоторых *Ameiridae*, *Tetragonicipitidae* и *Latiremidae* сегменты остаются свободными, что большинством авторов рассматривается как вторичное разделение (Fiers, 1990; Huys, Boxshall, 1991) но в некоторых случаях указывается на возможность сохранения этого признака как анцестрального состояния, под влиянием интерстициальных условий обитания (Galassi et al., 1999). Центральная часть вентральной поверхности генитального сегмента имеет обычно довольно сложный рисунок, обусловленный строением различных частей полового аппарата, в частности, редуцированной шестой пары ног. Этот рисунок носит название генитального поля и имеет важное диагностическое значение.

Анальный, последний, сегмент уросомы несет на дорзальной стороне оперкулум, часто вооруженный шипиками и сетулами. У некоторых групп (*Paramesochridae*, *Zosimidae*, *Pseudotachidiidae*) анальный сегмент почти полностью погружен в преданальный и на преданальном сегменте в таком случае развивается псевдооперкулум.

На анальном сегменте прикрепляются парные подвижные каудальные ветви (фурка). Форма каудальных ветвей разнообразна. Каждая ветвь несет, как правило, семь щетинок (терминология по Huys, 1988b): переднебоковая добавочная щетинка (1), часто редуцирована или отсутствует; переднебоковая щетинка (2); заднебоковая щетинка (3); внешняя терминальная щетинка (4); внутренняя (главная) щетинка (5); добавочная терминальная щетинка (6) и дорзальная щетинка (7). Эти щетинки могут быть видоизменены различным образом.

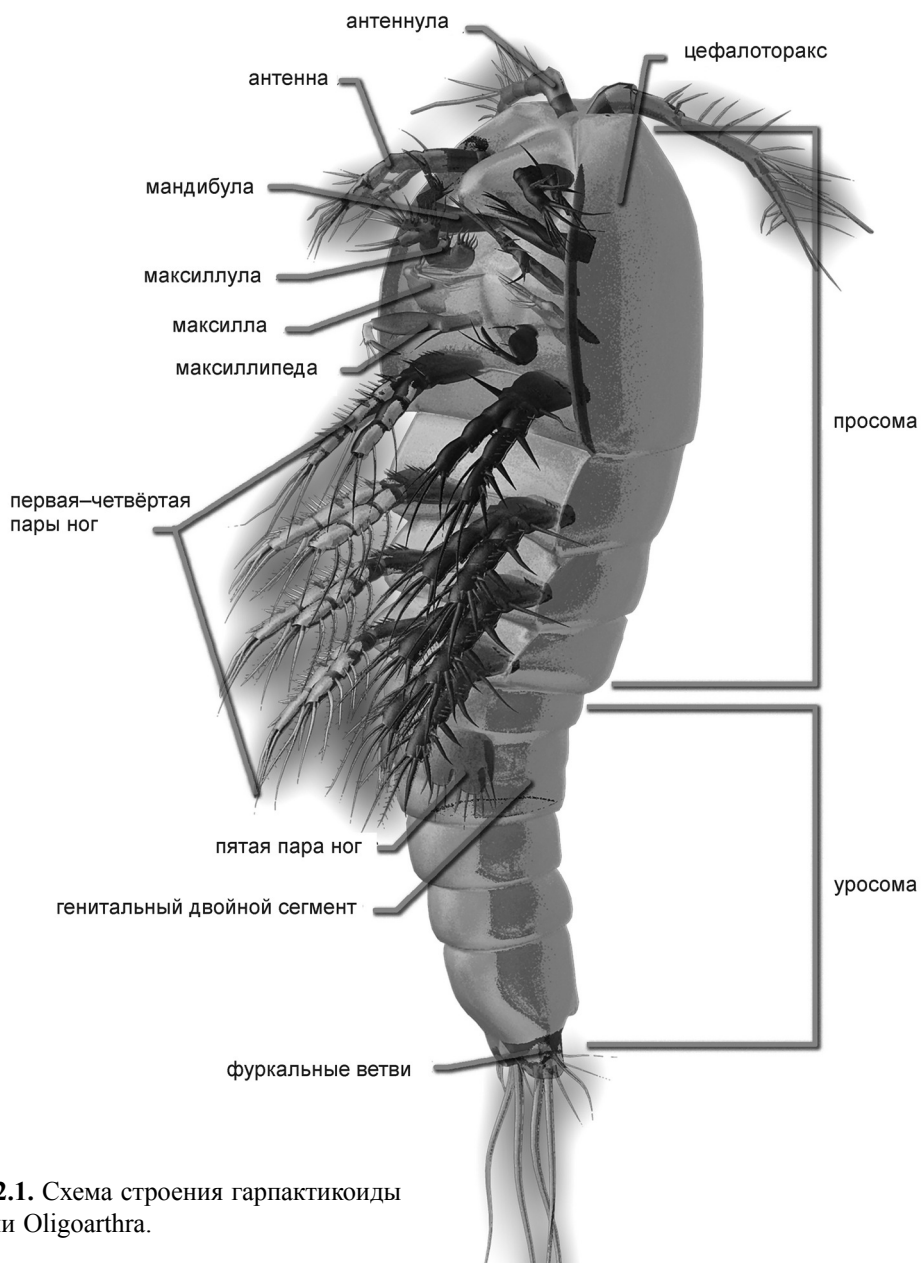


Рис. 2.1. Схема строения гарпактикоиды секции *Oligoarthra*.

2.2. Орнаментация поверхности тела

Сегменты тела часто образуют плевры, являющиеся продолжением внешних покровов. Структура плевр (исчерченность, сопровождение их шипиками) может иметь важное таксономическое значение.

Поверхность тела и/или конечностей Harpacticoida несет разнообразные структуры. Щетинки, способные к изгибу, и более жесткие шипы, имеют внутреннюю полость и сочленены с сегментом (оставляют после отпадения отверстие в кутику-

ле) и расположены только на конечностях. Оперенные щетинки несут на своей поверхности сетулы. Сетулы и шипики не имеют внутренней полости и являются выростами наружной поверхности кутикулы. Также на поверхности тела располагаются сенсиллы — тонкие сенсорные волоски, связанные через кутикулярный канал с нервными и часто железистыми клетками. Многие гарпактикоиды обладают субкутикулярными железами, открывающимися на поверхность тела простыми или трубчатыми порами, в редких случаях железы могут располагаться на конечностях. Ряд представителей Tachidiidae и Canthocamptidae характеризуются наличием нухальных органов (выполняющих, вероятно, осморегуляторную функцию), расположенных обычно на цефалотораксе и торакальных сегментах.

2.3. Строение конечностей

(рис. 2.2–2.4)

Антеннулы (первые антенны, сокращенно A1), всегда одноветвистые, прикрепляются на переднем конце цефалоторакса и состоят обычно из 5–8 сегментов, максимум 9 (у самок) или 14 (у самцов). Один из средних и дистальный сегменты несут эстетаски, выполняющие сенсорную функцию. У самцов антеннулы геникулирующие, т.е. превращены в хватательный орган для удержания самки во время спаривания. Различают три типа строения геникулирующих антеннул гарпактикоид (Lang, 1948):

а) гаплоцерный тип (как у *Amphiascoides nanus* (Sars, 1906)) — средний (несущий эстетаск) сегмент антеннулы слабо вздут, дистально от него располагается несколько (обычно 3 или более) сегментов;

б) антеннула субхироцерного типа имеет значительно вздутый средний сегмент, дистальной него расположены 2–3 сегмента;

в) хироцерный тип характеризуется наиболее значительными видоизменениями и редко встречается среди гарпактикоид, такая антеннула имеет сильно вздутый тонкостенный средний сегмент, дистальной него расположен только один сегмент. Г. Дамс (Dahms, 1988) показал отсутствие строгой связи между строением антеннул самцов видов Harpacticoida и их таксономическим положением, часто виды одного рода демонстрируют различные типы строения антеннул.

Антенны (сокращенно A2) имеют 2-сегментный протоподит, состоящий из коксы и базиса, экзоподит (максимум из 9 сегментов у Harpacticoida Polyarthra, из 4 сегментов у Harpacticoida Oligoarthra) и эндоподит (максимум 4-сегментный); у многих Harpacticoida базис и первый сегмент эндоподита срастаются в аллобазис.

Мандибулы (сокращенно Md) также имеют 2-сегментный протоподит. Внутренняя часть коксы формирует гнатобазу, несущую зубцы. Базис несет эндоподит (максимум 2-сегментный) и экзоподит (максимум 4-сегментный), экзоподит часто подвергается редукции, эндоподит и базис могут срастаться, формируя 1-сегментный мандибулярный щупик. Степень редукции и слияния сегментов мандибулярного щупика служит важным таксономическим признаком.

Все последующие конечности имеют 3-сегментный протоподит из прекокссы, коксы и базиса.

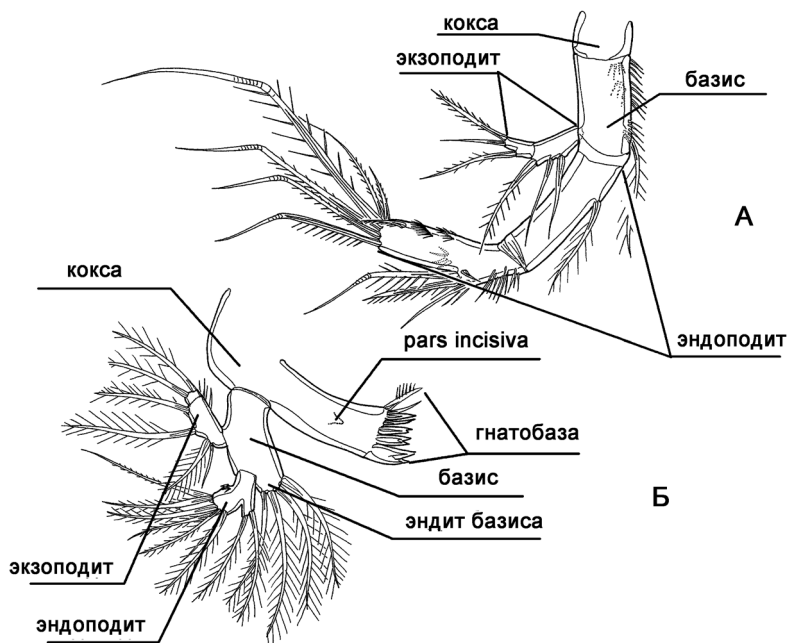


Рис. 2.2. Схемы строения: А — антенны; Б — мандибулы гарпактикоидных копепоид.

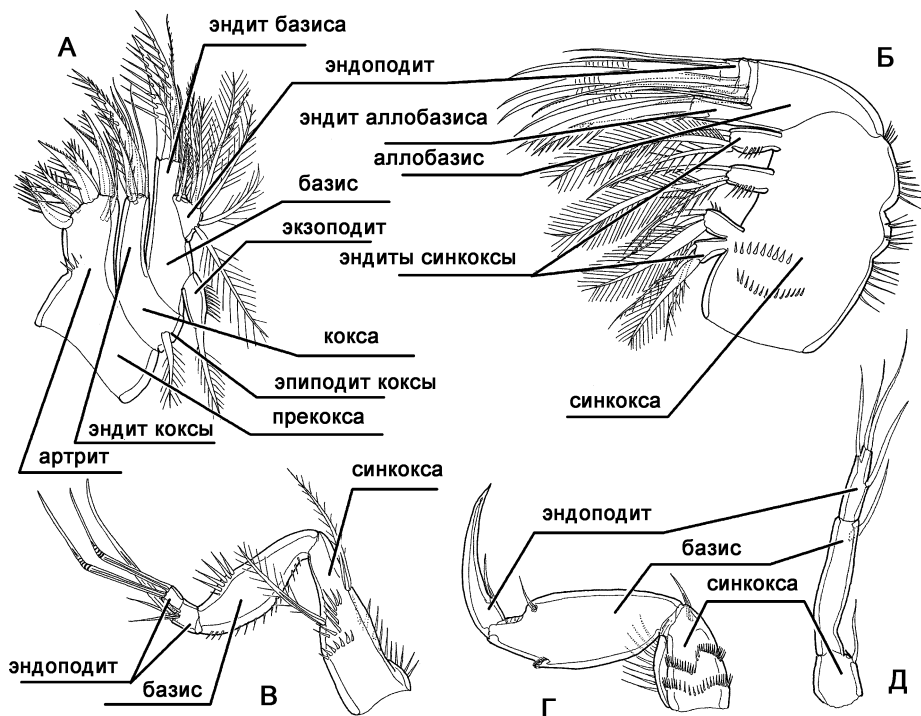


Рис. 2.3. Схемы строения: А — максиллы; Б — максиллы; В — максиллипеды, типичные для Tisbidae; Г — максиллипеды, типичной для большинства групп гарпактикоид; максиллипеды, типичные для Ectinosomatidae.

Прекокса максиллул (сокращенно Мх1) несет на внутренней стороне артрит с рядом шипов и щетинок на дистальном крае и обычно с двумя щетинками на его передней поверхности (иногда отсутствуют). Кокса максиллул с коксэндитом и эпиподитом, представленными максимум пятью щетинками. Базис несет базоэндит, экзоподит и эндоподит, которые могут сливаться и даже полностью редуцироваться.

Максилла (сокращенно Мх2), является одноветвистой (экзоподит отсутствует), прекокса (несущая два эндита) и кокса (также несущая два эндита) сливаются в синкоксу. У большинства гарпактикоид базис и первый сегмент эндоподита сливаются в аллобазис. Эндит аллобазиса часто видоизменяется в изогнутый коготь. Эндоподит как максимум 4-сегментный.

Максиллипеды (сокращенно Мхр) у большинства представителей гарпактикоид преобразованы в хватательный орган. Прекокса и кокса слиты в синкоксу. Эк-

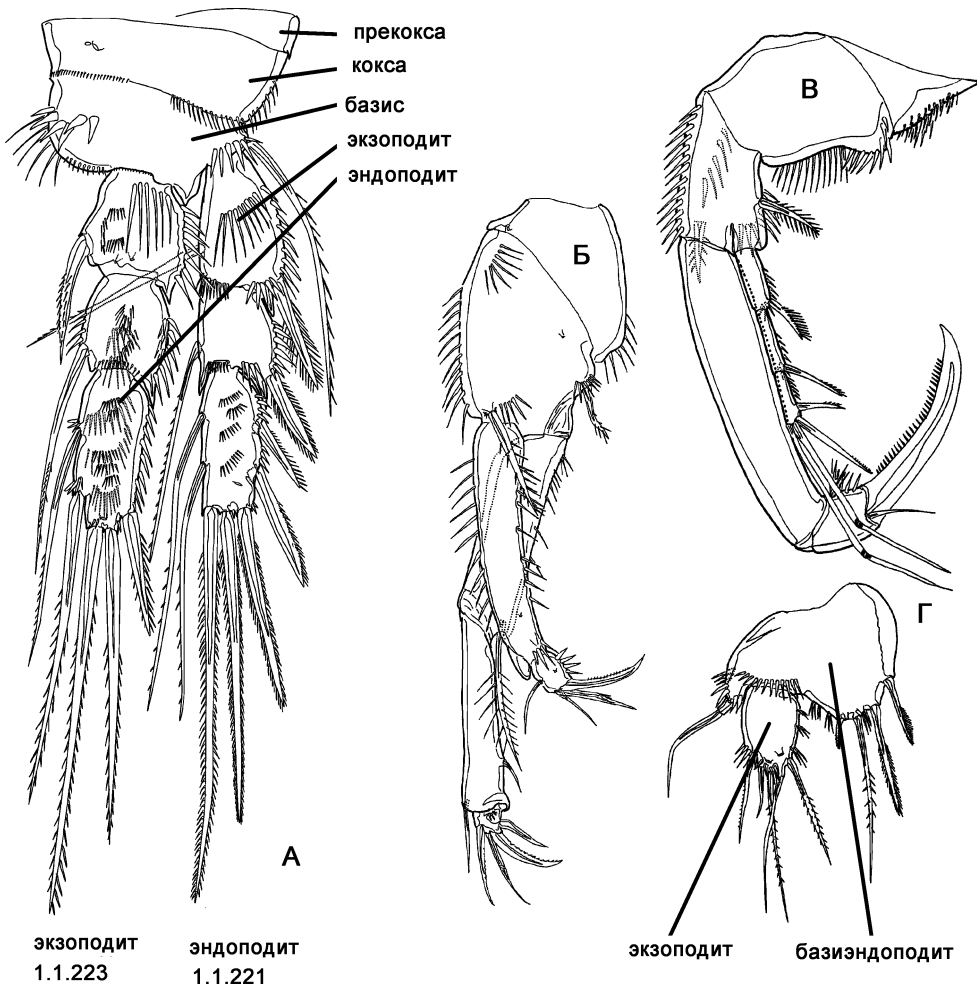


Рис. 2.4. Схемы строения: А — плавательной ноги гарпактикоид (приведена соответствующая ей формула вооружения); Б, В — варианты строения ноги первой пары; Г — ноги пятой пары.

зоподит отсутствует. Эндоподит часто редуцируется и формирует коготь. Модификация максиллипод в хватательную конечность, возможно, происходила неоднократно. У представителей Tisbidae и ряда близких семейств эндоподит максиллиподы имеет характерное строение, состоит из 2 сегментов, первый сегмент несет коготь, второй — 2 длинные геникулирующие щетинки. Однако у Ectinosomatidae — группы, максиллиподы которой не имеют хватательного строения, недавно найден вид, обладающий типичными для Tisbidae максиллиподами (Seifreid, 2004). Это может означать, что такой тип строения является плезиоморфным, и не хватательные максиллиподы ряда групп происходят в результате редукции хватательных.

Торакальные ноги (сокращенно P1–P4) двуветвистые (за исключением немногих родов, как *Apodopsyllus*, *Monocletodes* и *Metahuntmania*, у которых эндоподит подвергается полной редукции), в типичном случае эндоподит и экзоподит 3-сегментные. Прекокса небольшая, расположена во внешнем углу; между собой ноги каждой пары соединены интеркоксальным склеритом. Коксальные сегменты широкие, как правило, вооружены несколькими рядами шипиков, у Harpacticoida Oligoarthra не несут щетинок. Базис несет внешнюю (на первой паре также и внутреннюю) щетинку или шип. Ноги первой пары часто подвергаются значительным видоизменениям (редукция члеников, удлинение первого или второго членика экзоподита или эндоподита, преобразование в хватательную конечность). Строение первой пары ног имеет важное таксономическое значение, может использоваться в качестве основы для выделения семейств, родов, видов. В тех случаях, если строение ног не подвергнуто сильным видоизменениям, для краткого обозначения количества и положения щетинок и шипов на сегментах эндоподита и экзоподита употребляется формула вооружения плавательных ног. Составление формулы начинается с проксимального сегмента, при этом учитываются только внутренние щетинки и шипы (но не сетулы и шипики) на каждом сегменте. На последнем сегменте учитываются отдельно внутренние, терминальные и внешние шипы и щетинки. Степень слияния, отношение длин сегментов, количество и расположение щетинок и шипов имеют важное таксономическое значение.

Пятая пара ног (сокращенно P5) исходно двуветвистая листоподобная конечность. Эндоподит и базис остаются разделенными только у *Longipedia*, у остальных они сливаются в базиэндоподит. Экзоподит 1-сегментный (у самцов некоторых видов до трех сегментов). Щетинки на P5 учитываются от проксимальных щетинок внутренней стороны к терминальным щетинкам и далее к внешней стороне экзоподита. Экзоподит P5 у большинства гарпактикоид 1-сегментный, только у самцов Aegisthiidae, Tetragonicipitidae и Parastenheliidae он имеет 3-сегментное строение.

Ноги шестой пары у самцов имеют вид пластинок, несущих, в типичном случае, по три щетинки каждая, у самок они входят в состав генитального поля.

2.4. Половой диморфизм и строение генитального поля

(рис. 2.5)

Генитальным полем называется вентральная сторона первого абдоминального (генитального двойного) сегмента, несущая копулятивную пору, гонопоры, рудименты шестой пары ног и различные хитиновые утолщения как стенки самого сегмента, так и стенок путей семяприемников, расположенных внутри генитального сегмента. Строение генитального поля гарпактикоид до сих пор не подвергалось вдумчивому анализу. Так, например, классификация элементов генитального поля, данная Численко (1967) построена без учета субкутикулярного или надкутикулярного расположения элементов, их функционального значения и гомологии элементов в различных группах гарпактикоид. Генитальное поле всех гарпактикоид характеризуется наличием: а) шестой пары ног, представленной двумя пластинками или бугорками, как максимум с 3 щетинками каждая; б) гонопоров, расположенных под основаниями шестой пары ног и не наблюдаемых как отдельные структуры; в) копулятивной поры, которая может располагаться как между основаниями шестой пары ног, так и быть смещенной к заднему краю сегмента; г) дополнительных секреторных пор, имеющих у большинства видов. У многих гарпактикоид смещенная назад копулятивная пора расположена на окончании хорошо видимой субкутикулярной копулятивной трубки. У части Harpacticoida на генитальном поле наблюдаются также овальные или почковидные субкутикулярные структуры, ранее трактовавшиеся как семяприемники, позже (Moura, Pottek, 1998) было показано, что данные образования представляют собой расширения семянесущих протоков. Истинное положение семяприемников, не выяснено, для *Stenocaris gracilis* Sars, 1909 в настоящей работе показано наличие обширной семяприемной полости в средней части сегмента.

Половой диморфизм в пределах отряда затрагивает практически все конечности и отделы тела: а) антеннулу (у самцов всех Harpacticoida антеннулы геникули-

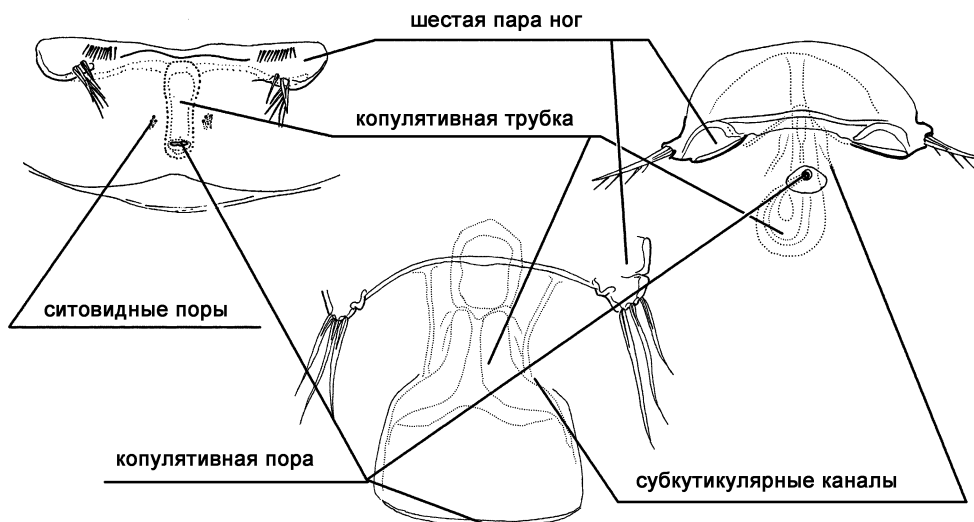


Рис. 2.5. Схемы строения генитальных полей гарпактикоид.

рующие); б) антенну (представители *Novocriniidae*); в) ротовые конечности (редуцируются у самцов некоторых *Aegisthiidae*); г) первую пару ног (у самцов *Ameiridae*, *Miraciidae*, *Thalestridae* внутренний шип базиса расширен и в той или иной степени модифицирован); д) вторую пару ног (у *Zosimidae*, *Idyanthidae*, *Harpacticidae*, *Tachidiidae*, *Pseudotachidiidae*, *Miraciidae*, *Thalestridae*, некоторых *Laophontidae* наблюдаются различные модификации эндоподита, у *Cylindropsyllidae* подвергается видоизменению экзоподит); е) третью пару ног (у самцов *Cletodidimorpha*, *Leptopontiidae* модифицирован эндоподит, у самцов *Parastenocaridae* вся конечность значительно трансформируется); ж) четвертую пару ног (у некоторых *Canthocamptidae*); з) пятую пару ног (у большинства *Harpacticoida*, кроме видов с сильно редуцированной конечностью); и) фуркальные ветви (в наибольшей степени видоизменяются у различных *Tetragonicipitidae*, в небольшой — у некоторых *Paramesochridae*, *Ameiridae*, *Canthocamptidae*, *Diosaccidae*); к) сегментацию и форму тела — самцы гарпактикоид, как правило, меньше самок, второй и третий сегменты уросомы у них не срастаются в генитальный двойной сегмент, форма сегментов тела в редких случаях также может изменяться (например, у *Zosimidae*).

Процесс формирования признаков полового диморфизма в строении плавательных конечностей несет особую ценность как поставщик характеристик для таксономического анализа. Это связано с тем, что он является процессом возникновения новых, более сложных образований, в сравнении с конвергентной олигомеризацией, представляющей главным вектором в эволюции морфологических структур гарпактикоид. Но, чтобы установить гомологию диморфных элементов, как правило, необходимо исследование их развития у копепоидных стадий гарпактикоид (Huys, 1990; Fiers, 1996).

Копуляция у гарпактикоид весьма длительна — от захвата самки до прикрепления к ней сперматофоров проходит от нескольких часов до нескольких суток. При этом одна и та же самка может быть оплодотворена многократно разными самцами.

Обычно при спаривании самец обхватывает антеннами фуркальные щетинки самки, таким образом удерживая ее. После этого он постепенно перехватывает антеннами за брюшко самки и резко поворачивается, прижимаясь туловищем к ее брюшку. В заключительной фазе самец сильно выгибается, выдавливая таким образом сперматофор из половых протоков, и прикрепляет его к генитальному полю самки. Так спариваются виды *Canthocamptidae*, *Ameiridae*, *Tisbidae* и в ряде случаев *Cletodidae* (Lang, 1948). Однако, известно еще три копулятивных позиции, отличающиеся, в первую очередь, способом ловли и удержания самки. У *Laophontidae*, для видов которого характерны длинные шипастые конечности, самцы ловят самок за экзоподиты 4-й пары грудных ног. У представителей *Harpacticidae*, *Tachidiidae* и *Peltidiidae* четко выражены границы между сегментами груди, и самец удерживает самку за первый сегмент груди. Ни одна из перечисленных выше позиций недоступна для фитальных *Porcellidiidae*, где фуркальные щетинки практически редуцированы, ноги короткие и плотно прижаты к туловищу, а тело имеет уплощенную форму и сглаженные границы между сегментами. Их самцы изловчились ловить самок за основание фуркальных ветвей, которые незначительно, но все же выдаются из общего круглого контура ее тела.

Оплодотворенные яйца откладываются самкой поодиночке (в редких случаях), или она носит их с собой в 1–2 яйцевых мешках, состоящих из прозрачного секрета, выделяемого из половых путей. У большинства гарпактикоид яйцевой мешок один, но представители *Miraciiidae* и *Huntemanniidae* вынашивают по 2 яйцевых мешка. У пресноводных гарпактикоид иногда развиваются крупные зимующие яйца с толстой плотной оболочкой, способные переносить высыхание и значительные температурные перепады (Боруцкий, 1952).

2.5. Морфологические особенности отряда *Harpacticoida* и его секций *Oligoarthra* и *Polyarthra*

Внутри отряда традиционно выделяют две секции: *Oligoarthra* и *Polyarthra* (возможно, являющиеся самостоятельными отрядами). Различия между их взрослыми стадиями заключаются в строении антеннул (у *Polyarthra* в антеннуле до 4 сегментов, у *Oligoarthra* в антеннуле до 9 сегментов, первый сегмент антеннул *Polyarthra* несет три щетинки, *Oligoarthra* — одну); строении антенн (у *Polyarthra* экзоподит 9-сегментный) и других конечностей. *Polyarthra*, таким образом, демонстрируют ряд анцестральных черт в строении конечностей, а также в сегментации тела (у представителей *Polyarthra* первый торакальный сегмент не сливается с цефалотораксом) (Huys, Voxshall, 1991). При этом для обеих групп можно выделить ряд синапоморфных признаков (Dahms, 2004).

Синапоморфии для *Haracticoida* в целом указать сложнее, все их можно рассматривать как следствие параллельной редукции сегментации и вооружения конечностей (сегментация антеннул, редукция вооружения экзоподита-3 второй пары ног и эндоподита-2 первой пары, двусегментное состояние эндоподита максиллипод). В качестве характерных отличий от других отрядов подкласса *Copepoda* можно указать короткие антеннулы (максимум 9-сегментные у самок и 14-сегментные у самцов) и слияние эндоподита и базиса пятой пары ног в базиэндоподит (остаются свободными у *Longipedia*).

2.6. Строение стадий постэмбрионального развития

Постэмбриональное развитие всех изученных в этом отношении видов гарпактикоид включает 6 науплиальных и 6 копеподитных стадий (Dahms, 1990). Указание Боруцким (1952) на существование 5 науплиальных стадий у большинства *Canthocamptidae* (кроме *Eractophaninae*), очевидно, ошибочно; исследованный Дамсом *Vryocamptus pugmaeus* имеет шесть стадий (Dahms, 1987).

Первая науплиальная стадия гарпактикоид имеет три пары конечностей: антеннулы (не более чем 3-сегментные), антенны и мандибулы (рис. 2.6). Кокса антенн у большинства гарпактикоидных науплиусов снабжена мощным жевательным отростком. Эндоподит антенны у ряда групп гарпактикоид (*Podogennota* и *Exaneshentra*), включающих большинство семейств *Haracticoida*, имеет хватательное строение в виде ложной клешни. Экзоподит науплиальной антенны у *Haracticoida Oligoarthra*, как максимум, 5-сегментный. Эндоподит мандибулы на-

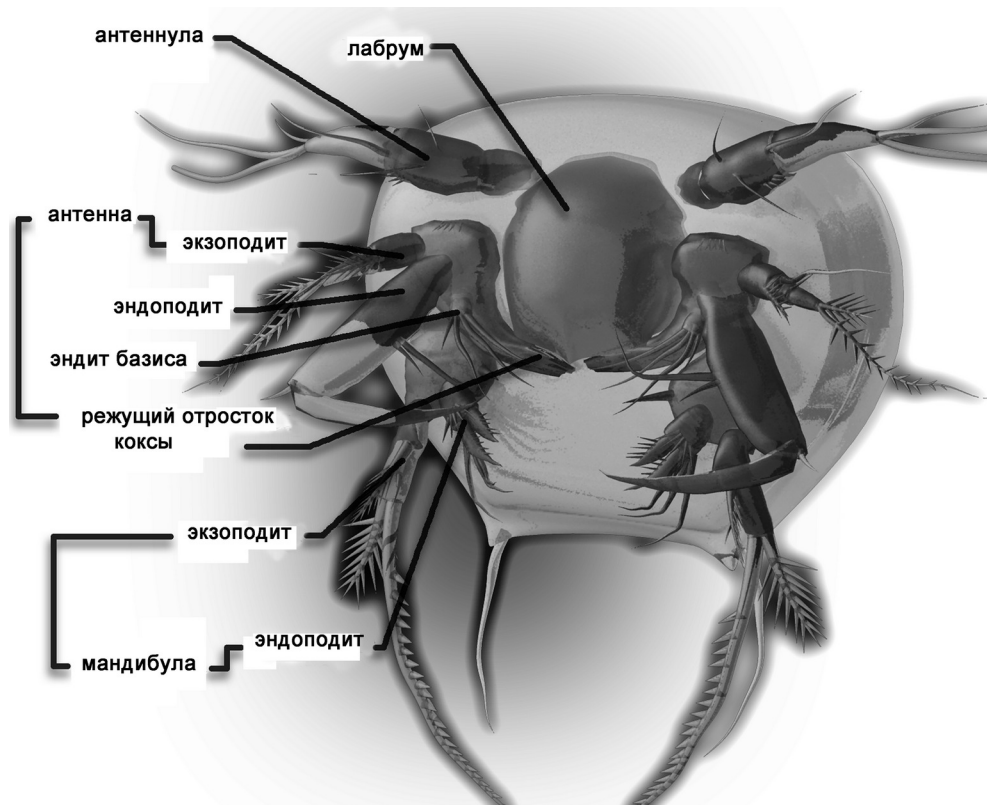


Рис. 2.6. Схема строения науплиуса гарпактикоид.

уплиусов короткий, не сегментированный, как правило, несет 2 лопасти. Экзоподит мандибулы 1–3-сегментный, терминальная щетинка экзоподита очень длинная, как правило, превосходит длину тела.

Особенности строения науплиусов могут быть использованы для построения филогенетических систем, однако, здесь возникает ряд проблем, очерченных Г. Дамсом (Dahms, 2004b). Это: а) необходимость трудоемкого процесса выращивания науплиусов для исследования их точной таксономической принадлежности и сложность исследования крохотных конечностей, размер вооружения которых находится на пределе разрешения светового микроскопа; б) меньший размер, меньшее количество конечностей и более простое их строение, чем у взрослых особей, предоставляют меньше признаков для анализа; в) науплиусы целых отрядов и многих семейств копепод до сих пор остаются неизвестными, в тех же случаях, когда они исследованы, качество описаний часто находится на очень низком уровне, не позволяющем использовать их в сравнительно-анатомических целях; г) не питающиеся на всем протяжении развития (лецитотрофные) или на отдельных его стадиях науплиусы имеют упрощенное строение конечностей, что усложняет их сравнение с близкими группами. Так, лецитотрофные науплиусы гарпактикоид *Pseudotachidius* sp. и *Scottopsyllus* (*Intermedopsyllus*) *intermedius* характеризуются полным отсутстви-

ем гнатобазы и редуцированным лабрумом, науплиусы, не питающиеся на шестой стадии, демонстрируют ряд редуций в строении тела и конечностей (Dahms, 1991; Dahms et al., 1991); д) различные паттерны естественного отбора, действующие на науплиусов, в сравнении со взрослыми, приводят к различному темпу и направлениям эволюционной радиации, что приводит к конфликтам при попытке совместного использования признаков для филогенетического анализа.

Исследования науплиальных стадий гарпактикоид дали Г. Дамсу основание предполагать полифилетическое состояние отряда (Dahms, 1990, 2004a) с независимым происхождением секций *Polyarthra* и *Oligoarthra*, но исследованный в данной работе науплиус I рода *Zosime*, принадлежащего к *Harpacticoida Oligoarthra*, имеет некоторые переходные между двумя группами черты строения.

Антеннула науплиуса I *Zosime*, несет 2 ряда шипиков на втором сегменте, соответствующие границам второго–третьего (в средней части сегмента) и третьего–четвертого (дистальный дорзальный угол сегмента) сегментов *Polyarthra*, что может говорить о большем родстве *Polyarthra* и *Oligoarthra*, чем это предполагает Дамс (Dahms, 2004a), а также о большой примитивности рода *Zosime*. Среди других *Oligoarthra*, науплиус I *Cletodes macrura* демонстрирует подразделение второго антеннулярного сегмента на 2 части, вероятно, соответствующие исходной сегментации. У представителей других отрядов копепод второй сегмент антеннулы не несет следов исходной сегментации.

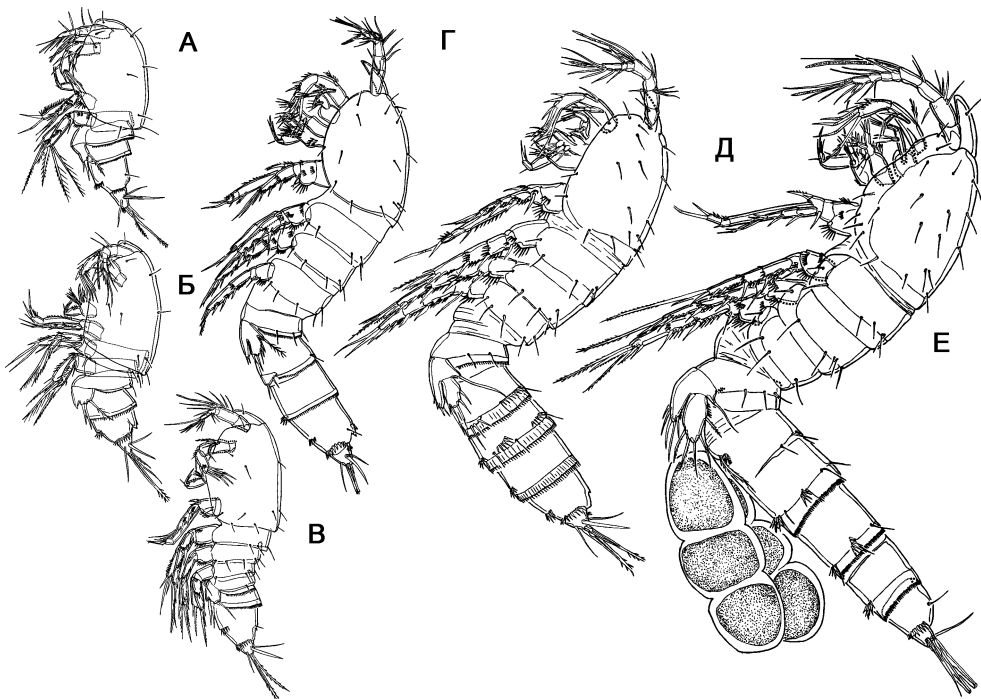


Рис. 2.7. Копеподитное развитие гарпактикоид (на примере *Amphiascoides nanus*): А — копеподит I; Б — копеподит II; В — копеподит III; Г — копеподит IV; Д — копеподит V; Е — копеподит VI (взрослая особь).

Последняя науплиальная стадия сменяется первой копеподитной, которая по форме тела и строению конечностей уже напоминает взрослый организм (рис. 2.7). При переходе на каждую следующую стадию постепенно увеличивается число членников антенн и прибавляется по одному сегменту тела и одной паре ног. На последней стадии строение уже почти такое же, как у взрослых, недоразвитыми остаются только гениталии и копулятивный аппарат.

Для точного определения видов следует использовать только половозрелых самцов и самок, которых, однако, легко перепутать со старшими копеподитами. Неоднократно бывали случаи, когда новоописанный вид оказывался в дальнейшем просто копеподитной стадией одного из уже известных. Для определения возрастных стадий мы приводим таблицу (табл. 2.1), составленную по Мражеку (Mrazek, 1893). Цифры в скобках обозначают число конечностей, находящихся в зачаточном состоянии, представленных только маленькой двулопастной пластинкой со щетинками. Шестая пара конечностей не принимается во внимание вовсе. Кроме того, число сегментов тела приводится только для тех форм, у которых грудной сегмент, несущий первую пару конечностей, сливается с цефалотораксом.

Таблица 2.1. Признаки копеподитных стадий Harpacticoida.

Признаки	Возрастные стадии					Взрослая особь
	I	II	III	IV	V	
Число свободных сегментов у самок	4	5	6	7	8	8
Число свободных сегментов у самцов	4	5	6	7	8	9
Число пар грудных конечностей	2(1)	3(1)	4(1)	5	5	5
Геникулирующие антенны у самцов	—	—	—	—	—	+
Видоизменение эндоподитов в копулятивный орган у самцов	—	—	—	—	—	+
Слияние двух первых сегментов абдомена у самок	—	—	—	—	—	+
Рисунок генитального поля у самок	—	—	—	—	—	+

3. Материалы работы и общие методические подходы

3.1. Полигоны исследований

При проведении таксономического анализа фауны беломорских Harpacticoida мы старались уделять внимание также экологии группы и поведенческим особенностям отдельных видов. Поэтому, хотя основной нашей задачей было описание видового состава, параллельно проходили серии лабораторных и полевых исследований, посвященные изучению пространственного распределения и временной динамики ассоциаций гарпактикоида, а также их регуляции факторами среды. В общей сложности было собрано и обработано более 1000 качественных и количественных проб мейобентоса.

Основные полигоны сбора материала для фаунистических исследований были расположены на Карельском берегу Кандалакшского залива Белого моря (рис. 3.1).



Рис. 3.1. Карта рассмотренного региона, точками указаны станции сбора проб.

В частности, сборы были проведены в окрестностях Беломорской биологической станции МГУ (ББС), расположенной при основании мыса Киндо (станции 3, 4); в районе эстуария р. Черная; на островах: Кастьян (станция 6), Кокоиха (станция 7), Подкормежный (станция 8) и на пороге между островами Малый Еремей и Великий (станция 2); в акватории пролива Великая Салма: на глубине 40 м в районе островов Крестовых (станция 9) и 90 м (станция 10). Часть проб была собрана на Кольском побережье Кандалакшского залива — район эстуария р. Колвица (станция 14), а также на Терском берегу около поселка Чапома (станция 13). Кроме того, часть видов фауны Белого моря приводится нами в этой книге согласно данным других авторов: Л.Л. Численко — сборы с мыса Картеш (станция 15).

3.2. Эксперименты

Оригинальные данные по экологии и поведению гарпактикоида были получены нами в 1999–2005 гг. в ходе работ на литорали губы Грязная и эстуарии реки Черная (Карельский берег Кандалакшского залива). Из различных пространственно-временных исследований ассоциаций гарпактикоида необходимо отдельно остановиться на двух методически сложных экспериментах: по колонизации безжизненного грунта копеподами и по изучению их спектра питания.

Эксперименты по колонизации безжизненного грунта. При постановке экспериментов стерильный песок помещался в круглые изоляты, вкопанные на средней литорали губы Грязной (Чертопруд и др., 2005а). Стерильный грунт был предварительно просушен в течение двух недель и прогрет до 60°C и лишен таким образом своей начальной фауны, но сохранил органический детрит. Площадки были окружены рамками с высокими бортами, которые возвышались над грунтом на 2 см. В одном варианте борта были цельнопластиковыми, а в другом — верхняя часть их была изготовлена из сетки. Следовательно, колонизация гарпактикоидами одних площадок могла идти только с током воды на приливе, других же — и через верхний слой грунта, и через воду. С площадок и из окружающего грунта (контроль) было собрано шесть серий проб, при этом временной интервал от постановки эксперимента до сбора материала варьировал от часов до четырех месяцев.

Оценка пищевого спектра и рациона. Сбор данных проводили как в природных сообществах, так и при постановке лабораторных экспериментов. Материалом для анализа пищевого спектра гарпактикоид в естественных условиях послужили сборы микро- и мейобентоса, сделанные в июле 2001 г. и 2003 г. на одной и той же дюне слабо заиленного песка. Процесс постановки трофических экспериментов в лабораторных условиях проходил в несколько этапов. Сначала методом последовательной фильтрации выделяли из грунта диатомовые водоросли, являющиеся основным пищевым объектом массовых видов рассматриваемого литорального сообщества (Azovsky et al., 2004). Затем водоросли культивировались в стеклянных чашках на стерильной интерстициальной воде, которая, как было показано ранее, является одной из лучших питательных сред для микрофитобентоса (Polikarov, Saburova 1990). Когда культура водорослей была готова, мы выбирали живых копепод из грунта и содержали их в течение 6 часов без пищи в фильтрованной морской воде. После этого ракообразных помещали на откорм в чашки объемом 50 мл с культурой водорослей. Всего было сделано пять повторов по 50–100 взрослых экземпляров на одну чашку.

3.3. Методики сбора и первичной обработки проб

Пробы отбирали с помощью пластиковых трубок диаметром 1–2 см² и фиксировали вместе с грунтом 4%-ным раствором формальдегида. Перед разбором пробы промывали фильтрованной пресной водой через газ с размером ячеек 50 мкм. Отбор организмов вели в камере Богорова под бинокляром при увеличении 32х. Отобранных копепод хранили в 70%-ном спирте.

При проведении трофических экспериментов для обработки содержимого кишечника гарпактикоид была разработана оригинальная методика (Azovsky et al., 2004). Ракообразных фиксировали 4%-ным формалином и извлекали из песка, параллельно очищая от налипших на них частиц детрита. Отобранных особей помещали в емкость с концентрированным хромпиком (20%-ный раствор бихромата калия в серной кислоте) на 24–48 часов. После растворения тканей створки диатомовых водорослей быстро отмывали при центрифугировании в дистиллированной воде. Затем из 0,5 мл перемешанной суспензии отбирали 0,05 мл и изготавливали препарат с применением состава фирмы Нугах. На каждой площадке для каждого вида было рассмотрено по 2–3 повторности. Определение и подсчет диатомовых водорослей вели под микроскопом при увеличении 500–1000х.

Экземпляры копепод, выбранные для таксономического анализа, помещали в жидкость Зайнхорста и держали в ней в течение двух суток. Затем ракообразных переносили в чистый глицерин для зарисовки внешнего вида и последующей препаровки. Препаровку вели под бинокляром МБС–9 при увеличении 98х с помощью вольфрамовых игл, которые затачивали кратковременным погружением в расплав нитрита натрия. Каждую пару отпрепарированных конечностей помещали на отдельное стекло в каплю глицерина с целью последующего изготовления постоянных препаратов с парафиновым кольцом. Изучение препаратов вели под микроскопом БИОЛАМ при увеличении 1500х.

3.4. Методы статистического анализа данных

Для выделения отдельных таксоценов гарпактикоида мы использовали метод Браун-Бланке, допускающий значительный творческий элемент исполнителя, и полностью формализованный метод кластерного анализа (пакет программ SYSTAT 7.0). Метод Браун-Бланке мы использовали в модификации, адаптированной для классификации морских бентосных сообществ (Чертопруд и др., 2005б). В качестве таблицы исходных данных использовали таблицу долей обилия видов в сообществе, вычисленных по численности. Это связано с тем, что при использовании биомассы или интенсивности метаболизма доля мелких, но часто многочисленных интерстициальных видов, всегда будет занижена. Для анализа были отобраны те виды, доля которых по обилию хотя бы в одной из проб превышала 5%. Далее проводилась диагонализация таблицы исходных данных, выделение активной части таблицы (дифференцирующих видов), переупорядочивание столбцов проб и выделение типов таксоценов. При этом в каждом таксоцене выделяется комплекс из 1–4 видов, доминирующих по обилию.

При анализе полученных данных по пространственному распределению и временной изменчивости таксоценов величину попарного сходства между видами или пробами оценивали индексом Чекановского (1); сходство фаун оценивали индексами Хакера-Дайса (2) и Сьеренсена (3) для качественных данных; степень аг-

регированности распределения популяций оценивали индексом агрегированности Кесси (4); для оценки видового разнообразия использовали индекс Шеннона-Уивера (5) (пакет программ ECOS 1.3).

$$D_{(x,y)} = \sum_{i=1} \min(X_i, Y_i), \quad (1)$$

где X_i, Y_i — доля i -го признака для объектов X и Y (видов или проб).

$$D_{(x,y)} = a / [a + \min(b, c)], \quad (2)$$

где a — число общих признаков у объектов x и y ; b и c — число признаков, отмеченных только у одного из объектов.

$$D(x, y) = 2a / [2a + b + c] \quad (3)$$

Обозначения смотри выше.

$$Cs = (S^2 - m) / m^2, \quad (4)$$

где S — дисперсия распределения обилия вида по пробам, m — среднее обилие вида.

$$H = - \sum_{i=1}^W [(N_i/N) * \log_2 (N_i/N)], \quad (5)$$

где N — общее обилие всех видов, N_i — обилия i -го вида, а W — число видов.

Интенсивность питания гарпактикоид оценивали аллометрической зависимостью между весом индивидуума и его максимальным рационом (Сушня, Хмелева, 1967) и альтернативным методом, базирующимся на скорости переваривания пищи копеподами (6).

$$R = B * 24/t; \quad (6)$$

где B — содержимое кишки индивидуума, мг; t — время, затраченное на переваривание пищи, выраженное в часах.

При анализе филогении группы кладистический анализ проводили методом парзимионии (пакет программ PAUP 4.0 beta).

4. Экология гарпактикоид

4.1. Жизненные формы гарпактикоид и их распределение по биотопам

– Крыса, крыса, а правда что у вас тут зверям тяжело живется?

– Я не крыса, я — ёжик.

Страшный анекдот

Исходно гарпактикоиды, вероятно, были эпибентическими формами со слабо уплощенным веретенновидным или расширенным телом (Marcotte, 1986; Huys, Boxshall, 1991). Такую форму имеют наиболее примитивные представители группы Polyarthra — Canuellidae и Longipediidae. Также такая форма тела характерна для ведущих эпибентический образ жизни Tisbidae и Tachidiidae. Диверсификация гарпактикоид по биотопам происходила различными путями, и обитатели каждого из основных биотопов являются смесью таксонов.

Зона зарослей (фиталь). Для фитальных гарпактикоид в литературе указывается крайне разнообразная форма тела: от сплюснутой дорзовентрально, как у *Zaus*, до сплюснутой латерально (*Tegastes*, рис. 4.1Г, и различных вариантов удлиненно-цилиндрической, веретенновидной и т.п. (Hicks, Coull, 1983; Warwick, Gee, 1984, Huys, Boxshall, 1991). Очевидно, это связано с тем, что фиталь нельзя рассматривать как единый биотоп, она является смесью огромного количества биотопов с самыми разнообразными условиями. В так называемой фитали можно выделить заросли фукоидов, нитчатки, ламинарий, красных водорослей, крупные колонии мшанок, губки, гидроиды (различных видов), перифитон, при этом отдельные участки талломов водорослей также характеризуются отличающимися условиями обитания. Так, например, в зарослях ламинарий, наблюдаются совершенно различные условия обитания на поверхности таллома и между ризоидами, с которыми ассоциированы различные группы видов гарпактикоид (Численко, 1967). Сильные различия видового разнообразия гарпактикоид на разных видах макрофитов из одного местообитания показаны в работе Де Трош с соавторами (De Troch et al., 2001), но при этом различия видового состава, характерного для ризоидов и для остального таллома, могут превосходить различия видового состава на разных водорослях. Даже особенности формы листьев водных растений могут являться определяющим фактором в распространении тех или иных гарпактикоид.

В Белом море основными фитальными биотопами являются зоны фукоидов, ламинарии и красных водорослей.

Эпифауна и инфауна илов. Среди гарпактикоид, приспособленных к обитанию на заиленных субстратах, можно четко выделить эпибентические (обитающие на поверхности грунта) и инбентосные (роющие формы). У эпибентических групп в большинстве случаев сохраняется исходная примитивная для гарпактикоид уплощенно-грушевидная или веретенновидная форма тела (рис. 4.1А). Конечности во многих случаях также сохраняют свой примитивный облик, с трехсегментными ветвями и нередуцированным вооружением. Также к эпибентосным иловым видам принадлежат весьма специализированные представители Cerviniidae *sensu* Brotskaya,

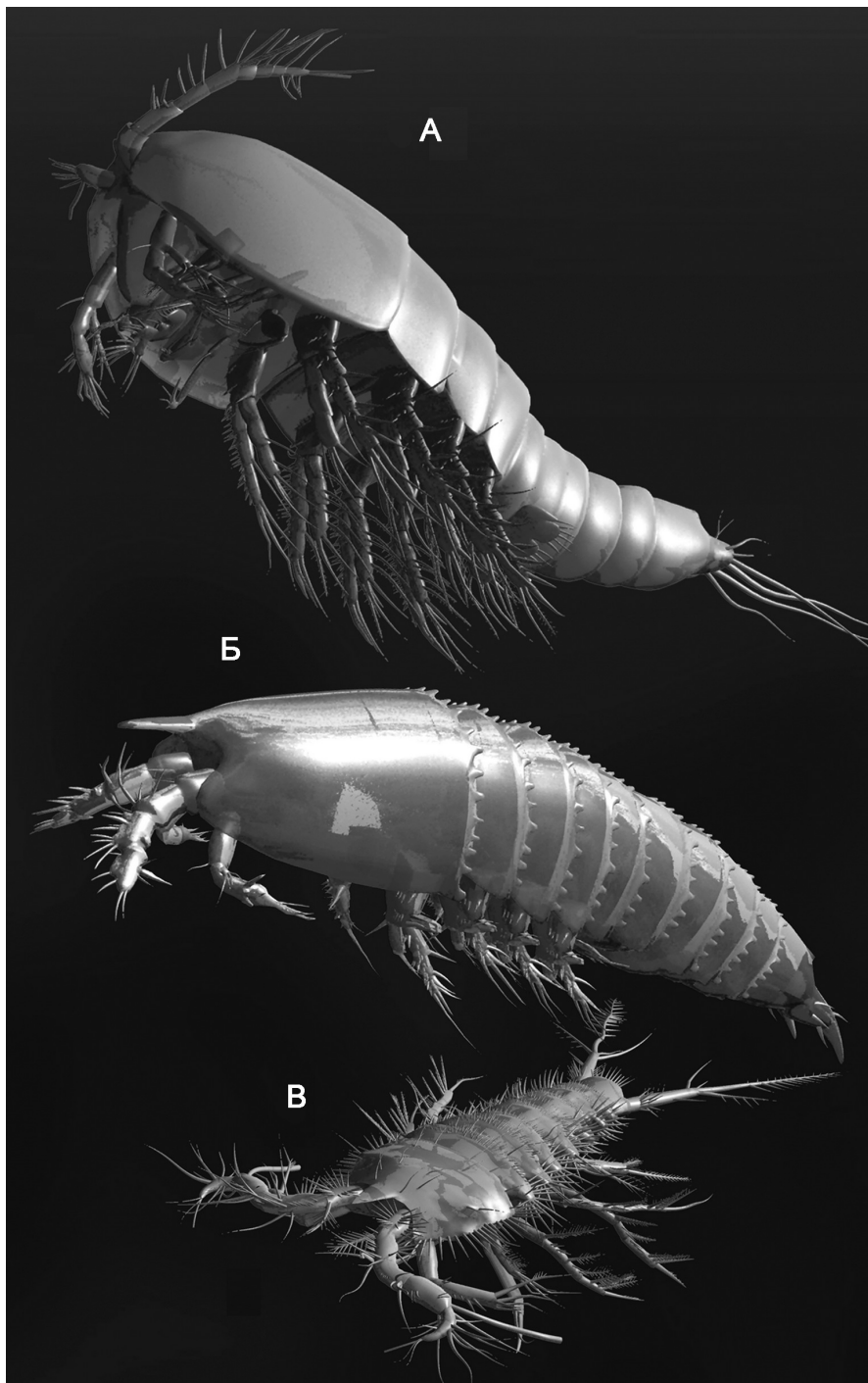


Рис. 4.1. Жизненные формы гарпактикоид. А — эпибентосная форма; Б — инбентосная роющая форма; В — эпибентосная форма, характерная для илов.

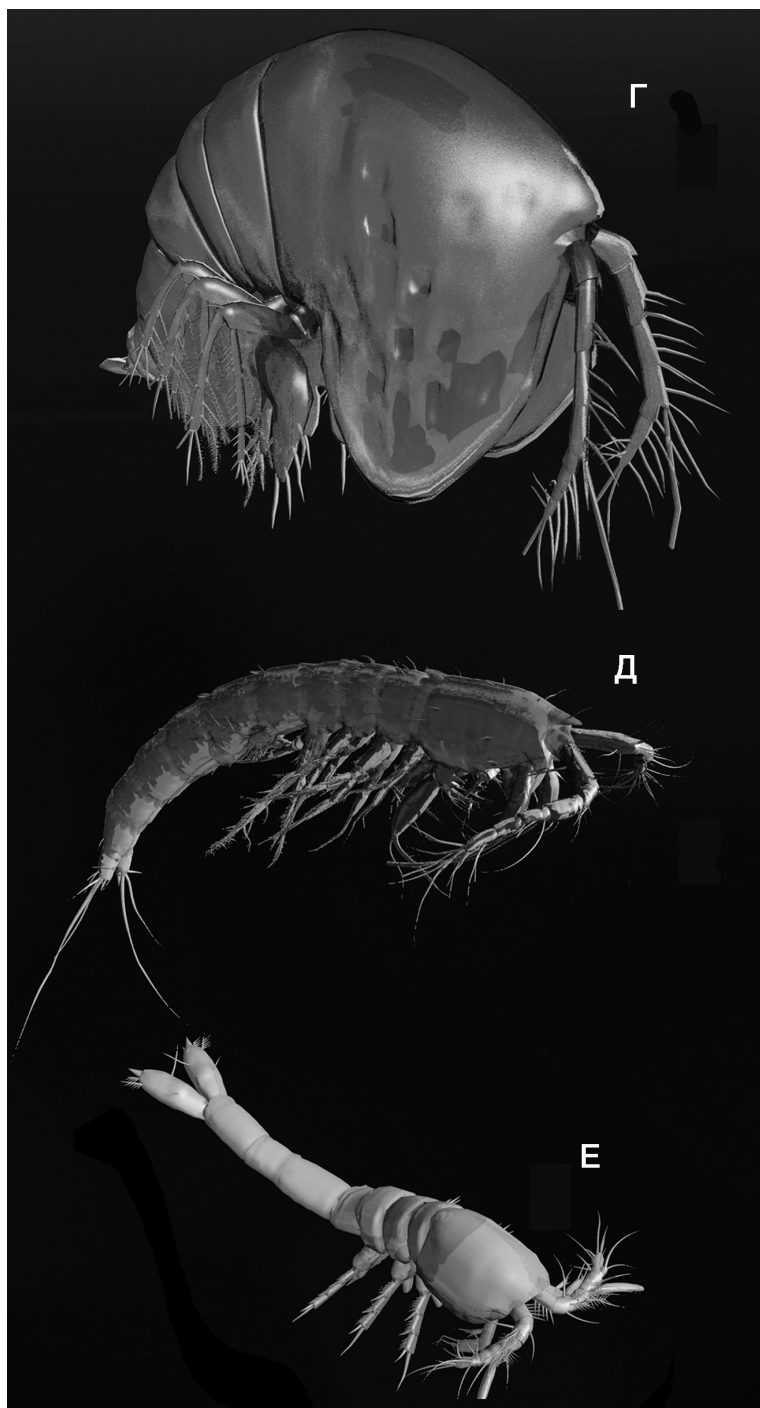


Рис. 4.1. Продолжение. Жизненные формы гарпактикоид. Г — фитальная форма (*Tegastes*); Д — интерстициальная цилиндрическая форма; Е — интерстициальная уплощенная форма.

1963 и Ancorabolidae (рис. 4.1В), со слегка уплощенным с большим количеством шипиков и отростков телом и длинными конечностями, позволяющими не проваливаться в ил при передвижении (Huys, Boxshall, 1991).

Для роющих (инбентосных) видов в качестве характерной формы тела большинством авторов указывается веретеновидная форма, характерная для Ectinosomatidae, призванная уменьшать сопротивление при передвижении в толще ила. Однако можно отметить и другой специфический тип формы тела, возникающий независимо, по крайней мере в пяти группах: Zosimidae, Pseudotachidiidae (род *Paranannopus*), Argestiidae (род *Eurycletodes*), Cletodidae (рода *Cletodes*, *Enhydrosoma*) и Huntemaniidae (род *Huntemannia*) (рис. 4.1Б). Эти рачки имеют цилиндрическую, слабо сужающуюся к концу форму тела с резко выраженными межсегментными границами и утолщенной, сильно орнаментированной кутикулой, часто покрытой различными отростками. Антеннулы и плавательные конечности, как правило, укорочены, щетинки на плавательных ногах часто несут крупные, мощные шипики (это характерно также для таких эпибентосных иловых жизненных форм, как виды *Heteropsyllus* и *Paradanielssenia*). Подобная организация никак не может снижать сопротивление движению в толще ила, и функциональное значение многих ее аспектов не ясно. Также у этих видов часто наблюдается редукция плавательных ног, от простого уменьшения их относительных размеров до полной редукции эндоподитов (*Metahuntemannia*, *Monocletodes*), вероятно, имеющая приспособительное значение в силу использования для рытья преимущественно антеннул, антенн и ундулирующих движений тела. Некоторыми авторами (Рыбников и др., 2003) указывается на преобладание на заиленном субстрате крупных, массивных гарпактикоид, способных в силу своих морфологических особенностей к активному рытью или перемещению по поверхности грунта. Действительно, многие вышеуказанные формы, равно как и часть Ectinosomatidae, имеют крупный размер.

Основными регионами распространения фауны илов являются, очевидно, глубоководные районы с глубинами более 200 м, многократно превосходящие по площади все остальные части Мирового Океана. Неудивительно, что разнообразие гарпактикоид там крайне велико, по численности они занимают второе место после нематод (Tietjen, 1992), и большинство глубоководных копепод принадлежат к гарпактикоидам (Seifried, Schminke, 2004). При этом степень изученности глубоководных Harpacticoida близка к нулю, «тысячам видов еще предстоит обнаружение и описание. К примеру, оценка количества видов Harpacticoida в глубоководных регионах быстро приводит к пятизначной цифре» (Seifried, 2003). Существует предположение, что начальные этапы эволюции гарпактикоидных ракообразных происходили в глубоководных районах (Seifried, Schminke, 2004), так как значительная часть глубоководных представителей — примитивные формы. Но здесь можно предполагать и выселение более примитивных форм в области с меньшей конкуренцией, имеющее место в различных группах беспозвоночных и позвоночных животных.

Интерстициаль. Значительная часть гарпактикоид (более 10% от общего числа видов) — это интерстициальные организмы: животные, обитающие в пространствах между частицами грунта и при своем перемещении не нарушающие структуру грунта. Некоторые авторы (Гальцова, 1976) приводят такое определение и для мейобентоса в целом, что, очевидно, неверно, т.к. мейобентосная фауна включает

также эпибентические и роющие инбентические организмы (Boaden, 1962). Проникновение в интерстициаль произошло неоднократно, и поэтому интерстициальные представители отряда Harpacticoida не представляют из себя монофилетического таксона. Несколько семейств отряда Harpacticoida включают почти исключительно интерстициальные виды. Это Darcythompsoniidae (Huys et al., 1996), Paramesochridae (Huys, 1987), Parastenocaridae (Боруцкий, 1952), Leptopontiidae, Leptastacidae (Huys, 1992), Cyliodropsyllidae, Cristacoxidae (Huys, 1990b). Также ряд других семейств имеет в своем составе интерстициальные роды или группы видов: Ameiridae (комплекс родов, близких к *Leptomesochra*) (Lang, 1965; Mielke, 1994); Miraciidae, Laophontidae. Отдельные виды неинтерстициальных семейств, не имеющие значительных модификаций в связи с интерстициальным образом жизни, могут обитать преимущественно в интерстициали или попадать туда из смежных биотопов (Tetragonicipitidae, Canthocamptidae, Miraciidae). Интерстициальные гарпактикоиды характеризуются рядом морфологических особенностей.

1) Форма тела. Большинство интерстициальных видов имеет сильно удлинённую, червеобразную форму тела. Внутри этого общего направления наблюдается 2 варианта строения: цилиндрическое тело у Cyliodropsyllidae, Leptastacidae, Leptopontiidae, Parastenocaridae, Cristacoxidae (рис. 4.1Д) и уплощенное дорзовентрально у Paramesochridae (Huys, 1987) (рис. 4.1Е). Часть видов последнего семейства в связи с формой тела и редукцией плавательных конечностей переходит к плаванию путем ундуляции тела в сагиттальной плоскости. Учитывая предполагаемые родственные связи этих двух групп (Kunz, 1981; Huys, 1990b; Martinez Arbizu, Moura, 1994), можно предположить, что различия в их форме тела не есть следствие интерстициального образа жизни, а являлись исходными для их неинтерстициальных предков.

2) Уменьшение размеров тела. Ряд интерстициальных видов (*Stenocaris gracilis*, *Cyliodropsyllus laevis*, *Schizothrix rostrata*) имеют длину тела более 1000 мкм (Nicholls, 1939; Huys, 1988a), но в целом такой размер тела не характерен для интерстициальных видов (Huys, 1992). Минимальная длина тела интерстициальных видов достигает примерно 200 мкм (род *Kliodropsyllus* Paramesochridae) и приближается к длине других мелких интерстициальных групп многоклеточных животных (Gastrotricha, Nematoda), а также к длине тела интерстициальных инфузорий. Уменьшение длины тела может являться результатом неотении. Вероятно, неотеническими являются многие Paramesochridae (Huys, 1987), признаки неотении имеются в строении пятой пары ног Cristacoxidae (Huys, 1990b). Неотения, как способ приспособления к интерстициальному образу жизни, не уникальна для Harpacticoida и встречается, например, в некоторых семействах Kinorhyncha (Neocentrophyidae) (Адрианов, Малахов, 1999). Среди других экологических групп гарпактикоид неотенические признаки отмечались у глубоководных эпибентических Aegisthiidae (Huys et al., 1997).

3) Упрощение строения конечностей и уменьшение сетации. Внутри каждого семейства интерстициальных Harpacticoida происходит редукция вооружения конечностей и слияние их сегментов (Huys, 1987; Martinez Arbizu, Moura, 1994). Хотя олигомеризация является общей тенденцией для всех Copepoda, у некоторых интерстициальных групп подвергаются полной редукции эндоподиты плавательных ног (рода *Apodopsyllus*, *Laophontina*), что не характерно для непаразитических копепод.

4) Специфические пищевые адаптации. Эпибентические и фитальные Harpacticoida потребляют эпипельных и эпифитных диатомовых водорослей, фитофлагеллат, бактерий (агрегации бактериальных клеток или бактерий в составе детрита), грибы, сине-зеленые водоросли, инфузорий (Hicks, Coull, 1983), трупы мейобентосных организмов (Seifried, Durbaum, 2000). Различные группы интерстициальных Harpacticoida различаются по способам питания. Для рода *Cylindropsyllus* предполагается питание диатомовыми водорослями (Huys, 1987); для Leptastacidae отмечено питание бактериями и мелкими диатомеями, оседающими на слизи, которая выделяется каудальными железами, в связи с чем у представителей этого семейства сильно видоизменено строение ротовых конечностей (Huys, 1992).

В работах Рыбникова (Рыбников, Азовский, 1997; Рыбников и др., 2003) приводится разделение обитателей крупнозернистых грунтов на специфические и неспецифические интерстициальные виды. Первые формы имеют тонкое длинное тело, слабо развитые грудные конечности, а перемещаются, протискиваясь в капиллярах грунта. Вторые формы сложены «нормально» (тело цилиндрическое, слегка сужающееся к концу), и их приспособлением к обитанию в интерстициали служат просто маленькие размеры, благодаря которым они могут свободно двигаться в системе полостей между частицами песка.

Отдельным биотопом, близким по своим характеристикам к интерстициали, является ракуша. Размеры частиц (и, соответственно, пространств между частицами) ракуши велики, но при этом она является слабосортированным типом грунта, содержащим значительное количество пеллита и спикул губок, наполняющих пространства между крупными фрагментами грунта. Наиболее характерными специфическими обитателями ракуши являются представители Tetragonicipitidae (в первую очередь, род *Phyllopodopsyllus*), также велика роль различных Laophontidae. Можно выделить две группы колонизирующих ракушу гарпактикоид. Первая — крупные интерстициальные формы, приспособленные к передвижению в пространствах между частицами значительного размера, но при этом обладающие достаточно мощным телом и часто роющими конечностями, чтобы также вести роющее существование в иловом осадке, заполняющем эти пространства. К первой группе видов в Белом море принадлежат представители Tetragonicipitidae, Orthopsyllidae, Laophontidae и Ameigidae. Вторая группа видов принадлежит, скорее, к иловой фауне: как эпибентосной (из беломорских гарпактикоид сюда можно отнести *Laophontodes multispinatus* sp. n.), так и инбентосной (*Eurycletodes similis*).

Планктон. Незначительная часть гарпактикоид (0,5% от общего числа видов) ведет планктонный образ жизни. Специализированные планктонные формы обладают такими общими для организмов планктона характеристиками, как накопление жировых капель (уменьшающих удельный вес тела) и наличие длинных конечностей, а также других придатков, способствующих парению в толще воды. Одними из наиболее специализированных планктонных Harpacticoida являются рода *Miracia*, *Oculosetella*, *Macrosetella* и *Distioculus* (Miraciidae), обладающие вытянутым телом, удлинёнными конечностями и крупными парными кутикулярными линзами на переднем конце цефалоторакса. Данные рода распространены от тропических до южнобореальных зон Мирового Океана и в Белом море не встречаются. Единственным видом гарпактикоид, известным как планктобионт и обитающим в Белом море, является *Microsetella norvegica*, распространенная, также в донных

биотопах от верхней литорали до псевдобатиали, и, по-видимому, являющаяся крайне эврибионтным видом. Как взрослая *Microsetella norvegica*, так и ее науплиусы имеют накопления жировых капель в полости тела, с чем связана их оранжево-красная окраска.

Паразитические и комменсальные формы гарпактикоид. Сравнительно небольшая часть гарпактикоид обитает исключительно в ассоциациях с другими беспозвоночными. В большинстве случаев форма тела и строение конечностей гарпактикоид не подвергается при этом заметным видоизменениям и сильно специализированные, например, эндопаразитические формы среди Harpacticoida отсутствуют. В наибольшей степени модифицированными оказываются обитающие в мантийной полости головоногих моллюсков представители подсемейства Cholidiinae (Tisbidae), со слабохитинизированным, без хорошо выраженных границ сегментов, телом и редуцированными конечностями (в том числе ротовыми). Другие Tisbidae также обнаруживаются в составе ассоциированной фауны, так, для *Tisbe holothuriae* Humes, 1957 показано (Changeux, 1960) присутствие в рационе тканей хозяина — голотурии. Некоторые виды гарпактикоид обитают в жаберной полости Decapoda — род *Nitocrella* (Боруцкий, 1953) и представители Cancrincolidae, и в раковине раков-отшельников (род *Sunaristes*). *Balaenophilus unisetus* P.O. Aurivillius, 1879 живет на пластинах китового уса.

4.2. Разнообразие таксоценов Harpacticoida песчано-илистой литорали

Но вряд ли правы будут те, кто предположит, что поведению облаков закон не писан. Против каждый их узор закономерен в своем стремленьи быть иным, чем предыдущий.
М.К. Щербаков

Гарпактикоиды населяют широкий круг местообитаний от ила и ракуши до фитали и разлагающейся древесины, они кишат даже в каменных ваннах на прибрежных скалах. Отчасти поэтому возникает желание представить разрозненную мозаику комбинаций их видов в виде системы отдельных таксоценов. При анализе разнообразия гарпактикоид Белого моря эта идея воплотилась, и были выделены шесть основных видовых комплексов, характерных для мягких грунтов литорали (Чертопруд и др., 2005). Структура этих таксоценов различается как по составу и обилию видов, так и по набору жизненных форм. Описания приведены ниже (табл. 4.1).

Таксоцены.

1. Таксоцен *Stenhelia palustris* распространен на мелкозернистых несортированных заиленных песках при заметном опреснении (соленость варьирует от 10 до 20‰). Для него характерен комплекс из четырех видов без явно выраженного доминанта: специфических эпибентосных *Stenhelia palustris* (29%) и *Tachidius discipes* (13%); пескороящего *Huntemannia jadensis* (14%); илороящего *Pseudobradya oligochaeta* (12%). Второстепенный комплекс малочисленных видов: *Heterolaophonte minuta*, *Mesochra rapiens* и *Platichelipus littoralis* — специфические эпибентосные;

Таблица 4.1. Характеристики типов таксоценов. Приведены средние доли обилия видов, %.

Номер таксоценов	1	2	3	4	5	6
Средняя соленость, ‰	15–20	24–26	20–26	24–26	24–26	24–26
Средний размер частиц, мм	0,28	0,77	0,59	0,57	2,32	1,44
Весовая доля наиболее обильной размерной фракции, %	26,0	43,5	43,6	59,1	40,5	27,6
Весовая доля алевропелита, %	24,1	4,5	7,1	0,1	0,4	0,3
Виды Harpacticoida						
<i>Heterolaophonte minuta</i>	7,0	65,7	10,3	0	12,7	1,6
<i>Platichelipus littoralis</i>	5,1	4,5	0,5	0	0	0
<i>Nannopus palustris</i>	7,0	6,1	0	0	0,6	0
<i>Huntemannia jadensis</i>	13,5	2,1	41,4	0	0	0
<i>Paraleptastacus kliei</i>	0,5	0	42,1	0	0	8,5
<i>Stencheilia palustris</i>	29,0	9,1	1,1	0	0	0,8
<i>Amphiascella</i> sp.	0	0	0	0	5,1	0
<i>Mesochra rapiens</i>	2,8	0	0	0	0	0
<i>Mesochra pigmea</i>	0	3,3	0	0	0	0
<i>Mesochra lilljeborgi</i>	0	0	0,2	0	0	24,8
<i>Tachidius discipes</i>	12,8	0,4	0,5	0	3,2	0
<i>Halectinosoma neglectum</i>	4,5	0	0	0	0	0
<i>Halectinosoma curticone</i>	11,7	3,4	0	0	0	0
<i>Halectinosoma brevirostre</i>	3,2	0	0	0	0	0
<i>Nitocra typica</i>	1,1	0	0	0	0	0
<i>Ameira parvula</i>	0,5	2,5	0,3	0	70,3	0
<i>Ameira scotti</i>	0	0	1,6	0	2,5	55,0
<i>Stenocaris minuta</i>	0	0	0,5	0	0	9,3
<i>Amphiascoides nanus</i>	0	1,6	0	40,3	3,8	0
<i>Rhizothrix minuta</i>	0	0	0	12,1	0	0
<i>Scottopsyllus minor</i>	0	0	0	20,2	0	0
<i>Scottopsyllus intermedius</i>	0	0	0	5,0	0	0
<i>Kliopsyllus</i> sp.	0	0	0	10,1	0	0
<i>Kliopsyllus holsaticus</i>	0	0	0	10,1	0	0

Halectinosoma brevirostre и *H. chislenki* — илороющие; *Nannopus palustris* — пескороющий.

2. Таксоцен *Heterolaophonte minuta* населяет среднезернистые промытые сортированные пески при солености 24–26‰. Резко доминирует крупный специфически эпибентосный вид *H. minuta* (доля в сообществе 65,7%). Второстепенный комплекс видов: эпибентосные *S. palustris*, *P. littoralis*; пескороющий *N. palustris*; илороющий *P. oligochaeta*.

3. Таксоцен *Paraleptastacus kliei* — *Huntemannia jadensis* приютился на среднезернистых промытых сортированных и крупнозернистых заиленных песках при солености 20–26‰. Доминируют специфический интерстициальный вид *Paraleptastacus kliei* (42,1%) и пескороющий *H. jadensis* (41,4%). Кроме них, обилие *H. minuta* (10,3%).

4. Таксоцен *Amphiascoides nanus* — *Scottopsyllus minor* также, как и предыдущий, занимает среднезернистые промытые сортированные пески при солености 24–26‰. Доминирует неспецифический интерстициальный вид *A. nanus* (40,3%), а компанию ему составляют специфические интерстициальные *Scottopsyllus minor* (20,2%), *S. intermedius* (12,1%), *Kliopsyllus holsaticus* (10,1%), а также пескороющий *Rhizothrix minuta* (12,1%).

5. Таксоцен *Ameira parvula* отмечен для крупнозернистых промытых несортированных песков при солёности 24–26‰. Строго доминирует мелкий неспецифический интерстициальный вид *A. parvula* (70,3%). Прочие виды малочисленны, второстепенный комплекс составляют: неспецифические интерстициальные *A. nanus*, *A. scotti* и *Amphiascella* sp.; эпибентосные *H. minuta* и *T. discipes*.

6. Таксоцен *Ameira scotti* — *Mesochra lilljeborgi* расположился на крупнозернистых промытых слабо сортированных песках при солёности 24–26‰. Оба доминанта *A. scotti* и *M. lilljeborgi* — неспецифические интерстициальные, их доли в таксоцене составляют, соответственно 55% и 24,8%. Кроме того, здесь обитают специфические интерстициальные виды *P. kliei* и *S. minuta*.

Факторы среды, определяющие состав таксоценов.

Тип грунта. Влияние характеристик грунта на структуру ассоциаций гарпактикоид отмечалось неоднократно. Однако из-за того, что многие авторы при характеристике биотопов просто ограничивались замечаниями: «илистое дно» или «песок между водорослями», связи структуры ассоциаций с типом грунта пока только угадываются.

Рассмотренные нами литоральные станции охватывают широкий диапазон мягких грунтов — от крупных песков до илов. В первом приближении грунты литорали делятся на два типа: заиленные несортированные (содержание алевропелита более 15%, максимальная доля одной размерной фракции 20–30%) и промытые сортированные (содержание алевропелита менее 10%, максимальная доля одной размерной фракции 40–50%). К первому типу относятся осадки в губах и бухтах, ко второму — находящиеся на открытых для прибоя участках побережья. Выделенные таксоцены расходятся на три группы по отношению к субстрату. Таксоцен №1 встречается на илистых мелкозернистых песках губ и эстуариев; таксоцены №№2, 3 и 4 характерны для промытых среднезернистых и заиленных крупнозернистых песков; таксоцены №5 и №6 отмечены только на крупнозернистых промытых песках.

Общее обилие гарпактикоид выше на промытых грунтах с низким содержанием алевропелита (в среднем 43,5 экз./см²), чем на заиленных (14,7 экз./см²). Интересно, что два наиболее массовых эпибентосных вида — *H. jadensis* и *H. minuta* отдают предпочтение промытым среднезернистым пескам, хотя пик обилия их основного пищевого объекта (мелких диатомовых водорослей родов *Achnanthes*, *Nitzschia* и *Navicula*) приурочен к илистым грунтам (Azovsky et al., 2004). Видимо, наличие комфортных условий жизни более важно для гарпактикоид, чем сытное питание.

Соотношение эпибентосных и интерстициальных видов значительно варьирует на разных типах субстрата. На промытых среднезернистых и всех типах крупнозернистых песков преобладают интерстициальные формы (в среднем 63% общей численности), а на заиленных мелко- и среднезернистых грунтах их доля ничтожно мала (4% по численности). При этом специфические интерстициальные виды, освоившие наиболее узкие проходы между песчинками, особенно многочисленны на промытых среднезернистых песках (30% общей численности), тогда как неспецифические интерстициальные формы предпочитают более широкие капилляры крупных песков (81%). Напротив, эпибентосные виды составляют основу сообщества илистых и мелкозернистых грунтов (96%), достигают значительной численно-

сти на среднезернистом (53%) и редки на крупном песке (10%). Из них илороющие формы обильны только на няшах и мелких заиленных грунтах (18%), а пескороющие встречаются на всех типах грунтов, кроме крупнозернистых с примесью гравия, где уже не способны рыться в толще грунта. Доля специализированных эпибентосных видов не имеет четкой зависимости от типа субстрата, однако, в среднем, их обилие ниже на крупнозернистых песках (10%). Четкой связи видового богатства с типом грунта в пределах отдельных жизненных форм не обнаружено.

Соленость. Для обследованных нами участков побережий с заметным опреснением (до 10‰) характерен таксоцен *Stenhelia palustris* (№1). При этом даже в его составе лишь три малочисленных вида (*Mesochra rapiens*, *Nitocra typica* и *Microarthridion littorale*) являются солоноватоводными, а все остальные — морские эвригалинные. Это связано с тем, что реальная соленость в толще илистого грунта заметно выше, чем в воде. Кроме того, в эстуариях северных рек, чьи воды имеют слабую минерализацию, морские виды, в принципе, распространены при более низкой солености (Хлебович, 1974; Аладин, 1989). Здесь коренная смена структуры доминирования, когда морские эвригалинные виды-доминанты полностью сменяются солоноватоводными, происходит при солености ниже 5‰, тогда как при высокой минерализации значения критической солености гораздо выше 10–14‰. В среднем, в опресненной зоне численность и разнообразие гарпактикоид ниже, чем в море (Van Damme et al., 1984; Чертопруд, 2005). Однако отделить влияние типа грунта от солености тяжело, поскольку эти факторы связаны между собой — илистые грунты приурочены к опресненным местообитаниям, а промытые — к более мористым.

Разнообразие структуры таксоценов. Набор таксоценов гарпактикоид в отдельных бухтах, как правило, включает один или два из описанных нами типов. Последний вариант определяется мозаичностью распределения грунтов на литорали. Например, в губе Грязной уже в масштабе нескольких сотен метров встречаются как крупнозернистые пески, так и илистая няша, между которыми проходит граница таксоценов *Stenhelia palustris* и *Paraleptastacus kliei* – *Huntemannia jadensis*. Для участков, где характер субстрата относительно постоянен, структура ассоциаций гарпактикоид однородна.

С другой стороны, разнообразие донных субстратов явно не объясняет всего многообразия гарпактикоидных ассоциаций. В общей картине разнообразия наблюдается интересная тенденция. На участках, сходных по типу грунта и солености, но удаленных друг от друга на несколько километров, часто встречаются абсолютно разные по структуре ассоциации. Так, на крупных промытых песках отмечено два типа таксоценов, а на промытых среднезернистых песках — целых три. Раз уж такой казус случился, рассмотрим этот момент подробнее. Сформировавшиеся на крупных песках ассоциации №5 и №6 можно считать «параллельными» по терминологии Кусакина (Кусакин, 1977), так как в них доминируют различные, но близкородственные виды. Например, в таксоцене №5 преобладает *Ameira parvula*, а в таксоцене №6 место первого доминанта занимает вид того же рода *Ameira scotti*. На среднезернистых промытых песках уровень сходства ассоциаций еще ниже и варьирует сильнее. Так, в таксоцене №4 преобладают интерстициальные формы, в таксоцене №3 к интерстициальным видам добавляются пескороющие, а в таксоцене №2 доминируют, вообще, эпибентосные виды. Очевидно, что близкого родства до-

минантов здесь не наблюдается. Ассоциации №3 и №4, по системе Кусакина, можно считать «конвергентными» — в них доминируют виды, систематически не родственные, но принадлежащие к одной жизненной форме. В ассоциации №4 преобладает комплекс специализированных интерстициальных видов *Paramesochridae*, а в №3 — принадлежащий этой же жизненной форме вид *Leptastacidae Paraleptastacus kliei*, а вместе с ним — пескороющий вид *Huntemanniidae Huntemannia jadensis*. А по отношению к таксоцену №2 эти две ассоциации будут являться лишь «функционально сходными» (Кусакин, 1977) — их доминанты не близкородственны и относятся к разным жизненным формам, хотя принадлежат одной трофической группировке. Доминирующий в №2 вид *Laophontidae Heterolaophonte minuta*, типичный специфический эпибентосный вид, противопоставляется интерстициальным и пескороющим видам *Paramesochridae*, *Leptastacidae* и *Huntemanniidae*.

И только ассоциации гарпактикоид на мелко- и среднезернистых заиленных песках и глинистых няшах проявляют полное структурное единообразие. Здесь, даже в масштабе десятков километров, формируются «идентичные» (Кусакин, 1977) таксоцены, имеющие сходные виды-доминанты, и встречается только таксоцен *Stenhelia palustris*. Возможно, это связано с тем, что на илистых грунтах понижено общее обилие группы и снижается пресс возможных отрицательных межвидовых взаимоотношений — доминирующие в ассоциации виды не вытесняют друг друга, но настойчиво сосуществуют.

Причины экологического перекрытия таксоценов гарпактикоид, когда один тип грунта может быть занят различными группировками видов, вероятно, связаны не столько с определенными факторами среды, сколько имеют вероятностный характер. Похоже, что в разных губах формируются более или менее устойчивые комплексы приспособившихся к сосуществованию видов (причем не только *Naupacticoidea*, но и других компонентов макро- и мейобентоса), не допускающие внедрения чуждых элементов. Возможно, что в каждом из этих комплексов осуществляется свой вариант нарезки пищевых ресурсов, оставляющий гарпактикоидам в каждом случае свой «кусочек пирога», благоприятствующий то интерстициальным, то пескороющим или эпибентосным видам. В качестве хозяев этого стола наиболее уместно представить массовые организмы макробентоса (*Mya arenaria*, *Hydrobia ulvae*, *Arenicola marina*), способные своей пищевой и роющей активностью существенно трансформировать литоральное местообитание. Возможно, что как раз особенности выедания микроводорослей макрозообентосом вызывают смену ассоциаций гарпактикоид на одном и том же типе грунта.

Существенно, что различные типы таксоценов на одном типе грунта всегда удалены друг от друга по меньшей мере на несколько километров (и, как правило, разделены выступами береговой линии). В пределах отдельных губ одному типу грунта всегда соответствует один тип таксоцены. Общность его, видимо, поддерживается благодаря способности гарпактикоид перемещаться с приливо-отливными и береговыми течениями на десятки и сотни метров (Чертопруд и др., 2005). Нарушенные участки при этом быстро заселяются заново, и целостность биоценоза губы легко восстанавливается. При этом участки разных губ, разделенные мысами, образуют различные приливо-отливные циркуляции, и возможности миграции между ними гарпактикоид резко ослаблены.

4.3. Пространственное распределение и регулирующие его факторы

Любые две пробы различаются, если содержат хоть что-нибудь, а если они ничего не содержат, то это недостатки методики.

А.А. Удалов

«За сбор количественных данных во фьорде Гуллмар я благодарю господина Руффорда — на каждой станции он брал три пробы, которые немедленно объединял в одну. Как ни жаль, этот материал поистине бесценен, поскольку очевидно, что соседние точки часто так различаются по составу видов, как будто собраны совсем в разных биотопах» (Lang, 1948). Так со скорбью писал автор крупнейшей монографии по гарпактикоидам Карл Ланг, осознав, что анализ пространственной структуры ассоциаций ему провести в очередной раз не удастся.

Распределение — общий взгляд. Действительно, вариации численности гарпактикоид даже в пределах одного местообитания очень велики. Обычно пространственное распределение ракообразных или близко к случайному, или пятнистое. Случайное размещение наблюдается только в масштабе дециметров и реже метров у видов с низким обилием и отмирающих поколений популяций (Чусова, 1980). Более характерный тип распределения — агрегированное, оно же пятнистое: когда гарпактикоиды объединяются в локальные, часто достаточно плотные компании по видовому, возрастному или половому признакам. Площадь скоплений сильно варьирует от микроагрегаций размером 0,5–1 см² до огромных пятен по несколько километров (Чертопруд, 2005). Обычно пространственная структура ассоциаций гарпактикоид представлена несколькими уровнями пятнистости (Sun, Fleeger, 1991; Чертопруд, 1998). При этом в общей картине распределения преобладает мелко-масштабная неоднородность. Так, на литорали на масштаб дециметров — метров приходится 65–75% от общей дисперсии обилия группы (Hodda, 1990; Чертопруд, 2005). Расположение микроскоплений в пределах однородного биотопа обычно случайно. Характерно, что вариации распределения копепод в колонке грунта обычно выше, чем в горизонтальном слое песка той же площади. Пространственное распределение разных возрастных групп одного вида — «отцов и детей» и разных видов одной жизненной формы — «пролетариев разных народов» обычно значительно перекрывается, что связано со сходством регулирующих факторов.

Регулирующие факторы. Естественно, что условия среды, определяющие неоднородность распределения гарпактикоид, различаются в разных масштабах пространства. С уменьшением площади рассмотрения повышается роль биотических факторов, а значение абиотических, действующих в большем диапазоне пространства, снижается (Arlt, 1973). Проиллюстрируем этот тезис на примере разно-масштабных исследований распределения литоральных беломорских гарпактикоид (Чусова, 1980; Кондарь и др., 2001; Рыбников и др., 2003; Чертопруд, 2005). Вариации обилия видов в масштабе километров и сотен километров как для гарпактикоид, так и для других групп мейобентоса, определяются рельефом береговой линии, режимом солености и типом грунта. Распределение в масштабе метров–десятков метров связано с приуроченностью комплексов видов к определенным биотопам и обусловлено в большой степени характеристиками грунта: грану-

лометрическим составом, сортированностью, заиленностью, значениями Ph и Eh. Из биотических факторов в этом масштабе пространства играет роль размещение лужаек макрофитов. Самыми загадочными представляются причины, с которыми связана пятнистость обилия видов в масштабе сантиметров и дециметров, возникающая, несмотря на кажущуюся однородность среды. Образование мелкомасштабных агрегаций связано, в первую очередь, со стадиями жизненного цикла популяций копепод, распределением пищевых объектов, а также выеданием хищниками. Размер и площадь микромасштабных скоплений значительно варьирует у разных возрастных групп и жизненных форм. Пространственное распределение копеподитов и взрослых особей изменяется, отражая степень репродуктивной активности вида. Так, в местообитаниях, где гарпактикоиды размножаются, первые копеподитные стадии образуют более мелкие и плотные пятна, чем взрослые организмы (Чусова, 1980, Чертопруд, Азовский, 2005). Это связано с тем, что ранние копеподиты с недоразвитыми конечностями часто просто физически не успевают расползтись от места кладки до наступления следующей линьки. В прочих местообитаниях, где размножение не идет, младшие стадии редки и размещены хаотически, так как попадают туда случайно с течениями. Из жизненных форм донных гарпактикоид наиболее плотные скопления образуют также мелкие малоподвижные интерстициальные обитатели. Распределение активно перемещающихся эпибентосных и роющих видов гораздо более размыто — степень агрегированности особей заметно ниже (Hicks, Coull, 1983; Чертопруд, 2005).

4.4. Временная изменчивость ассоциаций: причины и регулирующие факторы

Медленно наступает прилив, но оглянись,
Он уже смысл твой утренний след.
П.В. Квартальнов

Если поместить под бинокляр чашку с песком, собранным на литорали, и залить его морской водой, то очень скоро можно будет увидеть, как по поверхности грунта то медленно проползают, то молниеносно проносятся гарпактикоиды. Самые малоподвижные — это интерстициальные формы, они, в основном, движутся по капиллярам между песчинками в толще грунта. Эпибентосные представители гораздо непоседливее. Эти виды активно перемещаются как по поверхности песка, так и в воде, совершая странствия на десятки и сотни метров. Однако наиболее продвинутые путешественники — это обитатели фитали. Они не только сами подвижны, но и совершают вместе с обрывками водорослей даже межконтинентальные рейсы (Hicks, 1977). Не удивительно, что при такой мобильности распределение гарпактикоид очень динамично. Кроме того, если вспомнить, что у них сменяется до двадцати поколений за год (Hicks, Coull, 1983), то становится очевидно — высокая изменчивость их ассоциаций просто неизбежна.

Суточная динамика микрораспределения. Благодаря подвижности гарпактикоид, распределение их скоплений в масштабе нескольких сантиметров очень нестабильно. Продолжительность существования пятен повышенной плотности составляет от нескольких часов до суток (Азовский, Чертопруд, 2003). При этом

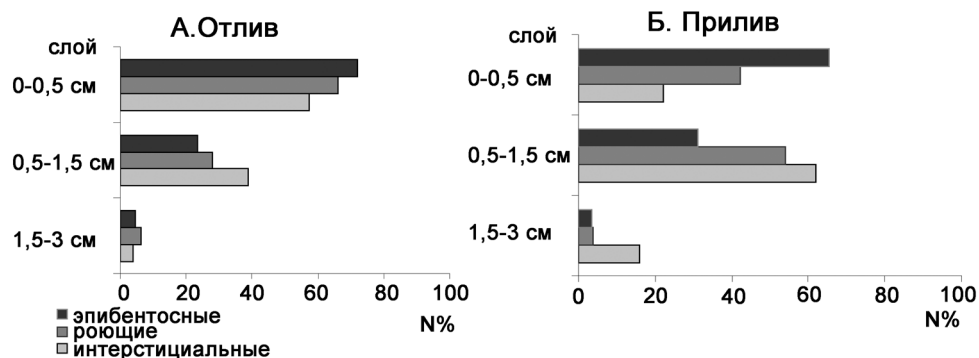


Рис. 4.2. Распределение обилия (%) гарпактикоид разных жизненных форм в толще грунта в зависимости от стадии приливно-отливного цикла.

изменчивее оказывается вертикальное распределение ракообразных в толще грунта, чем их горизонтальное размещение по его поверхности (Чертопруд, 2005). Почему гарпактикоиды так активны, что движет ими, заставляя срываться с насиженных мест? В первую очередь, суточная активность управляется следующими факторами: поиск пищи, вызывающий горизонтальные миграции (Palmer, Brandt, 1981; Azovsky et al., 2004), приливно-отливная цикличность, а также изменения температуры и освещенности, вызывающие вертикальные перемещения в толще песка (Armonies, 1989; Armonies, 1990; Hicks, 1992; Рыбников и др., 2003).

Голодные гурманы. Основным пищевым объектом многих эпибентосных и фитальных гарпактикоид являются диатомовые микроводоросли (Lang, 1948; Hicks, Coull, 1983; Чертопруд, 2005). При этом питание копепод часто высоко избирательно. Многие виды приспособлены к поеданию всего 1–2 видов микроводорослей, которые составляют до 90% их рациона (Azovsky et al., 2004). Так как распределение диатомей достаточно неоднородно (Saburova et al., 1995), то ракообразные могут легко оказаться в условиях дефицита пищи, что заставляет их активно заниматься ее поисками. Скопление гарпактикоид постепенно исчезает, когда обилие пищевых объектов в точке падает и эффективность питания снижается. Тогда голодные гурманы отправляются на поиски новой «вкусной» лужайки диатомовых водорослей. После снижения численности гарпактикоид оставшиеся в локусе водоросли начинают активно развиваться и постепенно восстанавливают свою биомассу. Таким образом, именно высокая изменчивость распределения гарпактикоид спасает поедаемые ими виды диатомей — позволяет стабильно сосуществовать и взаимодействовать этим группам организмов.

Троглодиты и непоседы (рис. 4.2). Влияние приливно-отливных циклов на поведение гарпактикоид не одинаково для разных жизненных форм. Как правило, интерстициальные виды в прилив мигрируют в глубину грунта, укрываясь в лабиринтах между песчинками. Это помогает им избежать перетирания частицами грунта во время волнового перемешивания его верхнего слоя (Boaden, 1983; Armonies, 1989; Armonies, 1990), а также спасает от молоди рыб, кормящейся в литоральной зоне (Hicks, 1984). Максимальная глубина вертикальных миграций ограничена уровнем залегания сероводородного слоя, вглубь которого проникают только редкие специ-

ализированные виды. Например, для интерстициальных *Paraleptastacus espinulatus* и *Leptastacus macronix* отмечена способность выживать в бескислородной среде (Hicks, Coull, 1983; Huys et al., 1986). Многие эпибентосные виды, напротив, выходят в толщу воды в поисках пищи и партнеров для размножения (Palmer, Brandt, 1981). При этом плавательная активность гарпактикоид наиболее высока ночью, когда температура воды и риск быть съеденными мальками рыб понижаются (Hauspie, Polk, 1974; Arlt, 1988). В темноте обилие гарпактикоид в толще воды составляет примерно 40% от суммарной биомассы зоопланктона, а на свету — только 5% (Armonies, 1989).

Характерно, что состав гарпактикоид в придонном слое воды значительно отличается от находящегося под ним в грунте сообщества (Чертопруд и др., 2005). Вероятно, это связано как с тем, что разные виды копепод в разной степени выходят в воду, так и с тем, что часть чуждых фоновому сообществу форм принесена течением из других местообитаний. Такой высокоподвижный, гонимый течениями пул видов может связывать разные местообитания едиными потоками мигрантов.

Сезонная динамика в биотопах. Отдельные комплексы видов гарпактикоид часто приурочены к конкретным местообитаниям и могут сохраняться в них неизменными в течение нескольких месяцев (Чертопруд, 2005). Основные причины динамики этого распределения: размножение и миграции копепод, которые находятся под контролем сезонных колебаний факторов среды (Hicks, 1984; Morris, Coull, 1992; Armonies, 1990; Hicks, 1992). Наиболее резко изменчивость ассоциаций гарпактикоид проявляется на мелководье и, в первую очередь, на литорали. Быстрее всего изменяется обилие отдельных видов; видовое богатство и общая биомасса группы более стабильны (Heip, 1983).

Температура демографического взрыва (рис. 4.3). Число генераций гарпактикоид может составлять от одной до двадцати в год (Hicks, Coull, 1983). При этом основной фактор, управляющий репродуктивной активностью этих копепод, — температура воды (Harris, 1972; Gee, Warwick, 1984; Heip, 1983). Сходные черты динамики обилия гарпактицид прослеживаются в пределах субарктического — субтропического поясов всего северного полушария и обусловлены, в первую очередь, близостью годового хода температур. Во всей этой зоне среднее обилие в несколько раз выше летом, чем зимой. Например, на побережье Южной Каролины летом численность гарпактикоид достигает 40–70 экз./см², а зимой лишь 10–20 экз./см² (Fleeger, 1980). На побережье юго-западной Балтики обилие копепод гораздо ниже, но тенденция сохраняется: летом — около 20 экз./см², а зимой только — 2–3 экз./см² (Arlt, 1988).

Есть и четкие отличия динамики численности в разных климатических областях. В холодном климате субарктического пояса (Белое и Баренцево моря) наблюдается всего один пик размножения гарпактикоид в самые теплые летние месяцы (июль–август), зимой верхний слой грунта промерзает, и численность копепод резко падает (Агарова и др., 1976). В условиях жаркого климата субтропиков и тропиков литораль летом сильно прогревается (до 24°C и более), что приводит к снижению концентрации растворенного в воде кислорода. Низкая аэрированность отрицательно влияет на обитающие в грунте организмы — возникают заморы, поэтому пики размножения гарпактикоид обычно наблюдаются весной и в начале лета (апрель–июнь), а также в конце лета и осенью (август–октябрь) — до и после крити-

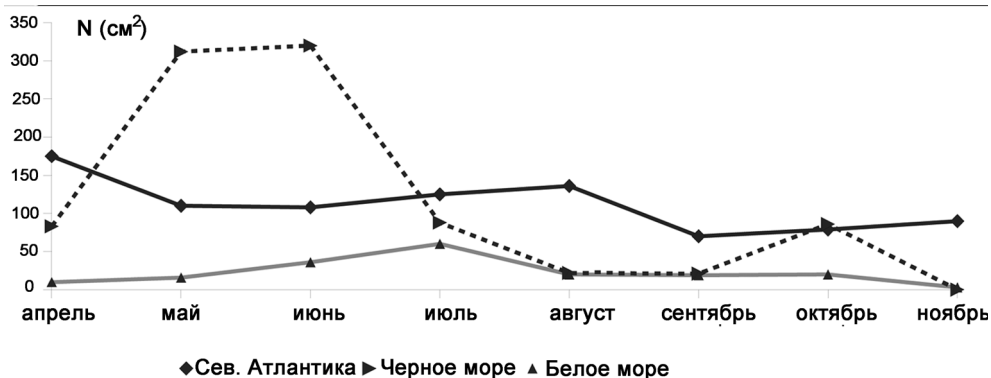


Рис. 4.3. Сезонная динамика численности (N на $см^2$) гарпактикоид в разных климатических зонах (по Coull, 1985; Воробьева и др., 1992; Чертопруд, 2005).

ческих температур. Такова динамика численности копепоид на черноморском (Давидович, Чепурнов, 1991; Воробьева и др., 1992) и средиземноморском побережьях (Ceccherelli, Mistri, 1991), а также на атлантическом побережье США (Feller, 1980; Fleeger, 1980; Coull, Dudley, 1985). В областях, подверженных влиянию течения Гольфстрим, с мягким и влажным океаническим климатом, амплитуда сезонных колебаний температуры невысока — грунт не промерзает зимой и не перегревается летом. Здесь ход обилия гарпактикоид связан в равной степени с действием температурного фактора и динамикой обилия пищевых объектов (Harris, 1972; Olafsson, Elmgren, 1997). Пики численности достигаются в середине весны (апрель), в период массового развития микроводорослей, а также в теплые летние месяцы (июль–август). Такая картина динамики встречается на побережьях Великобритании (Harris, 1972) и западной Балтики (Olafsson, Elmgren, 1997).

Скорость роста ювенильных стадий гарпактикоид также зависит от температуры воды. Например, по данным Феллера (Feller, 1980), развитие от яйца до первой копепоидитной стадии и от первой копепоидитной стадии до взрослой особи при температуре $1,7^{\circ}C$ составляет 110 и 214 дней, соответственно, а при температуре $8^{\circ}C$ то же самое происходит всего лишь за 38 и 95 суток. Наиболее значительную роль температура играет для эпибентосных форм, у которых время развития от науплиуса до взрослой гарпактикоиды относительно короткое, но может сильно варьировать в зависимости от погодных условий. Интерстициальные виды, живущие в толще грунта, напротив, имеют более длительное и постоянное время развития (Gee, Warwick, 1984).

Сезонная динамика численности гарпактикоид значительно отличается на разных субстратах. Так, в разных микробиотопах влияние факторов среды на организмы далеко не всегда одинаково, что может приводить к различиям в характере локальной динамики (Coull, 1985; Coull, Dudley, 1985). В частности, на илах, где гарпактикоиды обитают преимущественно на поверхности грунта, численность гарпактикоид обычно низка, так как сильно сказывается выедание рыбами. На крупнозернистых песках, где у копепоид есть шанс укрыться в толще грунта, обилие гораздо выше, и наибольшее влияние на его изменчивость оказывает температура.

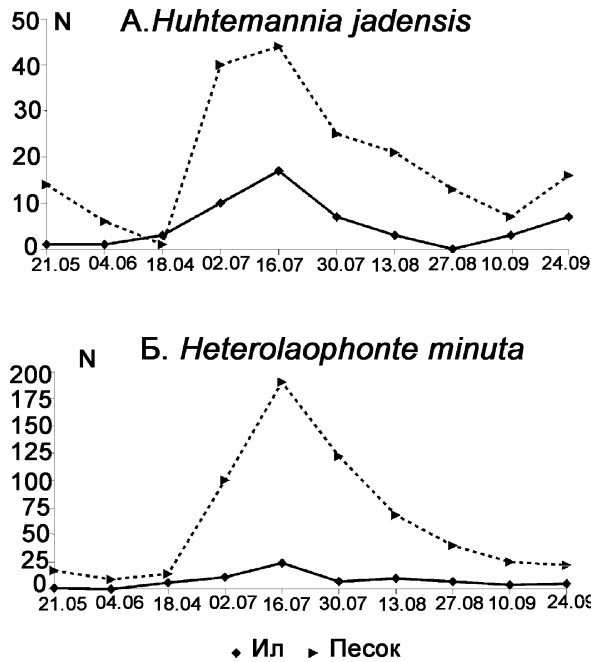


Рис. 4.4. Сезонная динамика численности (N) гарпактикоид на разных типах грунта в соседних биотопах.

В качестве примера приведем анализ популяционной структуры четырех массовых видов беломорских литоральных гарпактикоид: *Huhtemannia jadensis* и *Heterolaophonte minuta* (рис. 4.4). Эти виды имеют от одного до трех циклов размножения в году. При этом обычно наиболее высокая численность популяций и основной пик размножения приходится на самый теплый период года, тогда же идет самое быстрое развитие копепоидов. Так, если в середине лета время развития от первой копепоидитной стадии до взрослой особи у *H. jadensis* предположительно составляет около двух недель, то осенью увеличивается до одного-двух месяцев. Динамика обилия на участках с разным грунтом заметно отличается по амплитуде колебаний и времени достижения пиков. Это, в первую очередь, обусловлено тем, что копепоиды для размножения выбирают только определенные биотопы, из которых в дальнейшем расселяются на другие участки. В нашем случае основным репродуктивным местообитанием видов являются крупнозернистые пески. На этом грунте прослеживается четкая динамика возрастной структуры популяций: возрастные стадии последовательно сменяют друг друга от ранних к старшим. В этом же местообитании всегда наиболее высок размах вариаций численности. На прочих участках (не используемых для размножения) популяции относительно малочисленны, и в них постоянно преобладают старшие возрастные стадии. Это связано с тем, что часть популяции вида, обитающая на неблагоприятных типах песка, пополняется в основном за счет миграций особей из репродуктивных биотопов (Coull, Dudley, 1985). Наиболее подвижны взрослые особи и поздние копепоидитные стадии, а ранние копепоидиты лишь случайно заносятся течениями.

Переход на зимние квартиры. Сезонные миграции гарпактикоид из одних биотопов в другие связаны, в первую очередь, с резкими изменениями температуры и солености (Arlt, 1988). Так, в Белом море копеподы зимой мигрируют из литоральных местообитаний в сублиторальные, спасаясь от промерзания, перетирания грунта льдом и весеннего опреснения из-за таянья снегов. По данным Харриса (Harris, 1972), вертикальное распределение копепод в толще грунта также значительно меняется в течение года. Зимой гарпактикоиды мигрируют из верхних слоев песка в более глубокие, где условия стабильнее, чем на поверхности.

Многолетняя динамика и глобальные перестройки сообществ. Многолетняя динамика структуры ассоциаций гарпактикоид обусловлена многими причинами, наиболее частые из которых: изменение солености, в частности при уменьшении речного стока; смена состава грунта под действием течений; активизация процессов разложения органики в случае антропогенного загрязнения (Heip, 1983; Heip, Herman, 1985; Herman, Heip, 1986;). Быстрее всего под действием факторов среды меняется обилие видов и структура доминирования, а изменения видового разнообразия обычно запаздывают, следуя за изменениями среды с отставанием примерно на год. Естественно, что чем меньше сообщество подвергается действию нарушающих факторов, тем стабильнее его структура (Barnet, 1968; Castel, Lassere, 1979). В качестве иллюстрации можно привести проведенное нами сравнение литоралей губы Грязной и острова Оленевский (Чертопруд, 2005). Побережье губы хорошо защищено от прибоя мелкими островами и лудами, а на открытых берегах острова, под действием мощного прибоя, напротив, происходило глубокое перемешивание песков (Кондарь и др., 2001). В результате оказалось, что структура ассоциаций гарпактикоид губы Грязной в межгодовом аспекте практически постоянна, а на острове в течение двух лет полностью меняются группировки доминирующих видов.

4.5. Питание гарпактикоид: заблуждения и реалии

- Птица, птица синяя, почему ты синяя?
– Поклевала синих ягод.
- Птица, птица белая, почему ты белая?
– Поклевала белых ягод.

Шенг Син

Пищеварительная система гарпактикоида начинается ротовым отверстием, расположенным на брюшной стороне тела в окружении разнообразных ротовых конечностей. Часть из них — максиллипеды и максиллы — служат для захвата пищи, а другие — максиллулы и мандибулы — для ее измельчения. Рот открывается в выстланный хитиновой кутикулой пищевод, который, в свою очередь, переходит в длинную среднюю кишку. Далее идет короткая задняя кишка, завершенная анусом вблизи основания фуркальных ветвей. Подобное строение пищеварительной системы относительно примитивно и старо как мир, но вопрос о том, какие объекты и сущности проходят этим путем, до сих пор не разрешен до конца. От великого до смешного — один шаг, поэтому и в научных исканиях не обошлось без курьезов.

Заблуждения. Гарпактикоид рода *Tisbe*, населяющих талломы макрофитов, долгое время считали трупоедами (Lang, 1948). Наблюдения за этими копеподами

проводили вблизи портового пирса, где море было густо закидано мусором, в основном всевозможными объедками. Неудивительно, что оказавшихся на помойке *Tisbe* часто находили на остатках человеческой еды, застрявшей в прибрежной фитали. Скорее всего, копеподы пытались найти на мусоре обрастания микроводорослей, которые на самом деле и являются их основной пищей (Abu-Rezq et al., 1997).

Гораздо более пикантная история описана Каню (Canu, 1892). Он установил, что некоторые виды рода *Thalestris* охотно питаются молодыми копеподами, в том числе и своего вида. Поймав жертву, они прижимают ее лапками к брюшку и долго плавают с ней, вероятно, постепенно поедая. Однако, как показали дальнейшие исследования, это проявление вовсе не голода, а, напротив, страсти. При размножении половой инстинкт самцов гарпактикоид часто настолько силен, что они ловят просто все что движется (Lang, 1948). Поэтому, помимо взрослых самок, самцы часто захватывают неполовозрелых особей, даже очень мелких. «Иногда, случается, что готовый к копуляции самец вместо самки ловит другого самца, а тому, в свою очередь, иногда удается захватить самку или еще третьего самца» (Lang, 1948).

Реалии. Однако вскоре исследователи укрепились во мнении, что большинство гарпактикоид являются вегетарианцами и детритофагами. Растительные формы широко распространены и встречаются как на различных грунтах, так и в фитали. Среди них можно выделить собирателей, поедающих одиночные клетки микроводорослей, и грызущие формы — обкусывающие нитчатые водоросли. Детритофаги обитают преимущественно на мелкозернистых грунтах, питаясь тем, что пропускают через свой кишечник ил вперемешку с мелкими органическими остатками. Кроме водорослей, гарпактикоиды потребляют бактерии (агрегации бактериальных клеток или бактерий в составе детрита), грибы, инфузории и трупы водных организмов (Hicks, Coull, 1983; Seifried, Durbaum, 2000). Для сбора микроскопических объектов у ряда видов есть специальные железы, выделяющие клейкий секрет (Chandler, Fleeger, 1984; Huys, 1992). Среди гарпактикоид встречаются даже настоящие хищники, например, представители рода *Tigriopus*, способные убивать мальков рыб. Впрочем, описано лабораторное культивирование гарпактикоид на очень разных источниках пищи: от диатомовых водорослей и бактерий до овощей, соевых пирожных, синтетических кормов для рыб и эритроцитов кроликов (Hicks, Coull, 1983).

Многие лабораторные эксперименты (Carman, Thistle, 1985; Decho, 1986; Decho, Fleeger, 1988) показали, что гарпактикоиды питаются избирательно. Не все микроорганизмы одинаково съедобны с их точки зрения, и только небольшой процент микроводорослей употребляется в пищу (Sundbck et al., 1996). Размер пищевых объектов копепод зависит от строения ротового аппарата (Ivester, Coull, 1977; Turner, 1978; Vandel Berghe, Bergmans, 1981). Так, минимальный размер частиц, которые могут быть захвачены и съедены, определяется тонкостью фильтрации — расстояниями между щетинками на ротовых конечностях (Грузов, 1986) (для мелких копепод близок к 1 мкм). Максимальный размер пищевых объектов связан со способностью организмов разрушать съедаемые клетки и дополнительно лимитируется размерами ротового отверстия. Отмечена связь между пищевыми предпочтениями копепод и строением ротового аппарата. Так, виды *Tisbe holothuriae* и *T. battagliai*, обладающие мощными крупными мандибулами с длинным режущим краем, едят в равной степени микроводоросли и бактерий, тогда как *T. furcata*, имею-

Таблица 4.2. Состав диатомовых водорослей (% от биомассы) в грунте и в содержимом кишечника гарпактикоид. Представлены виды, составляющие не менее 1% суммарного обилия группы.

Вид	Объём клетки мкм ³	Станция 1		Станция 2			
		Грунт	<i>Ht.</i> <i>minuta</i>	<i>Hm.</i> <i>jadensis</i>	Грунт	<i>Ht.</i> <i>minuta</i>	<i>Hm.</i> <i>jadensis</i>
<i>Achnanthes</i> spp.	40	54,9	2,0	10,0	44,4	9,8	5,2
<i>Nitzschia palea</i> var. <i>debilis</i>	144	1,2	32,7	45,2	1,3	43,8	70,8
<i>Navicula</i> sp. 1	182	5,7	59,0	12,9	6,2	53,5	10,6
<i>Martyana martyi</i>	432	5,2	0,9	4,4	1,5	0,1	1,9
<i>Nitzschia dissipata</i>	468	1,2	0	0,1	1,1	0	0,1
<i>Navicula menisculus</i>	945	2,6	0,1	1,7	5,1	0	0,2
<i>Opephora</i> sp.	1792	3,4	0,1	0,3	6,3	0	0
<i>Amphora coffeaeformis</i>	2640	2,1	0,2	1,7	2,1	0,4	0,8
<i>Amphora ovalis</i>	3360	1,9	0	0,5	8,9	0	0,7
<i>Pinnularia</i> sp.	5280	5,9	0	0,8	1,1	0	0,5
<i>Petronis humerosa</i>	9108	1,5	0	0	1,9	0	0
<i>Tropidoneis epidoptera</i>	10512	1,7	0,3	0	3,1	0	1,0
<i>Lyrella abrupta</i>	12480	3,0	0	0	2,1	0	0
<i>Pleurosigma aestuarii</i>	27560	0	2,7	8,7	1,1	0	0

щий слабые мандибулы, предпочитает бактерий (Vandel Berghe, Bergmans, 1981). Пищей видов *Paraleptastacus* служат динофлагелляты и бактерии. Поэтому максиллипеды, служащие для захвата пищи, у них тонкие, снабженные длинным покрытым волосками шипом, исполняющим роль щетки при сборе микрообъектов (Huys, 1992).

Однако трофические связи между гарпактикоидами и микроорганизмами еще выяснены не полно, хотя микроводоросли являются для копепод основным объектом питания (Montagna, 1995; Carman et al., 1997). Очень мало известно о том, насколько лимитированы копеподы пищей и контролируется ли обилие микроводорослей выеданием (Buffan-Dubau, Carman, 2000). Это связано с тем, что данные по питанию обычно получают или методом радиоактивных меток, или методом оценки содержания пигментов (спектрографический анализ), которые имеют сильную погрешность. Сверх того, оба эти метода не дают представления о тонких пищевых предпочтениях гидробионтов. С помощью разработанного нами нового способа оценки питания гарпактикоид, ориентированного на анализ состава диатомовых водорослей в пищевом комке (Azovsky et al., 2004), нам удалось получить следующие интересные результаты.

Оценки избирательности питания. Детальный анализ питания двух беломорских литоральных видов *Huntemannia jadensis* и *Heteroloaophonte minuta* показал, что их кишечника туго набиты створками диатомей. В среднем, каждая особь *H. minuta* содержала 604 ± 207 клеток водорослей, а *H. jadensis* была менее прожорлива — 222 ± 36 клеток на особь. Видовой состав и количественное соотношение водорослей сильно отличаются в природном сообществе и в пищевом комке гарпактикоид (табл. 4.2). Можно считать, что копеподы едят избирательно два вида диатомей — *Nitzschia palea* var. *debilis* и *Navicula* sp., которые составляют в сумме 92–97% содержимого кишки у *H. minuta* и 58–81% — у *H. jadensis*. Средняя длина этих водорослей 13–15 мкм, а морфология створок в целом сходна. При этом у рассмотренных гарпактикоид размер рта равен примерно 17 мкм у *H. minuta* и 20 мкм — у *H. jadensis*. Диатомовые водоросли, превышающие в размере 15–16 мкм

по двум измерениям из трех, уже не поглощались или встречались в кишечнике в виде обломков.

Излюбленные пищевые объекты гарпактикоид далеко не массовы в естественном сообществе. Таким образом, избирательность питания очень высока. Характерно, что ряд диатомовых (некоторые виды *Achnanthes* и *Sellaphora pupula*) не был найден в природном сообществе, но зато был представлен в кишечниках копепод.

Различия диеты гарпактикоид на разных участках литорали низки, сходство состава пищевых комков, вычисленное по индексу Чекановского, составляет 0,88 для *H. minuta* и 0,68 — для *H. jadensis* (Azovsky et al., 2004) (табл. 4.2). Пищевые спектры видов в разные годы практически идентичны. Таким образом, изменчивость пищевых предпочтений рассмотренных видов может считаться незначительной.

Рационы и оценка пресса выедания. Мы использовали два альтернативных метода расчета рациона гарпактикоид: первый основан на аллометрической зависимости между потенциальным рационом и весом индивидуума, а другой — на количестве пищи, содержащейся в кишечнике, и времени, проходящем от поглощения пищевых частиц до образования фекалий. При использовании аллометрической зависимости максимальный суточный рацион особей *H. minuta* был равен 7,6 мкг биомассы сырых водорослей, а у *H. jadensis* — 7,1 мкг. Если эти данные сопоставить с обилием природных популяций, то получится, что оба вида вместе могут каждый день съесть 200–250 мкг/см в день. Эти оценки составляют лишь 10–15% общей валовой продукции микроводорослей. Оценки по скорости переваривания пищевого комка дают в целом сходные цифры — от 3 до 14%. Эти значения сходны с полученными Монтаной в его исследованиях (Montagna 1995), однако существенно ниже, чем цифры, которые приводятся в других подобных работах. Таким образом, выедание гарпактикоидами играет скромную роль в динамике общей численности диатомовых водорослей.

Однако, если принять в расчет избирательность питания, представляется совсем другая картина событий. Для тех конкретных видов диатомей, которыми, собственно, и питаются гарпактикоиды, скорость выедания может оказаться критической. Два рассмотренных выше вида гарпактикоид могут съесть в день 50–100% популяции *Navicula* sp. и свыше 500% более редкой *Nitzschia palea*. Такая интенсивность выедания существенно превышает способность водорослей к размножению. Кроме того, обилие предпочитаемой еды в рассматриваемых местообитаниях существенно ниже оптимального. Во многих местах численность «аппетитных» для копепод водорослей значительно ниже, чем те, при которых проводились наши исследования (в среднем в 10 раз, Сабурова и др., 2001), плотность гарпактикоид также бывает как минимум в два раза выше (Чертопруд, Азовский, 2005). В эти периоды пресс выедания на основные пищевые объекты должен, мягко говоря, значительно возрастать. Возможно, именно в этом кроется причина низкого обилия диатомовых водорослей поедаемого гарпактикоидами размерного класса (100–1000 мкм³), которые составляют только 18% от общей биомассы литоральной микрофлоры (рис. 4.5). Таким образом, гарпактикоиды — пожиратели диатомовых водорослей оказываются лимитированы пищей, вопреки изобилию общей валовой биомассы группы! Это обрекает их на постоянные голодные скитания в поисках пятен обилия соответствующих диатомей.

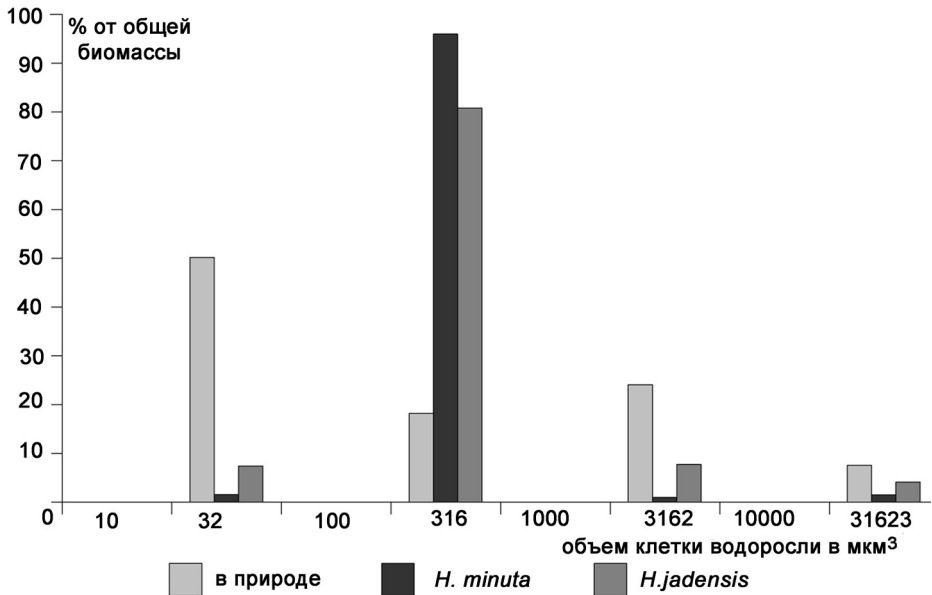


Рис. 4.5. Размерный состав диатомовых водорослей в грунте и содержимом кишечника гарпактикоид.

4.6. Колонизация нарушенных местообитаний

С необычайным мужеством первые колонисты предприняли рискованное путешествие к неизведанной земле — Америке, причем не в погоне за богатством, а следуя заветам своей веры.

Маргарет Тэтчер

Если с участка литорали вдруг исчезнут все организмы, то как будет проходить восстановление фауны нарушенных биотопов? Кто обоснуется на «пепелище» первым и как отнесутся к нему соседи, избежавшие катаклизма? При переезде в новую квартиру есть возможность увидеть, как среди строительного мусора и коробок с житейским хламом «с нуля» возникает уют. При заселении нарушенных местообитаний возникает возможность проследить «с нуля» процесс формирования сообщества и оценить изменчивость его основных характеристик. Проще всего смоделировать такую ситуацию в экспериментах с безжизненным субстратом.

Эксперименты удобнее всего ставить на литорали — если делать это в отлив, можно и ноги не промочить. Поэтому восемь рассмотренных нами экспериментальных площадок находились именно там. Грунт, заполнявший изоляты, был предварительно прожарен, из-за чего полностью лишился фауны, но сохранил включения детрита. Известно, что заселение нарушенных биотопов мейобентосом идет быстрее, если в грунте присутствует органика, которая нужна для развития кормовой базы (Cummings, Rubert, 1987). В одной половине опытов использовался мелкий илистый песок, характерный для окружающей литорали, в другой половине — редкий для выбранного побережья крупный песок. Одни изоляты были окружены

сеткой, и их колонизация могла идти и через верхний слой грунта, и через воду, другие были снабжены высокими пластиковыми бортами — в них организмы могли попасть только в прилив.

Вторжение. Процесс оккупации свободных площадок идет очень быстро — гарпактикоиды начинают штурм уже в первые часы после постановки эксперимента (Coull, Palmer, 1984; Чертопруд и др., 2005). На площадки, окруженные сетчатыми бортами, колонисты проникают еще во время отлива, проползая по поверхности влажного песка. Через четыре часа обилие гарпактикоид в таких изолятах с мелким песком достигает 8 экз./см², с крупным песком — 0,2 экз./см², при численности в окружающем сообществе (контроле) — 50 экз./см². Колонизация площадок со сплошными стенками начинается сразу после первого прилива. Благодаря десанту copepod из толщи воды в мелком песке устанавливается численность — 22 экз./см², а в крупном — только 1 экз./см². В течение трех первых суток численность гарпактикоид в изолятах приближается к контролю.

Привычка свыше нам дана, замена счастию она. Поэтому естественно, что активнее гарпактикоиды колонизируют типичный для фонового сообщества мелкий песок, по сравнению с экзотичным для них крупнозернистым субстратом. При заселении знакомого грунта ракообразные чаще проникают в изоляты через песок, а при заселении нового — через толщу воды. Благодаря этому численность в изолятах с крупным песком практически не зависит от типа окружающих их бортов.

Быстрее всех, еще в отлив, приходят в неизведанные уголья эпибентосные виды Laophontidae и Miraciiidae, активно ползающие по поверхности грунта. Во время первого прилива десантируют виды Ectinosomatidae (рода *Ectinosoma* и *Halectinosoma*), плавающие в поисках пищи в придонном слое воды. Примерно через сутки появляются роющие виды Huntmanniidae (чаще всего именно *Huntmannia jadensis*). Наименее подвижны интерстициальные Leptastacidae и Cillindropsyllidae — они появляются в изолятах только к концу первой недели, даже если в фоновом сообществе их очень много. Такая последовательность вселения явно связана со способностями жизненных форм гарпактикоид к перемещению.

Проблема выбора. Вкусы у гарпактикоид отдельных жизненных форм сильно отличаются. Яркие различия в интенсивности заселения крупного и мелкого песка демонстрируют многие представители. Например, виды *Ameira* встречаются лишь в изолятах с крупным песком. Напротив, виды рода *Halectinosoma* типичны для мелких заиленных грунтов. При этом плотность представителей обоих родов в фоновом сообществе исчезающе низка, но в эксперименте они регулярно встречаются. Другой типичный обитатель мелких заиленных песков — *Stenhelia palustris*. В контроле его плотность составляла 30 экз./дм², а в изолятах с мелким песком этот вид быстро становится массовым, достигая плотности 210 экз./дм². *Platyhelipus littoralis* также предпочитает мелкий песок, на площадках с которым через два дня достигает численности в 250 экз./дм². При этом в окружающем грунте повстречать этот вид Laophontidae большая удача.

В целом, при заселении безжизненных грунтов разных типов проявляется следующая тенденция. Эпибентосные виды спешат занять жилплощадь на мелком песке, а интерстициальные и роющие — обживают крупный. Правда, вначале заселение крупнозернистого грунта идет тоже, в основном, за счет мобильных эпибентосных форм, но постепенно инфауна их отесняет. Таким образом, гарпактикоиды

проявляют избирательность не только на уровне крупных местообитаний, охватывающих площадь в десятки метров, но даже в пределах пятачка площадью несколько дециметров.

Скрытое видовое разнообразие. Состав колонистов безжизненного субстрата зависит от обилия видов в окружающем сообществе (Ken, 1990). За неделю колонизации в изоляты успевает вселиться до 90% видов окружающего грунта. Видовое богатство в экспериментах быстро возрастает, достигая максимума в первые две недели, а затем стабилизируется или даже начинает снижаться. Однако разнообразие гарпактикоид в изолятах гораздо выше, чем на окружающем их пляже — на всех площадках отмечены виды, не свойственные контролю (Чертопруд и др., 2005). Это говорит о том, что часть колонистов-путешественников приходит со стороны — из отдаленных местообитаний. Вероятно, они приносятся водой на приливе. В пользу этого указывает то, что состав гарпактикоид в придонном слое воды резко отличается от грунта. Например, доля редких в контрольном сообществе *S. palustris*, *P. littoralis* бывает в несколько раз выше в воде, чем в песке.

Подобное скрытое видовое разнообразие отмечено для мейофауны ряда других биотопов (Atilla, Fleeger, 2000). Часто среди оккупантов нарушенных участков более половины не характерны для контроля (Atilla et al., 2003). Таким образом, общий колонизационный пул видов — потенциальный источник разнообразия — шире, чем локальное видовое богатство окружающего сообщества. Колонизационный пул богат не только качественно, но и количественно, и весьма высокоподвижен. Перемещаясь с приливно-отливными течениями на расстояния в десятки и сотни метров, он обеспечивает быстрый и непрерывный десант видов в новые свободные биотопы. Это подтверждает и весьма высокая миграционная активность гарпактикоид. Таким образом, совокупности локальных сообществ объединены общими миграционными потоками, но различаются по составу и обилию видов. Относительное постоянство такой структуры в пространстве определяется стабильностью условий обитания в отдельных частях побережья.

Почему ряд видов достигает высокого обилия на нарушенных участках, но никогда не имеет высокой численности в неповрежденных биотопах? Скорее всего, это обусловлено тем, что в природных сообществах эти виды проигрывают в конкурентной борьбе своим более приспособленным коллегам, которые и занимают позиции доминантов. По классификации жизненных стратегий их можно отнести к эксплорентам — организмам, которые, быстро расселяясь, появляются там, где нарушены коренные сообщества, и даже какое-то время определяют облик этих территорий. Однако при дальнейшем ходе сукцессии они вытесняются видами — виолентами, имеющими более быстрое развитие и полное использующими доступные ресурсы среды.

Стадии формирования сообщества. Структура новообразующихся сообществ в нарушенных местообитаниях крайне нестабильна. Основную роль при их формировании играют три группы видов: 1) эпибентосные доминанты фонового сообщества 2) интерстициальные и роющие доминанты 3) нехарактерные для окружающего грунта виды-пришельцы — эксплоренты (рис. 4.6). В процессе формирования можно выделить два этапа. На первом (в первые несколько суток) идет активная колонизация свободного субстрата, видовое богатство и численность быстро возрастают, причем в значительной степени — за счет видов-пришельцев, в

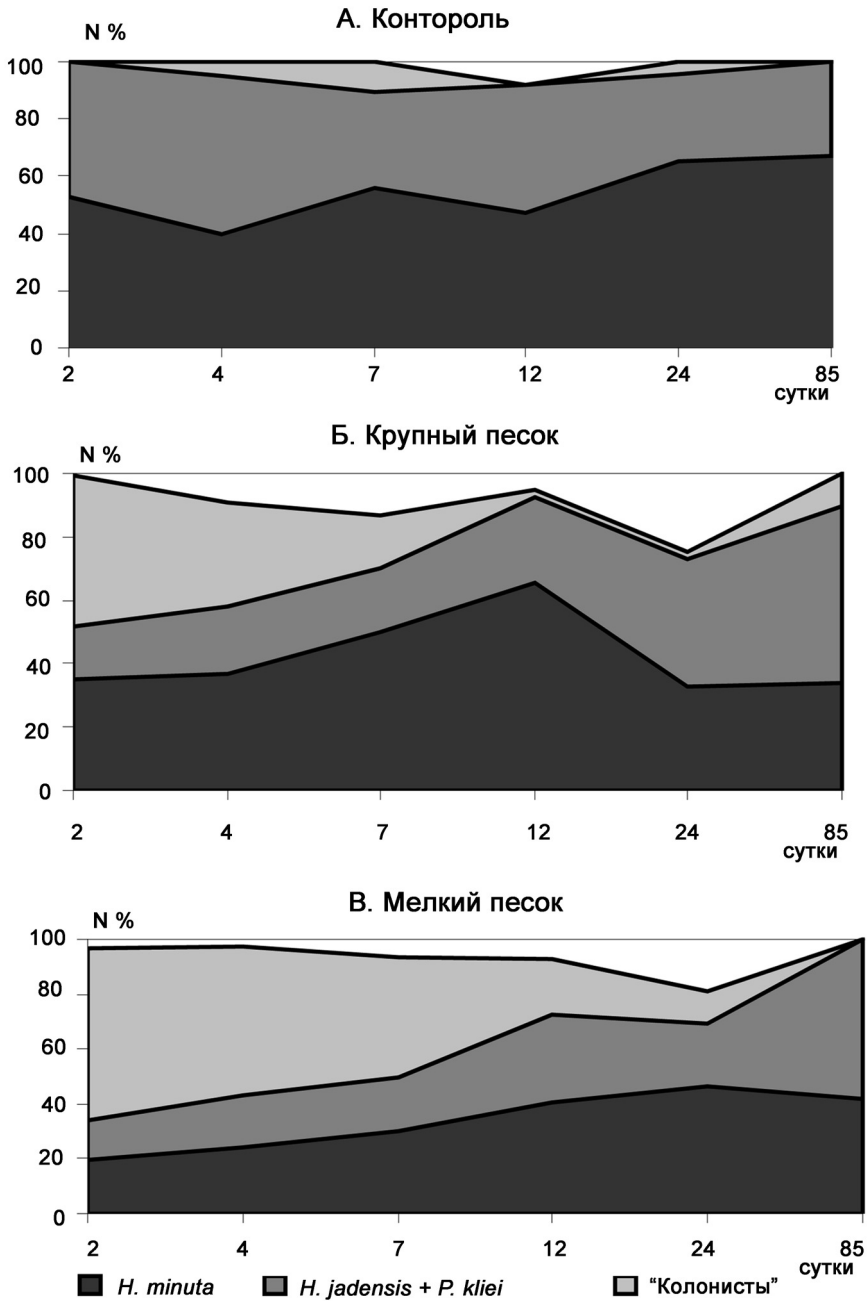


Рис. 4.6. Процентное соотношение численности (N в %) трех групп видов гарпактикоид в изолятах с разным типом песка и в контроле. Белым цветом обозначен вклад прочих видов.

ближайшем окружении малочисленных. При этом гарпактикоиды заселяют площадки с разными осадками избирательно, в соответствии со своими предпочтениями. На этой стадии структура доминирования в изолятах очень динамична и резко отличается от фонового сообщества. На втором этапе (приблизительно через две

недели) процесс иммиграции организмов в изоляты замедляется, и на всех площадках устанавливается сходная, относительно стабильная и близкая к контролю структура доминирования — стадия «выравнивания». Доля пришельцев снижается, уступая место аборигенным видам — «эффект основателя» недолговечен, и нарушенные участки постепенно сливаются со своим окружением. Эпибентосные доминанты фонового сообщества захватывают позиции в течение недели, а численность интерстициальных и роющих форм достигает контроля примерно через 12 дней. Сходство изолятов с контролем в это время достигает 80%, что соответствует уровню мелкомасштабной неоднородности участка литорали. Характерно, что гранулометрический состав грунта сам по себе играет роль только на начальной стадии оккупации гарпактикоидами нарушенных биотопов, затем давление локального окружения перевешивает, и происходит выравнивание видового состава за счет аборигенных видов. Этот результат поддерживает гипотезу об определяющем влиянии окружающего сообщества мейобентоса на ход колонизации, тогда как физические факторы среды, в конечном итоге, оказываются менее существенными (Aarnio, Bonsdorff, 1992).

По-видимому, такую двухстадийную схему сукцессии можно считать достаточно универсальной для мейо- и микробентоса. Различия касаются лишь продолжительности стадий и набора факторов, определяющих вариации состава колонистов на начальном этапе. Так, в нашем случае у подвижных гарпактикоид композиционная стабильность достигается гораздо быстрее, чем в сообществах простейших (Бурковский, Мазей, 2001) или нематод (Coull, Palmer, 1984).

5. Определительные таблицы и диагнозы Harpacticoida, обнаруженных в Белом море

5.1. Ключ для определения семейств Harpacticoida

1. Сегмент, несущий первую пару ног, слит с цефалосомой 2
— Сегмент, несущий первую пару ног, не слит с цефалосомой (рис. 5.1А). Экзоподит антенны 4-сегментный **Aegisthiidae**
2. Тело сплющено с боков (рис. 5.1Б) **Tegastidae**
— Тело иной формы 3
3. Тело веретеновидное (рис. 5.1В–Д), P5 характерного строения (рис. 5.1Е, 5.1Ж), эндоподиты P2–P3 3-сегментные **Ectinosomatidae**
— Тело и P5 иной формы 4
4. P1 выраженного хватательного строения, с удлинённым 1 сегментом эндоподита и мощным когтем на втором сегменте (рис. 5.1И, 3) 5
— P1 иного строения 6
5. Второй сегмент эндоподита P1 помимо когтя несет крупную щетинку (рис. 5.1З), базисы P2–P4 латерально удлинены **Ancorabolidae** (род *Laophontodes*)
— Щетинка на втором сегменте эндоподита редуцирована или отсутствует (рис. 5.1и), базисы P2–P4 не удлинены **Laophontidae**
6. P1 выраженного хватательного строения, внутренняя щетинка на эндоподите-1 расположена в его средней части (рис. 5.1Л, М; эндоподит-1 удлинённый; экзоподит-2, как правило, удлинённый, либо экзоподит 1–2-сегментный 7
— P1 иного строения 10
7. P1 характерного строения, с сильно удлинёнными эндоподитом-2 и экзоподитом-2 **Parastenheliidae**
— P1 иного строения 8
8. Экзоподит P1 длиннее эндоподита, P1 как на рис. 5.1Л, экзоподит антенны 3-сегментный **Rhynchothalestridae**
— Экзоподит P1 длиннее или примерно равной длины с эндоподитом, экзоподит антенны 2-сегментный **Thalestridae** (Thalestrinae)
— Экзоподит P1 короче эндоподита, может быть 1–2-сегментный **Thalestridae** (Dactylopusiinae)
9. В экзоподите P1 сильно удлинены первый и второй сегменты, P1 характерного строения (рис. 5.1К) **Harpacticidae**
— P1 иного строения 10
10. P1 характерного строения, с сильно удлинёнными эндоподитом-1 и эндоподитом-2 и не удлинёнными сегментами экзоподита (рис. 5.1Н) **Tisbidae** (рода *Tisbe*, *Scutellidium*)
— P1 иного строения 11
11. Максиллипеды субхелатные (в виде ложной клешни) (рис. 5.1Р–Т) 12
— Максиллипеды иного строения (рис. 5.1О) или редуцированы 28

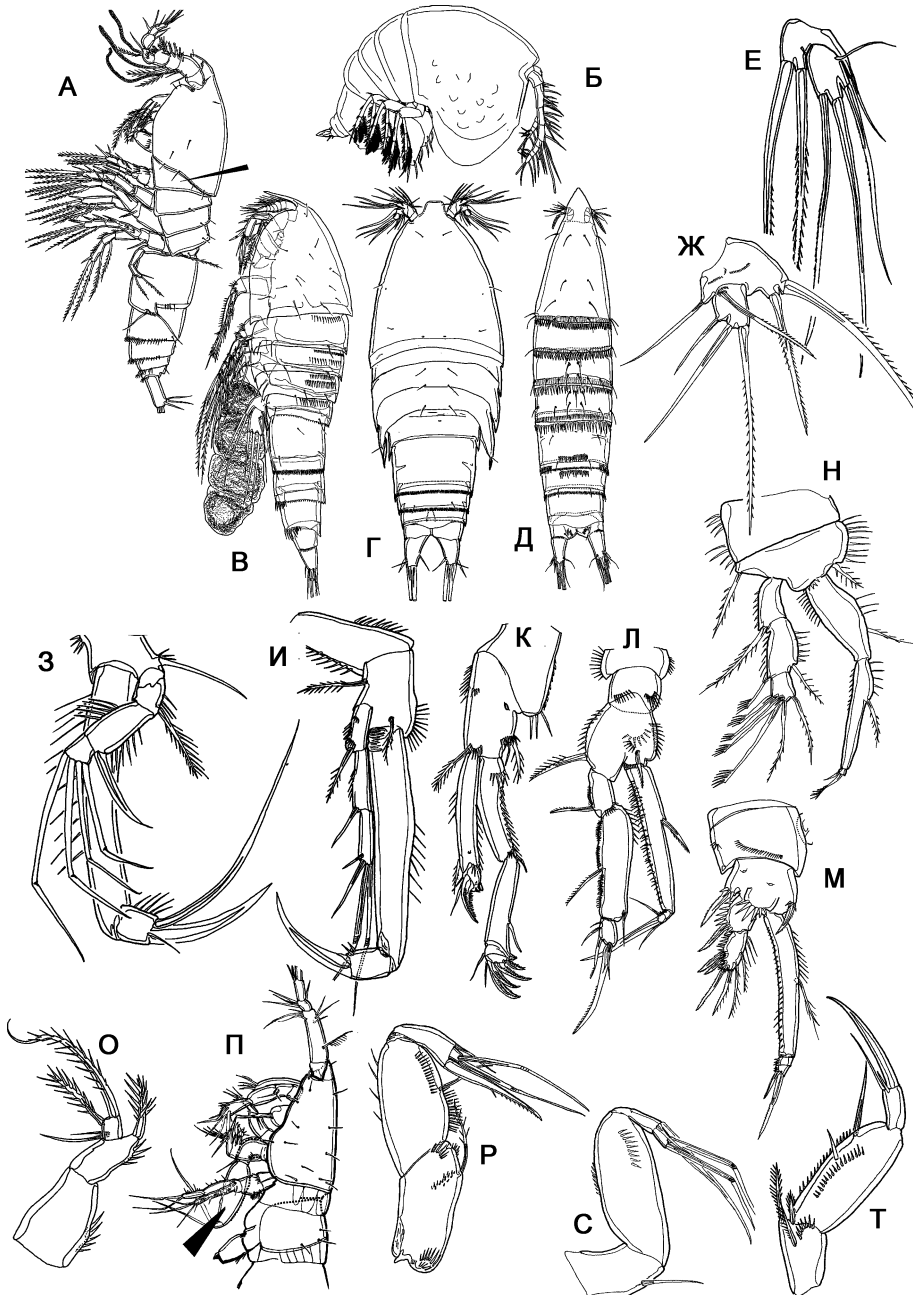


Рис. 5.1. Характерные признаки семейств Harpacticoida.

12. Максиллипеды крупные, характерного строения (рис. 5.1П), тело животного сильно удлинненное **Leptastacidae**
 — Максиллипеды характерного строения, с 2 геникулирующими щетинками и когтем примерно равной длины (рис. 5.1Р) 29
 — Максиллипеды иного строения, с мощным когтем, щетинки при основании которого (если имеются) не геникулирующие, и значительно короче когтя ... 13

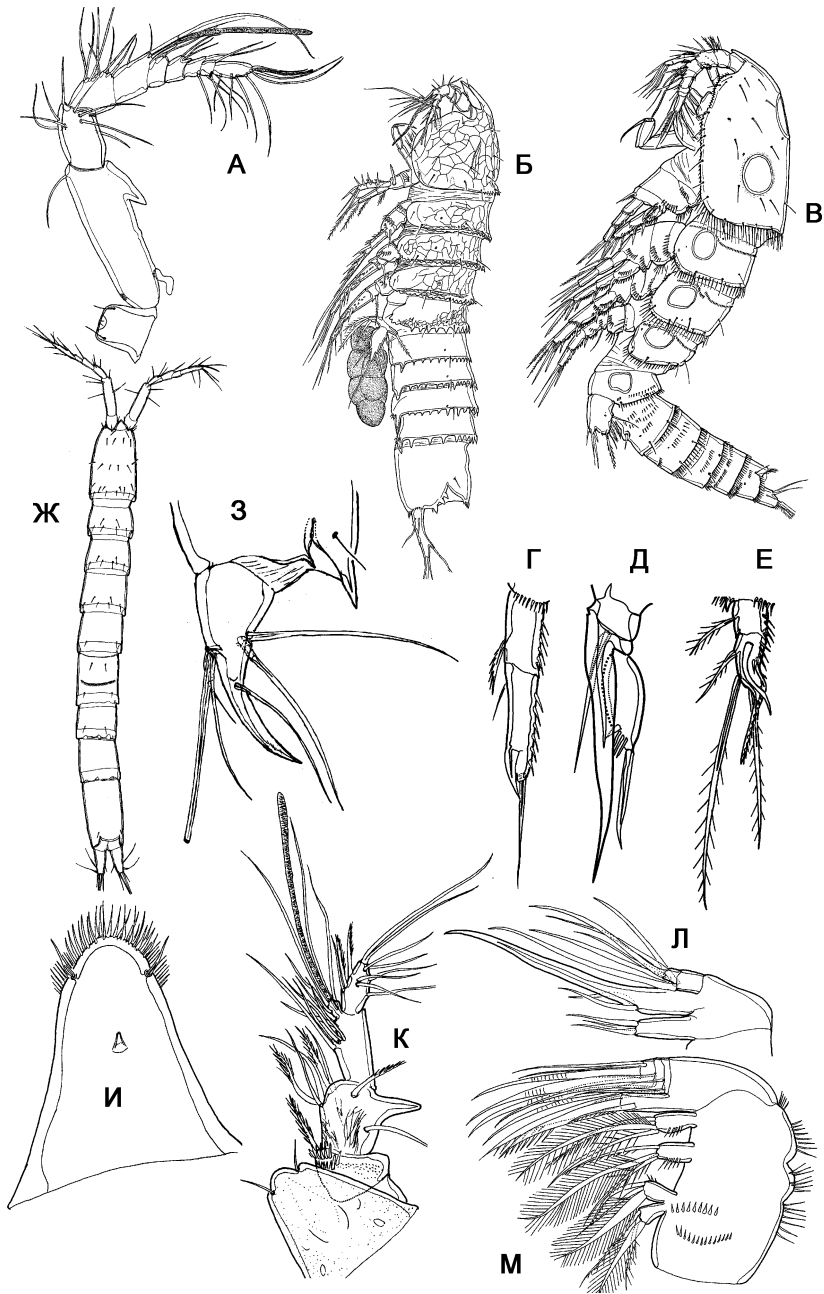


Рис. 5.2. Характерные признаки семейств Harpacticoida.

13. Антеннула самки более чем 5-сегментная 14
 — Антеннула самки не более чем 5-сегментная; эндоподит P1 2-сегментный или отсутствует; антенна с аллобазисом 23

14. Антеннула с крючковидным выростом на 1 сегменте (рис. 5.2А) **Tetragonicipitidae**
 — Антеннула иного строения 15
15. Эндоподиты P2–P4 3-сегментные 16
 — Хотя бы одна из пар ног P2–P4 с 2-сегментным эндоподитом 19
16. Антенна с аллобазисом 17
 — Антенна с разделенными базисом и эндоподитом-1 18
17. Экзоподит антенны 1-сегментный, тело характерной формы (рис. 5.2Б) **Argestiidae** (род *Eurycletodes*)
 — Экзоподит антенны более чем 1-сегментный, форма тела иная **Miraciidae**
18. Цефалоторакс и торакальные сегменты с нухальными органами (рис. 5.2В) **Tachidiidae**
 — Нухальные органы отсутствуют **Ameiridae**
19. Второй сегмент экзоподита P1 без внешнего шипа 22
 — Второй сегмент экзоподита с внешним шипом; у самца эндоподит P3, как правило, диморфный (рис. 5.2Г–Е) 20
20. Экзоподит P1 2-сегментный. **Ancorabolidae** (род *Arthroposyllus*)
 — Экзоподит P1 3-сегментный 21
21. Тело удлинённое, червеобразное (рис. 5.2Ж) **Cylindropsyllidae**
 — Тело иной формы **Canthocamptidae**
22. Внутренние щетинки на экзоподитах P1–P4 отсутствуют, фурка характерной формы (рис. 5.2З) **Leptopontiidae**
 — Внутренние щетинки имеются, фурка иная **Ameiridae** (род *Leptomesochra*)
23. Антеннула самки 5-сегментная 24
 — Антеннула самки 4-сегментная 27
24. Рострум с рядом длинных шипиков вдоль переднего края (рис. 5.2И), или экзоподит и базиэндоподит P5 сросшиеся в единую пластинку ... **Huntemaniidae**
 — Признаки иные 26
26. Эндоподит P1 2-сегментный **Cletodidae**
 — Эндоподит P1 3-сегментный **Heteropsyllidae**
27. Антеннула с крючковидным отростком на 2 сегменте (рис. 5.2К) **Orthopsyllidae**
 — Антеннула без крючковидного отростка **Pseudotachidiidae**
28. Максиллипеды редуцированы до малозаметных бугорков **Cylindropsyllidae** (род *Cylindropsyllus*)
 — Максиллипеды развиты, максиллипеды как на рис. 5.1О **Zosimidae**
29. Мелкие животные с длиной тела 200–500 мкм; тело, как правило, удлинённое **Paramesochridae**
 — Длина тела больше 500 мкм 30
30. Максилла с 1 эндитом (рис. 5.2Л) **Novocriniidae**
 — Максилла с 3–4 эндитами (рис. 5.2М) **Idyanthidae**

5.2. Надсемейство *Aegisthiidimorpha* Seifried et Schminke, 2003

5.2.1. Замечания по таксономии

К. Ланг в своей монографии (Lang, 1948) объединил Aegisthidae и Cerviniidae в надсемейство Cerviniidimorpha. Диагноз, приведенный Лангом, включал следующие апоморфные признаки: антеннула самки с эстетаском на 3-м сегменте, фуркальные ветви более или менее аберрантные, пятая пара ног без лопасти эндоподита. Плезиоморфными признаками надсемейства являлись свободный (не срастающийся с цефалотораксом) первый торакальный сегмент и строение максиллипод.

Aegisthidae включало только голопланктонные виды с аберрантной морфологией — сильно удлинёнными фуркальными ветвями (у некоторых видов в 2 раза превосходящими длину тела), редукцией вооружения ротовых конечностей самки (по сравнению с Cerviniidae) и значительной редукцией ротового аппарата самца. Позднее В. Ли и Р. Хес (Lee, Huys, 2000) описали три новых рода и четыре новых вида из гидротерм и холодных высачиваний района Японских островов. В Cerviniidae *sensu* Lang, 1948 входили бентосные гарпактикоиды, обитающие на илистом грунте и характеризующиеся более примитивным, по сравнению с Aegisthidae, строением ротовых конечностей.

В 1988 г. Р. Хес (Huys, 1988a) описал новое семейство Rotundiclipeidae, включив его в состав Cerviniidimorpha (как Cervinoidea). Rotundiclipeidae также обладают свободным первым торакальным сегментом и редуцированной пятой парой ног, но имеют значительно более продвинутое строение ротовых конечностей (одновестистый щупик мандибулы, хватательная максиллипеда) и плавательных ног.

В 1993 г. Хесом (Huys, 1993) было описано новое семейство Styracothoracidae, также включенное в Cerviniidimorpha на основании сросшегося с цефалотораксом рострума, вооружении эндоподита антенны, редукции экзоподита максиллулы и одновестистым плавательным конечностям пятой пары.

Наконец, С. Зейфрид и К. Шминке (Seifried, Schminke, 2003) описали новое семейство Rometidae Seifried et Schminke, 2003, включающее 2 вида глубоководных бентосных гарпактикоид — *Romete bulbiseta* и *Romete* sp. Данное семейство сходно с Cerviniidae *sensu* Lang, 1948 в строении максиллулы со сросшимися базисом и эндоподитом и в строении пятой пары ног с редуцированным эндоподитом (полностью отсутствующим у Cerviniidae *sensu* Lang, 1948 и представленным единственной щетинкой у Rometidae). Также С. Зейфрид и К. Шминке (Seifried, Schminke, 2003) провели анализ филогении примитивных групп Harpacticoida, в результате которого Cerviniidae *sensu* Lang, 1948 было включено в состав Aegisthidae Giesbrecht, 1892, надсемейство Aegisthiidimorpha стало рассматриваться как старший синоним Cerviniidimorpha, из состава надсемейства были исключены Rotundiclipeidae и Styracothoracidae.

Таким образом, к настоящему моменту, Aegisthiidimorpha включает 2 семейства — Aegisthidae и Rometidae, характеризующиеся апоморфным строением максиллулы с полностью слившимися базисом и эндоподитом, редукцией эндоподита пятой пары ног и значительным количеством плезиоморфных признаков: свободным первым торакальным сегментом, примитивным строением максиллипод, раз-

витым вооружением плавательных ног (по крайней мере, у самок) и 2–3 сегментным экзоподитом пятой пары ног самца.

Виды распространены, преимущественно, в глубоководной зоне (Seifried, 2004) — из известных 77 видов всего 4 обитают исключительно в диапазоне глубин от 20 до 200 м; 8 бентопелагических и 59 бентосных видов отмечены только в глубоководье.

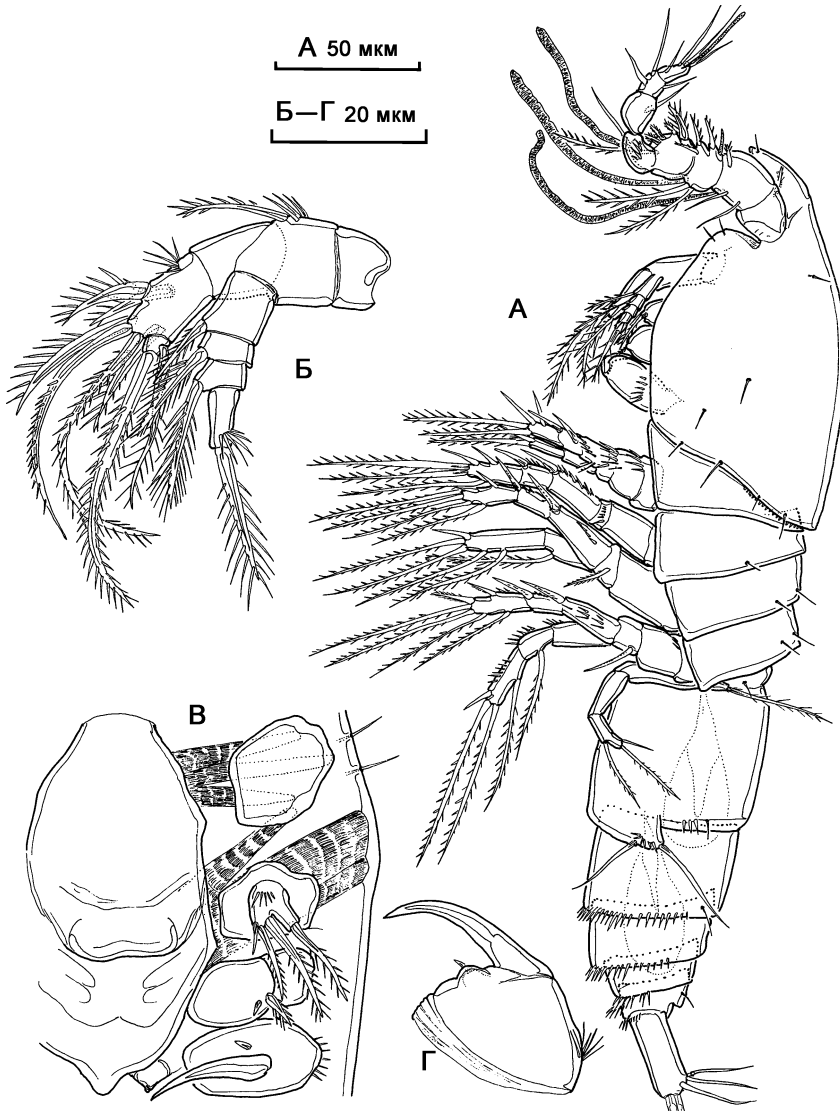


Рис. 5.3. *Arcticocarella reducta* sp. n., самец: А — внешний вид, латерально; Б — антенна; В — ротовой аппарат; Г — максилла.

5.2.2. Aegisthidae Giesbrecht, 1892 *sensu* Seifried, Schminke, 2003

Под *Arcticocarella* gen. n.

Диагноз. Aegisthidae. Тело слабо уплощенное. Сегмент, несущий первую пару плавательных ног, не сливается с цефалосомой. Фуркальные ветви небольшие, цилиндрические, не срастаются друг с другом. Антенна с 4-сегментным экзоподитом и 3-сегментным эндоподитом (третий сегмент небольшой). Строение ротовых конечностей самки неизвестно. Ротовые конечности самца сильно редуцированы: отсутствует гнатобаза мандибулы, щупик мандибулы 1-сегментный с 4 щетинками; максиллула имеет вид лопасти, максилла — представлена синкоксой несущей 1 щетинку и когтевидный аллобазис; максиллипеда редуцирована до небольшого выступа. Экзоподит первой пары ног 3-сегментный, эндоподит — 2-сегментный. Экзоподиты второй–четвертой пар ног самца 3-сегментные, эндоподиты второй и третьей пары 2-сегментные, четвертой — 3-сегментные. Базисэндоподиты пятой пары ног самца сросшиеся, без вооружения на лопасти эндоподита, экзоподиты 3-сегментные.

Типовой вид *A. reducta* sp. n. (по монотипии).

Arcticocarella reducta sp. n.

Рис. 5.3–5.5.

Описание: самец. Тело слабо уплощенное, незначительно сужающееся к заднему концу. Длина тела 335 мкм. Кутикула гладкая, тонкая, безскульптурная. Задне-вентральные края торакальных сегментов слегка вытянуты.

Сегмент, несущий первую пару ног, отделен от цефалосомы; с дорзальной стороны его граница почти совпадает с краем цефалосомы, но в латероventральных областях разделение хорошо выражено. Пятый торакальный сегмент небольшой, почти скрыт в предыдущем. Генитальный двойной сегмент с четко выраженным подразделением на исходные 2 сегмента. Рострум треугольный, сросшийся с цефалосомой, несет пару сенсилл в дистальной части.

Фуркальные ветви цилиндрические, отношение длины к ширине равно 2,27. Первая фуркальная щетинка очень короткая, остальные хорошо развиты, не несут вооружения.

Антеннула 8-сегментная, длинная. Эстетаски на втором, третьем, пятом и восьмом сегментах. Геникуляция между шестым и седьмым сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [6 + эстетаск]; [6 + эстетаск]; [2]; [5 + эстетаск]; [1]; [1], [8 + эстетаск].

Антенна. Кокса небольшая невооруженная. Базис несет внутренний ряд сетул и щетинку. Экзоподит 4-сегментный, несколько длиннее эндоподита, каждый сегмент несет по 1 оперенной щетинке. Эндоподит 3-сегментный, первый сегмент невооружен, второй несет 2 внутренних, 2 субдистальных и 2 дистальных щетинки, вооруженных мощными шипиками. Третий сегмент небольшого размера, несет 1 мощную терминальную щетинку с 3 рядами шипиков и 1 субтерминальную щетинку.

Ротовые конечности (рис. 5.3В) сильно редуцированы. Ротовое отверстие находится на коническом выступе, образованном основанием лабрума и парагнат (парагнаты, как отдельная структура, также не выражены). Мандибула лишена гнато-

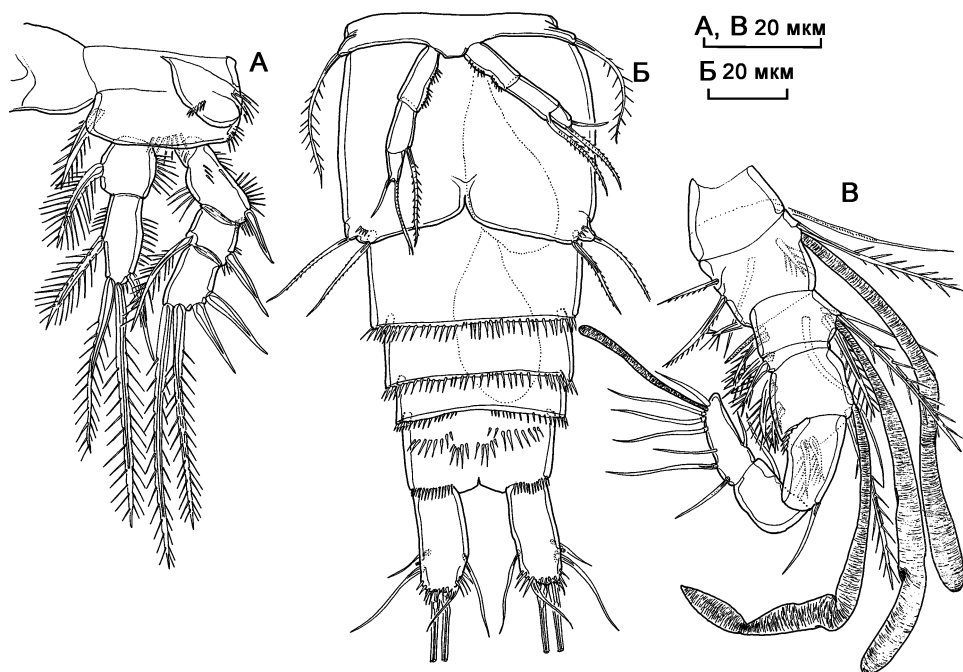


Рис. 5.4. *Arcticocarella reducta* sp. n., самец: А — P1; Б — уросома, вентрально; В — антеннула.

базы и представлена коксальным сегментом, лишенным вооружения и щупиком, несущим 4 щетинки. Максиллула представлена лопастью, несущей 2 щетинки. Максилла имеет синкоксу с единственным эндитом, вооруженным щетинкой, и когтевидный аллобазис. Максиллипеда представлена небольшим бугорком. Все ротовые конечности не снабжены выраженной мускулатурой и, по-видимому, не могут принимать участия в питании.

Первая пара ног. Экзоподит 3-сегментный, сегменты имеют примерно одинаковую длину. Эндоподит 2-сегментный, в 1,2 раза короче экзоподита, эндоподит-2 слегка удлинённый, в 1,5 раза длиннее эндоподита-1.

Вторая–четвертая пара ног (рис. 5.5). Прекоксы небольшие, треугольные, вооруженные рядом шипиков, коксы широкие, с 2–3 рядами шипиков. Базисы несут по внешней щетинке и несколько рядов шипиков. Экзоподиты 3-сегментные, эндоподиты второй и третьей пары 2-сегментные, четвертой — 3 сегментные.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.022	1.121
Вторая пара ног	0.1.222	1.1.121
Третья пара ног	0.1.222	1.1.221
Четвертая пара ног	0.1.222	1.1.121

Пятая пара ног (рис. 5.4Б). Базисэндоподиты срастаются медианно, единая эндоподитная лопасть не несет вооружения. Экзоподиты 3-сегментные, экзоподит-1 с внутренним рядом шипиков, экзоподит-2 несет внутреннюю щетинку, экзоподит-3 — 2 терминальные щетинки.

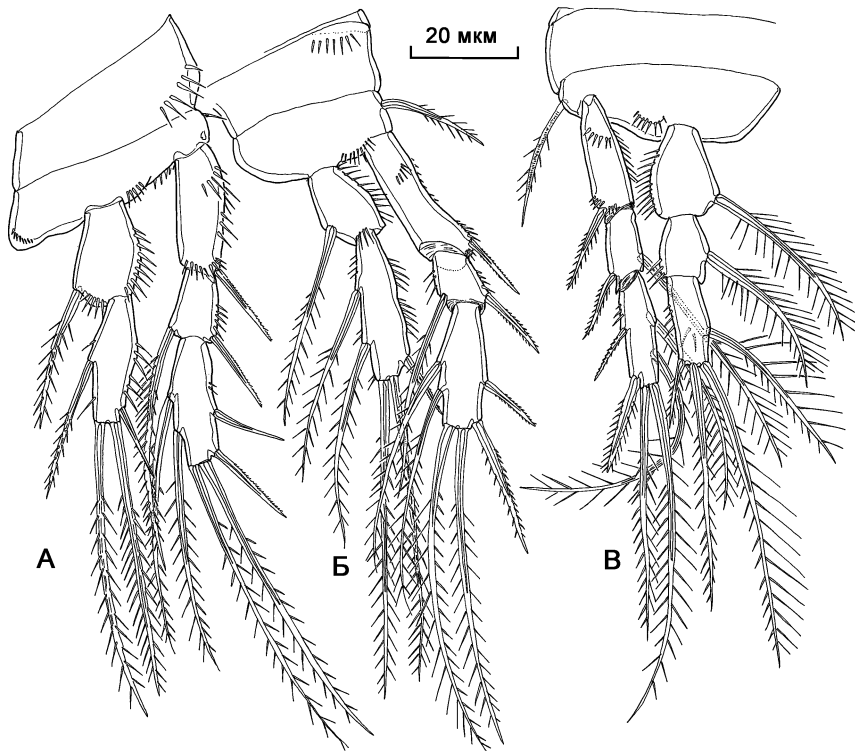


Рис. 5.5. *Arcticocarella reducta* sp. n., самец: А — P2; Б — P3; В — P4.

Шестая пара ног. Симметричная, представлена парой пластинок, несущих по 2 щетинки.

Обсуждение. Единственный найденный экземпляр данного вида демонстрирует ряд черт, как то редукция ротовых конечностей, строение пятой пары ног и сегментация плавательных ног, возможно, связанных с половым диморфизмом, и сильно затрудняющих установление принадлежности данного вида к какому-либо семейству гарпактикоид. К сожалению, несмотря на обширный изученный материал по гарпактикоидам как из данного, так и из сходных по характеристикам районов, дополнительных особей этого вида обнаружить не удалось. Тем не менее, учитывая уникальность строения этого вида, представляется необходимым описать его здесь, как представителя нового рода.

Arcticocarella reducta sp. n. демонстрирует наличие свободного первого торакального сегмента, что среди Harpacticoida Oligoarthra характерно только для Rometidae, Aegisthidae sensu Seifried, 2003, Rotundiclipeidae, Chappuisiidae и Phyllognathopodidae. Последние два семейства включает пресноводные формы, значительно отличающиеся от исследуемого вида. Строение пятой пары ног с 3-сегментным экзоподитом и редуцированным эндоподитом и 8-сегментная антеннула с эстетасками на втором, третьем, пятом и восьмом сегментах указывают на принадлежность данного вида к монофилетичной группе Rometidae и Aegisthidae, включающей сходные по габитусу и местообитанию (илистые грунты, преимущественно в

глубоководных районах) виды. Самцы по крайней мере двух родов Aegisthidae (самцы многих видов этого семейства не известны) — *Cervinia* и *Pseudocervinia*, имеют редуцированные ротовые конечности, хотя данный признак, как указано некоторыми авторами (Huys et al., 1997; Willen, 2005), является общей тенденцией многих глубоководных гарпактикоид. Также для нового вида, как и для остальных Aegisthoidea, характерно одновременное образование двух сперматофоров.

Arcticocarella reducta sp. n. отличается от всех Aegisthidae sensu Seifried, 2003 наличием 2-сегментного эндоподита первой пары ног (все представители этого семейства характеризуются 3-сегментным эндоподитом как у самцов, так и у самок) и 2-сегментными эндоподитами второй и третьей пар ног (у описанных самцов Aegisthidae эндоподиты 3-сегментные, у самок как 2- так и 3-сегментные). Также все Aegisthidae имеют в большой степени видоизмененные фуркальные ветви, сильно удлинённые и либо заметно расходящиеся, либо срастающиеся по всей своей длине. Фуркальные ветви *Arcticocarella reducta* sp. n. не имеют видоизменений и сходны по строению с таковыми у Rometidae. Тем не менее, редукция ротовых конечностей самца является достаточно мощной синапоморфией, позволяющей отнести род *Arcticocarella* gen. n. к Aegisthidae. В силу того, что для многих родов данного семейства строение самцов не описано, установить точное положение *Arcticocarella* gen. n. сложно, на основании строения каудальных ветвей (отсутствие видоизменений, характерных для какой-либо группы Aegisthidae) а также наличие лопастей эндоподитов пятой пары ног (сросшихся медианно) можно предполагать, что данный род занимает наиболее примитивное положение.

Также интересной особенностью данного рода является строение эндоподита антенны, со свободными вторым и третьим (четвертым анцестральным) сегментами. Данные сегменты срастаются у всех копепод, за исключением Calanoida, возможно их свободное состояние у *Arcticocarella* gen. n. представляет результат вторичного отделения.

Этимология. Название рода дано по его местообитанию в Арктических водах, вблизи полярного круга, название вида — по структуре ротовых конечностей исследованного самца, имеющих крайне редуцированное строение.

Распространение. Вид известен только из типового местообитания: Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, пролив Великая Салма, Крестовы о-ва, глубина 40 м, илистый грунт. Вид, вероятно, ведет эпибентосный образ жизни, обитая на илах в ямах с отрицательной температурой.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, Крестовы о-ва (66°31' с.ш., 33°11' в.д.), сублитораль.

Материал. Голотип ♂ расчленен на 4 стеклах (Har16 – Har19): A1, A2 (Har16); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har17); P1 – P4 (Har18); уросома (Har19). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова Российской Академии Наук (РАН).

5.3. Надсемейство *Ectinosomidimorpha* Lang, 1948

5.3.1. Замечания по таксономии

Надсемейство, включающее единственное семейство *Ectinosomatidae* Sars, 1903, было создано К. Лангом (Lang, 1948). В ревизии С. Зейфрид (Seifried, 2003) подтвержден уникальный статус *Ectinosomatidae*, имеющего своеобразную морфологию ротовых конечностей (увеличенный базис максиллы, редуцированное вооружение максиллулы, палочковидные стеноподиальные максиллипеды у большинства видов).

Строение максиллипед исследованного в работе С. Зейфрид (Seifried, 2003) *Ectinosomatidae* gen. sp. из моря Уэдделла, по мнению С. Зейфрид, позволяет прояснить таксономическое положение *Ectinosomatidae*. Эндоподит максиллипеды данного вида несет мощный субтерминальный коготь, 2 терминальных геникулирующих щетинки и 2 субтерминальных сетулы. Такое строение максиллипед характерно для семейств, близких к *Tisbidae* (*Paramesochridae*, *Novocriniidae*, *Superornatiremididae*). С. Зейфрид (Seifried, 2003) предполагает, что это исходный для *Ectinosomatidae* тип строения максиллипеды, а позднее произошла редукция хватательных максиллипед до палочковидных максиллипед, лишенных хватательного когтя. Однако, учитывая, что хватательные максиллипеды возникают многократно в различных отрядах *Copepoda*, можно предполагать, что строение максиллипед исследованного С. Зейфрид вида является его аутапоморфией и не может быть связано с таксономическим положением семейства.

В пределах семейства выделяется 2 группы видов с разной формой тела. Основная масса эктиносоматид — формы с торпедовидным телом, обитающие на илистых грунтах или, реже, в фитали. Вторая группа — представители рода *Arenosetella* и ряда близких родов. Это интерстициальные формы с типичным для интерстициальных гарпактикоид удлиненным, вплоть до червеобразного, телом.

5.3.2. *Ectinosomatidae* Sars, 1903

Ключ для определения локальных родов и видов

1. Эндоподит P1 хватательного строения 2
— Эндоподит P1 не имеет хватательного строения, 3-сегментный, все сегменты примерно равной длины 3
2. P1 с 3-сегментным эндоподитом *Klieosoma spinosum*
— Эндоподит P1 2-сегментный или 3-сегментный с слабо отделенными вторым и третьим сегментами *Halophitophilus prehensilis*
3. Длина третьего сегмента антеннулы в 3 раза превосходит ширину, тело оранжевого цвета *Microsetella norvegica*
— Антеннула иной формы, тело или светло-серого, или рогового цвета 4
4. Аллобазис максиллы располагается под значительным углом к синкоксе, эндоподит максиллы выражен 5
— Аллобазис максиллы располагается под небольшим углом к синкоксе, эндоподит максиллы сильно редуцирован 6
5. Экзоподит P5 с 4 краевыми щетинками *Ectinosoma melaniceps*

- Экзоподит P5 с 3 краевыми и 1 поверхностной щетинками *Halectinosoma*
 6. Тело широкое, мощное, экзоподит-1 антенны с 2 щетинками, P5 как на рис. 5.12Ж
 *Bradya typica*
 — Тело обычно несколько более удлиненное, экзоподит-1 антенны менее чем с 2
 щетинками, P5 иной формы *Pseudobradya*

Род *Ectinosoma* Boeck, 1865

Ectinosoma melaniceps Boeck, 1865

Рис. 5.6.

Ectinosoma melaniceps Boeck, 1865: 254; Lang, 1948: 200, рис. 112 (1), 113 (1); Численко, 1967: 75–78, рис. 1–2; Huys et al., 1996: 173, рис. 67.

Строение обнаруженных нами особей не имеет отличий от рисунков Численко (1967). Как и у Л.Х. Численко, исследованные экземпляры имеют непигментированный цефалоторакс (рис. 5.6Г).

Длина тела 500–690 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Распространение. Космополит. В Белом море известен из Кандалакшского залива — губы Ругозерской и губы Чупа. Обитает в фитали на литорали и в верхней сублиторали.

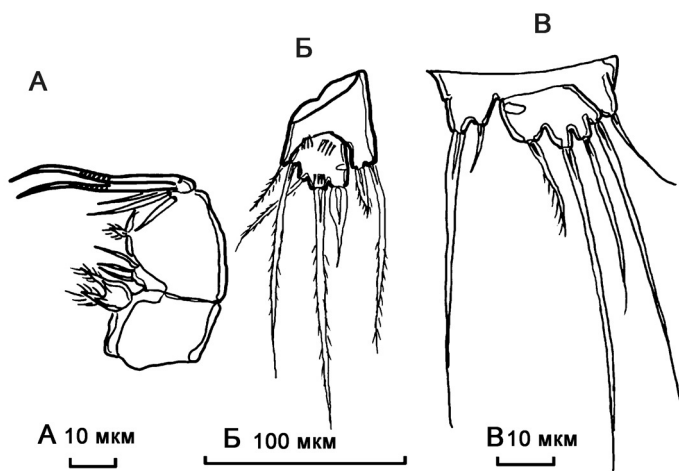


Рис. 5.6. *Ectinosoma melaniceps* Boeck, 1865: А — максилла; Б — P5 самки; В — P5 самца; Г — фото внешнего вида самки латерально.

Род *Halectinosoma* Lang, 1944

Ключ для определения локальных видов рода

1. Экзоподит P4 с 2 внешними шипами 2
— Экзоподит P4 с 3 внешними шипами 3
2. Тело крепкое, интенсивно рогового цвета, длина фуркальных ветвей заметно превосходит ширину *H. curticorne*
— Тело удлиненное, сероватого цвета, длина фуркальных ветвей меньше их ширины *H. gothiceps*
3. Максилла с крупным удлиненно-овальным базисом *H. erythrosp*
— Базис максиллы короче и иной формы 4
4. Внешняя щетинка экзоподита P5 находится на отделенной от остальной части P5 удлиненной лопасти *H. proximum*
— Экзоподит P5 цельный, без отделенных лопастей 5
5. Длина фуркальных ветвей значительно больше ширины, длина тела 1200–1300 мкм *H. chislenki*
— Длина фуркальных ветвей значительно меньше ширины *H. herdmani*
— Длина фуркальных ветвей примерно равна ширине 6
6. Третий сегмент антеннулы несет крючковидный вырост *H. abrau*
— Третий сегмент антеннулы без выростов 7
7. Тело темно коричневое, мощное, длина тела 900–1000 мкм *H. brunneum*
— Тело удлиненное, сероватое, длиной 500–700 мкм 8
8. Внешняя щетинка экзоподита P5 короткая, значительно короче средней *H. brevirostre*
— Внешняя щетинка экзоподита P5 длинная, почти достигает длины средней *H. elongatum*

***Halectinosoma herdmani* (T. et A. Scott, 1894)**

Рис. 5.7А.

Ectinosoma herdmani T. et A. Scott, 1894: 432–433, таб. 36, рис. 16, 44, таб. 37, рис. 3, 16, 29, 54, таб. 38, рис. 7, 25, 33, 47.*Ectinosoma herdmani* Sars, 1904: 33–34, таб. 18, рис. 2.*Ectinosoma (Halectinosoma) herdmani* Lang, 1948: 209, рис. 112 (5), 116 (2); Численко, 1967: 79–80, рис. 3.*Halectinosoma herdmani* Lang, 1965: 36; Clement, Moore, 2000: 241–248, рис. 1–3.

Единственным характерным признаком данного вида, согласно Clement and Moore (2000), является подразделение генитального двойного сегмента самки, с внутренним хитиновым утолщением заходящим на дорзальную сторону сегмента. Единственное указание данного вида для Белого моря приводится Численко (1967), но по причине отсутствия рисунков общего габитуса и фуркальных ветвей сложно достоверно судить о принадлежности обнаруженного Численко экземпляра к данному виду.

Длина тела 530–785 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.(2?–3)23	1.1.221

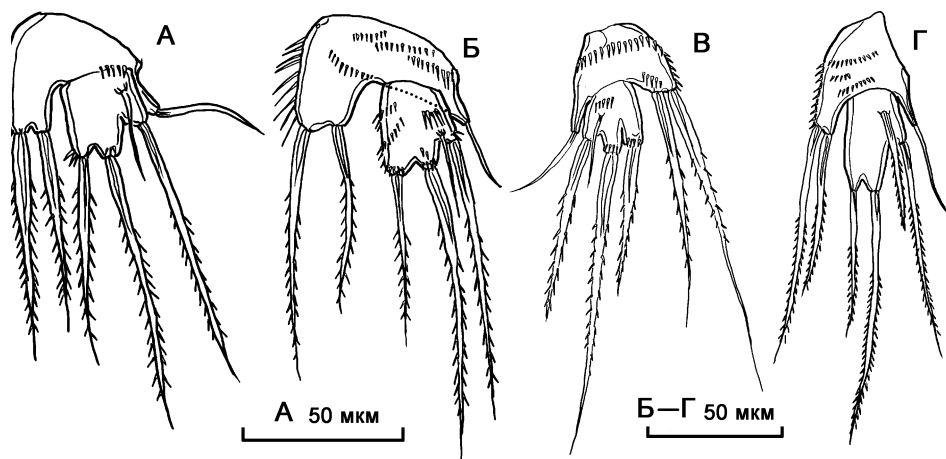


Рис. 5.7. P5 самок *Halectinosoma* sp.: А — *H. herdmani* (T. et A. Scott, 1894); Б — *H. elongatum* (Sars, 1904); В — *H. gothiceps* (Giesbrecht, 1881); Г — *H. abrau* (Kritzagin, 1877).

Распространение. Побережье Северной Европы. Вид встречается преимущественно в фитали, а также на заиленных грунтах.

Halectinosoma elongatum (Sars, 1904)

Рис. 5.7Б.

Ectinosoma elongatum Sars, 1904: 32–33, таб. 18, рис. 1.

Ectinosoma finmarchicum Scott, 1903: 9, таб. 1, рис. 7–12.

Ectinosoma (Halectinosoma) elongatum Lang, 1948: 212, рис. 112 (8), 116 (6); Численко, 1967: 82–83, рис. 7.

Halectinosoma elongatum Lang, 1965: 38; Clement, Moore, 2000: 261–265, рис. 9.

Вид имеет большое сходство с *H. herdmani*, отличаясь наличием выраженного ряда шипиков на экзоподите пятой пары ног самки (у основания поверхностной щетинки), отсутствием ряда шипиков на экзоподите-1 антенны и несколько более длинными фуркальными ветвями (с длиной, превосходящей ширину).

Распространение. Побережье Северной Европы. Вид встречается в фитали, а также на заиленных и песчаных грунтах.

Halectinosoma abrau (Kritzagin, 1877)

Рис. 5.7Г.

Tachidius abrau Kritzagin, 1877.

Ectinosoma abrau Borutzki, 1926: 210, 217.

Ectinosoma (Halectinosoma) abrau Lang, 1948: 207, рис. 115 (1).

Halectinosoma abrau Apostolov, Marinov, 1988.

Длина тела 400–500 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Распространение. Побережье Северной Европы, Черное море, Аральское море, реки и озера Европы. В Белом море найдена в устье р. Черная речка (Карельский берег Кандалакшского залива). Солоноватоводный вид.

Halectinosoma gothiceps (Giesbrecht, 1881)

Рис. 5.7В.

Ectinosoma gothiceps Giesbrecht, 1881: 255; 1882: 90, 106, рис. I (3, 12), IV (17, 35), V (3), VII (8), VIII (10, 11), IX (17), X (10, 21), XI (13), XII (6, 10).

Ectinosoma (Halectinosoma) gothiceps Lang, 1948: 216, рис. 112 (10), 117 (2).

Halectinosoma gothiceps Lang, 1965: 36; Летова, 1982: 52, рис. 4.

Длина тела 400–700 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.222	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.322	1.1.221

Распространение. Побережье Северного моря, мурманское побережье Баренцева моря, Земля Франца-Иосифа. В Белом море найдена в Кандалакшском заливе. Вид обитает в фитали.

Halectinosoma curticorne (Boeck, 1872)

Рис. 5.8А.

Ectinosoma curticornis s. *curticorne* Boeck, 1872: 45; Т., А. Scott, 1894: 430, рис. 36 (22, 30, 34), 37 (9, 24, 41, 48), 38 (8, 20, 35, 44).

Ectinosoma (Halectinosoma) curticorne Lang, 1948: 214, рис. 112 (9), 117 (1).

Halectinosoma curticorne Lang, 1965: 36; Летова, 1982: 47, рис. 3.

Длина тела 500–700 мкм.

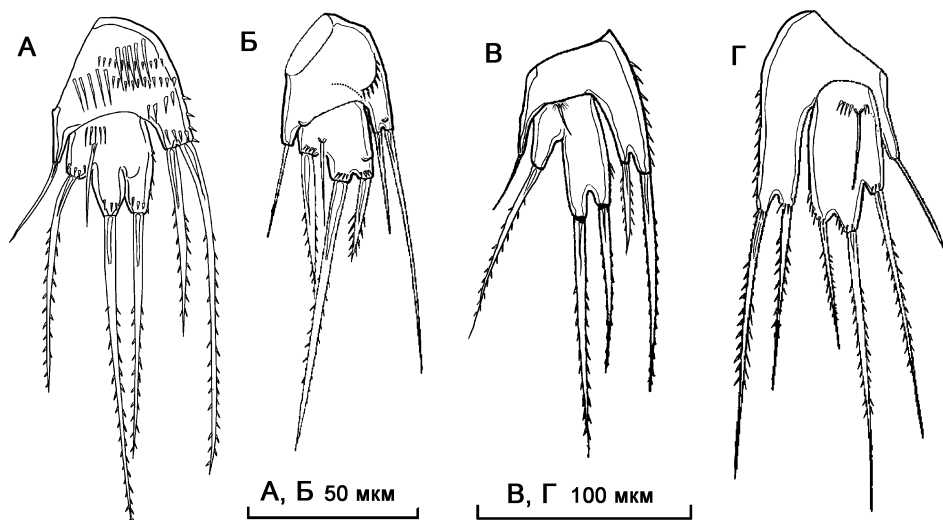


Рис. 5.8. P5 самок *Halectinosoma* sp.: А — *H. curticorne* (Boeck, 1872); Б — *H. brevirostre* (Sars, 1904); В — *H. proximum* (Sars, 1919); Г — *H. brunneum* (Brady, 1905).

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.122	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.222	1.1.221
Третья пара ног	1.1.322	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.322	1.1.221

Распространение. Побережье Северного моря, мурманское побережье Баренцева моря, Атлантическое побережье Северной Америки, Средиземноморское побережье Алжира, Туниса, Черное море. В Белом море найдена в Кандалакшском заливе. Вид обитает в фитали и на заиленном песке на литорали и верхней сублиторали, предпочитая воды с пониженной соленостью.

Halectinosoma brevirostre (Sars, 1904)

Рис. 5.8Б.

Ectinosoma brevirostre Sars, 1904: 38, таб. XXI, илл. 2; Lang, 1948: 213, рис. 116 (8); Численко, 1967: 89–90, рис. 11.

Длина тела 450–550 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Распространение. Побережье Норвегии, Черное море. В Белом море известен из Кандалакшского залива — губа Чупа. Вид обитает на заиленном песке и в фитали.

Halectinosoma proximum (Sars, 1919)

Рис. 5.8В.

Ectinosoma proximum Sars, 1919: 23, таб. XV, илл. 1; Lang, 1948: 218, рис. 112 (12).

Отличительным признаком данного вида является строение пятой пары ног: внешняя щетинка экзоподита расположена на отделенной от основной части экзоподита лопасти.

Длина тела 1000 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Распространение. Побережья Норвегии и Швеции. В Белом море известен из Кандалакшского залива — пролив Великая Салма, Крестовы о-ва. Вид обитает на илистых грунтах сублиторали.

Halectinosoma brunneum (Brady, 1905)

Рис. 5.8Г.

Ectinosoma brunnea Brady, 1905: 331, 333, рис. 9 (4–11).

Ectinosoma brunneum Lang, 1948: 212, рис. 116 (7); Численко, 1967: 84, рис. 8.

Halectinosoma brunneum Huys et al., 1996: 171, рис. 66.

Вид характеризуется темно-окрашенным массивным телом с расширенным цефалотораксом. Длина тела 780–920 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

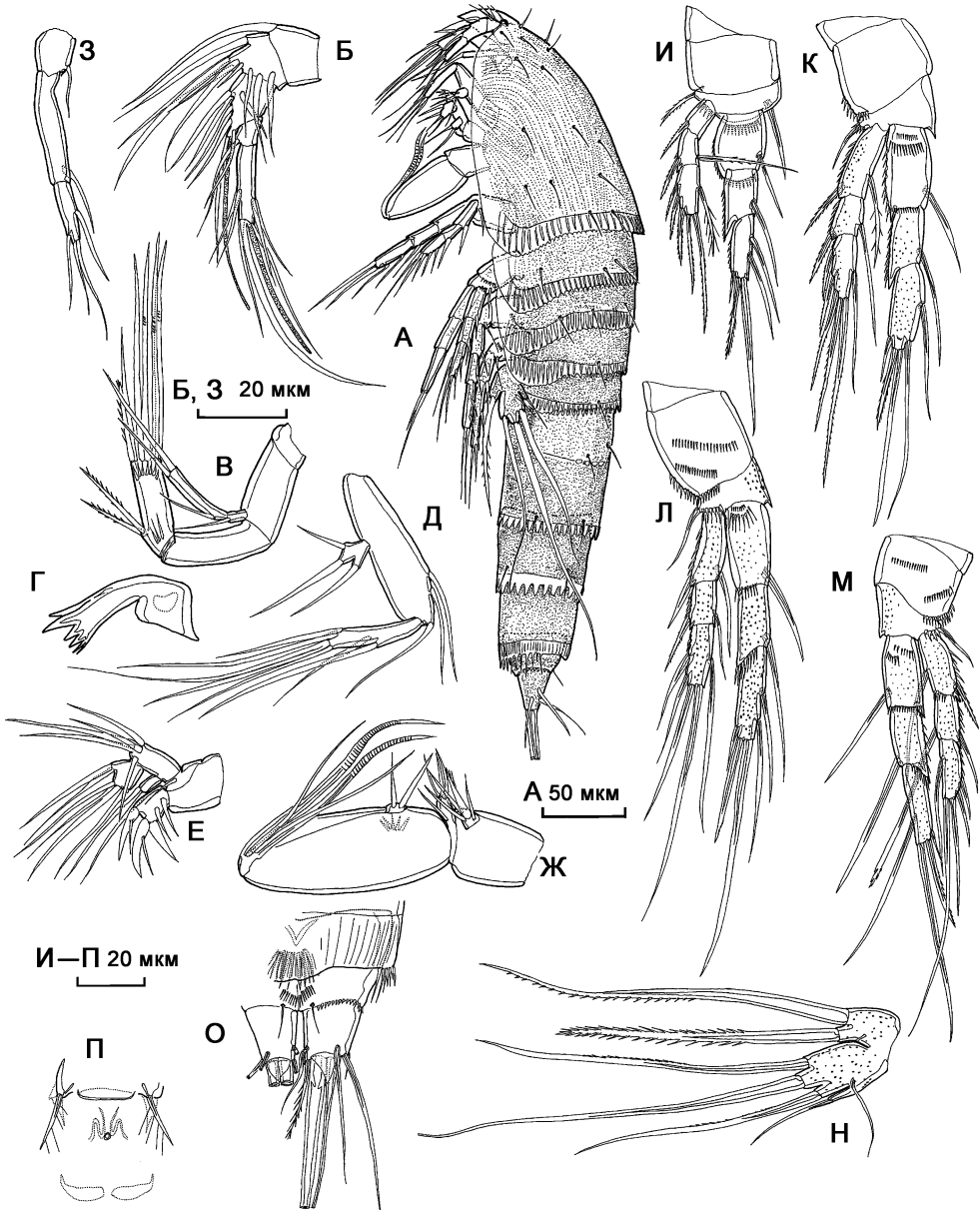


Рис. 5.9. *Halectinosoma erythropis* (Brady et Robertson, 1875), самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — кокса мандибулы; Д — мандибулярный щупик; Е — максиллула; Ж — максилла; З — максиллипеда; И — P1; К — P2; Л — P3; М — P4; Н — P5; О — фуркальные ветви и анальный сегмент; П — генитальное поле.

Распространение. Побережья Норвегии и Англии. В Белом море известен из Кандалакшского залива — губы Ругозерской и губы Чула. Вид обитает на илистых грунтах сублиторали.

Halectinosoma erythrops (Brady et Robertson, 1875)

Рис. 5.9.

Ectinosoma erythrops Brady, 1880: 12, таб. 36, рис. 11–17.

Pararenosetella erythrops Lang, 1948: 256–257, рис. 133 (1).

Данный вид имеет характерное строение максилл, с сильно удлинненным эллиптическим базисом и длинными когтевидными щетинками эндоподита. Длина тела 500–750 мкм. Кутикула тела и сегментов конечностей покрыта мелкими порами.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.123	1.1.221
Третья пара ног	1.1.122	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.122	1.1.221

Распространение. Побережья Норвегии, Шотландии и Англии. В Белом море найдена около о. Подкормежный (Кандалакшский залив, Карельский берег). Вид отмечен на крупном промытом песчаном грунте.

Halectinosoma chislenki Clement et Moore, 1995

Рис. 5.10.

Halectinosoma neglectum Brady, 1880: 12, таб. 36, рис. 11–17.

Halectinosoma chislenki Clement, Moore, 1995.

Вид характеризуется удлинненным торпедовидным телом и крупными размерами — 1300–1400 мкм. Кутикула тела и конечностей покрыта многочисленными мелкими порами.

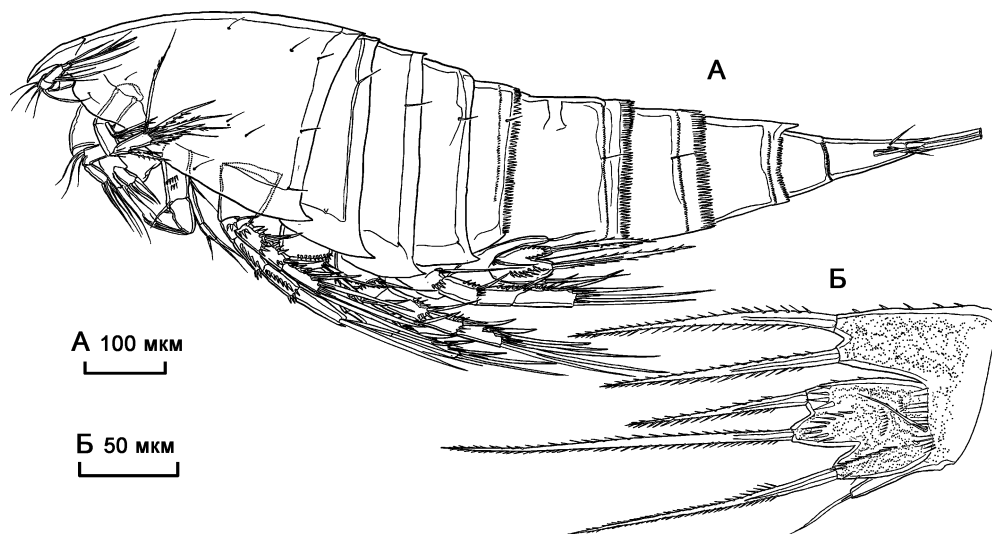


Рис. 5.10. *Halectinosoma chislenki* Clement et Moore, 1995, самка: А — внешний вид; Б — P5.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

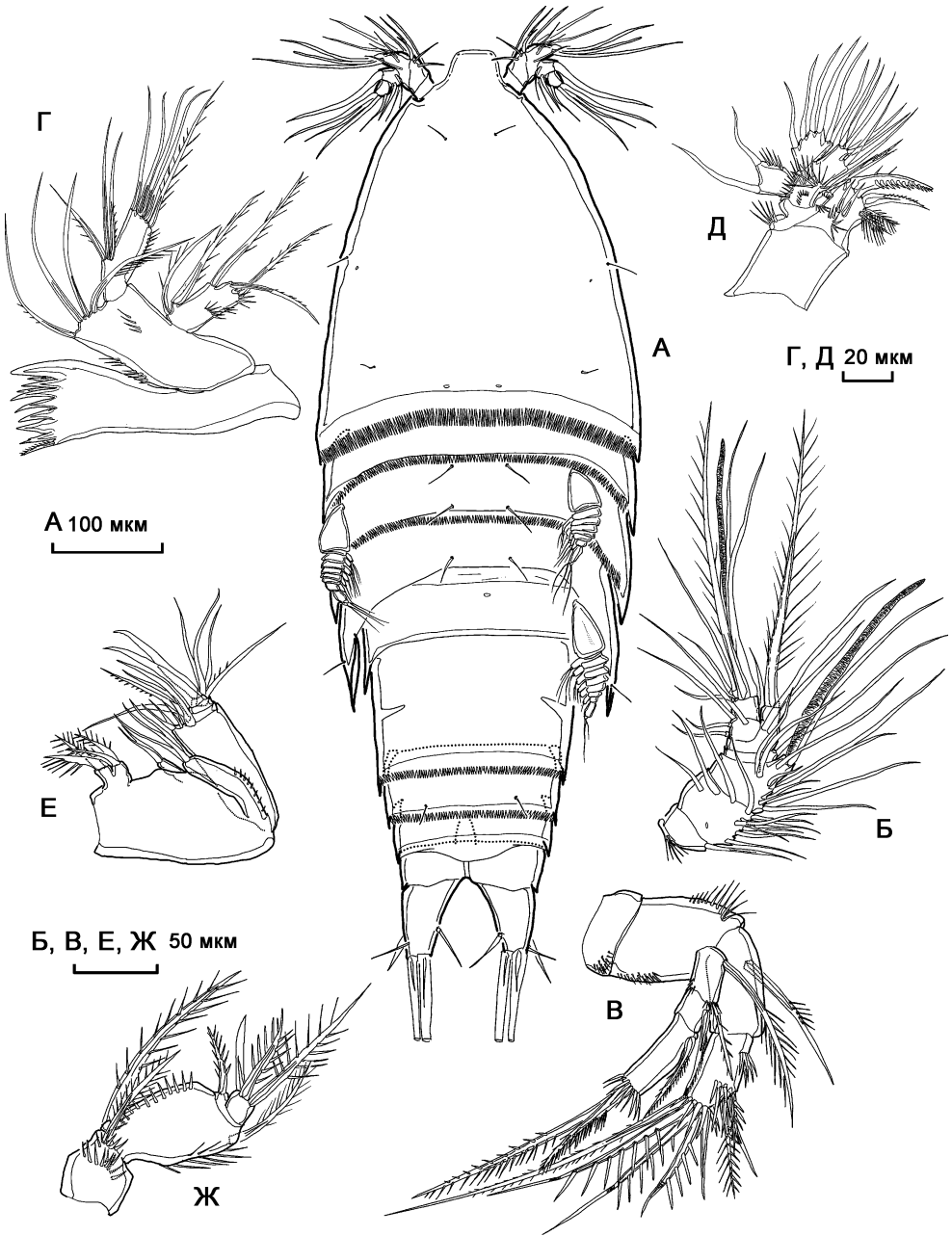


Рис. 5.11. *Bradya (B.) typica* Воеск, 1872: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

Экзоподит пятой пары ног с характерными, рядами шипиков, окаймляющими лопасти оснований щетинок и рядом длинных шипиков у основания экзоподита.

Распространение. Белое море. Вид обитает в фитали на литорали и сублиторали.

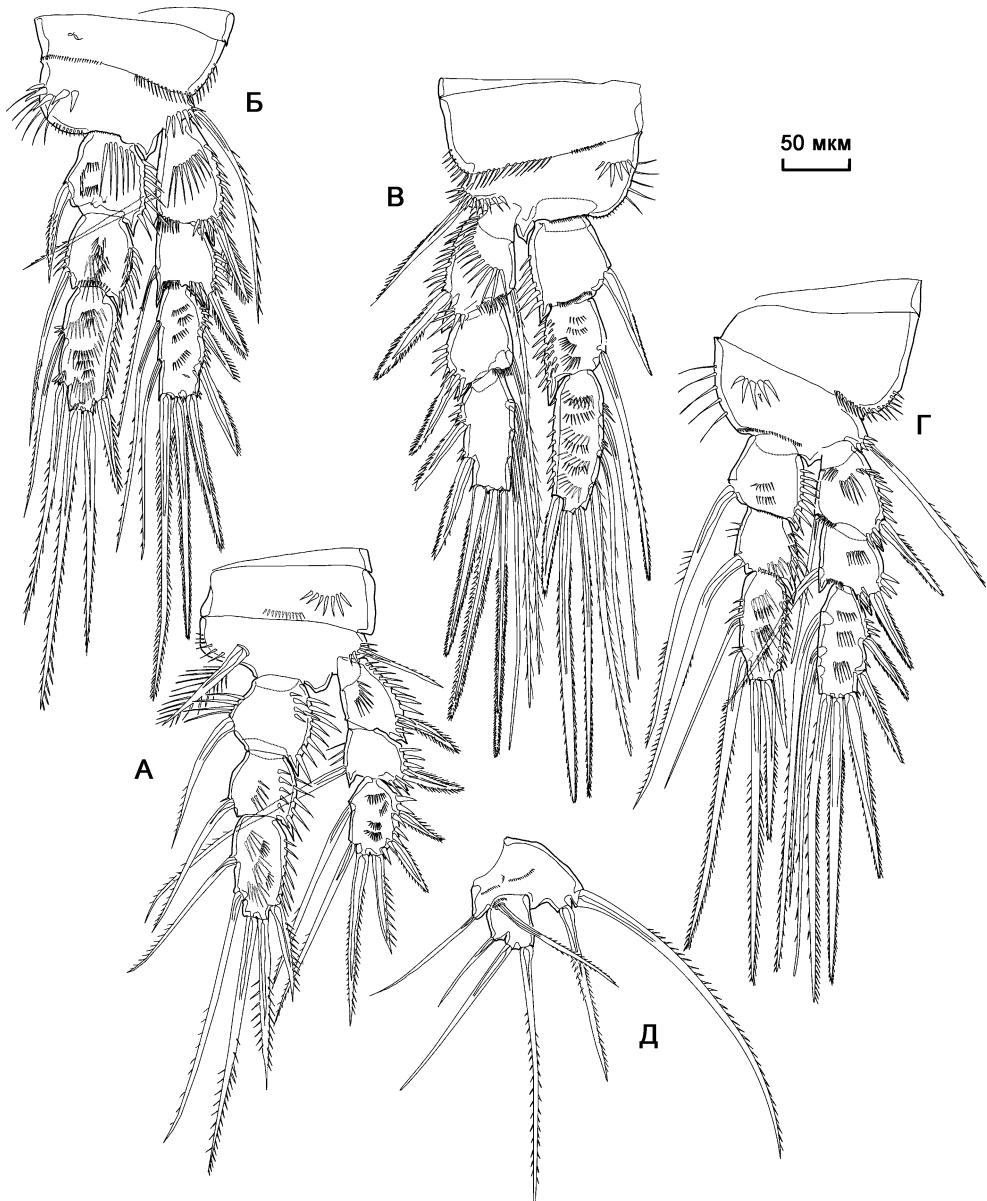


Рис. 5.12. *Bradya (B.) typica* Voeck, 1872: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — P5.

Род *Bradya* Boeck, 1872**Подрод *Bradya* Lang, 1944*****Bradya (Bradya) typica* Boeck, 1872**

Рис. 5.11–5.12.

Bradya typica Boeck, 1872: 47; Lang, 1948: 224–225, рис. 119; Huys et al., 1996: 164, рис. 64.

Исследованные экземпляры в своем строении соответствуют рисункам, приводимым в работах К. Ланга (Lang, 1965) и Р. Хеса (Huys et al., 1996).

Длина тела 600–980 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Обнаружен экземпляр с аномальным строением третьей пары ног: эндоподит короткий 2-сегментный, первый сегмент с 1 внутренней щетинкой, второй — с 2 внутренними и 1 терминальной щетинкой.

В Белом море *B. typica* является обычным хозяином тантулокарид *Arcticotantulus pertzovi* Kornev, Tschesunov et Rybnikov, 2004.**Распространение.** Побережье Северной Европы. В Белом море известен из Кандалакшского залива (пролив Великая Салма, глубина 40–90 м). Вид обитает на илу.**Род *Microsetella* Brady et Robertson, 1873*****Microsetella norvegica* (Boeck, 1865)**

Рис. 5.13.

Setella norvegica Boeck, 1864: 281.*Microsetella norvegica* Sars, 1904: 44, таб. XXIV; Lang, 1948: 230–232, рис. 122 (1).

Тело удлинненное, торпедовидное, оранжево-красного цвета у живых экземпляров. Длина тела 520–580 мкм (самка), 420–500 мкм (самец). Длина главных фуркальных щетинок примерно равна длине тела.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Распространение. Космополитическое распространение, за исключением тропических областей. Вид является массовым в исследуемом районе, обычен в планктоне, образует обширные скопления на литорали.**Род *Pseudobradya* Sars, 1904**

Ключ для определения локальных видов рода

1. Экзоподит-3 P4 с 6 щетинками *P. oligochaeta*
— Экзоподит-3 P4 с 8 щетинками 2
2. Тело удлинненное, торпедовидное, поверхность P5 не несет рядов шипиков
..... *P. acuta*

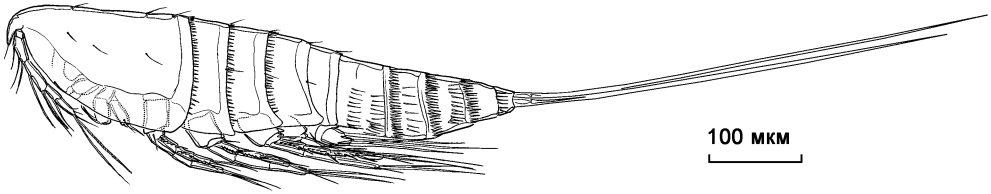


Рис. 5.13. *Microsetella norvegica* (Boeck, 1865), самка.

- Тело короче, поверхность P5 несет вооружение 3
 3. Первый сегмент антеннулы с темным пигментным пятном *P. minor*
 — Первый сегмент антеннулы без пигментного пятна *P. kusnetzovi*

Pseudobradya minor T. et A. Scott, 1894

Рис. 5.14А, Б.

Bradya minor T., A. Scott, 1894: 425, рис. 35 (5, 9, 13, 21, 24, 31, 35, 42), рис. 36 (5, 9).

Pseudobradya minor Sars, 1904: 41, таб. XXII (2); Lang, 1948: 237, рис. 125 (1); Численко, 1967: 94–95, рис. 15.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

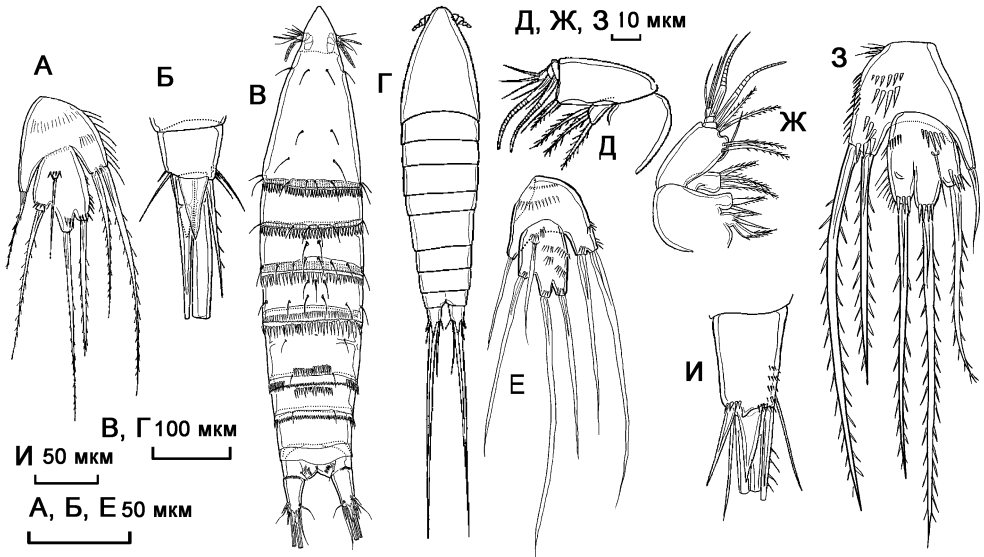


Рис. 5.14. *Pseudobradya minor* T. et A. Scott, 1894: А — P5; Б — фуркальная ветвь; *Pseudobradya acuta* Sars, 1904: В — внешний вид; *Pseudobradya kusnetzovi* Chislenko, 1967: Г — внешний вид; Д — максилла; Е — P5; *Pseudobradya oligochaeta* Chislenko, 1967: Ж — максилла; З — P5; И — фуркальная ветвь.

Распространение. Побережье Норвегии, Великобритании, Германии, Земля Франца-Иосифа. Вид обитает на песчаном грунте.

Pseudobradya acuta Sars, 1904

Рис. 5.14В.

Pseudobradya acuta Sars, 1904: 41, таб. XXIII (1).

Тело характерной формы с заостренным цефалотораксом. Длина тела 700 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Длина фуркальных ветвей в 2 раза превосходит ширину.

Распространение. Побережье Норвегии, Белое море. Вид обитает на илах. Изредка является хозяином тантулокарид *Arcticotantulus pertzovi*.

Pseudobradya kusnetzovi Chislenko, 1967

Рис. 5.14Г–Е.

Pseudobradya kusnetzovi Численко, 1967: 94–95, рис. 15.

Длина тела 700 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Распространение. Белое море. Вид обитает на илистом песке и в фитали.

Pseudobradya oligochaeta Chislenko, 1967

Рис. 5.14Ж–И.

Pseudobradya oligochaeta Численко, 1967: 94–95, рис. 15.

Длина тела 500–700 мкм. Тело темно-рогового цвета.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.122	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.222	1.1.221
Третья пара ног	1.1.322	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.222	1.1.221

Распространение. Белое море. Вид обитает на заиленном песке на литорали, обычен в опресненных районах.

Род *Halophytophilus* Brian, 1917

Halophytophilus prehensilis sp.n.

Рис. 5.15–5.16.

Описание. Самка. Тело веретеновидной, «эктиносоматидной» формы. Длина тела 375 мкм.

Фуркальные ветви конические, с длиной, примерно равной ширине.

Антеннула 6-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [8]; [6 + эстетаск]; [1]; [1]; [6 + эстетаск].

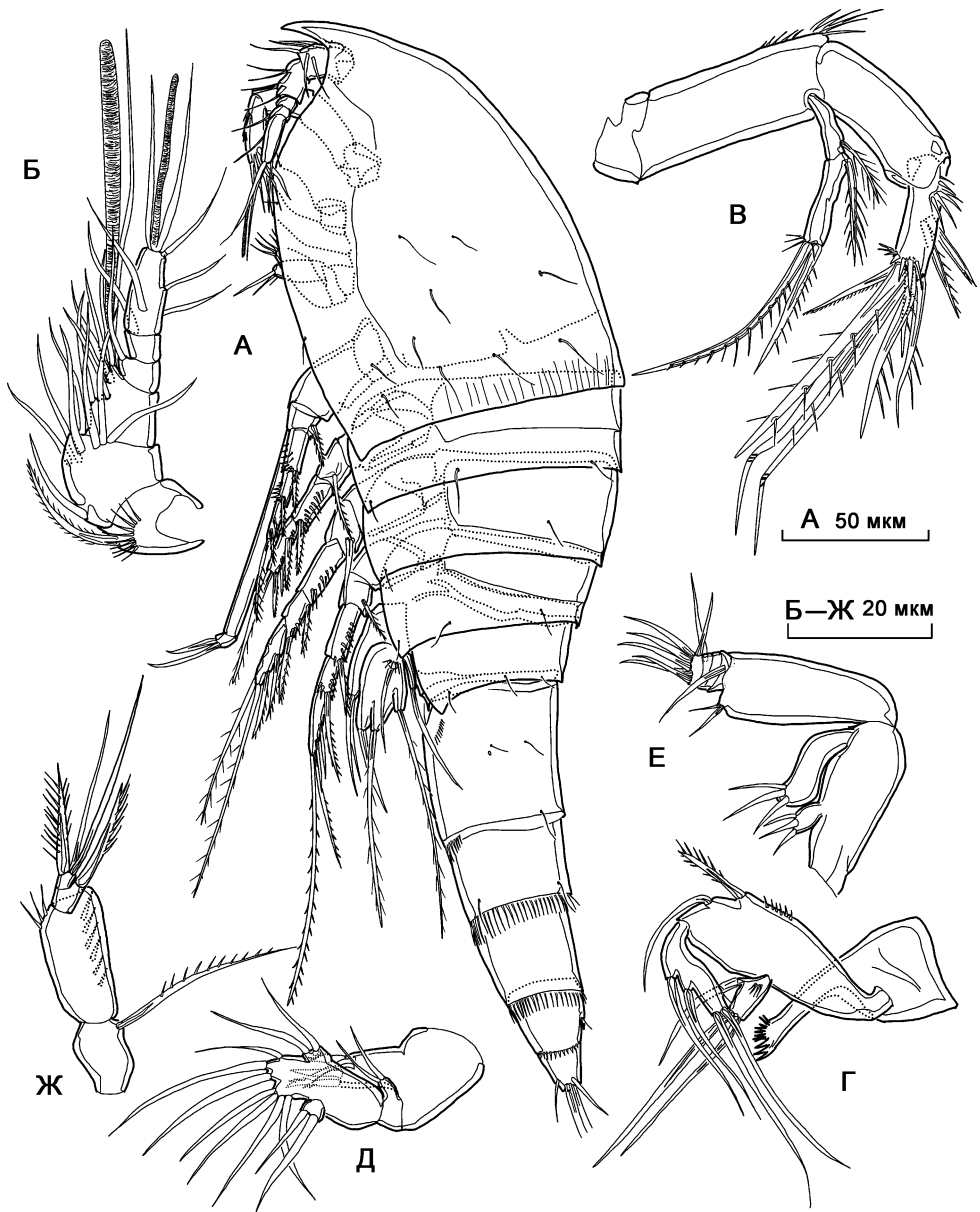


Рис. 5.15. *Halophytophilus prehensilis* sp. n., самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

Антенна. Кокса короткая, без вооружения. Базис удлинённый, несет внутренние ряды шипиков. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент с 1, второй — с 3 щетинками. Эндоподит 2-сегментный, второй сегмент несет 2 внешних, 2 терминальных шипа, 2 субтерминальных геникулирующих щетинки и 2 мощных субтерминальных щетинки.

Мандибула. Гнатобаза расположена на окончании длинного отростка коксы, несет много мелких, вееровидно расположенных, зубов. Базис мандибулы снабжен

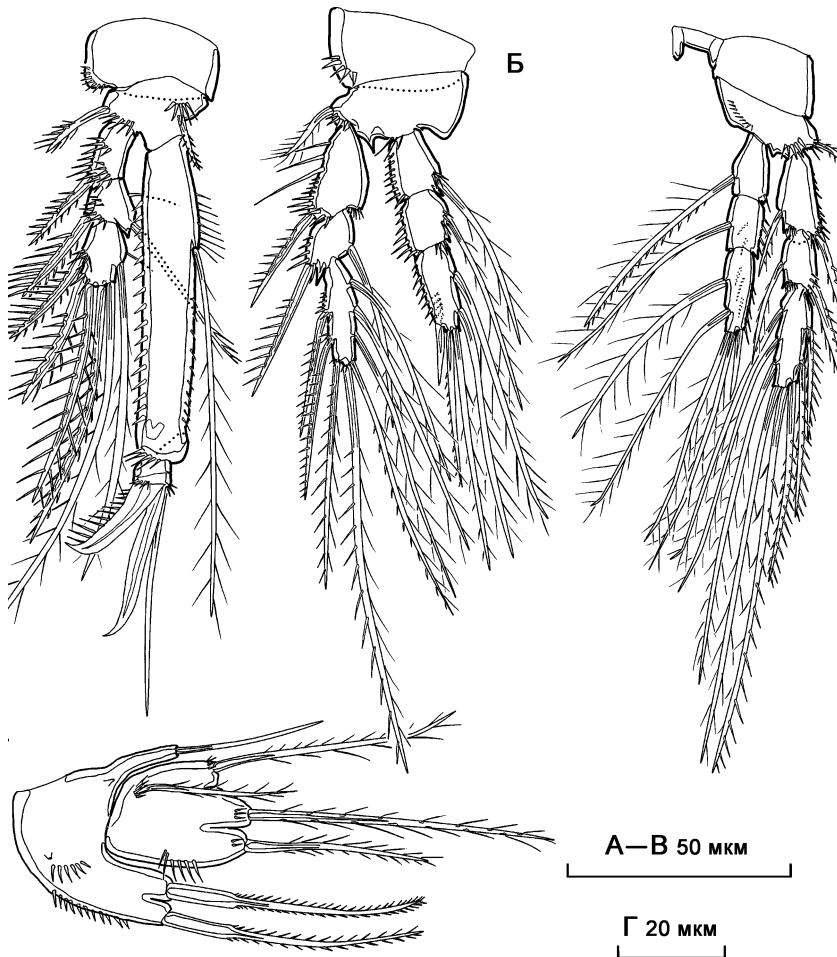


Рис. 5.16. *Halophytophilus prehensilis* sp. n., самка: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P5.

2 щетинками, экзоподит и эндоподит 1-сегментные, несут 3 и 4 щетинки, соответственно.

Максиллула. Артрит прекокс с 3 шипами и 2 щетинками на передней поверхности. Коксэндит короткий, цилиндрический с 2 щетинками. Эндит базиса с 5 щетинками. Эндоподит представлен неотчлененной от базиса лопастью, несущей 4 щетинки. Экзоподит отделен от базиса, 1-сегментный, с 2 щетинками.

Максилла. Синкокса с 2 эндитами, дистальный сильно удлиннен и изогнут, каждый эндит с 3 щетинками. Базис крупный, удлинненный, расположен под прямым углом к синкоксе, несет 2 небольших щетинки. Эндоподит 4-сегментный, первый сегмент с 1 щетинкой, второй не вооружен, третий с 1 щетинкой, четвертый с 6 щетинками.

Максиллипеда. Синкокса с единственной длинной щетинкой. Базис вооружен 2 рядами шипиков. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент с крупным вооруженным внутренним шипом, второй сегмент с 1 внешним субтерминальным шипом и 2 терминальными щетинками.

Первая пара ног. Эндоподит 3-сегментный, все сегменты примерно равной длины. Эндоподит выраженного хватательного строения. Эндоподит-1 удлинненный (отношение длины к ширине равно 5,45), его длина в 1,9 раза превосходит длину всего экзоподита. Второй и третий сегмент эндоподита короткие, слабо отделены друг от друга. Вооружение эндоподита-3 составляют 2 мощных когтя и длинная щетинка.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.0.030
Вторая пара ног	0.1.323	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Пятая пара ног типичного для Ectinosomatidae строения. Экзоподит отделен от базиэндоподита, несет 3 краевые щетинки, внутренняя самая короткая, и 1 поверхностную щетинку у основания сегмента.

Обсуждение. Несмотря на наличие 3-сегментного эндоподита первой пары ног, очевидно, что данный вид принадлежит к роду *Halophytophilus*, т.к. эндоподит-2 и эндоподит-3 крайне слабо отделены друг от друга, при этом эндоподит демонстрирует выраженное хватательное строение, характерное для этого рода. От других видов *Halophytophilus*, новый вид хорошо отличается строением эндоподита первой пары ног, имеюшем, за исключением разделения двух последних сегментов, наиболее апоморфное строение среди представителей рода. Первый сегмент значительно удлиннен и почти в 2 раза превосходит по длине экзоподит (у других видов примерно равен по длине экзоподиту). Второй–третий сегмент короткие, терминально третий сегмент вооружен сильно модифицированными когтями (у других видов здесь располагаются мощные щетинки или шипы).

Этимология. Вид назван «хватательный» по характерному строению первой пары ног с выраженным хватательным эндоподитом.

Распространение. Вид известен только из типового местообитания: Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, пролив Великая Салма, губа Ругозерская, Еремеевский порог, смыв с красных водорослей.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, губа Ругозерская (66°32' с.ш., 33°07' в.д.), фиталь.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 2 стеклах (Har20, Har21): A1, A2, Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har20); P1 – P4, уросома (Har21). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

Род *Klieosoma* Hicks et Schriever, 1985

Klieosoma spinosum Hicks et Schriever, 1985

Рис. 5.17.

Kliella spinosa Hicks, Schriever, 1983: 1–7.

Klieosoma spinosum Hicks, Schriever, 1985: 100–101.

Длина тела 400–500 мкм.

Фуркальные ветви конические, длина примерно равна ширине. Антеннула 6-сегментная. Экзоподит антенны 3-сегментный, первые 2 сегмента с 1 щетинкой, последний сегмент с 2 щетинками.

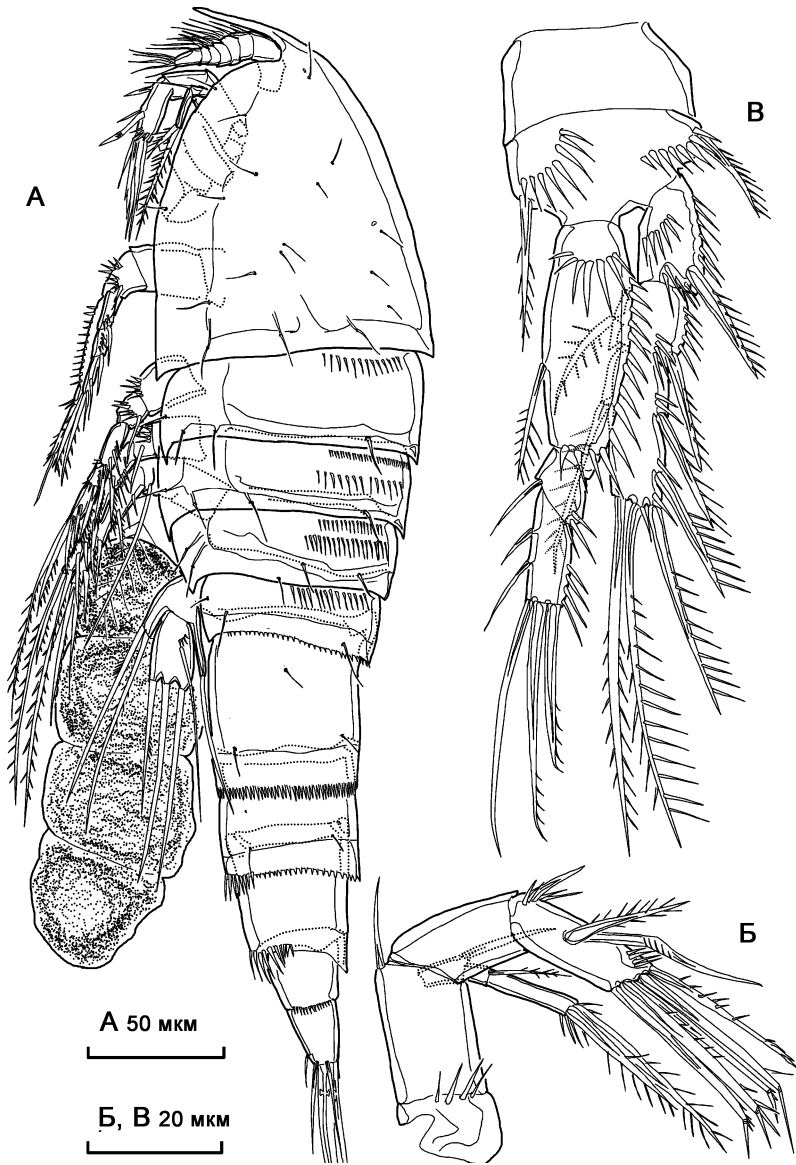


Рис. 5.17. *Klieosoma spinosum* Hicks et Schriever, 1985: А — габитус; Б — антенна; В — P1.

Первая пара ног с 3-сегментными ветвями, эндоподит хватательного строения, эндоподит-1 удлиннен (отношение длины к ширине равно 2,6), в 1,35 раза короче экзоподита, терминальные щетинки эндоподита-3 с удлинненно-крючковидными окончаниями.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.322	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.322	1.1.221

Распространение. Северное море. В Белом море найден в окрестностях Беломорской биологической станции МГУ (Еремеевский порог, смыв с красных водорослей).

5.4. Надсемейство *Idyanthidimorpha* Seifried, 2003

5.4.1. Замечания по таксономии

По ревизии С. Зейфрид (Seifried, 2003), в состав надсемейства входят Zosimidae Seifried, 2003 и Idyanthidae Lang, 1944 (рис. 5.37).

Положение рода *Zosime* в системе гарпактикоид постоянно изменялось, до работы К. Ланга (Lang, 1948) этот род различные авторы сближали с Ectinosomatidae и Cerviniidae. К. Ланг (Lang, 1948) отнес *Zosime* к подсемейству Idyanthinae (Tisbidae) на основании единственного апоморфного признака, проясняющего прояснить таксономическое положение рода — строения эндоподита второй пары ног самца, два дистальных сегмента которого срастаются и терминально развивается крючковидный отросток. Подобное строение эндоподита характерно также для родов *Idyanthe* Sars, 1909 и *Tachidiella* Sars, 1909.

Позже Ф.Пор (Por, 1967) включал *Zosime* в Tachidiidae, но это не было принято другими авторами.

Наконец, С. Зейфрид (Seifried, 2003) выделила род *Zosime* (и близкие рода *Pseudozosime* и *Peresime*) в Zosimidae.

Исследование науплиуса *Zosime valida* Sars, 1919, представленное в данной работе, позволяет подтвердить правомерность выделения рода *Zosime* в отдельное семейство гарпактикоид. Науплиус I характеризуется наличием целого ряда плезиоморфных черт, не свойственных группе Ectanechentera *sensu* Lang, 1948: а) второй сегмент антеннулы несет ряды шипиков и незначительные перетяжки, соответствующие границам второго–третьего (в средней части сегмента) и третьего–четвертого (дистальный дорзальный угол сегмента) сегментов Polyarthra, у других Harpacticoida Oligoarthra второй антеннулярный сегмент не имеет следов анцестрального подразделения; б) терминальная щетинка эндоподита антенны не когтевидная, среди исследованных науплиусов Harpacticoida Oligoarthra такое строение наблюдается у представителей Ectinosomatidae и Neobrachiidae, а также у рода *Euterpina* Norman, 1903 (Dahms, 1990), у науплиусов Tisbidae *sensu stricto* эта щетинка имеет выраженное когтевидное строение; в) экзоподит антенны 5-сегментный, среди описанных науплиусов Harpacticoida Oligoarthra 5-сегментный экзоподит наблюдается только у *Pseudotachidius* sp. (Dahms, 1990).

По ревизии С. Зейфрид (Seifried, 2003), Zosimidae, вместе с Idyanthidae составляет Idyanthidimorpha, характеризующееся, в частности, наличием полового диморфизма в последнем сегменте эндоподита второй пары ног.

5.4.2. Zosimidae Seifried, 2003

Род *Zosime* Boeck, 1872

Zosime valida Sars, 1919

Рис. 5.18–5.22.

Zosime valida Sars, 1919: 22, таб. XIV; Lang, 1948: 406, илл. 178 (4).

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело цилиндрическое, слабо сужающееся к заднему концу с сильно выраженными границами между сегментами. Длина тела 550 мкм. Кутикула с выраженной скульптурой (рис. 5.21А). Зад-

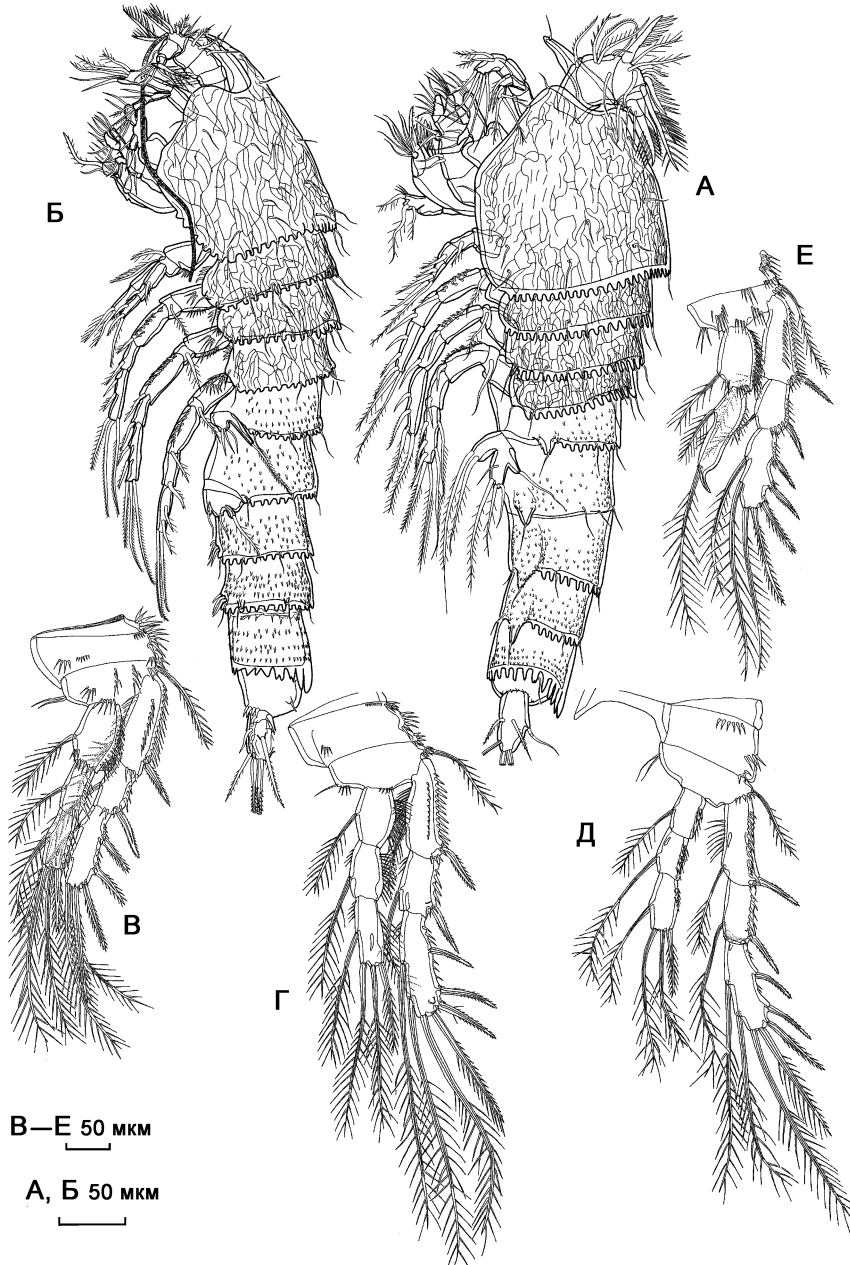


Рис. 5.18. *Zosime valida* Sars, 1919, самка (А, В—Д), самец (Б,Е): А, Б — внешний вид; В — P2; Г — P3; Д — P4; Е — P2.

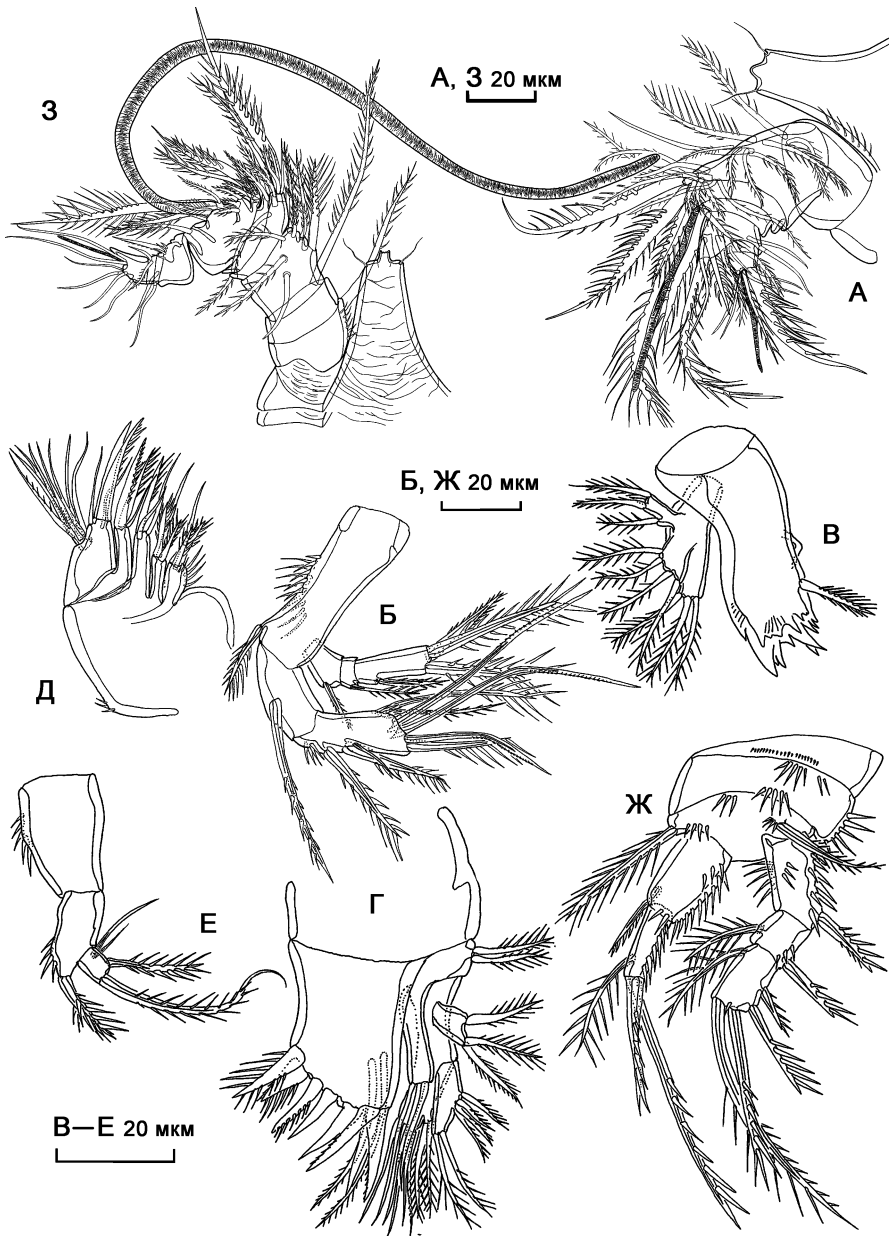


Рис. 5.19. *Zosime valida* Sars, 1919, самка (А–Ж), самец (В): А, З — антеннула; Б — антенна; В — мандибула; Г — максиллула; Д — максилла; Е — максиллипеда; Ж — P1.

ние края сегментов с рядами конических отростков. Сегменты уросомы с мощными латероventральными выростами.

Рострум треугольный, несет пару сенсилл в дистальной части, между сенсиллами располагается небольшой выступ. Генитальный двойной сегмент с четко вы-

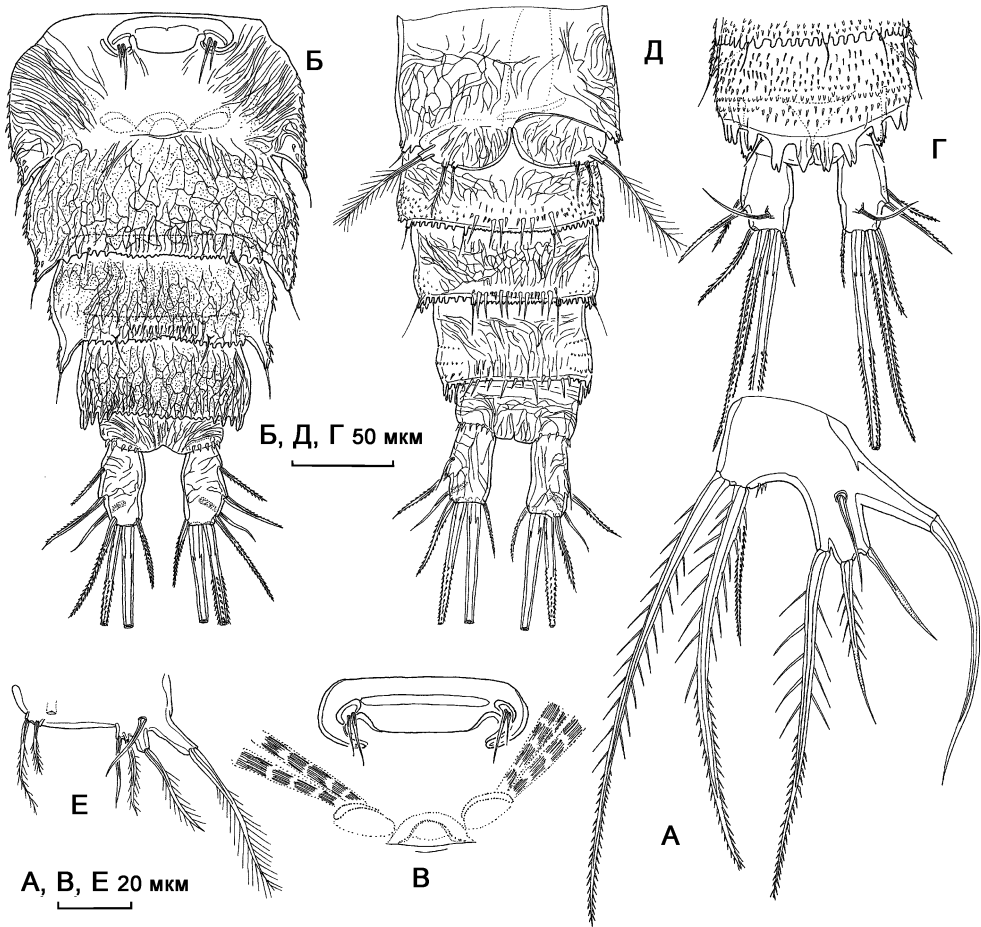


Рис. 5.20. *Zosime valida* Sars, 1919, самка (А–Г), самец (Д,Е): А, Е — P5; Б, Д — abdomen, вентрально; В — генитальное поле; Г — задний конец тела.

раженным подразделением на исходные 2 сегмента. Генитальное поле с копулятивной порой, смещенной дистально от основания шестой пары ног, дополнительные поры и семяприемники не наблюдаются.

Преданальный сегмент несет мощный псевдооперкулум с рядом крупных отростков (рис. 5.21Б). Фуркальные ветви цилиндрические, отношение длины к ширине равно 1,35.

Антеннула 7-сегментная, сильно укороченная, большинство щетинок с вооружением из шпиков. Формула вооружения антеннулы: [1]; [17]; [4]; [1 + эстетаск]; [6]; [2]; [7 + эстетаск].

Антенна. Базис удлинненный, несет внутренний ряд сетул и щетинку. Экзоподит 3-сегментный, первый и второй сегменты несут по 1 оперенной щетинке, третий сегмент с 4 щетинками. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент с единственной мощной щетинкой, второй несет 3 латеральных шипа, 1 терминальный шип, 3 геникулирующих щетинки и 2 внешних щетинки.

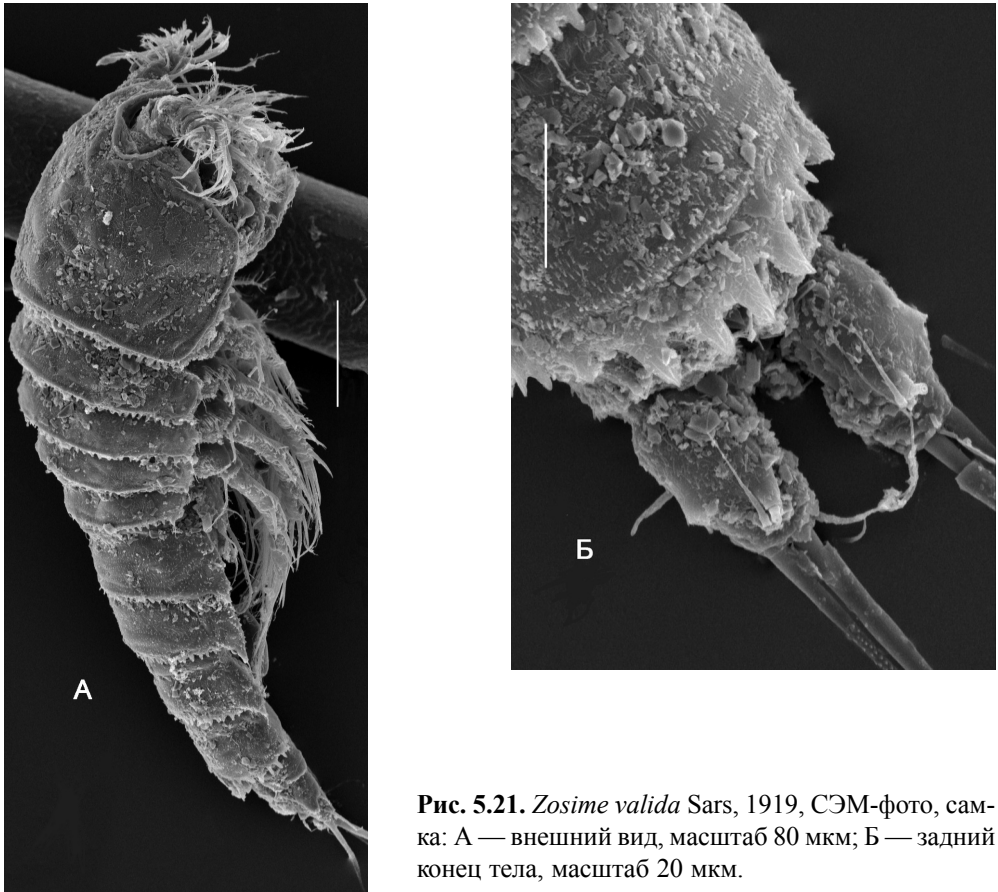


Рис. 5.21. *Zosime valida* Sars, 1919, СЭМ-фото, самка: А — внешний вид, масштаб 80 мкм; Б — задний конец тела, масштаб 20 мкм.

Мандибула. Кокса массивная, гнатобаза несет 5 мощных зубов. Мандибулярный щупик двуветвистый, при этом сегментация слабо выражена. Эндит базиса несет 3 мощных щетинки. Эндоподит несет 4 щетинки, экзоподит несет 3 щетинки.

Максиллула. Прекокса с мощным артритом, несущим 8 шипов и 2 щетинки на передней стороне. Кокса небольшая, с экзитом, представленным 2 щетинками и эндитом вооруженным 2 щетинками и рядом шипиков. Базис удлинённый цилиндрический, с эндитом, вооруженным 5 щетинками в 2 группах. Экзоподит и эндоподит 1-сегментные, снабжены 6 и 3 щетинками, соответственно.

Максилла. Синкокса несет 4 эндита, вооруженных 3 щетинками каждый, и ряд шипиков. Проксимальный эндит несет также 1 ряд шипиков. Базис несет 2 мощных когтевидных и 2 простых щетинки. Эндоподит 1-сегментный с 8 щетинками.

Максиллипеда. Базис несет единственную щетинку. Эндоподит 1-сегментный, несет 1 длинную, вооруженную шипиками, терминальную щетинку, 1 субтерминальную щетинку и 2 меньших щетинки при основании.

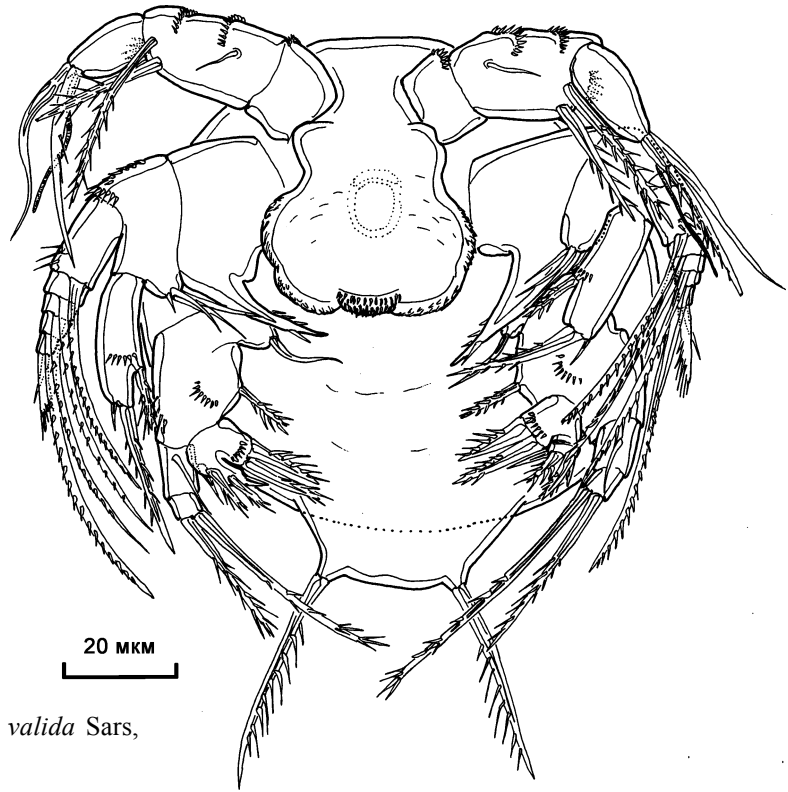


Рис. 5.22. *Zosime valida* Sars, 1919, науплиус I.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.122	1.120
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.121
Третья пара ног	1.1.223	1.1.121
Четвертая пара ног	1.1.223	1.1.121

Пятая пара ног. Базисэндоподит срастается с экзоподитом, лопасть экзоподита несет 3 краевые щетинки и 1 щетинку на передней поверхности при основании лопасти. Лопасть эндоподита несет 2 щетинки.

Самец. Длина тела 565 мкм. Половой диморфизм в строении антеннул, эндоподита второй пары ног, пятой и шестой парах ног, в форме сегментов уросомы и в генитальной сегментации.

Антеннула 10-сегментная (рис. 5.193). Формула вооружения антеннулы: [1]; [1]; [8]; [7]; [2]; [14 + эстетаск]; [1]; [2]; [2]; [6 + эстетаск].

Второй и третий сегменты эндоподита второй пары ног самца (рис. 5.18E) срастаются в единый сегмент, несущий 1 внутреннюю щетинку, 1 терминальную щетинку и короткий изогнутый терминальный отросток.

Вооружение пятой пары ног как у самки, лопасти экзоподита и эндоподита имеют меньший размер.

Шестая пара ног. Асимметричная, представлена парой пластинок, левая срастается с сегментом, каждая пластинка несет по 2 голых и 1 оперенную щетинки.

Науплиус I (рис. 5.22). Общая длина тела 100 мкм, максимальная ширина 90 мкм. Тело овальное, светло-серое. Лабрум мощный с боковыми и центральной ло-

пастями, покрытыми мелкими шипиками. Задний конец тела вооружен одной парой щетинок. Антеннула 3-сегментная, первый сегмент с 1 рядом шипиков, второй сегмент несет 2 ряда шипиков в средней части, 1 дистальный ряд шипиков, 1 щетинку в проксимальной части и 2 мощные, покрытые шипиками, дистальные щетинки, третий сегмент вооружен 2 щетинками и эстетаском.

Антенна. Режущий отросток коксы хорошо выражен, несет короткие шипики. Базис снабжен 4 внутренними щетинками. Экзоподит 5-сегментный, первый–четвертый сегменты несут по 1 длинной щетинке, последний сегмент вооружен гребенчатым шипом и короткой щетинкой. Эндоподит 1-сегментный, несет ряд шипиков, 1 внутренний шип, 1 терминальный шип и 1 короткую субтерминальную щетинку.

Мандибула. Кокса слабо выражена, с эндитом, вооруженным 1 щетинкой. Базис широкий, с единственной внутренней оперенной щетинкой. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент с 1 щетинкой, второй — с 1 длинной терминальной щетинкой и 1 коротким шипом. Эндоподит двулопастной, внутренняя лопасть с 2 мощными шипами, внешняя лопасть — с 4 шипами.

Характерными признаками данного вида являются: отношение длины к ширине фуркальных ветвей, равное 1,35 и лопасть эндоподита P5 самки, снабженная только 2 щетинками.

Распространение. Побережье Северной Европы, Земля Франца-Иосифа. Вид обитает на илистых грунтах, в Белом море отмечен на глубинах 30–100 м.

5.4.3. *Idyanthidae* Lang, 1944

Ключ для определения локальных видов

1. Эндоподит P1 2-сегментный 2
— Эндоподит P1 3-сегментный *Tachidiella sarsi* sp. n.
2. Антеннула длинная, длина второго, третьего и четвертого сегментов заметно превосходит их ширину *Idyanthe dilatata*
— Антеннула короткая, длина указанных сегментов не превышает ширину
..... *Idyella nilmaensis* sp. n.

Под *Idyanthe* Sars, 1909

Idyanthe dilatata Sars, 1905

Рис. 5.23.

Idyopsis dilatata Sars, 1905: 98, таб. LVII (1).

Idyanthe dilatata Sars, 1909: 23; Lang, 1948: 412, илл. 177 (5), 180 (2); Численко, 1967: 120–122, рис. 32.

Длина тела 450–550 мкм. Антеннула 8-сегментная. Длина 2, 3, 4 сегментов антеннулы примерно в 2 раза превосходит их ширину.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.221
Третья пара ног	1.1.323	1.2.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

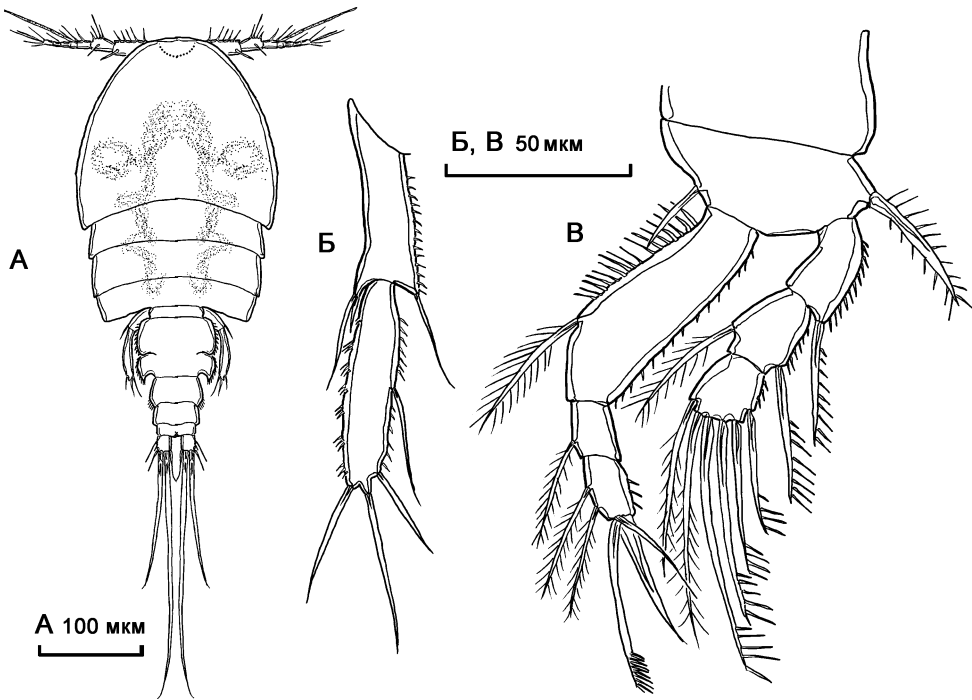


Рис. 5.23. *Idyanthe dilatata* Sars, 1905: А — габитус; Б — P5; В — P1 (по Численко, 1967).

Распространение. Побережья Норвегии и Великобритании, Белое море. Фитальный вид.

Род *Idyella* Sars, 1906

Idyella nilmaensis sp. n.

Рис. 5.24–5.25.

Описание. Самка. Тело уплощенное, с широким цефалотораксом и тораксом, сужающееся к уросоме. Уросома отграничена от просомы значительным сужением. Длина тела 450 мкм. Задние края цефалоторакса и двух первых тораксальных сегментов несут исчерченные зазубренные плевральные складки, средние части сегментов торакса покрыты мелкими шипиками. Сегменты уросомы несут ряды шипиков на боковых и задней стороне.

Рострум массивный, треугольный, сросшийся с цефалотораксом, несет пару сенсилл в последней трети и пару сенсилл у основания. Генитальный двойной сегмент с сильно выраженным подразделением на исходные 2 сегмента, первый субсегмент несет умеренно развитые латеральные крылья, второй заметно уже, с меньшими латеральными крыльями. Копулятивная пора на генитальном поле широкая, смещена назад от оснований шестой пары ног. По бокам от копулятивной поры присутствует пара мелких пор.

Основание анального сегмента незначительно погружено в преданальный, на преданальном сегменте развит псевдооперкулум, вооруженный рядом шипиков.

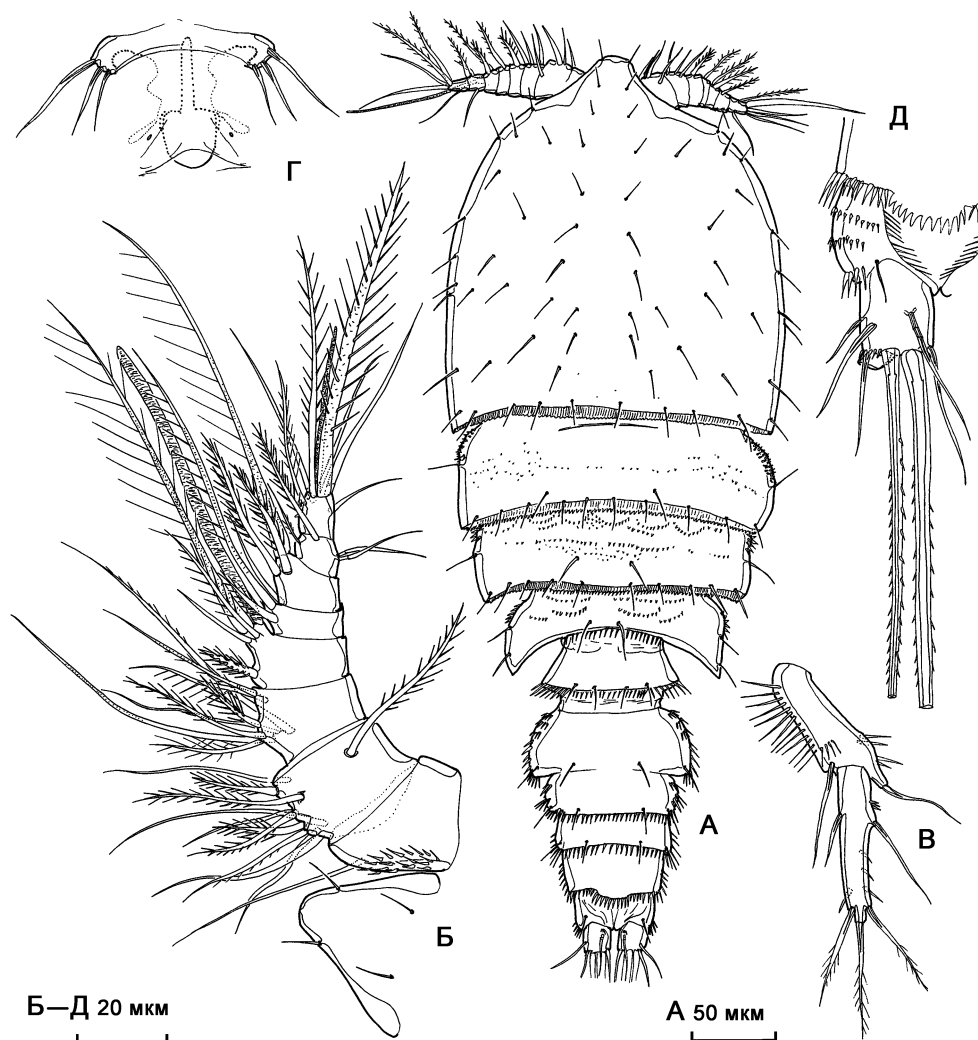


Рис. 5.24. *Idyella nilmaensis* sp. n., самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — P5; Г — генитальное поле; Д — фуркальная ветвь, дорзально.

Длина фуркальных ветвей приблизительно равна ширине. Задний внешний угол фуркальной ветви модифицирован в широкую трубчатую пору.

Антеннула 8-сегментная, несколько укороченная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [11]; [8]; [4 + эстетаск]; [2]; [4]; [4]; [7 + эстетаск].

Антенна. Базис несет несколько рядов шипиков и внутреннюю щетинку. Экзоподит 2-сегментный, каждый сегмент с 3 щетинками. Эндоподит-1 с единственной внутренней щетинкой, эндоподит-2 снабжен 3 внутренними щетинками (одна из которых геникулирующая), 4 терминальными геникулирующими щетинками и 3 субтерминальными простыми щетинками.

Мандибула. Кокса вытянутая, режущий край гнатобазы с 3 крупными двураздельными, 2 меньшими зубами и 2 шипами. Базис с эндитом, несущим 4 оперен-

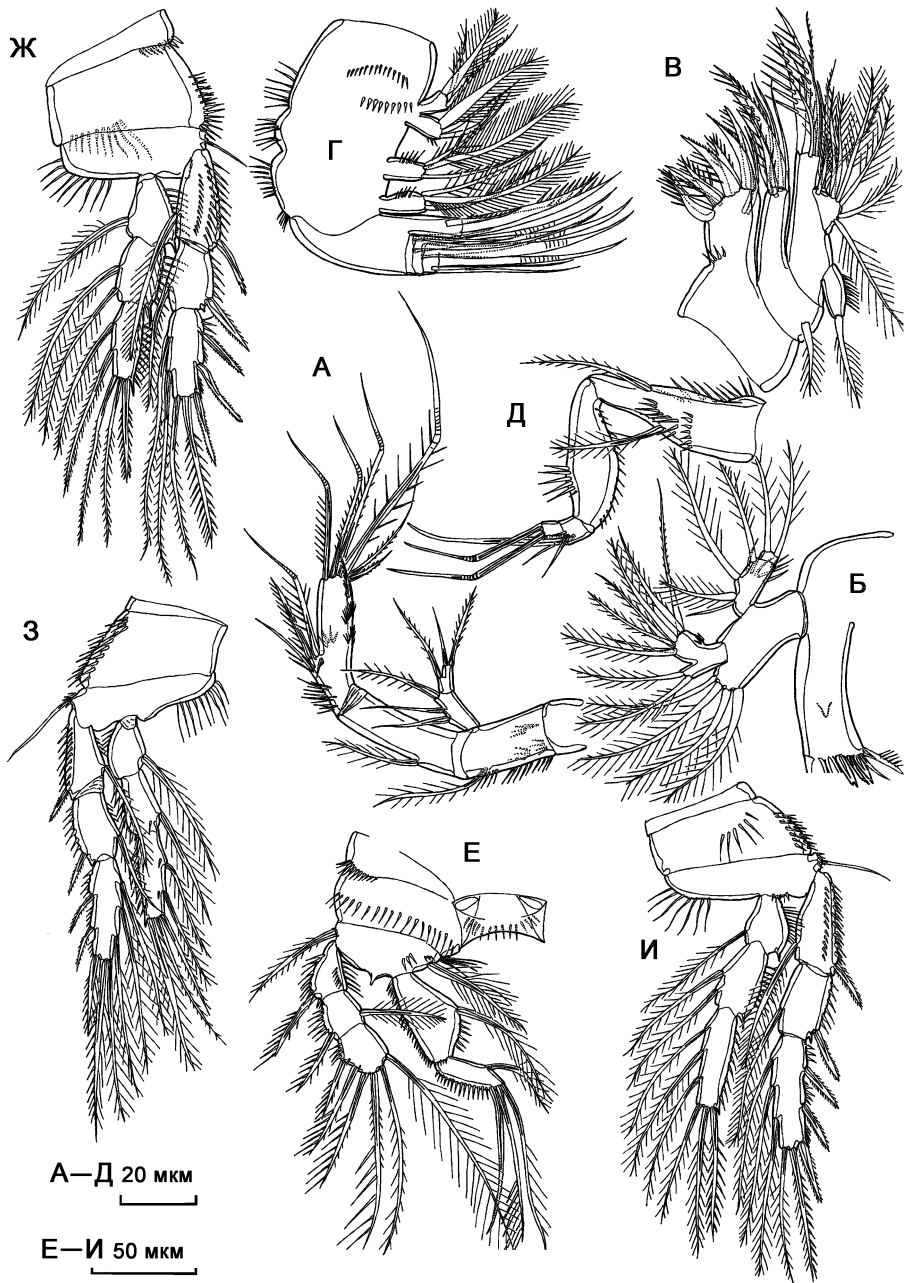


Рис. 5.25. *Idyella nilmaensis* sp. n., самка: А — антенна; Б — мандибула; В — максиллула; Г — максилла; Д — максиллипеда; Е — P1; Ж — P2; З — P3; И — P4.

ных щетинки. Эндоподит 1-сегментный, несет 2 внутренних и 6 терминальных щетинок. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент с 3 внутренними щетинками, второй — с 2 терминальными.

Максиллула. Прекоксальный артрит несет 8 шипов в 2 рядах, 2 щетинки на фронтальной поверхности и ряд шипиков. Кокса с экзитом, представленным единственной щетинкой, и эндитом, вооруженным 6 щетинками, 2 из которых мощные, покрытые шипиками. Эндит базиса несет 2 группы щетинок — 3 щетинки в проксимальной группе и 4 в дистальной, 2 наиболее дистальные щетинки мощные, вооружены гребенками из крупных шипиков. Экзоподит и эндоподит 1-сегментные, с 1 и 7 щетинками, соответственно.

Максилла. Синкокса с 4 эндитами, 2 проксимальных сближены при основании; каждый из эндитов несет по 3 щетинки, вооруженных сетулами или шипиками. Эндит базиса снабжен 2 длинными вооруженными щетинками и 1 меньшей добавочной щетинкой. Эндоподит 3-сегментный, первый сегмент с 4, второй с 2, третий с 3 длинными щетинками.

Максиллипеда. Синкокса удлинённая, несет 2 щетинки (на внешней и внутренней сторонах) и шипики. Базис вытянутый, несет внутренний и внешний ряды шипиков. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент с крупной когтевидной щетинкой, 2 мелкими щетинками и шипиком, второй сегмент с 2 длинными геникулирующими щетинками.

Первая пара ног. Прекокса крупная, треугольная, с рядом шипиков. Кокса с единственным рядом шипиков на передней стороне. Базис с пучком длинных внутренних шипиков, 2 рядами мелких шипиков, длинными оперенными внутренней и внешней щетинками. Экзоподит 3-сегментный, эндоподит 2-сегментный, первый сегмент эндоподита удлинённый, отношение длины к ширине равно 2 (измерена максимальная ширина). Второй сегмент эндоподита удлинённый (отношение длина/ширина 2,5), в 1,65 раза короче первого.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.121
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.221
Третья пара ног	1.1.323	1.2.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Пятая пара ног. Базиэндоподит слегка вытянутый, лопасть эндоподита слабо выражена, несет единственную щетинку и ряд длинных шипиков. Экзоподит удлинённый, отношение длины к ширине равно 4,7; несет 2 внешние, 2 внутренние и 1 терминальную щетинку.

Шестая пара ног. Входит в состав генитального поля, представлена парой пластинок, каждая из которых снабжена 3 щетинками.

Обсуждение. Исследуемый вид напоминает *Idyella major* Sars, 1920 общим габитусом, формой генитального двойного сегмента, относительной длиной фуркальных ветвей, но отличается относительной длиной эндоподита-1 первой пары ног и вооружением экзоподита пятой пары ног, несущему, в отличие от всех остальных видов рода, 1 внутреннюю щетинку (наличие 2 субтерминальных, 1 терминальной и 1 внешней щетинки типично для других видов рода *Idyella*).

Этимология. Вид назван по типовому местонахождению вблизи губы Нильма Карельского побережья Белого моря.

Распространение. Вид известен только из типового местообитания: Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, пролив Великая Салма, Крестовы о-ва, глубина 40 м, илистый грунт.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, Крестовы о-ва (66°31' с.ш., 33°11' в.д.), сублитораль.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 4 стеклах (Har22 – Har25): A1, A2 (Har22); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har23); P1 – P4 (Har24); уросома (Har25). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

Род *Tachidiella* Sars, 1909

Tachidiella sarsi sp. n.

Рис. 5.26, 5.27.

Описание. Самка. Тело слабо уплощенное, с широким цефалотораксом и тораксом, сужающееся к уросоме. Длина тела 360 мкм. Сегменты уросомы несут многочисленные ряды мелких шипиков и ряд более крупных шипиков вдоль заднего края сегмента.

Генитальный двойной сегмент с хорошо выраженным подразделением на исходные 2 сегмента. Копулятивная пора на генитальном поле узкая, заметно смещена назад от оснований шестой пары ног. Ширина фуркальных ветвей в 1,7 раза превосходит длину. Рострум крупный, отделенный в основании от цефалоторакса, несет пару сенсилл в дистальной части.

Антеннула 7-сегментная, короткая. Эстетаски на четвертом и седьмом сегментах. Формула вооружения антеннулы: [1]; [11]; [8]; [4 + эстетаск]; [2]; [4]; [4]; [7 + эстетаск].

Антенна. Базис несет ряд шипиков и внутреннюю щетинку. Экзоподит 3-сегментный, первый сегмент с 2, второй — с 1, третий с 3 щетинками. Эндоподит-1 без вооружения, эндоподит-2 снабжен 3 внутренними щетинками (одна из которых геникулирующая), 4 терминальными геникулирующими щетинками и 3 субтерминальными простыми щетинками.

Мандибула. Кокса слегка вытянута, режущий край гнатобазы с 5 зубами и щетинкой. Базис вооружен 4 оперенными щетинками. Эндоподит 2-сегментный, эндоподит-1 с 2 внутренними щетинками, эндоподит-2 с 5 терминальными. На 1-сегментном экзоподите, расположены 4 внутренних и 2 терминальных щетинки.

Максиллула исследуемого экземпляра была сильно повреждена, в связи с чем не представляется возможным привести ее описание.

Максилла. Синкокса с 4 эндитами, проксимальный с 2, остальные с 3 шипами. Эндит аллобазиса несет 1 мощный шип и 2 щетинки при его основании. Эндоподит 3-сегментный, первый сегмент с 3, второй с 2, третий с 2 мощными щетинками.

Максиллипеда. Синкокса удлинённая, несет 1 мощную длинную щетинку, вооруженную шипиками. Базис овальный, вооружен внутренним рядом крупных конических шипиков и внутренней щетинкой. Эндоподит 2-сегментный, второй сегмент слабо отделен от первого. Первый сегмент с 1 когтевидной щетинкой, 2 мелкими щетинками, второй сегмент с 2 длинными геникулирующими щетинками.

Первая пара ног. Экзоподит 3-сегментный, сегменты примерно равной длины. Эндоподит 3-сегментный, в 1,38 раза длиннее экзоподита. Первый и третий сегменты эндоподита слабо удлинены (отношение длина/ширина 1,65 для первого и 2,9 для второго сегмента).

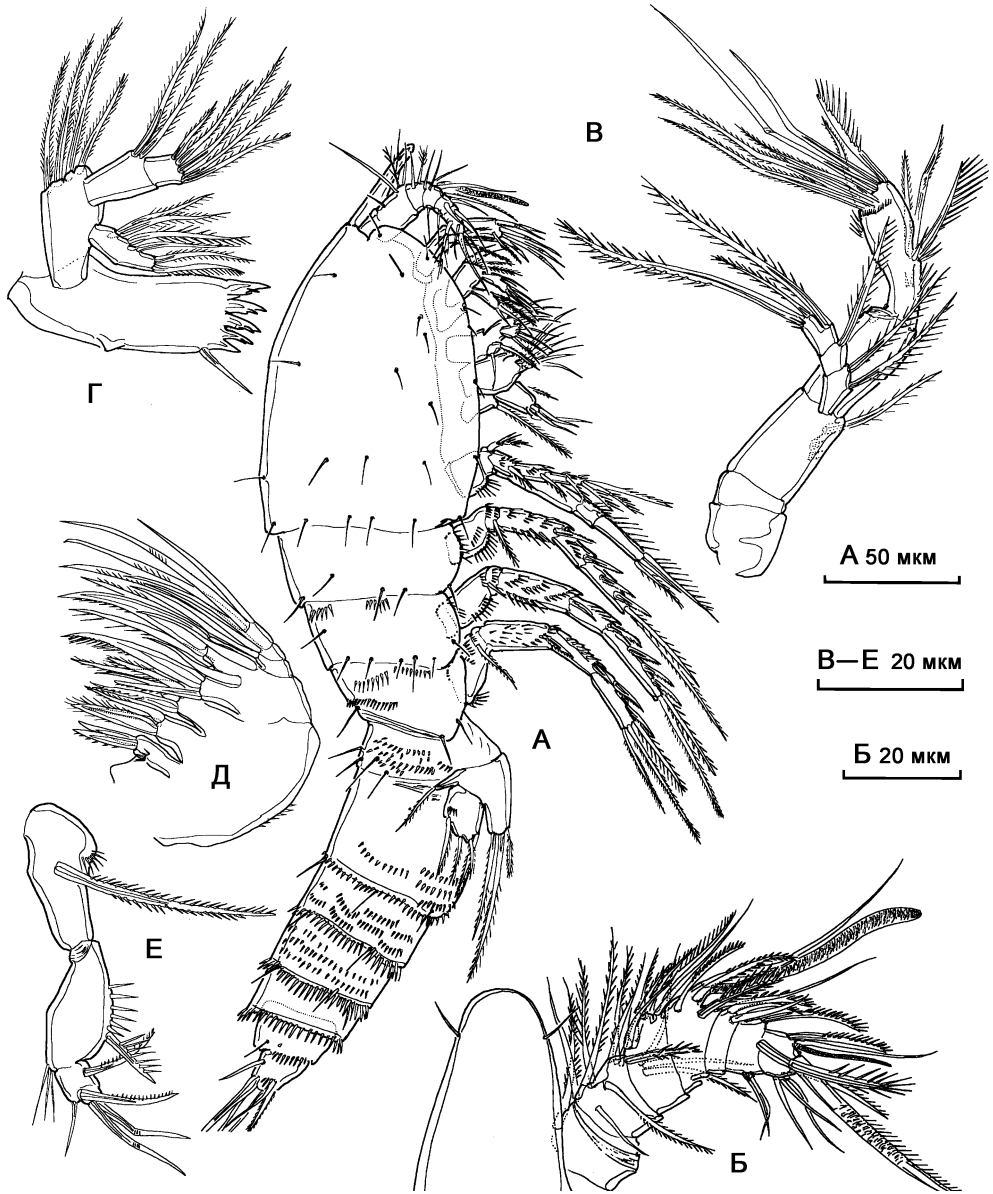


Рис. 5.26. *Tachidiella sarsi* sp. n., самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максилла; Е — максиллипеда.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.222	1.1.021
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.121
Третья пара ног	1.1.323	1.2.221
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

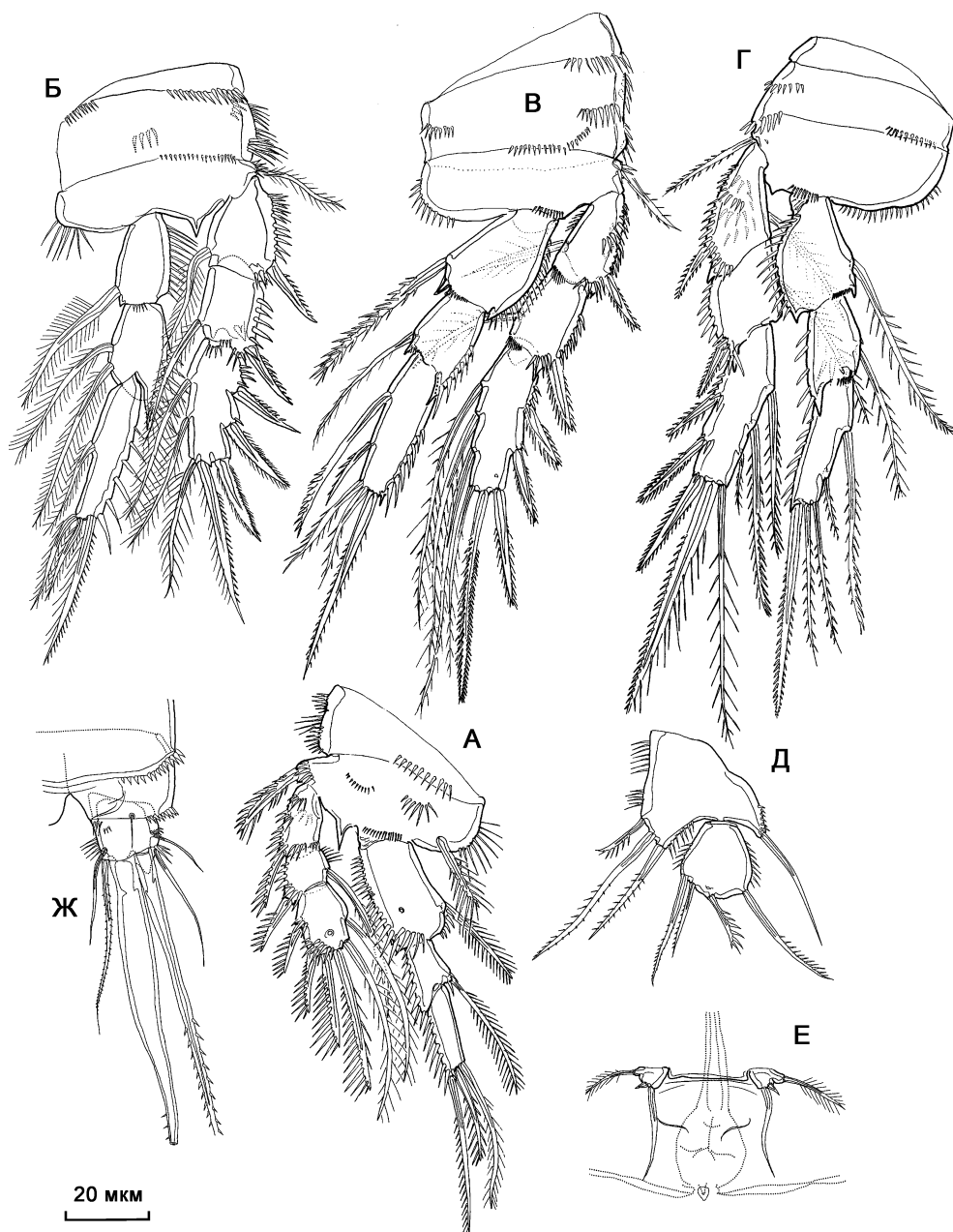


Рис. 5.27. *Tachidiella sarsi* sp. n., самка: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — P5; Е — фуркальная ветвь; Ж — генитальное поле.

Пятая пара ног. Базиэндоподит несет 3 щетинки, внутренняя короткая. Экзоподит круглый, с 4 щетинками.

Шестая пара ног. Входит в состав генитального поля, представлена парой пластинок, каждая из которых снабжена 1 длинной оперенной внешней щетинкой и 1 коротким шипом.

Обсуждение. От двух известных видов рода *Tachidiella* новый вид отличается 7-сегментной антеннулой (8-сегментная у остальных видов), 3-сегментным экзоподитом антенны, 2-сегментным эндоподитом мандибулы, наличием только 2 щетинок на эндоподите-3 третьей пары ног, иной формой экзоподита пятой пары ног

Этимология. Вид назван в честь норвежского зоолога Г. Сарса.

Распространение. Вид известен только из типового местообитания: Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, пролив Великая Салма, глубина 90 м, илистый грунт; Кандалакшский залив, глубина 250 м.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, пролив Великая Салма (66°30' с.ш., 33°22' в.д.), сублитораль.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 2 стеклах (Har26, Har27): A1, A2, Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har26); P1 – P4, уросома (Har27). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

5.5. Надсемейство Tachidiomorpha Lang, 1948

5.5.1. Tachidiidae Sars, 1909

Ключ для определения локальных видов

1. Экзоподит-3 P1 с 5 щетинками *Tachidius discipes*
— Экзоподит-3 P1 с 6 щетинками 2

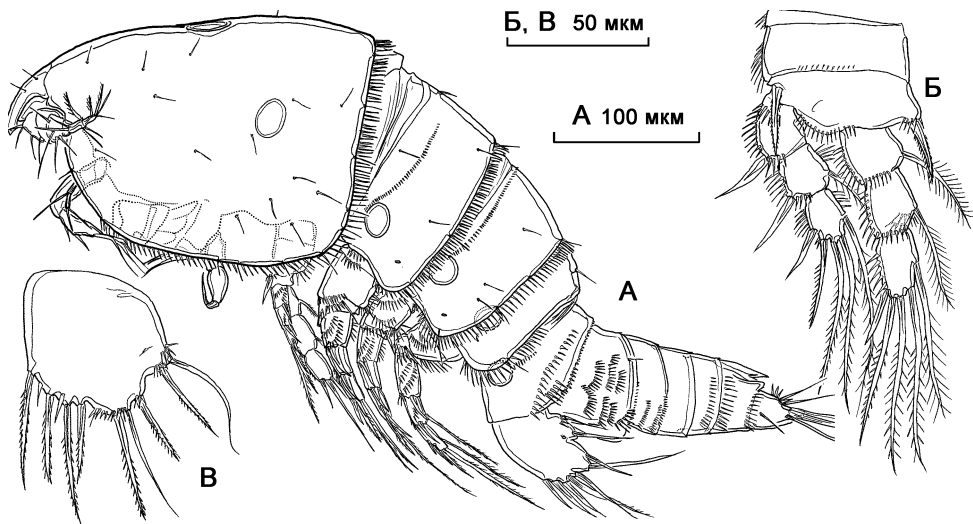


Рис. 5.28. *Tachidius discipes* Giesbrecht, 1881, самка: А — внешний вид; Б — P1; В — P5.

2. Сегмент, несущий пятую пару ног, снабжен нухальными органами, эндоподиты-1 P1–P4 обычного размера, несут по внутренней щетинке *Geeopsis incisipes*
 — Сегмент, несущий пятую пару ног, лишен нухальных органов, эндоподиты-1 P1–P4 представлены небольшими сегментами, не несущими щетинок
 *Microarthridion littorale*

Род *Tachidius* Lilljeborg, 1853

Tachidius discipes Giesbrecht, 1881

Рис. 5.28.

Tachidius brevicornis Lilljeborg, 1853: 196, илл. XXII (12–16), XXIII (1, 2, 9); Sars, 1909: 328, таб. CCXVI–II, CCXIX.

Tachidius discipes Giesbrecht, 1881: 255; Lang, 1948: 292–294, илл. 143 (1); Численко, 1967: 100–102, рис. 20.

Длина тела 450–550 мкм. Антеннула 8-сегментная. Длина 2, 3, 4-го сегментов антеннулы примерно в 2 раза превосходит их ширину.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.221
Третья пара ног	1.1.323	1.2.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Распространение. Побережья Норвегии и Великобритании, Белое море. Эпибентосный вид, обитает на литорали, обычно в опресненных зонах.

Род *Geeopsis* Huys, 1996

Geeopsis incisipes (Klie, 1913)

Рис. 5.29.

Tachidius incisipes Klie, 1913: 38, илл. 20–24; Gurney, 1932: 19, 23, 28, илл. 396–419; Lang, 1948: 293–294, илл. 143–142.

Tachidius longicornis Olofsson, 1917: 34, табл. VII. рис. 2.

Geeopsis incisipes Huys et al., 1996: 228–229, рис. 90.

Самка. Тело со слегка расширенным цефалотораксом, сужающееся к заднему концу, с заметной перетяжкой в месте сочленения просомы и уросомы. Кутикула богато орнаментирована — торакальные сегменты с рядами миниатюрных шипиков в проксимальной части, сегменты уросомы снабжены рядами шипиков в средней части, задние края всех сегментов несут ряд длинных шипиков, боковые стороны цефалоторакса и сегментов тела имеют мелкие поры. Нухальные органы расположены на цефалотораксе (1 пара и 1 непарный), на 1–4-м сегментах торакса и на первом сегменте уросомы (по 1 паре). Длина тела 535 мкм. Рострум не отделен от цефалоторакса, несет 2 пары сенсилл.

На генитальном поле расположена копулятивная пора крайне малого диаметра, от которой внутрь тела ведет извитой канал. Конечности шестой пары несут по единственной щетинке каждая.

Фуркальные ветви цилиндрические, отношение длины к ширине равно 1,68.

Антеннула 9-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [9]; [5 + эстетаск]; [2]; [4]; [2]; [2]; [7 + эстетаск].

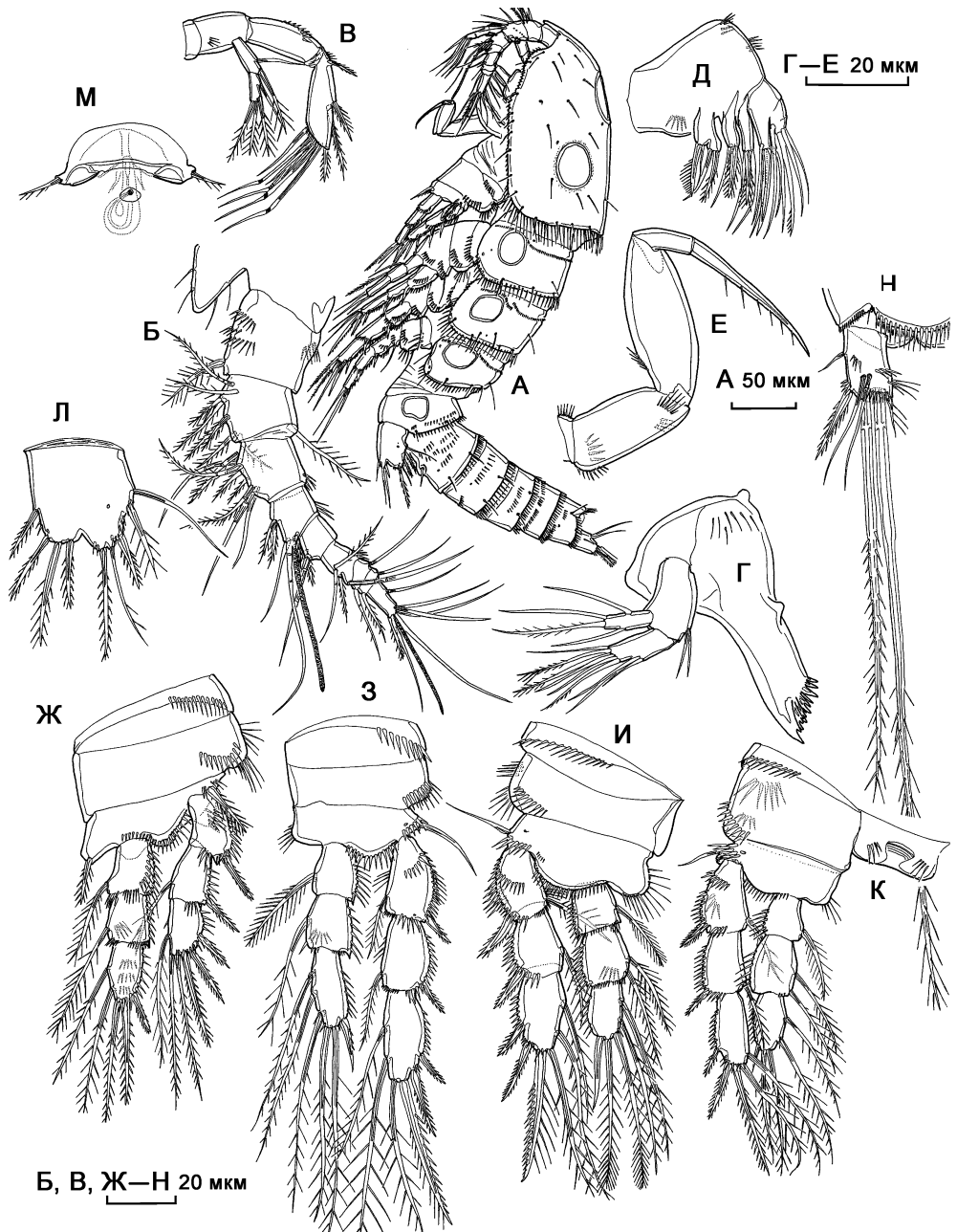


Рис. 5.29. *Geeopsis incisipes* (Klie, 1913), самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максилла; Е — максиллипеда; Ж — P1; З — P2; И — P3; К — P4; Л — P5; М — генитальное поле; Н — фуркальная ветвь.

Антенна. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент с 2, второй — с 4 щетинками. Эндоподит 2-сегментный.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.221
Вторая пара ног	1.1.222	1.1.321
Третья пара ног	1.1.222	1.2.311
Четвертая пара ног	1.1.122	1.2.221

Пятая пара ног. Базисэндоподит сростается с экзоподитом в двулопастную пластинку, несущую по 4 щетинки и пору на каждой из лопастей.

Распространение. Вид отмечен у берегов Шпицбергена (Olofsson, 1917), Германии (Klie, 1913), и Англии (Gurney, 1932); в Российской Арктике указан для Новой Земли (Яшнов, 1925). В Белом море известен из эстуария р. Песчаная (Канда-лакшский залив, Кольский берег, Колвица). Эпибентосный вид, обитает на литорали, обычно в опресненных зонах.

Род *Microarthridion* Lang, 1944

Microarthridion littorale (Poppe, 1881)

Tachidius littoralis Poppe, 1881: 149, таб. VI, илл. 1–12; Gurney, 1932: 19, 23, 28, илл. 396–419; Lang, 1948: 293–294, илл. 143–142.

Microarthridion littorale Lang, 1948: 295–296, илл. 144 (1); Huys, et al., 1996: 226, рис. 89.

Длина тела 450–570 мкм. Нухальные органы на первом сегменте уросомы отсутствуют.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	0.1.221
Вторая пара ног	0.1.222	0.2.221
Третья пара ног	0.1.222	0.2.321
Четвертая пара ног	0.1.122	0.1.221

Пятая пара ног самки представлена небольшой пластинкой с 4 щетинками.

Распространение. Побережье Северной Европы, Белое море. Эпибентосный вид, обитает на литорали, обычно в опресненных зонах.

5.5.2. Harpacticidae Sars, 1904

Ключ для определения локальных родов и видов

1. Тело широкое, уплощенное, внешние шипы экзоподитов-1 P2–P4 длинные, щетинковидные (рис. 5.33В, Г) *Zaus* (кроме *Z. goodsiri*)...4
— Тело слабо уплощенное или не уплощено, внешние шипы экзоподитов-1 P2–P4 короткие 2
2. Экзоподит второй антенны 4-сегментный *Tigriopus brevicornis*
— Экзоподит второй антенны 2-сегментный 3
3. Длина фуркальных ветвей в 2 раза превышает ширину, сегменты уросомы с направленными назад латеральными отростками *Zaus goodsiri*
— Длина фуркальных ветвей не превосходит ширину, сегменты уросомы без таких отростков *Harpacticus*...6
4. Тело широкое, сильно уплощенное, почти округлое в дорзальной проекции, с красноватыми полосами у живых экземпляров *Zaus abbreviatus*
— Тело менее широкое (рис. 5.32А) 5
5. Экзоподит P5 значительно удлинненный, заостряющийся к концу и слегка изогнутый (рис. 5.33Д) *Zaus aurelii*

- Экзоподит P5 короче (рис. 5.33И) *Zaus caeruleus*
 6. Тело сплющено с боков, антеннула 8-сегментная *Harpacticus chelififer*
 — Тело не сплющено с боков, антеннула самки 9-сегментная 7
 7. Эндоподит P1 3-сегментный, эндоподит-2 P2 с 2 щетинками
 *Harpacticus uniremis*
 — Эндоподит P1 2-сегментный, эндоподит-2 P2 с 1 щетинкой 8
 8. Третий и четвертый сегменты уросомы самки с вентральными рядами шипиков
 *Harpacticus littoralis*
 — Третий и четвертый сегменты уросомы самки без вентральных рядов шипиков,
 вентролатеральные ряды присутствуют *Harpacticus giesbrechti*

Род *Harpacticus* Milne-Edwards, 1840

Harpacticus chelififer (O.F. Müller, 1776)

Cyclops chelififer Müller, 1776: 200.

Harpacticus chelififer Brady, 1880: 146 (part), рис. LXIV (9, 10), LXV (4); Lang, 1948: 319, рис. 149 (1), 150 (1); Численко, 1967: 102–104, рис. 22; Huys et al., 1996: 284, рис. 110.

Вид характеризуется сплюсненным с боков телом и 8-сегментной антеннулой.

Длина тела 900 мкм.

Эндоподит первой пары ног несет только 1 терминальный коготь.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

В Белом море обнаружен В.А. Броцкой (1961) и Л.Л. Численко (1967).

Распространение. Побережье Европы от Средиземного до Белого моря, Исландия, атлантическое побережье Северной Америки. Фитальный вид.

Harpacticus uniremis Kroyer, 1842

Рис. 5.30А.

Harpacticus uniremis Kroyer, 1842: таб. 43, рис. 1; Lang, 1948: 319, рис. 149 (1), 150 (1); Численко, 1967: 102–104, рис. 22; Huys et al., 1996: 284, рис. 110.

Длина тела 1150–1500 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Вид характеризуется наличием 2 рядов шипиков на передней поверхности базиэндоподита пятой пары ног самки и крупным, выпуклым с боков, экзоподитом максиллулы.

Распространение. Побережье северной Европы, север атлантического побережья Америки, северная Пацифика. Вид обитает в фитали на литорали и верхней сублиторали, обычен на фукоидах, изредка отмечается в планктоне.

Harpacticus littoralis Sars, 1910

Harpacticus littoralis Sars, 1910: 363, таб. 8; Lang, 1948: 329, рис. 149 (4), 152 (1); Huys et al., 1996: 286, рис. 113, 114.

Длина тела 600–1000 мкм.

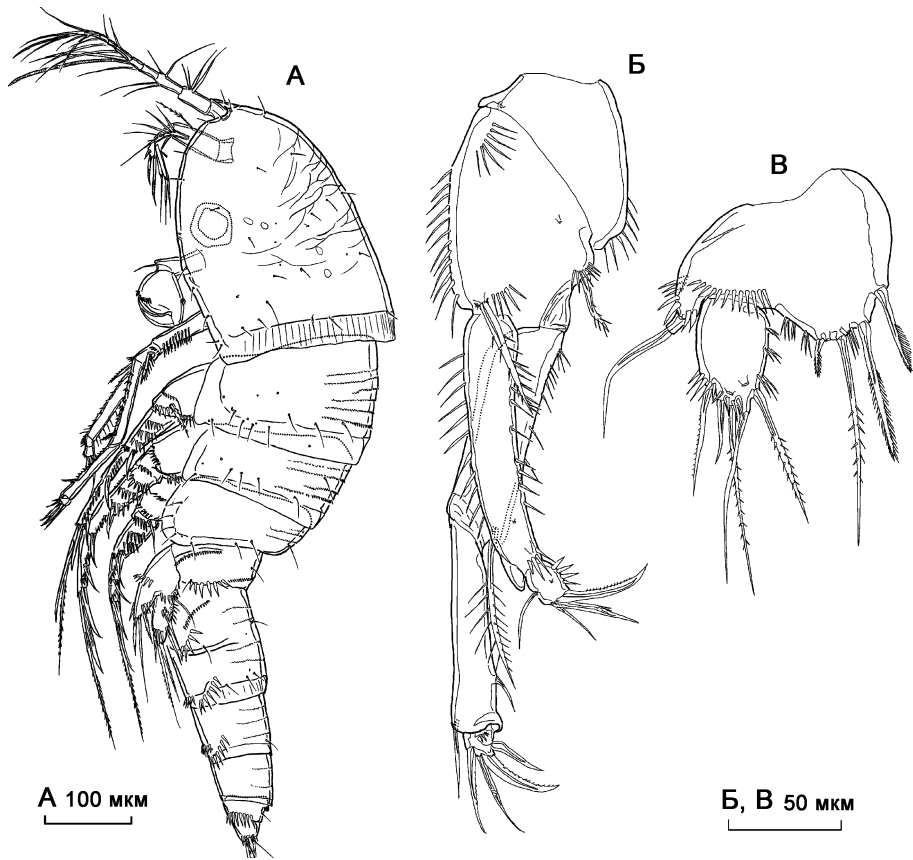


Рис. 5.30. *Harpacticus* spp.: А — *H. uniremis* Kroyer, 1842: внешний вид; Б, В — *H. giesbrechti* Klie, 1927: P1; P5.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Строение пятой пары ног (по Huys et al., 1996) практически совпадает с таковым у беломорских экземпляров *H. giesbrechti*. Данные виды различаются по наличию (*H. littoralis*) или отсутствию (*H. giesbrechti*) рядов шипиков на третьем и четвертом сегментах уросомы самки.

Для Белого моря указан В.А. Броцкой (1961), к сожалению, в своей работе она не приводит рисунков и описания, поэтому, учитывая меняющиеся границы между видами рода, сложно судить о правильности данного определения.

Распространение. Побережье Европы от Средиземного до Белого моря, средиземноморское побережье Алжира и Туниса, атлантическое побережье Северной Америки. Вид обитает в фитали на литорали и верхней сублиторали.

***Harpacticus giesbrechti* Klie, 1927**

Рис. 5.30Б, В.

Harpacticus chelife. Giesbrecht, 1881: 256.*Harpacticus giesbrechti* Klie, 1927: 8–9; Huys et al., 1996: 284, рис. 110.

Длина тела 900 мкм.

Формула вооружения плавательных ног как у *H. littoralis*.

Строение обнаруженной особи совпадает с рисунками и диагнозом, приведенными Р. Хесом (Huys et al., 1996). В качестве определятельных признаков данного вида можно использовать отсутствие вентральных рядов шипиков на третьем и четвертом сегментах уросомы и строение первой пары ног.

Распространение. Англия, Ирландия, Средиземное море. В Белом море вид найден на литорали около Беломорской биологической станции МГУ. Вид обитает в фитали на литорали и верхней сублиторали.

Род *Tigriopus* Norman, 1868***Tigriopus brevicornis* (O.F. Müller, 1776)**

Рис. 5.31.

Cyclops brevicornis Müller, 1776: 200.*Tigriopus brevicornis* Lang, 1948: 292–294, илл. 143 (1); Численко, 1967: 100–102, рис. 20.

Длина тела 700–1200 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.121
Третья пара ног	1.1.223	1.1.121
Четвертая пара ног	1.1.323	1.0.121

Распространение. Побережье Европы от Белого до Средиземного моря, побережье Алжира. Вид обитает в скальных ваннах.

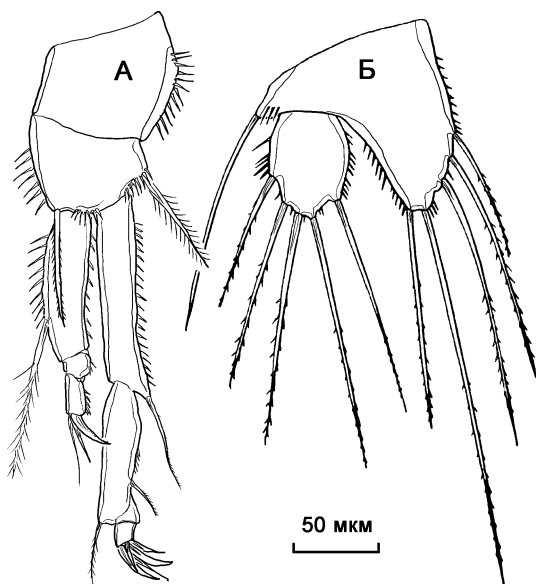


Рис. 5.31. *Tigriopus brevicornis* (O.F. Müller, 1776): А — P1; Б — P5.

Род *Zaus* Goodsir, 1845***Zaus abbreviatus* Sars, 1904**

Рис. 5.323.

Zaus abbreviatus Sars, 1904: 58, таб. XXXII.

Тело сильно уплощено и расширено, длиной 650 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Распространение. Побережье Северной Европы, Баренцево и Белое моря, атлантическое побережье Канады. Вид обитает в фитали в верхней сублиторали, часто на красных водорослях.

***Zaus aurelii* Poppe, 1884**

Рис. 5.32А–Ж, 5.33А–Ж.

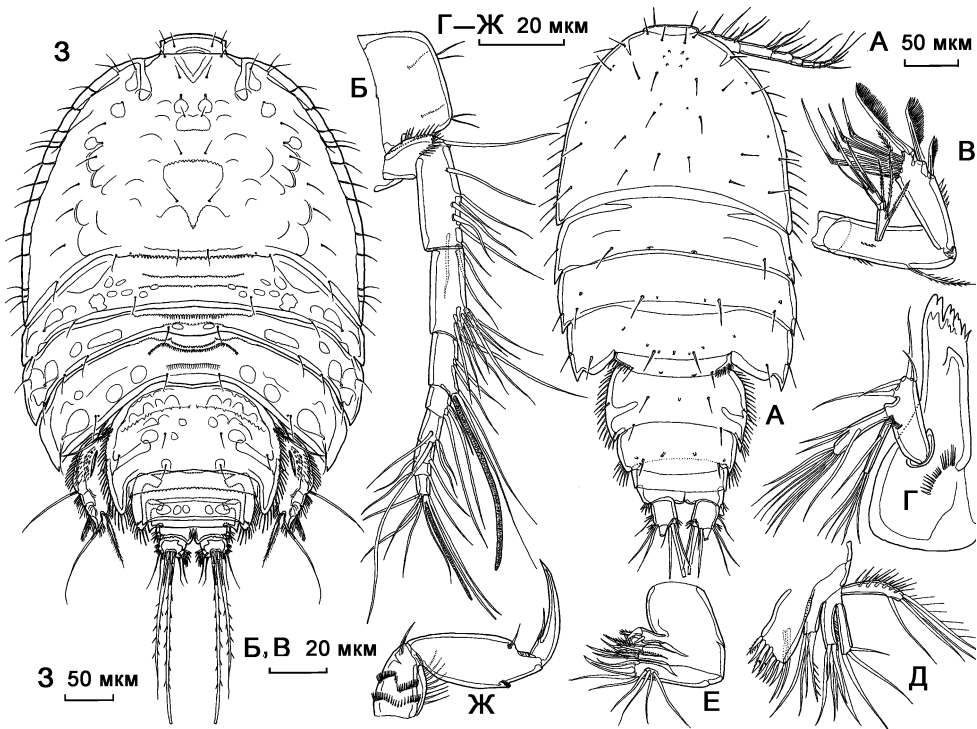
Zaus aurelii Poppe, 1884: 286, таб. XX (7–9), XXI (5–13); Lang, 1948: 351, илл. 160 (1).

Рис. 5.32. *Zaus* spp.: А–Ж — *Z. aurelii* Poppe, 1884, самка; *Z. abbreviatus* Sars, 1904, самка. А, З — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело широкое, сильно уплощено. Сегменты уросомы по краям вооружены шипиками. Длина тела 475 мкм. Рострум широкий, прямоугольный, отделен в основании от цефалоторакса, несет 3 пары сенсилл.

Длина фуркальных ветвей несколько меньше ширины, внешний угол ветви несет крупную трубчатую пору. Все фуркальные щетинки, включая первую, развиты, четвертая и пятая вооружены шипиками.

Антеннула 9-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [10]; [10]; [4 + эстетаск]; [3]; [4]; [2]; [7 + эстетаск].

Экзоподит антенны 2-сегментный (второй сегмент слабо подразделен на два). Первый сегмент с 2, второй с 4 щетинками. Эндоподит антенны вооружен 3 внутренними гребенчатыми шипами, 4 геникулирующими щетинками и 1 короткой щетинкой.

Мандибулярный щупик 2-ветвистый, базис несет 3 щетинки, эндоподит и экзоподит с 10 и 6 щетинками, соответственно.

Артрит максиллулы с 9 шипами и 2 щетинками на передней поверхности. Коксэндит с 4 щетинками, эндит базиса — с 6. Эндоподит и экзоподит максиллулы 1-сегментные вооружены 3 и 4 щетинками, соответственно.

Синкокса максиллы с 3 эндитами, каждый вооружен 3 шипами. Эндоподит максиллы полностью объединен с базисом, представлен 4 щетинками.

Базис максиллипеды овальный, выступ на его внутренней стороне небольшой, расположен вблизи основания эндоподита, несет щетинку. Эндоподит представлен когтем с 1 щетинкой при основании.

Первая пара ног сильно модифицированного хватательного строения. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 внешнюю щетинку. Второй сегмент на внешней стороне несет 1 шип, терминально вооружен 4 мощными загнутыми шипами, несущими густую гребенку из шипиков, 1 голый шип и 2 щетинки, одна из которых оперенная. Эндоподит 3-сегментный, первый сегмент с 1 внутренней щетинкой, второй не несет элементов вооружения, третий сегмент с 2 когтевидными шипами, один из которых несет гребенку шипиков, и с щетинкой.

Формула вооружения плавательных ног как у предыдущего вида.

Пятая пара ног. Лопасть эндоподита несет 4 щетинки, из которых вторая внешняя наиболее длинная (более чем в 3 раза превосходит остальные). Экзоподит несет 5 щетинок, расположенных в его дистальной части, и несколько рядов длинных шипиков.

В качестве отличительного признака вида можно указать длинный и слегка изогнутый экзоподит пятой пары ног.

Распространение. Вид ранее был известен только из района о. Кодьяк (Аляска), в Белом море вид найден в Кандалакшском заливе, мористая сторона о. Подкормежный, глубина 5 м. Вид обитает в фитали.

Zaus caeruleus Campbell, 1929

Рис. 5.333, И.

Zaus aurelii Sars, 1909: 19, таб. II (1–6).

Zaus sarsi Nicholls, 1942: 122, рис. 1.

Zaus caeruleus Campbell, 1929: 325, таб. II (4), таб. III (1–2); Huys et al., 1996: 275–276, рис. 109.

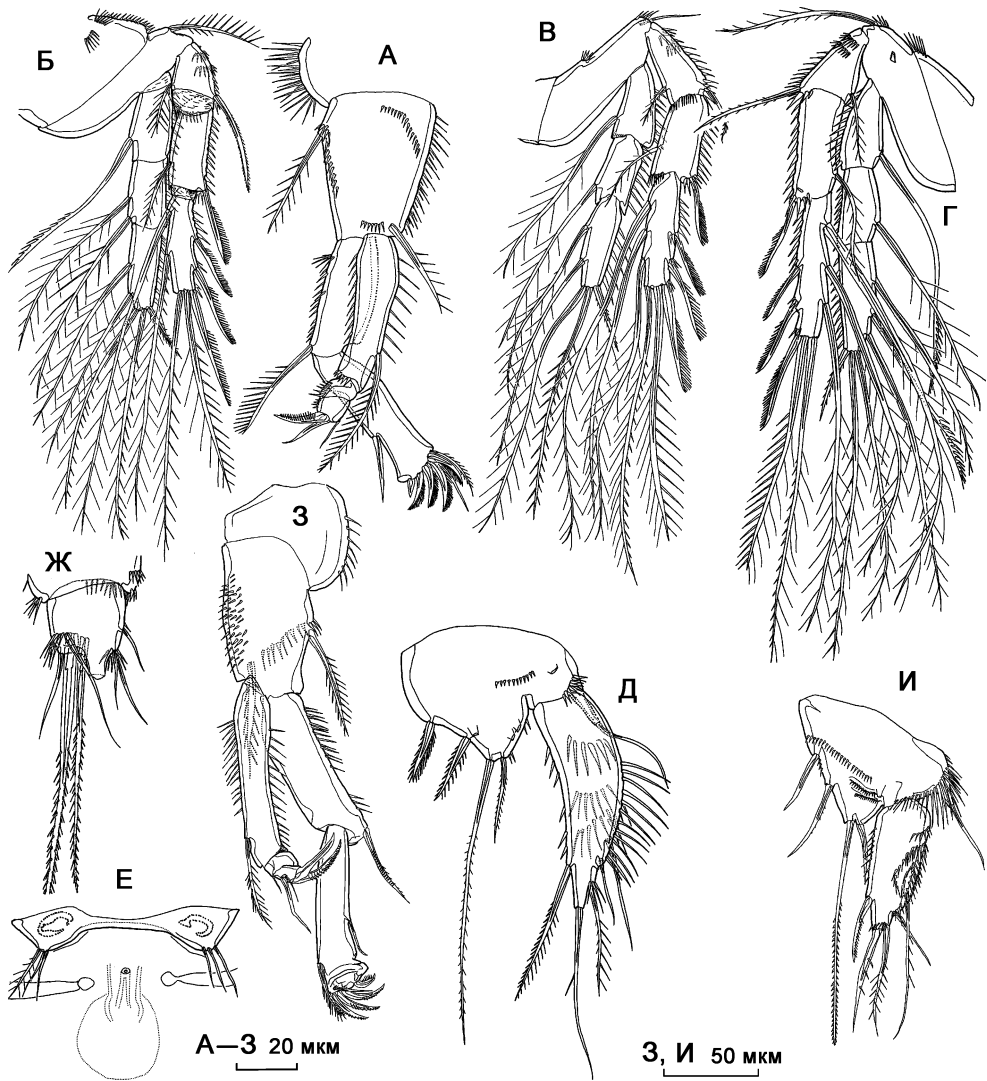


Рис. 5.33. *Zaus* spp.: А–Ж — *Z. aurelii* Poppe, 1884, самка; *Z. caeruleus* Campbell, 1929, самка. А, 3 — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д, И — P5; Е — генитальное поле; Ж — фуркальная ветвь.

Формула вооружения плавательных ног как у предыдущих видов.

Строение исследованной особи соответствует приведенным Хесом (Huys et al., 1996) рисункам, незначительно отличаясь наличием дополнительных рядов шипиков на базизендоподите пятой пары ног (рис. 5.33И). От *Zaus aurelii* вид отличим по форме пятой пары ног, экзоподит которой у *Z. aurelii* вытянут и несколько изогнут.

Распространение. Арктика, Северная Европа. Вид обитает в фитали.

5.6. Надсемейство *Novocriniidimorpha* Seifried, 2003

5.6.1 Замечания по таксономии

По ревизии С. Зейфрид (Seifried, 2003), в состав надсемейства входят *Novocriniidae* Huys, Pliffe, 1998, *Superornatiremidae* Huys, 1996 и *Rotundiclipeidae* Huys, 1988 (рис. 5.37).

В 1998 г. Р. Хес и Т. Илиффе (Huys, Pliffe, 1998) описали новое семейство гарпактикоидных копепод из морских пещер полуострова Юкатан. *Novocrinia trifida* Huys, Pliffe, 1998 характеризовалась «эктиносоматидным» торпедовидным телом, примитивным строением первой пары ног (ни один из сегментов не удлинен, хватательные модификации отсутствуют), не редуцированным вооружением плавательных ног, примитивным строением ротовых конечностей (4-сегментный экзоподит и 2-сегментный эндоподит мандибулы). Новое семейство было помещено в надсемейство *Tisboidea* на основании строения максиллипеды «тисбидного» типа, эндоподит которой несет субдистальный коготь и 2 терминальные геникулирующие щетинки. Внутри *Tisboidea* возможной родственной группой для *Novocriniidae* рассматривалось *Superornatiremidae* Huys, 1996, на основании наличия ротового конуса у этих двух групп.

Также в 1998 году П. Мартинес Арбицу и Г. Моура (Martinez Arbizu, Moura, 1998) описали новое семейство *Atergopediidae* с единственным видом *Atergopedia vestusta* Martinez Arbizu et Moura, 1998, найденным на глубине 534 м в Северном Ледовитом Океане. *Atergopedia vestusta* обладала сходной морфологией, в частности, множественными щетинками на эндоподите-2 антенны и была включена в *Novocriniidae* Huys et Pliffe, 1998. *Atergopediidae* рассматривают как младший синоним *Novocriniidae* (Boxshall, Halsey, 2004).

Семейство *Superornatiremidae* было создано Р. Хесом (Huys, 1996) для нескольких родов примитивных гарпактикоид, обитающих исключительно в морских (анхиалиновых) пещерах Бермудских островов и Средиземного моря. Оно характеризуется своеобразным строением первой пары ног: первый и второй сегменты экзоподита несут дополнительные внешние шипы (3 шипа на экзоподите-1 и 2 шипа на экзоподите-2). Из других особенностей морфологии можно отметить «тисбидную» форму тела 2-сегментный экзоподит пятой пары ног самца (у некоторых видов) и наличие ротового конуса.

Семейство *Rotundiclipeidae*, описанное Р. Хесом (Huys, 1988a) из морских (анхиалиновых) пещер Тенерифа, было первоначально включено в состав *Cerviniidimorpha*. *Rotundiclipeidae* обладают свободным первым торакальным сегментом, редуцированной до пластинки с 2 щетинками пятой парой ног, ротовым конусом и хватательной максиллипедой, эндоподит которой несет коготь и 2 щетинки.

В ревизии С. Зейфрид (Seifried, 2003) *Novocriniidae*, *Superornatiremidae* и *Rotundiclipeidae* объединены в состав надсемейства *Novocriniidimorpha*. Эти семейства обладают следующими сходными признаками: а) наличие ротового конуса, образованного лабрумом и сросшимися парагнатами; б) вытянутая кокса мандибулы; в) редукция эндитов синкоксы максиллы (максимум 2 эндита). Наличие на эндоподите максиллипеды субтерминального когтя и двух терминальных щетинок сближает надсемейство с *Idyanthidimorpha* и *Tisbidimorpha*.

5.6.2. Novocriniidae Huys et Iliffe, 1998

Род *Archaeotisbe* gen. n.

Диагноз. Novocriniidae. Тело расширенное, сужающееся к уросоме, с сильно выраженным сочленением просомы-уросомы. Антеннула 9-сегментная, длинная. Экзоподит антенны 4-сегментный, эндоподит-1 антенны без внутренней щетинки. Экзоподит мандибулы 4-сегментный, эндоподит 2-сегментный. Эндоподит максиллулы 2-сегментный, экзоподит 1-сегментный. Синкокса максиллы с единственным эндитом, аллобазис формирует крупный коготь. Эндоподит максиллипеды 2-сегментный, первый сегмент с 1 когтевидной и 1 небольшой щетинкой, второй — с 2 геникулирующими щетинками.

Первая пара ног с 3-сегментными ветвями, не имеет хватательного строения. Вторая–четвертая пары ног с 3-сегментными ветвями. Экзо и базиэндоподит пятой пары ног самки срastaются в двулопастную пластинку, лопасть экзоподита с 6, эндоподита — с 5 элементами вооружения.

Половой диморфизм в антеннуле, антенне (эндоподит-2 несет 2 группы многочисленных щетинковидных элементов), пятой паре ног (пятая пара ног самца с разделенными базиэндоподитом и экзоподитом, лопасть эндоподита с 2 щетинками) и шестой паре ног.

Типовой вид *Archaeotisbe confluenta* sp. n. (по монотипии).

Archaeotisbe confluenta sp. n.

Рис. 5.34–5.36.

Описание. Самка. Тело широкое, слегка уплощенное, сужающееся к уросоме. Длина тела 534 мкм. Кутикула покрыта мелкими порами. Первый сегмент уросомы несет латеральные ряды шипиков, остальные уросомальные сегменты — ряды шипиков вдоль заднего края. Плевральные складки на задних краях сегментов уросомы исчерченные. Генитальный двойной сегмент с четко выраженным подразделением на исходные 2 сегмента. Рисунок генитального поля представлен узкой копулятивной порой, расположенной немного дистальнее оснований шестой пары ног и соединенной хитинизированным субкутикулярным каналом с непарной слабохитинизированной структурой, латеральнее которой располагаются парные почковидные образования.

Оперкулум на анальном сегменте полукруглый, невооруженный, ряды шипиков располагаются по бокам от оперкулума. Фуркальные ветви в дорзальной проекции квадратные, в латеральной — сужающиеся дистально. Все фуркальные щетинки развиты и не имеют видоизменений.

Антеннула 9-сегментная, длинная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [8]; [5]; [2 + эстетаск]; [1]; [3]; [2]; [2]; [7 + эстетаск].

Антенна. Кокса небольшая, лишена вооружения. Базис снабжен длинной внутренней щетинкой. Экзоподит 4-сегментный. Первый–третий сегменты вооружены каждый 1 щетинкой, четвертый сегмент с 2 субтерминальными и 1 терминальной щетинками. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент без вооружения, на втором располагаются 2 группы щетинок: 4 щетинки в проксимальной группе и 7 (5 из которых — геникулирующие) в дистальной.

Мандибула. Кокса вытянутая, режущий край гнатобазы несет 5 зубов и щетинку. Мандибулярный щупик 2-ветвистый. Базис вооружен 1 щетинкой, экзоподит 4-сегментный, первый–третий сегмент несут по 1 щетинке, четвертый сегмент с 2 терминальными щетинками. Эндоподит 1-сегментный, вооружен 1 внутренней и 5 терминальными щетинками.

Максиллула. Прекоксальный артрит крупный, несет 8 дистальных шипов и 2 щетинки на передней поверхности. Вооружение коксального эндита составляют 8 щетинок. Эндит базиса небольшой, имеет проксимальную и дистальную группы из 4 щетинок каждая. Экзоподит крупный, 1 сегментный, вооружен 2 терминальными щетинками. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент с 2, второй — с 4 щетинками.

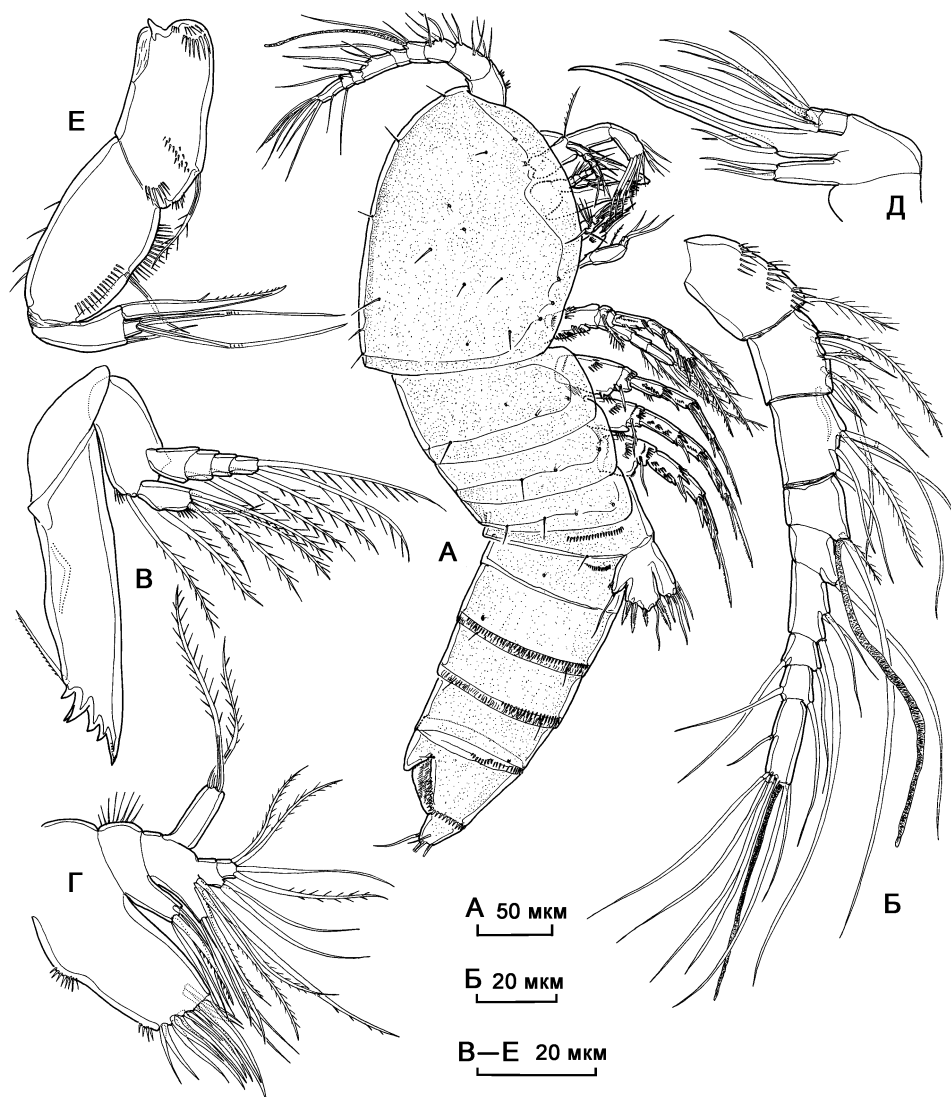


Рис. 5.34. *Archaeotisbe confluenta* sp. n., самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — мандибула; Г — максиллула; Д — максилла; Е — максиллипеда.

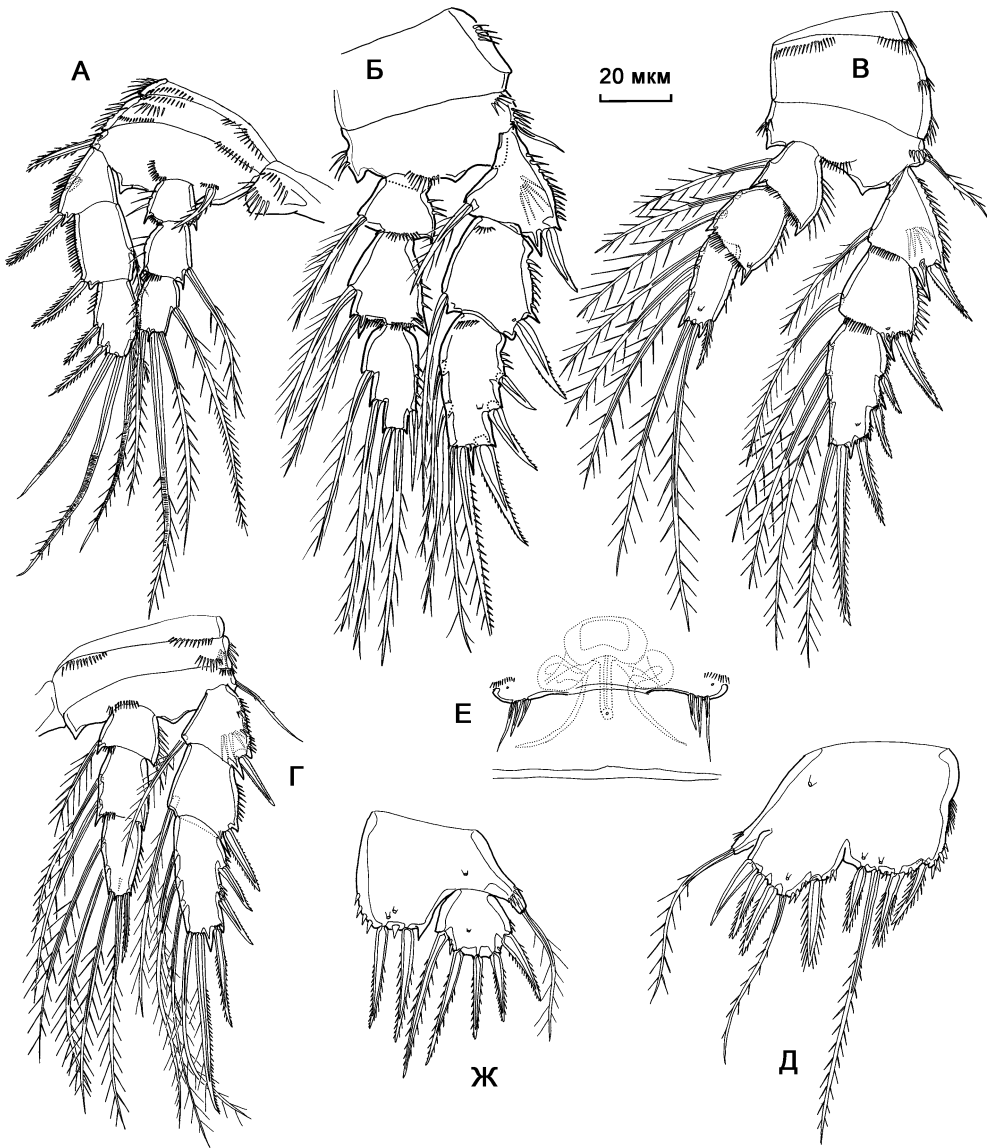


Рис. 5.35. *Archaeotisbe confluenta* sp. n., самка (А–Е), самец (Ж): А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д, Ж — P5; Е — генитальное поле.

Максилла. Синкокса несет единственный эндит с 3 щетинками. Аллобазис формирует длинный коготь, вооруженный 2 щетинками у основания. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент с 2, второй — с 4 щетинками.

Максиллипеда. Синкокса удлинённая, несет 1 щетинку. Базис эллиптический, с рядами шипиков и 1 внутренней щетинкой. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент крупный, с мощным внутренним шипом и короткой внешней щетинкой, второй сегмент с 2 геникулирующими щетинками.

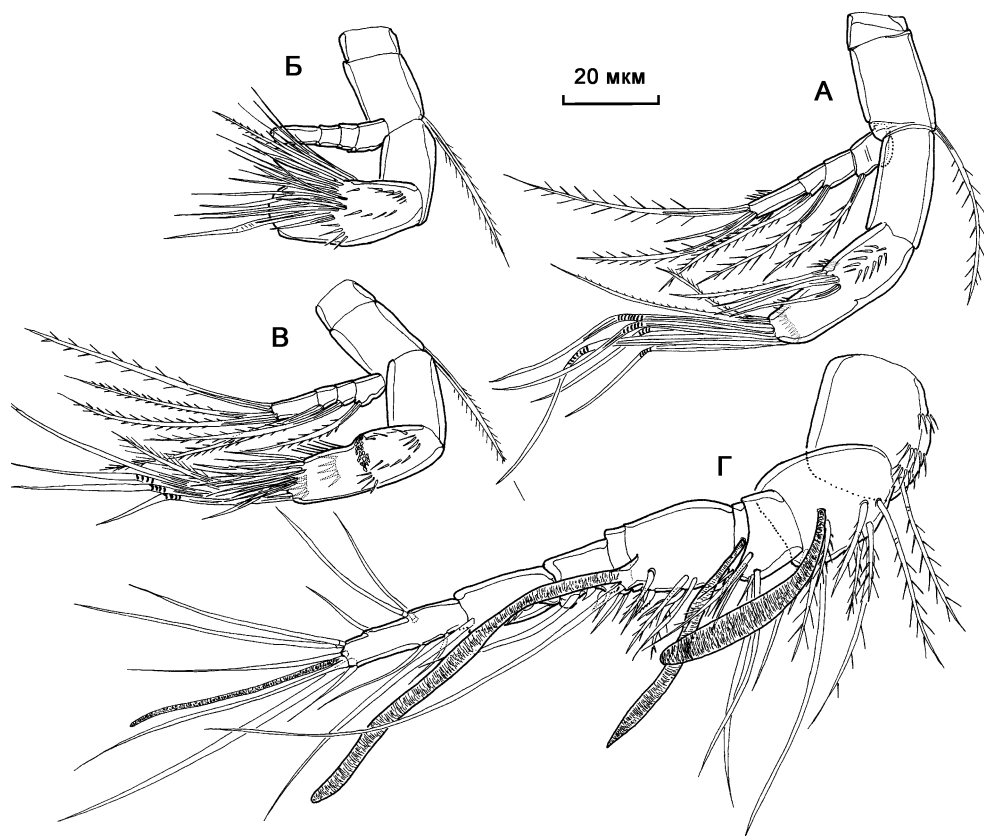


Рис. 5.36. *Archaeotisbe confluenta* sp. n., самка (А), самец (Б–Г): А — антенна; Б — антенна, показана проксимальная группа добавочных щетинковидных элементов, вооружение экзоподита и терминальной части эндоподита не изображено; В — антенна, показана дистальная группа добавочных щетинковидных элементов, проксимальная не изображена; Г — антеннула.

Первая пара ног. Ветви 3-сегментные, слабо модифицированного плавательного строения, эндоподит незначительно короче экзоподита, сегменты ветвей примерно равной длины.

Вторая–четвертая пара ног.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.222	0.1.121
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.221
Третья пара ног	1.1.323	1.2.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.2.221

Пятая пара ног. Базиэндоподит сростается с экзоподитом в единую двулопастную пластинку. Лопасть экзоподита несет 3 внешних шипа, 1 длинную щетинку и 1 внутренний шип. Лопасть эндоподита вооружена 1 внешним шипом, 1 длинной щетинкой и 2 внутренними шипами. У основания конечности, а также на лопастях экзоподита и эндоподита располагаются поры.

Шестая пара ног. Входит в состав генитального поля, представлена парой пластинок, каждая из которых снабжена 3 щетинками.

Самец. Половой диморфизм в антеннуле, антенне, пятой паре ног и в генитальной сегментации.

Антеннула 9-сегментная, геникуляция между 7-м и 8-м сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9 + эстетаск]; [6]; [2 + эстетаск]; [7 + эстетаск]; [2]; [4]; [3]; [11 + эстетаск].

Две группы щетинок на эндоподите-2 антенны самца (6.33б., 6.33в) несут множество дополнительных щетинковидных элементов: 22 щетинки (одна оперенная) в первой группе и 18 (из них 3 геникулирующие и 1 оперенная) во второй.

Пятая пара ног со свободными экзоподитом и базиэндоподитом, экзоподит с 5 шипами, базиэндоподит с 2 шипами.

Обсуждение. *Archaeotisbe confluenta* sp. n. принадлежит к Novocriniidae, обладая крайне сходной морфологией с 2 известными видами этого семейства, из апоморфных признаков которого можно отметить наличие двух групп мультиплицированных щетинковидных элементов на эндоподите-2 антенны.

Отличиями нового рода является: а) «тисбидная» форма тела с выраженным сочленением между просомой и уросомой (у остальных родов тело не имеет выраженной перетяжки); б) наличием полового диморфизма в антенне (группы щетинковидных элементов имеются только на антенне самца); в) 2-сегментным эндоподитом максиллулы (у остальных родов эндоподит 1-сегментный, сросшийся с базисом); г) 2-сегментным эндоподитом максиллипеды (у других родов 1-сегментный).

Новый род, вероятно, является сестринской группой к роду *Atergopedia*, разделяя с ним редукцию щетинки на эндоподите-1 антенны и срастание экзоподита и базиэндоподита пятой пары ног, но отличается отсутствием проксимального эндита максиллы.

Этимология. Название рода (от *archaeos* — древний, примитивный) отражает его примитивное положение и сходство в форме тела, а также в строении мандибул и второй максиллулы с представителями Tisbidae. Видовое название обусловлено характерным строением пятой пары ног самки, со сросшимися базиэндоподитом и экзоподитом.

Распространение. Вид известен только из типового местообитания: Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, губа Ругозерская, Еремеевский порог, мористая сторона о. Мал. Еремей, глубина 10 м, грунт — ракуша. Вероятно, эпибентосный вид, живущий в наилке между частицами ракуши.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, губа Ругозерская, о. Мал. Еремей (66°33' с.ш., 33°07' в.д.), сублитораль.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 4 стеклах (Har28 – Har31): A1, A2 (Har28); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har29); P1 – P4 (Har30); уросома (Har31). Аллотип ♂ расчленен на 1 стекле (Har32). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

5.7. Надсемейство *Tisbidimorpha* Lang, 1948

5.7.1. Замечания по таксономии

К. Ланг признавал в составе этого надсемейства *Tisbidae* Stebbing, 1910, *Porcellidiidae* Brady, 1880, *Peltidiidae* Claus, 1860, *Tegastidae* Sars, 1904 и *Pseudopeltidiidae* (заменено Бокшеллом на валидное имя *Clytemnestridae* (Boxshall, 1979)).

Р. Хес (Huys, 1996) и Р. Хес и Т. Илиффе (Huys, Iliffe, 1998) на основании данных о строении новых семейств *Novocriniidae* Huys et Iliffe, 1998 и *Superognatiremidae* Huys, 1996 предложили использовать в качестве апоморфии группы тисбидоморф строение максиллипод с 2-сегментным эндоподитом, несущим длинный шип на первом сегменте и пару геникулирующих щетинок на втором. Также в состав надсемейства было добавлено *Paramesochridae* Lang, 1944, обладающее характерным для надсемейства строением максиллипод, и вынесенное из явно сборной группы амейридоморф Ланга.

С. Зейфрид в своей ревизии примитивных групп Harpacticoida (Seifreid, 2003, 2004) (рис. 5.37) вынесла из состава *Tisbidae sensu* Lang таксон *Idyanthinae*, разделив его на: а) рода *Tachidiopsis* Sars, 1911 и *Marstenia* Drzycimski, 1968, отнесенные к *Neobradyiidae* Olofsson, 1917; б) рода *Zosime*, *Peresime* Dinet, 1974 и *Pseudozosime*, выделенные в *Zosimidae*; в) рода *Idyanthe* Sars, 1909, *Idyella* Sars, 1906, *Tachidiella* Sars, 1909, *Idyellopsis* Lang, 1944, принадлежащие к *Idyanthidae*, сестринской группе *Zosimidae*.

Ревизия С. Зифрид основывалась на филогенетическом анализе по небольшому числу признаков, что не позволяет рассматривать ее как окончательный вариант филогении этой группы. Вероятно, только кладистический анализ по большому числу признаков, включая данные о строении науплиальных стадий, может разрешить проблемы классификации примитивных групп Harpacticoida.

Надсемейство *Novocriniidimorpha* имеет ряд апоморфных признаков, общих с *Tisbidae sensu stricto*, но отсутствующих у *Tegastidae* и *Peltidiidae*: редукция эндитов максиллярной синкоксы, вытянутая кокса мандибулы, максиллиподы «тисбидного» типа. Возможно, *Tegastidae* и *Peltidiidae* должны быть вынесены из *Tisbidimorpha*.

Семейство *Paramesochridae* в настоящей работе рассматривается в составе *Tisbidimorpha*. *Paramesochridae* обладают характерным строением максиллипод и апоморфным хватательным строением первой пары ног, но отличаются примитивным, по сравнению с *Tisbidae* и *Novocriniidimorpha*, строением максиллы.

Семейство *Porcellidiidae* С. Зифрид рассматривает как сестринскую группу к *Tisbidae sensu stricto*, однако сходство строения первой пары ног порцеллиид с таковым у родов *Scutellidium* Claus, 1866 и *Tisbe* Lilljeborg, 1853, вероятно следует рассматривать как их синапоморфию, что предполагает включение данного семейства в состав *Tisbidae*. Д. Клогстон (Clogston, 1965) предполагал промежуточное положение рода *Scutellidium* между *Tisbidae* и *Porcellidiidae* на основании 3-сегментного экзоподита антенны и 2-сегментного экзоподита мандибулы у *Porcellidium* Claus, 1860 и *Scutellidium*, а также наличия у науплиусов обоих родов присасывательного диска сходного строения.

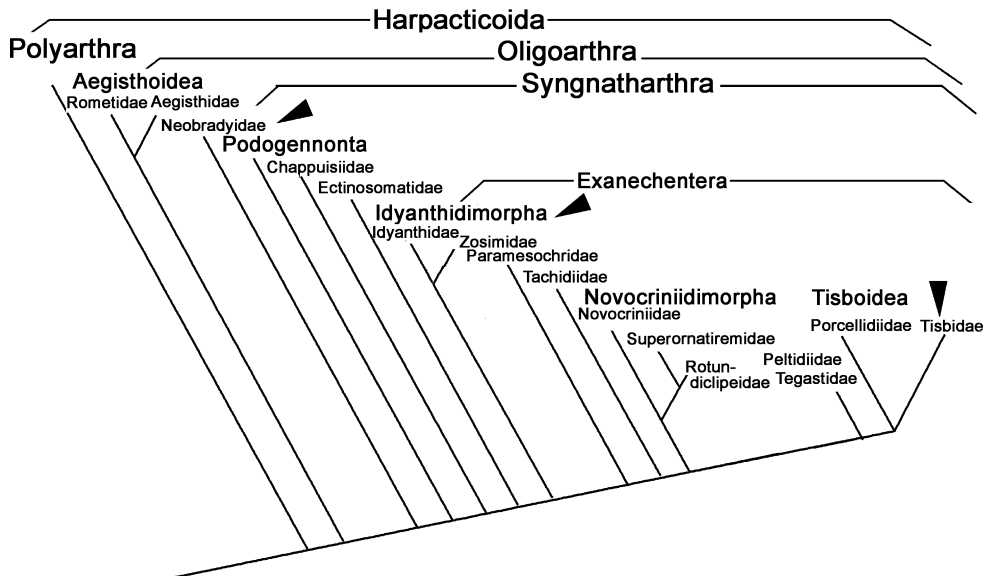


Рис. 5.37. Филогенетические отношения крупных таксономических групп Harpacticoida по Seifried, 2003. Стрелками обозначены группы, в которые в результате ревизии Seifried, 2003 были включены представители *Tisbidae sensu Lang, 1948*.

5.7.2. *Tisbidae* Stebbing, 1910

Ключ для определения локальных родов и видов

1. Эндоподит-3 P1 с 2 крупными шипами, несущими гребенку из длинных шипиков *Scutellidium*...2
 — Терминальные шипы (щетинки) на экзоподите-3 P1 иного строения *Tisbe*...3
2. Эндоподиты-2 P3 и P4 с 1 щетинкой *Scutellidium hippolytes*
 — Эндоподиты-2 P3 и P4 с 2 щетинками *Scutellidium arthuri*
3. Длина фуркальных ветвей примерно в 1,5 раза превосходит ширину *Tisbe finmarchica*
 — Длина фуркальных ветвей не превосходит ширину 4
4. Экзоподит P5 овальный, длина в 2 раза больше ширины *Tisbe minor*
 — Экзоподит P5 удлинённый, длина более чем в 3,5 раза больше ширины 5
5. Длина экзоподита P5 в 6–8 раз больше ширины *Tisbe ensifer*
 — Экзоподит P5 короче 6
6. Базисендоподит P5 самки с 3 щетинками, внутренняя из которых длиннее внешней, второй сегмент антеннулы длиннее третьего *Tisbe wirketissae*
 — Базисендоподит P5 самки с 3 щетинками, внутренняя из которых длиннее внешней, второй сегмент антеннулы короче третьего *Tisbe tenera*
 — Базисендоподит P5 с 2 развитыми щетинками, внутренняя щетинка редуцированная *Tisbe furcata*

Род *Tisbe* Lilljeborg, 1853***Tisbe furcata* (Baird, 1837)**

Рис. 5.38Д.

Cyclops furcatus Baird, 1837: 330, рис. VIII (26–28).*Idya furcata* Brady, 1880: 172, рис. LXVII (1–8, 10–11).*Tisbe furcata* Lilljeborg, 1853: 192, рис. XXV (1–5, 11, 12, 17); Lang, 1948: 369, рис. 163 (1), 164; Численко, 1967: 109–112, рис. 26.

Длина тела самки 900–1050 мкм, самца 640–660 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.123	1.1.120
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.221
Третья пара ног	1.1.323	1.2.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.2.221

Характерным для данного вида признаком является наличие только 2 щетинок на базисэндоподите пятой пары ног.

Массовый вид, обитает преимущественно в фитали на литорали и верхней сублиторали, часто отмечается в планктоне.

Распространение. Вероятно, космополит.***Tisbe minor* (T. et A. Scott, 1896)**

Рис. 5.38Е.

Idya minor T., A. Scott, 1896: 228, рис. IV (11–17).*Tisbe minor* Jespersen, 1940: 78; Lang, 1948: 373, рис. 163 (5), 165 (4); Численко, 1967: 115, рис. 28.

Длина тела самки 570–720 мкм, самца — 480–550 мкм.

Формула вооружения плавательных ног как у *T. furcata*.Строение найденного экземпляра хорошо согласуется с рисунками Г. Сарса (Sars, 1905), соответствуя им в большей степени, чем рисункам Л.Л. Численко (1967). Характерным признаком данного вида является форма экзоподита пятой пары ног, несколько суженная в проксимальной части, в отличие от более или менее овальной, свойственной ряду близких видов *Tisbe*.**Распространение.** Белое море, Земля Франца-Иосифа, Исландия, побережье Северной Европы. Фитальный вид.***Tisbe ensifer* Fisher, 1860**

Рис. 5.38А–В.

Tisbe ensifer Fisher, 1860: 668, рис. XXII (67–70); Lang, 1948: 372, рис. 163 (2), 165 (1); Численко, 1967: 112–114, рис. 27.

Длина тела самки 850–900 мкм, самца 640–660 мкм.

Формула вооружения плавательных ног как у *T. furcata*.**Распространение.** Побережье Европы от Белого до Средиземного моря. Фитальный вид.***Tisbe tenera* (Sars, 1905)***Idya tenera* Sars, 1905: 91, рис. LIII (2).*Tisbe tenera* Jespersen, 1940: 79; Lang, 1948: 377, рис. 163 (6), 167 (1); Численко, 1967: 116, рис. 29.

Длина тела самки 850–900 мкм, самца 640–660 мкм.

Формула вооружения плавательных ног как у *T. furcata*.**Распространение.** Белое море, побережье Северной Европы. Фитальный вид.

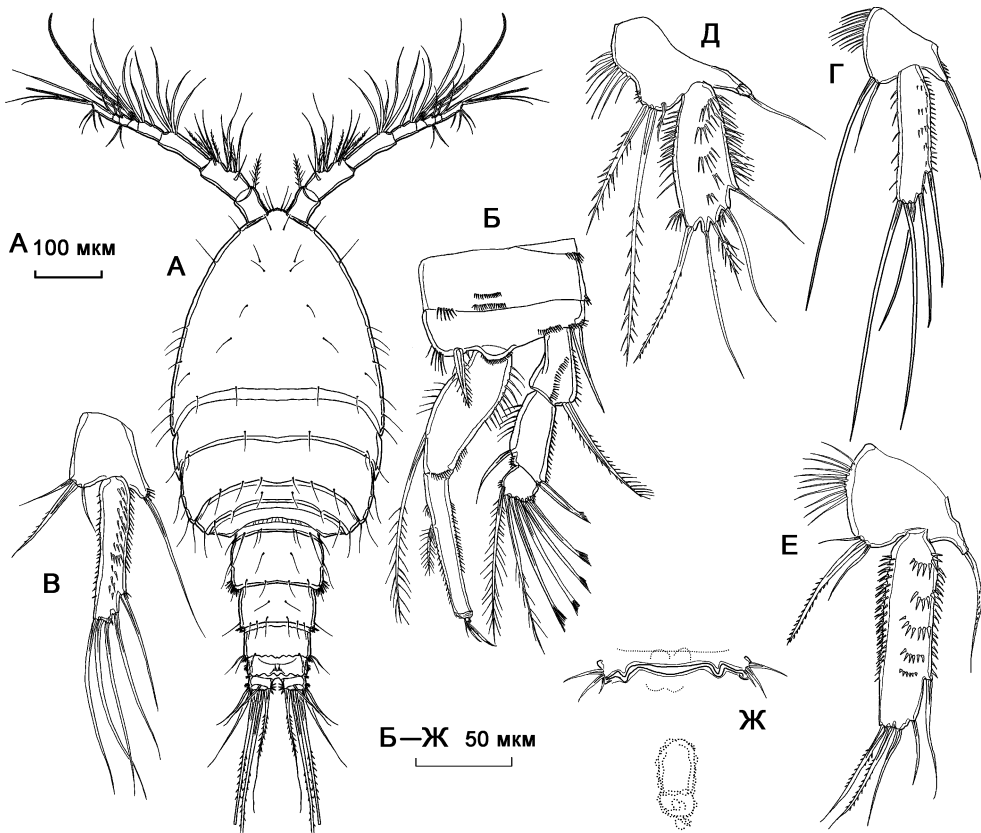


Рис. 5.38. *Tisbe* spp. : А–В — *T. ensifer* Fisher, 1860; Г — *T. furcata* (Baird, 1837), самка; Д — *T. minor* (T. et A. Scott, 1896), самка; Е–Ж — *T. wirketissae* Chislenko, 1967, самка. А — внешний вид; Б — P1; В–Е — P5; Ж — генитальное поле.

Tisbe finmarchica Sars, 1905

Idya finmarchica Sars, 1905: 96, рис. LVI.

Tisbe finmarchica Lang, 1948: 379, рис. 163 (9), 167 (4).

Длина тела 1200 мкм.

Длина фурки в 1,5 раза превосходит ширину.

Формула вооружения плавательных ног как у *T. furcata*.

В Белом море вид найден В.А. Броцкой (1962).

Распространение. Белое море, побережье Норвегии. Фитальный вид.

Tisbe wirketissae Chislenko, 1967

Рис. 5.38Е,Ж.

Tisbe wirketissae Chislenko, 1967: 119–120, рис. 30.

Длина тела самки 680–700 мкм.

Формула вооружения плавательных ног как у *T. furcata*.

В качестве наиболее характерного признака, отличающего «данный вид от всех видов рода», Л.Л. Численко (1967) указал строение генитального поля, не приведя его текстового описания. Очевидным отличием генитального поля *T. wirketissae*

(рис. 5.38Ж) является наличие сильнохитинизированного субкутикулярного образования, располагающегося дистальнее оснований шестой пары ног. Копулятивная пора, по-видимому, щелевидная, и находится между основаниями шестой пары ног.

Распространение. Белое море. Фитальный вид.

Под *Scutellidium* Claus, 1866

Scutellidium hippolytes (Kroyer, 1863)

Рис. 5.39А,Б.

Canthocamptus hippolytes Kroyer, 1863: 48, рис. XVII.

Scutellidium hippolytes Lang, 1948: 390, рис. 170 (2); Численко, 1967: 120, рис. 31.

Тело сильно уплощено и расширено, длиной 450–650 мкм.

Ширина фуркальных ветвей несколько превосходит длину.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.122	1.1.120
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Дина экзоподита пятой пары ног самки в 2,5 раза превосходит ширину, экзоподит несет 4 щетинки, базиэндоподит — 2.

Распространение. Белое море, побережье Северной Европы. Фитальный вид.

Scutellidium arthuri Poppe, 1884

Рис. 5.39В–Д.

Scutellidium arthuri Poppe, 1884: 291, таб. XXI (1–4), таб. XXII (1–12); Lang, 1948: 373, рис. 163 (5), 165 (4).

Тело сильно уплощено и расширено, длиной 900–1200 мкм.

Антеннула 9-сегментная.

Ширина фуркальных ветвей несколько превосходит длину.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.122	1.1.120
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.221
Третья пара ног	1.1.323	1.2.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.2.221

Дина экзоподита пятой пары ног самки в 2,5 раза превосходит ширину, экзоподит несет 5 щетинок, базиэндоподит — 2.

Распространение. Белое море, Исландия, Гренландия, Земля Франца-Иосифа. Вид отмечен в зарослях фукоидов.

5.7.3. *Paramesochridae* Lang, 1948

Ключ для определения локальных родов и видов

1. Эндоподиты P2–P4 3-сегментные *Diarthrodella secunda*
— Эндоподиты P2–P4 2-сегментные *Paramesochra marisalbi*
— Эндоподиты P2–P3 1-сегментные 2
2. Эндоподит P4 2-сегментный *Scottopsyllus (Scottopsyllus)*...4
— Эндоподит P4 1-сегментный 3
3. Экзоподит P4 2-сегментный *Scottopsyllus (Intermedopsyllus) intermedius*

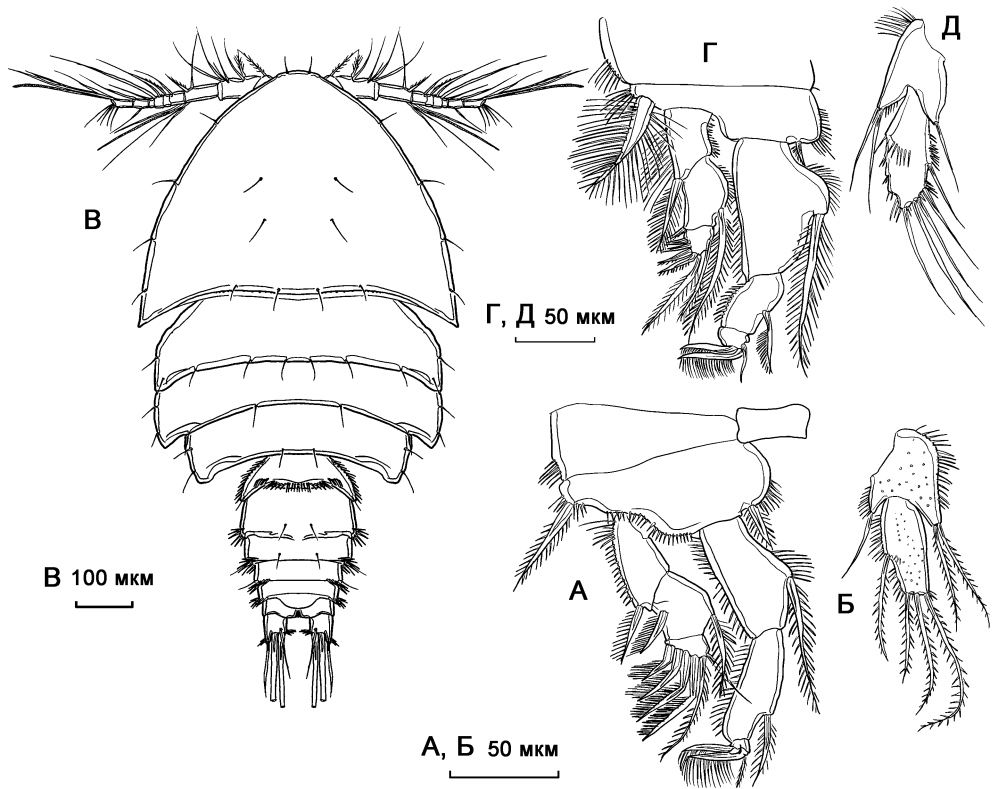


Рис. 5.39. *Scutellidium* spp.: А–Б — *S. hippolytes* (Kroyer, 1863), самка; В–Д — *S. arthuri* Poppe, 1884, самка. А, Г — P1; Б, Д — P5; В — внешний вид.

- Экзоподит P4 3-сегментный *Kliopsyllus*...5
 4. Фурка самки как на рис. 5.45Ж *Scottopsyllus (Scottopsyllus) depressus*
 — Фурка самки как на рис. 5.46К *Scottopsyllus (Scottopsyllus) minor*
 — Фурка как на рис. 5.49З *Scottopsyllus (Scottopsyllus) herdmani*
 5. Отношение длины фурки к ширине равно 2,3 *Kliopsyllus holsaticus*
 — Отношение длины фурки к ширине равно 1,6 *Kliopsyllus brevifurca*
 — Отношение длины фурки к ширине равно 3,3 *Kliopsyllus miguelensis*

Род *Diarthrodella* Klie, 1949

Diarthrodella secunda Kunz, 1954

Рис. 5.40, 5.41.

Diarthrodella secunda Kunz, 1954: 224–228; Mielke, 1975.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело слабо удлинненное, уплощенное дорзовентрально, подразделенное на овальную просому и уплощенно-цилиндрическую уросому. В месте сочленения просомы и уросомы находится заметная перетяжка. Длина тела 275 мкм.

Ветви фурки цилиндрические, отношение длины к ширине равно 2,3.

Антеннула 7-сегментная.

Антенна. Базис удлинённый, несет 1 внутреннюю щетинку. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 2 внутренних оперенных щетинки, второй сегмент несет 2 голых щетинки терминально. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент несет внутреннюю, оперенную с 1 стороны щетинку; второй сегмент несет 4 щетинки терминально, 3 щетинки субтерминально, 1 внутреннюю щетинку ряд шипиков.

Мандибула. Кокса удлинённая, гнатобаза несет ряд мелких зубов, треугольный шип и щетинку. Базис несет 3 внутренних щетинки, Эндоподит 1-сегментный, со слабо выраженной перетяжкой в средней части, несет 3 внутренних, 5 терминальных щетинок и внешний ряд шипиков. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 внешнюю щетинку, второй сегмент несёт 1 внутреннюю и 3 терминальных щетинки.

Максиллула. Артрит вытянутый, несет 5 щетинок в 2 рядах терминально, 2 щетинки на внутреннем крае и 2 щетинки на передней стороне. Коксэндит несет 3 щетинки, эндит базиса — 5 щетинок, Экзоподит несет 5 щетинок, эндоподит — 7 щетинок.

Максилла. Синкокса несет 3 эндита, 2 проксимальных с 3 щетинками каждый; дистальный с 2 щетинками. Эндит базиса вооружен 3 щетинками. Эндоподит лишен подразделения на сегменты, несет 7 щетинок.

Максиллипеда. Синкокса крупная, овальная, без вооружения. Базис удлинённый (отношение длины к ширине 2,6), не вооружен. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 коготь, второй сегмент — 2 щетинки.

Первая пара ног. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 внешнюю щетинку и ряд шипиков, второй сегмент несет 1 внешнюю щетинку в средней части, 2 субтерминально и 2 оперенные щетинки терминально. Эндоподит 3-сегментный, первый сегмент удлинённый, отношение длины к ширине равно 3, незначительно превосходит по длине экзоподит, несет внутреннюю щетинку и внешний ряд шипиков. Второй сегмент короткий, не вооружен. Третий сегмент короткий, несет 1 крупную терминальную щетинку и 1 небольшую внешнюю щетинку.

Вторая–четвертая пары ног.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	1.1.212	1.0.111
Третья пара ног	1.1.212	1.0.111
Четвертая пара ног	1.1.212	1.1.020

Пятая пара ног. Сильно редуцирована. Представлена парой нерасчлененных несросшихся пластинок, несущих по 1 внешней, 1 терминальной перистой щетинке и по 2 ряда шипиков.

Шестая пара ног. Сильно редуцирована, представлена парой оперенных щетинок на вентральной стенке генитального сегмента и субкутикулярным утолщением.

Самец. Длина тела 280 мкм. Общая форма тела, строение фуркальных ветвей, как у самки. Половой диморфизм в антеннуле, пятой, шестой парах ног и в генитальной сегментации.

Антеннула 6-сегментная, короткая, гаплоцерная, геникуляция между четвертым и пятым сегментами.

Пятая пара ног. Сильно редуцирована. Представлена парой нерасчлененных пластинок, каждая несет по 1 внешней, 1 внутренней оперенной щетинке, терминальному треугольному отростку, сетуле и ряду шипиков на передней поверхности.

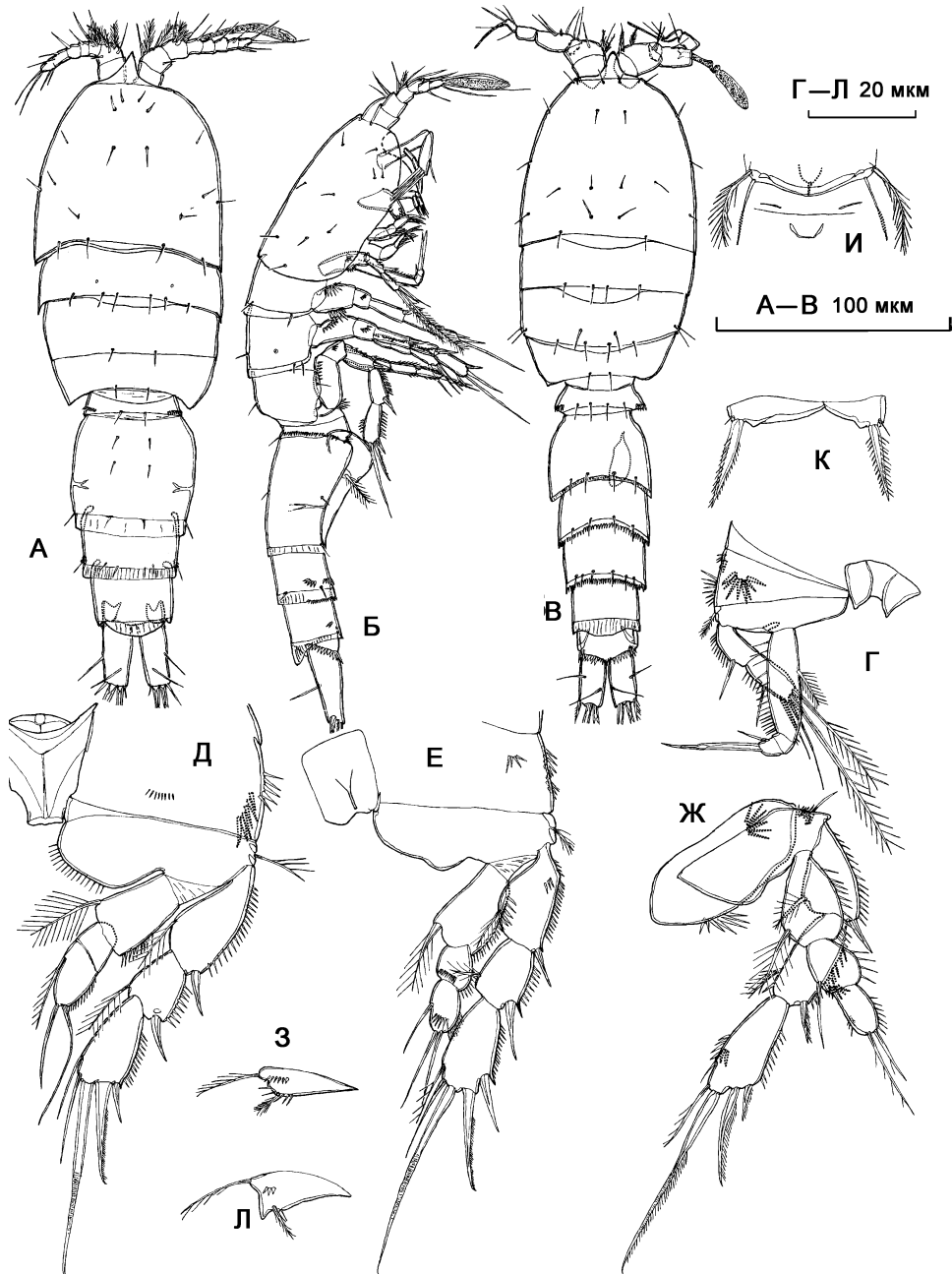


Рис. 5.40. *Diarthrodella secunda* Kunz, 1954, самка (А, Б, Г-И), самец (В, К, Л): А, В — внешний вид, дорзально; Б — внешний вид, латерально; Г — P1; Д — P2; Е — P3; Ж — P4; З, Л — P5; К — P6; И — генитальное поле.

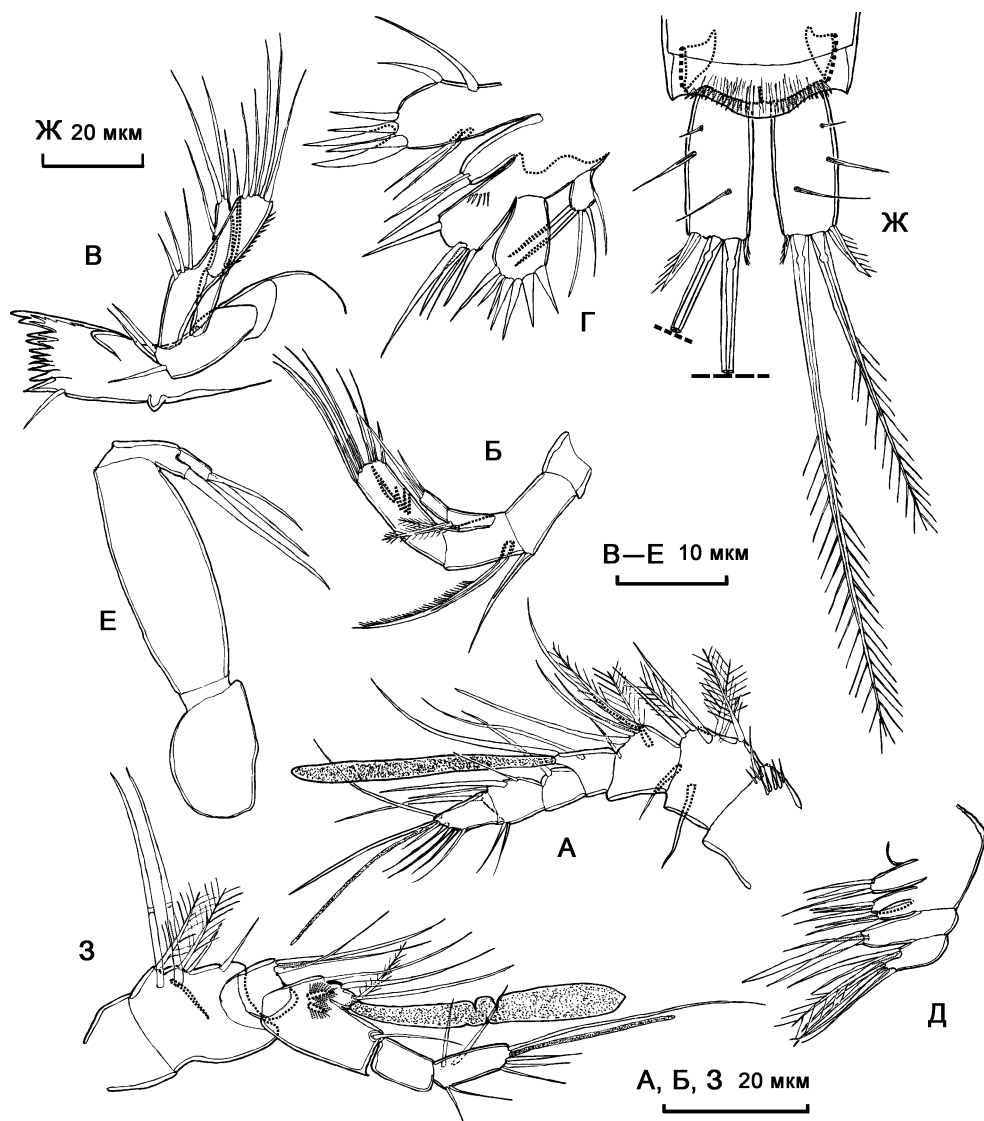


Рис. 5.41. *Diarthrodella secunda* Kunz, 1954, самка (А–Ж), самец (З): А, З — антеннула; Б — антенна; В — мандибула; Г — максиллула; Д — максилла; Е — максиллипеда; Ж — фуркальная ветвь.

Шестая пара ног. Слабо асимметричная. Представлена парой пластинок несущих по 1 крупной оперенной щетинке и сетуле.

Обсуждение. Paramesochridae включает две эволюционных ветви — плезиоморфную линию, представленную подсемейством Diarthrodellinae (рода *Diarthrodella*, *Tisbisoma* Bozic, 1964 и *Rossopsyllus* Soyer, 1975) и апоморфную линию (Paramesochrinae), включающую остальные рода (*Paramesochra* T. Scott, 1892, *Scottoopsyllus* Kunz, 1962, *Kliopsyllus* Kunz, 1962, *Remanea* Klie, 1929 и др.) (Huys, 1987). Diarthrodellinae характеризуется примитивным широким, не удлинненным, с сильно

выраженной перетяжкой между просомой и уросомой телом, вероятно, унаследованным от эпибентосных предков и не претерпевшим изменений при переходе к интерстициальному образу жизни.

Приспособлением к обитанию в интерстициали здесь является исключительно мелкий размер животных — длина тела исследованных *D. secunda* не превышает 300 мкм, ширина — 85 мкм, что близко к ширине тела обитающих совместно с этим видом *Paramesochra marisalbi* sp. n. и, вероятно, соответствует размеру капилляров интерстициали.

Беломорские экземпляры *D. secunda* не имеют отличий от типового описания этого вида и от дополнительных его описаний В. Милке (Mielke, 1975) и Г. Кюнцем (Kunz, 1981). Строение ротовых конечностей этого вида ранее не описывалось.

Распространение. Северное море, Белое море (Кандалакшский залив, северо-восточное побережье о. Кокоиха, глубина 12 м, песчаный грунт). Интерстициальная форма.

Род *Paramesochra* T. Scott, 1892

Paramesochra marisalbi sp. n.

Рис. 5.42, 5.43.

Описание. Самка. Тело удлинненное, dorзо-ventрально уплощенное, сужающееся к заднему концу. Сочленение между просомой и уросомой хорошо выражено. Длина тела 366 мкм.

Рострум небольшой, треугольный, сросшийся с цефалотораксом, не несет сенсилл. Генитальный двойной и следующий за ним сегменты в задней части на ventральной стороне несут парные ряды шипиков.

Ветви фурки цилиндрические, отношение длины к ширине равно 2,5.

Антеннула 8-сегментная, короткая, мощная. Первый сегмент наиболее длинный (отношение длины к ширине равно 1,36), несет внутренний ряд шипиков и щетинку. Второй сегмент несет 2 шипа, несущих шипики, и 7 щетинок. Третий сегмент несет 6 щетинок на 3 внутренних отростках, 4, 1 и 1, соответственно. Четвертый сегмент вооружен 2 голыми, 1 перистой щетинками и эстетаском. Пятый сегмент с 1 щетинкой. Шестой сегмент несет 2 щетинки. Седьмой сегмент слабо отделен от шестого, несет 4 щетинки. Восьмой сегмент несет 4 щетинки и эстетаск.

Антенна. Экзоподит 1-сегментный, удлинненный, с 2 оперенными и 1 голой щетинкой на внутренней стороне, и 2 терминальными щетинками. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 внутреннюю щетинку и ряд шипиков, второй сегмент несет 2 внутренних шипа, терминально — 4 геникулирующие щетинки, субтерминально — крупную геникулирующую и небольшую щетинки.

Мандибула. Кокса массивная, гнатобаза несет 7 зубов и щетинку. Базис слабо удлинненный (отношение длины к ширине 2,15), несет 2 внутренних щетинки. Экзоподит 1-сегментный, несет 3 щетинки, эндоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 2 внутренних щетинки, второй сегмент несет 5 щетинок.

Максиллула. Прекокса крупная, невооруженная, артрит несет 2 щетинки на передней стороне, 1 длинную щетинку на внутренней стороне, терминально артрит несет 5 шипов в двух рядах, и 4 щетинки. Коксэндит несет 4 щетинки, эндит базиса несет 8 щетинок в двух группах. Экзоподит и эндоподит 1-сегментные, с 2 и 6 щетинками, соответственно.

Максилла. Синкокса несет 4 эндита, 2 проксимальных сросшиеся у основания, с двумя щетинками каждый, 2 дистальных с 3 щетинками каждый. Эндит базиса несет массивный шип и 2 щетинки. Эндоподит со слабо выраженным подразделением на 2 сегмента, несет 6 щетинок, терминальная наиболее крупная.

Максиллипеда. Синкокса несет 1 щетинку, базис удлиннен (отношение длины к ширине 2,3), не вооружен. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент несет массивный коготь, второй сегмент несет 2 длинные щетинки и сетулу.

Первая пара ног. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент несет внешний ряд шипиков и щетинку, второй сегмент несет 2 внешних щетинки, 1 терминальную геникулирующую щетинку и длинную щетинку, снабженную сетулами. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент удлинненный, в 1,36 раза длиннее экзоподита, отношение длины первого сегмента к его ширине равно 4,46; вооружен внешним рядом шипиков. Второй сегмент короткий, имеет перетяжку в средней части, вооружен терминальным шипом и геникулирующей щетинкой.

Вторая–четвертая пара ног.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	0.0.112	0.010
Третья пара ног	0.0.112	1.010
Четвертая пара ног	0.0.011	1.010

Пятая пара ног. Базисэндоподиты срастаются в единую пластинку, превосходящую по длине экзоподиты, лопасти эндоподитов несут по 2 щетинки, латеральной от экзоподитов расположены оперенные базальные щетинки. Экзоподит небольшой, округлый, несет внутренний ряд шипиков и три щетинки, проксимальная из которых смещена на переднюю сторону.

Самец. Длина тела 383 мкм. Форма тела, половой диморфизм в антеннулах, пятой, шестой парах ног и в генитальной сегментации.

Антеннула. 7-сегментная, короткая, мощная, субхироцерная, геникуляция между пятым и шестым сегментами. Первый сегмент наиболее длинный, на внешней стороне несет полукруглый вырост, на внутренней — ряд шипиков и небольшую щетинку. Второй сегмент короткий, несет 1 длинную щетинку. Третий сегмент несет полукруглый вырост на внешней стороне, на дорзальной стороне 6 щетинок и 2 шипа, несущих шипики, на вентральной стороне пару длинных щетинок. Четвертый сегмент несет 6 голых и 1 оперенную щетинку. Пятый сегмент имеет внутренний вырост, несущий цилиндрический шип, на внутренней стороне сегмента расположены 5 щетинок, на вентральной — щетинка и эстетаск. Шестой сегмент несет 3 щетинки, седьмой сегмент несет 9 щетинок и эстетаск.

Пятая пара ног. Базисэндоподиты срастаются в единую пластинку, без выраженной лопастности и вооружения. Экзоподит округлый, на внутренней стороне несет ряд шипиков, терминально длинную щетинку, на внешней стороне 3 щетинки, проксимальная из которых несет сетулы.

Шестая пара ног. Каждая нога из пары представлена треугольной пластинкой, несущей 2 ряда шипиков и 3 щетинки, внешняя из которых оперенная. У основания внешней щетинки расположен небольшой треугольный отросток.

Обсуждение. По основным признакам, используемым в классификации внутри рода *Paramesochra* (количество щетинок на экзоподите антенны, эндоподитах

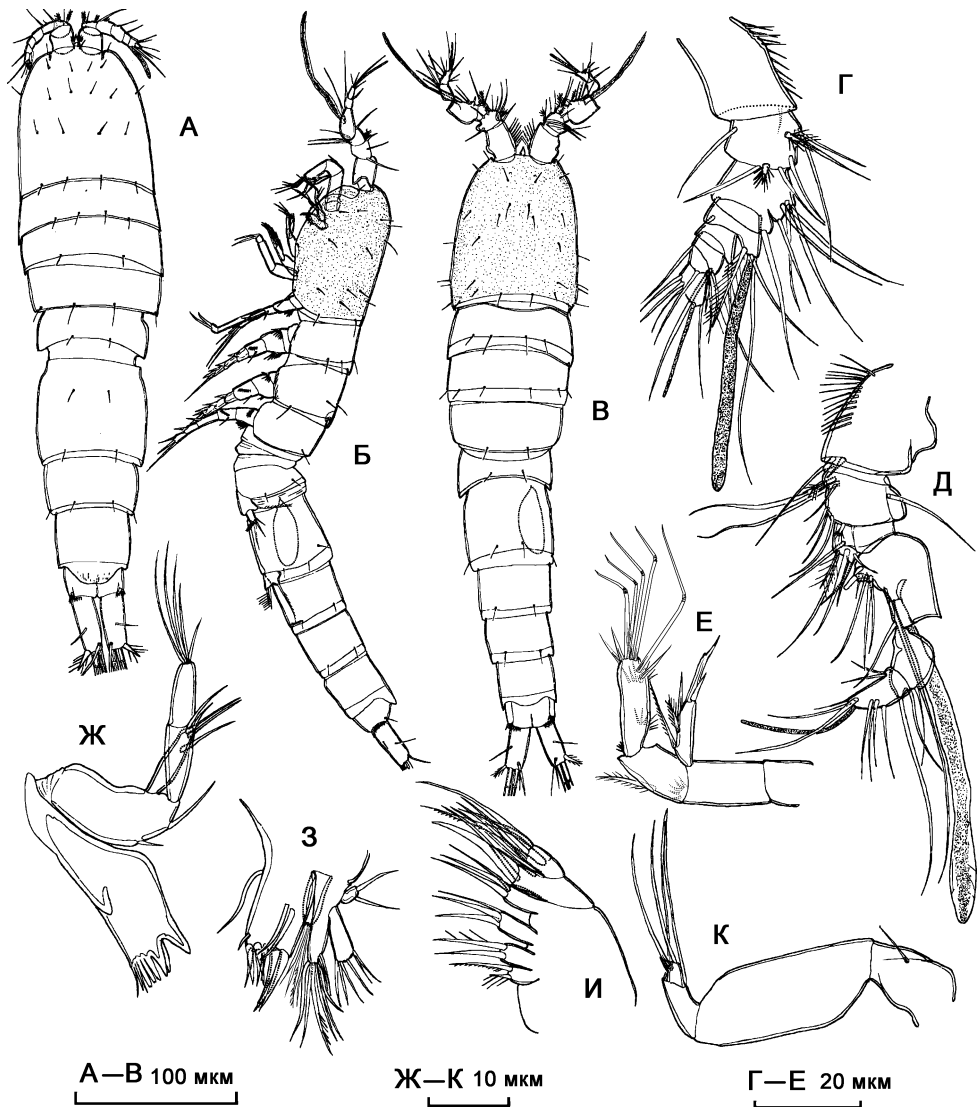


Рис. 5.42. *Paramesochra marisalbi* sp. n., самка (А, Г, Е–К), самец (Б, В, Д): А — внешний вид; Б — внешний вид, латерально; В — внешний вид, дорзально; Г, Д — антеннула; Е — антенна; Ж — мандибула; З — максилула; И — максилла; К — максиллипеда.

2–4-й пар ног, пятой паре ног, отношение длина/ширина ветвей фурки) экземпляры из Белого моря ближе всего к виду *Paramesochra mielkei* Huys, 1987, отличаясь от него сегментацией и сетацией антеннулы самца, наличием щетинки на синкоксе максиллипеды, отсутствием дискретного третьего сегмента эндоподита мандибулярного щупика, орнаментацией тела (наличием рядов шипиков на вентральной стороне генитального двойного и следующего за ним сегмента) и конечностей. Дополнительный, по сравнению с *P. mielkei*, сегмент антеннулы самца является гомологом второго сегмента анцестральной антеннулы Copepoda, и имеется, напри-

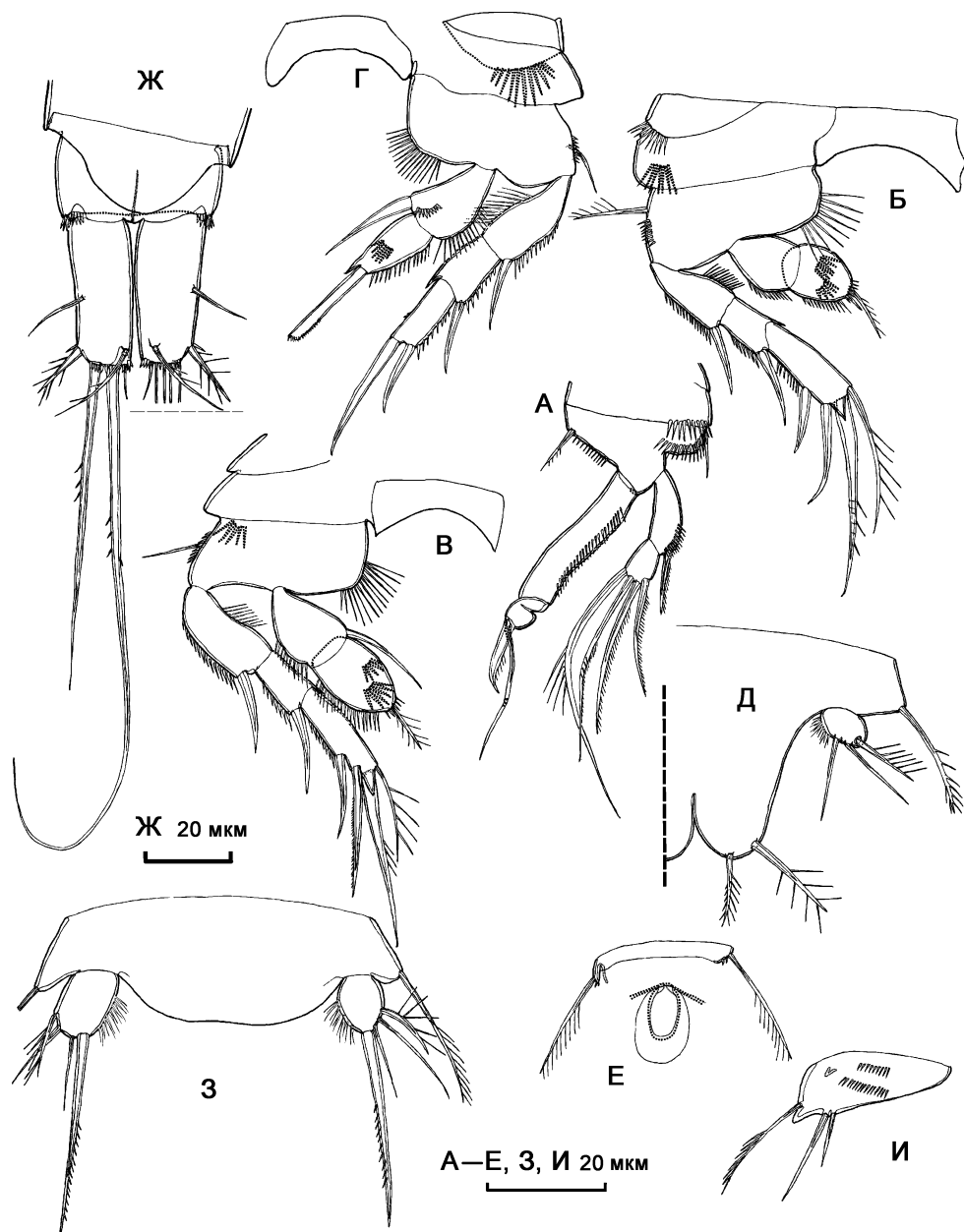


Рис. 5.43. *Paramesochra marisalbi* sp. n., самка (А-Б), самец (Ж З): А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д, Ж — P5; З — P6; Е — генитальное поле;.

мер, у самцов *Ambungiipes rufocincta* (Brady) (Boxshall, Huys, 1998), а также у самцов многих Paramesochridae. У *P. mielkei* этот сегмент, вероятно, входит в состав следующего за ним сегмента. Также у *P. mielkei* отсутствует характерный для ряда Paramesochridae внутренний вырост с коротким шипом на несущем основной эсте-

таск сегменте антеннулы; этот вырост присутствует у экземпляров *Paramesochra marisalbi* sp. n.

Распространение. Вид известен только из типового местообитания: Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, северо-восточное побережье о. Кокоиха, глубина 12 м, песчаный грунт. Интерстициальный вид.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, о. Кокоиха (66°29' с.ш., 33°27' в.д.), сублитораль.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 8 стеклах (Har33 – Har40): A1, A2 (Har33); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har34 – Har36); P1 – P3 (Har37 – Har39); P4, уросома (Har40). Аллотип ♂ расчленен также на 8 стеклах (Har41 – Har48): A1, A2 (Har41); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har42 – Har45); P1 – P4 (Har46 – Har47); уросома (Har48). Паратип ♀ расчленен на 3 стеклах (Har49 – Har51): A1, A2 (Har49); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har50); P1 – P4, уросома (Har51). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

Под *Scottopsyllus* Kunz, 1962

Подрод *Scottopsyllus* (*Scottopsyllus*) Kunz, 1962

Scottopsyllus (*Scottopsyllus*) *depressus* sp. n.

Рис. 5.44, 5.45.

Описание. Самка. Длина тела 404 мкм. Кутикула дорзальной стороны цефалоторакса и свободных торакальных сегментов, сегментов уросомы, фуркальных ветвей и терминальных фуркальных щетинок, базиэндоподитов пятой пары ног покрыта мелкими порами. Гиалиновые мембраны на задних краях сегментов хорошо выражены на латеральных сторонах сегментов, в середине дорзальной стороны они срастаются с телом. Сочленовные мембраны между сегментами тела широкие, прозрачные, образуют перехваты между сегментами.

Генитальный двойной сегмент лишен следов исходной сегментации. Рисунок генитального поля хорошо выражен, копулятивная пора большого размера, округлая, со слабо волнистым задним краем, смещена назад от оснований шестой пары ног.

Ветви фурки массивные, цилиндрические, слабо суженные на концах; отношение длины к ширине составляет 2,4. На дорзальной стороне, в средней и в проксимальной части каждая фуркальная ветвь несет 2 поры. Первая фуркальная щетинка редуцирована, вторая умеренно развита, третья и четвертая короткие, шиповидные, оперенные. Пятая щетинка имеет вид короткого конического шипа (отношение длины к ширине 1,9), несущего небольшую субтерминальную пору. У основания пятой фуркальной щетинки расположен вентральный ряд мелких шипиков. Шестая фуркальная щетинка короткая, шиповидная, седьмая умеренно развита, без видоизменений.

Антеннула. 8-сегментная, короткая, мощная. Первый сегмент наиболее длинный, несет внутренний ряд длинных шипиков и короткую щетинку. Второй сегмент несет 6 голых щетинок и 2 оперенных шипа. Третий сегмент несет 6 голых щетинок и 2 оперенных шипа. Четвертый сегмент несет 2 голых, 1 оперенную щетинку и эстетаск. Пятый сегмент несет 1 голую щетинку. Шестой сегмент несет 2 голые щетинки. Седьмой сегмент несет 4 голые щетинки. Восьмой сегмент несет 7 голых щетинок и эстетаск.

Антенна. Экзоподит 1-сегментный, несет 3 внутренних и 2 терминальных щетинки. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 внутреннюю щетинку, второй сегмент несет 2 внутренних шипа, 4 терминальных геникулирующих щетинки, 1 субтерминальную крупную геникулирующую щетинку, при основании которой расположена простая щетинка.

Мандибула. Гнатобаза мощная, несет 1 крупный внешний зуб, 6 меньших зубов и щетинку. Базис несет 2 оперенные щетинки. Экзоподит 1-сегментный, несет 2 внутренних оперенных щетинки, 2 терминальных голых щетинки. Эндоподит 1-сегментный, первый сегмент голый, второй несет терминально 6 щетинок.

Максиллула. Прекокса широкая, невооруженная, артрит квадратный, несет внешнюю проксимальную щетинку, 2 щетинки на передней стороне и 7 щетинок в двух рядах (3 и 4) на терминальной стороне. Коксэндит цилиндрический, несет 3 щетинки. Эндит базиса несет 6 щетинок. Эндоподит и экзоподит 1-сегментные, несут 5 и 2 щетинки, соответственно.

Максилла. Синкокса несет 3 эндита, проксимальный эндит двураздельный, несет по 1 щетинке на каждой лопасти; 2 дистальных эндита несут по 3 щетинки. Эндит базиса несет 2 изогнутых шипа и 1 щетинку. Эндоподит 1-сегментный, несет 3 щетинки.

Максиллипеда. Синкокса несет 1 щетинку. Базис удлинённый (отношение длины к ширине равно 2), несет ряд шипиков. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент несет мощную щетинку и сетулу, второй сегмент несет 2 щетинки и сетулу.

Первая пара ног. Кокса крупная, несет внешний ряд шипиков. Базис широкий, несет внутренний и внешний ряды шипиков и крупную оперенную внутреннюю щетинку. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент несет внешний ряд шипиков и щетинку, второй сегмент несет внешний ряд шипиков, 2 внешних и 2 терминальных щетинки. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент удлинённый, длина в 1,36 раза больше длины экзоподита, отношение длины эндоподита-1 к его ширине равно 4,2; эндоподит-1 вооружен внешним рядом шипиком. Второй сегмент экзоподита короткий, несет 2 терминальных щетинки.

Вторая–четвертая пара ног.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	0.0.011	000
Третья пара ног	0.0.011	000
Четвертая пара ног	0.0.011	0.010

Пятая пара ног. Базиэндоподиты срастаются в единую пластинку, двулопастную в дистальной части, несущую по 2 щетинки на каждой лопасти. Внешняя базальная щетинка хорошо развита, оперенная. Экзоподит несет 1 внешнюю оперенную щетинку, смещенную на переднюю сторону и 2 терминальные голые щетинки.

Шестая пара ног. Входит в состав генитального поля, представлена парой пластинок, несущих каждая по 3 щетинки, внешняя оперенная.

Самец. Длина тела 350 мкм. Общая форма тела, расположение сенсилл, строение кутикулы как у самки. Половой диморфизм в строении антеннул, пятой и шестой пар ног, ветвей фурки и в генитальной сегментации.

Антеннула 7-сегментная. Первый сегмент несет 1 небольшую щетинку. Второй сегмент короткий, несет 1 щетинку. Третий сегмент несет 8 голых щетинок, 1

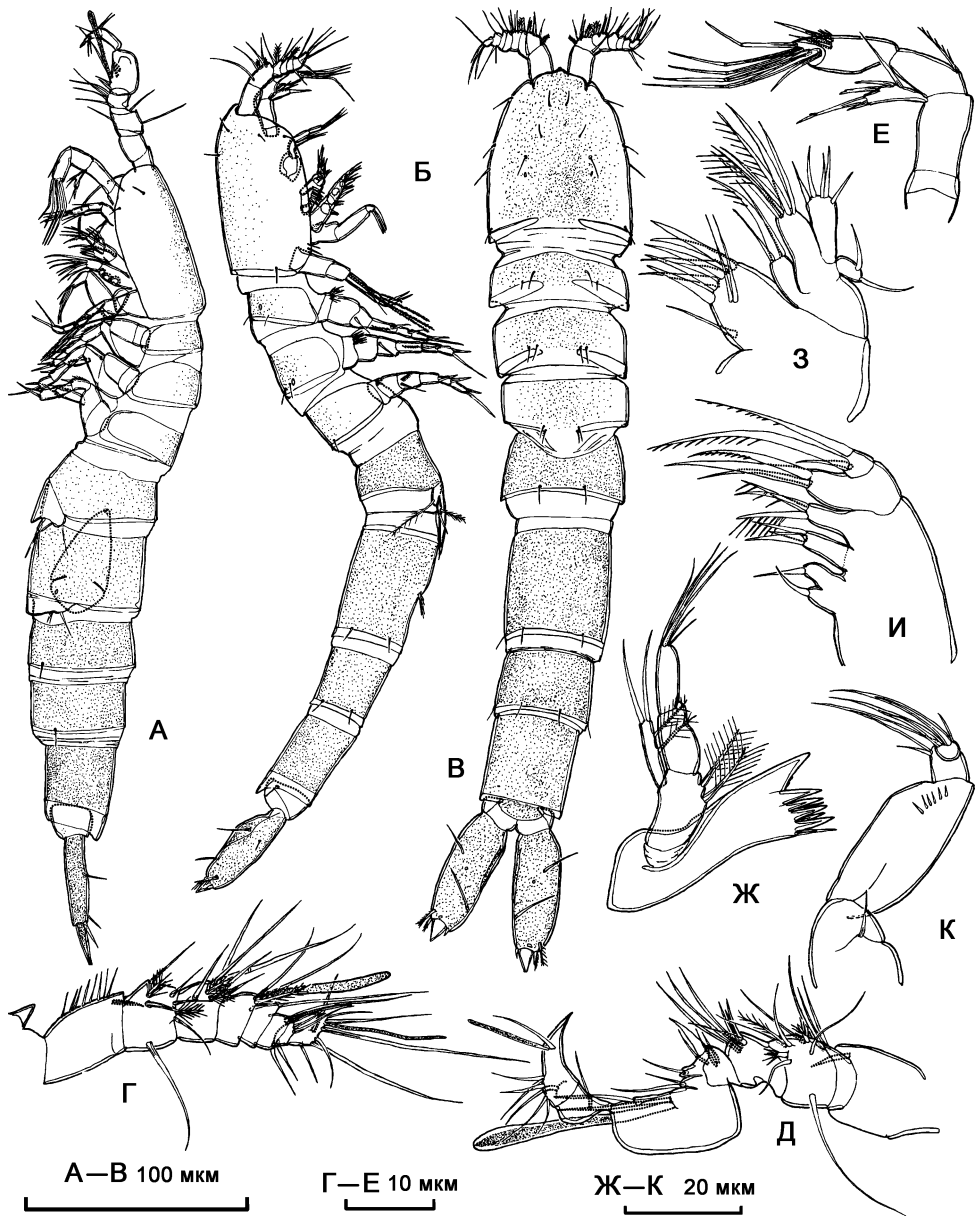


Рис. 5.44. *Scottopsyllus (S.) depressus* sp. n., самец (А, Д), самка (Б, В, Г, Е-К): А — внешний вид; Б — внешний вид, латерально; В — внешний вид, дорзально; Г, Д — антеннула; Е — антенна; Ж — мандибула; З — максиллула; И — максилла; К — максиллипеда.

оперенную щетинку и 2 коротких шипа, несущих шипики. Четвертый сегмент несет 7 голых щетинок. Пятый сегмент несет 1 мощный проксимальный внутренний вырост с 1 шипом и 3 щетинками у основания, 2 небольших выроста с 1 и 2 щетинками, 2 внутренних щетинки и эстетаск. Шестой сегмент несет 2 голых щетинки. Седьмой сегмент несет 7 голых щетинок и эстетаск.

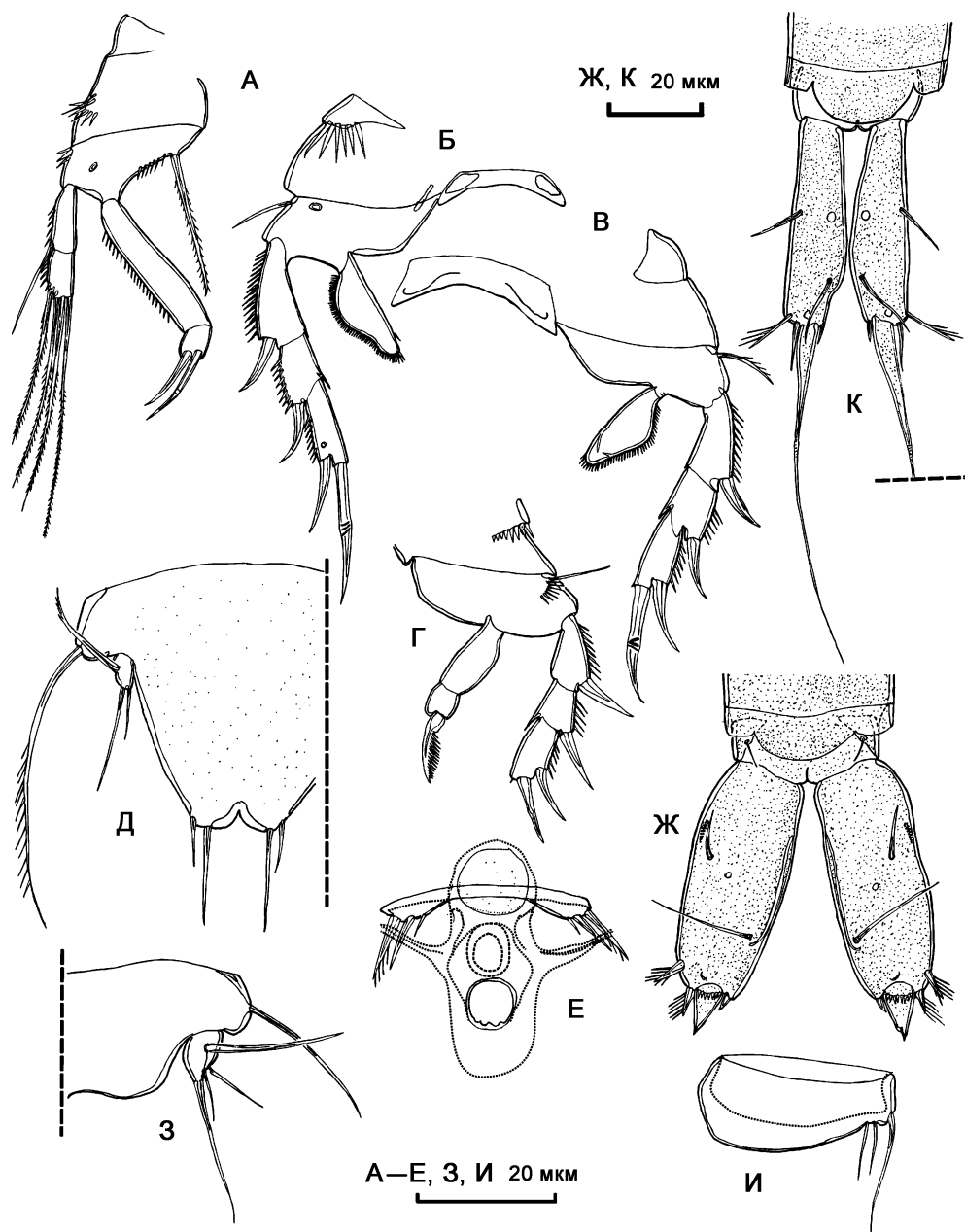


Рис. 5.45. *Scottopsyllus (S.) depressus* sp. n., самка (А-Ж), самец (И, К): А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д, З — P5; И — P6; Е — генитальное поле; Ж, К — фуркальные ветви.

Пятая пара ног. Базисэндоподиты сросшиеся, со слабо выраженной двухлопастностью, лопасти без вооружения, базисные щетинки хорошо развиты. Экзоподиты несут три внешних щетинки, проксимальная крупная, смещена на переднюю сторону и 1 терминальную щетинку.

Шестая пара ног. Представлена парой пластинок, несущих по 3 щетинки, внешняя наиболее крупная.

Ветви фурки сильно удлинненные (отношение длины к ширине 3,6), суженные у основания. Каждая ветвь несет пору в средней и дистальной части дорзальной стороны. Первая щетинка не наблюдается, вторая щетинка умеренно развита, третья щетинка расположена субтерминально, оперенная, четвертая и шестая щетинки короткие; пятая щетинка длинная, с расширенным основанием; седьмая щетинка умеренно развита.

Обсуждение. Внутри подрода *Scottopsyllus* можно выделить две группы видов по наличию или отсутствию мультиплицированных внутренних базальных щетинок: у *S. (S.) herdmani* (T. et A. Scott, 1899), *S. (S.) minor* (T. et A. Scott, 1895) они отсутствуют (внутренняя щетинка только 1); у *S. (S.) robertsoni* (T. et A. Scott, 1895), *S. (S.) pararobertsoni* Lang, 1965, *S. (S.) langi* Mielke, 1984 они имеются. Наличие мультиплицированных щетинок вторично (Huys, Voxshall, 1991) и является синапоморфией для данной группы видов. При сравнении строения фурки видов подрода *Scottopsyllus* со строением фурки других Paramesochridae очевидно, что крупные овальные фуркальные ветви с редукцией фуркальных щетинок являются апоморфией, присутствующей у всех представителей подрода *Scottopsyllus*, за исключением *S. (S.) herdmani*. Таким образом, описываемый вид оказывается наиболее близким к *S. (S.) minor*, отличаясь от него:

а) наличием 5 щетинок на экзоподите антенны (у *S. (S.) minor* 3–4).

б) короткой конической пятой фуркальной щетинкой (у *S. (S.) minor* длинная с широким основанием).

в) сегментацией антеннулы (7-сегментная у *S. (S.) minor*).

г) значительным половым диморфизмом в строении фуркальных ветвей; половой диморфизм в строении фуркальных ветвей *Scottopsyllus* не отмечен в работах К. Ланга (Lang, 1948, 1965) и в работе Г. Кюнца (Kunz, 1981), В. Милке (Mielke, 1975), отмечает половой диморфизм в строении фурки *S. (S.) minor*, заключающийся в незначительном изменении формы фуркальных ветвей. В описании вида *S. (S.) praecipuus* Veit-Kohler, 2000 Г. Вейт-Кохлер обсуждает наличие полового диморфизма у видов *Scottopsyllus*, указывая, что самцы и самки *S. (S.) praecipuus* значительно отличаются формой фуркальных ветвей. *S. depressus* sp. n. имеет гораздо большее различие формы и отношения длина/ширина (в 1,5 раза) фуркальных ветвей у самцов и самок. Также половой диморфизм в строении фуркальных ветвей различных представителей Paramesochridae отмечался Р. Хесом (Huys, 1988b).

Учитывая значительное сходство видов *Scottopsyllus* (*Scottopsyllus*) из разных регионов (одинаковую формулу вооружения плавательных ног, сходство в строении фурки) перечисленных отличий достаточно, чтобы считать *Scottopsyllus depressus* sp. nov. отдельным видом. Некоторые характерные особенности описываемого вида не могут быть использованы при сравнении его с другими видами из-за низкого качества или неполноты описаний последних. Это строение гиалиновых мембран на задних краях сегментов (их срастание с туловищем на дорзальной стороне, что необычно для Naupacticoidea) и строение ротовых конечностей.

Этимология. Название вида значит «сжатый, сплюснутый», по форме тела, значительно уплощенного дорзовентрально.

Распространение. Вид известен только из типового местообитания: Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, северное побережье полуострова Киндо на глубине 10 м, на песчаном грунте, в месте с сильным приливо — отливным течением рядом с Беломорской биологической станцией МГУ. Интерстициальный вид.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, полуостров Киндо (66°32' с.ш., 33°10' в.д.), сублитораль.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 11 стеклах (Har52 – Har62): A1, A2 (Har52, Har53); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har54 – Har57); P1 – P4 (Har58 – Har61); уросома (Har62). Аллотип ♂ расчленен также на 11 стеклах (Har63 – Har73): A1, A2 (Har63, Har64); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har65 – Har68); P1 – P4 (Har69 – Har72); уросома (Har73). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

Scottopsyllus (S.) minor (T. et A. Scott, 1895)

Рис. 5.46, 5.47.

Leptopsyllus minor T., A. Scott, 1895: 31, рис. II (15–22).

Paramesochra minor Lang, 1948: 872, рис. 349 (2).

Scottopsyllus minor Kunz, 1962.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Длина тела 384 мкм. Куттикула дорзальной стороны тела покрыта редкими мелкими порами. Гиалиновые мембраны на задних краях сегментов хорошо выражены, без скульптуры.

Генитальный двойной сегмент лишен следов оригинальной сегментации, рисунок генитального поля слабо выражен, копулятивная пора небольшая, округлая, смещена назад от оснований шестой пары ног.

Ветви фурки овальные, отношение длины к ширине фуркальной ветви равно 1,9. Первая фуркальная щетинка не наблюдается, вторая фуркальная щетинка умеренно развита, третья фуркальная щетинка шиповидная оперенная, четвертая фуркальная щетинка короткая, оперенная, расположена в основании небольшого выступа фуркальной ветви, несущего исчерченную мембрану. Пятая щетинка имеет вид короткого конического шипа, несущего субтерминально щетинковидный отросток. Шестая щетинка шиповидная, оперенная, седьмая фуркальная щетинка развита без видоизменений.

Антеннула 7-сегментная, короткая, мощная. Первый сегмент наиболее длинный, несет внутренний ряд шипиков и щетинку. Второй сегмент несет 6 голых и 1 оперенную щетинку. Третий сегмент несет 6 голых и 2 оперенных щетинки. Четвертый сегмент несет 2 голых, 1 оперенную щетинку и эстетаск. Пятый сегмент несет 1 голую щетинку. Шестой сегмент несет 5 голых щетинок. Седьмой сегмент несет 8 голых щетинок и эстетаск.

Антенна. Экзоподит 1-сегментный, несет 3 внутренних щетинки (средняя из которых раздвоена на конце) и 1 терминальную (раздвоенную на конце) щетинку. Эндоподит 2-сегментный, эндоподит-1 несет 1 внутреннюю щетинку, эндоподит-2 несет 2 внешних щетинки, 5 терминальных геникулирующих и 1 простую щетинку и 2 ряда шипиков.

Мандибула. Кокса мощная, несет гнатобазу с 6 крупными зубами и 1 небольшой щетинкой. Базис несет 2 внутренних оперенных щетинки. Экзоподит 1-сегмен-

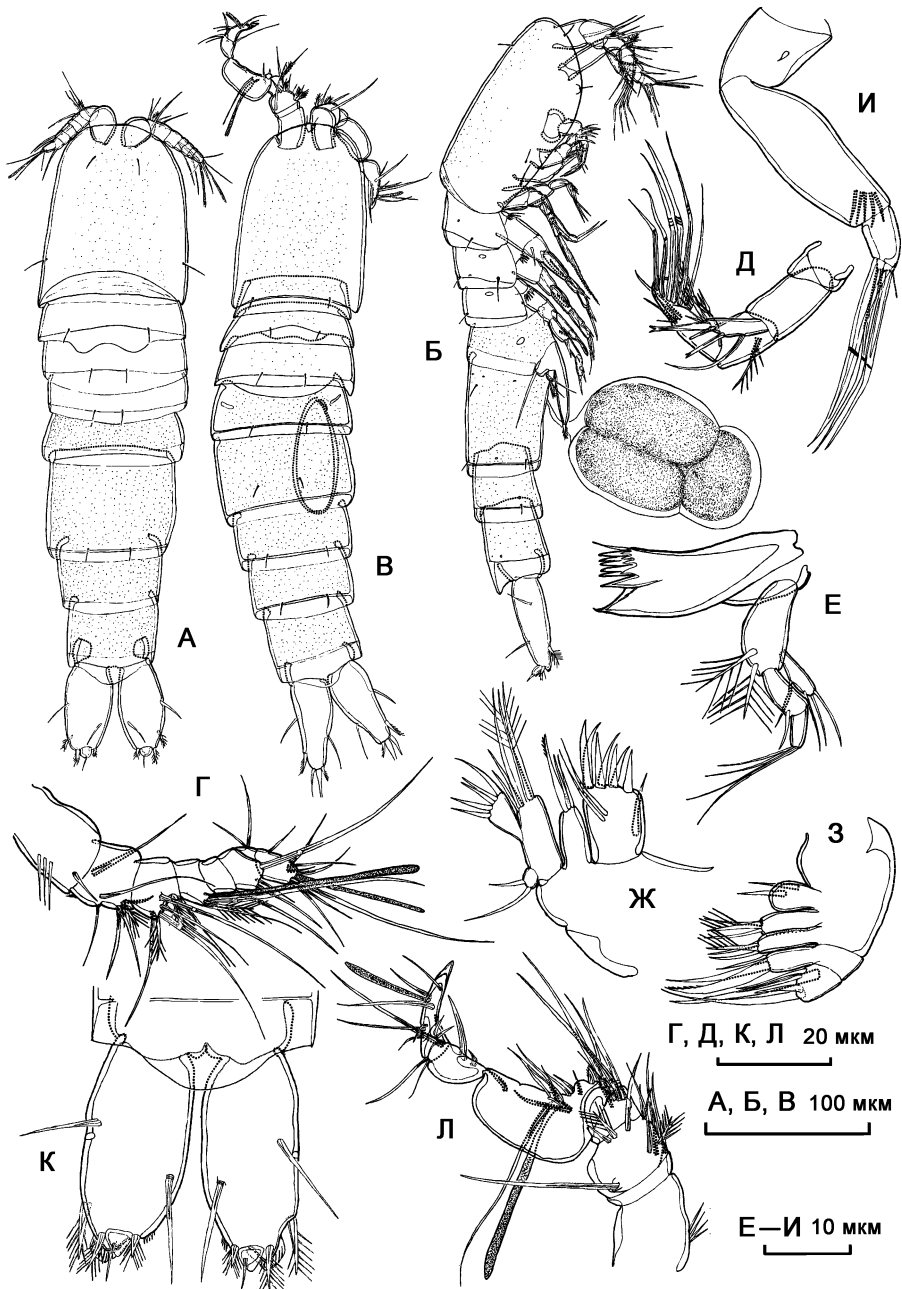


Рис. 5.46. *Scottopsyllus (S.) minor* (Т. et А. Scott, 1895), самка (А, Б, Г–К), самец (В, Л): А, В — внешний вид, дорзально; Б — внешний вид с яйцевым мешком, латерально; Г, Л — антеннула; Д — антенна; Е — мандибула; Ж — максиллула; З — максилла; И — максиллипеда; К — фуркальные ветви.

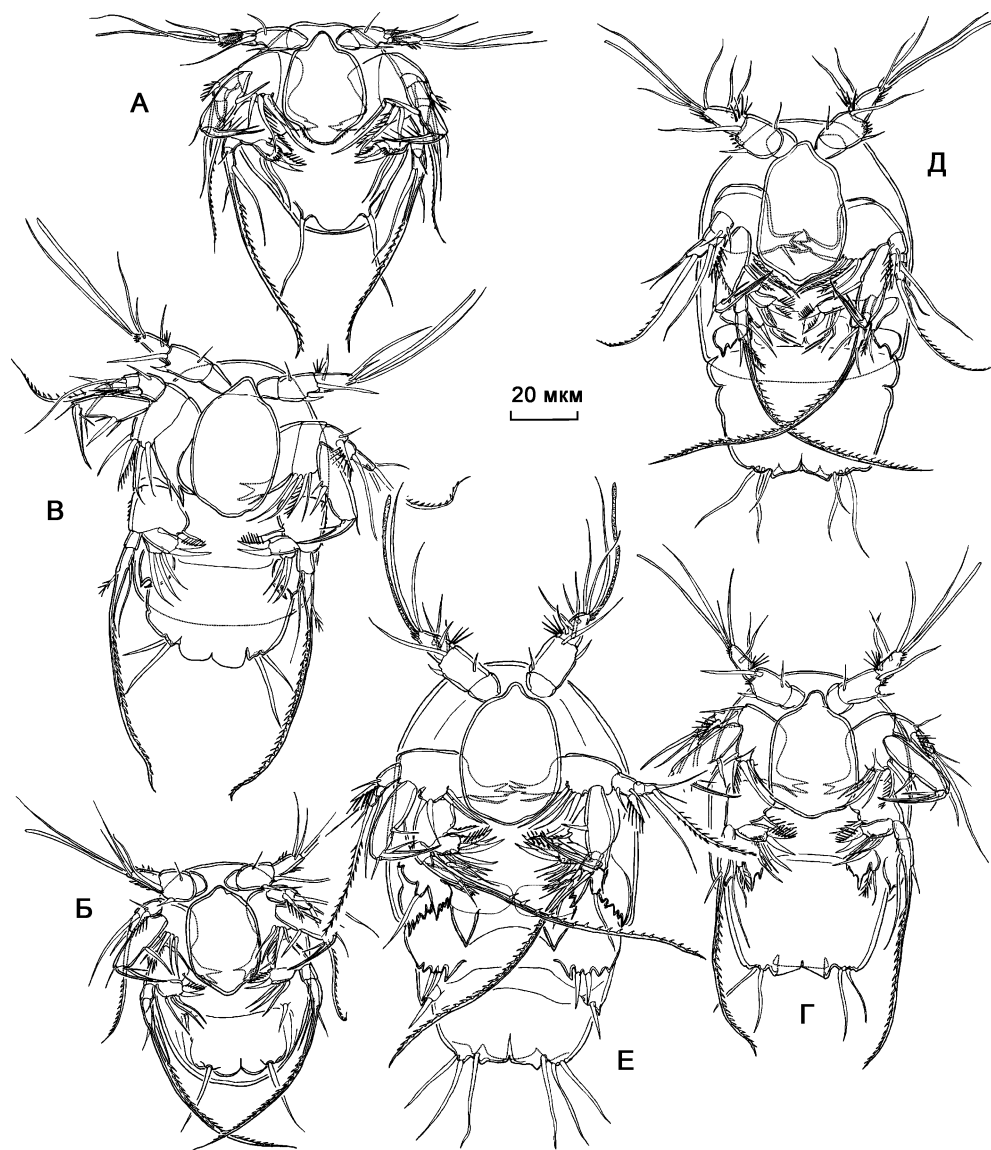


Рис. 5.47. *Scottopsyllus (S.) minor* (T. et A. Scott, 1895): А — науплиус I; Б — науплиус II; В — науплиус III; Г — науплиус IV; Д — науплиус V; Е — науплиус VI.

тный, несет 2 внутренних и 2 терминальных щетинки. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 внутреннюю щетинку, второй сегмент — 4 терминальных.

Максиллула. Прекокса широкая, мощная, несет артрит с 2 щетинками на передней стороне, 1 щетинкой на внутренней стороне и 7 щетинками в двух рядах терминально. Коксэндит несет 3 щетинки, эндит базиса — 5 щетинок. Экзоподит и эндоподит 1-сегментные, несут 2 и 5 щетинок, соответственно.

Максилла. Синкокса несет 3 эндита. Проксимальный эндит без следов подразделения на 2 части, несет 2 щетинки. Дистальные эндиты несут по 3 щетинки, каждый. Эндит базиса несет 2 крупных загнутых щетинки и 1 небольшую. Эндоподит несегментирован, несет 5 щетинок.

Максиллипеда. Синкокса невооруженная, базис удлинённый (отношение длины к ширине 2,7), несет ряд шипиков. Эндоподит 1-сегментный, несет 1 субтерминальную и 2 терминальных крупных геникулирующих щетинки и сетулу.

Первая пара ног. Кокса широкая, невооруженная, базис несет 1 внутреннюю щетинку, ветви 2-сегментные. Экзоподит-1 несет внешнюю щетинку и несколько шипиков, эндоподит-2 несет внешний ряд шипиков и 4 оперенных щетинки терминально. Эндоподит-1 удлинённый, равной длины с экзоподитом, длина в 4 раза превосходит ширину.

Сегментация и вооружение ветвей второй–четвертой пар ног как у предыдущего вида.

Пятая пара ног. Базисэндоподиты срастаются в единую двулопастную пластинку, несущую на каждой лопасти 2 оперенных щетинки, внешняя щетинка базиса развита, оперенная. Экзоподит несет 3 щетинки.

Шестая пара ног входит в состав генитального поля, представлена парой бугорков, несущих каждый по 3 щетинки, внешняя оперенная.

Самец. Длина тела 400 мкм. Общая форма тела, орнаментация кутикулы, распределение сенсилл, как у самки. Половой диморфизм в строении антеннул, пятой и шестой пар ног, фуркальных ветвей и в генитальной сегментации.

Антеннула. 7-сегментная, короткая, субхироцерная, геникуляция между 5 и 6 сегментами. Первый сегмент несет внутренний ряд шипиков, второй сегмент имеет вид короткого кольца, несущего 1 щетинку. Третий сегмент несет 9 голых и 2 оперенных щетинки. Четвертый сегмент несет 6 голых щетинок и 1 короткий шип, несущий шипики. Пятый сегмент имеет вырост на внутренней стороне, несущий конический шип, внутренняя сторона сегмента несет 9 щетинок и эстетаск. Шестой сегмент несет 6 щетинок. Седьмой сегмент несет 8 щетинок и эстетаск.

Пятая пара ног. Базисэндоподиты образуют единую слабо двулопастную пластинку, несущую только внешние базальные щетинки. Экзоподит округлый, несет 4 щетинки.

Шестая пара ног. Представлена парой пластинок, несущих по 3 щетинки, внешняя наиболее длинная.

Ветви фурки овально-конические, отношение длины к ширине равно 1,8. Первая фуркальная щетинка не наблюдается, вторая фуркальная щетинка развита без видоизменений, третья фуркальная щетинка несет ряд длинных шипиков. Четвертая, пятая и шестая расположены терминально, четвертая развита без видоизменений, пятая наиболее длинная, не несет отростков или вооружения, шестая короткая, несет шипики. Седьмая щетинка умеренно развита.

Науплиус I (рис. 5.47А). Тело округлое, слабо сужающееся к заднему концу бесцветное, слабо хитинизированное. Общая длина тела 66 мкм, максимальная ширина в средней части тела 58 мкм. Задний конец тела вооружен парой щетинок.

Антеннула 3-сегментная, сегменты слабо отчленены друг от друга. Первый сегмент вооружен рядом шипиков, второй сегмент слегка вздут, несет 3 щетинки,

третий сегмент с 2 рядами шипиков и дистально расположенными 2 щетинками и эстетаском.

Антенна. Кокса крупная, с вытянутым отростком гнатобазы. Гнатобаза раздвоенная, с щетинкой у места раздвоения. Базис вооружен 4 щетинками. Эндоподит 1-сегментный, несет 1 щетинку в средней части и дистально 1 небольшую щетинку и 1 крупный когтевидный шип. Экзоподит 3-сегментный, первый сегмент с крупным вооруженным внешним шипом, второй сегмент с длинной внешней щетинкой, третий с 2 щетинками, одна из которых длинная и покрыта шипиками.

Лабрум крупный, вздутый, округлый, с дистальной лопастью, несущей мелкие шипики.

Мандибула. Базис с 1 внутренним шипом. Эндоподит квадратный, с рядом шипиков на лицевой стороне, 2 мощными терминальными шипами и 2 длинными внутренними щетинками. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент с 1 небольшой внешней щетинкой, второй сегмент продолжается в длинную (почти равную длине тела) щетинку с внутренним рядом шипиков, также на втором сегменте расположены 2 небольшие щетинки.

Науплиус II (рис. 5.47Б). Общая длина тела 70 мкм, максимальная ширина 50 мкм. Задний конец тела вооружен парой щетинок.

Антеннула 3-сегментная. По сравнению с предыдущей стадией, третий сегмент несет дополнительную субтерминальную щетинку.

Антенна. В отличие от предыдущей стадии, экзоподит-1 несет дополнительную щетинку.

Мандибула. Эндоподит с 3 внутренними щетинками, вместо 2 у предшествующей стадии.

Максиллула представлена 1 голой щетинкой.

Науплиус III (рис. 5.47В). Общая длина тела 96 мкм, максимальная ширина 60 мкм. Задний конец тела вооружен двумя парами щетинок.

Антеннула 3-сегментная. По сравнению с предшествующей стадией, третий сегмент дополнительно несет проксимальную щетинку.

Антенна. В отличие от предыдущей стадии, на эндоподите появляется 2 дополнительных внутренних щетинки. Экзоподит-3 несет дополнительную субтерминальную щетинку.

Мандибула как у предыдущей стадии.

Максиллула представлена 2-лопастной пластинкой.

Науплиус IV (рис. 5.47Г). Общая длина тела 100 мкм, максимальная ширина 63 мкм. Задний конец тела вооружен двумя парами щетинок.

Антеннула. В средней части третьего сегмента появляется дополнительная щетинка.

Базис антенны с 6 щетинками, расположенными на 3 небольших лопастях.

Эндоподит мандибулы с 4 щетинками на внутренней стороне.

Максиллула представлена складкой.

Науплиус V (рис. 5.47Д). Общая длина тела 116 мкм, максимальная ширина 67 мкм. Задний конец тела вооружен тремя парами щетинок.

Антеннула, антенна и мандибула как у предыдущей стадии.

Максиллула представлена двулопастной пластинкой, внешняя лопасть с 2, внутренняя с 1 щетинкой.

Максилла представлена двулопастной пластинкой.

Науплиус VI (рис. 5.47Е). Общая длина тела 130 мкм, максимальная ширина 78 мкм. Задний конец тела вооружен тремя парами щетинок.

Антеннула. В средней части третьего сегмента появляется дополнительная щетинка.

Эндоподит мандибулы с 3 когтевидными шипами и 4 щетинками.

Максиллула. Прекокса с эндитом, вооруженным 3 щетинками, экзоподит представлен цилиндрической лопастью с 1 щетинкой, эндоподит, вероятно, объединен с базисом, представлен лопастью с 4 отростками.

Максилла представлена пластинкой с 5 отростками, 2 проксимальных раздвоены.

Максиллипеда имеет вид конусообразной складки.

Первая пара ног представлена пластинкой с 4 внешними невооруженными лопастями, 2 средними лопастями, каждая с 1 щетинкой и 1 внутренней лопастью.

Вторая пара ног представлена двулопастной пластинкой, внутренняя лопасть с 2 щетинками.

Обсуждение. Данный вид совпадает с *S. (S.) minor* по отношению длина/ширина фуркальных ветвей и по форме незначительного полового диморфизма в строении фуркальных ветвей. Но специфическое строение пятой фуркальной щетинки самки отличает его от исследованных В. Милке (Mielke, 1975) экземпляров *S. (S.) minor*. Такое строение имеет сходство со строением пятой фуркальной щетинки у *S. (S.) aff. minor* (см. Kunz, 1981) и по-видимому свойственно также экземплярам *S. (S.) minor* из Черного моря (Apostolov, Marinov, 1988). Описываемые Апостоловым и Мариновым экземпляры *S. (S.) robertsoni* не могут относиться к этому виду так как у них отсутствуют мультиплицированные щетинки на внутренней стороне базисов первой пары ног, по этой причине они возможно близки к *S. (S.) minor*. Вероятно, существует 2 (а, возможно, и более) сходных с *S. (S.) minor* вида, точные границы между которыми невозможно определить без исследования коллекции *Scottopsyllus* из различных регионов и типовых экземпляров *S. (S.) minor*.

Распространение. Побережье Европы от Белого до Черного моря. Интерстициальный вид.

Scottopsyllus (S.) herdmani (T. et A. Scott, 1899)

Рис. 5.48–5.49.

Leptopsyllus herdmani T., A. Scott, 1899: 141, рис. VIII (1–9).

Paramesochra herdmani Lang, 1948: 873, рис. 349 (3).

Scottopsyllus herdmani Kunz, 1962.

Длина тела 500–650 мкм. Вооружение плавательных ног как у предыдущего вида.

Строение исследованных особей не имеет отличий от рисунков К. Ланга (Lang, 1948); от рисунков *S. herdmani* из Баренцева моря, приводимых Н.В. Летовой (1982) беломорские экземпляры отличаются: а) отсутствием выраженных коленчатых щетинок на сегментах антеннулы (кроме последнего); б) эндоподит-2 первой пары ног с одним мощным когтем (на рисунке Летовой — с 2 щетинками; в) базиэндоподит пятой пары ног несколько длиннее.

Распространение. Побережья Германии, Шотландии, Англии, Мурманское побережье Баренцева моря. Интерстициальный вид.

Подрод *Scottopsyllus* (*Intermedopsyllus*) Kunz, 1962

Scottopsyllus (*Intermedopsyllus*) *intermedius* (T. et A. Scott, 1895)

Рис. 5.50–5.52.

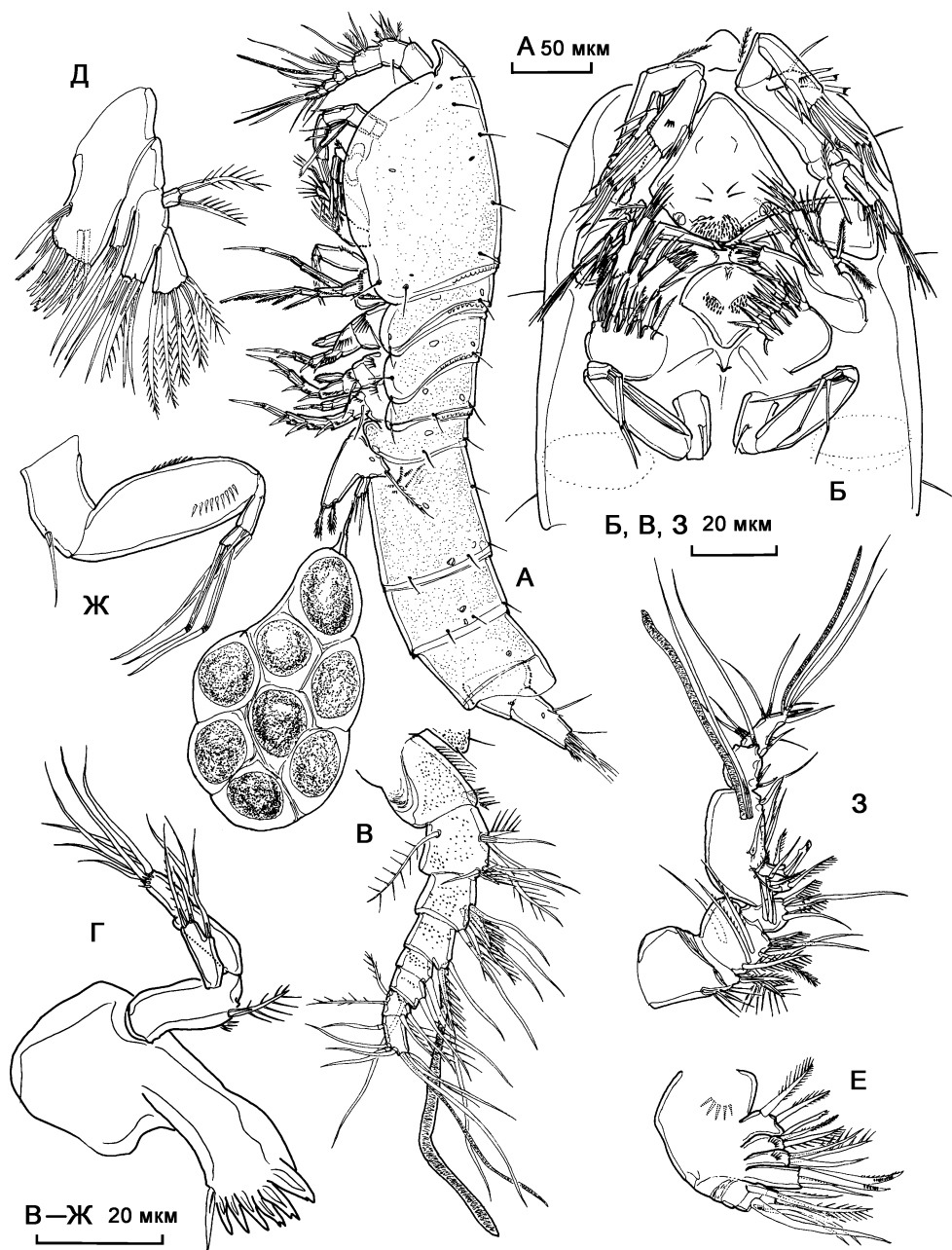


Рис. 5.48. *Scottopsyllus* (*S.*) *herdmani* (T. et A. Scott, 1899), самка (А–Ж), самец (3): А — внешний вид; Б — ротовой аппарат; В, 3 — антеннула; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

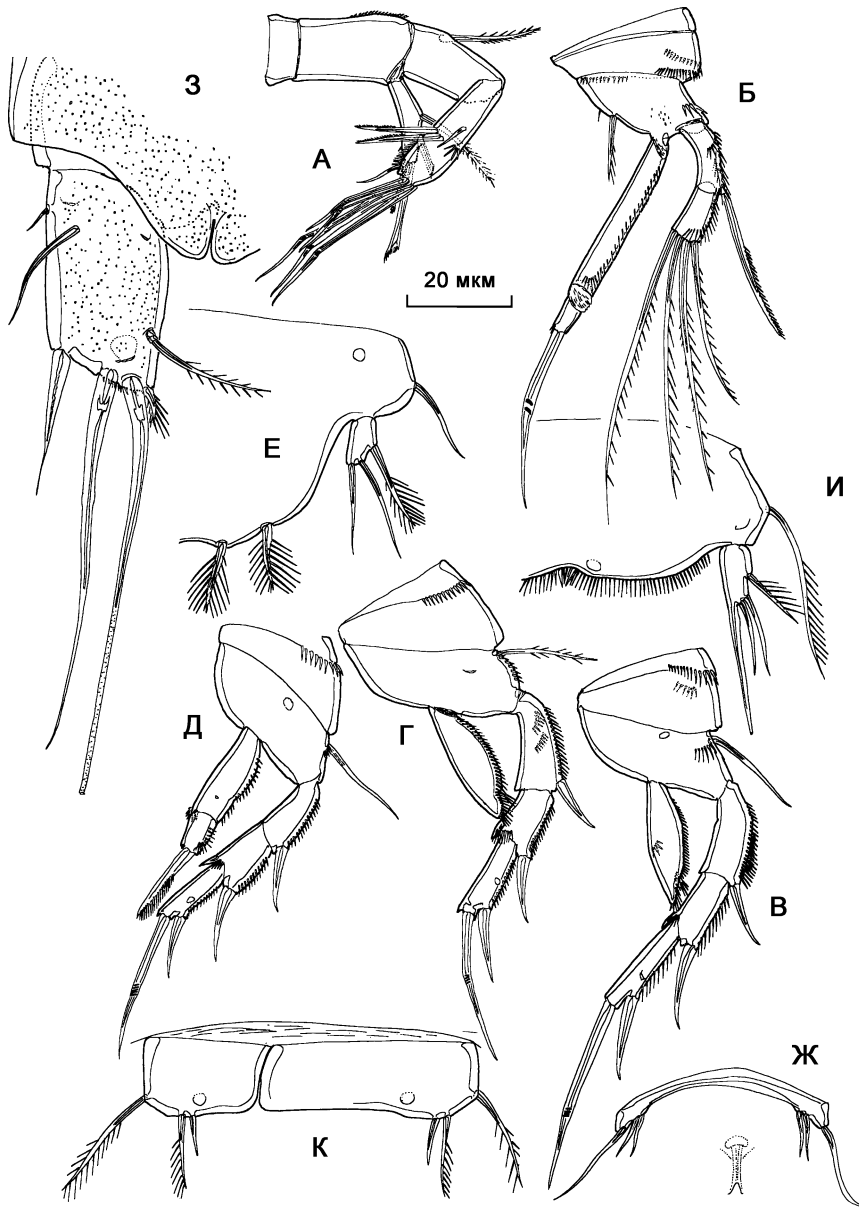


Рис. 5.49. *Scottopsyllus (Sc.) herdmani* (T. et A. Scott, 1899), самка (А–З), самец (И, К): А — антенна; Б — P1; В — P2; Г — P3; Д — P4; Е, И — P5; К — P6; Ж — генитальное поле; З — фуркальная ветвь и псевдооперкулум.

Leptopsyllus intermedius T., A. Scott, 1895: 51, рис. V(1–11).

Paramesochra intermedius Lang, 1948: 874, рис. 350.

Intermedopsyllus intermedius Kunz, 1962: 252.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Длина тела 396 мкм. Тело длинное, дорзовентрально уплощенное, постепенно сужающееся к заднему концу,

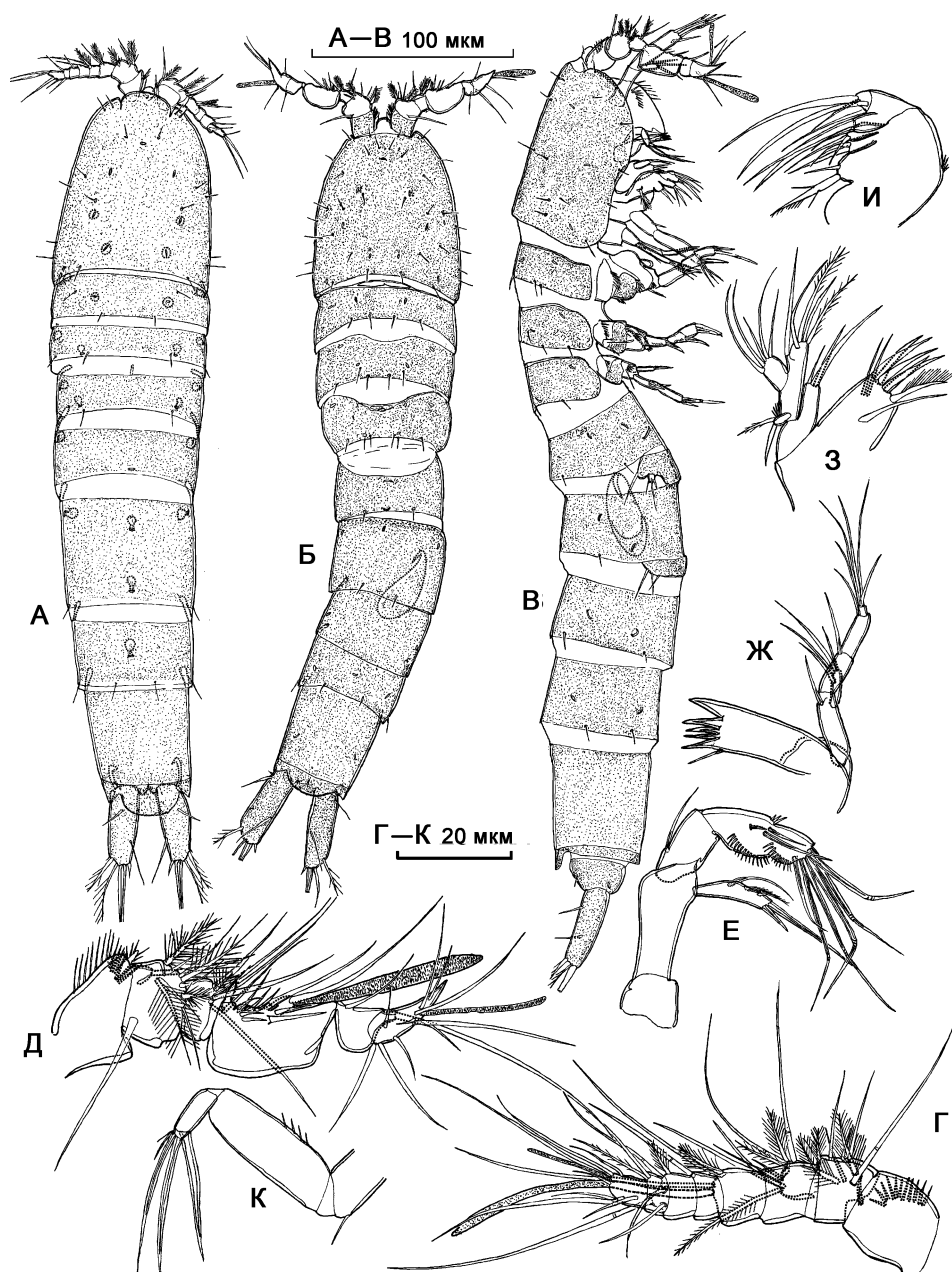


Рис. 5.50. *Scottopsyllus (L.) intermedius* (T. et A. Scott, 1895), самка (А, Г, Е–К), самец (Б, В, Д): А, Б — внешний вид, дорсально; В — внешний вид, латерально; Г, Д — антеннула; Д — антеннула; Е — антенна; Ж — мандибула; З — максиллула; И — максилла; К — максиллипеда.

сочленение между просомой и уросомой почти не выражено. Кутикула тела, фуркальных ветвей, коксальных сегментов конечностей, базиэндоподитов пятой пары ног покрыта часто расположенными мелкими порами.

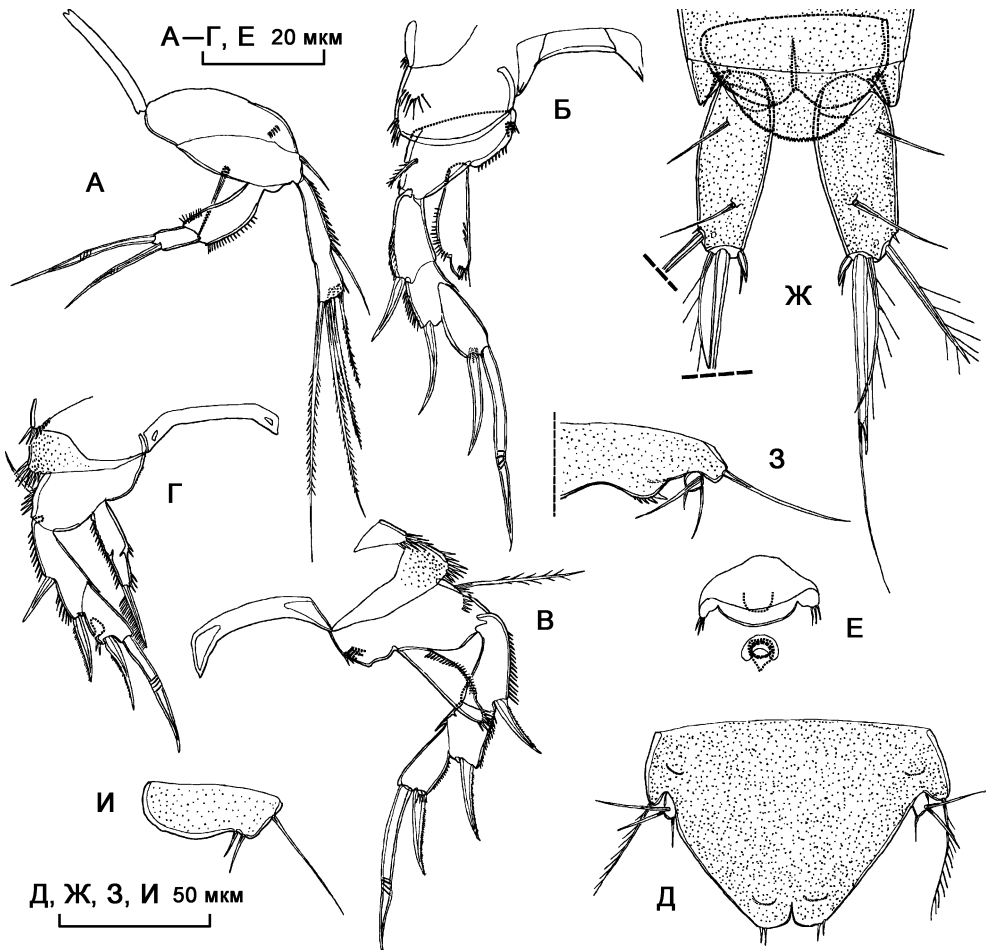


Рис. 5.51. *Scottopsyllus (L.) intermedius* (T. et A. Scott, 1895), самка (А–Ж), самец (З, И): А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д, З — P5; И — P6; Е — генитальное поле; Ж — фуркальные ветви.

Анальный сегмент частично погружен в преданальный сегмент, псевдооперкулум на преданальном сегменте хорошо развитый, полукруглый, с зубренным краем.

Ветви фурки цилиндрические, слабо сужающиеся к концу, отношение длины к ширине 2,64.

Антеннула 8-сегментная, короткая, мощная.

Антенна. Кокса не вооруженная. Базис удлинённый (отношение длины к ширине равно 2), не вооружен. Экзоподит 1-сегментный, несет 2 щетинки на внешней стороне (дистальная оперенная) и 2 терминальных щетинки. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 внутреннюю щетинку, второй сегмент несет 3 внутренних щетинки (проксимальная оперенная), 5 терминальных геникулирующих и 1 субтерминальную простую щетинки и 3 ряда шипиков.

Мандибула. Гнатобаза несет 5 зубов и щетинку. Мандибулярный щупик 2-ветвистый, базис несет 1 внутреннюю щетинку, экзоподит 1-сегментный с 4 щетинка-

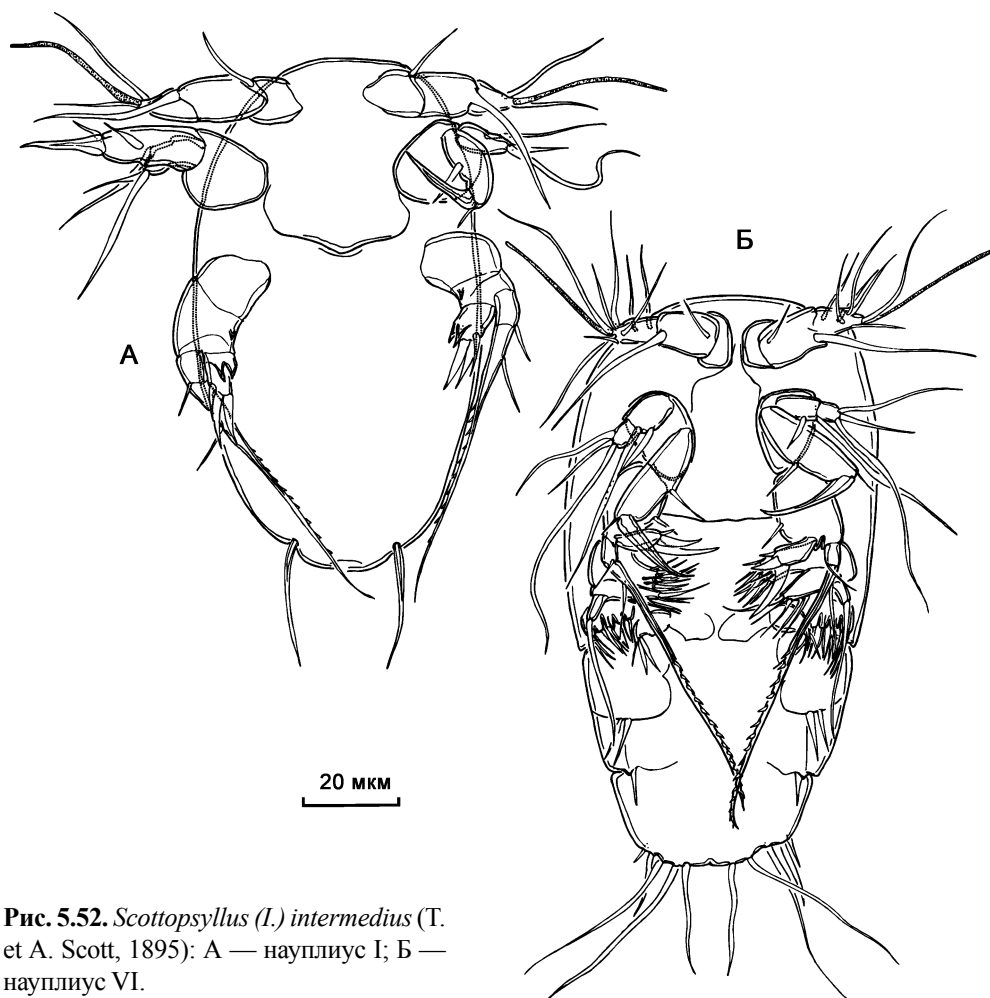


Рис. 5.52. *Scottopsyllus (L.) intermedius* (T. et A. Scott, 1895): А — науплиус I; Б — науплиус VI.

ми. Эндоподит 3-сегментный, первый сегмент и второй сегмент с 1 щетинкой каждый, третий сегмент несет 5 щетинок.

Максиллула. Прекокса массивная, артрит несет 7 шипов, 2 щетинки на передней стороне и 1 щетинку на внутренней стороне. Коксэндит несет 3 щетинки, эндит базиса — 5 щетинок. Экзоподит и эндоподит односегментные, экзоподит несет 2 щетинки, эндоподит — 5 щетинок.

Максилла. Синкокса несет 3 эндита, проксимальный широкий, полукруглый, с 2 щетинками, 2 дистальных цилиндрические, несут по 2 щетинки каждый. Эндит базиса вооружен 2 крупными и 1 небольшой щетинками, эндоподит 2-сегментный, несет 1 щетинку на первом сегменте и 3 щетинки на втором.

Максиллипеда. Синкокса слабо удлинненная, несет 1 щетинку. Базис вытянутый (отношение длины к ширине 2,8), несет внешний ряд шипиков. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент несет мощную щетинку, второй сегмент вооружен 2 щетинками и 2 сетулами.

Первая пара ног. Кокса широкая, несет ряд шипиков. Экзоподит с нечетким подразделением на 2 сегмента, первый несет 1 внешнюю щетинку и ряд шипиков, второй несет 2 внешних, 2 терминальных щетинки и ряд шипиков. Эндоподит равной с экзоподитом длины, первый сегмент в 2 раза длиннее второго, несет внутренний и внешний ряды шипиков, второй сегмент несет терминальную и субтерминальную геникулирующие щетинки.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	0.0.011	000
Третья пара ног	0.0.011	000
Четвертая пара ног	0.011	010

Пятая пара ног. Базиэндоподиты срастаются, образуя единую пластинку большого размера, слабо лопастную в дистальной части, каждая лопасть несет по 2 коротких щетинки, внешние базисные щетинки хорошо развиты, оперенные. Экзоподиты каждый с 3 щетинками, одна из которых расположена на передней поверхности экзоподита.

Самец. Длина тела 456 мкм. Общая форма тела, строение кутикулы, орнаментация, расположение сенсилл, как у самки. Сочленение между просомой и уросомой более выражено. Половой диморфизм в строении антеннул, пятой и шестой пар ног и в генитальной сегментации.

Антеннула 6-сегментная, короткая, мощная, субхироцерная. Геникуляция между 4-м и 5-м сегментами, эстетаски на 4-м и 6-м сегментах.

Пятая пара ног. Базиэндоподиты срастаются в единую пластинку со слабо выраженной лопастностью, внутренние лопасти несут по ряду шипиков, внешние базисные щетинки хорошо развиты. Экзоподиты округлые, каждый несет по 3 щетинки, проксимальная смещена на переднюю сторону экзоподита.

Шестая пара ног. Представлена парой несросшихся пластинок, со слабо выраженной двухлопастностью, несущих по 3 щетинки каждая.

Науплиус I. Внешний вид науплиуса можно коротко определить как «яйцо с конечностями». Это лецитотрофный науплиус со слабо выраженным лабрумом и без отростков гнатобаз на антеннах. Длина тела 112 мкм, максимальная ширина 62 мкм. Тело с короткими конечностями, слабо хитинизировано. Задний конец тела с 1 парой щетинок.

Антеннула 3-сегментная, первый сегмент без вооружения, второй с 1 проксимальной и 1 дистальной щетинкой, третий сегмент с 1 субтерминальной щетинкой и щетинкой с эстетаском терминально.

Антенна. Протоподит без расчленения на коксу и базис, без отростка коксы и базальных или коксальных щетинок. Экзоподит 1-сегментный, с 1 внешней и 2 терминальными щетинками. Эндоподит с 1 внутренней, 1 внешней дистальной щетинками и терминальным когтевидным шипом.

Мандибула. Кокса без орнаментации. Внутренняя лопасть эндоподита с 2 шиповидными отростками, дистальная с 3 щетинками. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент с внутренней щетинкой, второй продолжается в длинную вооруженную щетинку с короткой щетинкой при ее основании.

Науплиус VI. Длина тела 124 мкм, максимальная ширина 67 мкм. Задний конец тела с 5 парами щетинок.

Антеннула 3-сегментная, первый сегмент без вооружения, второй с 2 щетинками, третий сегмент с 8 щетинками и эстетаском.

Антенна. Протоподит без вооружения и коксального отростка. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент с 2 внутренними щетинками, второй сегмент с 1 субтерминальной и 1 терминальной щетинками.

Мандибула. Базис с 1 небольшой щетинкой. Эндоподит с 3 изогнутыми шипами. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент с внутренней щетинкой, второй продолжается в длинную вооруженную щетинку с короткой щетинкой при ее основании.

Максиллула. Прекокса с эндитом, вооруженным 7 щетинками на дистальном крае и 2 щетинками на передней поверхности. Экзоподит представлен цилиндрическим сегментом с 1 длинной щетинкой. Эндоподит, вероятно, объединен с базисом, несущим 2 группы щетинок: субтерминальную из 2 щетинок и дистальную из 3.

Максилла имеет вид пластинки с 5 цилиндрическими лопастями, с 1, 2, 3, 1, 3 щетинками (от проксимальной к дистальной части), соответственно. Три проксимальных лопасти, вероятно, соответствуют эндитам синкоксы, следующая — базальному эндиту, дистальная — эндоподиту.

Максиллипеда представлена изогнутой лопастью с 3 щетинками на окончании.

Первая пара ног представлена складкой с 2 щетинками.

Вторая пара ног представлена небольшой складкой с внешним бугорком и внутренней щетинкой.

Обсуждение. Беломорские экземпляры *S. (I.) intermedius* отличаются от типового описания этого вида: а) наличием 4 щетинок на экзоподите антенны (в типовом описании 3); б) срастанием экзоподита-1 экзоподита-2 первой пары ног (в типовом описании свободны); в) наличием 2 коротких щетинок на эндоподитных лопастях пятой пары ног (в типовом описании без вооружения). Последний признак по данным различных авторов (Lang, 1948; Huys, Boxshall, 1991) подвергается изменчивости. Строение мандибулярного щупика исследованных экземпляров сходно со строением мандибулярного щупика *S. (I.) intermedius* из Намибии (Kunz, 1992) (также 3-сегментный эндоподит).

Науплиусы *S. (I.) intermedius* значительно отличаются от науплиусов *S. (S.) minor* и от других известных науплиусов гарпактикоид. Исследованные науплиусы первой и шестой стадии не имеют рта и лабрума (лабрум прослеживается только по незначительному шву) и, очевидно, не питаются все время развития. Единственным известным лецитотрофным науплиусом гарпактикоид является науплиус *Pseudotachidius* sp. (Dahms, 1989), сходный с науплиями *S. (I.) intermedius* отсутствием лабрума, рта, коксального отростка с гнатобазой. Другой отличительной характеристикой науплиев *S. (I.) intermedius* является значительное развитие постмандибулярных конечностей на шестой стадии. Максилла науплиуса VI имеет максимальную степень развития среди известных науплиусов гарпактикоид и отличается от максиллы первого копеподита только отсутствием 1 щетинки на проксимальном эндите синкоксы и 2 щетинок на базальном эндите. Максиллула также имеет сложную структуру, сходную со строением максиллулы копеподита I, однако точное соответствие между лопастями максиллулы науплиуса VI и копеподита I установить сложно. Наличие хорошо развитой максиллипеды также является необычной чертой, у большинства гарпактикоид максиллипеды на стадии шестого науплиуса либо представлена слабовыраженным невооруженным зачатком, или небольшая и несет несколько сетул. Только у каланоид максиллипеды имеет вид крупного зачатка с 2 щетинками.

Общей чертой науплиусов *S. (S.) minor* и *S. (I.) intermedius* является 2-сегментный экзоподит мандибулы, второй сегмент которого продолжается в не отчлененную от сегмента длинную щетинку. Соответствующая щетинка также имеется и у других групп гарпактикоид, однако там она не срастается с сегментом. Такое же строение экзоподита мандибулы отмечено и у исследованных науплиусов *Kliopsyllus* sp., что позволяет предполагать, что это характерная синапоморфия Paramesochridae.

Распространение. Побережье Европы от Белого до Черного моря, Намибия. Интерстициальный вид.

Род *Kliopsyllus* Kunz, 1962

Kliopsyllus holsaticus (Klie, 1929)

Рис. 5.53–5.55.

Paramesochra holsatica Klie, 1929: 356, рис. 28–36; Lang, 1948: 874, рис. 351 (1).

Kliopsyllus holsaticus Kunz, 1962: 252.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Длина тела 204 мкм. Ветви фурки цилиндрические, отношение длины к ширине равно 2,3.

Антеннула 8-сегментная, короткая.

Антенна. Экзоподит 1-сегментный, несет 3 внутренних и 2 терминальных щетинки. Эндоподит-1 с 1 внутренней щетинкой, эндоподит-2 несет 2 внутренних щетинки, 4 терминальных геникулирующих щетинки и 1 субтерминальную геникулирующую щетинку с короткой простой щетинкой при основании.

Мандибула. Кокса короткая, широкая, гнатобаза несет 6 зубов и щетинку. Щупик мандибулы двуветвистый, базис не вооружен. Экзоподит несет 1 внутреннюю и 3 терминальных щетинки. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 внутреннюю щетинку, второй сегмент несет 5 терминальных щетинок.

Максиллула. Артрит слабо удлинённый, несет 5 терминальных щетинок, 1 щетинку на передней поверхности и 1 внутреннюю щетинку. Коксэндит несет 2 щетинки, эндит базиса — 7 щетинок. Экзоподит и эндоподит 1-сегментные, несут 2 и 6 щетинок, соответственно.

Максилла. Синкокса вытянутая, несет 3 эндита, проксимальный с 3 щетинками, 2 дистальных — с 2 щетинками каждый. Эндит базиса несет 3 щетинки. Эндоподит без подразделения на сегменты, несет 4 щетинки, терминальная наиболее крупная.

Максиллипеда. Синкокса несет 1 щетинку, базис удлинённый (отношение длины к ширине равно 3), не вооружен. Первый сегмент эндоподита несет 1 мощную щетинку. Второй сегмент несет 2 щетинки и сетулу.

Первая пара ног. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 внешнюю щетинку, второй сегмент несет 4 терминальных щетинки, внутренняя из которых оперенная. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент удлинённый в 1,1 раза короче экзоподита, отношение длины к ширине 3,8, не вооружен. Второй сегмент слабо удлинённый, несет терминально геникулирующую щетинку и простую щетинку.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	0.0.112	010
Третья пара ног	0.0.112	010
Четвертая пара ног	0.0.011	010

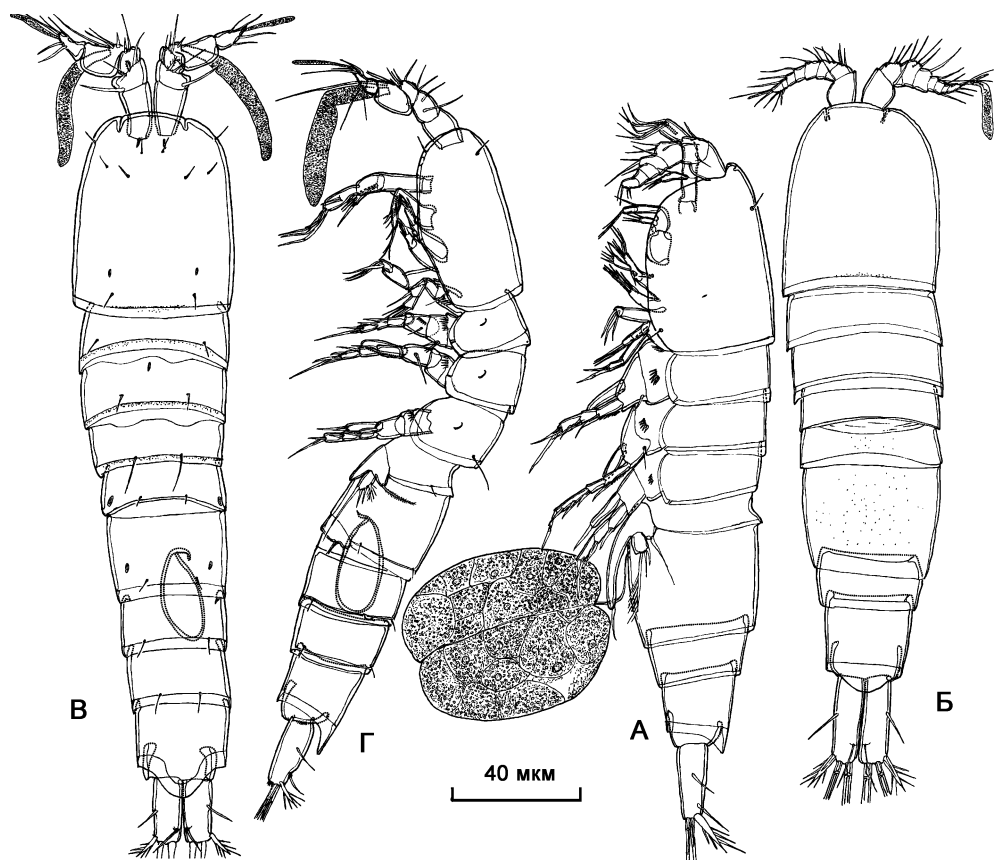


Рис. 5.53. *Kliopsyllus holsaticus* (Klie, 1929): А — внешний вид самки, латерально; Б — внешний вид самки, дорзально; В — внешний вид самца, дорзально; Г — внешний вид самца, латерально.

Пятая пара ног. Базиеンドподиты срастаются в единую двулопастную пластинку, лопасти несут по 1 оперенной и 1 голой щетинке. Внешняя щетинка базиса хорошо развита, оперенная. Экзоподит округлый, несет 3 щетинки и 2 ряда шипиков.

Шестая пара ног входит в состав генитального поля. Представлена парой пластинок, несущих по 3 щетинки каждая, внешняя оперенная.

Самец. Общая длина тела 222 мкм. Тело в большей степени сплющено дорзо-вентрально, чем у самки. Половой диморфизм в строении антеннул, пятой, шестой парах ног и в генитальной сегментации.

Антеннула 7-сегментная, короткая, субхироцерная.

Пятая пара ног. Базиеyndподиты срастаются в единую двулопастную пластинку, лишенную щетинок. Внешние щетинки базиса хорошо развиты, оперенные. Экзоподит округлый, несет 4 щетинки.

Шестая пара ног. Представлена парой слабо двулопастных пластинок, несущих по 3 щетинки.

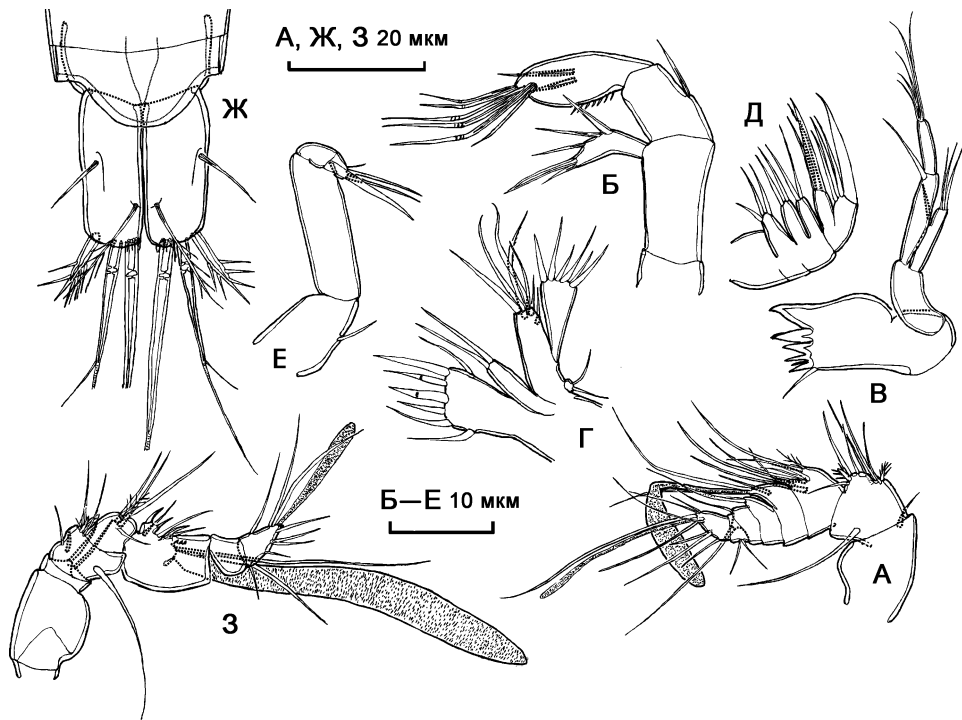


Рис. 5.54. *Kliopsyllus holsaticus* (Klie, 1929), самка (А–Ж), самец (З): А, З — антеннула; Б — антенна; В — мандибула; Г — максиллула; Д — максилла; Е — максиллипеда; Ж — фуркальная ветвь.

Обсуждение. По формуле вооружения плавательных ног, отношению длины к ширине и форме фуркальных ветвей, количеству щетинок на экзоподите антенны обнаруженные экземпляры наиболее близки к сильно варибельному и широко распространенному *Kliopsyllus holsaticus*. Характерной особенностью беломорских экземпляров является наличие 1 длинной сетулы на 4-й фуркальной щетинке. Для *K. holsaticus* из типового местообитания и из Хелголанда Г. Кюнц (Kunz, 1981) показал наличие оперения на 4-й и 5-й фуркальных щетинках, но В. Милке (Mielke, 1975), в качестве признака *K. holsaticus* рассматривает отсутствие оперения на 4-й и 5-й фуркальных щетинках. Также беломорские экземпляры отличаются от описаний *K. holsaticus*, приведенных Г. Кюнцем (Kunz, 1981), А. Апостоловым и Т. Мариновым (Apostolov, Marinov, 1988) наличием слабо удлинненного эндоподита-1 первой пары ног, тогда как в указанных работах на приведенных изображениях эндоподит-1 превосходит по длине экзоподит.

Распространение. Побережье Европы от Белого до Черного моря. Интерстициальный вид.

Kliopsyllus miguelensis Kunz, 1983

Рис. 5.56.

Kliopsyllus miguelensis Kunz, 1983: 115–208.

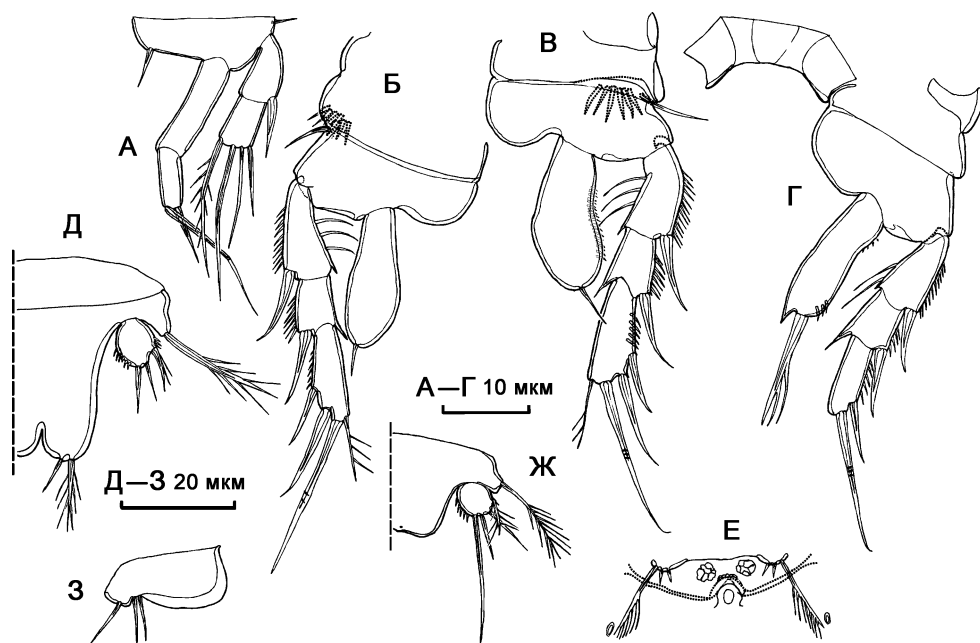


Рис. 5.55. *Kliopsyllus holsaticus* (Klie, 1929), самка (А–Е), самец (Ж, 3): А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д, Ж — P5; Е — генитальное поле; самец; 3 — P6.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Длина тела 240 мкм. Гиалиновые мембраны на задних краях сегментов слабо развиты, без скульптуры.

Ветви фурки удлиненные цилиндрические, отношение длины к ширине равно 3,3. Антеннула 8-сегментная, короткая.

Экзоподит антенны 1-сегментный, несет 2 внутренних, 1 терминальную и 1 субтерминальную щетинки. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент не несет щетинки, второй сегмент несет 2 внутренних щетинки, 4 терминальных геникулирующих щетинки и 1 субтерминальную геникулирующую щетинку с короткой простой щетинкой при основании.

Мандибула. Кокса слабо удлиненная, гнатобаза несет 5 раздвоенных зубов и щетинку. Щупик мандибулы двуветвистый, базис не вооружен. Экзоподит несет 1 внутреннюю и 2 терминальных щетинки. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 внутреннюю щетинку, второй сегмент несет 5 терминальных щетинок.

Максиллула. Артрит слабо удлиненный, несет 7 терминальных щетинок, 2 щетинку на передней поверхности и 1 внутреннюю щетинку. Коксэндит несет 3 щетинки, эндит базиса — 6 щетинок. Экзоподит и эндоподит 1-сегментные, несут 1 и 6 щетинок, соответственно.

Максилла. Синкокса округлая, несет 3 эндита, проксимальный с 1 щетинкой, 2 дистальных — с 2 щетинками каждый. Эндит базиса несет 1 крупную щетинку. Эндоподит без подразделения на сегменты, несет 3 щетинки, терминальная наиболее крупная.

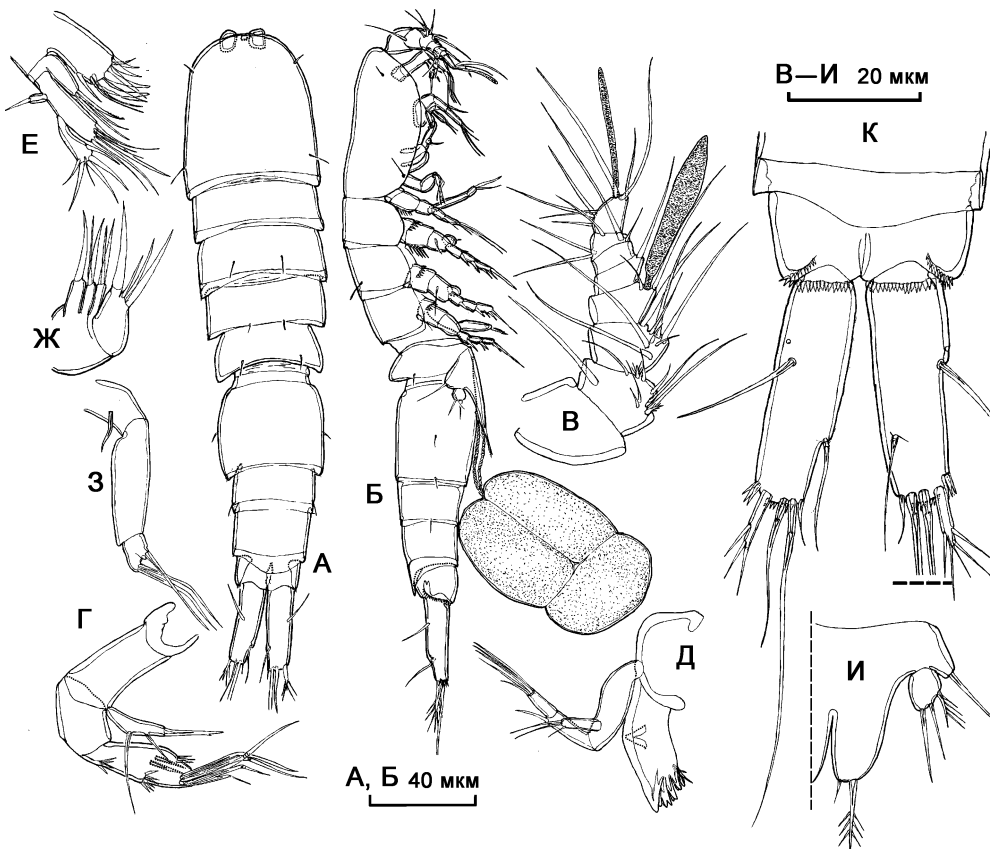


Рис. 5.56. *Kliopsyllus miguelensis* Kunz, 1983, самка: А — внешний вид, дорсально; Б — внешний вид, латерально; В — антеннула; Г — антенна; Д — мандибула; Е — максиллула; Ж — максилла; З — максиллипеда; И — P5; К — фуркальные ветви.

Максиллипеда. Синкокса несет 1 щетинку, базис удлиненный (отношение длины к ширине равно 3), не вооружен. Эндоподит без четкого подразделение на сегменты, несет 2 терминальные щетинки и 1 щетинку в средней части.

Первая пара ног. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 внешнюю щетинку, второй сегмент несет 4 терминальных оперенных щетинки. Эндоподит двухсегментный, первый сегмент удлиненный в 1,5 раза короче экзоподита, отношение длины к ширине равно 3, не вооружен. Второй сегмент слабо удлиненный, несет терминально геникулирующую щетинку и простую щетинку.

Формула вооружения плавательных ног как у предыдущего вида.

Пятая пара ног. Базиэндоподиты срастаются в единую двулопастную пластинку, лопасти несут по 1 оперенной и 1 голой щетинке. Внешняя щетинка базиса хорошо развита. Экзоподит округлый, несет 3 щетинки, внешняя из которых оперенная.

Шестая пара ног входит в состав генитального поля. Представлена парой пластинок, несущих по 3 щетинки каждая. Интерстициальный вид.

Kliophsyllus brevicaudatus sp. n.

Рис. 5.57–5.59.

Описание. Самка. Длина тела 210 мкм. Гиалиновые мембраны на задних краях свободных сегментов (кроме анального и преданального) хорошо развиты, с выраженной поперечной исчерченностью.

Псевдоопрекулум на преданальном сегменте хорошо развитый, с 4 лопастями равного размера.

Ветви фурки короткие, цилиндрические, отношение длины к ширине равно 1,6. Первая щетинка не наблюдается, вторая щетинка умеренно развита, без видоизменений. Третья фуркальная щетинка расположена субтерминально, мощная, изогнутая у основания, несет шипики. Четвертая фуркальная щетинка длинная, оперенная с внешней стороны. Пятая фуркальная щетинка наиболее длинная, оперенная с внешней стороны в средней части. Шестая фуркальная щетинка короткая, седьмая умеренно развита, расположена субтерминально. На вентральной стороне вдоль заднего края каждой фуркальной ветви расположен ряд шипиков.

Антеннула 7-сегментная, короткая. Первый сегмент несет 1 короткую щетинку. Второй сегмент несет 5 голых, 1 оперенную щетинку и 2 коротких шипа, несущих шипики. Третий сегмент несет 5 голых и 1 оперенную щетинку. Четвертый сегмент несет 2 голых щетинки и эстетаск. Пятый сегмент несет 1 голую щетинку. Шестой сегмент со слабо выраженным подразделением на 2 сегмента, несет 3 голых щетинки. Седьмой сегмент несет 6 голых щетинок и эстетаск.

Антенна. Экзоподит 1-сегментный, несет 3 внутренних и 1 терминальную щетинку. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 короткую внутреннюю щетинку, второй сегмент несет 2 внутренних щетинки, 5 терминальных геникулирующих и 1 простую щетинку, 1 внутренний ряд шипиков и 2 крупных внешних шипика.

Мандибула. Гнатобаза несет 1 крупный треугольный зуб, 3 небольших двураздельных зуба и щетинку. Щупик мандибулы двуветвистый, базис несет 2 внутренние щетинки. Экзоподит 1-сегментный, несет 2 терминальные щетинки. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 внутреннюю щетинку, второй сегмент несет 3 терминальных щетинки.

Максиллула. Артрит широкий, несет 7 терминальных щетинок, 2 щетинки на передней поверхности и 1 внутреннюю щетинку. Коксэндит несет 3 щетинки, эндит базиса — 7 щетинок. Экзоподит и эндоподит 1-сегментные, несут 2 и 5 щетинок, соответственно.

Максилла. Синкокса округлая, несет 3 эндита, первый двураздельный, проксимальная лопасть с 2, дистальная — с 1 щетинкой; второй и третий — с 2 щетинками каждый. Эндит базиса несет 3 щетинки. Эндоподит без подразделения на сегменты, несет 4 щетинки, терминальная наиболее крупная.

Максиллипеда. Синкокса невооруженная, базис удлинённый (отношение длины к ширине равно 2), не вооружен. Первый сегмент несет 1 мощную щетинку и сетулу. Второй сегмент несет 2 щетинки.

Первая пара ног. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 внешнюю щетинку, второй сегмент несет 4 терминальных щетинки, 2 внутренних оперенные. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент удлинённый, в 1,2 раза длиннее экзоподита, отношение длины к ширине равно 5, не вооружен. Эндоподит-2 несет геникулирующую щетинку и простую щетинку.

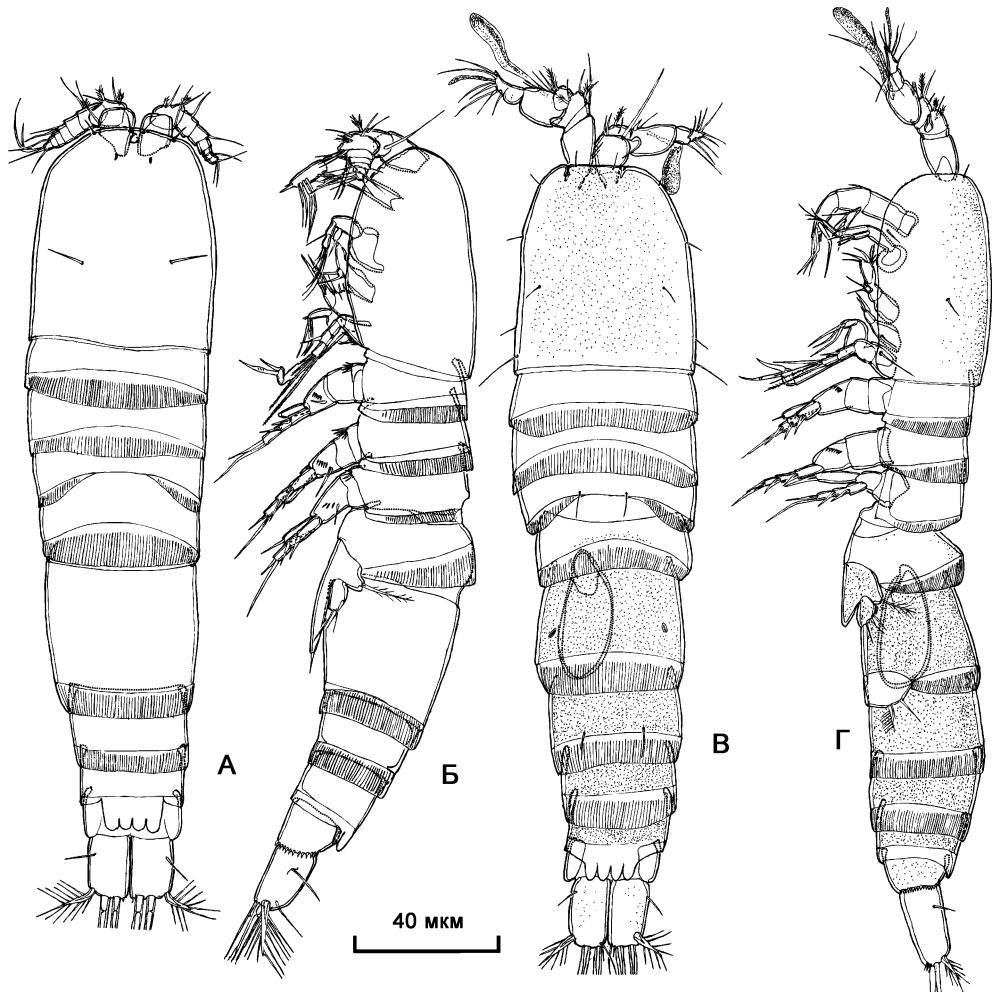


Рис. 5.57. *Kliopsyllus brevicaudatus* sp. n., самка (А, Б), самец (В, Г): А, В — внешний вид, дорзально; Б, Г — внешний вид, латерально.

Формула вооружения плавательных ног как у *K. holsaticus*.

Пятая пара ног. Базиэндоподиты срастаются в единую двулопастную пластинку, лопасти несут по 1 оперенной и 1 голой щетинке. Внешняя щетинка базиса хорошо развита, оперенная. Экзоподит округлый, несет 3 щетинки и внутренний ряд шипиков.

Шестая пара ног входит в состав генитального поля. Представлена парой бугорков, несущих по 1 оперенной щетинке.

Самец. Общая длина тела 213 мкм. Перетяжка между просомой и уросомой выражена заметнее, чем у самки. Половой диморфизм в строении антеннул, пятой, шестой парах ног и в генитальной сегментации.

Антеннула 6-сегментная, короткая, субхироцерная. Первый сегмент слабо выпуклый с внешней стороны, несет внутренний ряд шипиков. Второй сегмент

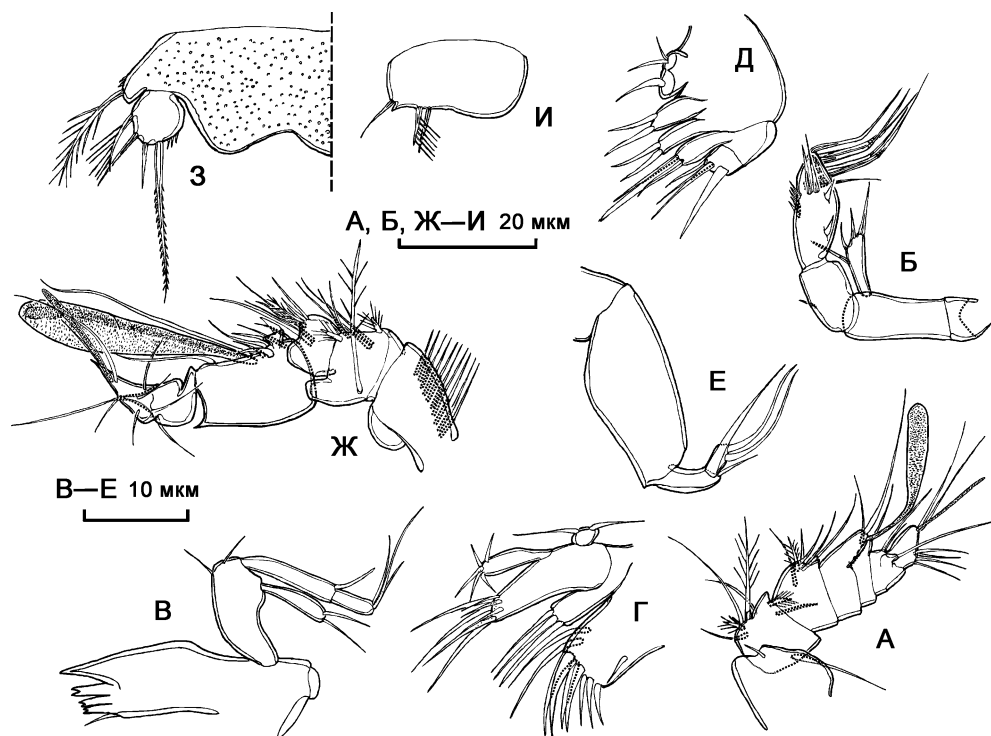


Рис. 5.58. *Kliopsyllus brevicaudatus* sp. n., самка (А–Е), самец (Ж–И): А, Ж — антеннула; Б — антенна; В — мандибула; Г — максиллула; Д — максилла; Е — максиллипеда; З — P5; И — P6.

короткий, кольцевидный. Третий сегмент имеет внешний полукруглый вырост; несет 4 голых, 1 оперенную щетинку и 2 шипа, несущих шипики. Четвертый сегмент несет 6 голых и 1 оперенную щетинку. Пятый сегмент имеет внутренний вырост, несущий шип и щетинку, на внутренней стороне сегмента расположены 7 щетинок и эстетаск. Шестой сегмент со слабо выраженным подразделением на 2 сегмента, несет 9 щетинок и эстетаск.

Пятая пара ног. Базиэндоподиты срастаются в единую двулопастную пластинку, лишенную щетинок. Внешние щетинки базиса хорошо развиты, оперенные. Экзоподит округлый, несет 4 щетинки.

Шестая пара ног. Представлена парой нерасчлененных пластинок, несущих по 3 щетинки и треугольный отросток у основания внешней щетинки.

Обсуждение. Данный вид *Kliopsyllus* имеет самые короткие ветви фурки (отношение длины к ширине 1,6) внутри рода. Также этот вид характеризуется наличием 4 щетинок на экзоподите антенны, наличием рядов шипиков на заднем конце анального сегмента, наличием внешнего оперения на 4-й и 5-й фуркальных щетинках. Специфическое строение псевдооперкулума (наличие четырех лопастей) сложно сопоставить с другими видами *Kliopsyllus*, так как большинство авторов никак не изображают псевдооперкулум на своих рисунках.

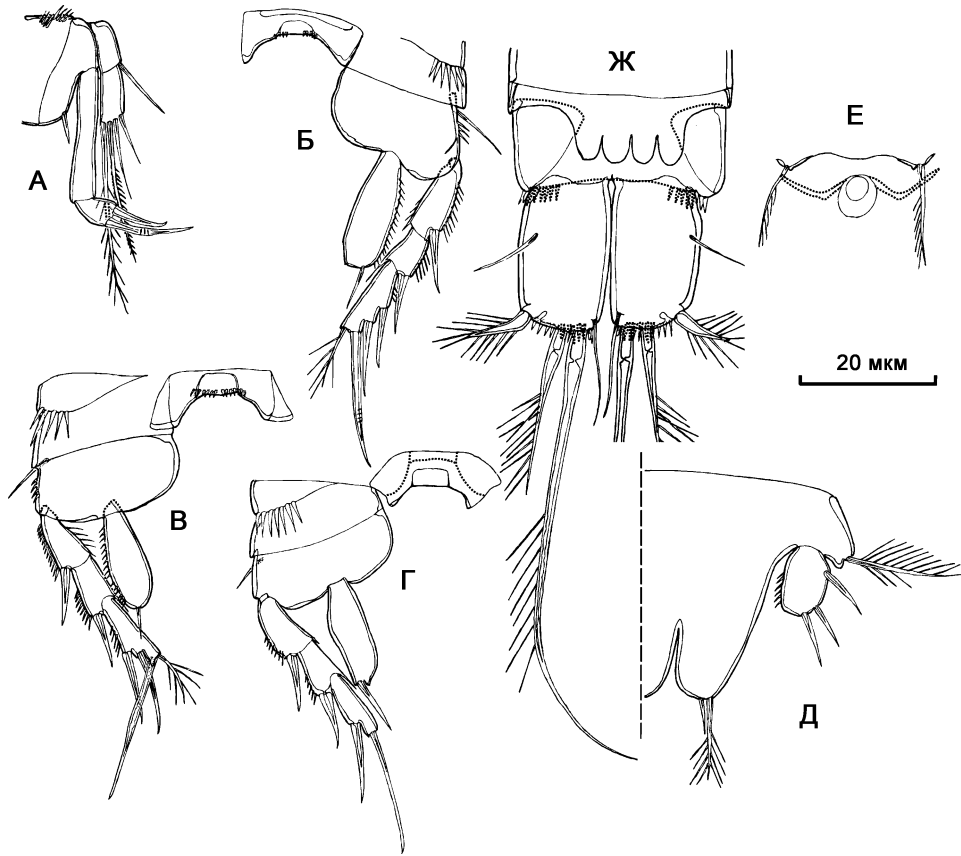


Рис. 5.59. *Kliopsyllus brevicaudatus* sp. n., самка: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — P5; Е — генитальное поле; Ж — фуркальные ветви.

Этимология. Название вида обозначает «короткохвостый», т.к. данный вид имеет наименьшую длину ветвей фурки среди всех представителей рода.

Распространение. Вид известен только из типового местообитания: Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, южное побережье полуострова Киндо у его оконечности, нижняя литораль, грунт — крупный песок. Интерстициальный вид.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, полуостров Киндо (66°32' с.ш., 33°10' в.д.), литораль.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 10 стеклах (Har74 – Har83): A1, A2 (Har74, Har75); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har76 – Har78); P1 – P4 (Har79 – Har82); уросома (Har83). Аллотип ♂ расчленен также на 2 стеклах (Har84 – Har85): A1, A2, Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har84); P1 – P4, уросома (Har85). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

5.7.4. Tegastidae Sars, 1904

В Белом море единственный обнаруженный род *Tegastes* Norman, 1903

Ключ для определения локальных видов

1. Тело красновато-коричневого цвета, длина тела около 500 мкм, главная фуркальная щетинка ланцетовидная *Tegastes falcatus*
 — Тело желтого цвета, длина тела 300–350 мкм. Главная фуркальная щетинка обычно формы *Tegastes nanus*

Tegastes falcatus (Norman, 1868)

Aymone falcata Norman, 1868: 256, 257, 296.

Tegastes falcatus Sars, 1904: 69, рис. XLI; Lang, 1948: 469, рис. 196 (4); Численко, 1967: 122–124, рис. 33.

Длина тела 500–600 мкм. Цефалоторакс без дорзального хитинового утолщения на границе с первым торакальным (несущим первую пару плавательных ног) сегментом.

Экзоподит антенны 1-сегментный с 4 щетинками.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	122	321
Вторая пара ног	1.1.222	1.2.221
Третья пара ног	1.1.322	1.2.321
Четвертая пара ног	0.1.322	1.2.221

Пятая (главная) фуркальная щетинка короткая ланцетовидная.

Исследованные экземпляры этого вида совпадают с описанием Л.Л. Численко (1967), также демонстрируя значительные отличия в строении пятой пары ног по сравнению с описанием Сарса (Sars, 1904). Также отличием от описания Г. Сарса является цвет рачков, золотистый с коричнево-красными полосами, по Сарсу, и красно-коричневатый, без выраженных полос у беломорских экземпляров.

Распространение. Белое море, Побережье Северной Европы, Гудзонов залив. Фитальный вид, обитающий в зарослях красных водорослей, науплиусы ассоциированы со мшанками.

Tegastes nanus Sars, 1904

Рис. 5.60.

Tegastes nanus Sars, 1904: 72, рис. XLII (4); Lang, 1948: 472, рис. 197 (3); Численко, 1967: 124–126, рис. 34.

Длина тела 320 мкм. Цефалоторакс с хорошо выраженным дорзальным хитиновым утолщением.

Экзоподит антенны 2-сегментный, с 1 щетинкой на первом и 3 щетинками на втором сегментах.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	122	321
Вторая пара ног	1.1.222	1.2.221
Третья пара ног	0.1.322	1.2.321
Четвертая пара ног	0.1.322	1.2.221

Распространение. Белое море, море Лаптевых, побережья Норвегии, Германии и Ирландии, Гудзонов залив. Фитальный вид.

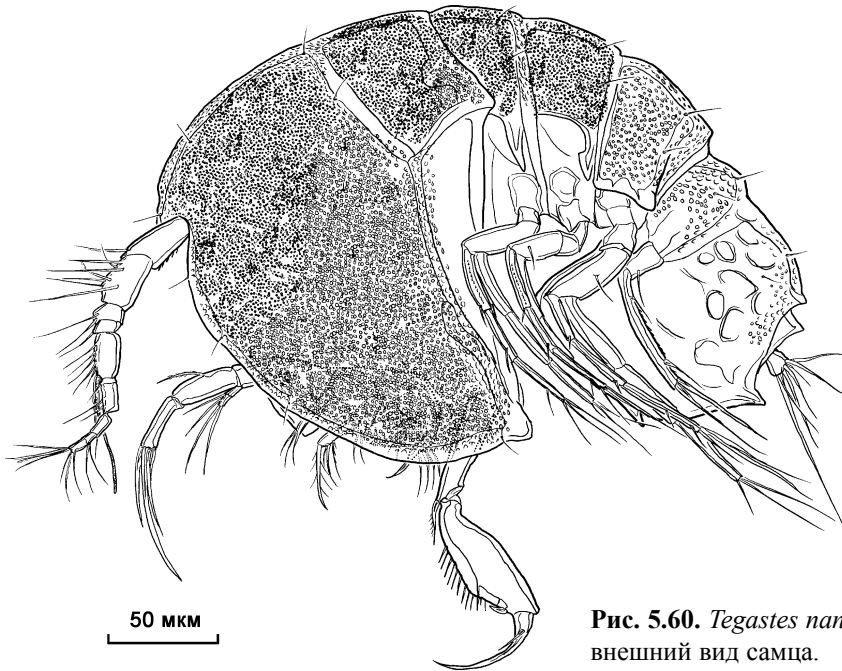


Рис. 5.60. *Tegastes nanus* Sars, 1904: внешний вид самца.

5.8. Надсемейство Ameiridimorpha Lang, 1948

5.8.1. Замечания по таксономии

Надсемейства Ameiridimorpha, Thalestridimorpha и Cletodidimorpha, вместе с рядом семейств гарпактикоид, точное таксономическое положение которых не установлено (Metidae Sars, 1910, Latiremididae Bozic, 1969), составляют группу Podogennota, характеризующуюся следующими признаками (Lang, 1948, Willen, 1999): а) первый торакальный сегмент всегда полностью слит с цефалотораксом; б) эндоподит максиллипеды несет единственный мощный коготь, геникулирующие щетинки отсутствуют; в) экзоподит-1 первой пары ног без внутренней щетинки; г) экзоподит-3 первой пары ног, как максимум, с 5 щетинками; д) как правило, имеется половой диморфизм в эндоподитах второй или третьей пары плавательных ног.

В составе надсемейства Ameiridimorpha в настоящей работе рассматриваются Argestiidae, Ameiridae, Leptopontiidae, Parastenocarididae. Argestiidae многие авторы рассматривают как ближайшее к Ameiridae, возможно, некоторые рода Argestiidae должны быть включены в Ameiridae (Becker, 1974; Huys, Conroy-Dalton, 1997). Родство Leptopontiidae и Parastenocarididae с Ameiridae показано в работе Martinez Arbitzu, Moura (1994).

5.8.2. Argestiidae Por, 1986

Род *Eurycletodes* Sars, 1909

Ключ для определения локальных видов

1. Экзоподит-2 P1 с внутренней щетинкой *Eurycletodes similis*
 — Экзоподит-2 P1 без внутренней щетинки *E. serratus*

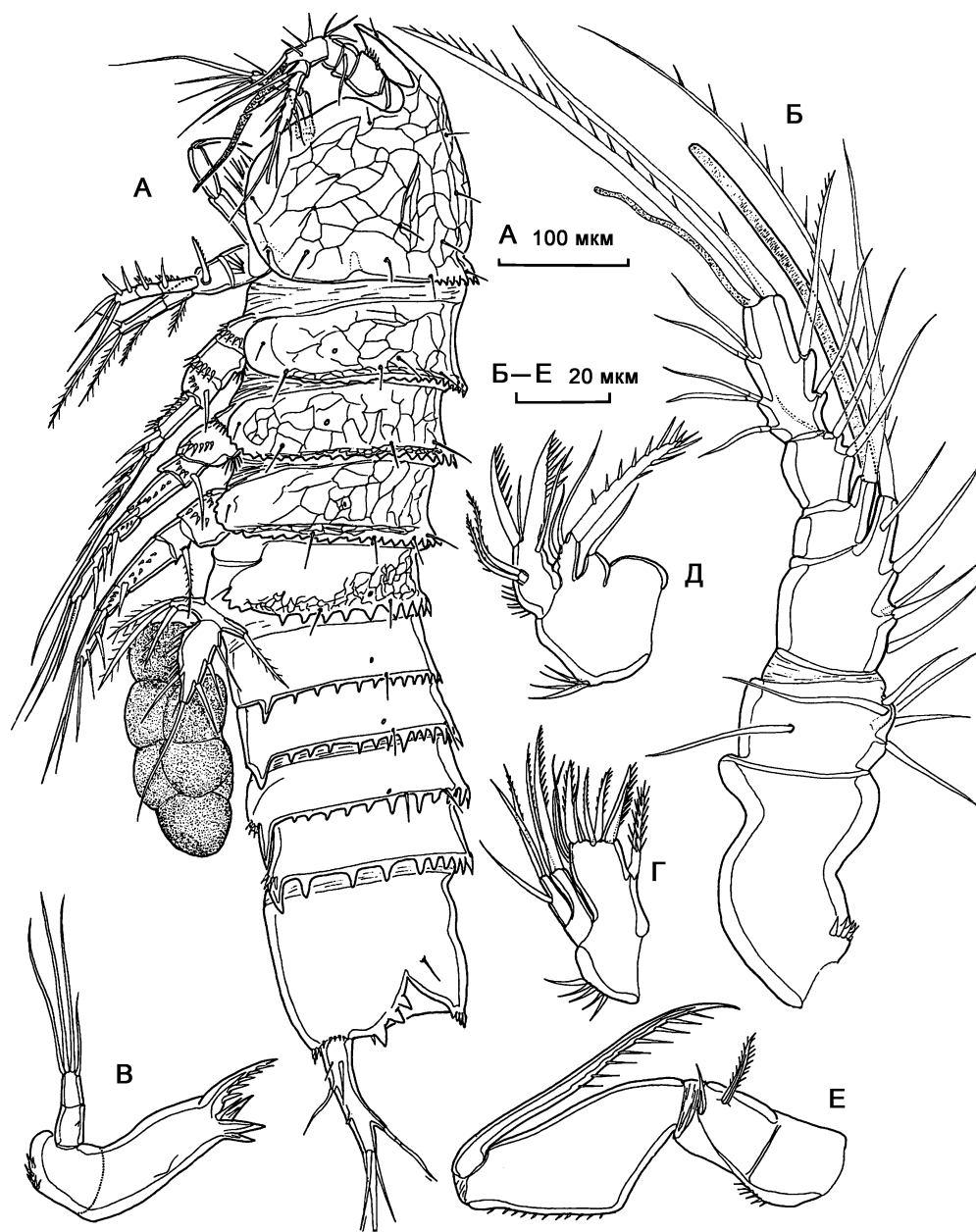


Рис. 5.61. *Eurycletodes (E.) serratus* Sars, 1920, самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — мандибула; Г — максиллула; Д — максилла; Е — максиллипеда.

Подрод *Eurycletodes (Eurycletodes)* s. str. Lang, 1944

Eurycletodes (Eurycletodes) serratus Sars, 1920

Рис. 5.61–5.63.

Eurycletodes serratus Sars, 1920: 83, рис. LVII.

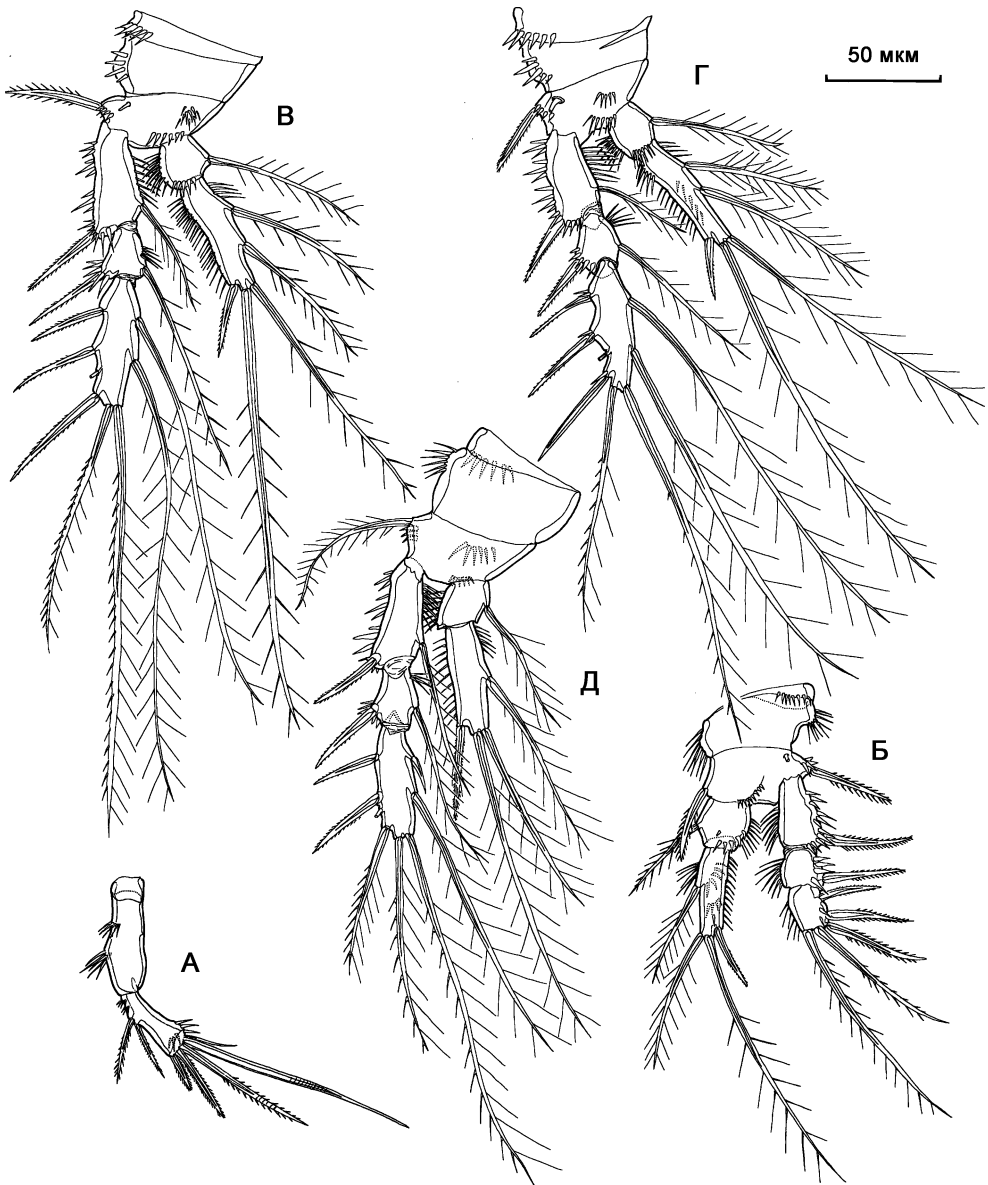


Рис. 5.62. *Eurycletodes (E.) serratus* Sars, 1920, самка: А — антенна; Б — P1; В — P2; Г — P3; Д — P4.

Eurycletodes (Eurycletodes) serratus Lang, 1948: 1309, рис. 527.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Длина тела равна 860 мкм. Кутикула цефалоторакса и торакальных сегментов с редким сетчатым рисунком. Задние края сегментов вооружены коническими отростками. Фуркальные ветви удлинено-конические, отношение длины к ширине 3,6. Антеннула 6-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [0]; [6]; [6]; [1 + эстетаск]; [3]; [10 + эстетаск].

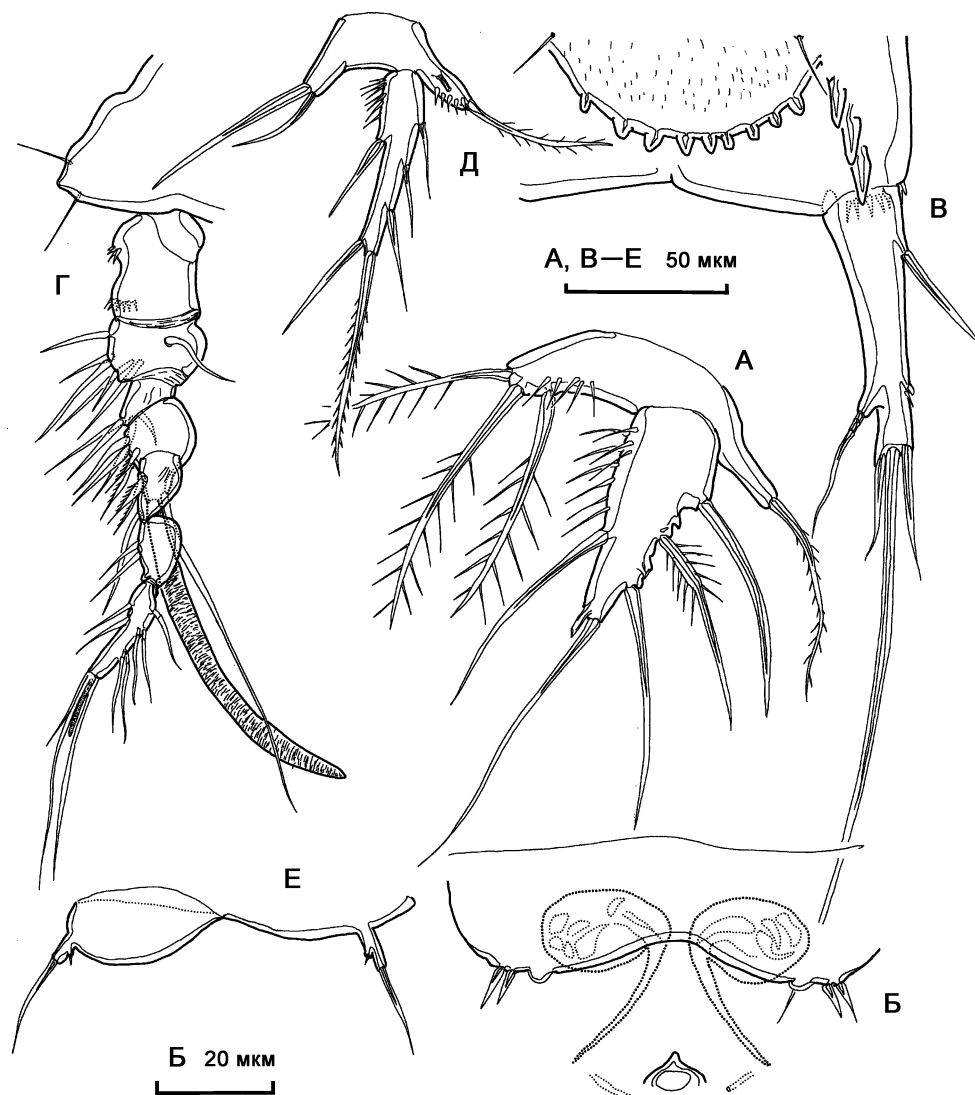


Рис. 5.63. *Eurycletodes (E.) serratus* Sars, 1920, самка (А–В), самец (Г–Е): А, Д — P5; Б — генитальное поле; В — анальный сегмент и фуркальная ветвь; Г — антеннула; Е — P6.

Первая пара ног. Экзоподит 3-сегментный, эндоподит 2-сегментный, равной длины с экзоподитом, эндоподит-2 несколько удлиненный. Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.023	1.121
Вторая пара ног	1.1.223	1.221
Третья пара ног	1.1.223	1.221
Четвертая пара ног	1.1.223	1.121

Пятая пара ног. Базисэндоподит с 3 щетинками, экзоподит удлинненно-треугольный, несет 5 щетинок и субтерминальную трубчатую пору.

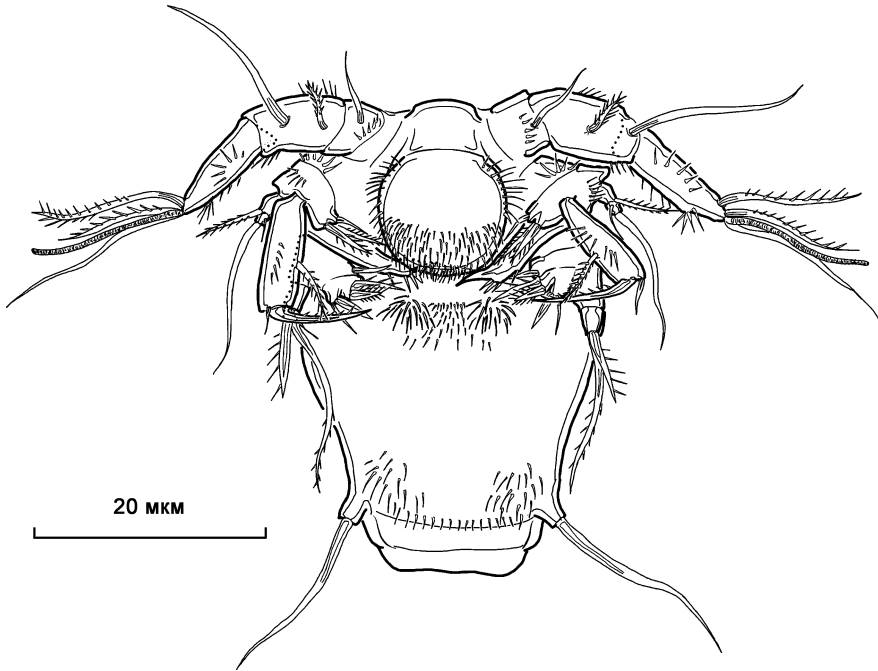


Рис. 5.64. *Eurycletodes (O.) similis* (T. Scott, 1895): науплиус I.

Самец. Половой диморфизм в антеннуле, пятой и шестой парах ног и в гени- тальной сегментации.

Антеннула 7-сегментная. Геникуляция между 5-м и 6-м сегментами. Формула вооружения антеннулы: [0]; [7]; [4]; [5 + эстетаск]; [3]; [2]; [10 + эстетаск].

Базииэндоподит пятой пары ног с 2 щетинками. Экзоподит с 6 щетинками.

Строение обнаруженных экземпляров данного вида хорошо согласуется с ри- сунками Г. Сарса (Sars, 1920).

Распространение. Ранее вид был найден только на побережье Норвегии. Обитает на илистых грунтах, в Белом море на глубинах 30–100 м.

Подрод *Eurycletodes (Oligocletodes)* Lang, 1944

Eurycletodes (Oligocletodes) similis (T. Scott, 1895)

Рис. 5.64.

Eurycletodes similis T. Scott, 1895: 83, рис. LVII.

Eurycletodes (Oligocletodes) similis Lang, 1948: 1309, рис. 527.

Вид по форме тела и конечностей схож с предыдущим.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.023	1.121
Вторая пара ног	1.1.223	1.121
Третья пара ног	1.1.223	1.221
Четвертая пара ног	0.1.223	1.121

Науплиус I (рис. 5.64). Общая длина тела 42 мкм, максимальная ширина 30 мкм. Тело сужающееся к заднему концу, бесцветное. Задний конец тела вооружен

одной парой щетинок. Вентральная сторона несет группы шипиков в средней части и у заднего конца тела. Лабрум округлый, богато вооружен шипиками.

Антеннула 3-сегментная, первый сегмент несет ряд шипиков и щетинку, второй сегмент несет 2 щетинки и 2 ряда шипиков, третий сегмент вооружен шипиками 1 субтерминальной щетинкой и 2 терминально расположенными щетинками и эстетаском.

Антенна. Режущий отросток коксы крупный, зазубренный, несет несколько шипиков. Базис снабжен 3 внутренними щетинками и рядом шипиков при основании экзоподита. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент с крупным шипом, второй — с 1 длинной и 1 рудиментарной щетинками. Эндоподит 2-сегментный, второй сегмент формирует коготь, первый сегмент несет 1 внутреннюю щетинку и 1 щетинку во внешнем углу.

Мандибула. Базис несет 1 внутренний шип. Экзоподит 1-сегментный, с 1 шипом и 1 длинной щетинкой. Внутренняя лопасть эндоподита с 2 мощными шипами, внешняя — с 2 щетинками.

Распространение. Побережье Северной Европы. Обитает на илистых грунтах, в Белом море найден на ракуше, где, вероятно, заселяет наилок между ее частями.

5.8.3. Ameiridae Monard, 1927

Ключ для определения локальных родов и видов

1. Эндоподиты P2–P4 2-сегментные *Leptomesochra*... 2
— Эндоподиты P2–P4 3-сегментные 3
2. Эндоподит-1 P1 заметно превосходит по длине экзоподит P1; экзоподит и бази-
эндоподит P5 самки срастаются *Leptomesochra eremeensis* sp. n.
— Эндоподит-1 P1 почти равен по длине экзоподиту P1; экзоподит и базиэндопо-
дит P5 самки свободные *Leptomesochra kunzi* sp. n.
3. Экзоподит-2 P1 с внутренней щетинкой 4
— Экзоподит-2 P1 без внутренней щетинки 6
4. Эндоподит P1 с сегментами примерно равной длины, экзоподит P5 вытянутый,
удлиненный *Sarsameira sarsi*
— Эндоподит P1 с удлиненным первым сегментом, экзоподит P5 округлый
..... *Nitocra*... 5
5. Эндоподиты-1 P2–P4 несут по внутренней щетинке *Nitocra typica*
— Эндоподиты-1 P2–P4 укороченные, без вооружения *N. kastjanensis* sp. n.
6. Эндоподит-3 P3 с 6 щетинками *Proameira*... 7
— Эндоподит-3 P3 с меньшим количеством щетинок 8
7. Экзоподит-3 P2 с 2 щетинками *Proameira dubia*
— Экзоподит-3 P2 с 1 щетинкой *P. simplex*
8. Антеннула без перистых щетинок *Ameira*... 9
— Антеннула с перистыми щетинками *Pseudameira*... 12
9. Длина эндоподита-3 P1 в 4 раза превышает ширину 10
— Длина эндоподита-3 P1 не более чем в 2,5 раза превышает ширину 11
10. Эндоподит-1 P1 по длине равен экзоподиту *Ameira parvula*
— Эндоподит-1 P1 заметно длиннее экзоподита *A. scotti*

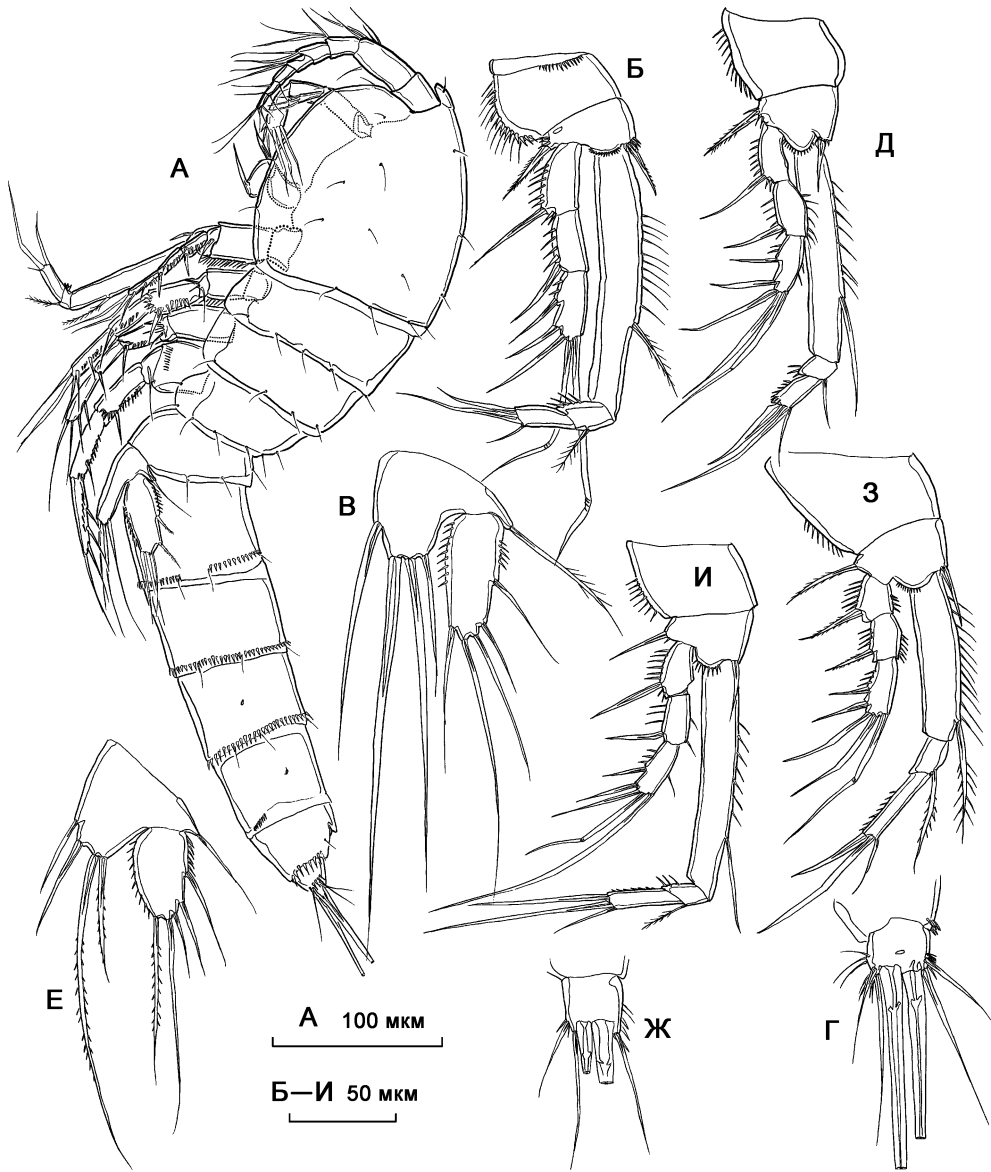


Рис. 5.65. *Ameira* spp.: А–Г — *A. longipes* Boeck, 1864; Д–Ж — *A. minuta* Boeck, 1865; З — *A. parvula* (Claus, 1866); И — *A. scotti* Sars, 1911. А — внешний вид; Б, Д, З, И — P1; В, Е — P5; Г, Ж — фуркальная ветвь.

11. Длина фурки в 1,5 раза меньше ширины *A. longipes*
 — Длина фурки равна ширине *A. minuta*
 12. Антеннула 6-сегментная *Pseudameira crassicornis*

Род *Ameira* Воеек, 1865***Ameira longipes* Воеек, 1864**

Рис. 5.65А–Г.

Ameira longipes Воеек, 1864 (1865): 275; Lang, 1948: 788, рис. 316 (1), 317 (1); 1965: 340–342, рис. 184, 185; Численко, 1967: 157–160, рис. 56, 57.

Длина тела самки 580–600 мкм, самца — 500–550 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.122	1.1.120
Вторая пара ног	0.1.223	1.1.121
Третья пара ног	0.1.223	1.1.221
Четвертая пара ног	0.1.223	1.1.221

Распространение. Побережье Европы от Белого до Средиземного моря, Земля Франца-Иосифа, Гудзонов залив, побережье Калифорнии. Фитальный или эпибентосный вид, обитающий в верхней сублиторали.***Ameira minuta* Воеек, 1865**

Рис. 5.65Д,Е.

Ameira minuta Воеек, 1865: 274; Lang, 1948: 789, рис. 316 (2), 317 (2); Численко, 1967: 160–162, рис. 58, 59.

Длина тела самки 600–800 мкм, самца — 500–580 мкм.

Формула вооружения плавательных ног как у предыдущего вида.

Распространение. Белое море, Побережье Северной Европы. Фитальный или эпибентосный вид, обитающий в верхней сублиторали и литорали.***Ameira parvula* (Claus, 1866)**

Рис. 5.65 З.

Canthocamptus parvulus Claus, 1866: 30, рис. V(1–6).*Ameira parvula* Willey, 1930: 90, рис. 20; Lang, 1948: 790, рис. 316 (3), 317 (3); Численко, 1967: 163–164, рис. 60.

Длина тела самки 320–420 мкм.

Формула вооружения плавательных ног как у *A. longipes*.**Распространение.** Космополит. Фитальный или эпибентосный вид, обитающий в верхней сублиторали.***Ameira scotti* Sars, 1911**

Рис. 5.65И.

Ameira tenuicornis Sars, 1907: 217, таб. CXLII.*Ameira scotti* Sars, 1911: 397; Lang, 1948: 793–794, рис. 316 (6), 318 (3); Численко, 1967: 164–166, рис. 61, 62.

Длина тела самки 550 мкм, самца — 420–500 мкм.

Формула вооружения плавательных ног как у *A. longipes*.**Распространение.** Белое море, Побережье Северной Европы. Фитальный или эпибентосный вид, обитающий в верхней сублиторали.**Род *Proameira* Lang, 1948*****Proameira simplex* (Norman et T. Scott, 1905)**

Рис. 5.66А.

Ameira simplex Norman, T. Scott, 1905: 291; 1906: 150, рис. X (7–9), XII (4), XIII (3), XIV (5), XVII (3), XXI (7).

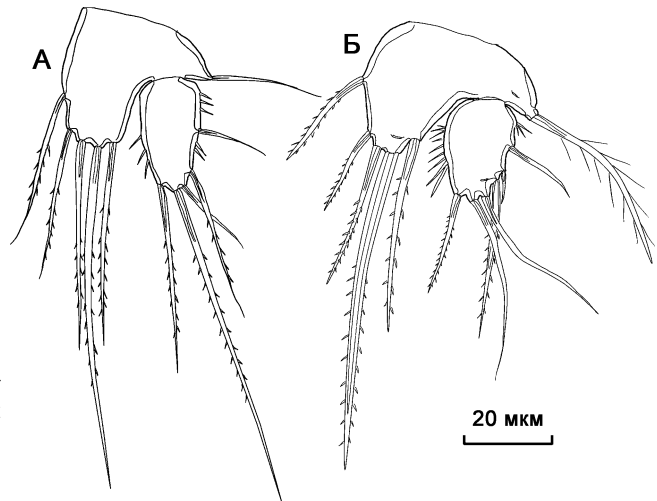


Рис. 5.66. Пятая пара ног: А — *Proameira simplex* (Norman et T. Scott, 1905); Б — *Proameira dubia* (Sars, 1920).

Proameira simplex Lang, 1948: 800, рис. 321 (1); Броцкая, 1962: 118; Численко, 1967: 167, рис. 63.

Длина тела самки 520–640 мкм, самца — 480 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.122	1.1.120
Вторая пара ног	1.1.123	1.1.121
Третья пара ног	1.1.323	1.1.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Распространение. Побережье Северной Европы. Фитальный или эпибентосный вид, обитающий в верхней сублиторали.

Proameira dubia (Sars, 1920)

Рис. 5.66Б.

Ameira tenuicornis Sars, 1907: 217, таб. CXLII.

Ameira scotti Sars, 1911: 397; Lang, 1948: 793–794, рис. 316 (6), 318 (3); Численко, 1967: 164–166, рис. 61, 62.

Длина тела самки 900 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.122	1.1.120
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.121
Третья пара ног	1.1.323	1.1.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Найденный экземпляр отличается от первоописания Г. Сарса (Sars, 1920), наличием только одной внутренней щетинки на экзоподите-3 второй пары ног и несколько более коротким и широким экзоподитом P5. Тем не менее, беломорский экземпляр обладает характерными чертами данного вида, как то: вооружение пятой пары ног, отсутствие выраженного хватательного строения первой пары ног (длина эндоподита-1 превосходит длину экзоподита-1 менее чем в 1,2 раза), отсутствие вооружения оперкулума.

Распространение. Вид отмечен у берегов Норвегии и Швеции (Sars, 1920; Lang, 1948), а также в Средиземном море (Por, 1964). В Белом море найден в Канда-

лакшском заливе (66° 19,331' с.ш., 34°28,351' в.д., глубина 247 м). Вид обитает на заиленных грунтах.

Род *Nitocra* Boeck, 1865

Nitocra typica Boeck, 1864

Nitocra typica Boeck, 1864: 274, 150; Lang, 1948: 808, рис. 323 (1), 324.

Длина тела самки 600–700 мкм, самца — 500 мкм.

Первый сегмент эндоподита первой пары ног незначительно превосходит по длине экзоподит.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.023	1.1.120
Вторая пара ног	0.1.123	1.1.121
Третья пара ног	0.1.123	1.1.121
Четвертая пара ног	0.1.223	1.1.121

Экзоподит пятой пары ног с 6 щетинками, базиэндоподит — с 5.

Распространение. Побережье Европы от Белого до Черного моря, Каспийское море, побережье Северной Америки, побережье Алжира. Вид часто обитает в опресненных районах.

Nitocra kastjanensis sp. n.

Рис. 5.67, 5.68.

Описание. Самка. Тело удлинённое, со слабо выраженным сочленением между просомой и уросомой. Длина тела 540 мкм.

Фуркальные ветви короткие, с шириной, в 1,75 раза превосходящей длину.

Копулятивная пора генитального поля небольшая, слабо смещена назад от оснований шестой пары ног, находится на окончании короткой субкутикулярной копулятивной трубки. Дополнительных субкутикулярных структур или пор на генитальном поле не наблюдается.

Антеннула 8-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [10]; [6]; [4 + эстетаск]; [2]; [5]; [7 + эстетаск].

Антенна. Кокса короткая, без вооружения. Базис отделен от эндоподита-1. Экзоподит 1-сегментный, с 3 щетинками. Эндоподит 2-сегментный, второй сегмент несет 2 внутренних шипа, 4 геникулирующих щетинки и 1 крупную геникулирующую щетинку, сросшуюся с небольшой щетинкой при основании.

Мандибула. Гнатобаза расположена на окончании удлинённой коксы, несет много мелких зубов. Базис мандибулы снабжен 1 крупной шиповидной щетинкой, эндоподит 1-сегментный, с 5 терминальными и 1 внутренней щетинками.

Максиллула. Артрит прекокс с 3 шипами и 3 щетинками на терминальном крае, а также с 2 щетинками на передней поверхности. Коксэндит цилиндрический с 2 щетинками. Базис с 5 щетинками. Эндоподит не выражен. Экзоподит слабо отделен от базиса, 1-сегментный, с 2 щетинками.

Максилла. Синкокса с 2 эндитами, проксимальный с 2 щетинками, дистальный — с 3. Аллобазис вытянут в длинный коготь с 2 щетинками при основании, эндоподит полностью объединен с базисом, представлен 2 щетинками.

Максиллипеда. Синкокса с единственной щетинкой. Базис без вооружения. Эндоподит представлен мощным голым когтем.

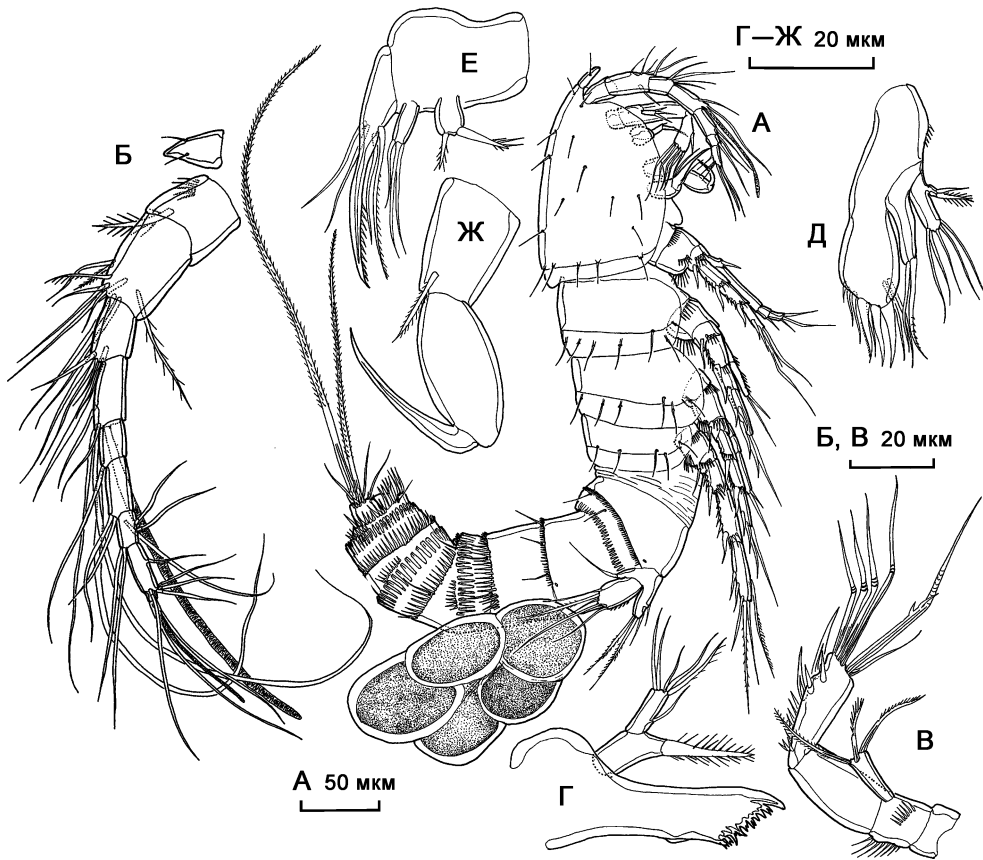


Рис. 5.67. *Nitocra kastjanensis* sp. n., самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

Первая пара ног. Эндоподит 3-сегментный, все сегменты примерно равной длины. Эндоподит имеет слабо выраженное хватательное строение. Эндоподит-1 удлиненный (отношение длины к ширине равно 2,1), по длине достигает начала третьего сегмента экзоподита. Второй и третий сегмент эндоподита меньшего размера, примерно равной длины.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.023	1.1.120
Вторая пара ног	0.1.223	0.1.221
Третья пара ног	0.1.223	0.1.221
Четвертая пара ног	0.1.223	0.1.221

Пятая пара ног. Экзоподит овальный, несколько превосходит по длине базиэндоподит, с 5 щетинками. Базиэндоподит с 5 щетинками и порой у края эндоподитной лопасти.

Самец. Половой диморфизм в антеннулах, первой, пятой и шестой парах ног.

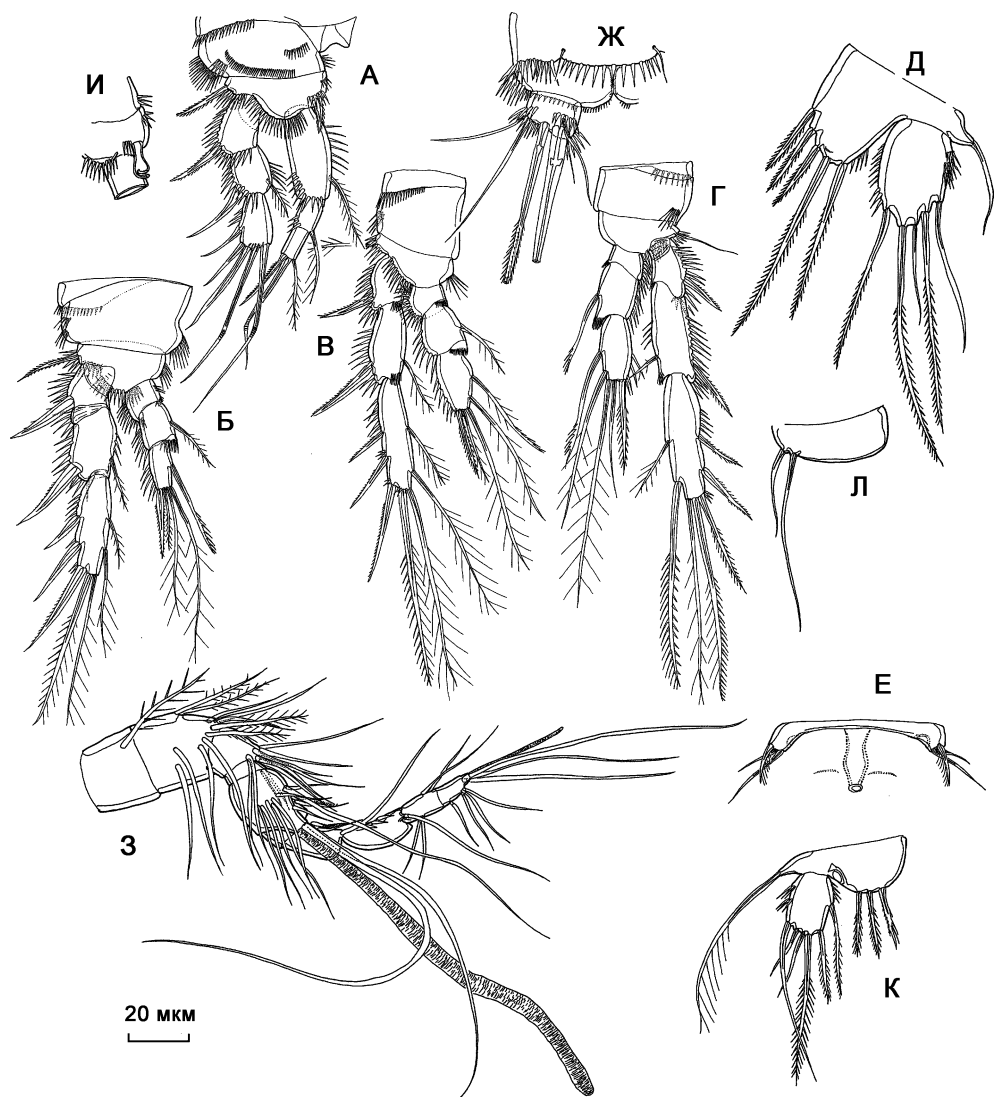


Рис. 5.68. *Nitocra kastjanensis* sp. n., самка: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д, К — P5; Е — генитальное поле; Ж — фуркальные ветви; З — антеннула; И — внутренняя часть базиса первой пары ног; Л — P6.

Антеннула 10-сегментная. Геникуляция между седьмым и восьмым сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [11]; [8]; [2]; [12 + эстетаск]; [1]; [2]; [4]; [4]; [7 + эстетаск].

Первая пара ног. Внутренний шип базиса модифицирован, расширен в дистальной части, с изогнутым окончанием.

Пятая пара ног. Лопать эндоподита с 3 щетинками. Экзоподит с 6 щетинками.

Шестая пара ног. Представлена слегка асимметричной парой нерасчлененных пластинок, несущих по 2 щетинки каждая.

Обсуждение. По определительному ключу Ameiridae, приведенному в работе К. Ланга (Lang, 1965) данный вид оказывается принадлежащим к роду *Sarsameira*, от представителей которого он значительно отличается укороченными эндоподитами-1 P2–P4, лишенными щетинок, формой экзоподита пятой пары ног и экологическими предпочтениями. Такой характер строения эндоподитов-1 второй–четвертой пар ног характерен для ряда видов *Nitocra*, с которыми исследуемый вид схож также в общей форме тела, строении антеннул и других признаках, отличаясь наличием 5 щетинок на эндоподите-3 второй пары ног.

Этимология. Вид назван по месту его обнаружения на побережье о. Кастьян.

Распространение. Типовое местообитание: Белое море, Кандалакшский залив, южное побережье о. Кастьян. Эпибентосный литоральный вид.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, о. Кастьян (66°29' с.ш., 33°23' в.д.), литораль.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 4 стеклах (Har86 – Har89): A1, A2 (Har86); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har87); P1 – P4 (Har88); уросома (Har89). Аллотип ♂ расчленен на 4 стеклах (Har90 – Har93): A1, A2 (Har90); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har91); P1 – P4 (Har92); уросома (Har93). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Шишова РАН.

Под *Pseudameira* Sars, 1911

Pseudameira crassicornis Sars, 1911

Рис. 5.69.

Ameira reflexa var. T. Scott, 1902: таб. XXIII (34–42).

Pseudameira crassicornis Sars, 1911: 400, приложение, таб. 29; Lang, 1948: 836, рис. 334 (2).

Тело удлиненное, со слабо выраженным сочленением между просомой и уросомой. Длина тела 540 мкм.

Аллобазис антенны не имеет подразделения на базис и эндоподит-1. Экзоподит 1-сегментный, с 3 щетинками.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.1.120
Вторая пара ног	0.1.123	1.1.121
Третья пара ног	0.1.123	1.1.121
Четвертая пара ног	0.1.223	1.1.221

Обнаруженный экземпляр отличается от рисунков Г. Сарса несколько более удлиненными фуркальными ветвями.

Распространение. Побережье Северной Европы. Эпибентосный сублиторальный вид, обитающий на илстых грунтах.

Под *Sarsameira* Wilson, 1924

Sarsameira sarsi Lang, 1948

Рис. 5.70, 5.71.

Parameira intermedia Sars, 1920: 60, таб. XXXVIII (2).

Sarsameira sarsi Lang, 1948: 855, рис. 342 (6), 343 (8).

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело удлиненное, слабо сужающееся к заднему концу с хорошо выраженным сочленением просомы и уросомы. Длина тела 930 мкм.

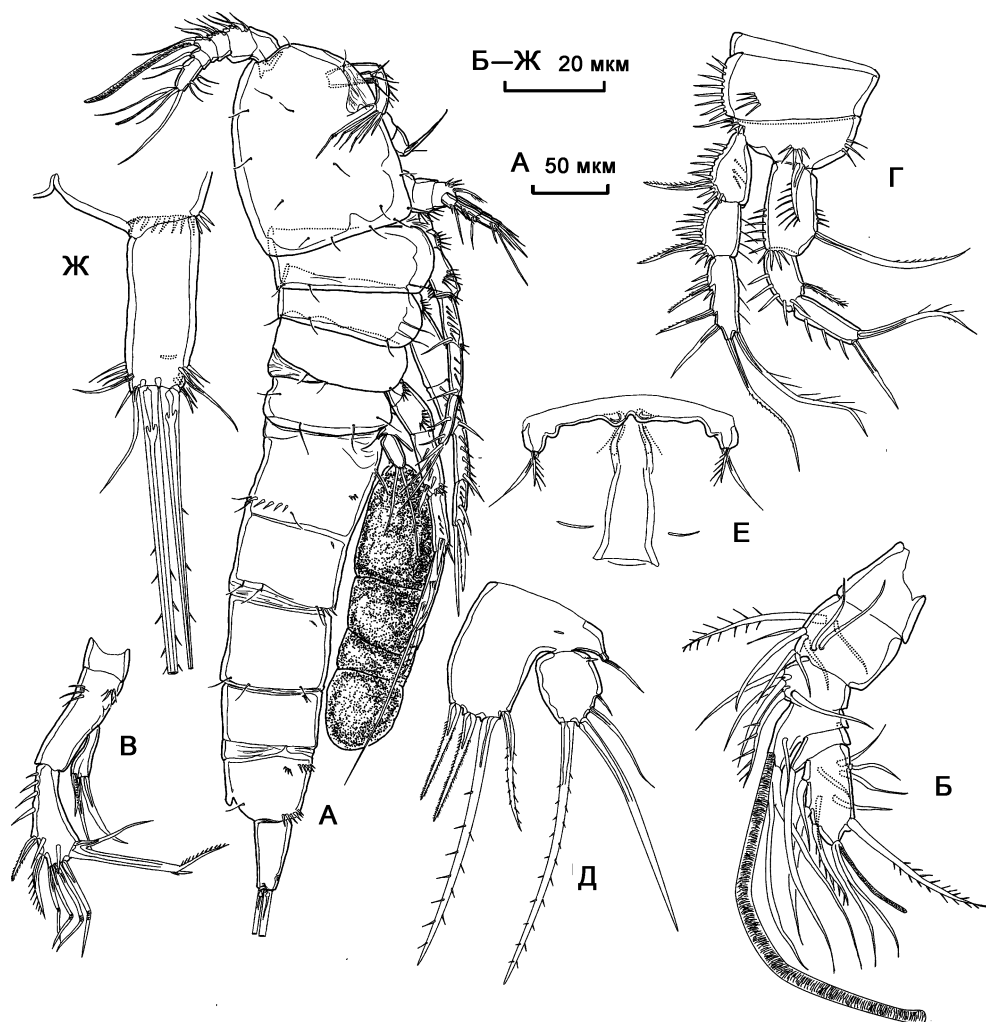


Рис. 5.69. *Pseudameira crassicornis* Sars, 1911, самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — P1; Д — P5; Е — генитальное поле; Ж — фуркальные ветви.

Антеннула 8-сегментная, укороченная. Формула вооружения антеннулы: [0]; [10]; [6]; [2]; [4 + эстетаск]; [3]; [4]; [7 + эстетаск].

Антенна. Аллобазис с выраженным разделением на базис и эндоподит-1, внутренняя щетинка базиса имеется. Экзоподит 1-сегментный, с 2 щетинками. Эндоподит-2 несет 2 внутренних шипа, 4 геникулирующих щетинки и 1 крупную геникулирующую щетинку, сросшуюся с небольшой щетинкой при основании.

Мандибула. Гнатобаза с немногими длинными зубами характерной формы. Базис мандибулы несет 1 щетинку, эндоподит 1-сегментный, с 5 терминальными и 1 внутренней щетинками.

Максиллула. Артрит прекокссы с 6 шипами на дистальном крае, 2 внутренними щетинками и 2 щетинками на передней поверхности. Коксэндит с 3 щетинками. Базис с 4 щетинками. Эндоподит и экзоподит не выражены.

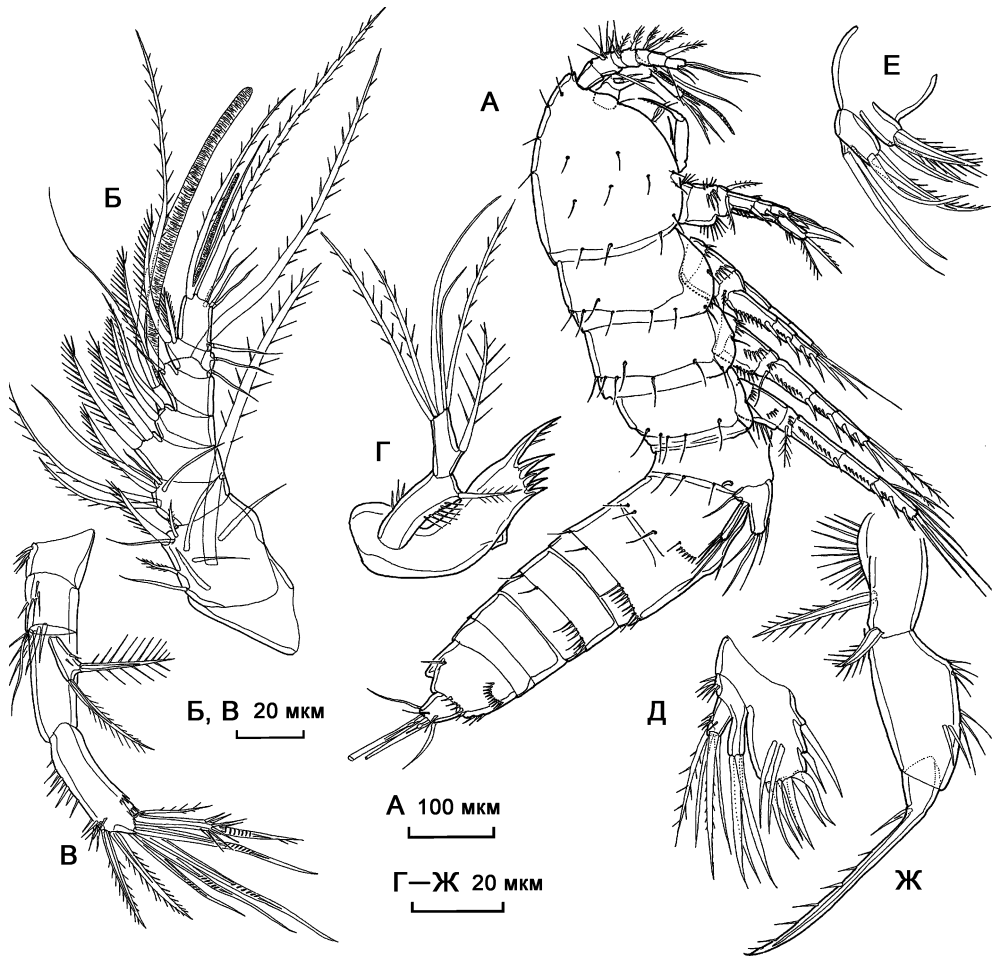


Рис. 5.70. *Sarsameira sarsi* Lang, 1948, самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

Максилла. Кокса с единственным эндитом, вооруженным 1 крупным шипом и 2 щетинками. Эндит аллобазис а с 2 щетинками. Эндоподит небольшой, несет 2 щетинки.

Максиллипеда. Синкокса с 2 щетинками. Базис без вооружения. Эндоподит представлен мощным длинным когтем с небольшой щетинкой при основании.

Первая пара ног. Ветви 3-сегментные, эндоподит имеет слабо выраженное хватательное строение.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.023	1.1.120
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.221
Четвертая пара ног	0.1.323	1.1.221

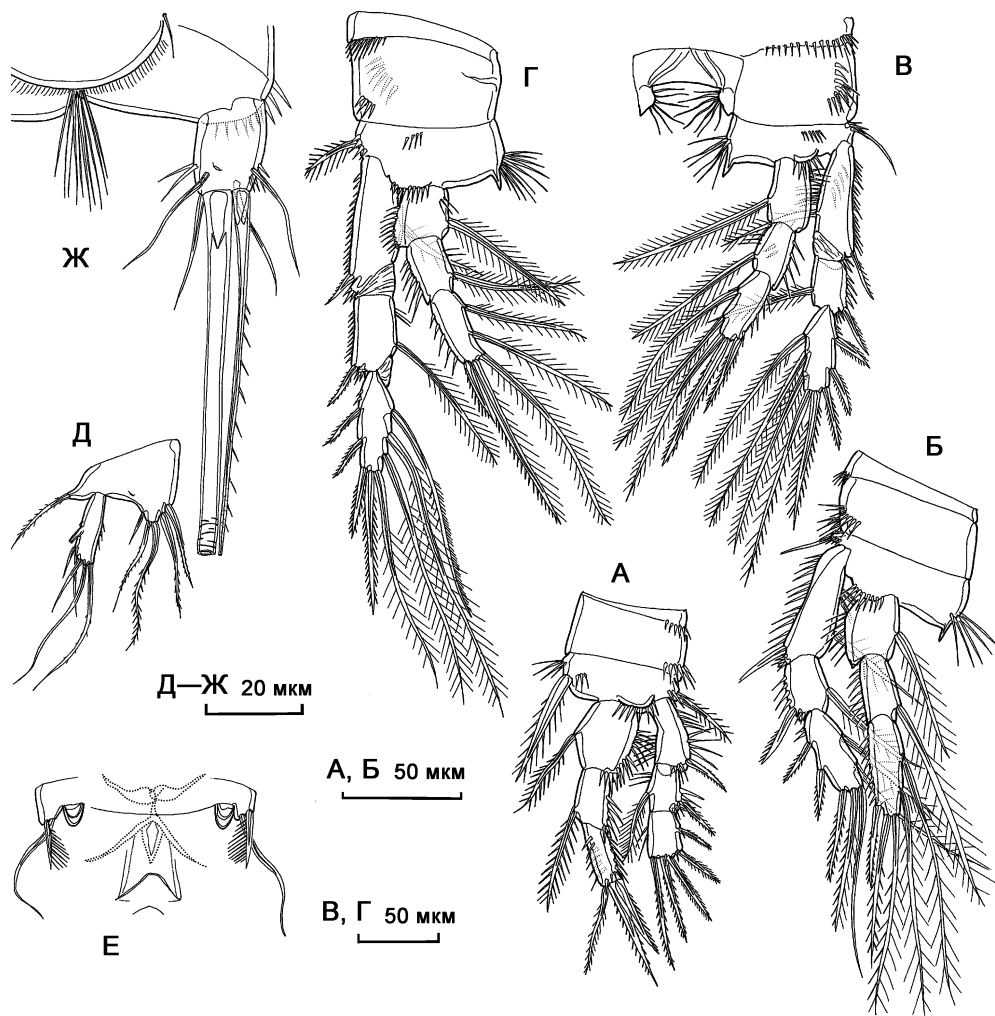


Рис. 5.71. *Sarsameira sarsi* Lang, 1948, самка: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — P5; Е — генитальное поле; Ж — фуркальная ветвь.

Пятая пара ног. Эндоподит характерной для ряда видов этого рода удлинённой формы, несет 5 щетинок и крупную трубчатую пору. Базисэндоподит с 5 щетинками и порой на внутренней стороне лопасти эндоподита.

Исследованные беломорские экземпляры имеют характерное для *S. sarsi* строение первой пары ног (ни один из сегментов эндоподита не удлинён), фурки, форму пятой пары ног, отличаюсь наличием 5 щетинок на базисэндоподите пятой пары ног (4 в типовом описании) и большим размером.

Распространение. Побережья Норвегии, Швеции, Белое море. Вид обитает на илах, в Белом море на глубинах 30–90 м.

Род *Leptomesochra* Sars, 1911***Leptomesochra eremeensis* sp. n.**

Рис. 5.72–5.73.

Описание. Самка. Тело удлинненное, цилиндрическое. Длина тела 450 мкм. Кутикула цефалоторакса и свободных сегментов тела покрыта мелкими порами.

Генитальный двойной сегмент лишен следов исходной сегментации, рисунок генитального поля хорошо выражен. Копулятивная пора крупная, имеет вид поперечной щели, расположенной вдоль заднего края сегмента. Сперматофор прикрепляется дистальной копулятивной поры тяжом цементирующей массы, который продолжается внутри копулятивной поры к переднему краю сегмента. Цементирующая масса, вероятно, происходит из внутреннего секреторного слоя сперматофора (Hosfeld, 1994). Место локализации сперматозоидов у особей с прикрепленным сперматофором не обнаружено. Вентральная стенка генитального сегмента образует внутренние кутикулярные гребни, идущие от кутикулярной поры к переднему краю генитального сегмента.

Ветви фурки небольшие, конические, длина примерно равна ширине. С внутренней стороны каждая фуркальная ветвь несет пару шипиков.

Антеннула 8-сегментная, длинная. Первый сегмент короткий, длина примерно равна ширине, второй сегмент удлинненный (отношение длины к ширине равно 2,35). Формула вооружения антеннулы: [0]; [7 + 1 оперенная]; [7]; [3 + эстетаск]; [1]; [2]; [4]; [7 + эстетаск].

Антенна. Экзоподит небольшой, первый сегмент несет длинную перистую щетинку, второй сегмент переходит в терминальную щетинку. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент лишен вооружения, удлинненный; второй сегмент в 1,4 раза длиннее первого, несет 4 геникулирующие щетинки, 1 крупную геникулирующую щетинку, сросшуюся при основании с небольшой щетинкой.

Мандибула. Кокса сильно вытянута, с дистально расположенной гнато базой, несущей 5 зубов и щетинку. Щупик мандибулы одноветвистый, 2-сегментный. Базис удлинненный, несет 2 ряда шипиков и 2 перистых шипа. Эндоподит несет 1 внутреннюю и 5 терминальных щетинок.

Максиллула. Прекокса хорошо развита, несет крупный прямоугольный артрит, имеющий 2 щетинки на передней стороне, 1 щетинку на внутреннем крае и 6 щетинок терминально. Коксэндит цилиндрический, несет 3 щетинки. Базис продолжается дистально в эндит, несущий 6 щетинок в двух группах.

Максилла. Синкокса несет 2 ряда шипиков на наружной стороне и 2 эндита. Проксимальный эндит несет оперенный шип и продолжается в видоизмененный шип, направленный к основанию конечности. Дистальный эндит несет пару щетинок. Базис несет длинный оперенный коготь с 1 щетинкой при основании. Эндоподит полностью объединен с базисом, представлен 2 щетинками.

Максиллипеда. Синкокса крупная вытянутая, с 1 щетинкой. Базис овальный, несет ряд шипиков в дистальной части. Эндоподит образует коготь и несет 1 щетинку.

Первая пара ног. Прекокса крупная, треугольная, несет 1 ряд мелких шипиков. Кокса крупная, квадратная, несет 3 ряда шипиков. Базис несет несколько рядов шипиков, внутренний шип и внешнюю щетинку. Экзоподит 3-сегментный. Первый сегмент несет ряд шипиков и внешнюю щетинку, второй сегмент несет только вне-

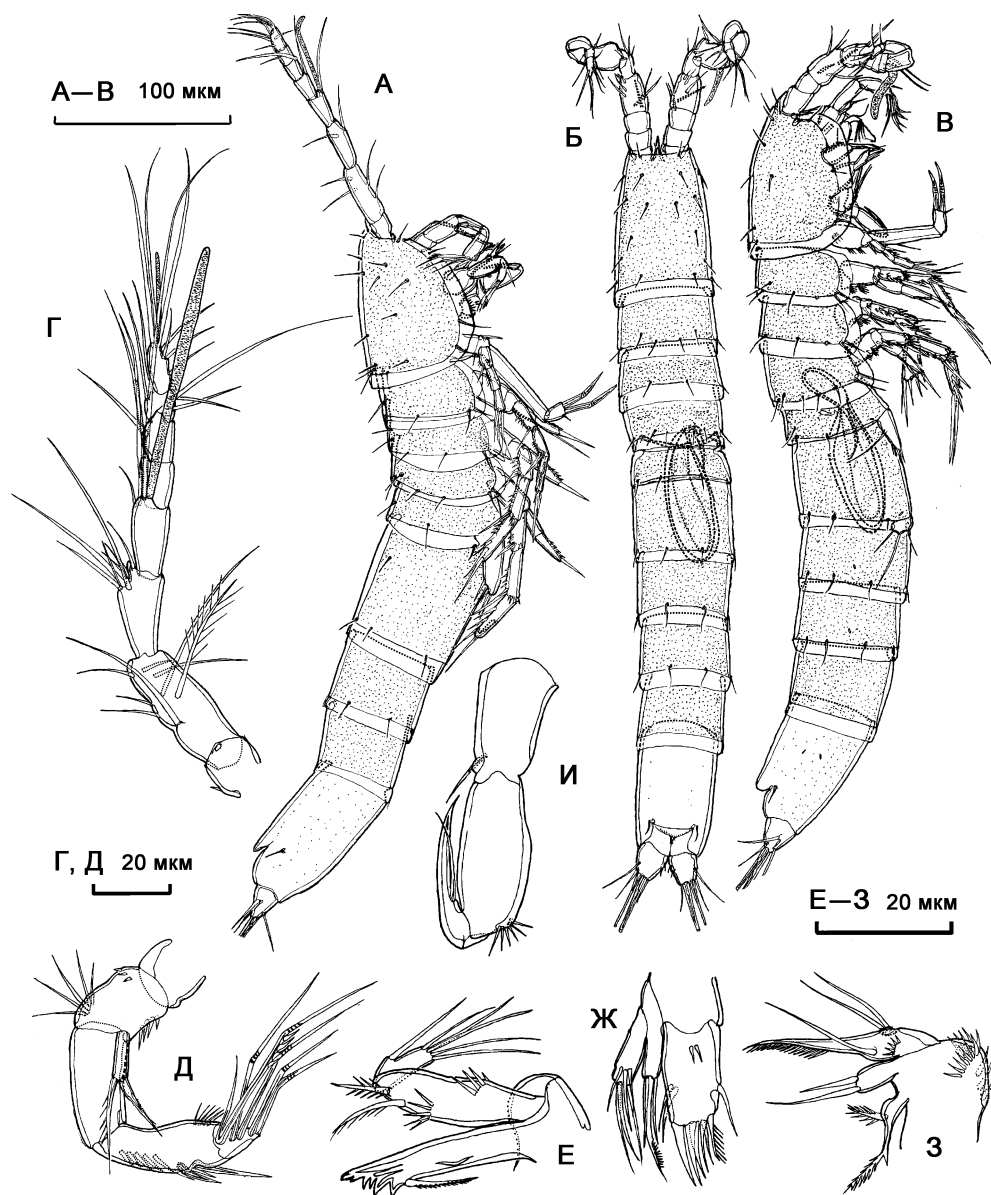


Рис. 5.72. *Leptomesochra eremeensis* sp. n., самка (А, Г-И), самец (Б, В): А, В — внешний вид, латерально; Б — внешний вид, дорзально; Г — антеннула; Д — антенна; Е — мандибула; Ж — максиллула; З — максилла; И — максиллипеда.

шней и внутренний ряды шипиков, третий сегмент несет 2 боковых и 2 терминальных геникулирующих щетинки. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент удлиненный, его длина в 1,45 раза больше длины экзоподита, отношение длины к ширине первого сегмента равно 5. Эндоподит-1 несет 1 внутреннюю щетинку при основании. Второй сегмент в 4,5 раза короче первого, несет 2 шиповидных геникулирующих щетинки и 1 короткую оперенную щетинку субтерминально.

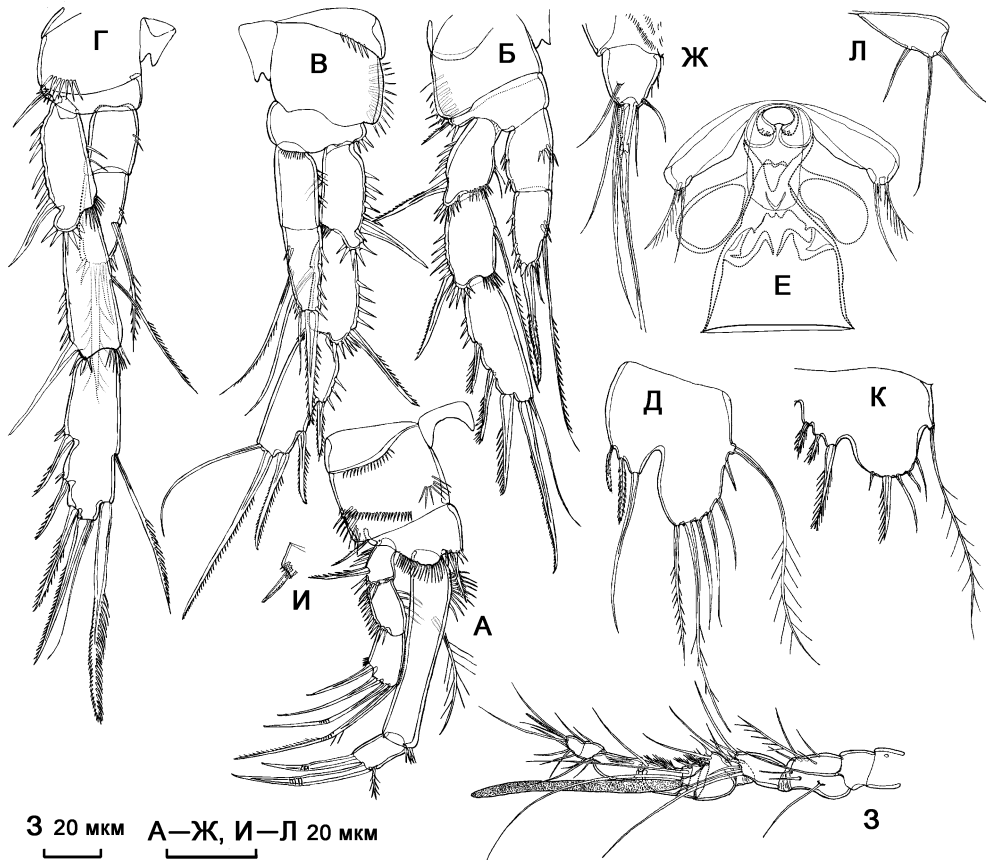


Рис. 5.73. *Leptomesochra eremeensis* sp. n., самка (А–Ж), самец (З–Л): А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д, К — P5; Е — генитальное поле; Ж — фуркальная ветвь; З — антеннула; И — внутренняя часть базиса первой пары ног; Л — P6.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	0.1.023	0.120
Третья пара ног	0.1.023	0.120
Четвертая пара ног	0.1.223	0.120

Пятая пара ног. Каждая нога из пары представлена нерасчлененной двулопастной пластинкой. Внутренняя лопасть несет 1 щетинку и 2 гребенчатых шипа, лопасть экзоподита несет 4 голых щетинки, адаксиально возрастающих по длине и 2 перистых щетинки; с наружной стороны располагается щетинка базиса.

Шестая пара ног. Входит в состав генитального поля, представлена парой нерасчлененных пластинок, несущих внешнюю перистую, среднюю короткую и внутреннюю длинную, голые щетинки.

Самец. Общая длина тела составляет 440 мкм. Общая форма тела как у самки, первый сегмент уросомы имеет заметную перетяжку в проксимальной части. Половой диморфизм в антеннулах, первой, пятой и шестой парах ног.

Антеннула 12-сегментная. Первый сегмент короткий, лишен вооружения. Второй сегмент несет 1 щетинку. Третий сегмент несет 7 голых и 1 оперенную щетинки. Четвертый сегмент несет 5 щетинок. Пятый сегмент небольшой, несет 3 щетинки. Шестой сегмент слабо вздутый, несет 5 щетинок, и эстетаск. Седьмой сегмент представлен коротким кольцом, несущим 2 коротких оперенных шипа. Восьмой сегмент представлен коротким кольцом, несущим оперенный шип и щетинку. Девятый сегмент несет оперенный шип и 3 щетинки. Десятый сегмент несет 3 короткие щетинки и 1 длинную щетинку в дистальной части сегмента. Одиннадцатый сегмент с 3 щетинками. Двенадцатый сегмент слабо отделен от одиннадцатого, вооружен 8 щетинками и эстетаском. Геникуляция между 10-м и 11-м сегментами.

Первая пара ног. Внутренний шип базиса слабо модифицирован, имеет слегка расщепленную верхушку и несет мелкие шипики.

Пятая пара ног. Ноги срастаются в единую лопастную пластинку. Лопасть эндоподита несет 3 шипа, из которых внешний наиболее длинный, лопасть экзоподита несет 3 внешних щетинки, 1 терминальный оперенный шип и внутреннюю щетинку; с наружной стороны конечности располагается щетинка базиса.

Шестая пара ног. Представлена парой нерасчлененных пластинок, несущих по 3 щетинки каждая.

Обсуждение. Характерной чертой описываемого вида является отсутствие внешней щетинки на среднем сегменте экзоподита первой пары ног. Этот признак является апоморфией, присутствующей также у *Leptomesochra macintoshi* (T. et A. Scott, 1895) и крайне редко встречающейся среди Harpacticoida в целом (Martinez Arbizu, Moura, 1994). От *L. macintoshi* описываемый вид отличается: а) срастанием базиэндоподита и экзоподита пятой пары ног самки в единую двулопастную пластинку (у *L. macintoshi* не сросшиеся); б) наличием пяти щетинок на лопасти экзоподита пятой пары ног самца (у *L. macintoshi* 3 щетинки).

Распространение. Типовое местообитание: Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, северное побережье полуострова Киндо на глубине 10 м, на песчаном грунте, в месте с сильным приливно-отливным течением рядом с Беломорской биологической станцией МГУ.

Этимология. Название вида дано по названию Еремеевских островов около Беломорской биологической станции МГУ, в районе которых данный вид является одним из преобладающих в интерстициальных сообществах сублиторали.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, полуостров Киндо (66°32' с.ш., 33°10' в.д.), сублитораль.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 9 стеклах (Har94 – Har102): A1, A2 (Har94, Har95); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har96 – Har98); P1 – P3 (Har99 – Har101); P4, уросома (Har102). Аллотип ♂ расчленен на 8 стеклах (Har103 – Har110): A1, A2 (Har103, Har104); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har105, Har106); P1 – P4 (Har107 – Har109); уросома (Har110). Паратип ♀ расчленен на 9 стеклах (Har111 – Har119): A1, A2 (Har111, Har112); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har113, Har114); P1 – P4 (Har115 – Har118); уросома (Har119). Паратип ♂ представлен на 1 стекле (Har120). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

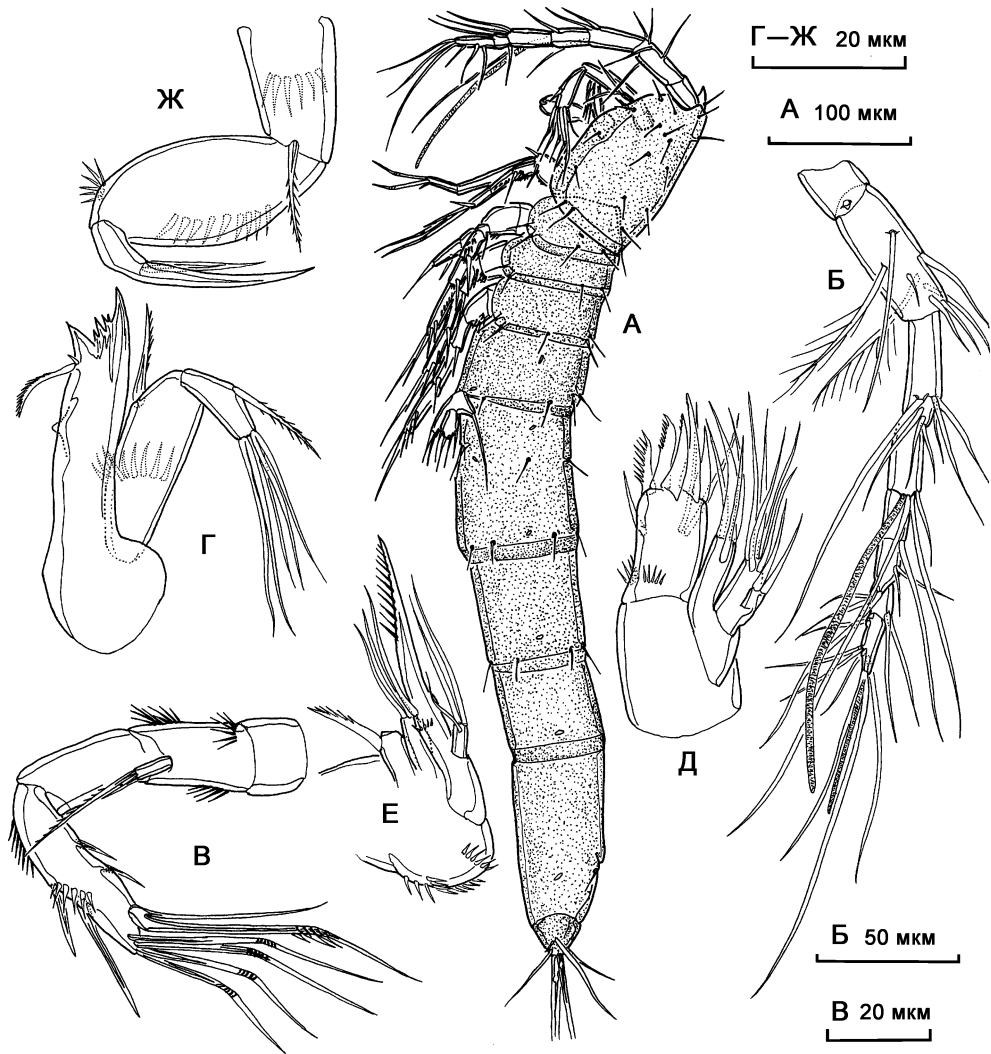


Рис. 5.74. *Leptomesochra kunzi* sp. n., самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

Leptomesochra kunzi sp. n.

Рис. 5.74–5.76.

Описание. Самка. Тело несколько более удлиненное, чем у предыдущего вида (рис. 5.74). Длина тела 614 мкм. Кутикула цефалоторакса и свободных сегментов тела покрыта мелкими порами.

Рисунок генитального поля напоминает таковой у *L. eremeensis* sp. n., но несколько менее выражен. Ветви фурки короткие, конические, длина незначительно превышает ширину, на дорзальной стороне фуркальная ветвь несет крупную пору.

Антеннула 8-сегментная, длинная. Формула вооружения антеннулы: [0]; [7 + 1 оперенная]; [7]; [3 + эстетаск]; [1]; [2]; [4]; [7 + эстетаск].

Антенна. Как у *L. eremeensis* sp. n.

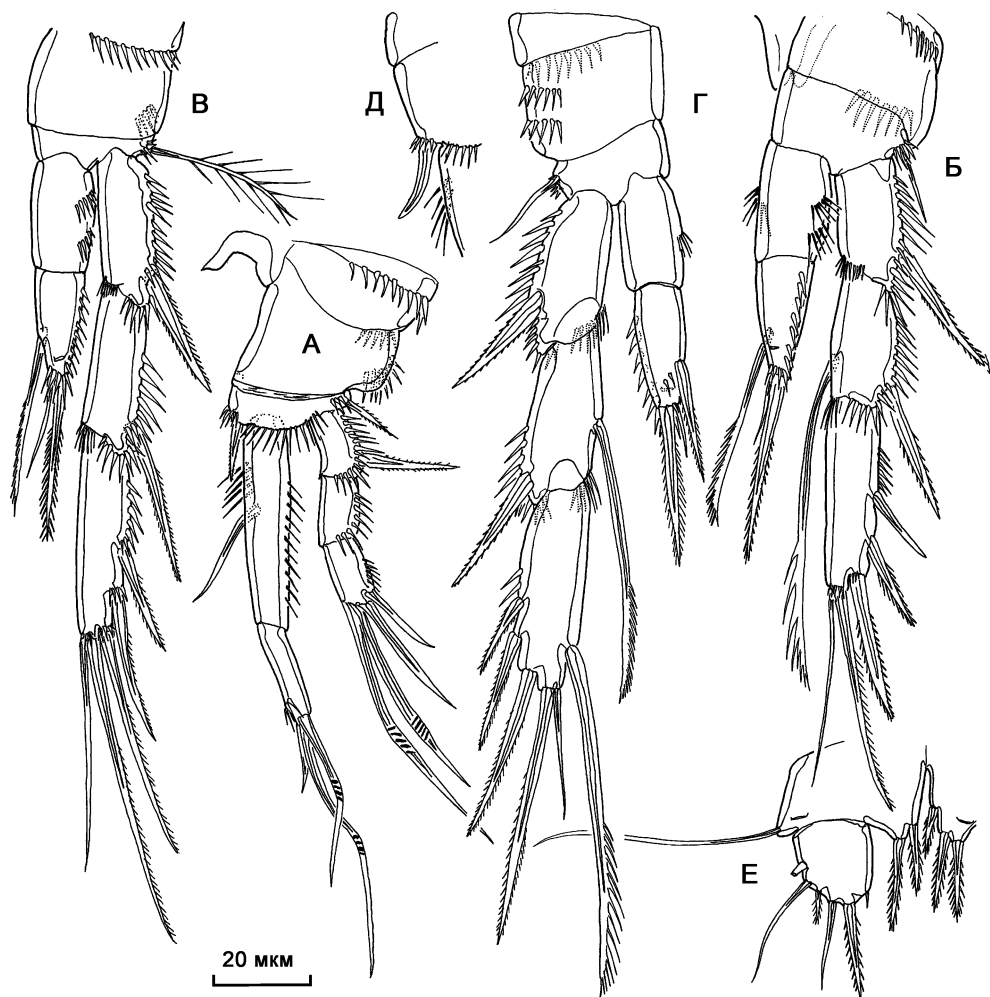


Рис. 5.75. *Leptomesochra kunzi* sp. n., самка (А–Г), самец (Д, Е): А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — внутренняя часть базиса первой пары ног; Е — P5.

Мандибула. В отличие от предыдущего вида, базис мандибулы несет только 1 щетинку.

Максиллула. Артрит вооружен 2 щетинками на передней стороне, 1 щетинкой на внутреннем крае и 5 шипами терминально. Коксэндит цилиндрический, несет 4 щетинки. Базис продолжается дистально в эндит, несущий 5 щетинок в двух группах. Эндоподит 1-сегментный с 2 щетинками.

Максилла. Проксимальный эндит синкоксы с единственным оперенным шипом. Дистальный эндит несет пару щетинок. Базис несет длинный оперенный коготь с 1 щетинкой при основании. Эндоподит 1-сегментный, с 3 щетинками.

Максиллипеда. Сходна с максиллипедой *L. eremeensis* sp. n.

Первая пара ног. Отличается от *L. eremeensis* sp. n. более коротким эндоподитом-1 (отношение эндоподита-1 к экзоподиту равно 1,1 у *L. kunzi* sp. n. и 1,45 у *L. eremeensis* sp. n) и строением щетинок на эндоподите-2 (мощные шиповидные у *L.*

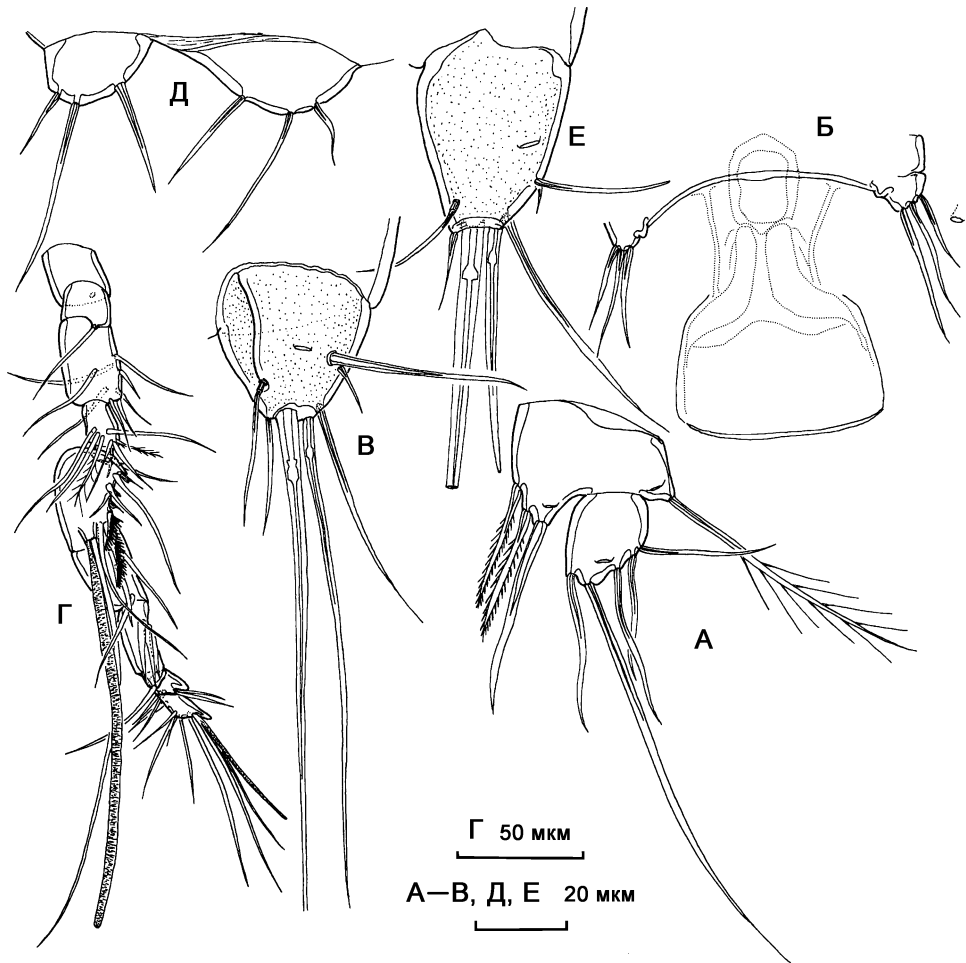


Рис. 5.76. *Leptomesochra kunzi* sp. n., самка: А — P5; Б — генитальное поле; В — фуркальная ветвь; самец: Г — антеннула; Д — P6; Е — фуркальная ветвь.

eremeensis sp. n. и длинные геникулирующие у *L. kunzi* sp. n). Внешняя щетинка на экзоподите-2 отсутствует.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.120
Вторая пара ног	0.1.023	0.120
Третья пара ног	0.0.023	0.120
Четвертая пара ног	0.1.123	0.120

Пятая пара ног. Экзоподит и базисэндоподит свободные. Лопасть эндоподита несет 3 щетинки и пору, Экзоподит снабжен 5 щетинками и крупной порой.

Самец. Половой диморфизм в антеннулах, первой, пятой и шестой парах ног и в фуркальных ветвях.

Антеннула 11-сегментная. Первый сегмент короткий, не вооружен. Второго сегмент несет 1 щетинку. Третий сегмент несет 8 щетинок. Четвертый сегмент с 7

щетинками. Пятый сегмент небольшой, несет 2 щетинки. Шестой сегмент слабо вздутый, несет 6 щетинок, 3 коротких модифицированных шипа, 2 шипа, густо покрытых шипиками и эстетаск. Седьмой сегмент вооружен 2 щетинками. Восьмой сегмент с 3 щетинками. Девятый сегмент слабо отделен от предыдущего, с 1 щетинкой. Десятый сегмент снабжен дорзальным отростком, несет 4 щетинки. Одиннадцатый сегмент несет 8 щетинок и эстетаск, на конце снабжен выростом. Геникуляция между 7-м и 8-м сегментами.

Первая пара ног. Внутренний шип базиса слабо модифицирован, слегка изогнут и не несет шипиков.

Пятая пара ног. Базиэноподиты срастаются медианно, лопасти эндоподитов несут 2–3 щетинки. Экзоподиты свободные, несут по 5 щетинок (внутренняя сильно укорочена) и крупную трубчатую пору.

Шестая пара ног. Представлена слегка асимметричной парой нерасчлененных пластинок, несущих по 3 щетинки каждая.

Фуркальные ветви самца несколько более удлиненные, чем у самки, отношение длины к ширине равно 1,26.

Обсуждение. Также как и предыдущий вид, *Leptomesochra kunzi* sp. n. демонстрирует большое сходство с *L. macintoshi* (T. et A. Scott, 1895). Характерным признаком *L. kunzi* sp. n. является свободный экзоподит пятой пары ног самца, вооруженный 4 развитыми и 1 рудиментарной щетинками. Также *L. kunzi* sp. n. отличается наличием полового диморфизма в строении фуркальных ветвей.

Распространение. Типовое местообитание: Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, мористая сторона о. Покормежный, глубина 5 м. Интерстициальный вид.

Этимология. Название вида дано в честь известного исследователя гарпактикоид Г. Кюнца.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, о. Покормежный (66°28' с.ш., 33°31' в.д.), сублитораль.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 4 стеклах (Har121 – Har124): A1, A2, Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har121, Har122); P1 – P4 (Har123); уросома (Har124). Аллотип ♂ расчленен на 3 стеклах (Har125 – Har127): A1, A2, Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har125); P1 – P4 (Har126); уросома (Har127). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

5.8.4. Leptopontiidae Lang, 1948

Род *Leptopontia* T. Scott, 1902

Leptopontia curvicauda T. Scott, 1902

Рис. 5.77–5.79.

Leptopontia curvicauda T. Scott, 1902: таб. XXII (26–35); Mielke, 1975; Huys, Conroy-Dalton, 1996: 212–222, рис. 12–14.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Длина тела 594 мкм. Кутикула сегментов уросомы покрыта редко расположенными мелкими порами. Гиалиновые складки на задних краях туловищных сегментов небольшие, с выраженной поперечной исчерченностью в сегментах уросомы.

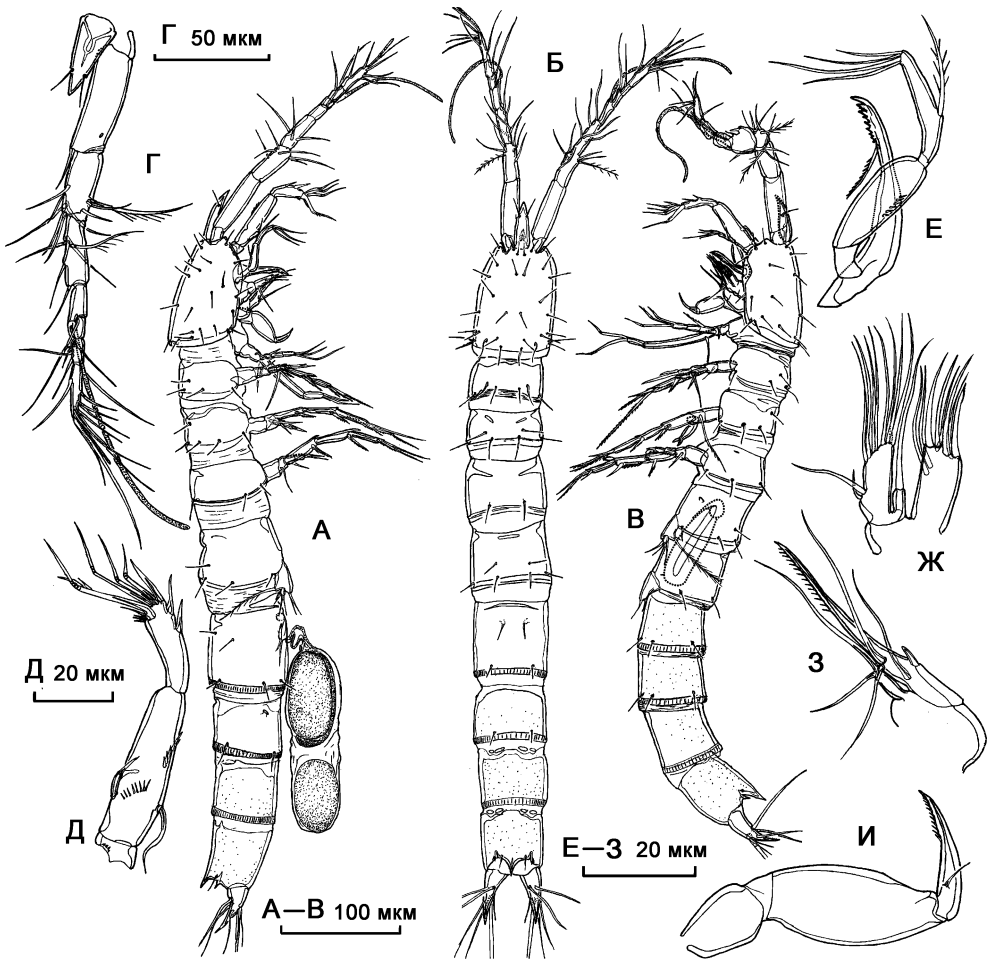


Рис. 5.77. *Leptopontia curvicauda* T. Scott, 1902, самка (А, Б, Г–И), самец (В): А, В — внешний вид, латерально; Б — внешний вид, дорзально; Г — антеннула; Д — антенна; Е — мандибула; Ж — максиллула; З — максилла; И — максиллипеда.

Генитальный двойной сегмент лишен следов оригинальной сегментации, рисунок генитального поля хорошо выражен, копулятивная пора расположена впереди от основания шестой пары ног, слабо вытянута в переднезаднем направлении, семяприемники не наблюдаются, с передней и задней сторон от копулятивной поры наблюдаются субкутикулярные исчерченные структуры.

Оперкулум на анальном сегменте хорошо выражен, несет 1 шиповидный отросток, по краям оперкулума имеется пара небольших треугольных шиповидных отростков.

Ветви фурки. Каждая ветвь продолжается во внешний отросток, изогнутый на спинную сторону.

Антеннула длинная, 7-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [8 + 1 оперенная]; [4 + 1 оперенная]; [2 + эстетаск]; [1]; [3]; [9 + эстетаск].

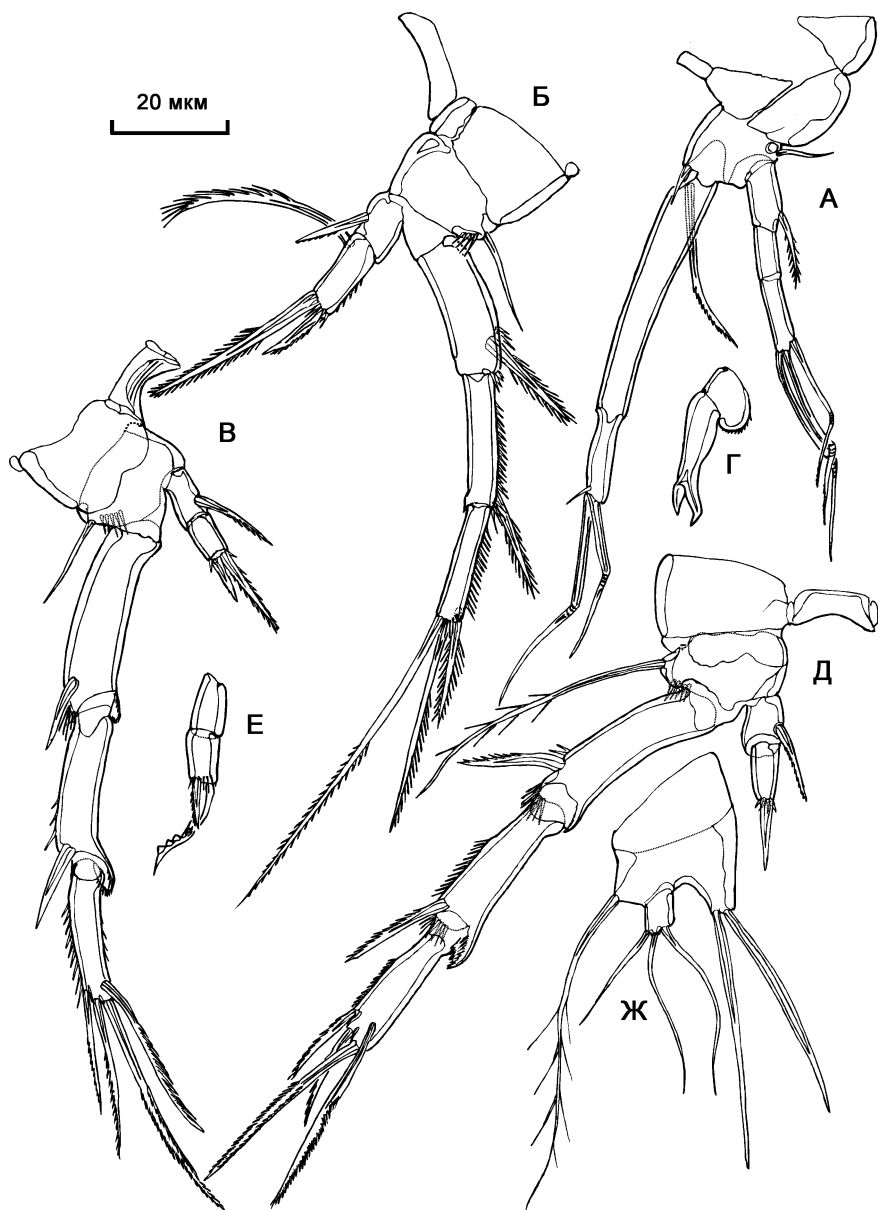


Рис. 5.78. *Leptopontia curvicauda* T. Scott, 1902: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — эндоподит P3 самца; Д — P4; Е — эндоподит P4 самца; Ж — P5.

Антенна. Аллобазис удлинённый (отношение длины к ширине 3,44), исходная сегментация представлена небольшой мембраной в средней части. Аллобазис несет внутреннюю щетинку и пару рядов шипиков. Экзоподит короткий 1-сегментный вооружен 1 терминальной щетинкой. Эндоподит несет 3 терминальных геникулирующих щетинки и 1 шип, 2 внутренних шипа, 1 крупную терминальную геникулирующую щетинку, несущую пару шипиков и слитую при основании с сетулой.

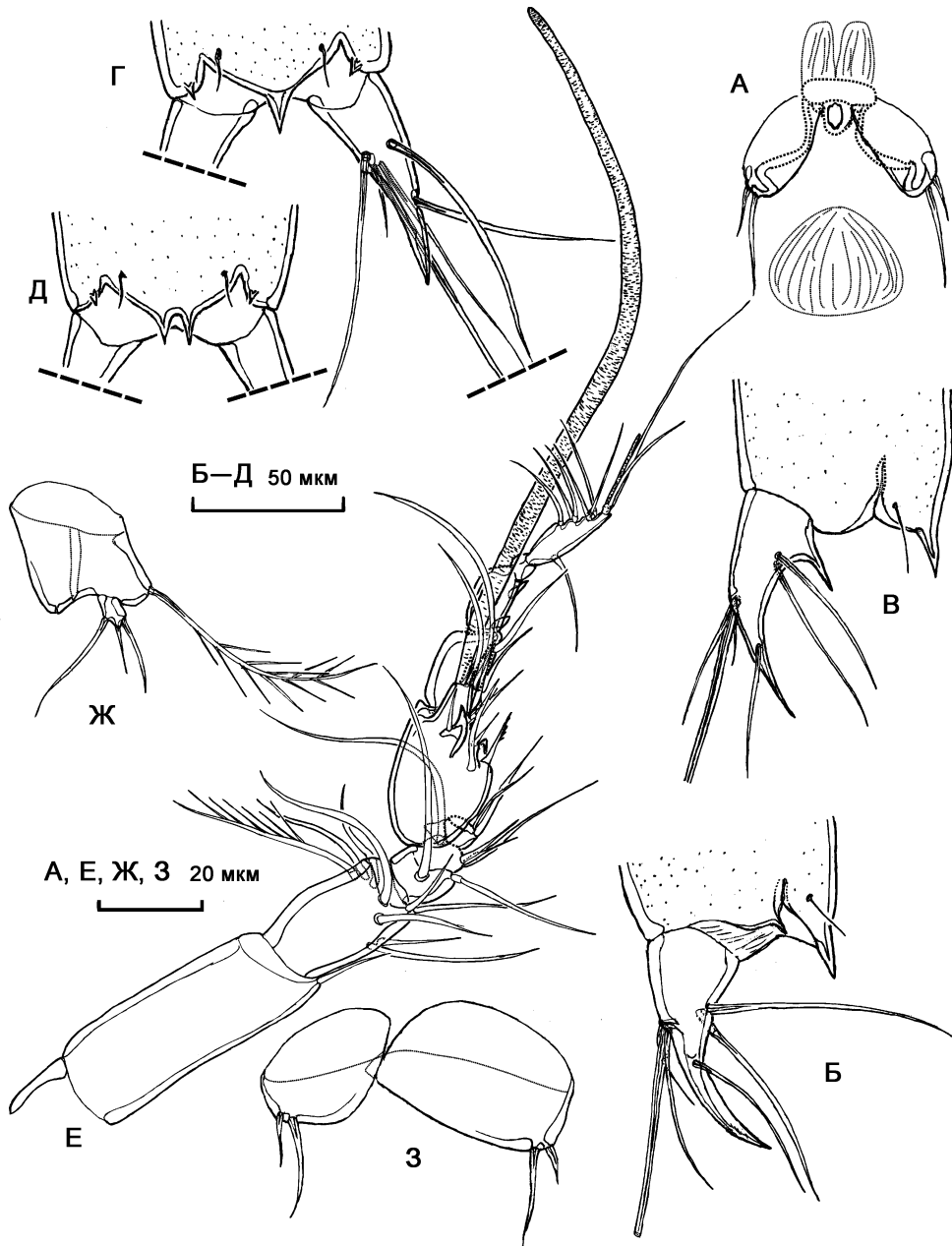


Рис. 5.79. *Leptopontia curvicauda* T. Scott, 1902: А — генитальное поле; Б — фуркальная ветвь, вид латерально; В — вариант строения фуркальной ветви, вид латерально; Г — фуркальная ветвь и оперкулум, вид дорзально; Д — вариант строения оперкулума; Е — антеннула самца; Ж — P5 самца; З — P6 самца.

Мандибула. Кокса сильно вытянута, утонченная, в дистальной части несет гнатобазу. Гнатобазу с рядом небольших зубов и 1 перистой щетинкой. Мандибулярный щупик 2-сегментный, базис несет ряд шипиков, эндоподит несет 1 перистую щетинку в средней части и 4 щетинки терминально.

Максиллула. Артрит вытянутый, несет пару щетинок на передней стороне, 5 щетинок и 1 зазубренный шип в терминальной части. Коксэндит небольшой, несет 1 щетинку, эндоподит и экзоподит объединены с базисом, каждый представлены парой щетинок, эндит базиса несет 2 группы щетинок, 2 и 4 щетинки, соответственно.

Максилла. Синкокса округлая, несет 1 цилиндрический эндит с 1 терминальной и 1 субтерминальной щетинками. Базис вытянут в длинный коготь, несущий шипики, у основания когтя расположены 2 щетинки и трубчатая пора. Эндоподит полностью объединен с базисом, представлен 1 щетинкой.

Максиллипеда. Синкокса небольшая, невооруженная. Базис овальный, без вооружения, эндоподит образует коготь, несущий короткую щетинку при основании и ряд шипиков в дистальной части.

Первая пара ног. Прекокса крупная, с сильно хитинизированной внешней частью, треугольная, невооруженная. Кокса состоит из двух склеритов, невооруженная. Базис несет 1 внешнюю щетинку и 1 внутренний шип. Экзоподит 3-сегментный, первый сегмент несет 1 внешнюю щетинку, средний сегмент без вооружения, третий сегмент несет 3 геникулирующие щетинки. Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент сильно удлинённый, в 1,32 раза длиннее экзоподита, отношение длины к ширине первого сегмента равно 6,3. Первый сегмент несет 1 внутреннюю зазубренную щетинку при основании. Второй сегмент в 2,7 раза короче первого, несет 2 терминальные геникулирующие щетинки и субтерминальную сетулу.

Вторая–четвертая пары ног.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	0.0.021	1.120
Третья пара ног	0.0.112	1.010
Четвертая пара ног	0.0.112	1.020

Пятая пара ног. Базисэндоподит несет внешнюю оперенную щетинку базиса и 2 длинных щетинки на лопасти эндоподита. Экзоподит несет 3 щетинки, внутренняя из которых наиболее длинная.

Шестая пара ног. Входит в состав генитального поля, каждая нога из пары представлена небольшой нерасчлененной пластинкой, несущей пару щетинок, внутренняя из которых более длинная.

Самец. Длина тела 552 мкм. Форма тела как у самки. Половой диморфизм в строении антеннул, эндоподитов третьей и четвертой пар ног, пятой и шестой пар ног и генитальной сегментации.

Антеннула 9-сегментная.

Эндоподиты третьей пары ног 2-сегментные. Первый сегмент имеет вздутый вырост на внешней стороне, несущий мелкие шипики. Второй сегмент удлинённый, лишен щетинок, дистально раздвоен.

Эндоподиты четвертой пары ног 2-сегментные. Первый сегмент не вооружен, второй сегмент вооружен терминально 1 перистым шипом и 1 крупной изогнутой щетинкой, несущей конические шипики.

Пятая пара ног. Базисэндоподит несет только внешнюю базисную щетинку, лопасть эндоподита не вооружена, снабжена порой. Экзоподит небольшой, несет 3 щетинки.

Шестая пара ног слабо асимметричная, представлена парой отчлененных от туловища нерасчлененных пластинок, несущих по 2 щетинки каждая.

Изменчивость. У ряда исследованных экземпляров *Leptopontia curvicauda* наблюдается изменчивость в строении оперкулула и фуркальных ветвей.

У части самок в основании каждой фуркальной ветви имеется крупный дорзальный шиповидный отросток. Отростки расположены симметрично на каждой фуркальной ветви, имеют примерно одинаковые длину и форму у всех экземпляров, у которых они наблюдаются. У самцов экземпляров с подобными отростками не обнаружено. Другие исследователи не отмечали подобного строения фурки ни у одного из видов *Leptopontia*.

Часть исследованных особей имеет иное, чем обычно, строение оперкулула, несущего 2 близко расположенных шиповидных отростка, вместо одного. Эта аномалия отмечается в работах В. Милке (Mielke, 1975), А. Апостолова и Т. Маринова (Apostolov, Marinov, 1988).

Обсуждение. Экземпляры *Leptopontia curvicauda* из Белого моря не имеют значительных отличий от *Leptopontia curvicauda*, переописанной в работах В. Милке (Mielke, 1975) и Р. Хеса и С. Конрой-Дальтон (Huys, Conroy-Dalton, 1996). Можно подтвердить данные Р. Хесом и С. Конрой-Дальтон (Huys, Conroy-Dalton, 1996) отличительные признаки этого вида: 1) наличие двух длинных щетинок на лопасти эндоподита пятой пары ног самки; 2) характерное строение эндоподита третьей пары ног, имеющего вздутие на внешней стороне первого сегмента и раздвоенный второй сегмент. Отличия от описания, данного Хесом, заключаются в: наличии оперенной щетинки на третьем сегменте антеннулы; небольшом различии в отношении длина/ширина первого сегмента антеннулы и эндоподита-1 первой пары ног и отношении длины эндоподита первой пары ног к экзоподиту; форме шипиков по краям оперкулула, пятиугольных («diamond-shaped» в оригинале) по данным Хеса и треугольных у беломорских экземпляров; наличии у беломорских экземпляров специфической изменчивости в строении фурки.

Распространение. Побережье Северной Европы. Интерстициальный вид.

5.9. Надсемейство *Thalestridimorpha* Lang, 1948

5.9.1. Замечания по таксономии

Созданное К. Лангом надсемейство *Thalestridimorpha*, объединявшее *Thalestridae* Sars, 1905, *Parastencheliidae* Lang, 1944, *Diosaccidae* Sars, 1906, *Miraciidae* Dana, 1846 и *Balaenophilidae* Sars, 1910 недавно подверглось ревизии Е. Виллен (Willen, 1999, 2000).

В результате ревизии подсемейство *Pseudotachiniinae* Lang, 1936 было вынесено из состава *Thalestridae*, семейство *Paranannopidae* Por, 1986 было включено в состав *Pseudotachidiidae* в ранге подсемейства. Для *Pseudotachidiidae* Е. Виллен (Willen, 1999) указывает 20 синапоморфий, но в сравнении с плезиоморфными состояниями предполагаемого предка *Podogennota*. Действительно уникальными, по сравнению с другими *Thalestridimorpha*, синапоморфиями *Pseudotachidiidae* являются: наличие крупной поры на внешней стороне дистальной части эндоподита-1 первой пары ног; эндоподит-2 второй пары ног самца с выростом во внешнем углу; анальный сегмент расщеплен, преданальный сегмент несет псевдооперкулул.

Pseudotachidiidae разделяет с остальными *Thalestridimorpha* наличие полового диморфизма в эндоподите-3 второй пары ног. У самцов исследованного в настоящей работе *Amphiascoides nanus* (*Miraciidae sensu* Willen, 2000) половой диморфизм возникает на стадии копепода IV, эндоподит-2 второй пары ног несет несколько более развитый внешний шип, чем у самки. На стадии пятого копепода, внешний шип, имеющий большой размер, занимает терминальное положение, также у пятого копепода происходит потеря одного из терминальных шипов. У взрослой стадии происходит слияние двух последних сегментов и терминального шипа, приобретающего вид пальцевидного отростка. Такой паттерн развития полового диморфизма в эндоподитах второй пары ног, вероятно, является синапоморфией всех *Thalestridimorpha*.

Другими результатами ревизии Е. Виллен явилось включение *Diosaccidae* в состав *Miraciidae*, включение *Ambungiapediidae* Huys, 1990 и *Hamondiidae* Huys, 1990 в состав *Rhynchothalestridae* (выделенного из *Thalestridae*).

Дж. Бокшелл (Boxshall, Halsey, 2004), в резких выражениях критикуя ревизию Е. Виллен, не принимает большинство сделанных изменений, кроме объединения *Diosaccidae* с *Miraciidae*. Вероятно, как справедливо указывает Бокшелл, для разрешения вопроса о ранге и номенклатуре таксонов внутри *Thalestridimorpha*, необходима подробная ревизия с использованием кладистических методов (Е. Виллен в своей ревизии не использовала парсимонный анализ). В настоящей работе положение семейств и родов приводится в соответствии с ревизией Е. Виллен.

5.9.2. *Pseudotachidiidae* Lang, 1936

Ключ для определения локальных родов и видов

1. Экзоподит-1 P2–P4 без внутренних щетинок *Danielssenia typica*
— Экзоподит-1 P2–P4 с внутренними щетинками 2
2. На ротовых конечностях (Md, Mx1, Mx2) имеются эстетаски (рис. 5.81Б–Г) ... 3
— Эстетаски на ротовых конечностях отсутствуют *Archisenia sibirica*
3. Экзоподит-3 P4 с 4 щетинками *Telopammis pelobionta*
— Экзоподит-3 P4 с 7–8 щетинками *Paradanielssenia*... 4
4. Экзоподит A2 2-сегментный 5
— Экзоподит A2 3-сегментный *Paradanielssenia kathleenae*
5. Экзоподит-3 P3 и P4 с 7 щетинками *P. trisetata* sp. n.
— Экзоподит-3 P3 и P4 с 8 щетинками *P. confluenta* sp. n.

Род *Danielssenia* Boeck, 1872

Danielssenia typica Boeck, 1872

Рис. 5.80А.

Danielssenia typica Boeck, 1872: 55; Sars, 1909: 336, таб. CCXXIII; Lang, 1948: 299, рис. 145, 146; Численко, 1967: 102, рис. 21; Huys, Gee, 1993: 62–67, рис. 14–16.

D. fusiformis (Brady, 1880) *sensu* Sars (1910) по Huys, Gee (1993).

Длина тела равна 560 мкм. Фуркальные ветви в дорзальной проекции прямоугольные, в латеральной — конические, отношение длины к ширине 0,75.

Антеннула 4-сегментная. Экзоподит антенны 3-сегментный. Ротовые конечности без эстетасков.

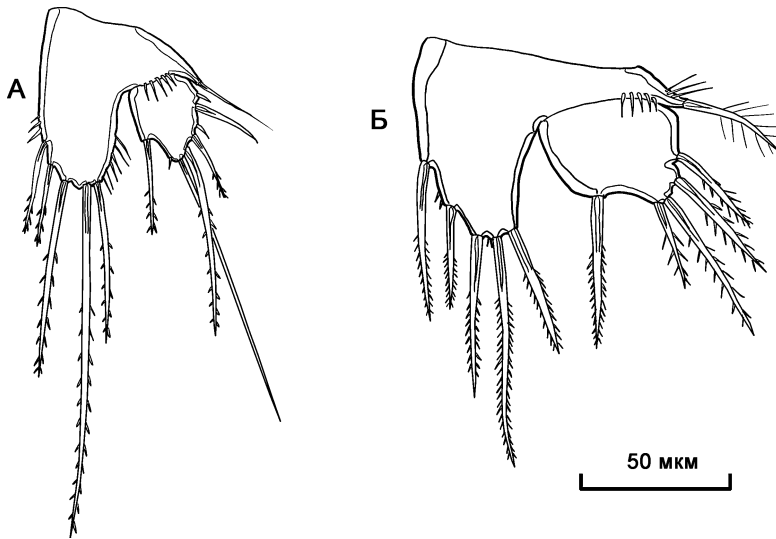


Рис. 5.80. Конечности пятой пары: А — *Danielssenia typica* Boeck, 1872; Б — *Archisenia sibirica* (Sars, 1898).

Первая пара ног. Экзоподит 3-сегментный, эндоподит 2-сегментный, эндоподит-2 несколько удлинённый. Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.023	1.121
Вторая пара ног	0.1.223	1.1.221
Третья пара ног	0.1.223	1.1.221
Четвертая пара ног	0.1.323	1.1.121

Базисэндоподит пятой пары ног самки с 5 щетинками, экзоподит несет 5 щетинок.

Половой диморфизм в строении антеннулы, эндоподитов второй и третьей пар плавательных ног, пятой и шестой парах ног и в генитальных сегментах.

Распространение. Побережье Северной Европы, Белое море, море Лаптевых, Земля Франца-Иосифа, Желтое море. Вид обитает на илистых грунтах, однако часто отмечается и в фитали.

Род *Archisenia* Huys et Gee, 1993

Archisenia sibirica (Sars, 1898)

Рис. 5.80Б.

Danielssenia sibirica Sars, 1898: 343, таб. X; Lang, 1948: 301, рис. 146.

Danielssenia stefanssoni Willey, 1920 по Huys, Gee (1993).

Archisenia sibirica Huys, Gee, 1993: 47–62, рис. 1–12.

Длина тела самки 1000–1200 мкм. Отношение длины к ширине фуркальных ветвей равно 1,4.

Антеннула 6-сегментная. Экзоподит антенны 3-сегментный. Ротовые конечности без эстетасков.

Первая пара ног. Экзоподит 3-сегментный, эндоподит 2-сегментный, эндоподит-2 несколько удлинённый.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.023	1.121
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Базисэндоподит пятой пары ног самки с 5 щетинками, экзоподит несет 5 щетинок.

Половой диморфизм в строении антеннулы, первой пары ног, эндоподитов второй и третьей пар плавательных ног, пятой и шестой парах ног и в генитальных сегментах.

Распространение. Циркумпольное распространение: вид известен с Новосибирских о-вов, о. Врангеля, побережья Аляски, северной Канады, восточной Гренландии и Шотландии. Вид обитает на илах, в Белом море на глубинах 30–100 м.

Род *Paradanielssenia* Soyer, 1970

Paradanielssenia kathleenae Gee et Huys, 1994

Paradanielssenia kathleenae Gee, Huys, 1994: 1018–1025, рис. 9–14.

Строение исследованных особей совпадает с рисунками М. Джи и Р. Хеса (Gee, Huys, 1994). От других найденных в Белом море видов этого рода *P. kathleenae* хорошо отличима по наличию 4 щетинок на экзоподите пятой пары ног и 3-сегментному экзоподиту антенны.

Распространение. Вид ранее был известен только из типового местообитания (Шпицберген). Вид обитает на илах.

Paradanielssenia trisetata sp. n.

Рис. 5.81–5.83.

Описание. Самка. Тело расширенное в передней части и сужающееся к заднему концу. Длина тела 630 мкм. Кутикула сегментов тела лишена выраженной скульптуры, плевральные складки на задних краях сегментов со слабо выраженным сетчатым рисунком. Сегменты уросомы с вентральными рядами шипиков.

Рострум крупный, несет пару сенсилл в дистальной части. Генитальный двойной сегмент с четко выраженным подразделением на исходные 2 сегмента. Копулятивная пора расположена между основаниями пластинок шестой пары ног, под копулятивной порой наблюдаются округлые слабохитинизированные структуры, дополнительных пор не наблюдается.

Фуркальные ветви овально-конические, отношение длины к ширине равно 1,38, все фуркальные щетинки хорошо развиты, голые.

Антеннула 4-сегментная, сильно укороченная, большинство щетинок с вооружением из шипиков. Эстетаски на 3-м и 4-м сегментах. Формула вооружения антеннулы: [1]; [8]; [10 + эстетаск]; [14 + эстетаск].

Антенна. Кокса небольшая невооруженная. Исходная сегментация аллобазиса представлена внутренним хитиновым утолщением, аллобазис несет внутренние ряд шипиков и щетинку. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 оперенную щетинку, второй сегмент с 2 щетинками. Внутренняя сторона эндоподита вооружена 2 шипами и 1 геникулирующей щетинкой, на окончании эндоподита расположены 1 вооруженный шип, 3 геникулирующих щетинки и 1 мощная вооруженная геникулирующая щетинка.



Рис. 5.81. *Paradanielssenia trisetia* sp. n., самка: А — внешний вид; Б — мандибула; В — максиллула; Г — максилла; Д — максиллипеда.

Мандибула. Кокса массивная, гнатобаза несет 6 мощных двураздельных зубов, *pars incisiva* хорошо выражен, треугольной формы. Мандибулярный щупик 1-ветвистый. Базис с выступающим эндитом, несущим 4 мощных, покрытых шипиками, щетинки. Эндоподит несет 1 щетинку и эстетаск.

Максиллула. Шипы прекоксального артрита небольшие, несочлененные, 1 шип на внешней и 2 на внутренней сторонах несут шипики, 8 центральных шипов голые. Передняя поверхность артрита с 2 щетинками. Эндит коксы с 3 щетинками. Эндит базиса несет проксимальную группу из 2 щетинок и 3 щетинки и эстетаск

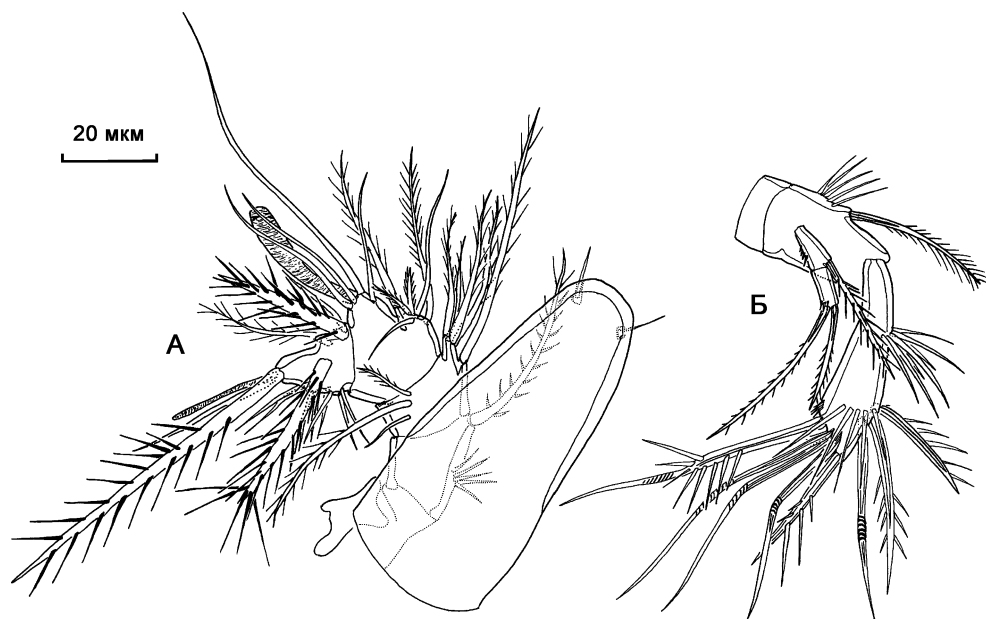


Рис. 5.82. *Paradanielssenia triseta* sp. n., самка: А — антеннула; Б — антенна.

терминально. Экзоподит большого размера, 1-сегментный, вооружен 3 щетинками; эндоподит 1-сегментный снабжен 2 щетинками.

Максилла. Синкокса с 3 эндитами, проксимальный с 1 мощным широким шипом и 1 шипом меньшего размера, 2 дистальных с 3 шипами каждый. Аллобазис имеет 1 длинный коготь и 2 щетинки при его основании. Эндоподит 1-сегментный с 3 щетинками и эстетаском терминально.

Максиллипеда. Синкокса удлиненная, вооружена 2 рядами шипиков, 1 характерной очень крупной щетинкой, покрытой шипиками и 1 щетинкой меньшего размера. Базис несет единственный шип в средней части его внутренней стороны. Эндоподит представлен мощным когтем, несущим крупные шипики на своей внутренней стороне и 1 мелкую щетинку при основании.

Первая пара ног. Экзоподит 3-сегментный, сегменты имеют примерно одинаковую длину, щетинки вооружены гребенками из длинных мощных шипиков. Эндоподит 2-сегментный, равной длины с экзоподитом, эндоподит-1 слабо удлиненный, в 1,15 раз длиннее эндоподита-2. Кокса, базис и ветви конечности богато вооружены крупными шипиками.

Вторая–четвертая пара ног. Прекоксые небольшие, треугольные, вооруженные рядом шипиков, коксы широкие, с несколькими рядами шипиков и порой во внутренней части. Базисы несут по внешней щетинке, пору при ее основании и несколько рядов шипиков. Ветви 3-сегментные.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.022	1.121
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.223	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.223	1.1.221

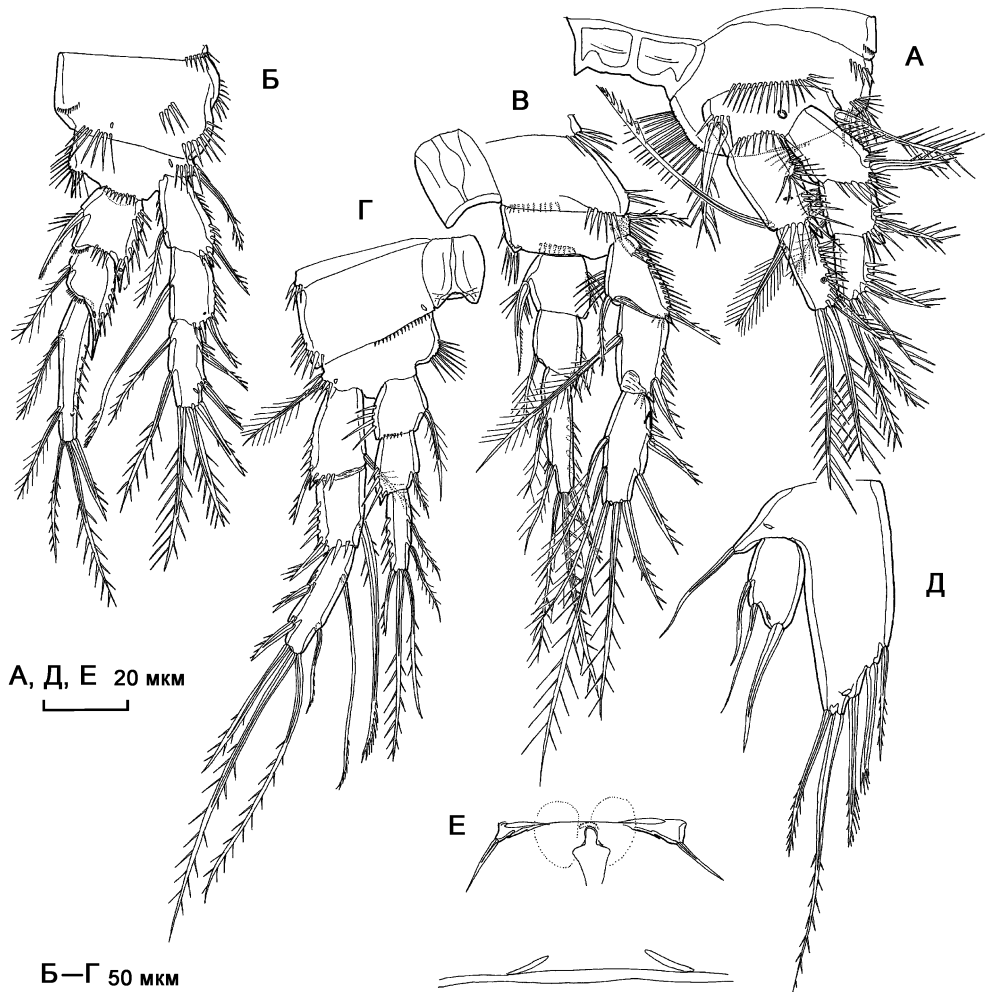


Рис. 5.83. *Paradanielssenia trisetata* sp. n., самка: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — P5; Е — генитальное поле.

Пятая пара ног. Базисендоподит снабжен 5 щетинками и порами на лопасти эндоподита и при основании базальной щетинки. Экзоподит с 3 щетинками и порой.

Шестая пара ног. Входит в состав генитального поля, представлена парой пластинок, несущих по единственной голой щетинке.

Обсуждение. От остальных видов рода *Paradanielssenia* новый вид хорошо отличается 2-сегментным экзоподитом антенны, наличием 7 щетинок/шипов на экзоподитах-3 третьей и четвертой пар ног и наличием только 3 щетинок на экзоподите пятой пары ног. Данный вид обычен в исследуемом районе на илистых грунтах с глубин 30–100 м, но все найденные экземпляры являлись самками, что вероятно может быть связано с сезонностью размножения этого вида.

Распространение. Типовое местообитание: Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, пролив Великая Салма (траверс о. Величаиха), глубина 80 м; Крестовы о-ва, глубина 40 м, илистый грунт.

Этимология. Название дано по характерному признаку вида — наличию 3 щетинок на экзоподите пятой пары ног.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, пролив Великая Салма (66°29' с.ш., 33°30' в.д.), сублитораль.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 4 стеклах (Har128 – Har131): A1, A2 (Har128); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har129); P1 – P4 (Har130); уросома (Har131). Паратип ♀ расчленен также на 4 стеклах (Har132 – Har135): A1, A2 (Har132); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har133); P1 – P4 (Har134); уросома (Har135). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

Paradanielssenia confluenta sp. n.

Рис. 5.84, 5.85.

Описание. Самец. Тело удлинненное, слегка сужающееся к заднему концу. Общая длина тела равна 490 мкм. Кутикула цефалоторакса и сегментов тела несет многочисленные крупные поры. Плевральные складки на задних краях сегментов со слабо выраженным сетчатым рисунком. Сегменты уросомы вооружены латеро-вентральными рядами шипиков.

Фуркальные ветви в дорзальной проекции прямоугольные, в латеральной — сужающиеся к заднему концу, отношение длины к ширине равно 1,25. Первая фуркальная щетинка не наблюдается, остальные хорошо развиты, четвертая и пятая щетинки крупные, снабжены шипиками. Также фуркальная ветвь вооружена 2 внешними рядами шипиков и 1 группой длинных шипиков в дистальном внутреннем углу. Рострум крупный, несет пару сенсилл в дистальной части.

Антеннула 6-сегментная, укороченная, третий сегмент слабо отделен от второго. Геникуляция между 2 последними сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [1]; [11]; [8]; [11 + эстетаск]; [10 + эстетаск].

Антенна как у предыдущего вида.

Мандибула. Кокса массивная, гнагобаза несет 5 двураздельных зубов, и вооруженную щетинку, *pars incisiva* небольшой. Мандибулярный щупик 1-ветвистый. Базис снабжен 4 оперенными щетинками. Эндоподит несет 1 внутреннюю щетинку и 2 щетинки и эстетаск терминально.

Максиллула. Прекоксальный артрит с 8 шипами и 2 щетинками на передней поверхности. Эндит коксы с 4 щетинками. Эндит базиса несет проксимальную группу из 2 щетинок и 4 щетинки и эстетаск терминально. Экзоподит крупный, 1-сегментный, вооружен 3 щетинками; эндоподит 1-сегментный, снабжен 2 щетинками.

Максилла. Синкокса несет 4 эндита, проксимальный и дистальный несут по 3 шипа, 2 центральных с 1 шипом. Аллобазис имеет 1 длинный коготь и 3 щетинки при его основании. Эндоподит 1-сегментный с 3 щетинками и эстетаском терминально.

Максиллипеда как у предыдущего вида.

Первая пара ног. Экзоподит 3-сегментный, сегменты имеют примерно одинаковую длину, щетинки вооружены гребенками из мощных шипиков. Эндоподит 2-сегментный, приблизительно равной длины с экзоподитом. Прекокса, кокса, базис и ветви конечности богато вооружены крупными шипиками.

Вторая–четвертая пара ног. Прекоксальные широкие, треугольные, вооруженные рядом шипиков, коксы широкие, с несколькими рядами шипиков и порой во внутренней части. Базисы несут по внешней щетинке пору при ее основании и несколь-

ко рядов шипиков. Ветви 3-сегментные. Третий сегмент эндоподита второй пары ног имеет признаки полового диморфизма в виде небольшого отростка, располагающегося терминально со смещением к внешней стороне сегмента.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.022	1.121
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.120
Третья пара ног	1.1.323	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

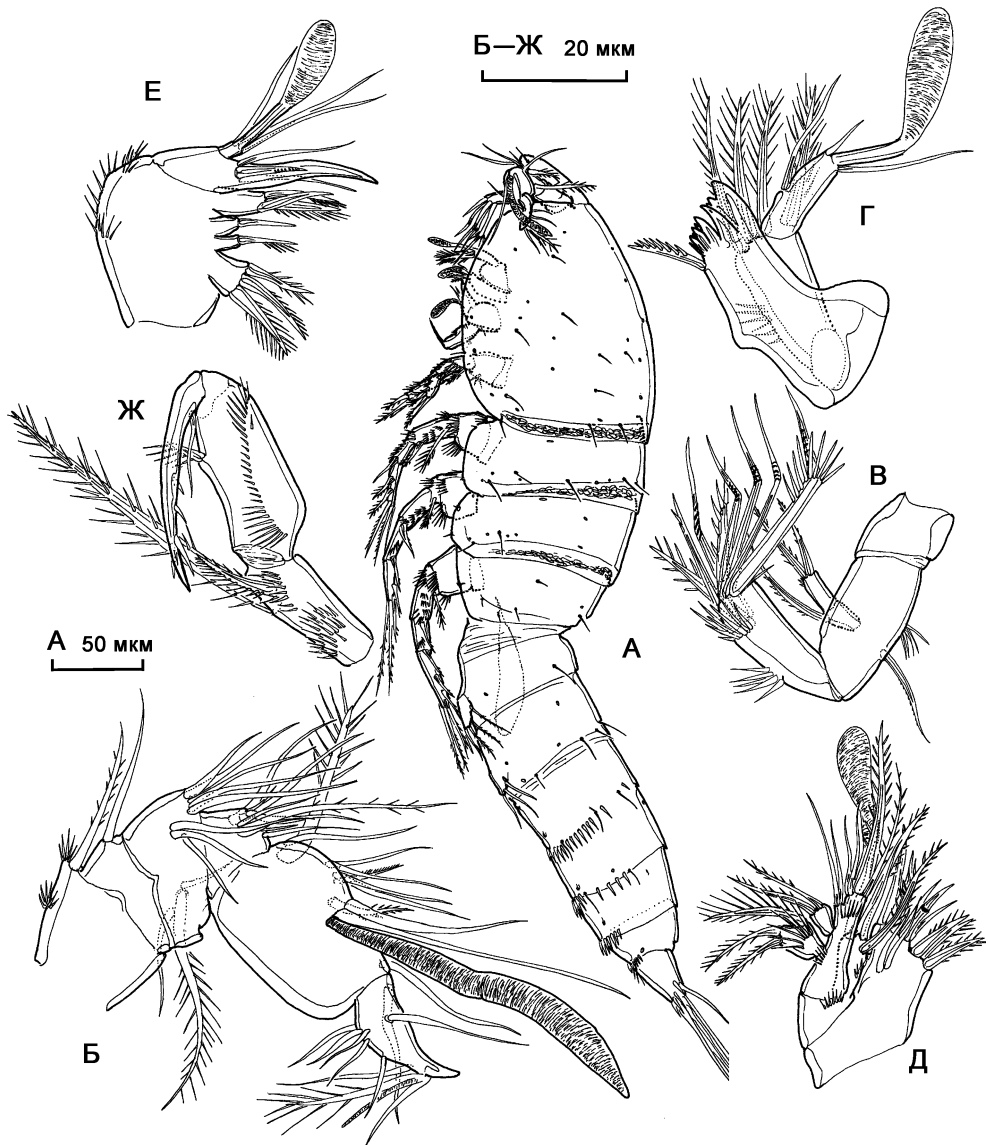


Рис. 5.84. *Paradanielssenia confluenta* sp. n., самец: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

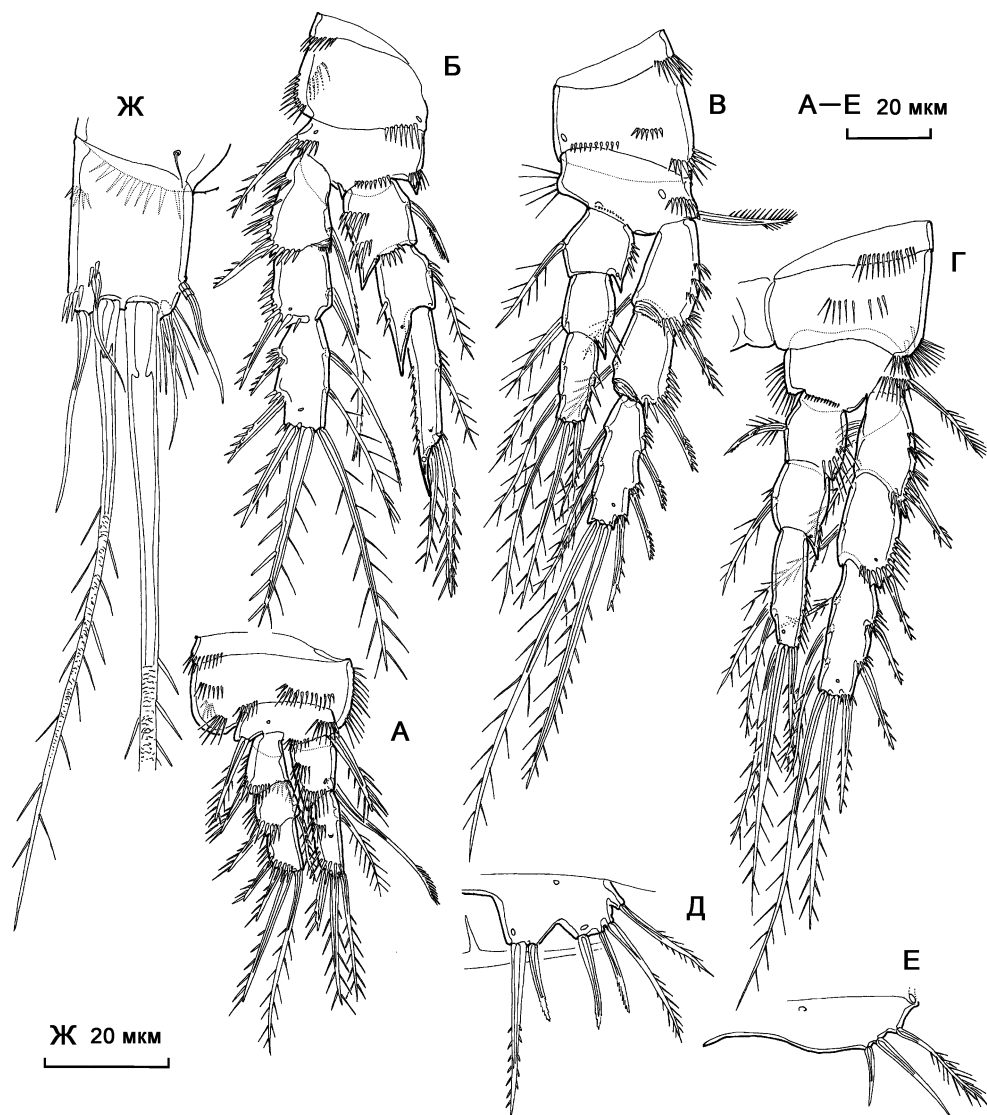


Рис. 5.85. *Paradanielssenia confluenta* sp. n., самец: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — P5; Е — P6; Ж — фуркальная ветвь.

Пятая пара ног. Базиэндоподит и экзоподит сросшиеся в двулопастную пластинку с 2 щетинками на внешней, 3 на внутренней лопасть, и с базальной щетинкой. Также каждая лопасть и основание конечности несут по крупной поре.

Шестая пара ног. Представлена парой сросшихся медианно пластинок, несущих по 3 щетинки.

Обсуждение. Исследуемый вид одновременно обладает двумя важными признаками: наличием эстетасков на ротовых конечностях и срастанием экзоподита пятой пары ног с базиэндоподитом. Комбинация этих признаков характеризует рода *Telopsammis* и *Micropsammis*. Представители этих родов сильно отличаются от рас-

смагриваемого вида по общей форме тела, строению плевр на задних краях сегментов, характеру полового диморфизма в эндоподитах второй и третьей пар плавательных ног и общей формуле вооружения плавательных ног. В то же время, представители рода *Paradanielssenia* чрезвычайно сходны с исследуемым видом в биотопических предпочтениях, форме тела, строению диморфных эндоподитах второй пары ног и вооружению плавательных ног, но отличаются строением пятой пары ног, со свободным экзоподитом у всех представителей рода. Тем не менее, это отличие не может служить достаточным основанием для выделения данного вида в новый род, и автор склонен рассматривать его в составе рода *Paradanielssenia*, при этом срастание экзо- и базиэнлоподита пятой пары является апоморфией, характеризующей новый вид.

Распространение. Типовое местообитание: Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, пролив Великая Салма (траверс о. Величаиха), глубина 80 м. Вид обитает на илах.

Этимология. Название дано по наиболее характерному признаку — срастанию экзоподита и базиэнлоподита пятой пары ног.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, пролив Великая Салма (66°29' с.ш., 33°30' в.д.), сублитораль.

Материал. Голотип ♂ расчленен на 2 стеклах (Har136, Har137): A1, A2, Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har136); P1 – P4, уросома (Har137). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

Род *Telopsammis* Gee et Huys, 1991

Telopsammis pelobionta sp. n.

Рис. 5.86–5.87.

Описание самца. Тело удлиненное, длина тела 360 мкм. Кутикула сегментов тела лишена выраженной скульптуры, плевральные складки на задних краях сегментов уросомы рассечены на мелкие треугольные лепестки. Цефалоторакс и сегменты туловища (кроме первых двух сегментов уросомы) несут каждый по 1 паре крупных пор.

Фуркальные ветви ширококонические, ширина в 1,2 раза превосходит длину. Первая фуркальная щетинка не наблюдается, остальные развиты, четвертая и пятая наиболее крупные, несут парные ряды шипиков, третья несет 1 ряд шипиков, вторая щетинка небольшого размера, вооружена несколькими мелкими шипиками, шестая и седьмая щетинки голые. Кроме того, фуркальная ветвь несет терминальный ряд крупных шипиков.

Рострум крупный, несет пару сенсилл.

Антеннула 6-сегментная, укороченная. Геникуляция между 2 последними сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [1]; [8]; [8]; [6 + эстетаск]; [10 + эстетаск].

Антенна. Исходная сегментация аллобазиса не выражена, аллобазис несет внутренние ряд шипиков и щетинку. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент с 2 оперенными щетинками, второй сегмент с 1 внутренней и 2 терминальными щетинками. Внутренняя сторона эндоподита снабжена 3 шипами и 1 геникулирующей щетинкой, на окончании эндоподита расположены 1 вооруженный шип, 3 геникулирующих щетинки, 1 мощная вооруженная геникулирующая щетинка и 1 небольшая оперенная щетинка.

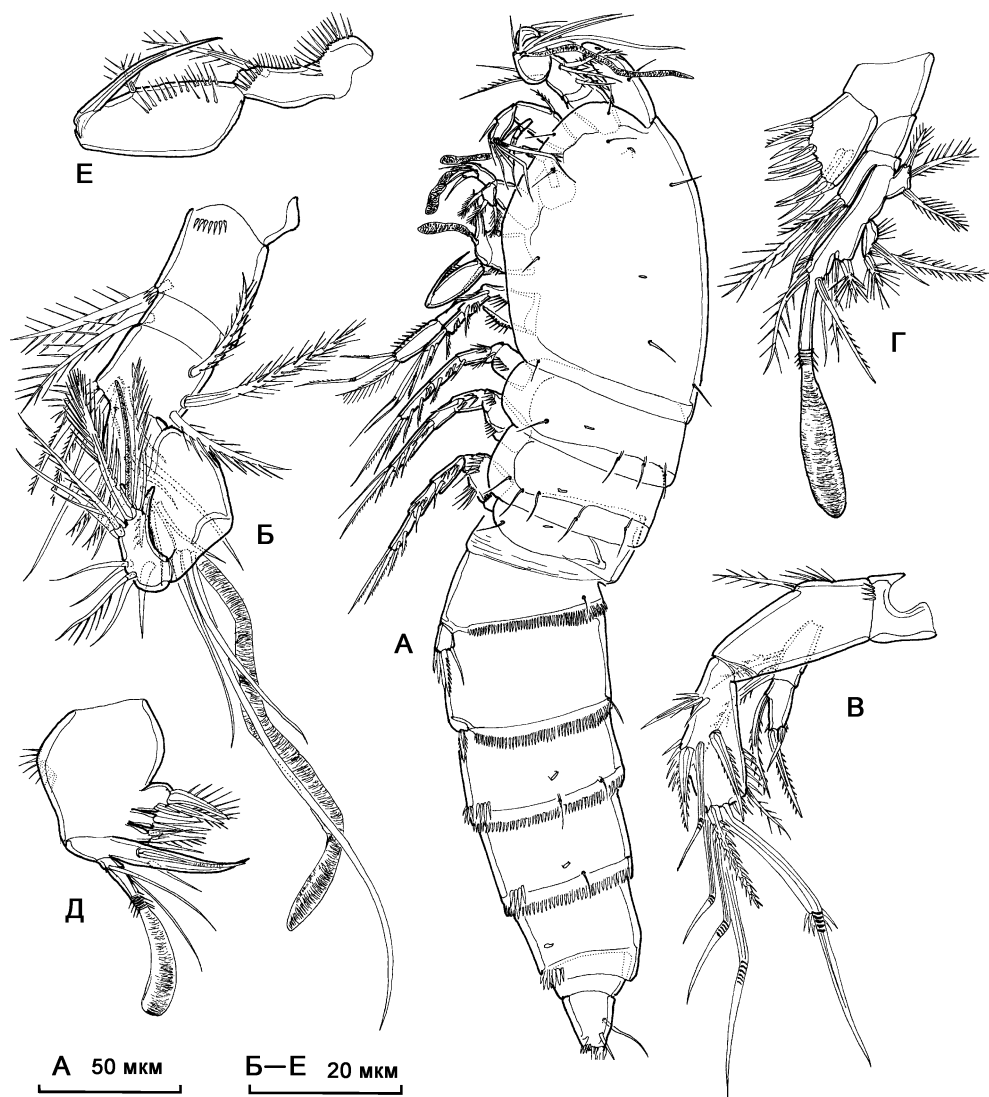


Рис. 5.86. *Telopsammis pelobionta* sp. n., самец: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — максиллула; Д — максилла; Е — максиллипеда.

Мандибула исследуемого экземпляра была повреждена.

Максиллула. Прекоксальный артрит с 8 шипами и 2 щетинками на передней поверхности. Эндит коксы с 5 щетинками. Проксимальная часть базального эндита вооружена 1 щетинкой и 1 коротким вооруженным шипом, дистальная часть с 3 щетинками и терминальным эстетаском. Экзо и эндоподит 1-сегментные, с 3 щетинками/шипами каждый.

Максилла. Синкокса несет 3 эндита, вооруженных 3 шипами каждый. Аллобазис преобразован в коготь, несущий 2 щетинки при основании. Эндоподит 1-сегментный с 2 щетинками и эстетаском терминально.

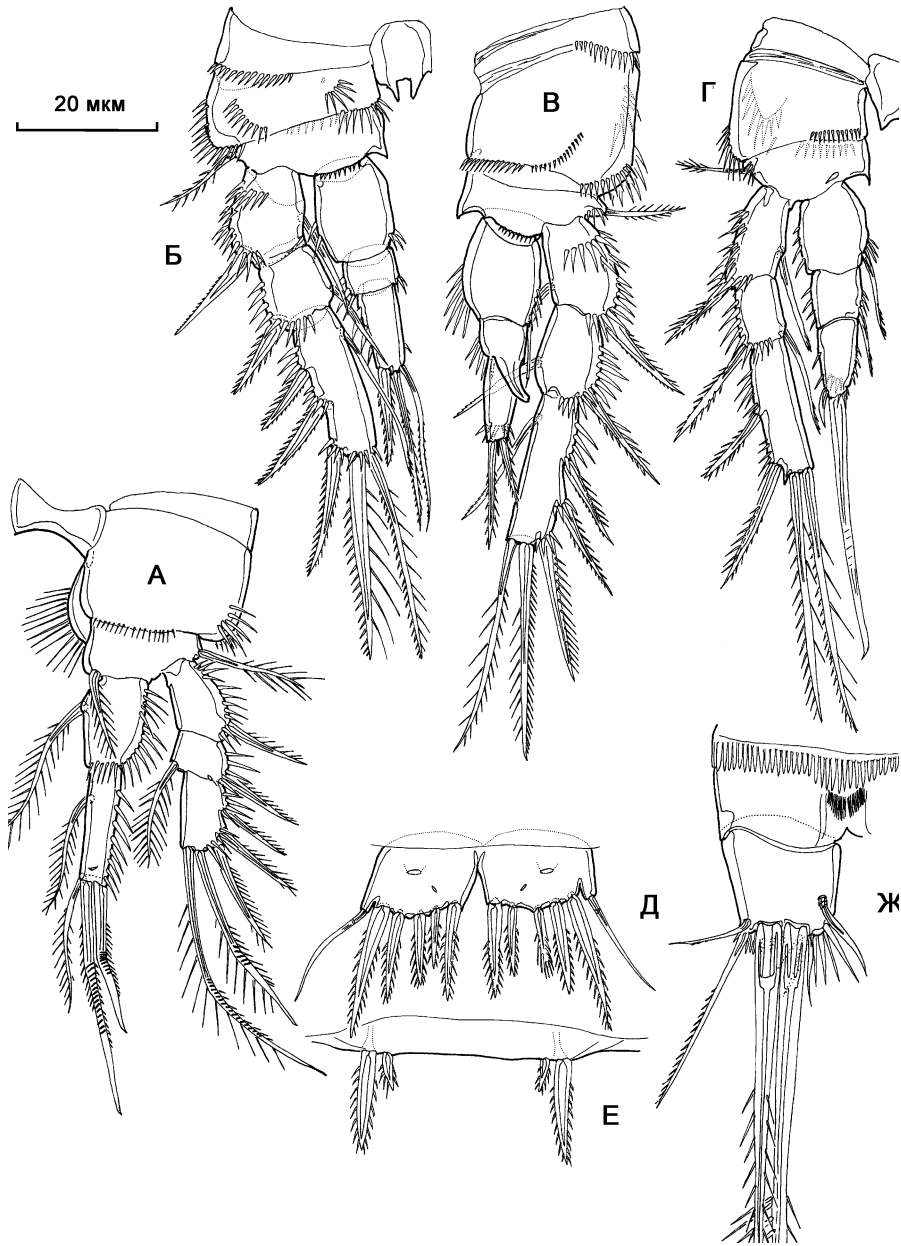


Рис. 5.87. *Telopsammis pelobionta* sp. n., самец: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — P5; Е — P6; Ж — фуркальная ветвь.

Максиллипеда. Синкокса удлинённая, вооружена 2 рядами шпиков и 1 крупной щетинкой, покрытой шпиками. Базис несет единственный шип в средней части его внутренней стороны и ряды шпиков. Эндоподит представлен мощным когтем.

Первая пара ног. Экзоподит 3-сегментный, второй сегмент наиболее короткий. Эндоподит 2-сегментный незначительно превосходит по длине экзоподит, эн-

доподит-2 несколько удлинённый, в 1,4 раз длиннее эндоподита-1. Две терминально расположенные щетинки геникулирующего строения.

Вторая–четвертая пара ног. Прекоксые широкие, вооруженные рядом шипиков, коксы широкие, с несколькими рядами шипиков. Базисы несут по внешней щетинке, несколько рядов шипиков и небольшому шиповидному отростку с внутренней стороны. Ветви 3-сегментные. Эндоподит-2 третьей пары ног с диморфным отростком, слабо изогнутым и заходящим на переднюю поверхность эндоподита-3.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.023	1.121
Вторая пара ног	1.1.123	0.0.021
Третья пара ног	1.1.123	0.0.011
Четвертая пара ног	1.1.022	1.1.011

Пятая пара ног. Базисэндоподит срастается с экзоподитом в единую пластинку, несущую 5 щетинок (кроме базальной) и 2 поры.

Шестая пара ног срастается медианно, каждая сторона несет по паре оперенных шипов.

Обсуждение. Род *Telopsammis* был установлен М. Джи и Р. Хесом (Gee, Huys, 1991) для единственного вида *T. secunda* (Mielke, 1975), описанного В. Милке (Mielke, 1975) как *Micropsammis secunda* с песчаного пляжа острова Силт. *Telopsammis pelobionta* sp. n., хотя и заметно отличается по характеру местообитания, в котором она была обнаружена, демонстрирует все указанные М. Джи и Р. Хесом (Gee, Huys, 1991) синапоморфии родов *Telopsammis* и *Leptotachidia* и большинство аутопоморфий рода *Telopsammis*. От *T. secunda* новый вид отличается: а) наличием внутренних щетинок на экзоподитах-3 второй и третьей пар ног, первом и втором сегментах эндоподита четвертой пары ног; б) дополнительным внешним шипом на экзоподите-3 третьей пары ног; в) отсутствием диморфных модификаций эндоподита-3 второй пары ног; г) наличием 5 щетинок на пластинках пятой пары ног.

Немодифицированное строение эндоподита-3 второй пары ног самца, вооружение пятой пары ног и плавательных конечностей сближают исследуемый вид с *Leptotachidia iberica* Becker, 1975, достаточно сильно отличной от него в строении антеннулы, первой пары ног, форме щетинок плавательных ног.

Распространение. Типовое местообитание: Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, пролив Великая Салма (траверс о. Величаиха), глубина 80 м.

Этимология. Видовое название *pelobionta* — живущий в илу, дано по местонахождению нового вида на илистом грунте.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, пролив Великая Салма (66°29' С, 33°30' В), сублитораль.

Материал. Голотип ♂ расчленен на 2 стеклах (Har138, Har139): A1, A2, Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har138); P1 – P4, уросома (Har139). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

5.9.3. Rhynchothalestridae Lang, 1948

Род *Rhynchothalestris* Sars, 1905

Rhynchothalestris helgolandica (Claus, 1863)

Рис. 5.88.

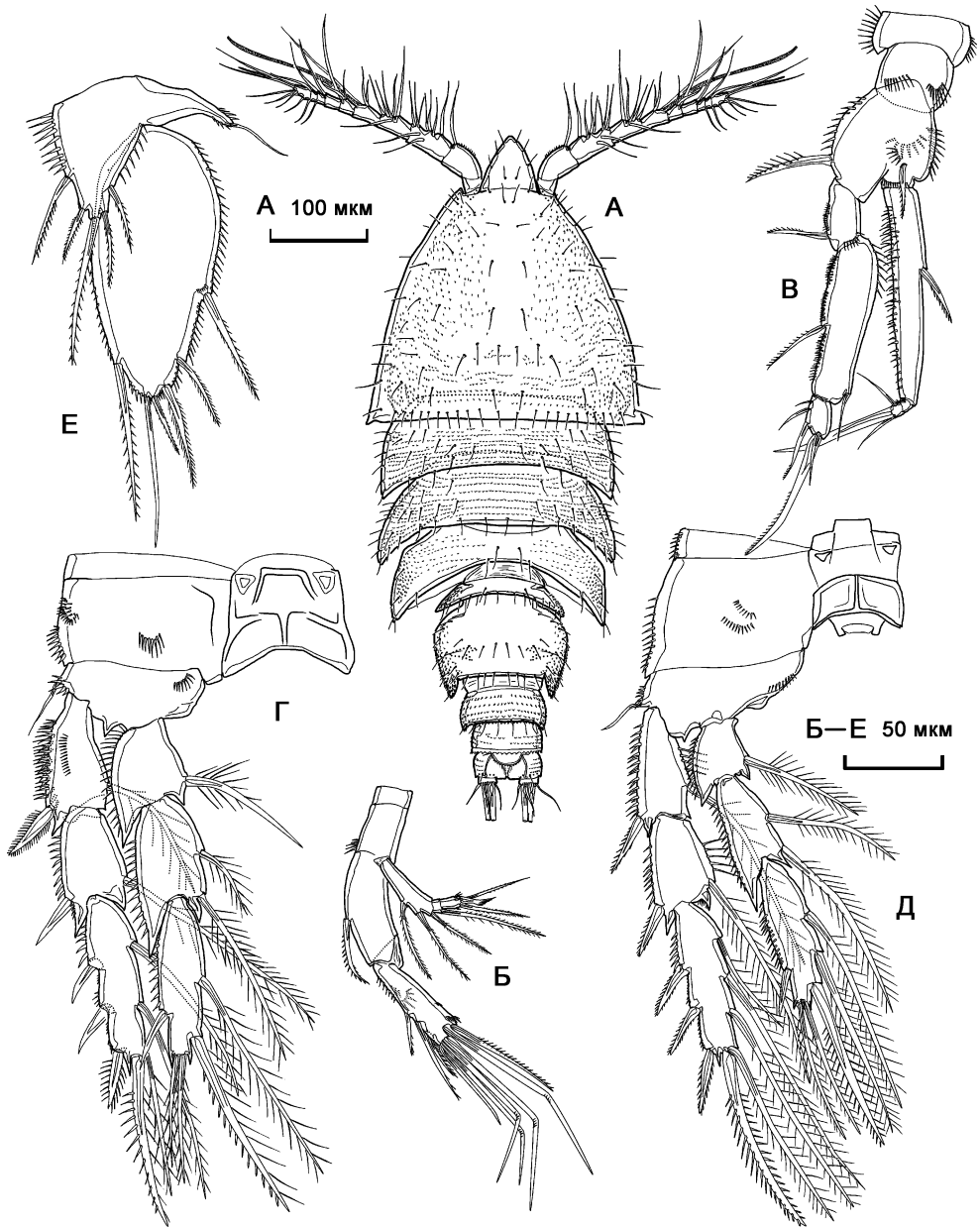


Рис. 5.88. *Rhynchothalestris helgolandica* (Claus, 1863), самка: А — внешний вид; Б — антенна; В — P1; Г — P2; Д — P3; Е — P5.

Thalestris helgolandica Claus, 1863: 131, рис. XVII (12–21).

Rhynchothalestris helgolandica Sars, 1905: 121, LXXV; Lang, 1948: 522, рис. 214 (1); Численко, 1967: 130, 131, рис. 38; Huys, 1990: 81–91, рис. 17–23.

Общая длина тела равна 650 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.221
Третья пара ног	1.1.323	1.2.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.2.221

Пятая пара ног характерной формы. Базисэндоподит несет 5 щетинок, экзоподит крупный, листовидный, с 6 щетинками.

Обсуждение. *R. helgolandica* ранее была найдена в Белом море В.А. Броцкой (1962) и Л.Л. Численко (1967). В великолепном переописании этого вида Р. Хес (Huys, 1990a) указывает, что беломорские экземпляры, изображенные Численко, в своем строении хорошо согласуются с его данными. Однако Численко приводит в своей работе только рисунки пятой пары ног, шестой пары ног самца, эндоподитов-3 P2 и генитального поля. По строению второй–пятой пар ног исследованный экземпляр не имеет отличий от переописания *R. helgolandica* Р. Хеса и наличествующими рисунками Л.Л. Численко. Но строение первой пары ног заметно отличается от рисунка Р. Хеса: экзоподит-2 беломорского экземпляра гораздо более короткий и широкий, эндоподит имеет выраженную границу между вторым и третьим сегментами (на рисунке Хеса эти сегменты слитны), последний сегмент эндоподита с 3 щетинками/шипками (по Хесу, с 4). Также отличия имеются и в строении экзоподита антенны: первый и последний сегменты у исследованного экземпляра несут по 3 щетинки (2 и 4, по Хесу).

На рисунке первой пары ног *R. helgolandica*, приводимом Г. Сарсом (Sars, 1905), эндоподит явно 3-сегментного строения. Р. Хес не указывает место сбора исследованных им особей этого вида и не сравнивает их с изображениями Г. Сарса, таким образом, не ясно, как сделан вывод об их видовой принадлежности. Возможно, что особи, изученные Хесом, равно как и беломорские экземпляры, не принадлежат к этому виду — отмеченные различия в строении первой пары ног могут быть достаточными для выделения их в отдельные виды, несмотря на большое сходство в строении остальных конечностей.

Распространение. Побережье Северной Европы, Канада (залив Джеймса). Фитальный вид.

5.9.4. Thalestridae Sars, 1905

Ключ для определения локальных родов и видов

1. Экзоподит P1 1–2-сегментный *Diarthrodes*...2
— Экзоподит P1 3-сегментный 4
2. Экзоподит P1 1-сегментный *Diarthrodes nobilis*
— Экзоподит P1 2-сегментный 3
3. Экзоподит P5 с 5 щетинками *Diarthrodes major*
— Экзоподит P5 с 6 щетинками *Diarthrodes roscoffensis*
4. Тело сильно уплощено *Amenophila peltata*
— Тело иной формы 5
5. Рострум не отделен в основании, направлен вниз *Thalestris*...6
— Рострум отделен в основании 9
6. Длина фуркальных ветвей в 3 раза больше их ширины *T. gibba*
— Длина фуркальных ветвей примерно равна ширине 7

7. Базис максиллипеды с глубокой выемкой на внутренней стороне .. *T. longimana*
 — Базис максиллипеды без выемки 8
8. Задний край предпоследнего сегмента тела с треугольным выступом на спинной стороне *T. brunnea*
 — Задний край предпоследнего сегмента тела с 4 округлыми лопастями на спинной стороне *T. purpurea*
9. A1 самки 5–6-сегментная *Paradactilopodia brevicornis*
 — A1 самки 8–9-сегментная 10
10. Экзоподит A2 2-сегментный *Parathalestris intermedia*
 — Экзоподит A2 3-сегментный *Dactilopusia*...11
11. Антеннула самки 9-сегментная *D. vulgaris*
 — Антеннула самки 8-сегментная *D. brozkiae*

Род *Thalestris* Claus, 1863

Thalestris gibba Kroyer, 1842

Harpacticus gibbus Kroyer, 1842: таб. 43, рис. 2а–р.

Thalestris polaris T. Scott, 1898: 106, таб. 7, рис. 8–16.

Thalestris gibba Lang, 1948: 498, рис. 204 (1), 205 (1).

Длина тела самки 1500 мкм. Ветви фурки удлинённые, длина в 3 раза превосходит ширину.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.221
Третья пара ног	1.1.323	1.1.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Распространение. Побережье Норвегии, Земля Франца-Иосифа, атлантическое побережье Северной Америки, Исландия. Для Белого моря вид указан В.А. Броцкой (1962). Фитальный вид.

Thalestris longimana Claus, 1863

Рис. 5.89А.

Thalestris longimana Claus, 1863: 130, рис. XVIII (1–11); Lang, 1948: 498–500, рис. 204 (2), рис. 205 (2); Численко, 1967: 126–127, рис. 35.

Тело массивное, сужающееся к заднему концу, длиной 1400–1500 мкм (самка), 1200 мкм (самец).

Формула вооружения плавательных ног как у предыдущего вида.

Распространение. Побережье Европы от Белого до Черного моря, Исландия, Гренландия. Фитальный вид.

Thalestris brunnea Sars, 1905

Thalestris brunnea Sars, 1905: 108, таб. LXIII; Lang, 1948: 502, рис. 204 (5), 207 (1).

Длина тела 900–1000 мкм.

Формула вооружения плавательных ног как у *Thalestris gibba*.

Распространение. Северная Европа. Для Белого моря вид указан В.А. Броцкой (1962). Фитальный вид.

Thalestris purpurea Sars, 1905

Рис. 5.89Б–Г.

Thalestris purpurea Sars, 1905: 109, таб. LXIV.

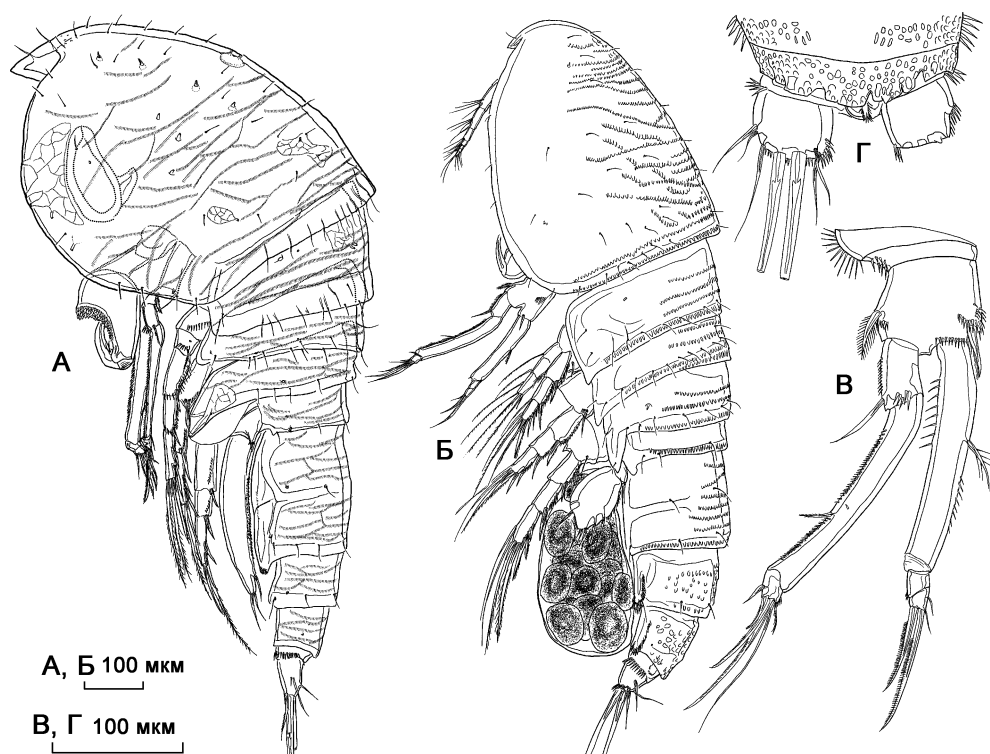


Рис. 5.89. *Thalestris* spp.: А — *Th. longimana* Claus, 1863, самка; Б–Г — *Thalestris purpurea* Sars, 1905, самка. А, Б — внешний вид; В — P1; Г — задний конец тела, дорзально.

Длина тела 900–1000 мкм.

Формула вооружения плавательных ног как у *Thalestris gibba*.

По К. Лангу (Lang, 1948), определятельным признаком данного вида является наличие 4 прямоугольных лопастей псевдооперкулула, однако у исследованных экземпляров количество лопастей подвергается значительной изменчивости, характерным признаком следует считать их наличие и форму.

Распространение. Северная Европа, Исландия, Гренландия. Фитальный вид, часто отмечается в зарослях красных водорослей.

Род *Amenophia* Воеск, 1865

Amenophia peltata Воеск, 1865

Рис. 5.90А–Г.

Amenophia peltata Воеск, 1864 (1865): 269; Lang, 1948: 508–509, рис. 209 (1), 210 (1); Численко, 1967: 127, рис. 36.

Тело сильно уплощено, длиной 580–750 мкм (самка), 620 мкм (самец). Орнаментация тела представлена мелкими хитиновыми бляшками.

Антеннула 9-сегментная.

Экзоподит антенны 2-сегментный, первый сегмент несет 2 щетинки, второй — 1 внутреннюю и 3 терминальных (на рисунке Г. Сарса (Sars, 1906) только 2 терминальных щетинки).

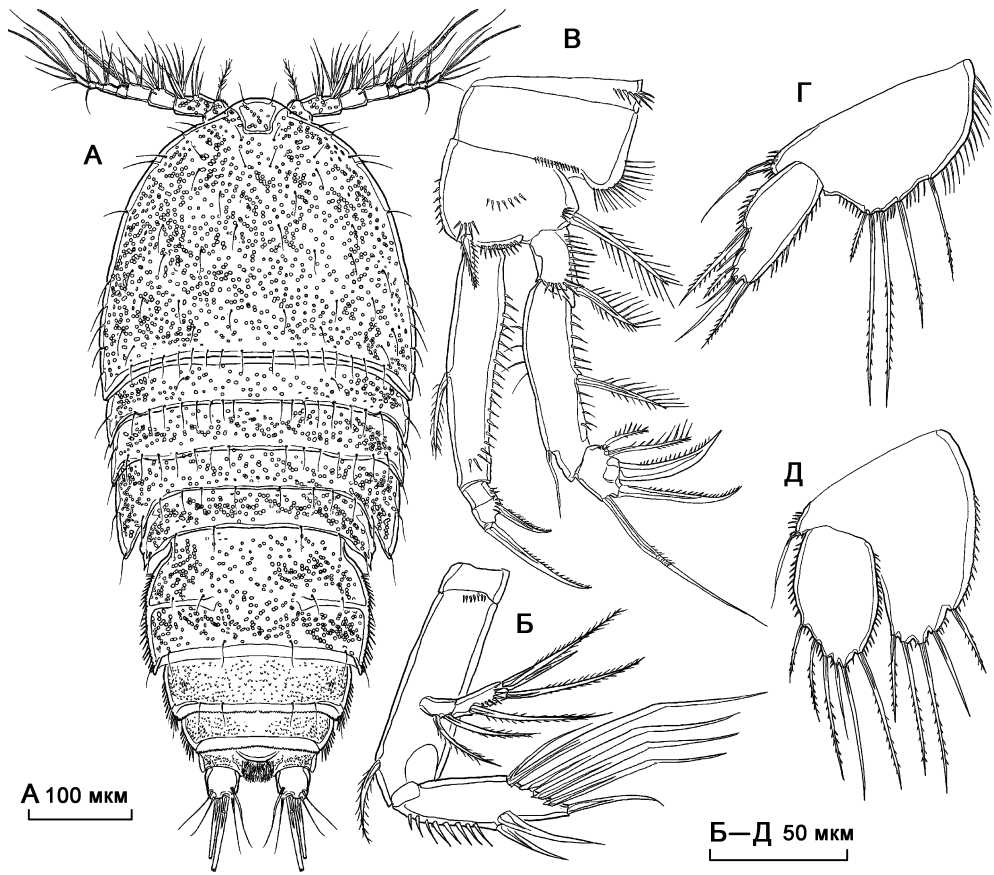


Рис. 5.90. А–Г — *Amenophia peltata* Voeck, 1865, самка; Д — *Parathalestris intermedia* Gurney, 1930, самка. А — внешний вид; Б — антенна; В — P1; Г, Д — P5.

Строение первой пары ног совпадает с изображенным Сарсом (Sars, 1906).
Формула вооружения плавательных ног как у *Thalestris gibba*.

Распространение. Побережье Северной Европы, Гренландия. Фитальный вид.

Род *Parathalestris* Brady et Robertson, 1873

Parathalestris intermedia Gurney, 1930

Рис. 5.90Д.

Parathalestris intermedia Gurney, 1930: 321, рис. 1–8; Lang, 1948: 516, рис. 212 (3); Численко, 1967: 127–128, рис. 37.

Длина тела 900–1100 мкм (самка), 800–900 мкм (самец).

Ширина фуральной ветви в 2 раза превосходит длину.

Экзоподит антенны 2-сегментный, первый сегмент несет 2, второй — 3 щетинки.

Формула вооружения плавательных ног как у *Thalestris gibba*.

Экзоподит пятой пары ног с 6 щетинками, базиэндоподит с 5 щетинками (рис. 5.90Д).

Распространение. Побережье Великобритании, Нидерландов, Северной Франции. Фитальный вид.

Род *Diarthrodes* Thomson, 1882

Diarthrodes nobilis (Baird, 1845)

Arpacticus nobilis Baird, 1845: 155; 1846: 416, рис. IX (5); 1850: 214, рис. XXVIII (2–2e).

Pseudowestwoodia nobilis Gurney, 1927, 507, рис. B4a.

Diarthrodes nobilis Lang, 1948: 529, рис. 216; Численко, 1967: 132–134, рис. 39.

Длина тела 800 мкм (самка), 650–750 мкм (самец).

Длина фуркальных ветвей приблизительно равна их ширине.

Антеннула 5-сегментная.

Антенна с 3-сегментным экзоподитом.

Экзоподит первой пары ног 1-сегментный.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	132	1.0.120
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.221
Третья пара ног	1.1.323	1.2.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Экзоподит пятой пары ног самки с 5 щетинками, базиэндоподит с 5 щетинками.

Распространение. Побережье Европы от Белого до Черного моря, Мадейра, Канарские острова, атлантическое побережье Северной Америки. Вид обитает в фитали.

Diarthrodes major (T. et A. Scott, 1895)

Рис. 5.92Г.

Pseudowestwoodia major T., A. Scott, 1895: 44, илл. VI (17–20).

Diarthrodes major Lang, 1948: 534, рис. 218 (3); Численко, 1967: 134, рис. 40.

Длина тела 500–550 мкм (самка), 420 мкм (самец).

Длина фуркальных ветвей приблизительно равна их ширине.

Антеннула 8-сегментная.

Экзоподит антенны 2-сегментный.

Экзоподит первой пары ног 2-сегментный.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.032	1.0.120
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.2.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.2.221

Экзоподит пятой пары ног самки с 5 щетинками, базиэндоподит с 5 щетинками.

Распространение. Северная Европа, Средиземное море. Фитальный вид.

Diarthrodes roscoffensis (Monard, 1935)

Рис. 5.91, 5.92А–В.

Parawestwoodia (Pseudothalestris) roscoffensis Monard, 1935: 44, илл. 82–86.

Diarthrodes roscoffensis Lang, 1948: 540, рис. 221 (2).

Длина тела 410–450 мкм (самка), цвет тела оранжево-красный.

Длина фуркальных ветвей приблизительно равна их ширине.

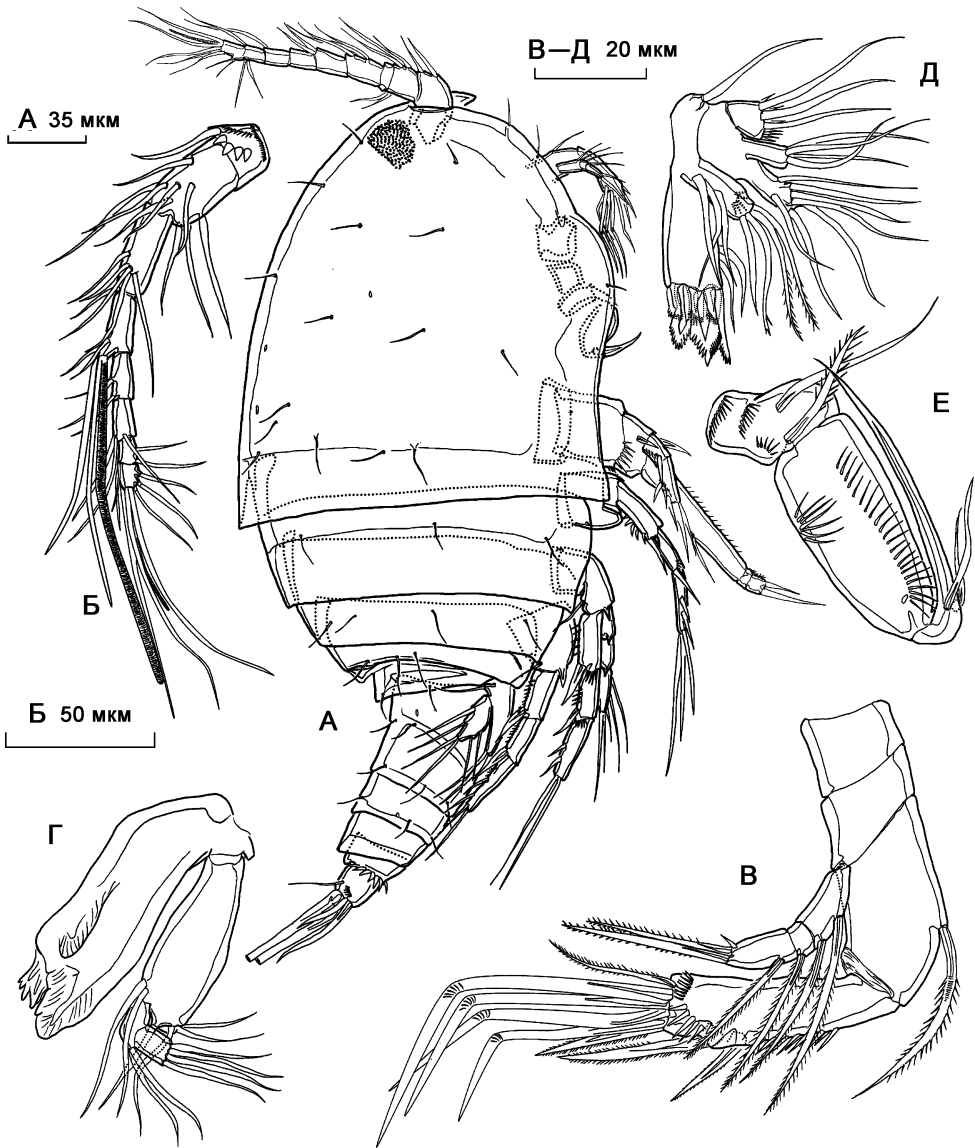


Рис. 5.91. *Diarthrodes roscoffensis* (Monard, 1935), самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максиллипеда.

Антеннула 8-сегментная.

Антенна с 3-сегментным экзоподитом.

Экзоподит первой пары ног 2-сегментный.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.132	1.0.120
Вторая пара ног	1.1.223	1.1.221
Третья пара ног	1.1.323	1.2.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

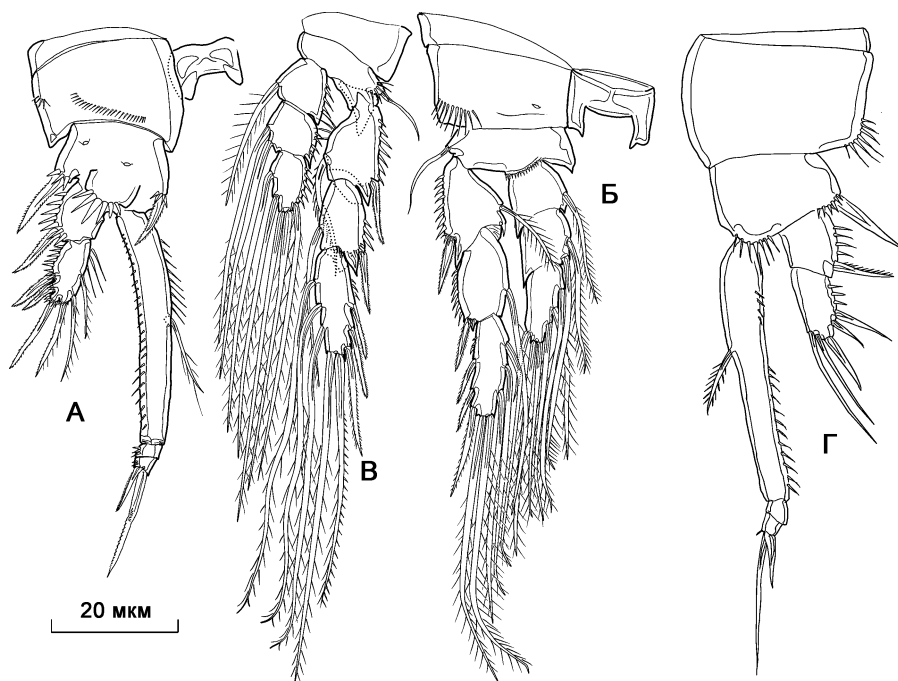


Рис. 5.92. *Diarthrodes* spp.: А–В — *D. roscoffensis* (Monard, 1935), самка; Г — *Diarthrodes major* (T. et A. Scott, 1895), самка: А, Г — P1; Б — P3; В — P4; *Diarthrodes major* (T. et A. Scott, 1895), самка.

Экзоподит пятой пары ног самки с 6 щетинками, базиэндоподит с 5 щетинками.

Распространение. Вид ранее был обнаружен только в типовом местообитании (Средиземное море, побережье Франции). Фитальный вид.

Род *Dactylopusia* Norman, 1903

Dactylopusia vulgaris Sars, 1905

Рис. 5.92А–В.

Dactylopusia vulgaris Sars, 1905: 128, илл. LXXIX (1).

Dactylopusia vulgaris Lang, 1948: 549, рис. 222 (4), 223 (4); Численко, 1967: 135, рис. 41.

Длина тела 550–720 мкм (самка), 420–520 мкм (самец).

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.122	1.1.120
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.221
Третья пара ног	1.1.323	1.2.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.2.221

Внутренние стороны экзоподита и базиэндоподита пятой пары ног с субинтегументными хитиновыми полосками.

Распространение. Побережье Северной Европы, атлантическое побережье Северной Америки. Вид обитает в фитали и на поверхности заиленных грунтов.

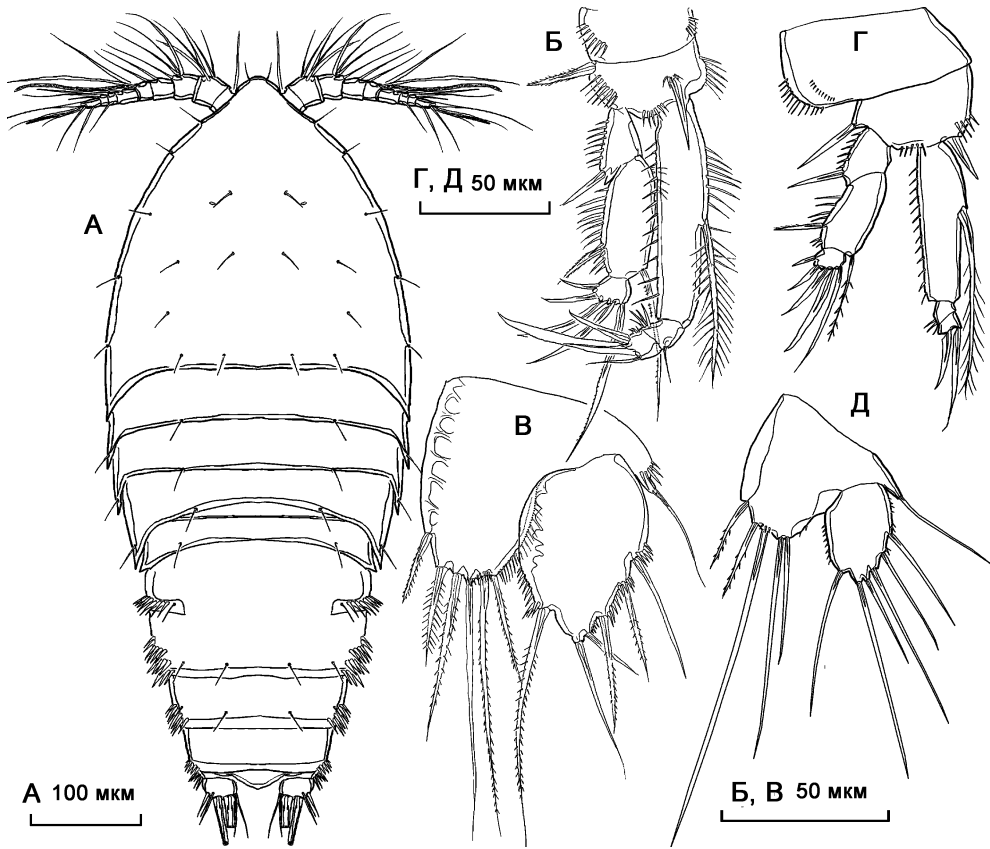


Рис. 5.93. *Dactylopusia* spp.: А–В — *D. vulgaris* Sars, 1905, самка; Г–Д — *D. brozkae* (Chislenko, 1967). А — внешний вид; Б, Г — P1; В, Д — P5 (рис. Г, Д по Численко, 1967).

Dactylopusia brozkae (Chislenko, 1967)

Рис. 5.92Г,Д.

Dactylopusia vulgaris Численко, 1967: 137–138, рис. 42–43.

Длина тела 500–600 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.122	1.0.020
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.221
Третья пара ног	1.1.323	1.2.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.2.221

Отличительные признаки данного вида: короткие 8-сегментные антеннулы, отсутствие хитиновых полосок на экзо и эндоподите пятой пары ног.

Распространение. Вид известен только из типового местообитания: Белое море, Карельский берег, губа Чула. Фитальный вид.

Род *Paradactylopodia* Lang, 1944

Paradactylopodia brevicornis (Claus, 1866)

Dactylopus brevicornis Claus, 1866: 29, илл. III (20–25).

Paradactylopodia brevicornis Lang, 1948: 557, рис. 222 (7), 226 (2); Численко, 1967: 138–139, рис. 44; Apostolov, Marinov, 1988: 131, рис. 46 (2).

Длина тела 850–900 мкм (самка), 550–620 мкм (самец).

Ширина фуркальных ветвей в 2 раза превосходит длину.

Антеннула самки короткая 5-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.023	1.0.120
Вторая пара ног	1.1.323	1.2.221
Третья пара ног	1.1.323	1.2.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.2.221

Экзоподит пятой пары ног с 7 (по Численко, 1967) щетинками, базиэндоподит с 5 щетинками.

Распространение. Побережье Европы от Белого до Черного моря, атлантическое побережье Северной Америки. Вид обитает на заиленных грунтах и в фитотли, в Белом море найден в смывах с ракуши, вероятно, заселяя наилкок между частицами ракуши.

5.9.5. Parastenheliidae Lang, 1944

Род *Parastenhelia* T. et A. Scott, 1903

Parastenhelia spinosa (Fischer, 1860)

Рис. 5.94.

Harpacticus spinosum Fischer, 1860: 665, илл. XXI (51–53), XXII (66).

Parastenhelia spinosa Lang, 1948: 588, рис. 240 (1); Численко, 1967: 140–142, рис. 45.

Длина тела 550–800 мкм (самка), 400–420 мкм (самец).

Ширина фуркальных ветвей в 2 раза превосходит длину.

Антеннула самки 9-сегментная.

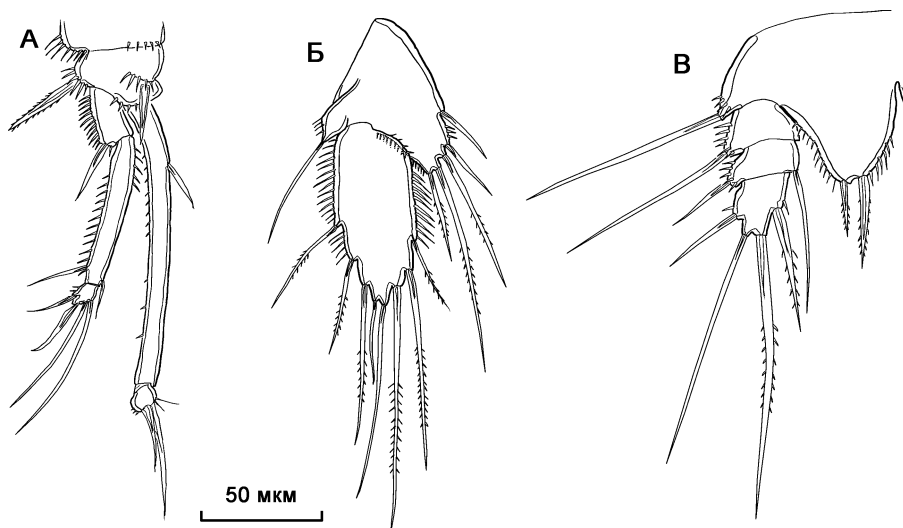


Рис. 5.94. *Parastenhelia spinosa* (Fischer, 1860), самка (А, Б), самец (В): А — P1; Б, В — P5. По Численко, 1967.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.022	1.120
Вторая пара ног	1.1.123	1.1.121
Третья пара ног	0.1.[2-3]23	1.1.221
Четвертая пара ног	0.1.[2-3]23	1.1.[1-2]21

Экзоподит пятой пары ног самки с 8 щетинками, базиэндоподит с 5 щетинками. Экзоподит пятой пары ног самца 3-сегментный.

Вид крайне изменчив. Также как и в работе Л.Л. Численко (1967), был обнаружен экземпляр с морфологическими aberrациями в строении плавательных ног (только первой пары). Экзоподит левой конечности данного экземпляра 2-сегментный, ни один из сегментов не удлиннен, второй сегмент с 1 внутренним шипом и 2 терминальными щетинками. Правая конечность имеет нормальное строение. Интересно, что отмеченный Численко aberrантный экземпляр имел практически идентичное с исследованным строение экзоподита первой пары, но при этом остальные его конечности также были aberrантными.

Распространение. Космополит, эврибионтный вид, обитающий в эпибентосе на различных грунтах и в фитали, как правило, на верхней сублиторали.

5.9.6. Miraciidae Dana, 1846

Ключ для определения локальных родов и видов

1. Мандибулярный щупик сильно вытянут, с очень длинными щетинками; P5 характерного строения (рис. 5.956Б)..... *Stenhelia*...10
— Признаки иные 2
2. Экзоподиты-3 P2-P4 только с 2 внешними шипами, экзоподит-2 P1 без внутренней щетинки *Schizopera ornata*
— Признаки иные 3
3. Экзоподит-1 P2 без внутренней щетинки 4
— Экзоподит-1 P2 с внутренней щетинкой 7
4. Экзоподит-3 P2 с внутренней щетинкой *Robertgurneya spinulosa*
— Экзоподит-3 P2 без внутренней щетинки 5
5. Эндоподит-3 P3 с 4 щетинками, антеннулы короткие *Haloschizopera mathoi*
— Эндоподит-3 P3 с 5 щетинками 6
6. Эндоподит-1 P1 короче экзоподита *Paramphiascella*...13
— Эндоподит-1 P1 длиннее экзоподита *Amphiascoides*...14
7. Эндоподит-3 P3 с 5 щетинками 8
— Эндоподит-3 P3 с 6 щетинками 9
8. Длина фурки превышает ширину *Typhlamphiascus typhlops*
— Длина фурки не превышает ее ширину *Bulbamphiascus imus*
9. Экзоподит-3 P4 с 3 хорошо развитыми внутренними щетинками
..... *Amphiascus minutus*
— Экзоподит-3 P4 с 2 хорошо развитыми и 1 рудиментарной внутренней щетинкой
..... *Amonardia arctica*
10. Эндоподит P1 3-сегментный *Stenhelia gibba*
— Эндоподит P1 2-сегментный 11
11. Длина фуркальных ветвей в 5 раз больше ширины *Stenhelia longicaudata*

- Длина фуркальных ветвей не более чем в 2 раза превышает ширину 12
12. Последний сегмент эндоподита P1 с 4 щетинками *Stenhelia palustris*
- Последний сегмент эндоподита P1 с 2 щетинками *Stenhelia hanstroemi*
13. Длина фуркальных ветвей превосходит ширину *Paramphiascella hispida*
- Длина фуркальных ветвей меньше их ширины *Paramphiascella vararensis*
14. Экзоподит P5 с 4 щетинками *Amphiascoides dispar*
- Экзоподит P5 с 5 щетинками 15
15. Последний сегмент экзоподита P4 с 1 внутренней щетинкой
..... *Amphiascoides subdebilis*
- Последний сегмент экзоподита P4 с 2 внутренними щетинками 16
16. Лопасть базиэндоподита P5 достигает конца экзоподита, эндоподит-3 P1 заметно длиннее эндоподита-2 *Amphiascoides debilis*
- Лопасть базиэндоподита P5 достигает середины экзоподита, эндоподит-3 P1 равной длины с эндоподитом-2 *Amphiascoides nanus*

Род *Stenhelia* Boeck, 1865

Подрод *Stenhelia (Stenhelia) sensu stricto* Boeck, 1865

Stenhelia gibba Boeck, 1865

Рис. 5.95А,Б.

Stenhelia gibba Boeck, 1864: 271; Sars, 1906: 181, таб. СХІХ, СХХ (1); Lang, 1948: 600, рис. 241 (1), 242 (1); Численко, 1967: 144, рис. 47.

Длина тела 480–650 мкм (самка), 400–480 мкм (самец).

Длина фуркальных ветвей в 2 раза превосходит ширину.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.1.120
Вторая пара ног	1.1.123	1.2.121
Третья пара ног	1.1.223	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Экзоподит пятой пары ног с 7 (по Численко, 1967) щетинками, базиэндоподит с 5 щетинками.

Распространение. Побережье Северной Европы, Белое море, Земля Франца-Иосифа, Гудзонов залив. Эпибентосный вид, обитающий на заиленных грунтах.

Подрод *Stenhelia (Delavalia)* Brady, 1868

Stenhelia palustris Brady, 1868

Рис. 5.95В,Г.

Delavalia palustris Brady, 1868: 123, 134, рис. V (10–15).

Stenhelia palustris Sars, 1906: 185, таб. СХХІІ; Lang, 1948: 603, рис. 241 (4), 243 (1); Численко, 1967: 146, рис. 48.

Длина тела 600–700 мкм (самка), 520–550 мкм (самец).

Длина фуркальных ветвей в 2–2,5 раза превосходит ширину.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.022	1.110
Вторая пара ног	0.1.123	1.2.121
Третья пара ног	0.1.223	1.1.321
Четвертая пара ног	0.1.223	1.1.121

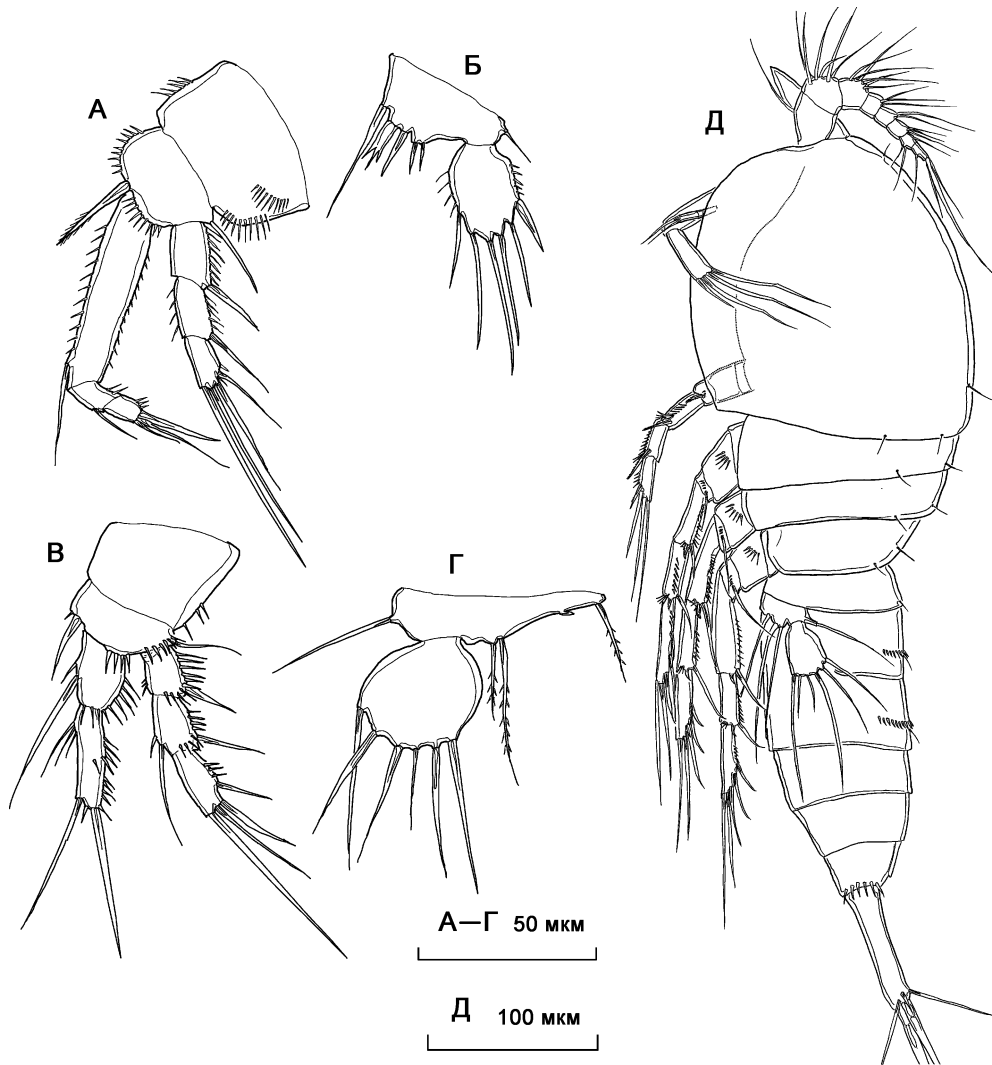


Рис. 5.95. *Stenhelia* spp.: А–Б — *S. gibba* Boeck, 1865, самка; В–Г — *S. palustris* Brady, 1868; Д — *S. longicaudata* Boeck, 1872. А, В — P1; Б, Г — P5; Д — внешний вид. А–Г — по Численко, 1967.

Распространение. Побережье Северной Европы (Северное и Норвежское моря). Эпибентосный вид, обитающий на заиленных грунтах литорали.

***Stenhelia longicaudata* Boeck, 1872**

Рис. 5.95Д.

Stenhelia longicaudata Boeck, 1872: 49; Sars, 1909: 190, таб. СХХV; Lang, 1948: 605, рис. 241, 243; Численко, 1967: 146, рис. 49.

Длина тела 620–650 мкм (самка), 420–650 мкм (самец).

Длина фуркальных ветвей в 5 раз превосходит ширину.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.022	1.121
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.121
Третья пара ног	1.1.323	1.1.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Экзоподит пятой пары ног с 6 щетинками, базиэндоподит с 4 щетинками.

Распространение. Побережье Северной Европы, Белое море, море Лаптевых, Земля Франца-Иосифа. Вид обитает на илистых грунтах на глубинах 2–100 м.

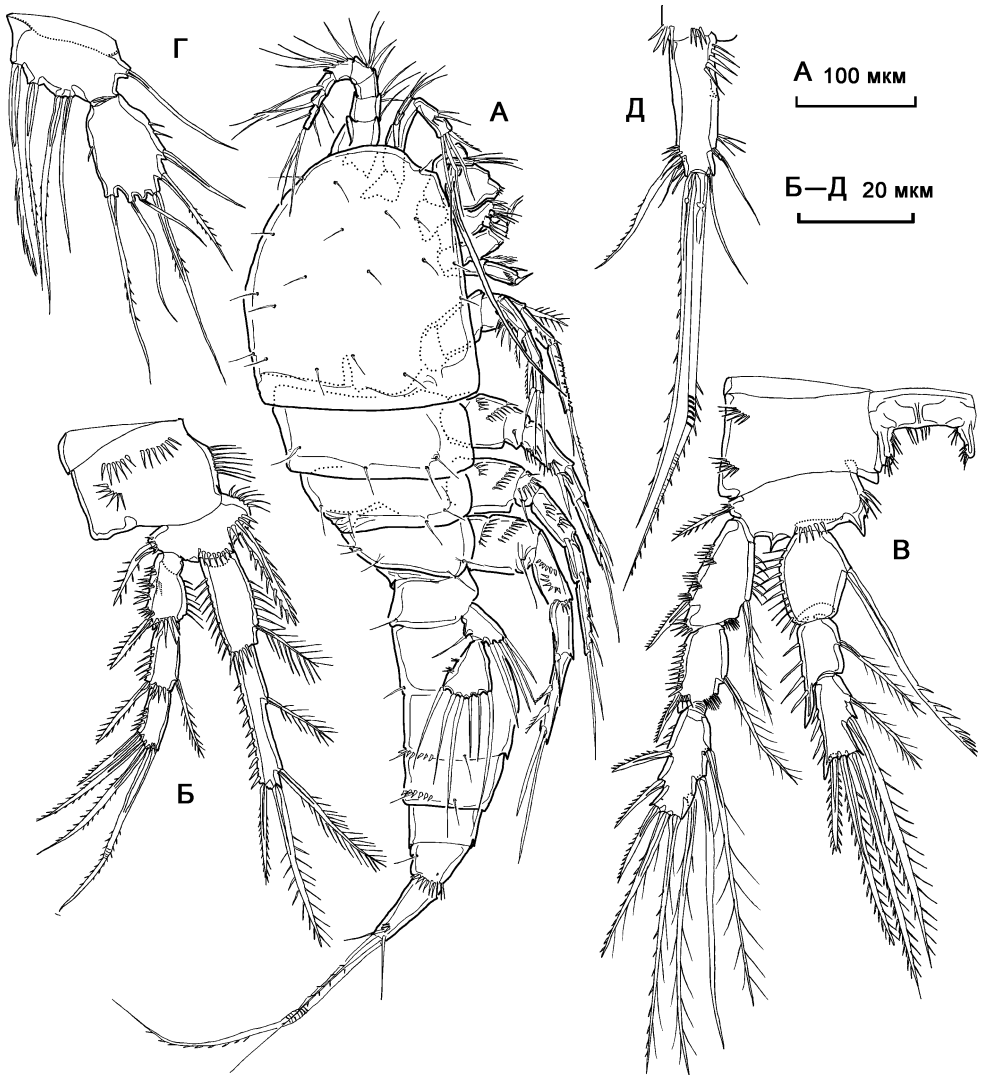


Рис. 596. *Stenhelia hanstroemi* Lang, 1948, самка: А — внешний вид; Б — P1; В — P4; Г — P5; Д — фуркальная ветвь.

***Stenhelia hanstroemi* Lang, 1948**

Рис. 5.96.

Stenhelia hanstroemi Lang, 1948: 613, илл. 247 (2).

Общая длина тела самки равна 740 мкм. Длина фуркальных ветвей в 3,3 раза превосходит ширину, все щетинки развиты, пятая щетинка имеет геникулирующее строение.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.023	1.1.120
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.321
Третья пара ног	1.1.223	1.1.121
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Пятая пара ног. Базисэндоподит несет 5 щетинок, экзоподит крупный, длина в 1,8 раза превосходит ширину, с 5 щетинками.

Строение исследованных особей *S. hanstroemi* совпадает с первописанием, незначительно отличается лишь форма сегментов эндоподита 4 пары ног, более удлиненная у беломорских особей. Данный вид имеет большое сходство со *S. arctica*. К приводимым К. Лангом (Lang, 1948, 1965) специфическим характеристикам *S. hanstroemi* — удлиненному эндоподиту первой пары ног и срастающимся у основания 4-й и 5-й щетинкам фурки, можно добавить следующие отличия: 1) форма фуркальных ветвей в дорзальной проекции коническая (сужающаяся к концу) у *S. arctica* и цилиндрическая у *S. hanstroemi*; 2) главная (пятая) щетинка фуркальных ветвей у *S. hanstroemi* имеет геникулирующее строение.

В Белом море один из массовых видов на илистых грунтах на глубинах 30–100 м.

Распространение. Швеция (Галлмарфьорд), Белое море (Кандалакшский залив, пролив Великая Салма).

Род *Amphiascus* Sars, 1905***Amphiascus minutus* (Claus, 1863)**

Рис. 5.97–5.99.

Dactylopus minutus Claus, 1863: 126, рис. XVI (14–15); Brady, 1880: 119, рис. LXVII (12–14)*Amphiascus minutus* Sars, 1903–1911: 154, табл. XCVI; Lang, 1948: 649, илл. 261; Численко, 1967: 148–149, рис. 50; Mielke, 1974; Летова, 1982; Apostolov, Marinov, 1988: 154–155, рис. 56.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело удлиненное, слабо сужающееся к заднему концу, с незначительно выраженной перетяжкой между просомой и уросомой. Орнаментация поверхности тела представлена дорзальными рядами шипиков на задних краях уросомальных сегментов. Плевральные складки сегментов уросомы с поперечной исчерченностью и мелкими зубчиками по краю. Длина тела 770 мкм.

Ширина фуркальных ветвей в 1,5 раза превосходит длину.

Антеннула 8-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [11]; [8]; [3 + эстетаск]; [2]; [3]; [4]; [7 + эстетаск].

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.023	1.1.120
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.321
Третья пара ног	1.1.223	1.1.121
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

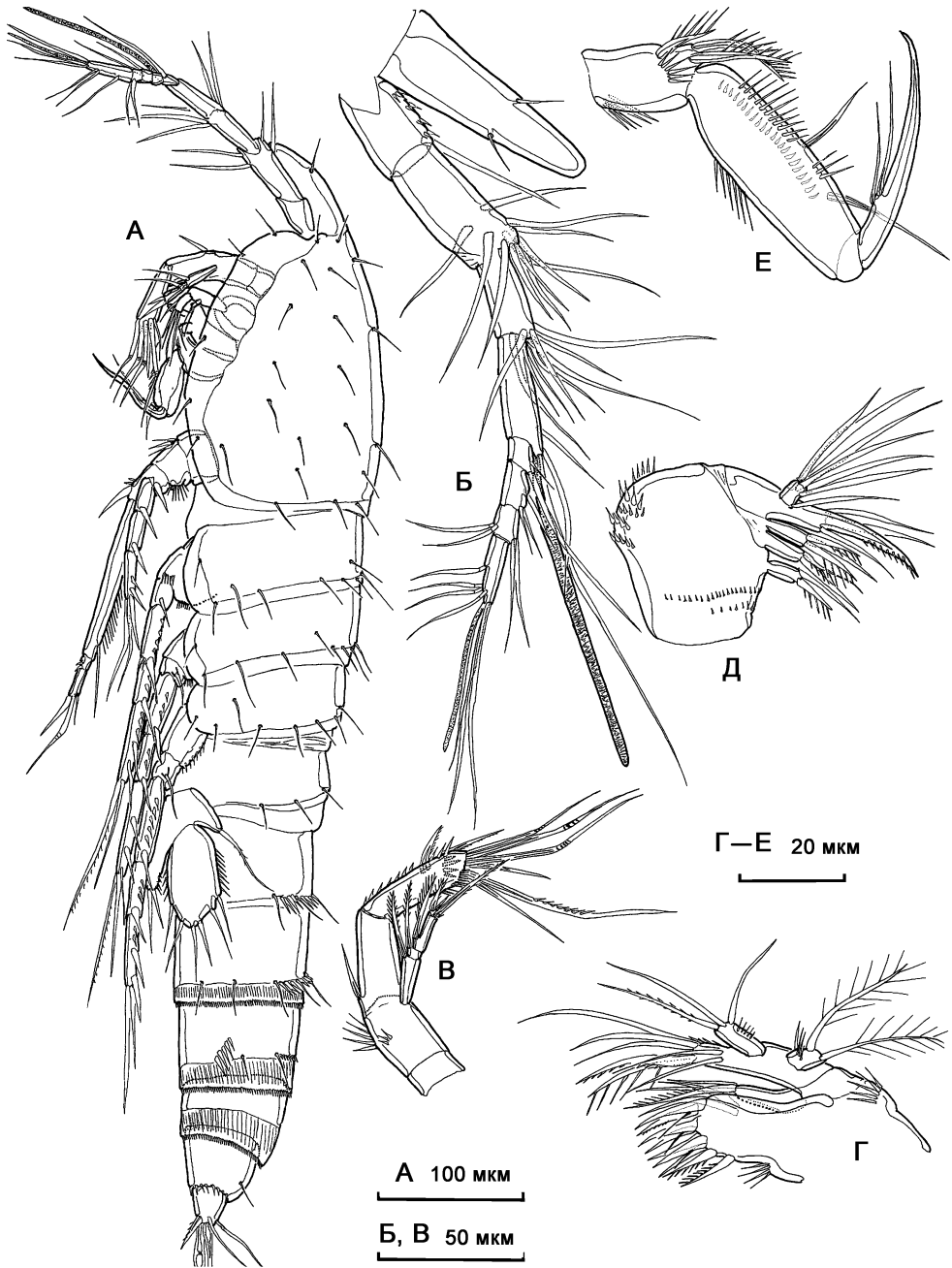


Рис. 5.97. *Amphiascus minutus* (Claus, 1863), самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — максиллула; Д — максилла; Е — максиллипеда.

Пятая пара ног. Базиндоподит несет 5 щетинок, экзоподит крупный, длина в 1,8 раза превосходит ширину, с 5 щетинками.

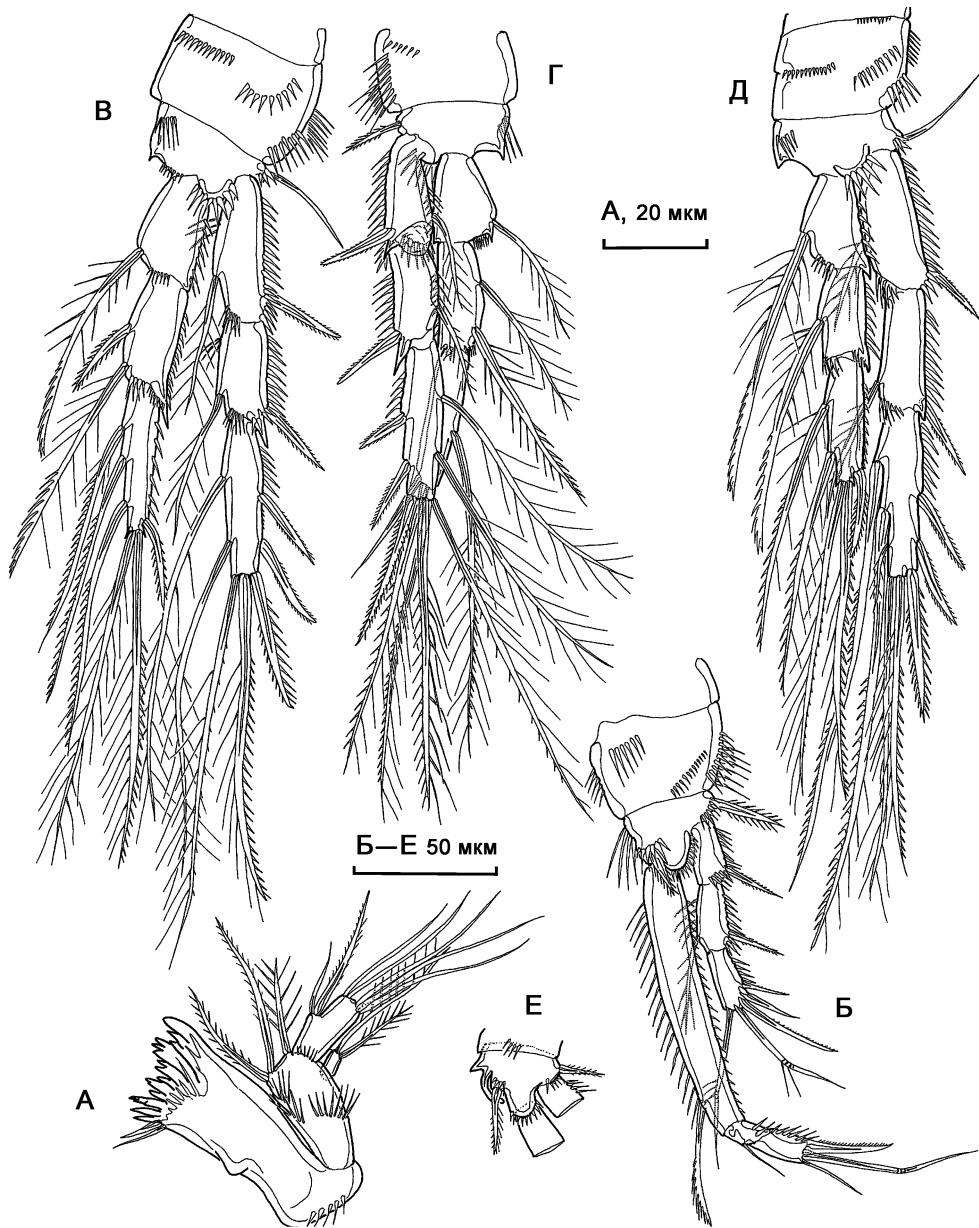


Рис. 5.98. *Amphiascus minutus* (Claus, 1863), самка (А–Д), самец (Е): А — мандибула; Б — P1; В — P2; Г — P3; Д — P4; Е — базис P1a.

Самец. Половой диморфизм в антеннуле, первой, второй и пятой парах ног и в генитальной сегментации.

Антеннула 11-сегментная, 4 сегмент представлен дорзальным склеритом. Генукуляция между 7-м и 8-м сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [11]; [8]; [2]; [7 + эстетаск]; [2]; [2]; [2]; [1]; [4]; [7 + эстетаск].

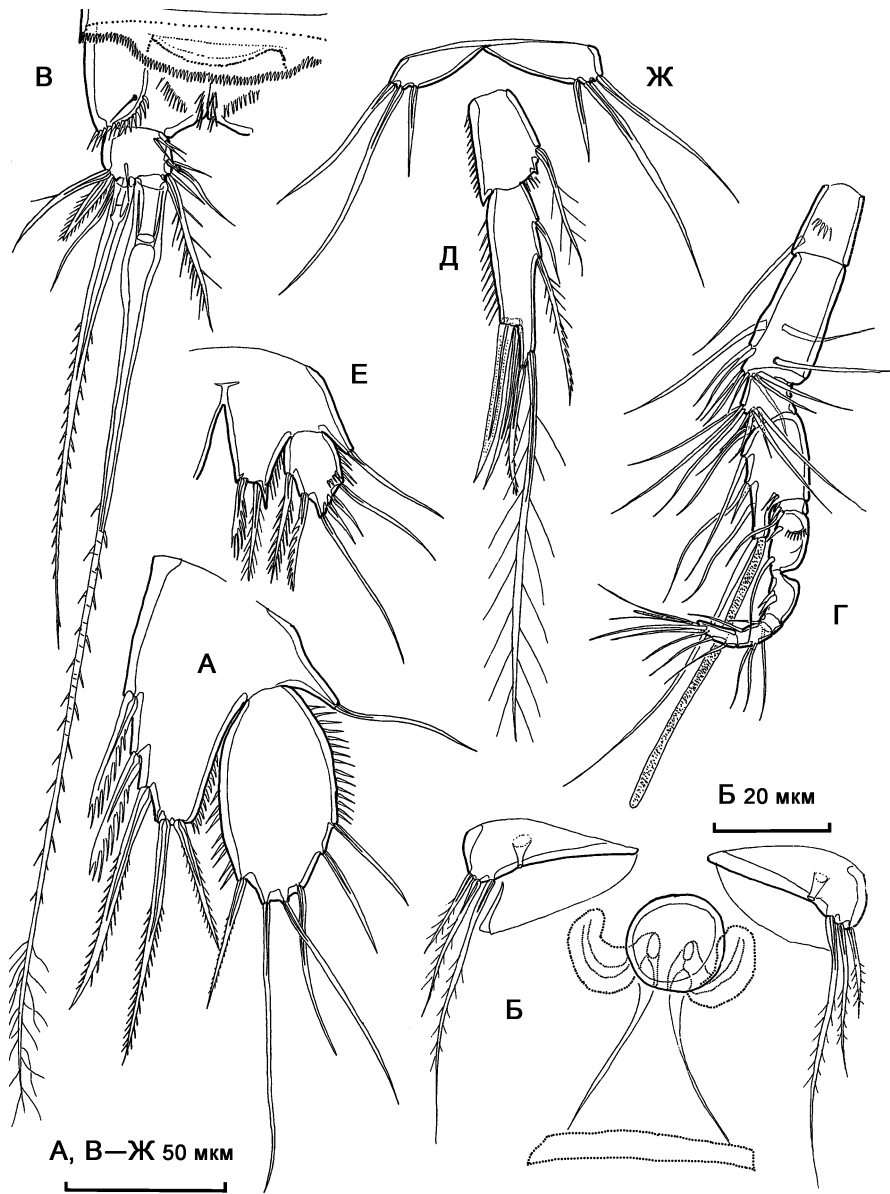


Рис. 5.99. *Amphiascus minutus* (Claus, 1863), самка (А–В), самец (Г–Ж): А, Е — P5; Б — генитальное поле; В — анальный сегмент и фуркальная ветвь; Г — антеннула; Д — эндоподит P2; Ж — P6.

Эндоподит второй пары ног 2-сегментный, второй сегмент с дистальным выступом, несущим 2 щетинки, 2 внутренними шипами, 1 из которых сильно утолщенный и 2 внешними щетинками, первый сегмент не модифицирован.

Базиэндоподиты пятой пары срастаются медианно, лопасть эндоподита с 2 щетинками и внешним треугольным шиповидным отростком. Экзоподит с 6 щетинками.

Найденные экземпляры *A. minutus* хорошо согласуются с описанием этого вида Г. Сарсом (Sars, 1906), отличаясь слабым удлинением второго сегмента экзоподита первой пары ног и несколько более продолговатой формой экзоподита пятой пары (как у *A. minutus* из Черного моря, изученных в работе Apostolov, Marinov, 1988), такие же отличия имеются и в сравнении с рисунками Л.Л. Численко (1967). Рисунок генитального поля, приведенный Численко, не имеет отличий от рисунка генитального поля исследованных экземпляров, за исключением вооружения шестой пары ног, несущих у наших особей по 3 щетинки.

Распространение. Воды Европы от Черного до Белого моря, Египет, Шпицберген. Эпибентосный вид живущий в верхней сублиторали, изредка встречается в фитали.

Род *Amonardia* Lang, 1944

Amonardia arctica (T. Scott, 1898)

Рис. 5.100А,Б.

Dactilopus Stromii var. *arcticus* T. Scott, 1898, 106, таб. V, рис. 9–13.

Amphiascus nasutus Sars, 1906: 153, таб. XCV.

Amonardia arctica Lang, 1948: 678, рис. 269 (5), 273 (3); Mielke, 1974: 25–26, рис. 12.

Длина тела 1000 мкм (самка), 850–950 мкм (самец).

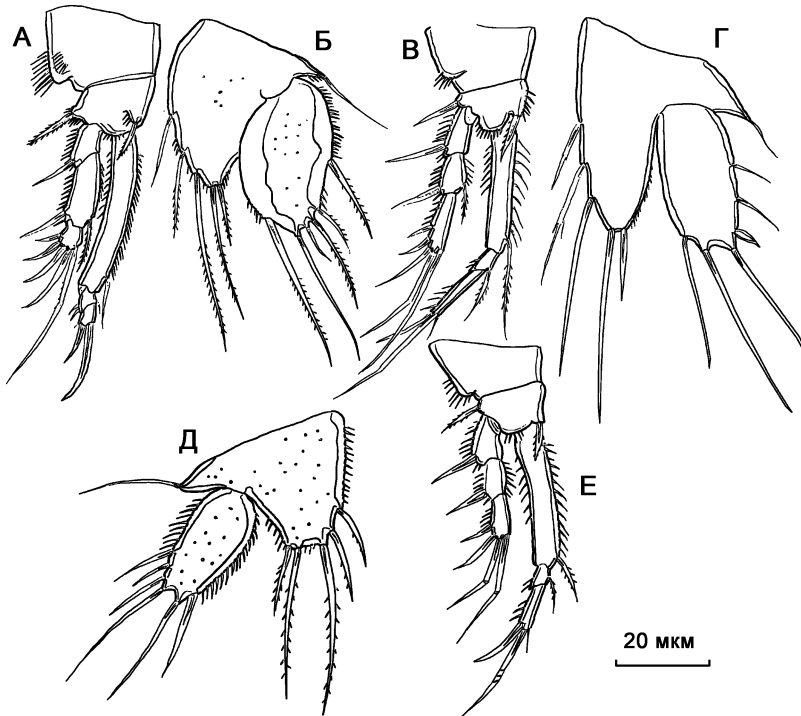


Рис. 5.100. А–Б — *Amonardia arctica* (T. Scott, 1898), самка; В–Г — *Bulbamphiascus imus* (Brady, 1872); Д–Е — *Robertgurneya spinulosa* (Sars, 1911), самка. А, В, Е — P1; Б, Г, Д — P5.

Антеннула 9-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.023	1.0.020
Вторая пара ног	1.223	1.2.121
Третья пара ног	1.1.323	1.2.321
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.221

Экзоподит пятой пары ног самки с 7 щетинками, базисэндоподит с 5 щетинками.

В Белом море вид найден В.А. Броцкой (1962).

Распространение. Побережье Северной Европы, Белое море, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген, Исландия, Гренландия. Эпибентосный вид.

Род *Bulbamphiascus* Lang, 1944

Bulbamphiascus imus (Brady, 1872)

Рис. 5.100В,Г.

Canthocampus imus Brady, 1872: 436, таб. XIX, рис. 1–5.

Bulbamphiascus imus Lang, 1948: 695, рис. 276 (4), 280 (1); Mielke, 1974: 25–26, рис. 12.

Длина тела 600–1250 мкм (самка).

Длина фуркальных ветвей приблизительно равна их ширине.

Антеннула 8-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.023	1.1.120
Вторая пара ног	1.1.223	1.2.121
Третья пара ног	1.1.223	1.1.221
Четвертая пара ног	1.1.323	1.1.121

Экзоподит пятой пары ног самки с 6 щетинками, базисэндоподит с 5 щетинками.

В Белом море вид найден В.А. Броцкой (1962).

Распространение. Побережье Северной Европы, Белое море, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген, Средиземное море (побережья Алжира, Франции и Италии), Черное море. Эпибентосный вид.

Род *Robertgurneya* Lang, 1944

Robertgurneya spinulosa (Sars, 1911)

Рис. 5.100Д,Е.

Amphiascus spinulosus Sars, 1911: 388, приложение, таб. 22.

Robertgurneya spinulosa Lang, 1948: 702, рис. 276 (7), 283 (1).

Длина тела 550 мкм (самка).

Антеннула 8-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.1.120
Вторая пара ног	0.1.123	1.1.121
Третья пара ног	0.1.123	1.1.221
Четвертая пара ног	0.1.223	1.1.121

Экзоподит пятой пары ног самки с 7 щетинками, базисэндоподит с 5 щетинками.

В Белом море вид найден В.А. Броцкой (1962).

Распространение. Побережья Норвегии и Швеции, Черное море. Эпибентосный вид.

Род *Typhlamphiascus* Lang, 1944***Typhlamphiascus typhlops* (Sars, 1906)***Amphiascus typhlops* Sars, 1906: 170, илл. СХI.*Typhlamphiascus typhlops* Lang, 1948: 710, рис. 284 (6), 286 (3).

Тело удлинненное, длиной 700–950 мкм.

Антеннула 8-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.023	1.1.120
Вторая пара ног	1.1.123	1.2.121
Третья пара ног	1.1.123	1.1.221
Четвертая пара ног	0.1.323	1.0.221

Для Белого моря вид указан Л.Л. Численко (1967), однако единственный найденный им экземпляр был сильно поврежден. Все найденные нами *Typhlamphiascus* принадлежат к виду *T. lamellifer*, но форма их фуркальных ветвей близка к таковой у *T. typhlops*. Возможно, поврежденный экземпляр, обнаруженный Численко, также принадлежит к виду *T. lamellifer*.

Распространение. Побережья Норвегии, Швеции, Германии, Черное море. Вид обитает на илистых грунтах на глубинах 10–100 м.

***Typhlamphiascus lamellifer* (Sars, 1911)**

Рис. 5.101.

Amphiascus lamellifer Sars, 1911: 391, приложение таб. 24, илл. 2.*Typhlamphiascus lamellifer* Lang, 1948: 712, рис. 285 (8), 286 (5).

Тело удлинненное, длиной 950–1000 мкм.

Длина фуркальных ветвей у беломорских экземпляров в 2,14 раза превосходит ширину, все щетинки развиты и не имеют видоизменений.

Антеннула 8-сегментная.

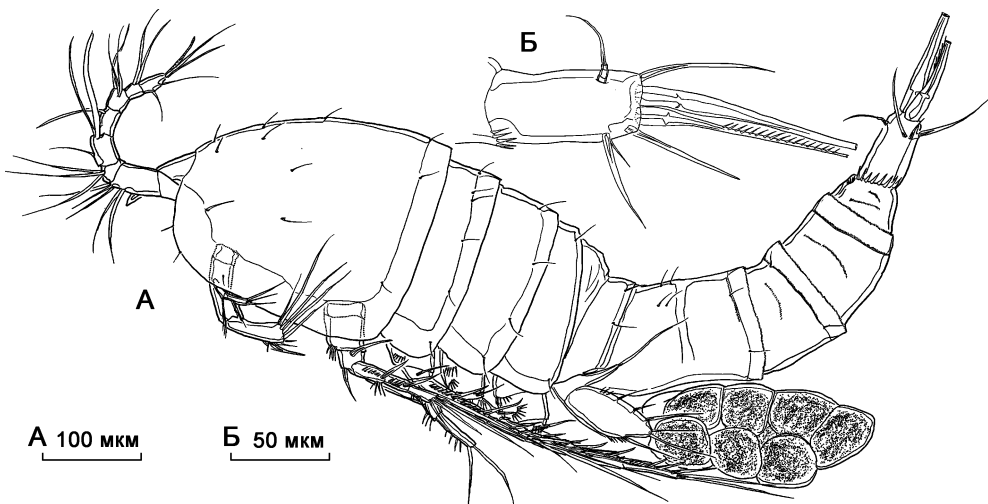


Рис. 5.101. *Typhlamphiascus lamellifer* (Sars, 1911), самка: А — внешний вид; Б — фуркальная ветвь, дорзально.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.023	1.1.120
Вторая пара ног	1.1.123	1.2.121
Третья пара ног	1.1.123	1.1.221
Четвертая пара ног	0.1.323	1.1.221

Пятая пара ног. Базиэндоподит несет 5 щетинок, экзоподит с 6 щетинками.

Исследованные в настоящей работе экземпляры *Typhlamphiascus* имеют характерную для *T. lamellifer* формулу вооружения плавательных ног, но отличаются строением фуркальных ветвей, которые в типовом описании данного вида более короткие и округлые.

Распространение. Побережья Норвегии, Швеции, Исландии, Баренцево море. Вид обитает на илистых грунтах на глубинах 10–100 м.

Род *Amphiascoides* Nicholls, 1941

Amphiascoides subdebilis (Willey, 1935)

Рис. 5.102А,Б.

Amphiascus subdebilis Willey, 1935: 64, рис. 49–59.

Amphiascella subdebilis Lang, 1948: 718, рис. 290.

Amphiascoides subdebilis Nicholls, 1941: 65–110.

Длина тела самки 320–350 мкм.

Ширина фуркальных ветвей более чем в 2 раза превосходит длину.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.1.120
Вторая пара ног	0.1.023	1.1.130
Третья пара ног	0.1.123	1.1.230
Четвертая пара ног	0.1.123	1.1.121

Пятая пара ног. Базиэндоподит и экзоподит несут по 5 щетинок.

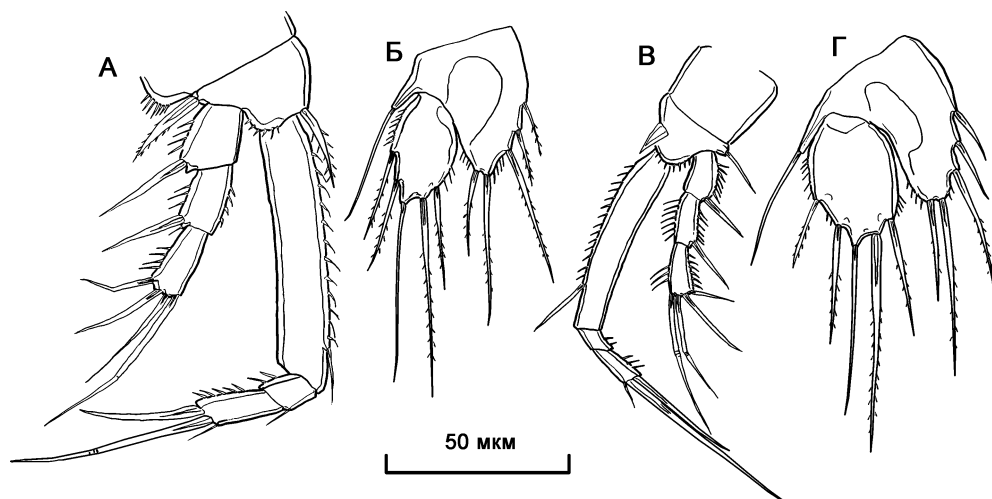


Рис. 5.102. *Amphiascoides* spp.: А–Б — *A. subdebilis* (Willey, 1935), самка; В–Г — *A. debilis* (Giesbrecht, 1881), самка. А, В — P1; Б, Г — P5. По Численко, 1967.

Распространение. Побережье Европы от Белого до Черного моря, Бермудские острова. Вид обитает в эпибентосе и фитали, в верхней сублиторали и литорали.

Amphiascoides debilis (Giesbrecht, 1881)

Рис. 5.102Б,В.

Dactilopus debilis Giesbrecht, 1881: 64; 1882: 122, рис. I (17, 19), III (12), IV (16, 27, 37), V (6), VI (4), VII (10), VIII (6), IX (13), X (16, 17, 28, 29, 32), XII (13, 16, 17).

Amphiascella debilis Lang, 1948: 719, рис. 291 (1).

Amphiascoides debilis Nicholls, 1941: 65–110.

Длина тела самки 380–480 мкм.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.1.120
Вторая пара ног	0.1.023	1.1.130
Третья пара ног	0.1.123	1.1.230
Четвертая пара ног	0.1.123	1.1.121

Пятая пара ног. Базиэндоподит несет 5 щетинок, экзоподит с 5 щетинками.

Распространение. Побережье Европы от Белого до Черного моря. Вид обитает в эпибентосе и фитали, в верней сублиторали и литорали.

Amphiascoides dispar (T. et A. Scott, 1894)

Amphiascus dispar Willey, 1935: 64, рис. 49–59.

Amphiascella dispar Lang, 1948: 718, рис. 290.

Amphiascoides dispar Nicholls, 1941: 65–110.

Длина тела самки 320–350 мкм.

Ширина фуркальных ветвей более чем в 2 раза превосходит длину.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.1.120
Вторая пара ног	0.1.023	1.1.130
Третья пара ног	0.1.123	1.1.230
Четвертая пара ног	0.1.123	1.1.121

Пятая пара ног. Базиэндоподит несет 5 щетинок, экзоподит с 4 щетинками.

Распространение. Побережье Европы от Белого до Черного моря. Вид обитает в эпибентосе, как правило, на литорали.

Amphiascoides nanus (Sars, 1906)

Рис. 5.103–5.106.

Amphiascus nanus Sars, 1906: 173, таб. CXIV, илл. 1.

Amphiascella nana Lang, 1948: 723, илл. 291–293.

Amphiascoides nanus Nicholls, 1940; Mielke, 1974: 185, илл. 13.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело удлинненное, слабо сужающееся к заднему концу с хорошо выраженным сочленением просомы-уросома. Длина тела 525 мкм.

Рисунок генитального поля хорошо выражен, копулятивная пора широкая, смещена дистально от оснований шестой пары ног, соединена субкутикулярной копулятивной трубкой с парой почковидных, сильно хитинизированных субкутикулярных структур.

Фуркальные ветви короткие, цилиндрические, отношение длины к ширине равно 0,75.

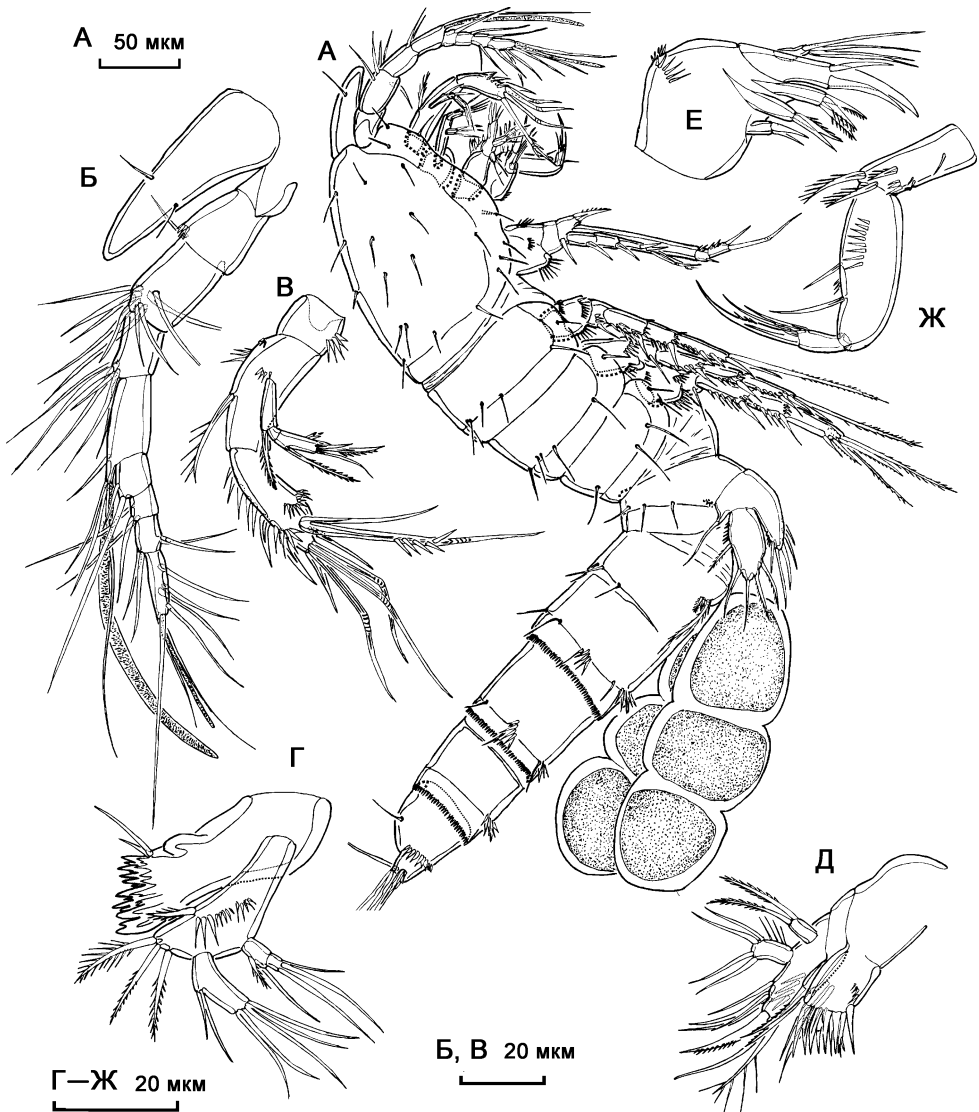


Рис. 5.103. *Amphiascoides nanus* (Sars, 1906), самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

Антеннула 8-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [10]; [7]; [4 + эстетаск]; [2]; [3]; [4]; [7 + эстетаск].

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.1.120
Вторая пара ног	0.1.023	1.1.130
Третья пара ног	0.1.123	1.1.230
Четвертая пара ног	0.1.123	1.1.121

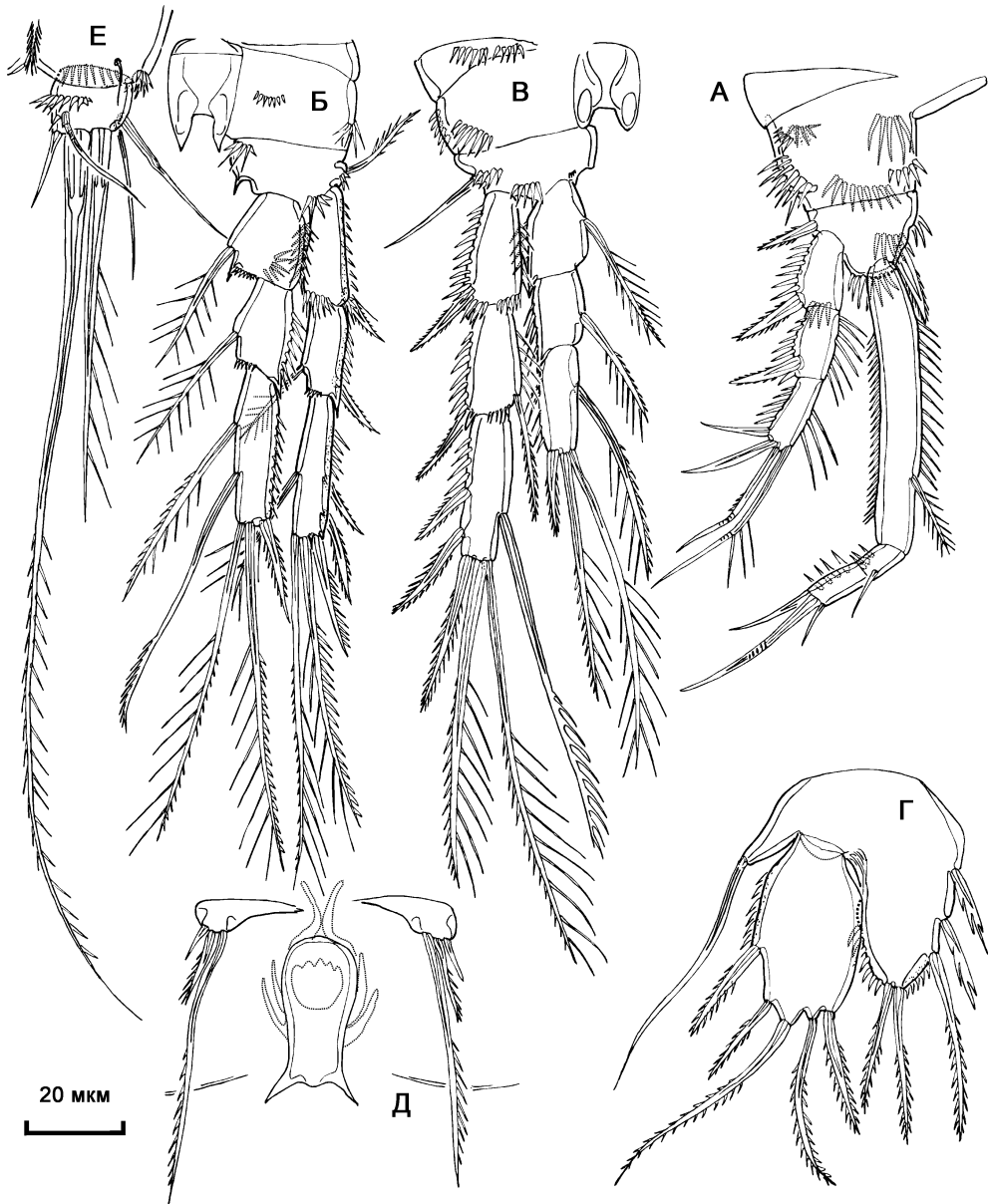


Рис. 5.104. *Amphiascoides nanus* (Sars, 1906), самка: А — P1; Б — P3; В — P4; Г — P5; Д — генитальное поле; Е — фуркальная ветвь.

Пятая пара ног. Базисэндоподит несет внешнюю базальную щетинку, лопасть эндоподита несет 5 щетинок. Экзоподит несет 5 щетинок, терминальная располагается на небольшом выступе.

Самец. Половой диморфизм в строении антеннул, базиса первой пары ног, эндоподита второй пары ног, пятой и шестой парях ног и в генитальной сегментации.

Антеннула 10-сегментная. Четвертый сегмент представлен расположенным на спинной стороне склеритом, шестой сегмент почти полностью погружен в пре-

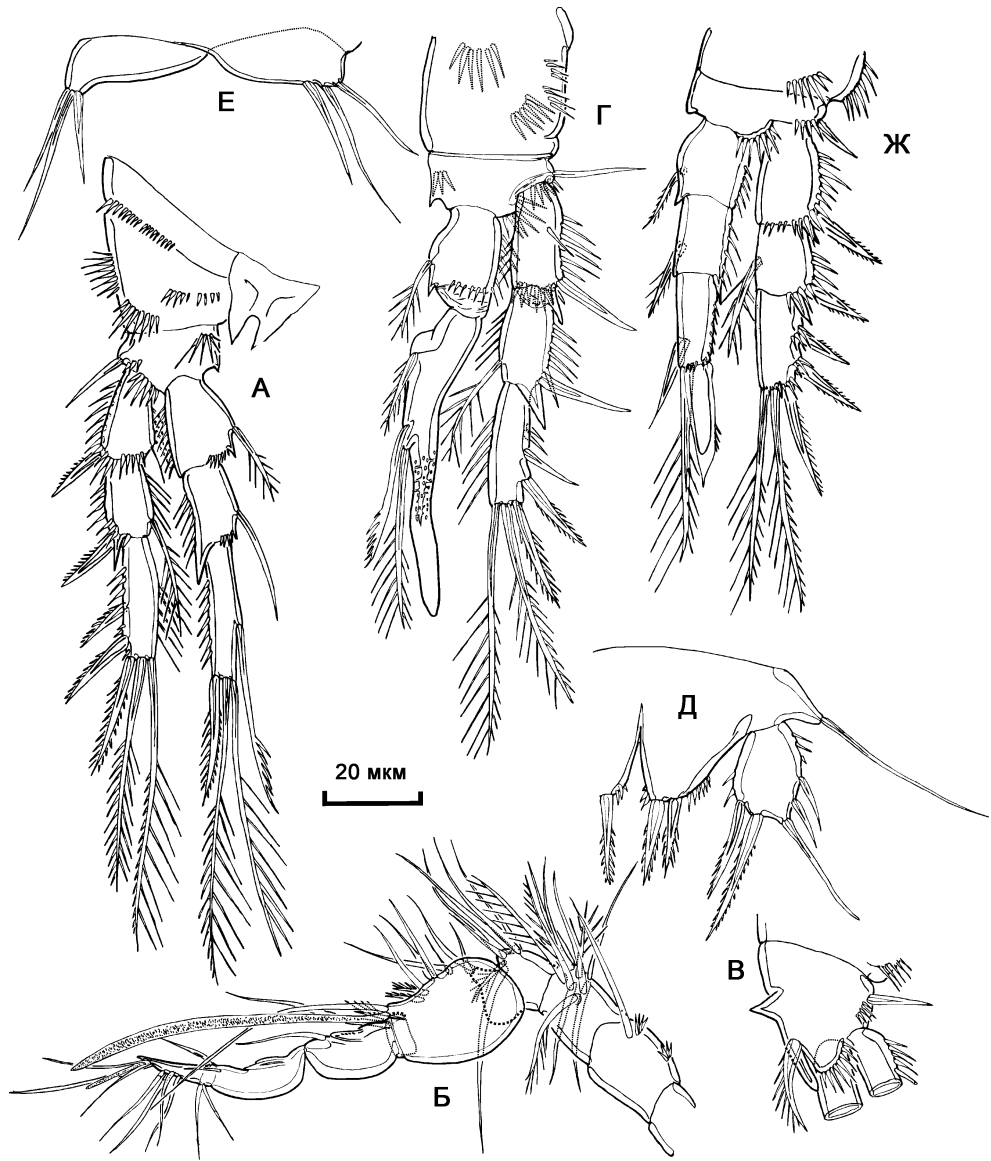


Рис. 5.105. *Amphiascoides nanus* (Sars, 1906), самка (А), самец (Б–Ж): А — P2; Б — антеннула; В — базис P1; Г — P2; Д — P5; Е — P6; Ж — P2 копеодита V.

дыущий. Формула вооружения антеннулы: [1]; [10]; [7]; [2]; [8 + эстетаск]; [1]; [2] [2]; [3]; [7 + эстетаск].

Базис первой пары ног снабжен внутренним коническим отростком в средней части и пальцевидным отростком во внутреннем дистальном углу.

Эндоподит второй пары ног 2-сегментный, первый сегмент не видоизменен, второй сегмент с внутренней щетинкой в проксимальной части, 2 сближенными внутренними щетинками в дистальной части и длинным терминальным отростком.

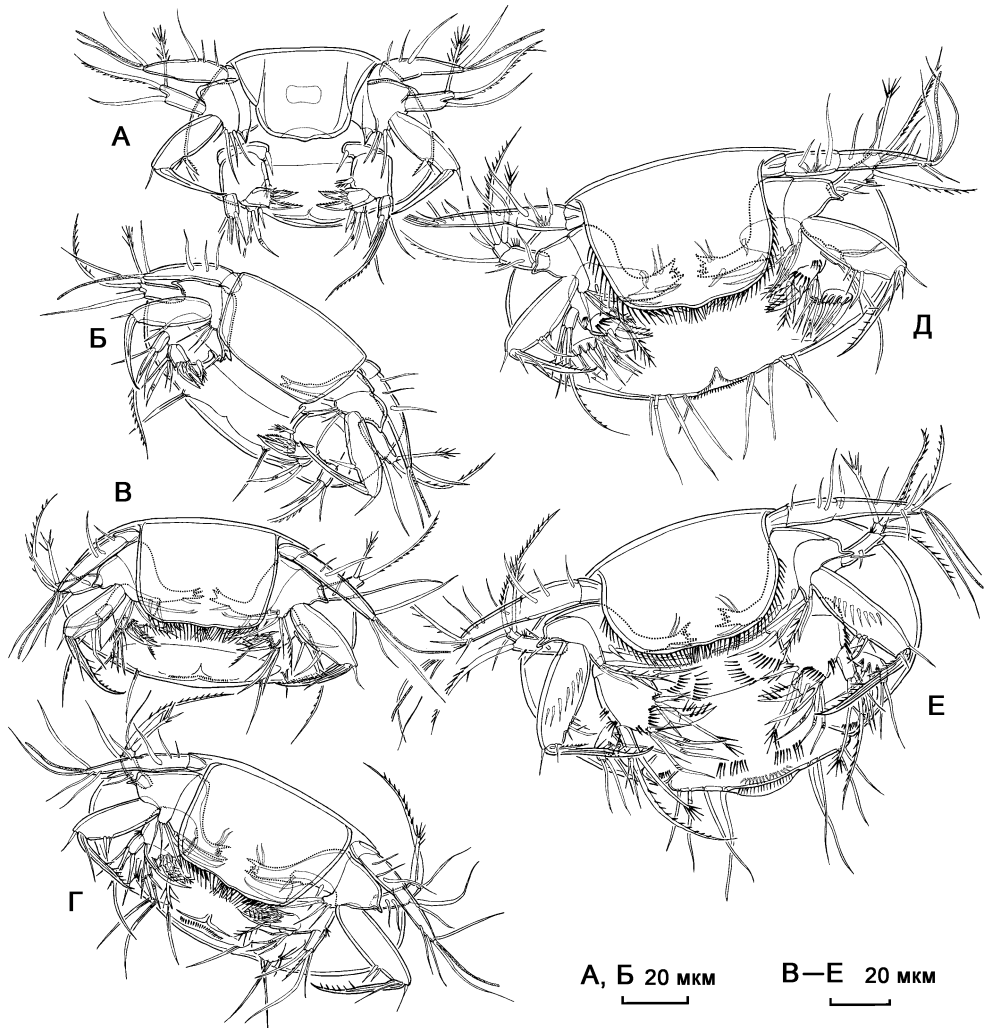


Рис. 5.106. *Amphiascoides nanus* (Sars, 1906): А — науплиус I; Б — науплиус II; В — науплиус III; Г — науплиус IV; Д — науплиус V; Е — науплиус VI.

Базисэндоподиты пятой пары ног слиты медиально, каждая лопасть эндоподита с 2 шипами. Экзоподит меньшего, чем у самки, размера, вооружен 5 щетинками.

Шестая пара ног. Асимметричная, представлена парой пластинок, правая не отделена от туловища. Каждая пластинка несет 3 щетинки.

Науплиус I. Общая длина тела 56 мкм, максимальная ширина 76 мкм. Тело округлое, бесцветное, с черным науплиальным глазом. Задний конец тела вооружен одной парой щетинок. Антеннула 2-сегментная, первый сегмент без вооружения, второй сегмент несет 3 щетинки в проксимальной части, 1 свободную щетинку и одну щетинку, слитую с эстетаском в дистальной части.

Антенна. Режущий отросток коксы представлен коническим выростом. Базис снабжен 4 внутренними щетинками и бугорком в основании экзоподита. Экзоподит 1-сегментный, несет 4 щетинки. Эндоподит 2-сегментный, второй сегмент фор-

мирует коготь, первый сегмент несет 2 внутренние щетинки и 1 щетинку во внешнем углу.

Мандибула. Кокса с 1 внутренней щетинкой. Базис квадратный, несет 1 внутренний шип. Экзоподит 1-сегментный, с 4 щетинками. Внутренняя лопасть эндоподита с 2 мощными шипами, внешняя — с 4 щетинками.

Науплиус II. Общая длина тела 50 мкм, максимальная ширина 88 мкм. За исключением размеров, науплиус отличается от предыдущей стадии лишь выраженной двураздельностью режущего отростка коксы и большим размером бугорка на базисе антенны.

Науплиус III. Общая длина тела 58 мкм, максимальная ширина 100 мкм. По сравнению с предыдущей стадией антеннула несет добавочную субтерминальную щетинку. Кокса антенны с длинным двураздельным режущим отростком и 1 щетинкой при его основании. Базис антенны с 4 щетинками, одна раздвоенная. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент с 2, второй с 3 щетинками.

Мандибула отличается от предыдущей стадии наличием дополнительной внутренней щетинки на базисе.

Науплиус IV. Общая длина тела 61 мкм, максимальная ширина 116 мкм. По сравнению с предыдущей стадией антенна несет 2 сетулы в дистальной части коксального отростка, экзоподит-1 — одну дополнительную щетинку; мандибула с 1 дополнительным шипом на внутренней доле эндоподита.

Науплиус V. Общая длина тела 81 мкм, максимальная ширина 137 мкм. Антеннула 3-сегментная, первый сегмент не вооружен, второй с 3 щетинками и рядом шипиков, третий с 2 щетинками в проксимальной части, 4 в дистальной части, щетинкой, слитой с эстетаском, терминально. По сравнению с предыдущей стадией антенна снабжена мощной щетинкой на основании режущего отростка коксы и 1 дополнительной щетинкой на коксе и экзоподите-2. Мандибула с одной дополнительной щетинкой на базисе. Максиллула представлена 3-лопастным зачатком, 2 внутренние лопасти каждая с 1 щетинкой, внешняя с 2 щетинками.

Науплиус VI. Общая длина тела 98 мкм, максимальная ширина 141 мкм. Антеннула с 2 дополнительными щетинками на последнем сегменте. Эндоподит-1 антенны с 4 щетинками. Зачатки плавательных ног слабо дифференцированы.

Обсуждение. Половой диморфизм возникает на стадии копеподита IV, самец имеет только 2 шипа на внутренней лопасти пятой пары ног, эндоподит-2 несет несколько более развитый внешний шип, чем у самки. На стадии пятого копеподита, внешний шип, имеющий большой размер, занимает терминальное положение, также у пятого копеподита происходит потеря одного из терминальных шипов. У взрослой стадии происходит слияние двух последних сегментов и терминального шипа, приобретающего вид пальцевидного отростка.

Беломорские экземпляры хорошо согласуются с первоописанием, экземпляры *A. nanus* со Шпицбергена, по описанию В. Милке (Mielke, 1974), характеризуются чрезвычайно короткими фуркальными ветвями, но имеют сходное с беломорскими строение первой, второй и пятой пар ног.

Распространение. Вид отмечен у берегов Норвегии и Шпицбергена (Mielke, 1974). В Белом море ранее не отмечался. Эпибентосный вид, часто отмечающийся и в интерстициали, на нижней литорали и в верхней сублиторали

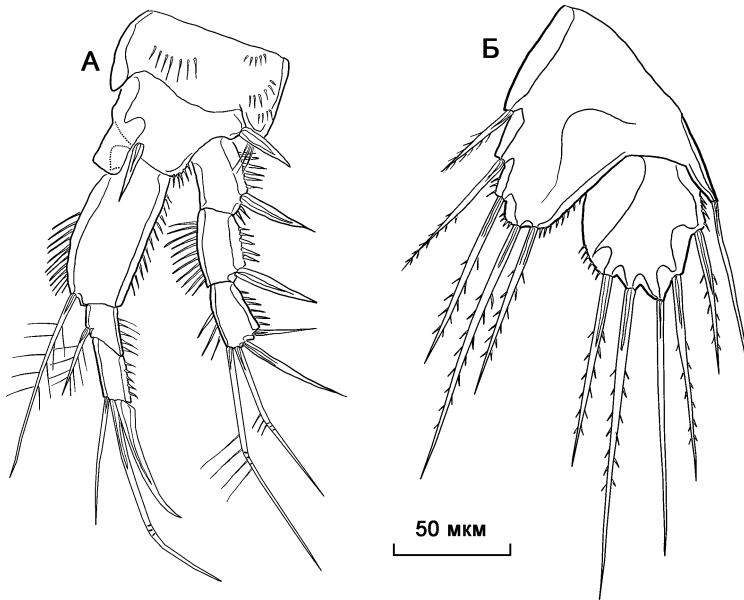


Рис. 5.107. *Paramphiascella hispida* (Brady, 1880), самка: А — P1; Б — P5. По Численко, 1967.

Род *Paramphiascella* Lang, 1944

Paramphiascella hispida (Brady, 1880)

Рис. 5.107.

Stenhelia hispida Brady, 1880: 32, рис. 42 (1–14).

Paramphiascella hispida Lang, 1948: 725, рис. 295 (1); Броцкая, 1962: 117; Численко, 1967: 155, рис. 54.

Длина тела самки 1000–1050 мкм.

Длина фурки несколько превосходит ширину.

Антеннула 8-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.1.120
Вторая пара ног	0.1.023	1.1.130
Третья пара ног	0.1.123	1.1.230
Четвертая пара ног	0.1.123	1.1.121

Пятая пара ног. Базисэндоподит и экзоподит несут по 5 щетинок.

Распространение. Побережье Северной Европы, Исландия, Гренландия. Эпибентосный вид.

Paramphiascella vararensis (T. Scott, 1903)

Dactilopus vararensis T. Scott, 1903: 109, рис. III (17–24).

Paramphiascella vararensis Lang, 1948: 729, рис. 297 (1); Численко, 1967: 155, рис. 55.

Длина тела самки 700–840 мкм.

Ширина фурки в 2 раза превосходит длину.

Антеннула 8-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.1.120
Вторая пара ног	0.1.023	1.1.130
Третья пара ног	0.1.123	1.1.230
Четвертая пара ног	0.1.123	1.1.121

Пятая пара ног. Базиэндоподит и экзоподит несут по 5 щетинок.

Распространение. Побережье Европы от Средиземного до Черного моря, Канарские острова. Эпибентосный вид.

Род *Haloschizopera* Lang, 1944

Haloschizopera mathoi (Monard, 1935)

Рис. 5.108–5.109.

Amphiascus mathoi Monard, 1935: 36, илл. 31–38.

Haloschizopera mathoi Lang, 1948: 736, илл. 300.

Haloschizopera pontarchis Por, 1959; Apostolov, Marinov, 1988: 188, рис. 72.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело удлинненное, сужающееся к заднему концу, со значительно выраженной перетяжкой между просомой и уросомой. Генитальный двойной сегмент с рядом шипиков в средней части спинной стороны и в задней части брюшной стороны, остальные сегменты с рядами шипиков на брюшной стороне. Общая длина тела равна 530 мкм. Рострум крупный, отделен от цефалоторакса.

Длина фуркальных ветвей незначительно больше ширины, четвертая и пятая фуркальные щетинки вооружены рядами шипиков.

Антеннула 7-сегментная, часть щетинок вооружена мощными шипиками. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [7]; [3 + эстетаск]; [2]; [3]; [11 + эстетаск].

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.1.120
Вторая пара ног	0.1.023	0.2.121
Третья пара ног	0.1.123	1.1.121
Четвертая пара ног	0.1.223	1.1.121

Пятая пара ног. Базиэндоподит несет 4 щетинки, из которых вторая внешняя наибольшей длины; экзоподит с 5 щетинками.

Самец. Половой диморфизм в антеннуле, второй и пятой парах ног и в генитальной сегментации.

Антеннула 9-сегментная, 4-й сегмент представлен дорзальным склеритом. Геникуляция между 7-м и 8-м сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [10]; [8]; [2]; [7 + эстетаск]; [1]; [3]; [1]; [11 + эстетаск].

Эндоподит второй пары ног 3-сегментный, третий сегмент представлен небольшим выступом, несущим 2 щетинки, второй сегмент снабжен длинной щетинкой на передней стороне у места отхождения третьего сегмента, массивным внутренним шипом и небольшим треугольным отростком с 2 щетинками на внутренней стороне.

Пятая пара ног отличается от таковой самки меньшими размерами, медианным срастанием базиэндоподитов пары и только 2 щетинками на лопасти базиэндоподита.

Исследованные особи *H. mathoi* по строению тела и конечностей не демонстрирует каких-либо отличий от первоописания данного вида А. Монардом (Monard,

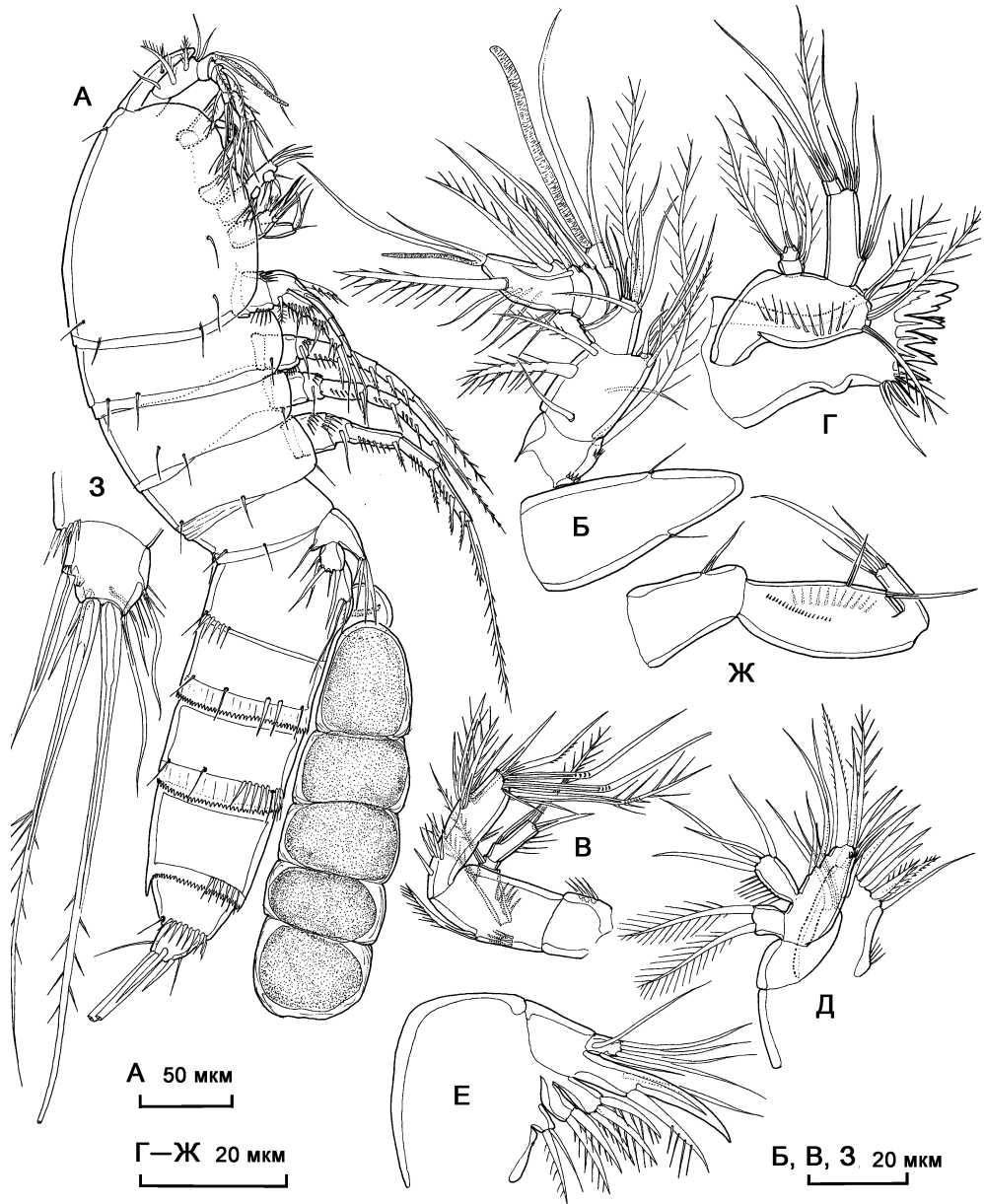


Рис. 5.108. *Haloschizopera mathoi* (Monard, 1935), самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда; З — фуркальная ветвь.

1935), отличающаяся лишь немного меньшим относительным размером экзоподита пятой пары ног. Строение эндоподита второй пары ног самца (типичное описание дано только по самке) хорошо согласуется с рисунком А. Апостолова и Т. Маринова (Apostolov, Marinov, 1988).

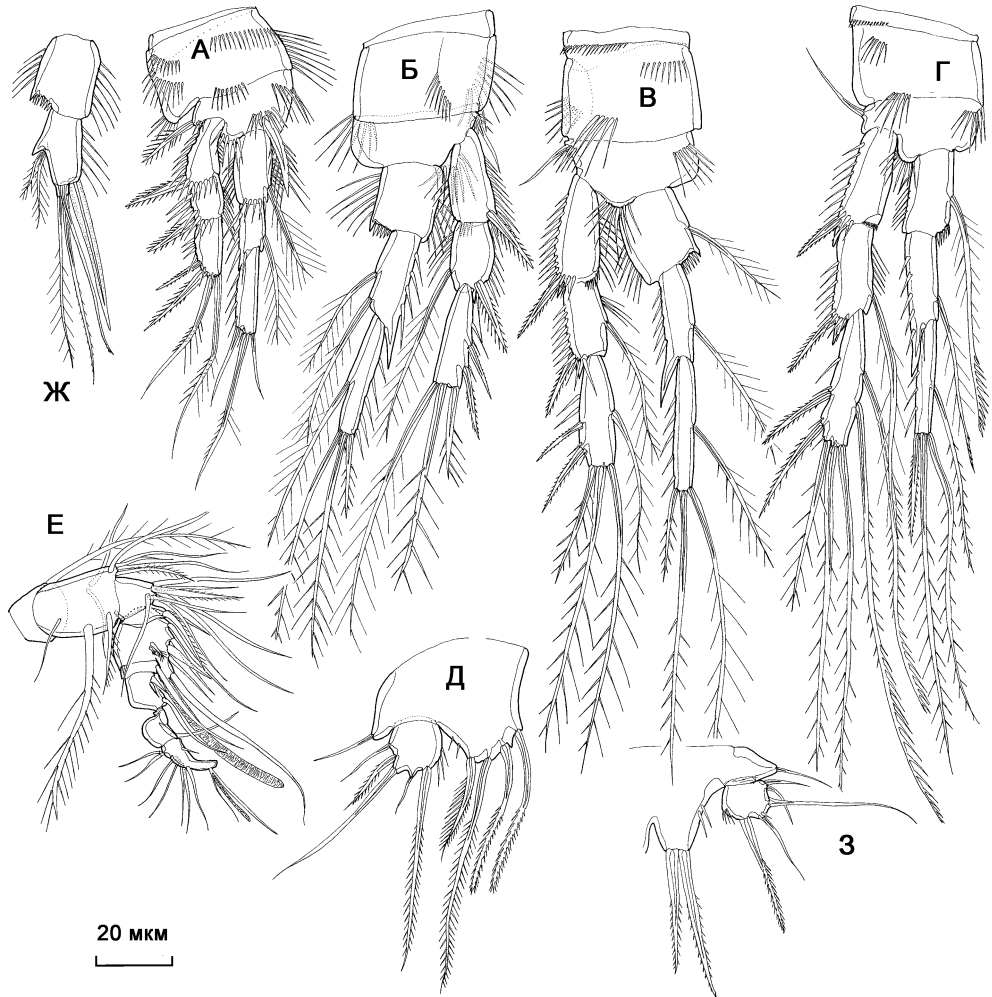


Рис. 5.109. *Haloschizopera mathoi* (Monard, 1935), самка (А–Г), самец (Е–З): А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д, З — P5; Е — антеннула; Ж — эндоподит P2.

Распространение. Средиземное море (Monard, 1935; Klie, 1942), Черное море (Apostolov, Marinov, 1988), Адриатическое море (Apostolov, Marinov, 1988). Для Российского сектора Арктики данный вид, как и другие представители рода *Haloschizopera* до сих пор не был указан. Вид обитает на илистых грунтах на глубинах 30–50 м.

Род *Schizopera* Sars, 1905

Подрод *Schizopera* (*Neoschizopera*) Apostolov, 1982

Schizopera (*N.*) *ornata* Noodt et Purasjoki, 1953

Рис. 5.110, 5.111.

Schizopera ornata Noodt, Purasjoki, 1953: 1–10.

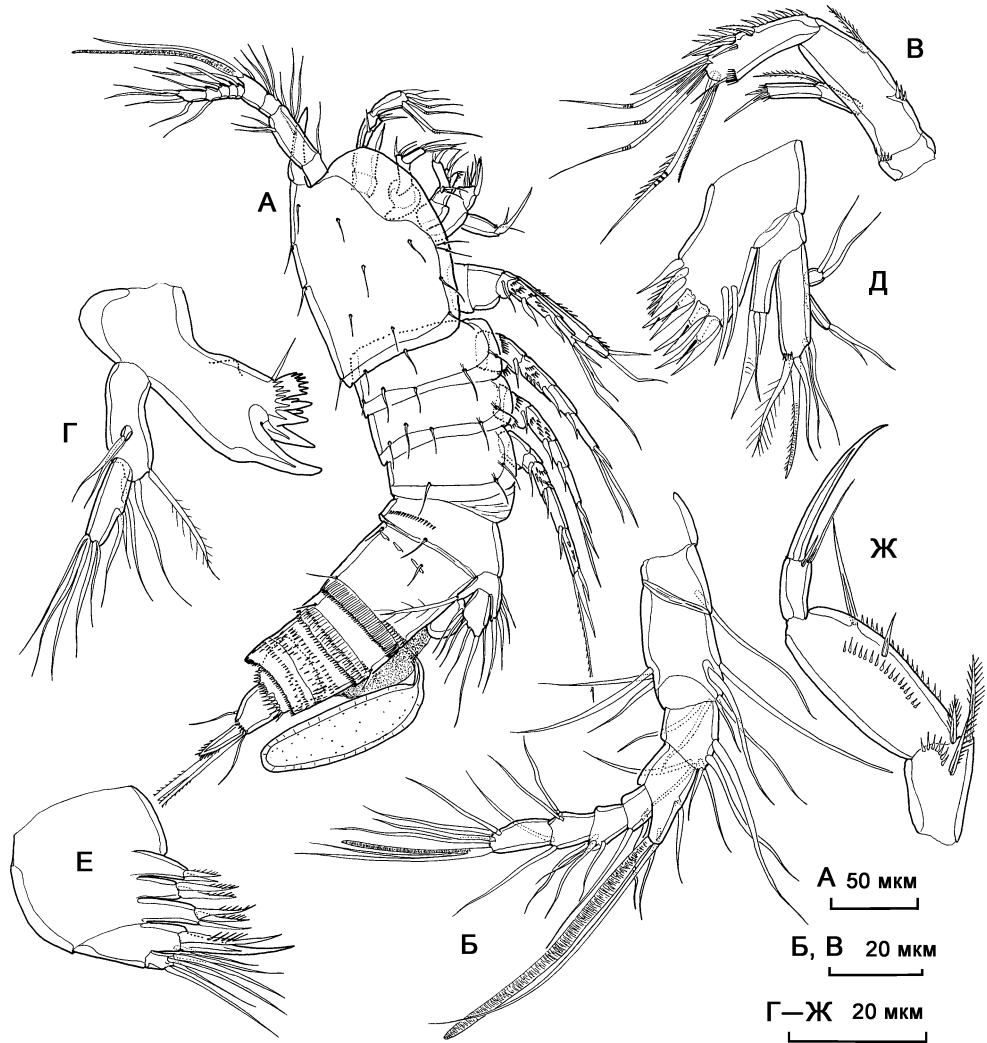


Рис. 5.110. *Schizopera (N.) ornata* Noodt et Purasjoki, 1953, самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело цилиндрическое, со слабо выраженной перетяжкой между просомой и уросомой. Поверхность сегментов уросомы и фуркальных ветвей несет ряды мелких шипиков. Плевральные складки сегментов уросомы с поперечной исчерченностью и мелкими ресничками по краю. Длина тела 770 мкм.

Анальный сегмент частично погружен в преданальный, преданальный сегмент несет округлый псевдооперкулум, край которого мелко зазубрен. Длина фуркальных ветвей примерно равна ширине. Вторая фуркальная щетинка видоизменена в характерный широкий вздутый шип. Третья, шестая и седьмая фуркальные щетинки голые, не модифицированные. Четвертая и пятая фуркальные щетинки несут шипики, расположены терминально на некотором выступе фуркальной ветви.

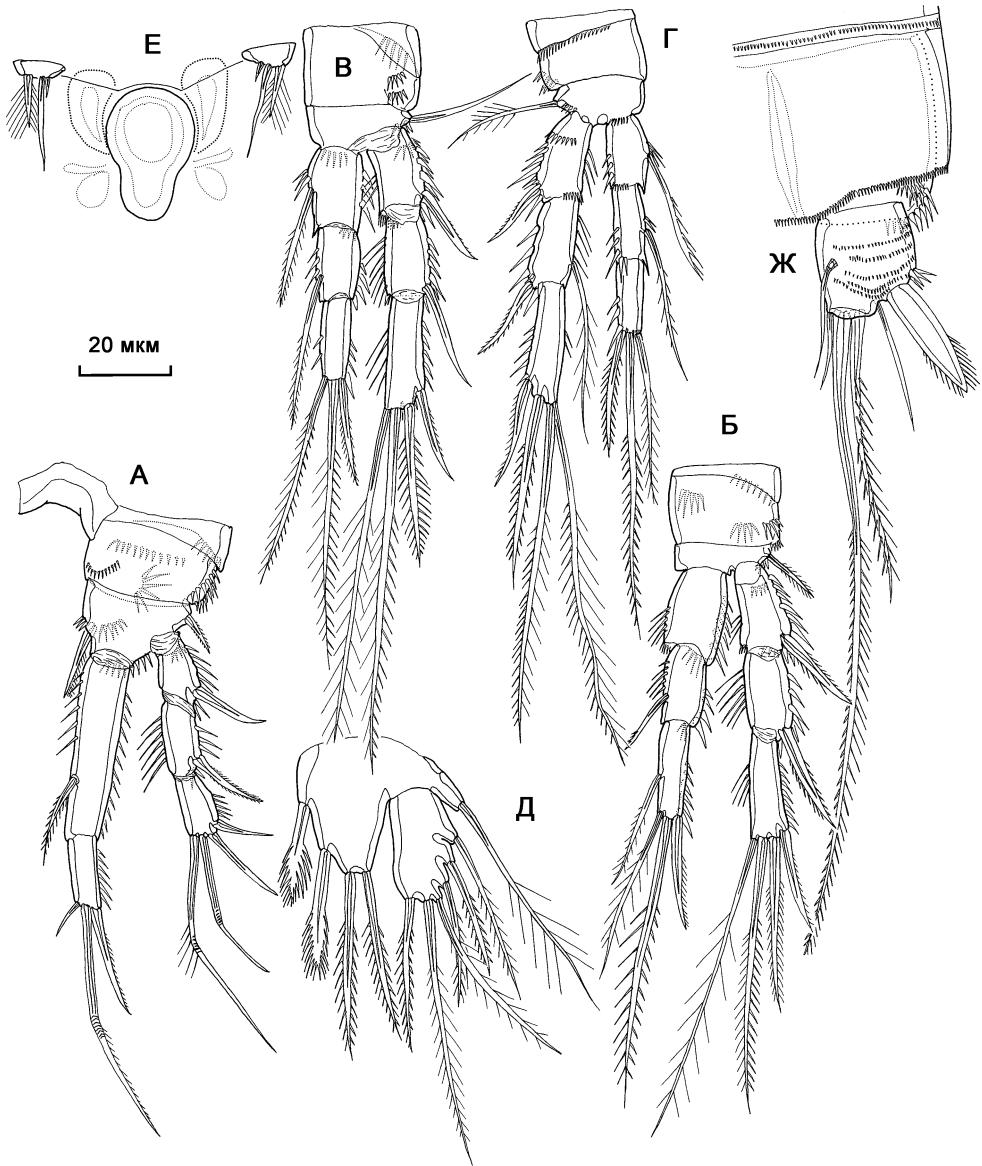


Рис. 5.111. *Schizopera (N.) ornata* Noodt et Purasjoki, 1953, самка: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — P5; Е — генитальное поле; Ж — фуркальная ветвь.

Антеннула 8-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [6]; [3 + эстетаск]; [2]; [4]; [4]; [6 + эстетаск].

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.120
Вторая пара ног	0.0.022	0.1.121
Третья пара ног	0.0.022	1.1.021
Четвертая пара ног	0.1.022	1.1.021

Пятая пара ног. Базисэндоподит несет 4 щетинки, 2 внутренние с гребневидными шипиками, 2 внешние с простыми шипиками. Экзоподит удлинённый, с 6 щетинками, располагающимися на небольших выступах.

Распространение. Балтийское море (побережье Германии), Шпицберген, Белое море (Кандалакшский залив, Карельский берег, южное побережье о. Кастьян). Эпибентосный литоральный вид.

5.10. Надсемейство *Cletodidimorpha* Lang, 1948

5.10.1. Замечания по таксономии

Надсемейство *Cletodidimorpha* было создано К. Лангом (Lang, 1948), и объединяло сходных преимущественно по внешнему виду рачков, большинство из которых имело сильно хитинизированную кутикулу с заметными перетяжками по границам сегментов. В формальном диагнозе группы апоморфными признаками были только: а) экзоподит антенны, как максимум, 2-сегментный (не уникальная характеристика); б) половой диморфизм в строении эндоподита третьей пары ног (характерен только для части группы и не представляет уникальной характеристики); в) эндоподиты второй и третьей пар ног 2- или 3-сегментные, в последнем случае несут только 1 щетинку на среднем сегменте (также не уникальный признак). Надсемейство включало *Cletodidae* T. Scott, 1905, *Laophontidae* T. Scott, 1905 и *Ancorabolidae* Sars, 1909.

В 1986 г. Ф. Пор (Por, 1986), а позднее Р. Хес (Huys, 1990b) показали полифилетичный характер клетодидиморф Ланга, но не привели альтернативного варианта классификации. Часть бывших *Cletodidimorpha* (*Laophontidae sensu stricto*), вместе с новыми семействами *Adenopleurellidae* Huys, 1990, *Cristacoxidae* Huys, 1990 и *Orthopsyllidae* Huys, 1990 вошла в состав надсемейства *Laophontoidea*, фактически с чистого листа, созданного Хесом.

Анализ морфологии конечностей, полового диморфизма в строении эндоподита третьей пары ног и строения генитального поля позволяет предположить существование обширной монофилетической группы гарпактикоид, наследующих название *Cletodidimorpha*, по входящему в состав *Cletodidae*, но имеющей мало общего с клетодидиморфами Ланга.

Монофилия надсемейства подтверждается следующими синапоморфными признаками, составляющими его дифференциальный диагноз: а) эндоподиты второй–четвертой пары плавательных ног, как максимум, 2-сегментные; б) экзоподит антенны максимум 2-сегментный с 4 щетинками; в) имеется половой диморфизм в эндоподите третьей пары ног, затрагивающий внешний (по происхождению) шип последнего сегмента эндоподита.

В состав надсемейства должны быть включены: *Tetragonicipitidae* Lang, 1944, *Canthocamptidae* Brady 1880, *Louriniidae* Monard, 1927, *Orthopsyllidae* Huys, 1990, *Cylindropsyllidae* Sars 1909, *Leptastacidae* Lang 1948, *Cletodidae* T. Scott, 1905, *Cristacoxidae* Huys, 1990, *Adenopleurellidae* Huys 1990, *Laophontidae* T. Scott, 1905, *Laophontopsidae* Huys et Willems 1989, *Normanellidae* Lang, 1944, *Cletopsyllidae* Huys et Lee, 1998, *Ancorabolidae* Sars 1909, *Rhizothricidae* Por, 1986, *Huntmanniidae* Por, 1986.

Среди этих семейств степень выраженности и характер синапоморфных признаков надсемейства сильно варьирует. Исключением из первого признака являет-

ся только один вид — *Poria derketo* (Por, 1964), имеющая 3-сегментные эндоподиты второй и третьей пар ног. Однако, самцы этого вида не описаны и характер полового диморфизма в строении плавательных ног неизвестен. Исходно этот вид был отнесен к роду *Hemimesochra* Sars, 1920, преимущественно на основании малого размера экзоподита пятой пары ног самки, позднее К. Ланг (Lang, 1965) выделил его в монотипический род *Poria*. Учитывая, что диагноз этого рода не содержит каких-либо специфичных для Cletodidae или Canthocamptidae признаков, род *Poria* следует рассматривать как Harpacticoida *incertae sedis*. Вероятно, только обнаружение самцов этого рода позволит определить его принадлежность к какому-либо семейству гарпактикоид. Остальные виды надсемейства имеют 2-сегментные либо 1-сегментные эндоподиты второй–четвертой пар ног, в некоторых случаях (рода *Monocletodes* Lang, 1936, *Metahuntemannia* Smirnov, 1946) эндоподиты полностью редуцируются. Редукция сегментации плавательных ног, тем не менее, имеет место и в других группах гарпактикоид и не является уникальной синапоморфией.

Редукция сегментации и вооружения экзоподита антенны также широко распространена среди гарпактикоид, как и копепод в целом. В пределах надсемейства

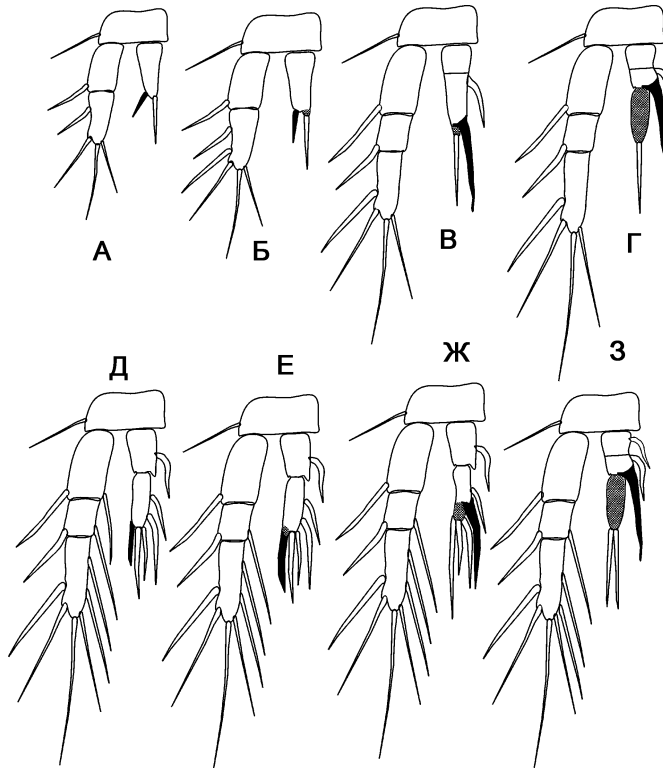


Рис. 5.112. Схема развития полового диморфизма в эндоподитах третьей пары ног. Индивидуальное развитие на примере *Evansula*: А — РЗ копеподита III; Б — РЗ копеподита IV; В — РЗ копеподита V; Г — РЗ взрослого самца. Предполагаемое эволюционное развитие: Д — состояние диморфизма РЗ у Tetragonicipitidae; Е — состояние диморфизма РЗ у *Heteropsyllus*; Ж — у ряда представителей Laophontidae; З — у большинства Canthocamptidae, Cletodidae, Cylindropsyllidae.

наиболее примитивное его строение наблюдается у представителей рода *Heteropsyllus* и ряда *Canthocamptinae*, в этих случаях экзоподит 2-сегментный. У *Ancorabolidae* и *Cristasoxidae* экзоподит полностью редуцируется.

Половой диморфизм в эндоподитах третьей пары ног является уникальной синапоморфией, но у различных его представителей характер этого признака заметно отличается. Исследование индивидуального развития данного признака у *Orthopsyllidae* (Huys, 1990b), *Cletodidae* (Fiers, 1996) и *Cylindropsyllidae* (настоящая работа) позволяют предположить последовательность его эволюции в пределах группы (рис. 5.112):

а) Исходное состояние полового диморфизма, проявляющееся у копеподита III *Evansula* и свойственное взрослым особям *Tetragonicipitidae* и *Huntemanniidae* (рода *Nannopus* и *Pontopolites*) — половой диморфизм проявляется только в незначительном изменении формы внешнего шипа второго сегмента эндоподита.

б) Несколько более продвинутым состоянием признака характеризуется род *Heteropsyllus*: внешний шип сростается с сегментом и изгибается на его переднюю сторону.

в) У копеподита V *Evansula* сростшийся с сегментом внешний шип перемещается на переднюю сторону сегмента. Подобное строение наблюдается у ряда *Laophontidae* (положение шипа-отростка варьирует от переднего до внутреннего) и *Cylindropsyllidae*, но возможно, здесь это является педоморфным характером (сохранением состояния признака как у копеподита V).

г) Наконец, у взрослых *Evansula*, как и у большинства *Canthocamptidae*, *Cylindropsyllidae*, *Orthopsyllidae*, *Cletodidae*, *Ancorabolidae*, *Laophontidae* отросток перемещается на внутреннюю сторону сегмента, а терминальная часть второго сегмента эндоподита отделяется в самостоятельный «сегмент».

д) У ряда семейств и родов группы (*Rhizothricidae*, *Normanellidae*, некоторые *Cletodidae*) наблюдается утеря полового диморфизма в эндоподитах третьей пары ног, во многих случаях, очевидно, связанная с редукцией вооружения конечностей. Их принадлежность к *Cletodidimorpha* подтверждается морфологическим сходством с близкими группами, сохранившими половой диморфизм.

Филогенетический анализ *Cletodidimorpha*

Поляризация признаков производилась, учитывая, что основным направлением в эволюции копепод была редукция сегментации и вооружения конечностей (Huys, Boxshall, 1991). Состояния с большим количеством щетинок, несросшимися сегментами рассматривались как плезиоморфные, а состояния с меньшими числом щетинок, сросшимися сегментами — как апоморфные. Также апоморфными считались новообразования и случаи специализированного (например, хватательного) строения конечностей, отсутствующие у других копепод.

Список апоморфных и плезиоморфных состояний признаков

1. Антеннула без клювовидного отростка на внутренней стороне второго сегмента (pl) — клювовидный отросток присутствует (ap).
2. Сегмент антеннулы, несущий главный эстетаск, свободен, эстетаск на 4 сегменте (pl) — сростается с предыдущим, эстетаск на 3 сегменте (ap).

3. Рострум не несет дополнительного вооружения (pl) — рострум, помимо сенсилл несет шипики на своем окончании (ap).
4. Экзоподит антенны 2-сегментный (pl) — 1-сегментный (ap).
5. Антенна с экзоподитом (pl) — экзоподит полностью редуцирован (ap).
6. Внутренняя щетинка базиса антенны имеется (pl) — отсутствует (ap).
7. Внутренняя щетинка эндоподита-1 антенны имеется (pl) — отсутствует (ap).
8. Антенна с разделенными базисом и эндоподитом-1 (pl) — со слившимися в алло-базис (ap).
9. Экзоподит антенны с 4 щетинками (pl) — с 1–3 щетинками (ap).
10. Эндоподит первой пары ног 3-сегментный (pl) — 2-сегментный (ap).
11. Эндоподит первой пары ног с короткими сегментами примерно равной длины (pl) — первый сегмент удлиннен, конечность хватательного строения (ap).
12. Лопасть эндоподита пятой пары ног самца с 4 щетинками (pl) — с 2–3 щетинками (ap).
13. Экзоподит пятой пары ног самки с 6 щетинками (pl) — с 5 щетинками (ap).
14. Экзоподит пятой пары ног самки с 5 щетинками (pl) — с 4 щетинками (ap).
15. Экзоподит и эндоподит пятой пары ног самки свободные (pl) — срастаются в единую пластинку (ap).
16. Экзоподит и эндоподит пятой пары ног самца свободные (pl) — срастаются в единую пластинку (ap).
17. Ситовидные поры на генитальном поле отсутствуют (pl) — имеются (ap).
18. Экзоподит мандибулы 2-сегментный (pl) — 1-сегментный (ap).
19. Экзоподит мандибулы представлен хотя бы 1 щетинкой (pl) — полностью отсутствует (ap).
20. Базис мандибулы с 3 щетинками (pl) — с 2 щетинками (ap).
21. Базис мандибулы с 2 щетинками (pl) — с 1 щетинкой (ap).
22. Базис мандибулы с 1 щетинкой (pl) — без вооружения (ap).
23. Подразделение эндоподитов-2 второй — четвертой пар ног на исходные 2 сегмента выражено (pl) — отсутствует (ap).
24. Эндоподит P3 самца с 3–4 терминальными щетинками (pl) — с 1–2 терминальными щетинками (ap).
25. Диморфный отросток эндоподита P3 самца имеет вид модифицированного внешнего (по дефинитивному положению) шипа (pl) — занимает внутреннее или переднее положение (ap).
26. Дистальная часть терминального сегмента P3 самца не отделена (pl) — отделена в «четвертый» сегмент (ap).
27. Максилла с 4 эндитами (pl) — с 2–3 эндитами (ap).
28. Максилла с 3 эндитами (pl) — с 2 эндитами (ap).
29. Эндоподит максиллы трехсегментный, с более чем 5 щетинками (pl) — 1–2 сегментный, с 2–4 щетинками (ap).
30. Эндоподит максиллы 2-сегментный (pl) — 1-сегментный (ap).
31. Эндоподит максиллы с 3 (и более) щетинками (pl) — с 2 щетинками (ap).
32. Синкокса максиллипеды с 3 щетинками (pl) — с 2 щетинками (ap).
33. Синкокса максиллипеды с 2 щетинками (pl) — с 1 щетинкой (ap).
34. Коготь максиллипеды с 2 щетинками при основании (pl) — с 1 щетинкой (ap).
35. Коксальный эндит максиллулы с 5 щетинками (pl) — с 2 — 3 щетинками (ap).

36. Экзоподит максиллулы свободный 1-сегментный (pl) — объединен с базисом (ар).
 37. Внутренняя щетинка на эндоподите-1 P2 самки имеется (pl) — отсутствует (ар).
 38. Внутренняя щетинка на эндоподите-1 P3 самки имеется (pl) — отсутствует (ар).
 39. Внутренняя щетинка на эндоподите-1 P4 самки имеется (pl) — отсутствует (ар).
 40. Внутренняя щетинка на экзоподите-1 P2 имеется (pl) — отсутствует (ар).
 41. Внутренняя щетинка на экзоподите-1 P3 имеется (pl) — отсутствует (ар).
 42. Внутренняя щетинка на экзоподите-1 P4 имеется (pl) — отсутствует (ар).
 43. Внутренняя щетинка на экзоподите-2 P1 имеется (pl) — отсутствует (ар).
 44. Внутренняя щетинка на экзоподите-2 P2 имеется (pl) — отсутствует (ар).
 45. Внутренняя щетинка на экзоподите-2 P3 имеется (pl) — отсутствует (ар).
 46. Внутренняя щетинка на экзоподите-2 P4 имеется (pl) — отсутствует (ар).
 47. Эндоподит-2 P2 с 2 внутренними щетинками (pl) — с 1 внутренней щетинкой (ар).
 48. Эндоподит-2 P2 с 2 терминальными щетинками (pl) — с 1 терминальной щетинкой (ар).
 49. Эндоподит-2 P2 несет внутреннюю щетинку (pl) — внутренняя щетинка отсутствует (ар).
 50. Эндоподит-2 P4 с 2 терминальными щетинками (pl) — с 1 терминальной щетинкой (ар).
 51. Эндоподит-2 P4 с 2 внутренними щетинками (pl) — с 1 внутренней щетинкой (ар).
 52. Эндоподит-2 P4 с 1 внутренней щетинкой (pl) — без внутренних элементов (ар).
 53. Экзоподит-3 P4 с 2 внутренними щетинками (pl) — с одной внутренней щетинкой (ар).
 54. Цефалоторакс и/или сегменты тела без нухальных органов (pl) — снабжены нухальными органами (ар).

Матрица сходства

Tetragonicipitidae	000101100011000000000100000000000000000111011101100
Huntemanniidae	011101010100100001010011001111011011111111000011011000
Rhizothricidae	01110101010110010111001100111001101111111111111011010
<i>Heteropsyllus</i>	0100000000110000101001000101101101000011110000000000
Hemimesochrinae	0001000110011000110100011111101111100011100000001000
Canthocamptinae	0000000000111000111110101111101111100011100000000001
<i>Mesochra</i>	0001000110111000111110111111101111100011100000000001
Morariinae	000100010101000001011111111111111100011111110101001
группа <i>Itunella</i>	0001001111011000011111111111101111111111100010001110
Cylindropsyllidae	000101101101001111111011111110111110111111111111010010
Leptastacidae	000101111111110001110011101110011111001111100011111000
Cletodidae	010100011101100001010011111111111111111111111100010101010
Cristacoxidae	11011111111111101111111011011011010000111100100001010
Adenopleurellidae	110101011111100?111111011101111111111111111100001011010
Orthopsyllidae	11010101011110001101101011101110111111111111111111001010
Normanellidae	010101011100000101001??1011010110000111000000000000
Laophontopsidae	0101010111000001010011101011111110111111001111001000
Laophontidae	100101010111000001011000111011110110000111100000000000
Ancorabolidae	010110011101100001010011111111111111111111111100010001010

0 — обозначает плезиоморфное состояние, 1 — апоморфное состояние, ? — нет данных о состоянии признака у данной группы. Все признаки, включённые в матрицу сходства, являются информативными.

Видно, что для анализа использовались, как правило, целые семейства. Только в случае Canthocamptidae, которое включает огромное количество (около 1000)

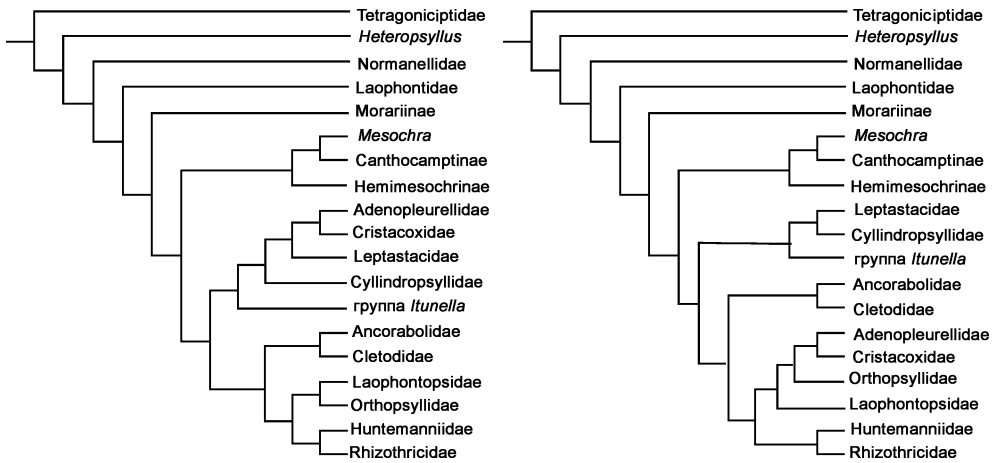


Рис. 5.113. Кладограммы для основной матрицы сходства.

видов гарпактикоид, и монофилия которого представляется маловероятной, анализировались отдельные, предположительно монофилетичные, группы родов: 1) род *Heteropsyllus*, заметно отличающийся по своему строению от остальных представителей семейства и ранее относившийся к Cletodidae; 2) Hemimesochrinae (использовались преимущественно данные о строении рода *Vibriopsyllus* gen. nov., очевидно, близкому к роду *Hemimesochra*); 3) (включает пресноводные рода сходной морфологии); 4) род *Mesochra*; 5) Morariinae — группа пресноводных родов, имеющая сходную морфологию (отсутствие хватательного строения первой пары ног, укороченные конечности), вероятно, к ней следует относить и род *Epactophanes*; 6) группа *Itunella*, включающая, кроме собственно рода *Itunella*, также род *Isthmiocaris*.

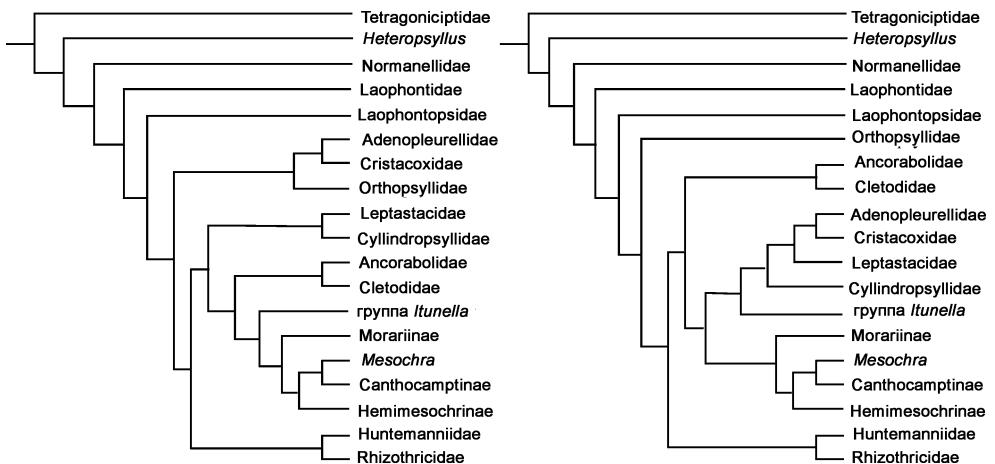


Рис. 5.114. Кладограммы для матрицы сходства с учетом полового диморфизма в эндоподитах четвертой пары ног.

Кладограммы с наибольшей парсимонией, построенные в программе PAUP 4.0 beta по данной матрице сходства, показаны на рис. 5.113. Ряд рассматриваемых таксонов (*Canthocamptinae*, *Morariinae*, *Itunella*) обладают признаками полового диморфизма в строении эндоподита четвертой пары ног, но он не имеет комплексного строения, позволяющего однозначно определить его гомологию, и не рассматривался в основном анализе. Варианты кладограмм, построенных с использованием этого признака, показаны на рис. 5.114.

При bootstrap 50% анализе по основной матрице сходства выделяются следующие группы: *Tetragonicipitidae* (самая примитивная) — монофилия остальных групп 98%, затем *Heteropsyllus* — монофилия остальных групп 65%; сестринские пары *Canthocamptinae* и *Mesochra* — 67%; *Huntemaniidae* и *Rhizothricidae* — 62%; *Cletodidae* и *Ancorabolidae* — 54%.

Из анализа полученных кладограмм можно сделать следующие выводы:

а) Род *Heteropsyllus* не принадлежит ни к *Cletodidae*, ни к *Canthocamptidae*, занимая примитивное положение в группе, следующее после *Tetragonicipitidae*, и должен быть выделен в отдельное семейство.

б) Подсемейства *Canthocamptinae*, *Hemimesochrinae* и род *Mesochra* образуют монофилетическую группу, при анализе с учетом диморфизма в четвертой паре ног с ними сближаются подсемейство *Morariinae* и рода *Itunella*, *Isthmiocaris*. Это позволяет предполагать возможную монофилию *Canthocamptidae* (за исключением рода *Heteropsyllus*). Подсемейство *Halocanthocamptinae* (объединявшее морские рода кантокамπτид, в частности, *Mesochra* и *Itunella*) очевидно является полифилетическим.

в) *Cletodidae* и *Ancorabolidae* образуют монофилетическую группировку, общая морфология и экологические предпочтения этих семейств также не препятствуют их сближению.

г) *Huntemaniidae* и *Rhizothricidae* образуют монофилетическую группу. Они обладают уникальным среди гарпактикоид строением роострума, несущим многочисленные длинные шипики, и сходной морфологией. *Rhizothricidae* было выделено Пором (Por, 1986) на основании отсутствия полового диморфизма в строении плавательных ног, уникальном строении первой пары ног, несущей кисточковидные щетинки. Но подробное исследование строения *Huntemannia jadensis*, сделанное в настоящей работе, показало наличие у этого вида сходной модификации щетинок первой пары ног (кроме того, кисточковидные щетинки присутствуют на конечностях науплиусов *Huntemannia*), также род *Huntemannia* характеризуется отсутствием полового диморфизма в эндоподите P3, вероятно, связанном с общей редукцией плавательных ног. Таким образом, можно предполагать, что род *Huntemannia* является сестринской группой к *Rhizothricidae*, и, следовательно, последнее должно быть включено в состав *Huntemannidae*.

д) монофилия надсемейства *Laophontoidea sensu* Huys, 1990 не подтверждается, вероятно, монофилетичной является группа *Adenopleurellidae*, *Cristacoxidae* и *Orthopsyllidae*.

5.10.2. Tetragonicipitidae Lang, 1944

Род *Tetragoniceps* Brady, 1880

Tetragoniceps truncata Nicholls, 1939

Рис. 5.115–5.118.

Tetragoniceps truncata Nicholls, 1939: 270–275.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Длина тела 917 мкм. Фуркальные ветви с сильно расширенной с медианной стороны проксимальной частью, отношение длины к ширине равно 1,4. Дистальная часть фурки несет внешний конический отросток.

Рисунок генитального поля слабо выражен, копулятивная пора сильно смещена дистально от оснований шестой пары ног, семяприемники не наблюдаются.

Антеннула 9-сегментная, длинная. Первый сегмент удлинненный, отношение длины к ширине равно 2,8. С внешней стороны первый сегмент несет крупный крючковидный отросток, с внутренней — щетинку. Формула вооружения антеннулы: [1]; [8]; [8]; [4 + эстетаск]; [2]; [5]; [2]; [2]; [7 + эстетаск].

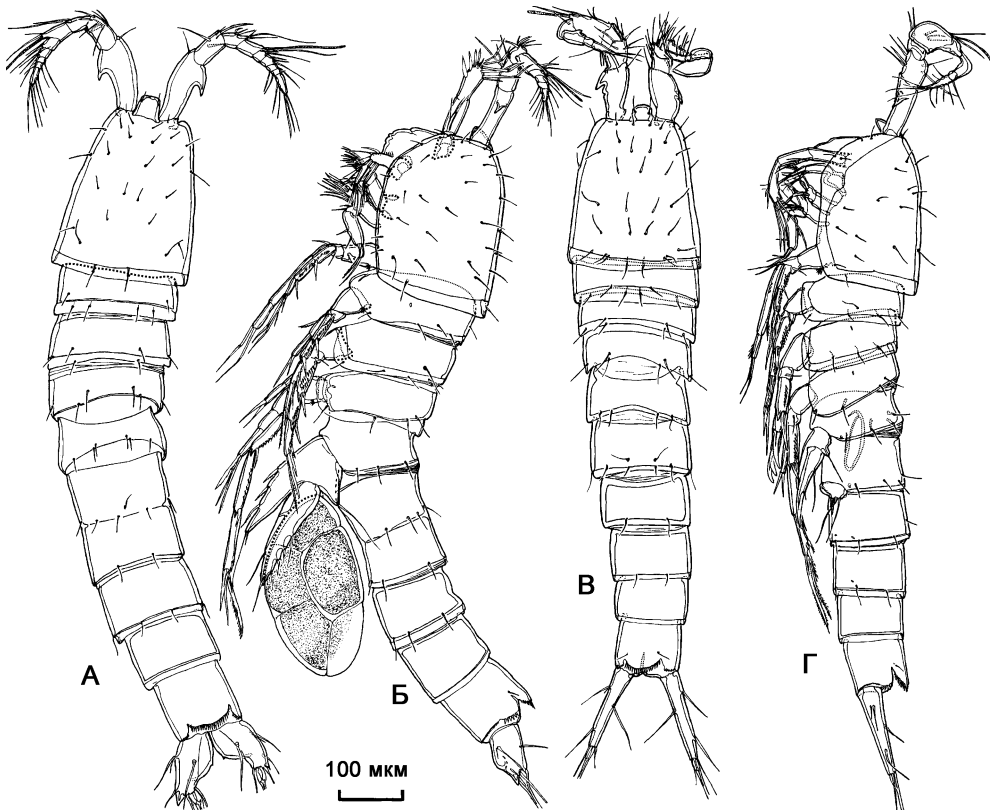


Рис. 5.115. *Tetragoniceps truncata* Nicholls, 1939, самка (А, Б), самец (В, Г): А, В — внешний вид, дорсально; Б, Г — внешний вид, латерально.



Рис. 5.116. *Tetragoniceps truncata* Nicholls, 1939, самка (А), самец (Б–Ж): А, Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

Антенна. Экзоподит 1-сегментный, несет 3 оперенные щетинки, Эндоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 ряд шипиков, второй сегмент несет 5 внешних щетинок, 4 терминальных геникулирующих и 2 терминальных оперенных и 1 терминальную простую щетинки и несколько рядов шипиков.

Мандибула. Кокса массивная, гнатобаза несет 3 трехраздельных, 1 двураздельный и 1 простой зубы и 2 шипа. Мандибулярный шурик 2-ветвистый. Базис несет 3 ряда шипиков и 3 щетинки на внутренней стороне. Экзоподит 2-сегментный, пер-

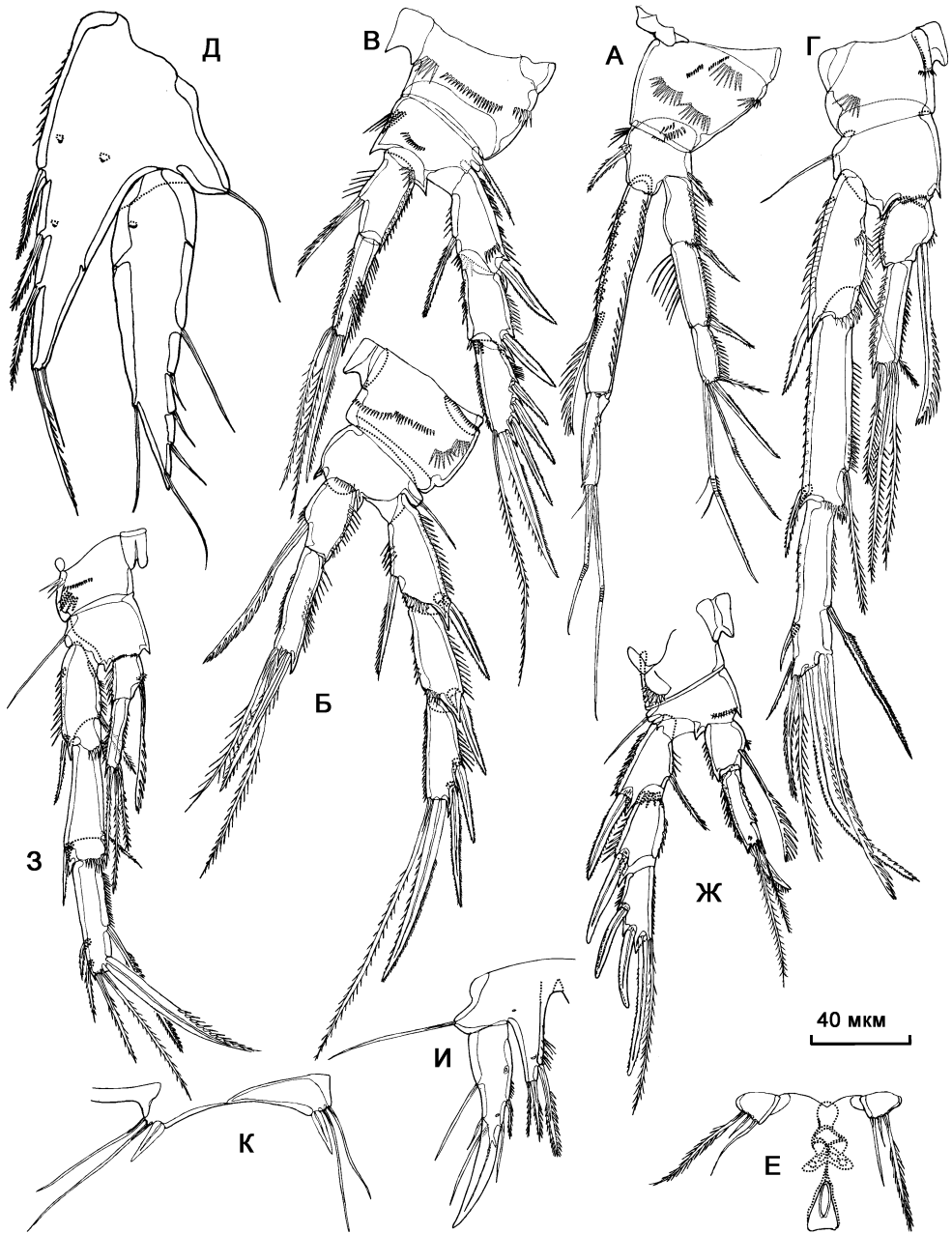


Рис. 5.117. *Tetragoniceps truncata* Nicholls, 1939, самка (А–Е), самец (Ж–К): А — P1; Б — P2; В, Ж — P3; Г, З — P4; Д, И — P5; Е — генитальное поле; К — P6.

вый сегмент несет проксимальную и дистальную щетинки, второй сегмент несет 3 терминальных щетинки. Эндоподит 1-сегментный, несет 2 внутренних щетинки в средней части и 6 терминальных щетинок

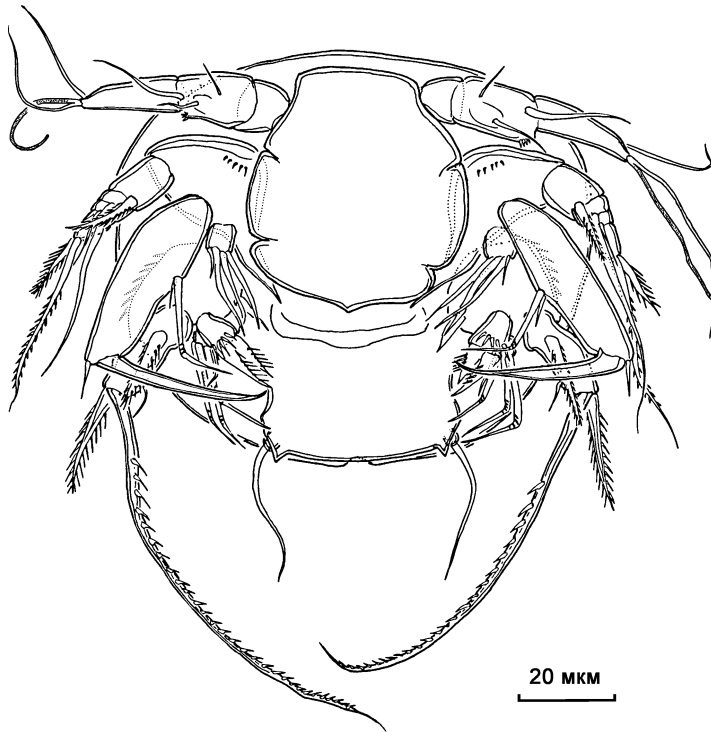


Рис. 5.118. *Tetragoniceps truncata* Nicholls, 1939: науплиус I.

Максиллула. Прекокса небольшая, с мощным артритом, несущим 2 щетинки на передней стороне, 6 шипов в двух рядах на терминальной стороне, 3 шипа и 2 щетинки на внутренней стороне. Кокса небольшая, квадратная, несет внешнюю щетинку и цилиндрический эндит снабженный 5 щетинками. Базис удлинённый цилиндрический, с эндитом, вооруженным 5 щетинками и рядом шипиков. Экзоподит 1-сегментный, несет 3 терминальных щетинки, эндоподит 1-сегментный, несет 2 терминальных, 1 внешнюю и 1 внутреннюю щетинки.

Максилла. Синкокса несет 4 эндита, 2 проксимальных эндита объединены при основании. Первый эндит несет 2 оперенных шипа, второй эндит несет 1 оперенный шип, третий и четвертый эндиты несут 3 шипа. Базис несет коготь и 3 шипа при его основании. Эндоподит 3-сегментный, первый сегмент несет 2 щетинки, второй — 2 щетинки, третий сегмент несет 4 щетинки.

Максиллипеда. Синкокса удлинённая, отношение длины к ширине 3,2; несет 4 ряда шипиков и 3 щетинки. Базис удлинённый, несет 2 щетинки и несколько шипиков. Эндоподит 1-сегментный, несет 2 щетинки и оперенный коготь.

Первая пара ног. Прекокса небольшая, треугольная, невооруженная. Кокса несет 9 рядов шипиков, базис несет 2 ряда шипиков и внешний и внутренний шипы. Экзоподит 3-сегментный, экзоподит-1 несет внешний ряд шипиков и оперенный шип, экзоподит-2 несет внешний и внутренний ряды шипиков и внешний оперенный шип, третий сегмент несет 2 оперенных щетинки и 2 геникулирующих щетинки. Эндоподит 2-сегментный, эндоподит-1 удлинённый, равен по длине экзоподи-

ту, отношение его длины к ширине равно 7,2; несет 1 внутреннюю гребенчатую щетинку в верхней трети. Эндоподит-2 в 2,4 раза короче эндоподита-1, отношение его длины к ширине равно 5,2; несет терминально 2 геникулирующих щетинки и сетулу.

Вторая–четвертая пара ног.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	1.0.113	1.210
Третья пара ног	1.0.022	1.030
Четвертая пара ног	1.1.322	1.030

Пятая пара ног. Базиэндоподит несет внешнюю базальную щетинку, лопасть эндоподита несет 3 внутренних и 2 терминальных щетинки и 3 поры. Экзоподит несет 5 внешних, 1 внутреннюю щетинку и 3 поры.

Шестая пара ног. Входит в состав генитального поля, представлена парой пластинок, несущих по 3 щетинки (внешняя наиболее длинная, оперенная).

Самец. Длина тела 796 мкм. Половой диморфизм в строении антеннул, третьей, четвертой, пятой, шестой пар ног, фурки и в генитальной сегментации.

Антеннула 8-сегментная. Первый сегмент удлинённый, отношение длины к ширине равно 1,94. На внешней стороне сегмент несет крючковидный отросток. Геникуляция между 5-м и 6-м сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [8]; [2]; [12 + эстетаск]; [0]; [1]; [11 + эстетаск].

Третья пара ног. Внешние шипы первого-третьего сегментов экзоподита, внешний терминальный шип экзоподита-3, внешний терминальный шип эндоподита-2 утолщены, сильно хитинизированы, и с более коротким оперением, чем у самки.

Четвертая пара ног. На внутренней стороне экзоподита-3 имеется 2 внутренние щетинки (у самки 3 щетинки).

Пятая пара ног. Обе конечности пары срастаются в основании. Базиэндоподит несет внешнюю базальную щетинку, на лопасти эндоподита 2 терминальных и 1 медианная щетинка, пара и 3 ряда шипиков. Экзоподит 1-сегментный, дистальный конец вытянут в длинный шиповидный отросток. На внешней стороне экзоподит несет 3 щетинки, на внутренней стороне — 2 щетинки, ряд шипиков и 2 поры.

Шестая пара ног. Асимметричная, представлена парой пластинок, правая не отделена от туловища. Каждая пластинка несет 1 внутренний шип и 2 щетинки.

Фурка. Ветви фурки сильно удлинённые (отношение длины к ширине равно 4,5), конические, без выростов. Первая щетинка не наблюдается; вторая, третья, седьмая развиты без видоизменений; четвертая, пятая и шестая расположены терминально, пятая щетинка со слабо расширенным основанием.

Науплиус I (рис. 5.118). Общая длина тела 86 мкм, максимальная ширина 100 мкм. Тело округлое, бесцветное. Задний конец тела вооружен одной парой щетинок и 2 короткими коническими отростками. Антеннула 3-сегментная, первый сегмент без вооружения, второй сегмент несет 3 щетинки, третий сегмент с 2 щетинками и эстетаском.

Лабрум крупный, без вооружения, незначительно подразделен на 3 части.

Антенна. Режущий отросток коксы длинный, на конце двураздельный. Базис снабжен эндитом с 4 щетинками. Экзоподит 4-сегментный, первый сегмент с оперенным шипом, второй и третий несут по щетинке, четвертый с 1 длинной и 1 ко-

роткой оперенной щетинками. Эндоподит хватательный, с терминальным когтевидным шипом, 2 внутренними щетинками и 1 щетинкой в дистальном внешнем углу.

Мандибула. Кокса с 1 внутренней щетинкой. Экзоподит 1-сегментный, вооружен крупным внутренним оперенным шипом, короткой внутренней щетинкой, терминально несет длинную, превосходящую длину тела вооруженную щетинку и крупный оперенный шип. Внутренняя лопасть эндоподита с 2 мощными шипами, внешняя — с 3 геникулирующими и 1 простой щетинками.

Распространение. Вид ранее был известен только из эстуария реки Св. Лаврентия. Обитает между частицами ракуши.

5.10.3. *Heteropsyllidae* fam. n.

Диагноз. Отряд Harpacticoida. Тело с несколько расширенной просомой, сужающееся к заднему концу. Генитальный двойной сегмент с хорошо выраженной исходной сегментацией. Половой диморфизм в антеннулах, пятой паре ног, шестой паре ног, генитальной сегментации. Характерный половой диморфизм в эндоподитах третьей пары ног (внешний шип эндоподита-2 модифицированный, сросшийся с сегментом).

Антеннулы короткие, 5-сегментные у самок, 8-сегментные у самцов. Аллобазис антенны с хорошо выраженным подразделением на базис и эндоподит-1, щетинки базиса и эндоподита-1 присутствуют. Экзоподит антенны 2-сегментный с 4 щетинками. Экзоподит мандибулы выражен, 1-сегментный. Экзоподит максиллулы свободный 1-сегментный, эндоподит объединен с базисом. Синкокса максиллы с 3 эндитами, эндоподит максиллы 1-сегментный, снабжен 4 щетинками. Синкокса максиллипеды с 1 щетинкой, эндоподит формирует длинный коготь.

Первая пара ног с 3-сегментными ветвями, не имеющими выраженного хватательного строения, внутренняя щетинка на экзоподите-2 отсутствует. Вторая—четвертая пары плавательных ног с 3-сегментными экзоподитами и 2 сегментными эндоподитами.

Пятая пара ног со свободными базисэндоподитом и экзоподитом, у самцов базисэндоподиты срastaются медианно. Копулятивная пора генитального поля самки смещена назад от пластинок шестой пары ног, ситовидные поры на генитальном поле отсутствуют. Морские, обитают преимущественно на илистых грунтах.

Типовой (и единственный) род *Heteropsyllus* T. Scott, 1894.

Род *Heteropsyllus* T. Scott, 1894

Heteropsyllus coulli sp. n.

Рис. 5.119–5.121.

Описание. Самка. Тело слабо сужается к заднему концу. Длина тела 440 мкм. Кутикула коричневатая безскульптурная. Задние края сегментов уросомы с латеральными и вентральными рядами крупных шипиков.

Рострум крупный, треугольный, сочленен с цефалотораксом, несет пару сенсилл в дистальной части. Генитальный двойной сегмент с четко выраженным подразделением на исходные 2 сегмента. Рисунок генитального поля хорошо выражен. Копулятивная пора широкая, смещена дистально, и находится на конце сильно хитинизированной копулятивной трубки. У основания копулятивной трубки рас-

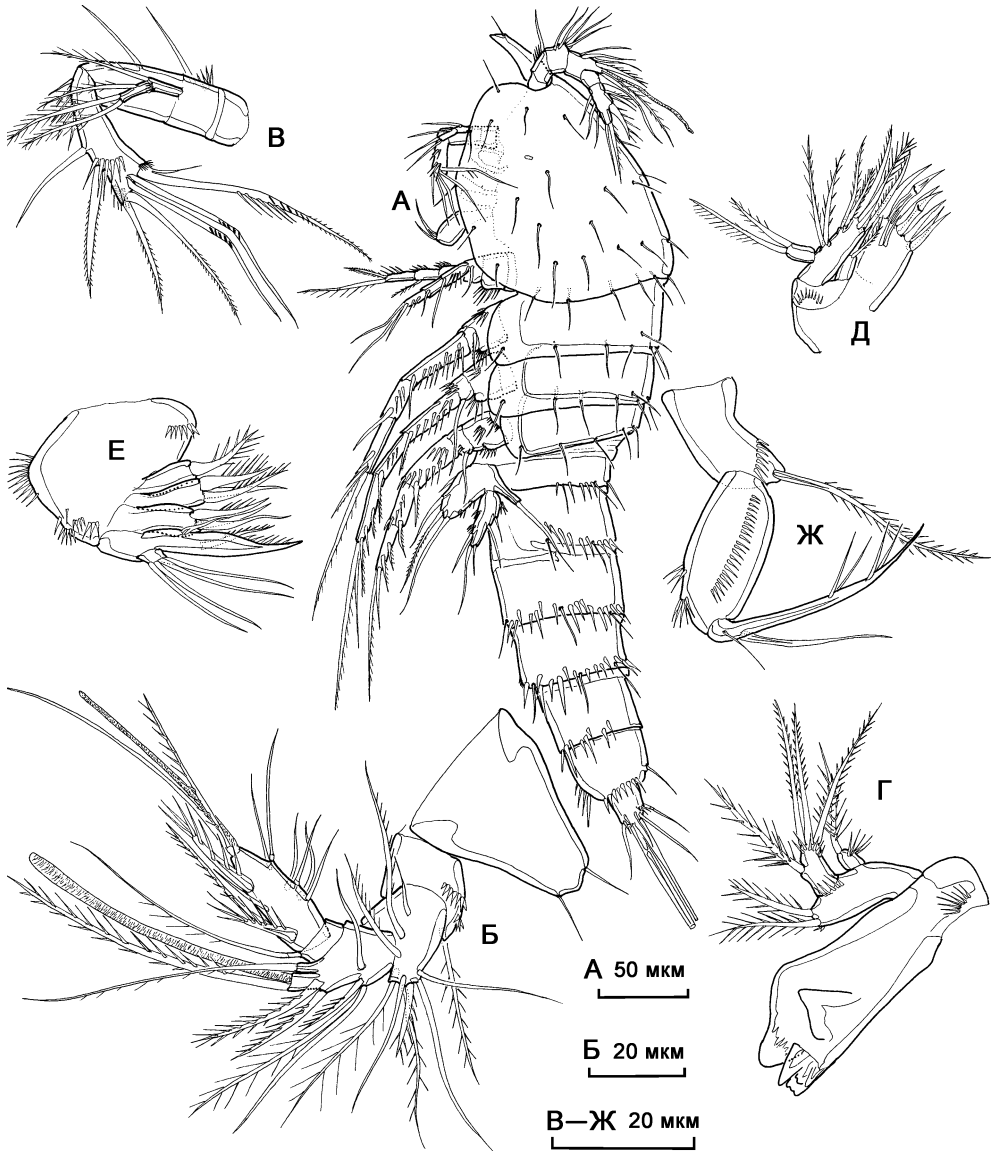


Рис. 5.119. *Heteropsyllus coulli* sp. n., самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

полагаются сильно хитинизированные округлые семяприемники. Ситовидные поры на генитальном поле не наблюдаются.

Оперкулум на анальном сегменте полукруглый, несет ряд шипиков. Фуркальные ветви короткоцилиндрические, слегка расширяющиеся в дистальной части; отношение длины к ширине равно 1,24.

Антеннула 5-сегментная, укороченная. Эстетаски на третьем и пятом сегментах. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [8 + эстетаск]; [1]; [12 + эстетаск].

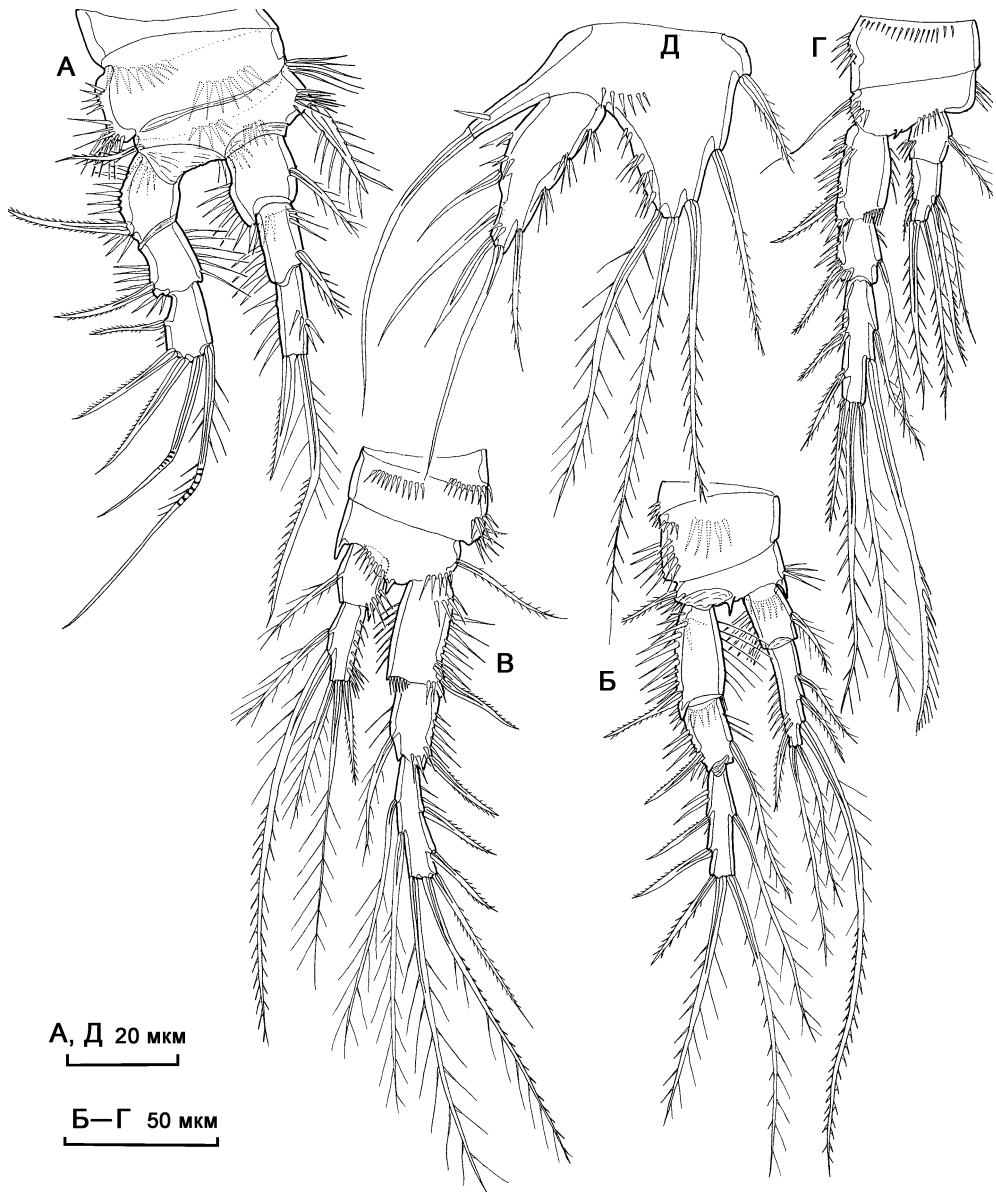


Рис. 5.120. *Heteropsyllus coulli* sp. n., самка: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — P5.

Антенна. Кокса небольшая, невооруженная. Исходная сегментация аллобазиса представлена хорошо выраженным утончением кутикулы, внутренняя щетинка базиса и эндоподит-1 имеются. Эндоподит-2 несет ряды шипиков, 2 латеральных шипа, 2 терминальных шипа, 2 геникулирующих щетинки и 1 мощную вооруженную геникулирующую щетинку, сросшуюся с сетулой при основании. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент с 1, второй — с 3 щетинками.

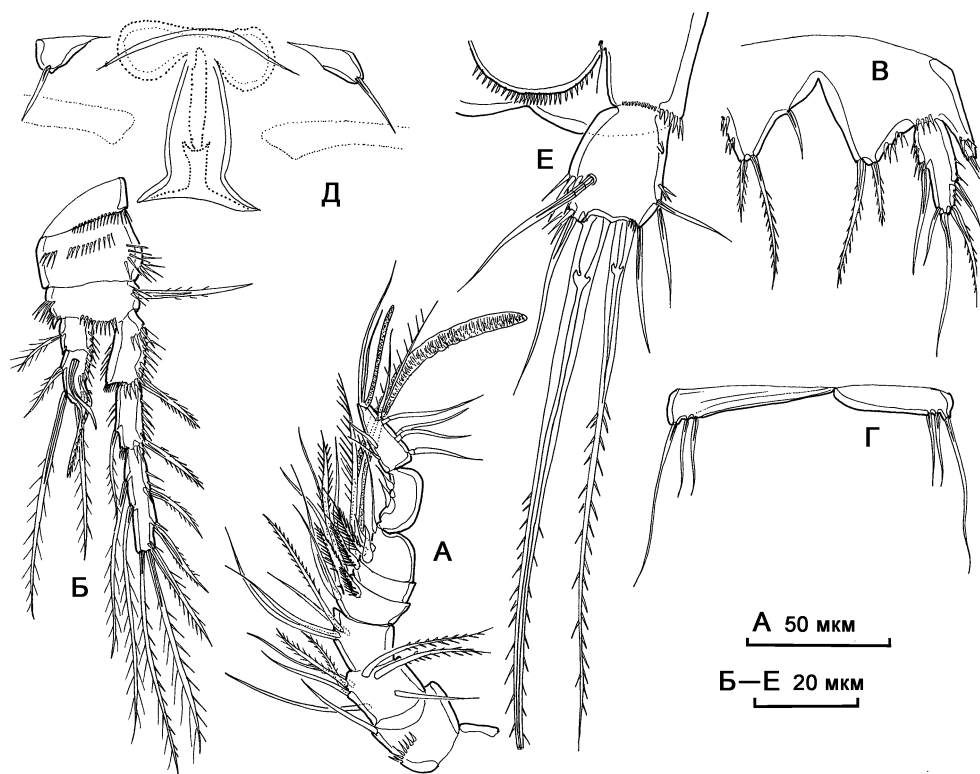


Рис. 5.121. *Heteropsyllus coulli* sp. n., самец: А — антеннула; Б — P3; В — P5; Г — P6; самка: Д — генитальное поле.

Мандибула. Кокса массивная, гнатобаза несет 1 мощный зуб, и группу крупных соединенных вместе зубов. *Pars incisiva* массивный, треугольный. Мандибулярный щупик 2-ветвистый, экзоподит представлен 1 сегментом, вооруженным единственной щетинкой и рядом шипиков. Базис несет 2 мощных шипа и ряды шипиков. Эндоподит 1-сегментный, несет 1 внешнюю, 3 терминальных щетинки и ряд шипиков.

Максиллула. Прекокса с мощным артритом, несущим 7 шипов в двух рядах на и 2 щетинки на передней стороне. Кокса небольшая, несет ряд шипиков и цилиндрический эндит снабженный 2 щетинками. Базис удлинённый цилиндрический, с эндитом, вооруженным 3 терминальными и 2 субтерминальными щетинками. Экзоподит 1-сегментный, несет 2 щетинки, эндоподит объединен с базисом, представлен 2 щетинками.

Максилла. Синкокса несет 3 эндита, проксимальный с 2, дистальные с 3 шипами, и несколько рядов шипиков. Базис вооружен когтем и 2 щетинками при его основании. Эндоподит 1-сегментный с 4 щетинками.

Максиллипеда. Синкокса удлинённая, отношение длины к ширине 1,55; несет 1 длинную щетинку. Базис эллиптический, несет 3 ряда шипиков. Эндоподит представлен мощным когтем, несущим крупные шипики и 2 щетинки при основании.

Первая пара ног. Ветви 3-сегментные, сами ветви и их сегменты имеют примерно равную длину. Кокса, базис и сегменты ветвей с многочисленными рядами шипиков.

Вторая–четвертая пара ног. Прекоксы небольшие, треугольные, вооруженные рядом шипиков, коксы крупные широкие с несколькими рядами шипиков. Эндоподиты 2-сегментные.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.023	1.1.020
Вторая пара ног	0.1.123	1.321
Третья пара ног	0.1.223	1.221
Четвертая пара ног	0.1.223	1.221

Пятая пара ног. Базисэндоподит несет внешнюю базальную щетинку, лопасть эндоподита несет 3 внутренних и 2 терминальных щетинки. Экзоподит несет 3 внешние, 1 внутреннюю, 1 терминальную щетинки и ряды шипиков.

Шестая пара ног. Входит в состав генитального поля, представлена парой пластинок, каждая из которых снабжена единственной щетинкой.

Самец. Половой диморфизм в строении антеннул, эндоподита третьей пары ног, пятой и шестой парах ног и в генитальной сегментации.

Антеннула 8-сегментная. Геникуляция между 6-м и 7-м сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [8]; [4]; [7]; [2]; [5 + эстетаск]; [2]; [9 + эстетаск].

Первый сегмент эндоподита P3 не видоизменен, второй сегмент оканчивается изогнутым отростком, несущим шипики. На задней стороне отростка расположена щетинка, внутренняя сторона сегмента несет 2 щетинки, передняя сторона — 1 изогнутую щетинку.

Базисэндоподиты пятой пары ног срastaются медианно, лопасть эндоподита несет пару щетинок. Экзоподит несет 2 внешние, 1 терминальную и 2 внутренние щетинки.

Шестая пара ног. Слабо асимметричная, представлена парой пластинок, несущих по 3 щетинки.

Обсуждение. От других видов рода новый вид отличается формулой плавательных ног.

Распространение. Вид известен только из типового местообитания: Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, пролив Великая Салма, Крестовы о-ва, глубина 40 м, илистый грунт.

Этимология. Вид назван в честь доктора Брюса Коулла (B. Coull), известного исследователя мейобентоса, изучавшего, в частности, и представителей рода *Heteropsyllus*.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, Крестовы о-ва (66°31' с.ш., 33°11' в.д.), сублитораль.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 4 стеклах (Har140 – Har143): A1, A2 (Har140); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har141); P1 – P4 (Har142); уросома (Har143). Аллотип ♂ расчленен на 2 стеклах (Har144, Har145): A1, A2, Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har144); P1 – P4, уросома (Har145). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

5.10.4. Canthocamptidae Sars, 1906

Ключ для определения локальных родов и видов

1. Эндоподит P1 не имеет хватательного строения и не превосходит по длине экзоподит 2
— Эндоподит P1 хватательного строения, заметно длиннее экзоподита 3
2. Эндоподит P1 2-сегментный *Itunella muelleri*
— Эндоподит P1 3-сегментный *Vibriopsyllus curviseta* gen. et sp. n.
3. Цефалоторакс, торакальные и часть абдоминальных сегментов несут нухальные органы *Mesochra rapiens*
— Цефалоторакс и сегменты тела не снабжены нухальными органами 4
4. Ветви фурки удлинённые, с длиной, примерно в 3 раза превосходящей ширину *Mesochra inconspicua*
— Ветви фурки короче, длина примерно равна ширине 5
5. Эндоподит P1 2-сегментный *Mesochra lilljeborgi*
— Эндоподит P1 3-сегментный 6
6. Эндоподиты-1 P2–P3 несут по внутренней щетинке *Mesochra pygmaea*
— Эндоподиты-1 P2–P3 без внутренних щетинок *Mesochra oligochaeta* sp. n.

Род *Vibriopsyllus* gen. n.

Диагноз. Семейство Canthocamptidae. Тело с несколько расширенной просомой, сужающееся к заднему концу. Генитальный двойной сегмент с хорошо выраженной исходной сегментацией. Половой диморфизм в антеннулах, пятой паре ног, шестой паре ног, генитальной сегментации. Характерный половой диморфизм эндоподитах третьей пары ног (эндоподит 3-сегментный, второй сегмент на передней стороне несет крупный, превосходящий длину третьего сегмента, треугольный отросток).

Антеннулы укороченные, 6-сегментные у самок (главный эстетаск на 4 сегменте), 7-сегментные у самцов. Аллобазис антенны с хорошо выраженным подразделением на базис и эндоподит-1, щетинки базиса и эндоподита-1 рудиментарные. Экзоподит антенны 1-сегментный с 3 щетинками. Экзоподит мандибулы представлен единственной щетинкой. Экзоподит максиллулы свободный 1-сегментный, эндоподит объединен с базисом. Синкокса максиллы с 3 эндитами, эндоподит максиллы 1-сегментный, снабжен 4 щетинками. Синкокса максиллипеды с 1 щетинкой, эндоподит формирует длинный коготь.

Первая пара ног с 3-сегментными ветвями, не имеющими хватательного строения, внутренняя щетинка на экзоподите-2 имеется. Вторая–четвертая пары плавательных ног с трехсегментными экзоподитами и 2 сегментными эндоподитами.

Пятая пара ног самки характерного строения, экзоподит и базиэндоподит свободные, эндоподитная лопасть базиэндоподита несет 4 щетинки, вторая внешняя из которых очень крупная, изогнутая; экзоподит небольшой, с 4 щетинками. Копулятивная пора генитального поля самки смещена назад от пластинок шестой пары ног, ситовидные поры на генитальном поле имеются.

Типовой вид *Vibriopsyllus curviseta* sp. n. (по монотипии).

Vibriopsyllus curviseta sp. n.

Рис. 5.122–5.124.

Описание. Самка. Тело с расширенным цефалотораксом, слабо сужающееся к заднему концу. Длина тела 405 мкм. Кутикула прозрачная безскульптурная. Задние края сегментов уросомы с латеральными и вентральными рядами шипиков.

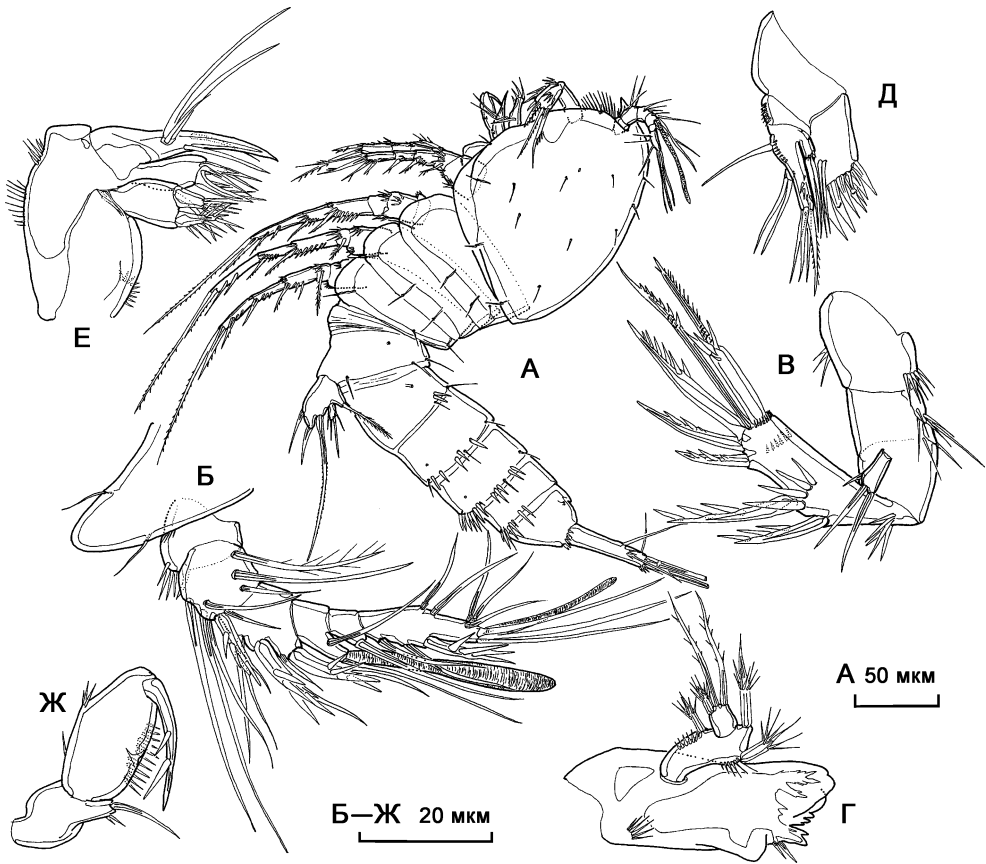


Рис. 5.122. *Vibriopsyllus curviseta* sp. n., самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

Генитальный двойной сегмент с четко выраженным подразделением на исходные 2 сегмента. Рисунок генитального поля слабо выражен. Копулятивная пора смещена дистально и имеет вид поперечной щели. Ситовидные поры на генитальном поле имеются, каждая группа состоит из 5 отдельных пор.

Оперкулум на анальном сегменте представлен небольшой складкой. Фуркальные ветви вытянутые, характерной, суженной в средней части, формы; отношение длины к ширине равно 3,7. Первая фуркальная щетинка редуцирована; вторая, третья, шестая, седьмая развиты, голые не несут видоизменений, четвертая и пятая щетинки наиболее длинные, снабжены шипиками.

Рострум небольшой, изогнутый, треугольный, несет пару сенсилл в дистальной части.

Антеннула 6-сегментная, несколько укороченная. Второй, третий и шестой сегменты несут характерные массивные вооруженные шипы. Эстетаски на четвертом и шестом сегментах. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [5]; [2 + эстетаск]; [1]; [11 + эстетаск].

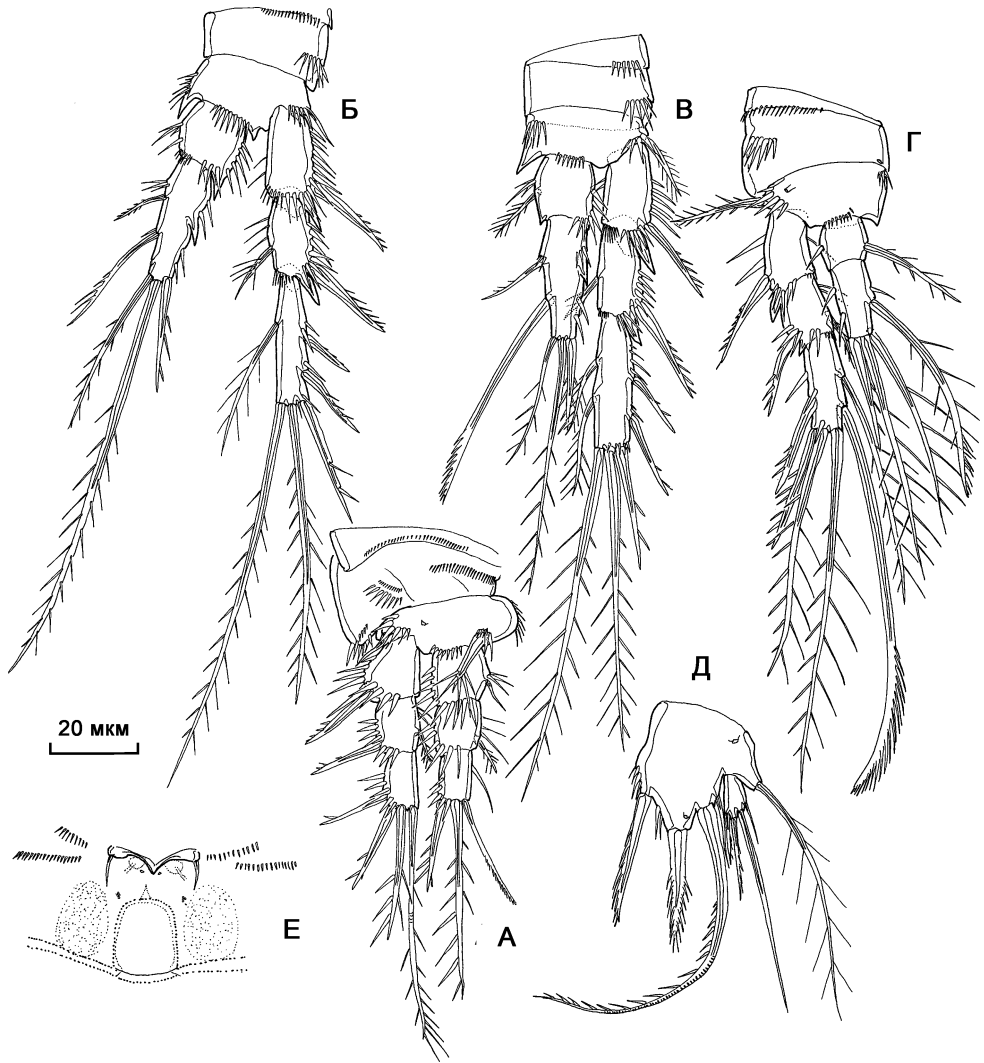


Рис. 5.123. *Vibriopsyllus curviseta* sp. n., самка: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — P5; Е — генитальное поле.

Антенна. Кокса крупная, вооружена 2 рядами шипиков. Исходная сегментация аллобазиса представлена хорошо выраженным утончением кутикулы, аллобазис несет несколько длинных шипиков на внутренней стороне и две мелких рудиментарных щетинки. Экзоподит 1-сегментный, несет 3 щетинки, Эндоподит несет ряды шипиков, 2 латеральных шипа, 3 субтерминальных шипа, 2 геникулирующих щетинки.

Мандибула. Кокса массивная, гнатобаза несет 1 мощный зуб с рядом небольших отростков, 1 небольшой слегка раздвоенный зуб и 2 щетинки. *Pars incisiva* хорошо выражен, смещен к краю гнатобазы. Мандибулярный шупик 2-сегментный, рудиментарный экзоподит представлен единственным шипом, вооруженным ши-

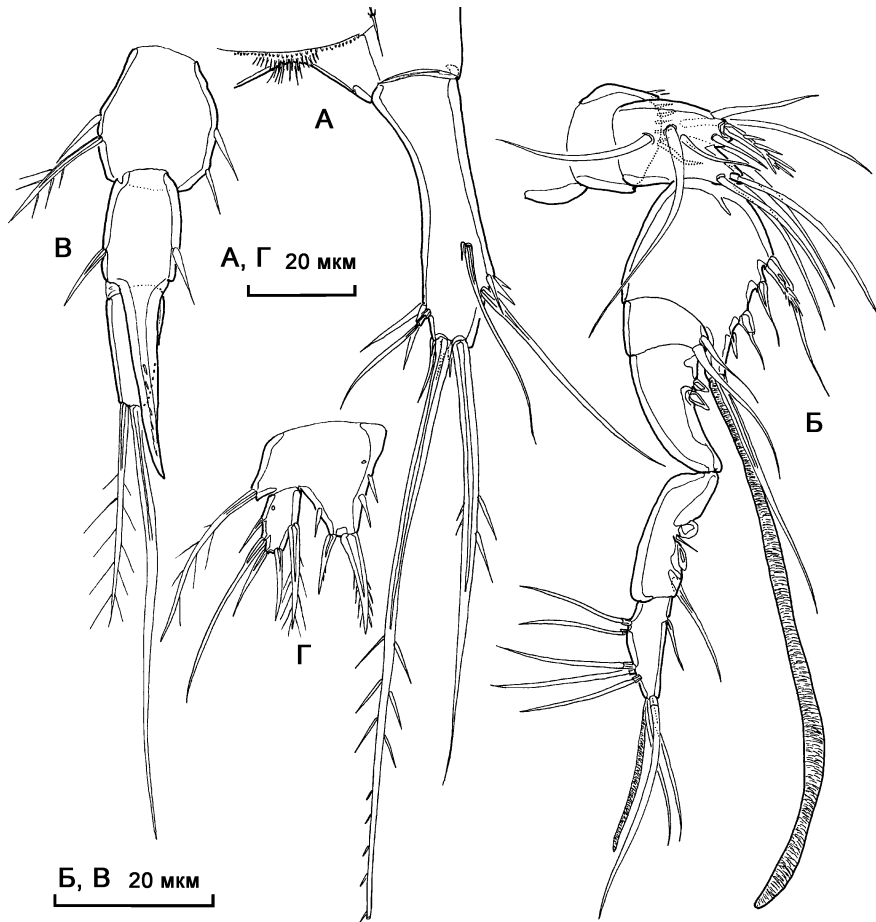


Рис. 5.124. *Vibriopsyllus curviseta* sp. n., самка: А — фуркальная ветвь; самец: Б — антенула; В — эндоподит P3; Г — P5.

пиками. Базис несет 2 мощных шипа. Эндоподит 1-сегментный, несет 1 внешнюю и 2 терминальных щетинки.

Максиллула. Прекокса с мощным артритом, несущим 7 шипов в двух рядах на терминальной стороне и 2 щетинки на передней стороне. Кокса небольшая, несет ряд шипиков и цилиндрический эндит снабженный 2 щетинками и рядом шипиков. Базис удлинённый цилиндрический, с эндитом, вооруженным 4 щетинками и рядом шипиков. Экзоподит представлен единственной щетинкой, эндоподит имеет вид небольшой лопасти, несущей пару щетинок.

Максилла. Синкокса имеет 2 эндита, несущих по 3 шипа каждый и несколько рядов шипиков. Базис несет коготь и 2 щетинки при его основании. Эндоподит рудиментарный 1-сегментный с 3 щетинками.

Максиллипеда. Синкокса несет 1 щетинку, расположенную на небольшом выросте. Базис овальный, несет 3 ряда шипиков. Эндоподит представлен мощным когтем, несущим крупные шипики.

Первая пара ног. Ветви 3-сегментные, сами ветви и их сегменты имеют примерно равную длину. Терминальные щетинки не имеют выраженного геникулирующего строения.

Вторая–четвертая пара ног. Прекоксые широкие, треугольные, вооруженные рядом шипиков, коксы крупные широкие. Базисы несут по внешней щетинке и внутреннему треугольному отростку. Первый и второй сегменты экзоподитов несут мощные треугольные отростки во внешних углах. Эндоподиты 2-сегментные, второй сегмент эндоподитов P2–P3 имеет выраженное подразделение на исходные сегменты, несет треугольный отросток с внешней стороны.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.022	1.1.220
Вторая пара ног	0.1.123	0.221
Третья пара ног	0.1.223	1.221
Четвертая пара ног	0.1.222	1.121

Пятая пара ног. Базиэндоподит несет внешнюю базальную щетинку, лопасть эндоподита с 2 внутренними вооруженными шипами, 1 характерной крупной, серповидно изогнутой, вооруженной шипиками, щетинкой и 1 короткой внешней щетинкой. Крупные поры расположены у основания конечности и на лопасти эндоподита. Экзоподит небольшого размера, несет 4 щетинки.

Шестая пара ног. Входит в состав генитального поля, представлена парой сближенных пластинок, несущих по единственной щетинке каждая.

Самец. Половой диморфизм в антеннуле, третьей паре и пятой парах ног и в генитальной сегментации.

Антеннула 7-сегментная. Геникуляция между 5-м и 6-м сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [11]; [5 + эстетаск]; [2]; [2]; [4]; [9 + эстетаск].

Эндоподит третьей пары ног 3-сегментный, второй сегмент несет на передней стороне дистальный треугольный отросток. Также второй сегмент вооружен внутренней щетинкой и крупным внешним шипиком. Третий сегмент эндоподита с 2 щетинками.

Пятая пара ног отличается от таковой самки значительно меньшими размерами, наличием 2 шипов на лопасти базиэндоподита и 5 щетинками на экзоподите.

Обсуждение. *Vibriopsyllus curviseta* sp. n. по своему строению явно принадлежит к группе мелких, обитающих преимущественно на поверхности ила, гарпактикоид, относимых то к Cletodidae, то к Canthocamptidae, и часто рассматривавшихся как «недостающее звено» между этими двумя семействами (см. Huys, Thistle, 1989). Среди представителей этой группы новый род, очевидно, в наибольшей степени родственен *Hemimesochra clavularis* Sars, 1920. Сходство заключается в: а) строении пятой пары ног, почти идентичной у этих двух видов, с экзоподитом небольшого размера, вооруженным 4 щетинками и лопастью базиэндоподита с 4 щетинками, из которых вторая снаружи исключительно крупная; б) наличии 6-сегментной антеннулы; в) строении антенны с хорошо выраженным подразделением аллобазиса и 1-сегментным экзоподитом с 3 щетинками; г) строении максиллулы с экзоподитом, представленным 1 и эндоподитом — 2 щетинками; д) максилле с 2 эндитами. При таком уровне сходства, в первую очередь, на уровне пятой пары ног, данные гарпактикоиды имеют не менее разительные отличия в строении плавательных конечностей (3-сегментный эндоподит P1 у *Vibriopsyllus* gen. n. и 2-сегментный у

Hemimesochra, 6 щетинок на втором сегменте эндоподита P3 у *Vibriopsyllus* gen. n. и 7 щетинок у *Hemimesochra*) и фурки. Таким образом, род *Vibriopsyllus* gen. n. является отдельным родом гарпактикоид, сестринской группой к роду *Hemimesochra* (синапоморфией этих родов является строение пятой пары ног).

Этимология. Вид назван по строению второй внешней щетинки пятой пары ног, крупной и изогнутой.

Распространение. Вид известен только из типового местообитания: Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, губа Ругозерская, Еремеевский порог, мористая сторона о. Мал. Еремей, глубина 10 м, грунт — ракуша.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, губа Ругозерская, о. Мал. Еремей (66°33' с.ш., 33°07' в.д.), сублитораль.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 2 стеклах (Har146, Har147): A1, A2, Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har146); P1 – P4, уросома (Har147). Аллотип ♂ расчленен также на 2 стеклах (Har148, Har149): A1, A2, Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har148); P1 – P4, уросома (Har149). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

Род *Mesochra* Боекк, 1865

Mesochra pygmaea (Claus, 1863)

Рис. 5.125А,Б.

Dactylopus pygmaeus Claus, 1863: 127, рис. XVII (3).

Mesochra pygmaea Боекк, 1864: 276; Lang, 1948: 944, 945, рис. 369 (1), 370; Численко, 1967: 167, 168, рис. 64.

Длина тела самки 280–320 мкм.

Ширина фурки примерно в 1,5 раза превосходит длину.

Антеннула 6-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.1.120
Вторая пара ног	0.1.123	1.221
Третья пара ног	0.1.223	1.221
Четвертая пара ног	0.1.223	1.221

Пятая пара ног. Базиэндоподит и экзоподит несут по 5 щетинок.

Распространение. Побережье Европы от Белого до Черного моря, Канарские и Бермудские острова, атлантическое побережье Северной Америки. Литоральный эпибентосный вид.

Mesochra lilljeborgi Боекк, 1865

Рис. 5.125В,Г.

Mesochra lilljeborgi Боекк, 1864: 275; Lang, 1948: 946, рис. 369 (2), 371; Численко, 1967: 168, рис. 65.

Длина тела самки 600–620 мкм, самца — 460–510 мкм.

Длина фурки несколько превосходит ширину.

Антеннула 7-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.022	1.120
Вторая пара ног	0.1.123	1.221
Третья пара ног	0.1.223	1.221
Четвертая пара ног	0.1.223	1.221

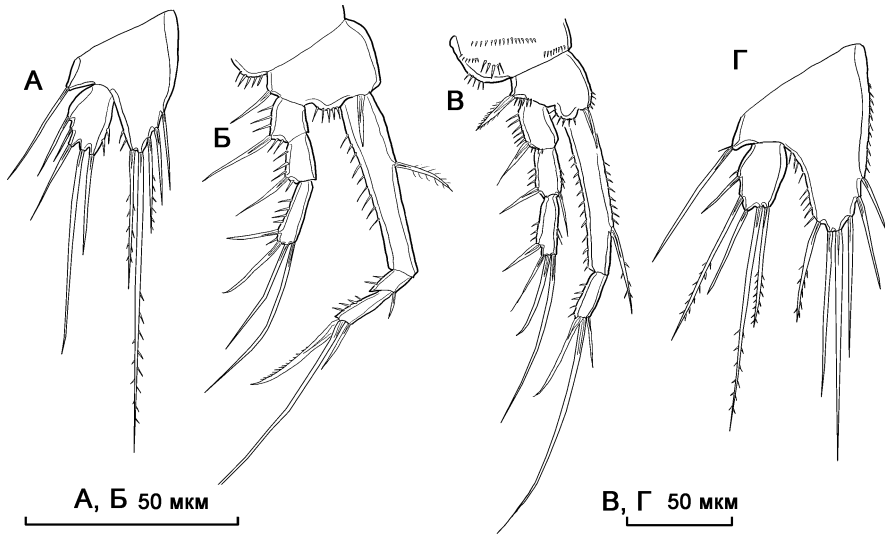


Рис. 5.125. *Mesochra pygmaea* (Claus, 1863), самка: А — P5; Б — P1; *Mesochra lilljeborgi* Воеск, 1865: В — P13; Г — P5 (по Численко, 1967).

Базие́ндоподит пятой пары ног с 6 щетинками, экзоподит несут 5 щетинок.

Распространение. Побережье Европы от Белого до Черного моря, атлантическое побережье Северной Америки. Литоральный эпибентосный вид.

Mesochra rapiens (Schmeil, 1894)

Рис. 5.126–5.128.

Arsteinia rapiens Schmeil, 1894: 348.

Canthocamptus hirticornis T. Scott, 1895: 244, рис. IX.

Mesochra rapiens Chappuis, 1932: 426; Lang, 1948: 947–948, рис. 372.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело длиной 535 мкм. Кутикула гладкая, вооружение сегментов тела представлено рядами крупных шипиков на вентральной стороне абдоминальных сегментов и многочисленными рядами мелких шипиков на дорзо-латеральных сторонах сегментов торакса и двух первых сегментов абдомена. Подразделение генитального двойного сегмента хорошо выражено. Нухальные органы расположены на цефалотораксе (1 пара), двух первых торакальных сегментах (по 1 пара), на вентральной стороне задней половины генитального двойного сегмента и на следующем за ним сегменте (по 1 непарному). Копулятивная пора генитального поля смещена назад от оснований шестой пары ног. По бокам от копулятивной поры располагаются ситовидные поры, каждая состоит из 4 мелких пор. Рострум треугольный, отделен от цефалоторакса.

Фуркальные ветви конические, длина в 1,35 раза больше ширины.

Антеннула 7-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [6]; [2 + эстетаск]; [1]; [2]; [9 + эстетаск].

Мандибулярный щупик 1-сегментный, с 4 щетинками.

Первая пара ног с 3-сегментными ветвями. Эндоподит-1 удлинненный (длина в 3,17 раза больше ширины), несколько короче экзоподита.

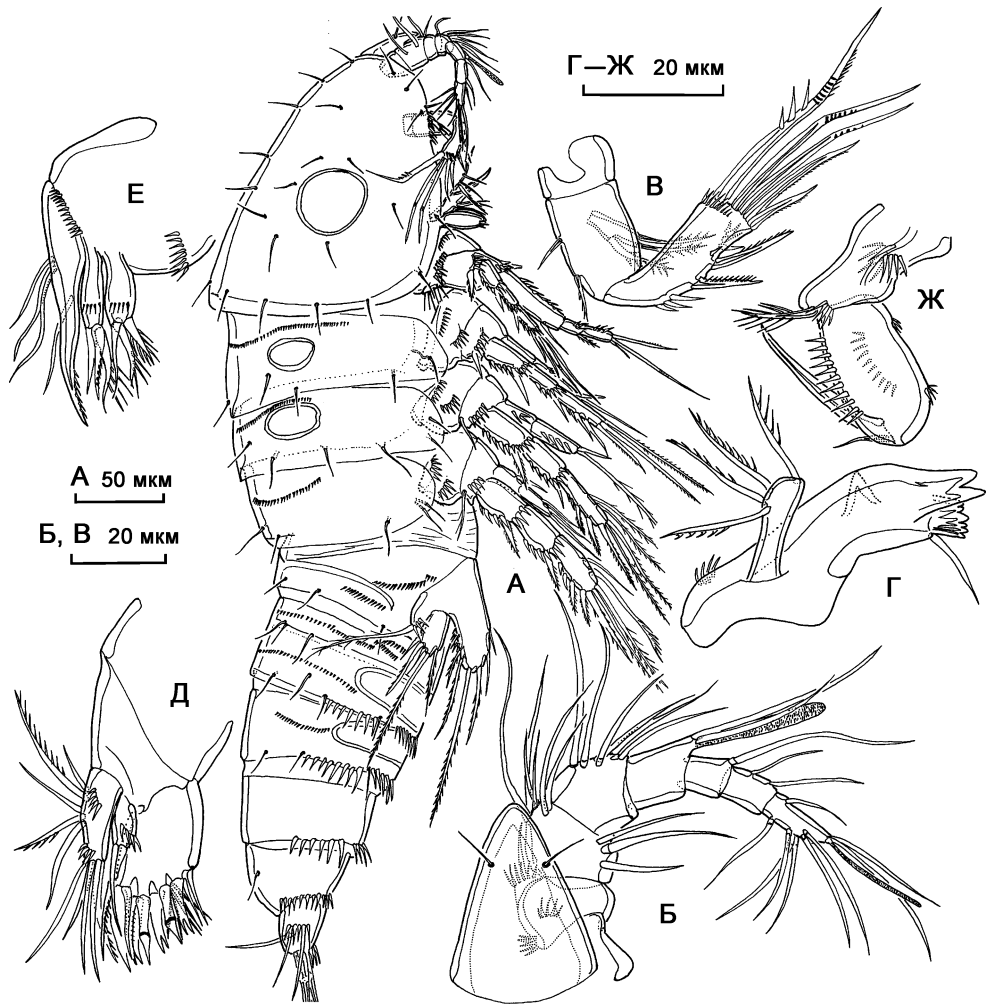


Рис. 5.126. *Mesochra rapiens* (Schmeil, 1894), самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.022	1.1.120
Вторая пара ног	0.1.123	1.221
Третья пара ног	0.1.223	1.311
Четвертая пара ног	0.1.223	1.221

Пятая пара ног. Базисэндоподит несет 6, экзоподит — 5 щетинок.

Самец. Половой диморфизм в антеннуле, третьей паре и пятой парах ног и в генитальной сегментации.

Антеннула 10-сегментная. Геникуляция между 7-м и 8-м сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [8]; [8]; [2]; [7 + эстетаск]; [0]; [2]; [0]; [0]; [8 + эстетаск].

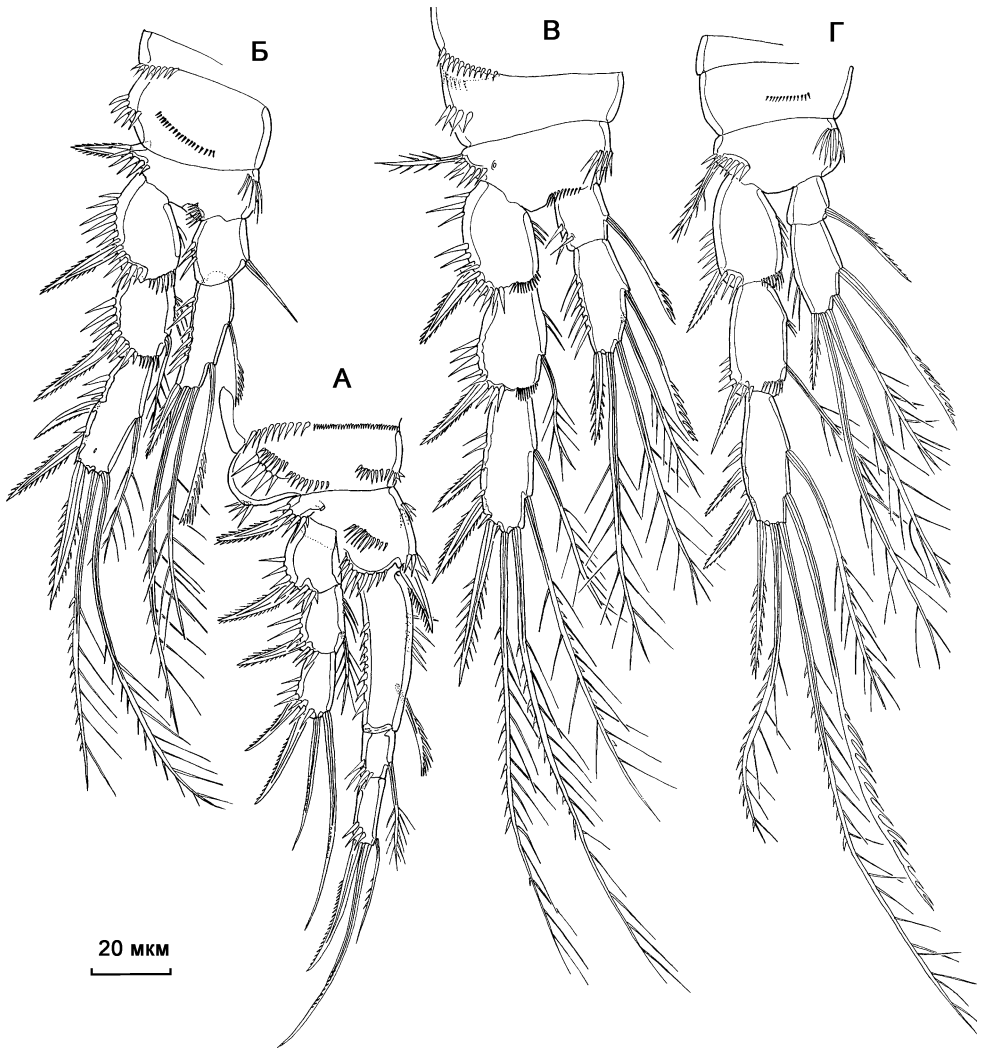


Рис. 5.127. *Mesochra rapiens* (Schmeil, 1894), самка: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4.

Эндоподит третьей пары ног 3-сегментный, второй сегмент несет на внутренней стороне отросток, изогнутый на переднюю сторону третьего сегмента. Также второй сегмент несет щетинку на передней поверхности. Третий сегмент эндоподита с 2 щетинками. Экзоподит-3 третьей пары ног несколько укороченный по сравнению с таковым самки.

Пятая пара ног отличается от таковой самки значительно меньшими размерами, наличием 3 шипов на лопасти базиэндоподита и 4 щетинками на экзоподите.

Распространение. Побережье Европы, Япония; в Белом море найдена в эстуарии р. Черная. Литоральный эпибентосный вид, встречается в местах с заметным опреснением.

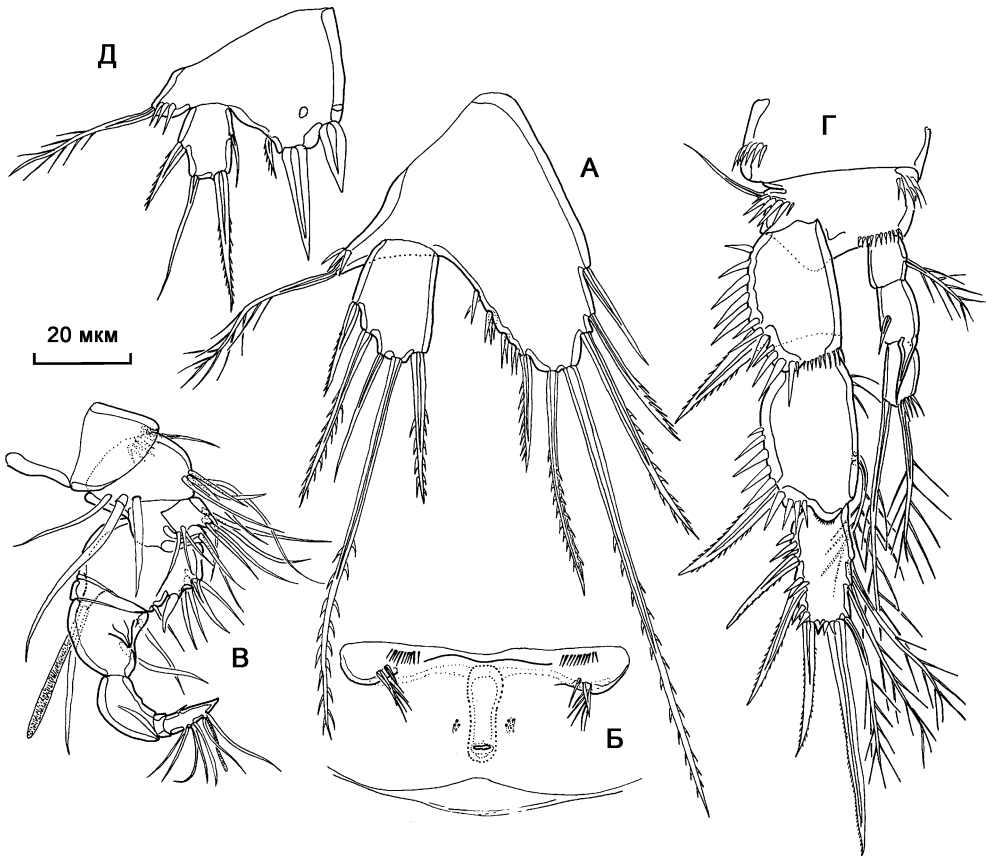


Рис. 5.128. *Mesochra rapiens* (Schmeil, 1894), самка: А — P5; Б — генитальное поле; самец: В — антеннула; Г — P3; Д — P5.

Mesochra inconspicua (T. Scott, 1899)

Рис. 5.129–5.130.

Canthocamptus inconspicuus T. Scott, 1899: 380, таб. XIV.

Mesochra inconspicua Gurney, 1927: 539; Lang, 1948: 949, рис. 373.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело длиной 540 мкм. Кутикула гладкая, вооружение сегментов тела представлено рядами шипиков на вентральной стороне генитального двойного и следующего за ним сегмента. Подразделение генитального двойного сегмента хорошо выражено. Копулятивная пора генитального поля сильно смещена назад от оснований шестой пары ног. По бокам от копулятивной поры располагаются ситовидные поры, каждая состоит из 4 мелких пор. Рострум треугольный, нечетко отделен от цефалоторакса.

Фуркальные ветви конические, длина в 3,25 раза больше ширины.

Антеннула 6-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [9 + эстетаск]; [1]; [2]; [9 + эстетаск].

Первая пара ног. Ветви 3-сегментные. Эндоподит-1 удлинненный (длина в 5,4 раза больше ширины), незначительно превосходит по длине весь экзоподит.

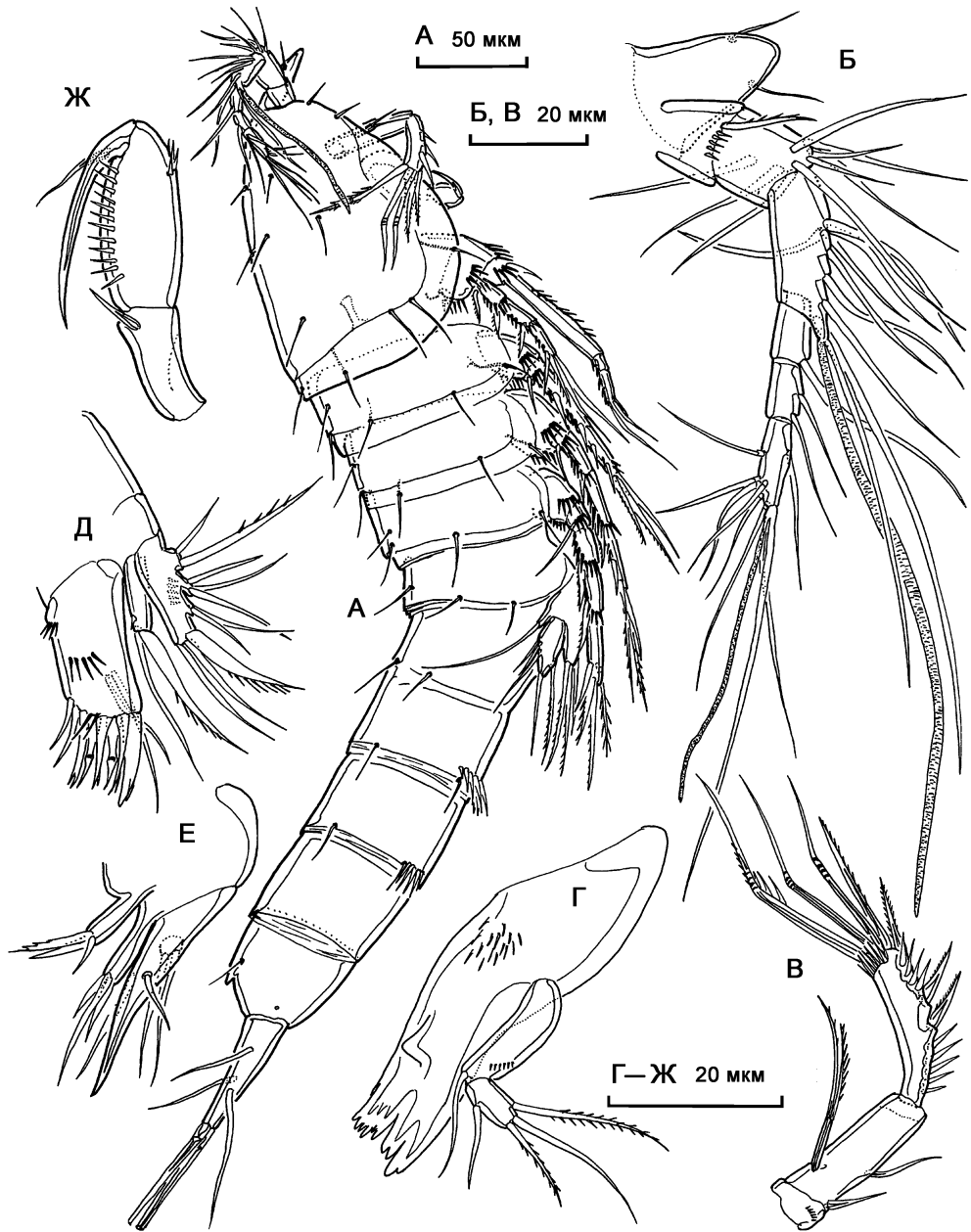


Рис. 5.129. *Mesochra inconspicua* (T. Scott, 1899), самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.1.120
Вторая пара ног	0.1.123	1.120
Третья пара ног	0.1.223	1.221
Четвертая пара ног	0.1.223	1.221

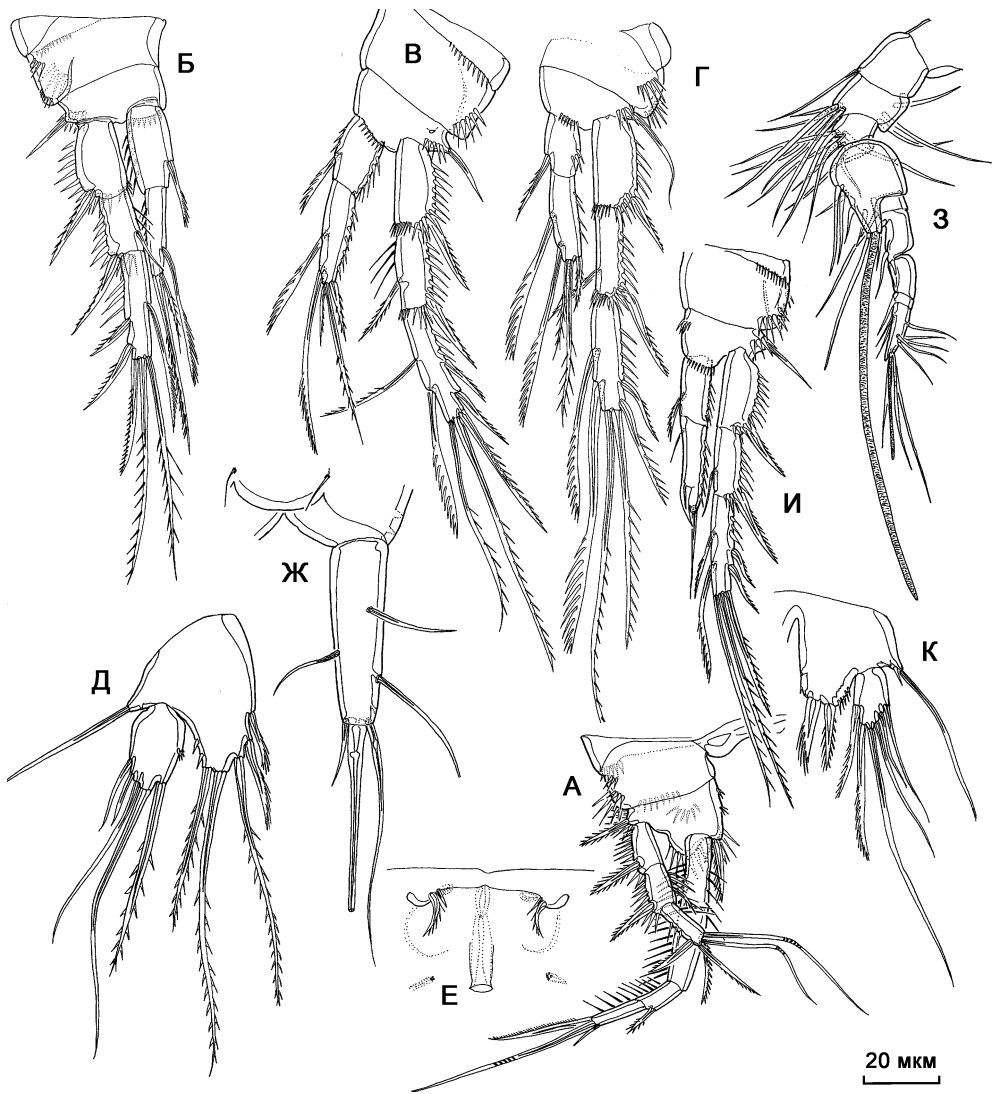


Рис. 5.130. *Mesochra inconspicua* (T. Scott, 1899), самка (А–Ж), самец (3–К): А — P1; Б — P2; В, И — P3; Г — P4; Д, К — P5; Е — генитальное поле; Ж — фуркальная ветвь; 3 — антеннула.

Пятая пара ног. Базиэндоподит и экзоподит несут по 5 щетинок.

Самец. Половой диморфизм в антеннуле, эндоподитах третьей пары ног, пятой паре ног и в генитальной сегментации.

Антеннула 10-сегментная. Геникуляция между 7-м и 8-м сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [6]; [2]; [8 + эстетаск]; [1]; [3]; [0]; [1]; [10 + эстетаск].

Эндоподит третьей пары ног 2-сегментный, второй сегмент несет на внутренней стороне треугольный отросток, изогнутый на переднюю сторону сегмента. Также второй сегмент несет сетулу в проксимальной части внутренней стороны и терминальную щетинку.

Пятая пара ног отличается от таковой самки меньшими размерами, медианным срастанием базиэндоподитов пары, только 2 щетинками на лопасти базиэндоподита и 6 щетинками на экзоподите.

Исследованные экземпляры *M. inconspicua* имеют большое сходство с типовым описанием этого вида в форме каудальных ветвей, общей форме и вооружению пятой пары ног, строению первой пары ног. Отличие заключается в строении антеннулы, которая в типовом описании 7-сегментная, у беломорских экземпляров антеннула 6-сегментная (два последних сегмента не разделены). Возможно, Т. Скотт имел дело с экземпляром аномального строения или ошибочно интерпретировал детали строения антеннулы — у большинства остальных видов *Mesochra* эти сегменты не разделены.

Распространение. Побережье Шотландии, Северной Германии. В Белом море найден в Кандалакшском заливе (южная сторона п-ова Киндо, нижняя литораль, слабозаиленный песок). Вид обитает в эпибентосе и интерстициали.

Mesochra oligochaeta sp. n.

Рис. 5.131–5.132.

Описание. Длина тела равна 315 мкм. Кутикула гладкая, вооружение сегментов тела представлено рядами шипиков на вентральной стороне абдоминальных сегментов. Подразделение генитального двойного сегмента хорошо выражено. Копулятивная пора генитального поля широкая, расположена между основаниями шестой пары ног, ситовидных пор на генитальном поле не наблюдается. Рострум треугольный, отделен от цефалоторакса, помимо 2 сенсилл, снабжен порой в средней части.

Длина фуркальных ветвей незначительно меньше ширины, все щетинки хорошо развиты, четвертая и пятая длинные, снабжены шипиками.

Антеннула 6-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [6 + эстетаск]; [1]; [2]; [9 + эстетаск].

Антенна. Кокса небольшая, вооружена рядом шипиков. Исходная сегментация аллобазиса не выражена, аллобазис несет 2 внутренних щетинки. Эндоподит с 2 внутренними и 1 терминальным шипами и 4 геникулирующими щетинками. Экзоподит 1-сегментный с 2 щетинками.

Мандибула. Кокса массивная, гнатобаза несет 1 длинный зуб, группу крупных соединенных вместе зубов, конический шип и щетинку. *Pars incisiva* небольшой, треугольный. Мандибулярный щупик 2-сегментный, базис с 1, эндоподит с 4 щетинками.

Максиллула. Артрит прекокссы с 8 шипами. Кокса с цилиндрическим эндитом, вооруженным 2 щетинками. Базис удлинённый, цилиндрический, с эндитом, вооруженным 4 щетинками. Экзоподит и эндоподит объединены с базисом, представлены 1 и 2 щетинками, соответственно.

Максилла. Синкокса несет 2 эндита, с 3 шипами каждый. Аллобазис преобразован в коготь, несущий 2 щетинки при основании. Эндоподит 1-сегментный с 3 щетинками.

Максиллипеда. Синкокса с 1 щетинкой. Базис эллиптический, несет 2 ряда шипиков. Эндоподит представлен невооруженным когтем.

Первая пара ног. Ветви 3-сегментные. Эндоподит-1 удлинненный (длина в 8,5 раза больше ширины), в 1,3 раза превосходит по длине экзоподит.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.022	1.1.120
Вторая пара ног	0.1.123	0.121
Третья пара ног	0.1.223	0.221
Четвертая пара ног	0.1.223	1.221

Пятая пара ног. Базисэндоподит и экзоподит несут по 5 щетинок.

Самец. Половой диморфизм в антеннуле, эндоподитах третьей пары ног, пятой паре ног и в генитальной сегментации.

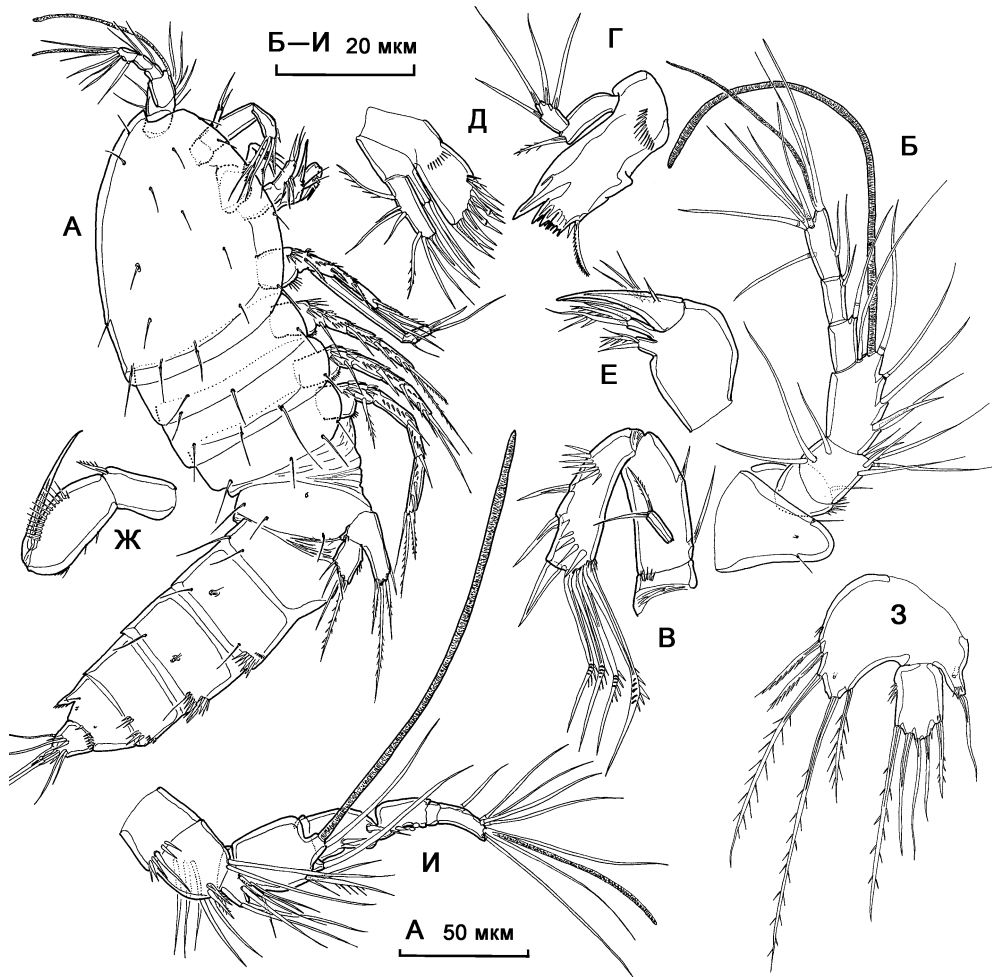


Рис. 5.131. *Mesochra oligochaeta* sp. n., самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда; З — P5; И — антеннула.

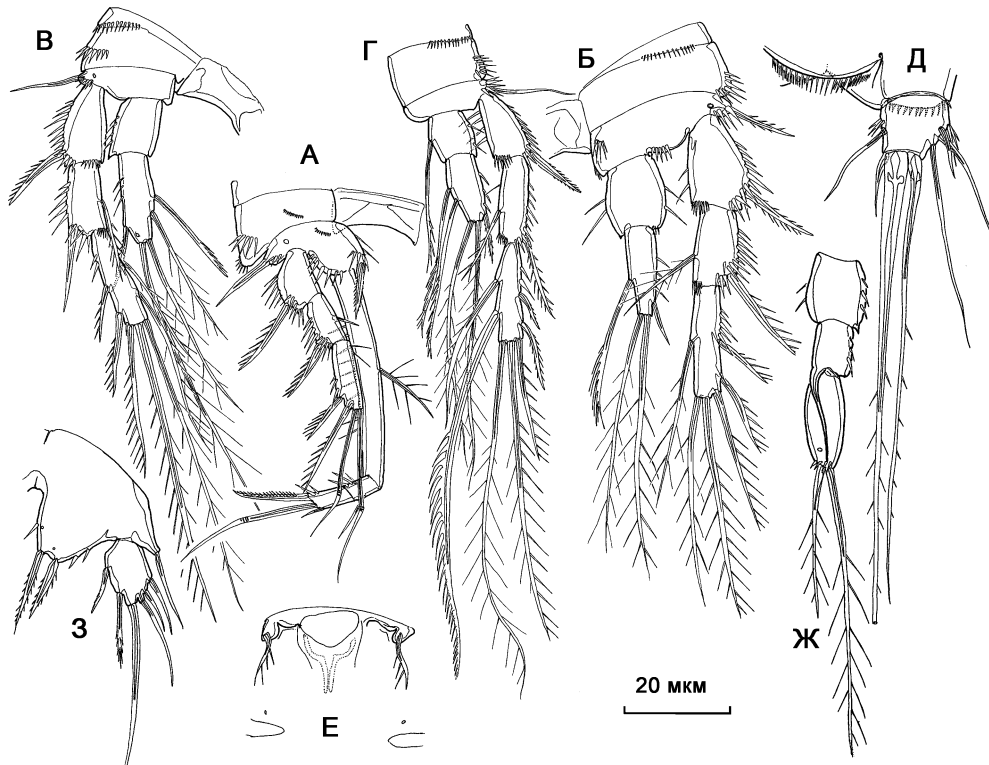


Рис. 5.132. *Mesochra oligochaeta* sp. n., самка (А–Е), самец (Ж, 3): А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — фуркальная ветвь; Е — генитальное поле; Ж — эндоподит P3; 3 — P5.

Антеннула 9-сегментная. Геникуляция между 6-м и 7-м сегментами. Эстетаск на четвертом сегменте крайне длинный. Формула вооружения антеннулы: [1]; [7]; [7]; [4 + эстетаск]; [1]; [2]; [3]; [0]; [8 + эстетаск].

Эндоподит третьей пары ног 3-сегментный, второй сегмент несет на внутренней стороне длинный отросток, изогнутый на переднюю сторону третьего сегмента. Третий сегмент с 2 терминальными щетинками.

Пятая пара ног отличается от таковой самки меньшими размерами, медианым срастанием базиэндоподитов пары, только 2 щетинками на лопасти базиэндоподита и 6 щетинками на экзоподите.

Обсуждение. Новый вид крайне сходен с *Mesochra schmidti* Mielke, 1974 в строении пятой и первой пар ног и фуркальных ветвей, но отличается отсутствием внутренних щетинок на эндоподитах-1 третьей пары ног и наличием 3 внешних щетинок на экзоподитах-3 второй-четвертой пар ног.

Распространение. Вид известен только из типового местообитания: Белое море, Кандалакшский залив, губа Ругозерская, мористая сторона о. Малый Еремей, глубина 10 м, грунт — ракуша.

Этимология. Вид назван по строению эндоподитов плавательных ног с редуцированным вооружением на их первых сегментах.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, губа Ругозерская, о. Мал. Еремей (66°33' с.ш., 33°07' в.д.), сублитораль.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 4 стеклах (Har150 – Har153): A1, A2 (Har150); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har151); P1 – P4 (Har152); уросома (Har153). Аллотип ♂ расчленен на 3 стеклах (Har154 – Har156): A1, A2, Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har154); P1 – P4 (Har155); уросома (Har156). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Шишова РАН.

Род *Itunella* Brady, 1896

Itunella muelleri (Gagern, 1922)

Рис. 5.133.

Paramoraria muelleri Gagern, 1922: 61, рис. 1–13.

Itunella muelleri Gagern, 1924: 334, рис. 3.

Длина тела самки 700–850 мкм, самца 650–750.

Антеннула 7-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.120
Вторая пара ног	0.1.121	021
Третья пара ног	0.1.121	021
Четвертая пара ног	0.1.121	021

Строение конечностей исследованных экземпляров совпадает с рисунками Л.Л. Численко (1967). Рисунок генитального поля также соответствует рисунку Численко (учитывая различие в технике исполнения); ситовидные поры на генитальном поле отсутствуют. Два найденных в смывах с фукусов около Беломорской биологической станции МГУ экземпляра обладают аномальным строением фуркальных ветвей — все щетинки фуркальной ветви имеют вид коротких шипов. Учитывая идентичное с остальными особями строение тела и конечностей, следует полагать, что это не отдельный вид *Itunella*, а именно морфологическая аномалия.

Распространение. Побережье Европы от Белого до Черного моря. Вид достаточно эврибионтен, отмечается на заиленных грунтах, реже в фитали (на фукоидах) и в интерстициали, как правило на литорали.

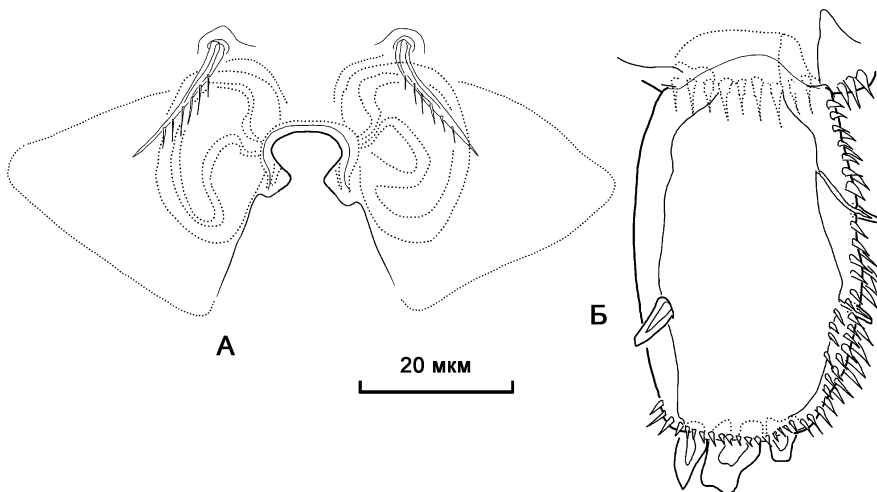


Рис. 5.133. *Itunella muelleri* (Gagern, 1922), самка: А — генитальное поле; Б — фуркальная ветвь.

5.10.5. *Cylindropsyllidae* Sars, 1909 *sensu stricto*

Диагноз. Отряд Harpacticoida. Тело удлинённое цилиндрическое. Генитальный двойной сегмент, как правило, без следов исходной сегментации, реже со слабыми хитиновыми утолщениями на дорзальной стороне. Оперкулум на дорзальной стороне анального сегмента небольшой, полукруглый, лишен вооружения у взрослой стадии. Половой диморфизм в антеннулах, пятой паре ног, шестой паре ног, генитальной сегментации. Характерный половой диморфизм в базисах (отросток у основания эндоподита) и экзоподитах второй пары ног, эндоподитах третьей пары ног (на втором или третьем сегментах находится как правило, внутренний или передний вырост, гомологичный внешней щетинке эндоподита самки). Также может присутствовать диморфизм в эндоподитах второй пары ног, экзоподитах третьей пары ног, эндоподитах четвертой пары ног.

Антеннулы удлинённые, 5–7-сегментные у самок, 7–9-сегментные у самцов. Экзоподит антенны 1-сегментный с 1–2 щетинками. Мандибулы с 1-ветвистым 1- или 2-сегментным щупиком. Максиллулы с полностью объединёнными с базисом эндоподитом и экзоподитом. Синкокса максиллы с 2 эндитами, эндоподит максиллы 1-сегментный или полностью объединён с аллобазисом. Максиллипеда может быть редуцирована до небольшой невооружённой треугольной лопасти, если не редуцирована то синкокса несет 0–1 щетинку, базис без щетинок, эндоподит с 1 длинным когтем.

Первая пара ног с 3-сегментным экзоподитом и 2-сегментным эндоподитом, внешний шип на экзоподите-2 может отсутствовать, экзоподит-3 с 2 шипами и 2 геникулирующими щетинками. Эндоподит-1 несет внутреннюю щетинку, эндоподит-2 с 2 геникулирующими и 1 короткой простой щетинками. Вторая–четвертая пары плавательных ног с трехсегментными экзоподитами и 1–2 сегментными эндоподитами.

Пятая пара ног у обоих полов не срастается медианно, каждая нога из пары представлена цельной пластинкой, несущей, как максимум, 8 щетинок. Копулятивная пора находится между пластинками шестой пары ног или смещена назад. Морские, свободноживущие.

Типовой род *Cylindropsyllus* Brady, 1880.

Обсуждение. В результате ревизии, проведенной П. Мартинесом Арбицу и Г. Моура (Martinez Arbizu, Moura, 1994), *Cylindropsyllidae* перестало существовать, так как подсемейство *Cylindropsyllinae*, содержащее типовой род *Cylindropsyllus*, было перенесено в *Canthocamptidae* на основании характера полового диморфизма в эндоподитах третьей пары ног и строения генитального поля. Однако, приведенный выше обзор эволюции полового диморфизма в эндоподите третьей пары ног, не позволяет сближать *Cylindropsyllidae* и *Canthocamptidae* на основании этого признака.

Строение генитального поля исследованных беломорских *Stenocaris gracilis* не имеет признаков сходства со строением генитальных полей *Canthocamptidae*. Копулятивная пора не смещена дистально и не образует копулятивной трубки. В генитальной области тела части самок наблюдается непарная полость, содержащая спермии. Такое строение семяприемников не соответствует предполагаемому для *Cylindropsyllinae* и *Canthocamptidae* положению парных семяприемников под основаниями шестой пары ног (Moura, Pottek, 1998). У исследованных беломорских экземпляров *Vermicaris pontica* копулятивная пора слабо смещена дистально. Положение копулятивной поры рода *Willemsia* не определено, она не смещена дистально, и, возможно, парная (Huys, Conroy-Dalton, 1993). Положение и строение

копулятивной поры сильно варьирует внутри *Cylindropsyllidae*, ситовидные поры отсутствуют у беломорских экземпляров *Cylindropsyllus ibericus*, других видов *Cylindropsyllus* (Huys, 1988a) и *Boreopontia* (Huys, Conroy-Dalton, 1993) (возможно, имеет место вторичная редукция).

Таким образом, учитывая сборный характер *Canthocamptidae* (Por, 1998; Moura, Pottek, 1998), следует рассматривать подсемейство *Cylindropsyllinae* не в составе *Canthocamptidae*, а как самостоятельное семейство *Cylindropsyllidae sensu stricto*, что предлагается также рядом авторов (Huys et al., 1996; Boxshall, Halsey, 2004). Также самостоятельное положение *Cylindropsyllidae* подтверждается строением исследованных науплиусов *Stenocaris gracilis*, имеющих уникальный для науплиусов гарпактикоид 3-частный лабрум и сильно развитые хватательные эндоподиты антенн.

Применение метода филогенетической систематики к классификации *Cylindropsyllidae*

Данные, полученные при изучении беломорских экземпляров видов *Stenocaris gracilis*, *S. intermedia*, *Vermicaris pontica*, *V. minuta*, *Evansula belomorensis*, *Cylindropsyllus ibericus* показывают:

а) неприменимость использования ряда признаков для выделения таксонов. Так например сегментация ног, использовавшаяся как важный признак при выделении родов *Stenocaropsis*, *Stenocaris*, *Boreopontia*, подвергается внутривидовой изменчивости у беломорских *Stenocaris gracilis*.

б) гомологию диморфных образований на эндоподитах третьей пары ног самцов различных видов.

в) разнообразие строения генитальных полей в пределах семейства.

Также в последние десять лет был описан ряд новых родов *Cylindropsyllidae* (*Willemsia*, *Navalonia*, *Selenopsyllus*), что позволяет провести анализ родственных отношений различных групп *Cylindropsyllidae* с использованием метода филогенетической систематики.

Список апоморфных и плезиоморфных состояний признаков *Cylindropsyllidae*

1. Экзоподиты пятой пары ног самки: с 5–6 щетинками (pl) — менее чем с 4 щетинками (ap).
2. Эндоподиты пятой пары ног самки: с 3 щетинками (pl) — с 1 (иногда модифицированной) щетинкой (ap).
3. Третий сегмент эндоподита третьей пары ног самца: хорошо выражен, отделен (pl) — не отделяется от предшествующего сегмента (ap).
4. Исходная сегментация аллобазиса антенны: хорошо выражена (pl) — практически не представлена (ap).
5. Эндоподит четвертой пары ног: несет 4 щетинки (pl) — несет 1–2 щетинки (ap).
6. Первый сегмент мандибулярного щупика: несет щетинку (pl) — без щетинки (ap).
7. Третий сегмент экзоподита второй пары ног: с 2 внешними щетинками (pl) — с 1 внешней щетинкой (ap).
8. Третий сегмент экзоподита третьей пары ног: с 2 внешними щетинками (pl) — с 1 внешней щетинкой (ap).
9. Третий сегмент экзоподита четвертой пары ног: с 2 внешними щетинками (pl) — с 1 внешней щетинкой (ap).

10. Экзоподит максиллулы: представлен 2 щетинками (pl) — представлен 1 щетинкой (ap).
11. Шестая пара ног самца: слабо асимметричная, одна из пластинок прирастает к сегменту, расположена на заднем крае сегмента (pl) — сильно асимметричная, обе пластинки свободны, смещена в среднюю часть сегмента (ap).
12. Шестая пара ног самки: несет вооружение (pl) — вооружение отсутствует (ap).
13. Отросток эндоподита третьей пары ног самца: занимает проксимальное положение, третий сегмент выражен, расположен терминально (pl) — занимает терминальное положение, третий сегмент представлен щетинкой на задней стороне отростка (ap).
14. У самца антеннулярный сегмент, следующий за несущим эстетаск сегментом: свободен (pl) — сливается с несущим эстетаск сегментом (ap).
15. Щетинки на передней поверхности артрита максиллулы: развиты 2 щетинки (pl) — развита 1 щетинка или отсутствуют (ap).
16. Мандибулярный щупик: 2-сегментный (pl) — 1-сегментный (ap).
17. Первый и второй сегменты экзоподита второй пары ног самца: свободные (pl) — срastaются (ap).
18. Внутренняя щетинка на эндоподите второй пары ног самки: имеется (pl) — отсутствует (ap).
19. Синкокка максиллипеды: со щетинкой (pl) — без щетинки (ap).
20. Эндоподит второй пары ног самца: терминально вооружен (pl) — без вооружения (ap).
21. Экзоподит антенны: несет 2 щетинки (pl) — несет 1 щетинку (ap).
22. Второй сегмент эндоподита первой пары ног: с короткой третьей щетинкой (pl) — без третьей щетинки (ap).
23. Эндит базиса максиллулы: представлен 2 группами щетинок, по 4 и 2 щетинки (pl) — представлен 2 группами щетинок, 4 и 1 щетинки (ap).
24. Эндит базиса максиллулы: представлен 2 группами щетинок (pl) — представлен 1 группой с 3 щетинками (ap).
25. Внешняя щетинка базиса первой пары ног: имеется (pl) — отсутствует (ap).
26. Внутренняя щетинка базиса первой пары ног: имеется (pl) — отсутствует (ap).
27. Эндоподит второй пары ног самки терминально: несет 2 щетинки (pl) — несет 1 щетинку (ap).
28. Внутренняя (по происхождению) щетинка среднего (по происхождению) сегмента эндоподита третьей пары ног самца: имеется (pl) — отсутствует (ap).
29. Максиллипеды: развитые (pl); редуцированные (ap).
30. Эндоподит первой пары ног: не удлинённый (короче экзоподита) (pl) — удлинённый, хватательный (ap).
31. Базис второй пары ног самца: несет небольшой бугорок (pl) — несет крупный крючковидный отросток (ap).
32. Внутренняя терминальная щетинка третьего сегмента экзоподита второй пары ног самца: слабо модифицирована (pl) — сильно модифицирована (ap).
33. Первый (по происхождению) сегмент эндоподита третьей пары ног самца: свободен (pl) — срastaется со вторым сегментом (ap).
34. Эндоподит третьей пары ног самки терминально несет: 2 щетинки (pl) — 1 щетинку (или лишен щетинок) (ap).

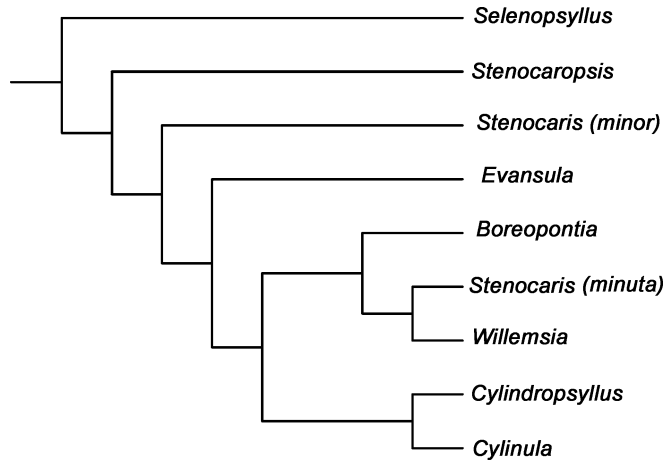


Рис. 5.134. Кладограмма
Cylandropsyllidae.

Принимая во внимание специфический характер ряда признаков, приводим отдельное обсуждение этих признаков.

1) Строение пятой пары ног. У всех Cylandropsyllidae ноги пятой пары представляют собой единые пластинки, несущие до 8 щетинок. Но происхождение этих пластинок, вероятно, различно. У копепода III ноги пятой пары закладываются как нерасчлененные пластинки с выраженной двулопастностью. У *Evansula* внутренняя лопасть на этой стадии несет 2 неотчлененных щетинки, внешняя — 1 щетинку (кроме щетинки базиса). Далее у *Evansula* на внутренней лопасти появляется 1 щетинка и на внешней — 3 щетинки, нога вытягивается и лопастность утрачивается. При сравнении с другими видами *Evansula*, родами *Selenopsyllus*, *Cylandropsyllus* максимальное количество щетинок на внутренней лопасти получается равным 3, на внешней — 4. У копепода III *Stenocaris gracilis* внутренняя лопасть пластинки пятой пары ног несет 1 бугорок, внешняя — 1 щетинку (кроме щетинки базиса); у копепода IV внутренняя лопасть у обоих полов также имеет вид бугорка, внешняя лопасть самки несет 6 щетинок, самца — 4 щетинки. У копепода V внутренняя лопасть также имеет вид бугорка, внешние лопасти у обоих полов несут по 6 щетинок. У самки взрослой стадии внутренняя лопасть образует пальцевидный отросток, у самца редуцируется, внешняя лопасть у обоих полов несет 6 щетинок. Таким образом, единые пластинки пятой пары ног *Stenocaris* образованы преимущественно экзоподитом (апоморфия), максимальное количество щетинок на котором равно 6 (плезиоморфия); единые пластинки пятой пары ног *Evansula*, *Cylandropsyllus*, *Cylinula*, *Boreopontia*, *Selenopsyllus*, *Stenocaropsis* образованы как эндо, так и экзоподитом, несущим максимум 3 (плезиоморфия) и 4 (апоморфия) щетинки, соответственно. У родов *Selenopsyllus*, *Stenocaropsis*, *Cylandropsyllus*, *Cylinula* у самца внутренняя лопасть несет 1 щетинку (апоморфия), у родов *Boreopontia* и *Evansula* количество щетинок пятой пары ног самца и самки одинаково (плезиоморфия). *Vermicar* gen.n. и *Willemsia* демонстрируют как редукцию щетинок на экзоподите (до 1–4), так и редукцию вооружения эндоподита (до 0–1). Самки и самцы *Vermicar pontica* несут по 2 щетинки на каждой из пластинок пятой пары ног; половой диморфизм в строении пятой пары ног у этого вида практически не выражен.

2) Строение шестой пары ног самца. У родов *Vermicariss* gen.n. и *Willemsia* шестая пара ног самца сильно асимметрична, полностью отчленена от сегмента и смещена вперед, так что ее основания находятся в средней части сегмента (рис. 5.148B). Такой характер строения шестой пары ног не характерен для *Cylindropsyllidae* и близких семейств и позволяет предполагать монофилию группы *Vermicariss* и *Willemsia*.

3) Половой диморфизм в строении второй пары ног. Синапоморфией *Cylindropsyllidae* является наличие полового диморфизма в строении экзоподита-3 и базиса второй пары ног, хотя у *Evansula* он практически не выражен. Реже видоизменяются также эндоподиты, экзоподит-1, экзоподит-2, прекокса и интеркоккальный склерит второй пары ног.

4) Строение генитального поля. Многие семейства гарпактикоид (*Ameiridae*, *Leptopontiidae*, *Leptastacidae*, *Canthocamptidae*) предположительно характеризуются наличием непарной копулятивной поры, расположенной на средней линии тела и парных семяприемников, расположенных около оснований шестой пары ног. Трактовка положения семяприемников *Canthocamptidae* и некоторых *Cylindropsyllidae* в последнее время претерпела значительные изменения (Moura, Pottek, 1998). Традиционно семяприемниками считались сильно хитинизированные почковидные структуры, расположенные по бокам копулятивной трубки (Боруцкий, 1952; Martinez Arbizu, Moura, 1993), однако в последней работе авторы указывают на отсутствие сперматозоидов в этих структурах и считают семяприемниками слабо выделенные мешковидные образования под основаниями шестой пары ног, не подтверждая это подробными рисунками или гистологическими данными. У исследованных беломорских экземпляров *Cylindropsyllus* и *Evansula* сперматозоиды не наблюдались ни в одних структурах в области генитального поля. Учитывая расположение семяприемника у *Stenocaris gracilis* (непарная полость в средней части тела), можно предположить подобное строение и для других *Cylindropsyllidae*. Структуры, принимаемые за семяприемники в работе Moura & Pottek (1998) могут являться железами, расположенными около оснований шестой пары ног у *S. gracilis*.

Исследование генитального поля особей *Leptomesochra* с прикрепленным сперматофором также не позволило выявить расположения семяприемников, возможно, большинство рисунков семяприемников ошибочно, так как определения локализации сперматозоидов у оплодотворенных самок не производится.

У других отрядов *Copepoda* строение семяприемных структур подробно изучено для некоторых семейств *Calanoida* (Barthelemy et al., 1998), у надсемейства *Centropagoidea* парные семяприемники также отсутствуют, сперматозоиды сохраняются в непарном генитальном атриуме (Barthelemy et al., 1998).

Определить полярность признаков, полученных при исследовании генитального поля, сложно по причине отсутствия подробных гистологических данных о его строении. Большинство *Cylindropsyllidae* (*Selenopsyllus*, *Boreopontia*, *Evansula*, *Stenocaropsis*, *Cylindropsyllus*, *Cylinula*) имеют структуру генитального поля, типичную для *Canthocamptinae*, *Orthopsyllidae*, *Cristacoxidae* в виде широкой копулятивной поры, расположенной на дистальном конце направленной назад копулятивной трубки, снабженной на проксимальном конце парой сильно хитинизированных почковидных образований. Такая структура генитального поля чрезвычайно консервативна в указанных группах. Роды *Stenocaris*, *Vermicariss* gen.n., и *Willemsia* характе-

ризуются отличной структурой генитального поля, миграция копулятивной поры назад и, как следствие, копулятивная трубка, отсутствуют.

5) Строение полового диморфизма в эндоподитах третьей пары ног. Все *Cylindropsyllidae* характеризуется наличием полового диморфизма в эндоподитах третьей пары ног. У родов *Selenopsyllus*, *Boreopontia*, *Evansula*, *Stenocaropsis*, *Cylindropsyllus*, *Cylinula* половой диморфизм имеет характерную для *Cantho-camptinae*, *Halocanthocamptinae* и *Orthopsyllidae* форму в виде s-образного выроста на среднем или проксимальном (в случае их срастания) сегменте. Половой диморфизм рода *Stenocaris* имеет отличную структуру, но при исследовании в данной работе развития *S. gracilis* был обнаружен поворот внешнего отростка у копепода V на переднюю сторону и поворот его на внутреннюю сторону у взрослой стадии. Третий сегмент эндоподита при этом не отделяется и представлен единственной щетинкой на задней поверхности отростка. У *Vermicaris pontica* и *Willemsia* диморфный отросток на эндоподите третьей пары ног направлен вперед у взрослой стадии, все сегменты эндоподита при этом срастаются. Разворот диморфного отростка является уникальной чертой, позволяющей объединять роды *Stenocaris*, *Vermicaris* gen. n. и *Willemsia* с остальными *Cylindropsyllidae* и с таксонами *Canthocamptinae*, *Halocanthocamptinae* и *Orthopsyllidae*.

Ключ для определения локальных родов и видов

1. Максиллипеды отсутствуют *Cylindropsyllus ibericus*
- Максиллипеды имеются 2
2. P1 хватательного строения *Evansula*...3
- P1 не имеет хватательного строения, экзоподит и эндоподит примерно равной длины 4
3. Длина тела 700–800 мкм *Evansula incerta*
- Длина тела 300–400 мкм. *Evansula belomorensis* sp. n.
4. Экзоподиты-3 P2–P4 с 1 внешним шипом, длина тела <500 мкм *Vermicaris* gen. n....5
- Экзоподиты-3 P2–P4 с 2 внешними шипами (щетинками), длина тела 800–1000 мкм *Stenocaris*...6
5. Эндоподиты третьей пары ног самки представлены небольшими бугорками, антеннула у обоих полов с 3 перистыми щетинками *Vermicaris pontica*
- Эндоподиты третьей пары ног самки 1-сегментные с терминальной щетинкой, антеннула у обоих полов с 1 перистой щетинкой *Vermicaris minuta*
6. Терминальная фуркальная щетинка имеет вид конического шипа *Stenocaris intermedia*
- Терминальная фуркальная щетинка длинная, без видоизменений *S. gracilis*

Род *Cylindropsyllus* Brady, 1880

Cylindropsyllus ibericus Huys et Willems, 1993

Рис. 5.135–5.136.

Cylindropsyllus ibericus Huys, Willems, 1993: 352–360.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело удлиненное, червеобразное. Длина тела 674 мкм. Кутикула тела и фуркальных ветвей покрыта часто расположенными мелкими порами. Кутикула в области генитального поля лишена пор.

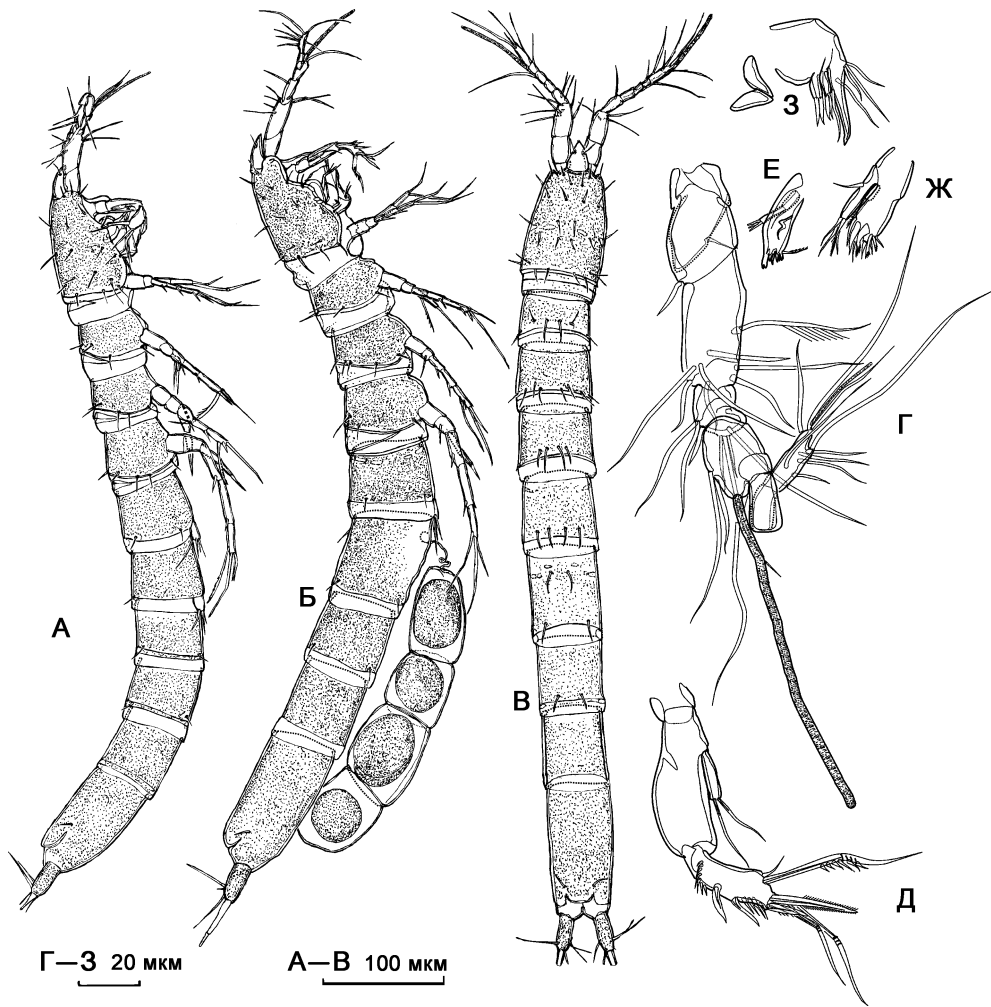


Рис. 5.135. *Cy lindropsyllus ibericus* Huys et Willems, 1993, самец (А, Г), самка (Б, В, Д–З): А, Б — внешний вид, латерально; В — внешний вид, дорзально; Г — антеннула самца; Д — антенна; Е — мандибула; Ж — максиллула; З — максилла и рудименты максиллипод.

Рисунок генитального поля хорошо выражен. Копулятивная пора широкая, расположена на конце длинной копулятивной трубки. Внутри тела у переднего окончания копулятивной трубки расположена пара почковидных структур с сильно хитинизированной кутикулой. Ситовидные поры на генитальном поле не наблюдаются.

Ветви фурки слабобрасходящиеся, субцилиндрические, отношение длины к ширине равно 2,2.

Рострум треугольный, в дистальной трети несет пару сенсилл.

Антеннула 7-сегментная, длинная. Первый сегмент короткий, несет щетинку и ряд шипиков, второй сегмент в 1,5 раза длиннее первого, отношение длины второго сегмента к его ширине 1,8. Формула вооружения антеннулы: [1]; [7]; [4]; [2 + эстетаск]; [1]; [1]; [9 + эстетаск].

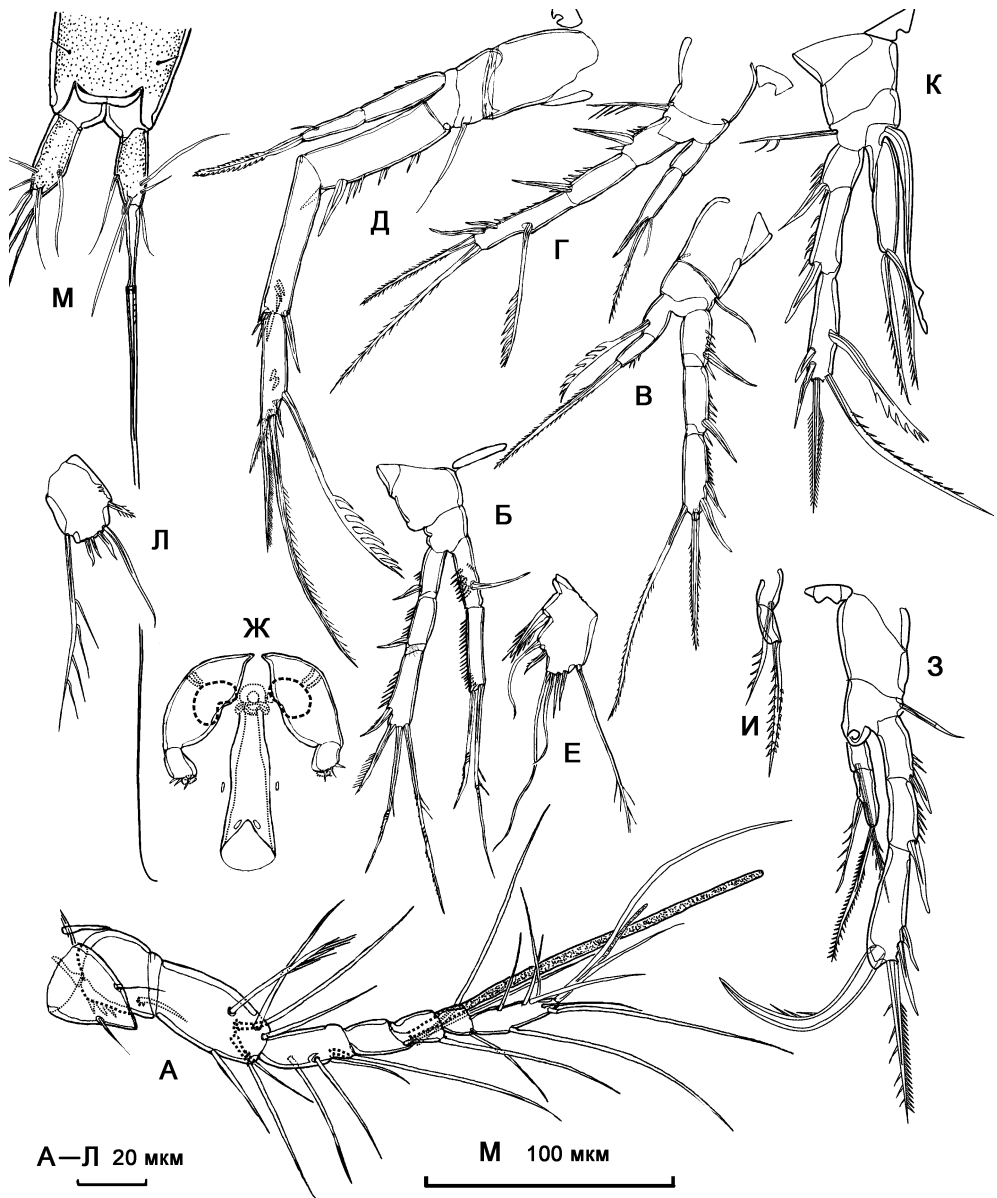


Рис. 5.136. *Cylandropsyllus ibericus* Huys et Willems, 1993, самка (А–Ж), самец (З–М): А — антеннула; Б — P1; В, З — P2; Г, К — P3; Д — P4; Е, Л — P5; Ж — генитальное поле; И — вариант строения эндоподита P2; М — анальный сегмент и фуркальные ветви.

Антенна. Кокса небольшая, квадратная, невооруженная. Аллобазис удлинённый (отношение длины к ширине 2,6), исходная сегментация представлена хитиновой складкой. Экзоподит в 3 раза короче аллобазиса, удлинённый, несет 2 щетинки. Эндоподит в 1,4 раза короче аллобазиса.

Ротовые конечности мелкие, с редуцированным вооружением.

Мандибула. Гнатобаза несет главный двураздельный зуб, 6 мелких зубов и щетинку. Щупик мандибулы 2-сегментный, первый сегмент несет 1 щетинку, второй сегмент несет 3 щетинки терминально.

Максиллула. Прекокса с крупным артритом, несущим 5 голых шипов, 3 гребенчатых шипа и 1 сочлененный шип. Коксэндит небольшой, с 1 оперенным шипом, эндит базиса удлинённый, несет 5 щетинок. Эндоподит полностью объединен с базисом, представлен 1 щетинкой, экзоподит полностью редуцирован.

Максилла. Синкокса округлая, несет 2 эндита, каждый с 2 щетинками, аллобазис несет 2 щетинки и коготь. Эндоподит полностью объединен с аллобазисом, представлен 3 щетинками.

Максиллипеда редуцирована до небольшой треугольной лопасти, без вооружения.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.020
Вторая пара ног	0.0.022	1.010
Третья пара ног	0.0.122	0.021
Четвертая пара ног	0.0.122	0.010

Пятая пара ног. Каждая нога из пары представлена нерасчлененной пластинкой, несущей внешнюю (базальную) щетинку, 4 терминальных щетинки, соответствующие щетинкам экзоподита; на внутренней стороне (соответствующей эндоподиту) 2 щетинки и 1 крупный шип.

Шестая пара ног. Входит в состав генитального поля, представлена парой пластинок, несущих по 3 коротких щетинки каждая.

Самец. Длина тела 643 мкм. Половой диморфизм в строении антеннул, второй, третьей, пятой, шестой парах ног и в генитальной сегментации.

Антеннула 9-сегментная. Первый сегмент короткий, несет 1 щетинку и 3 ряда шпиков. Второй сегмент в 1,4 раза длиннее первого, отношение длины к ширине равно 1,8. Третий сегмент короткий, четвертый представлен коротким полукольцом, несущим 5 щетинок, пятый сегмент слабо вздутый, шестой сегмент представлен слабо хитинизированным полукольцом, седьмой, восьмой, девятый сегменты нормально развиты. Геникуляция между седьмым и восьмым сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [8]; [2]; [5]; [4 + эстетаск]; [0]; [0]; [0]; [9 + эстетаск].

Вторая пара ног. Половой диморфизм в строении базиса и экзоподита-3, прекокса, кокса, эндоподит как у самки. У основания эндоподита базис несет хитинизированный бугорок, отсутствующий у самки; экзоподит-3 удлинённый, несет 2 внешних шипа, терминально оперенную щетинку и длинную изогнутую утолщенную щетинку, несущую несколько шпиков, при основании этой щетинки имеется треугольный отросток.

Третья пара ног. Половой диморфизм в строении эндоподита. Эндоподит 2-сегментный, внутренняя сторона первого сегмента образует длинный отросток, превосходящий по длине весь эндоподит. Второй сегмент удлинённый, несет 2 щетинки терминально.

Пятая пара ног. Каждая нога из пары представлена нерасчлененной квадратной пластинкой, несущей базальную щетинку, 4 щетинки, соответствующие щетинкам экзоподита и 1 оперенный шип, соответствующий шипу эндоподита.

Шестая пара ног асимметричная. Каждая нога из пары представлена цельной пластинкой, отчлененной от туловища, и несущей 3 щетинки, внешняя из которых наиболее длинная и оперена.

Обсуждение. *Cylindropsyllus ibericus* описан по единственному экземпляру самца с побережья Португалии; описание строения ротовых конечностей отсутствует, так как голотип не препаровали (Huys, Willems, 1993). Беломорские экземпляры не имеют отличий от типового описания, что позволяет относить их к этому виду, несмотря на незначительные отличия между видами рода *Cylindropsyllus*.

Распространение. Ранее вид был известен только с побережья Португалии. Обитает в интерстициали.

Род *Evansula* T. Scott, 1906

Evansula incerta (T. Scott, 1892)

Рис. 5.137, 5.138.

Tetragoniceps incertus T. Scott, 1892: 254, таб. XII (1–17).

Evansula incerta Lang, 1948: 1197, илл. 477 (1).

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело длинное, цилиндрическое. Общая длина тела равна 700 мкм. Фуркальные ветви конические, у основания седьмой щетинки располагается крупный треугольный отросток. Все щетинки (включая первую) развиты. Пятая фуркальная щетинка имеет модифицированное, сходное с геникулирующим, строение — проксимальная часть щетинки отделена от дистальной резким изломом.

Антеннула 7-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [6]; [2 + эстетаск]; [1]; [3]; [9 + эстетаск].

Строение антенны и ротовых конечностей сходно с таковым у *E. belomorensis* sp. n.

Первая пара ног отличается от первой пары *E. belomorensis* sp. n. несколько более удлиненным эндоподитом-1 и наличием небольшого когтевидного выроста на окончании эндоподита-2.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.120
Вторая пара ног	0.0.022	110
Третья пара ног	0.0.022	110
Четвертая пара ног	0.0.032	220

Пятая пара ног. Лопасть эндоподита несет 4 щетинки, из которых вторая внешняя наиболее длинная (более чем в 3 раза превосходит остальные). Экзоподит несет 5 щетинок, расположенных в его дистальной части, и несколько рядов длинных шипиков.

Рисунок генитального поля представлен узкой копулятивной порой, несколько смещенной дистально от оснований шестой пары ног. Пластины шестой пары ног с 3 щетинками каждая.

Самец. Длина тела равна 375 мкм. Половой диморфизм в строении антеннул, второй, третьей, пятой и шестой парах ног, фуркальных ветвей и генитальной сегментации.

Антеннула 9-сегментная. Геникуляция между 7-м и 8-м сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [7]; [2]; [7 + эстетаск]; [1]; [1]; [2]; [9 + эстетаск].

Отличительной особенностью беломорских экземпляров является незначительный половой диморфизм в строении фуркальных ветвей: четвертая фуркальная щетинка самца несет с внешней стороны несколько длинных шипиков.

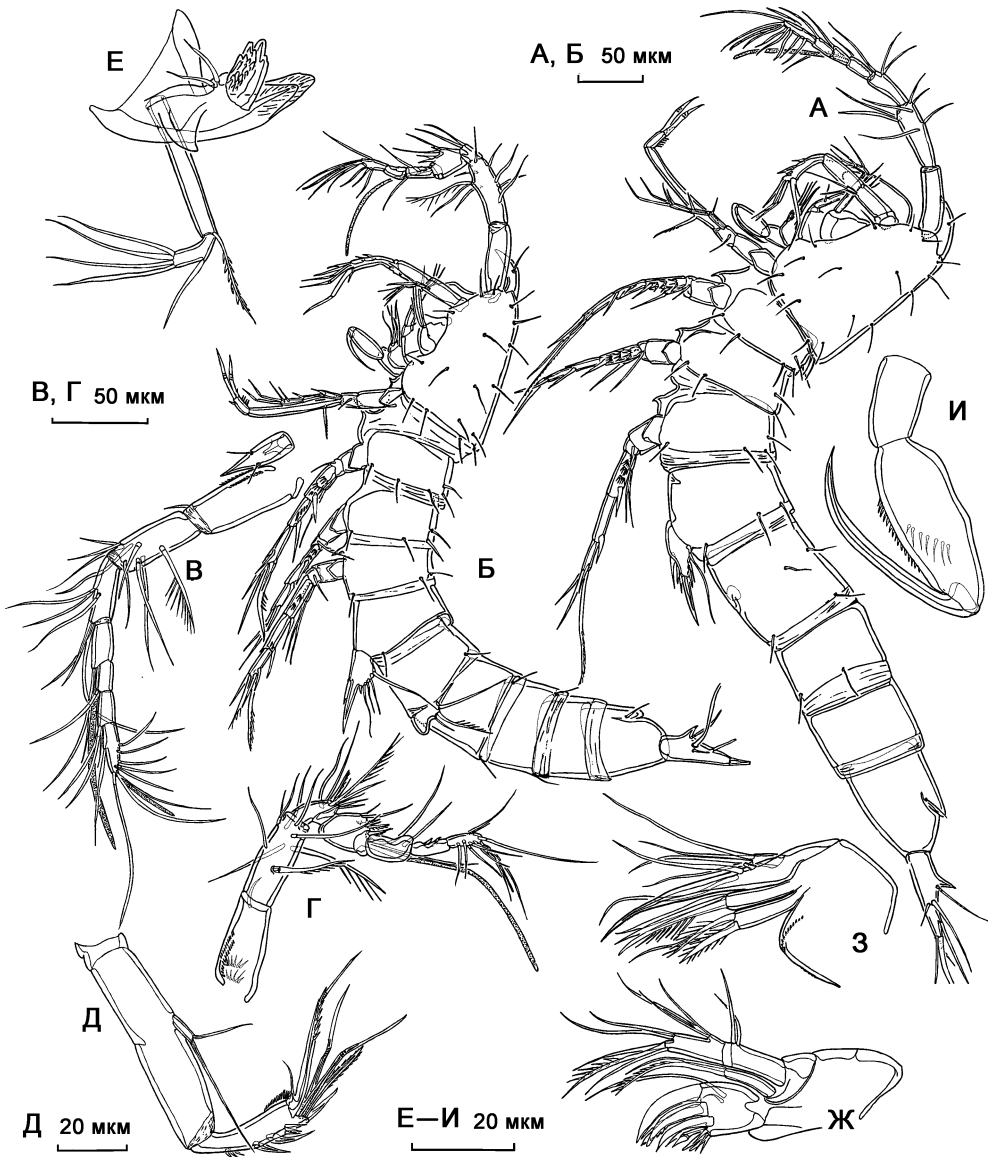


Рис. 5.137. *Evansula incerta* (Т. Скотт, 1892): А — внешний вид самки; Б — внешний вид самца; В — антеннула самки; Г — антеннула самца; Д — антенна; Е — мандибула; Ж — максиллула; З — максилла; И — максиллипеда.

Обсуждение. Строение исследованных экземпляров хорошо согласуется с типовым описанием, заметно отличаясь лишь формой фурки, которая у беломорских экземпляров снабжена мощным отростком у основания седьмой щетинки. Хотя на рисунках Т. Скотта (1892) и Г. Сарса (Sars, 1911) отросток полностью отсутствует, наличие небольшого шиповидного выроста в этом месте фуркальной ветви у *E.*

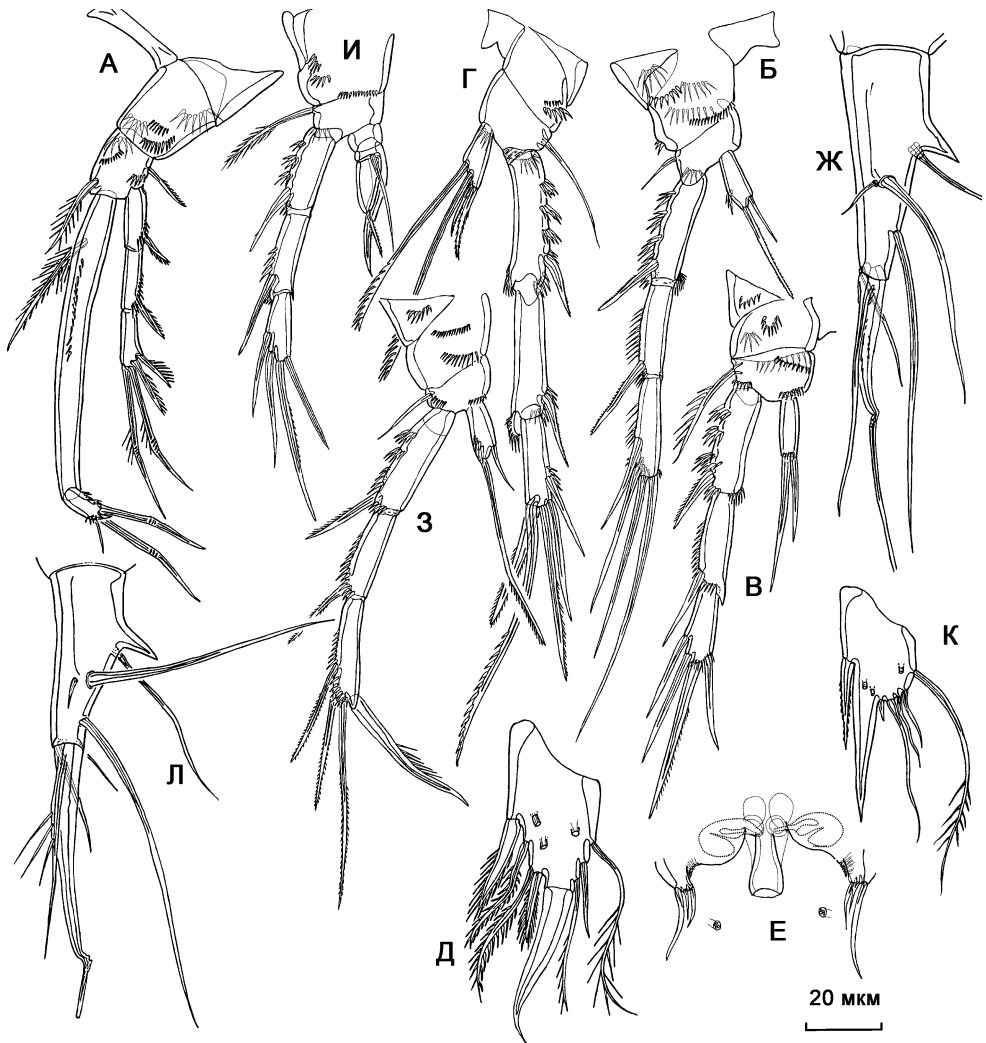


Рис. 5.138. *Evansula incerta* (T. Scott, 1892), самка (А–Ж), самец (З–Л): А — P1; Б, З — P2; В, И — P3; Г — P4; Д, К — P5; Е — генитальное поле; Ж, Л — фуркальная ветвь, латерально.

belomorensis sp. n. и наличие подобного отростка у других *Cylindropsyllidae*, позволяет предполагать, что данный отросток характерен для всех *Evansula*, но степень его выраженности сильно варьирует. Строения пятой пары ног исследованного самца более всего сходно с рисунком Сарса (Sars, 1911).

Распространение. Побережье Северной Европы. Интерстициальный вид.

Evansula belomorensis sp. n.

Рис. 5.139, 5.140.

Описание. Самка. Тело удлинненное цилиндрическое. Длина тела 490 мкм. Рострум удлинненный, с суженным основанием, четко отделен от цефалоторакса, несет пару сенсилл в передней трети. Оперкулум полукруглый, лишен вооружения.

Генитальный двойной сегмент без следов исходной сегментации. Рисунок генитального поля хорошо выражен. Копулятивная пора медиальная, смещена назад, широкая, от нее вперед идет широкая кутикулярная трубка. У переднего конца кутикулярной трубки расположена пара сильно хитинизированных округлых структур. У самок с прикрепленным к копулятивной поре сперматофором в данных структурах не наблюдаются сперматозоиды.

Ветви фурки конические, отношение длины к ширине 1,9. У основания седьмой фуркальной щетинки расположен небольшой треугольный шипик.

Антеннула 7-сегментная, удлинённая. Первый сегмент по длине несколько больше второго, несет 2 ряда шипиков. Отношение длины к ширине первого сегмента 1,9, второго — 2,1. Эстетаски на 4-м и 7-м сегментах. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [5]; [2 + эстетаск]; [1]; [3]; [9 + эстетаск].

Антенна. Кокса небольшая, квадратная, без вооружения. Длина аллобазиса в 3,1 раза больше его ширины, разделение на базис и эндоподит-1 хорошо выражено, представлено перетяжкой. Экзоподит 1-сегментный удлинённый, в 5 раз короче аллобазиса, несет 1 оперенную щетинку терминально и 1 субтерминально. Эндоподит в 1,5 раз короче аллобазиса, дистальный конец эндоподита несет 2 шипа, 2 геникулирующих щетинки и 1 крупную геникулирующую щетинку с рядом шипиков, слитую в основании с тонкой щетинкой. Внутренняя сторона эндоподита с 2 голыми шипами, 2 рядами шипиков, внешняя сторона с 1 рядом шипиков.

Мандибула. Кокса крупная, широкая. Гнатобаза с 2 крупными раздвоенными зубами, 4 меньшими зубами, 1 треугольным шипом, 1 щетинкой. Базис длинный, длина в 6,6 раза больше ширины, эндоподит с 1 внутренней щетинкой и 4 терминальными.

Максиллула. Артрит с 6 крупными шипами, 2 сетулами, 1 щетинкой на передней стороне. Коксэндит с 2 щетинками, базисэндит с 2 группами щетинок, 2 щетинки в проксимальной и 4 в дистальной. Экзоподит и эндоподит объединены с базисом и представлены 2 и 3 щетинкам, соответственно.

Максилла. Синкокса округлая, проксимальный эндит с 3 щетинками, дистальный — с 2 щетинками. Базис несет коготь с рядом шипиков в дистальной части и 2 щетинками у основания, эндоподит с 4 щетинками.

Максиллипеда. Синкокса удлинённая, несет 1 щетинку в дистальной части. Базис удлинённый (длина в 2,8 раза больше ширины), не вооружен. Эндоподит представлен мощным невооруженным когтем, по длине превышающим базис.

Эндоподит первой пары ног 2-сегментный, выраженного хватательного типа. Эндоподит-1 в 1,4 раза длиннее экзоподита и в 5,8 раза эндоподита-2, отношение длины к ширине эндоподита-1 равно 8,3. У основания эндоподит-1 несет внутреннюю оперенную щетинку. Эндоподит-2 несет внешний ряд шипиков, 2 мощные терминальные геникулирующие щетинки и 1 небольшую субтерминальную.

Вторая–четвертая пары ног. Прекокссы хорошо развиты, треугольные, с пучком шипиков. Коксы развиты, с несколькими рядами шипиков.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.120
Вторая пара ног	0.0.022	110
Третья пара ног	0.0.022	110
Четвертая пара ног	0.0.032	220

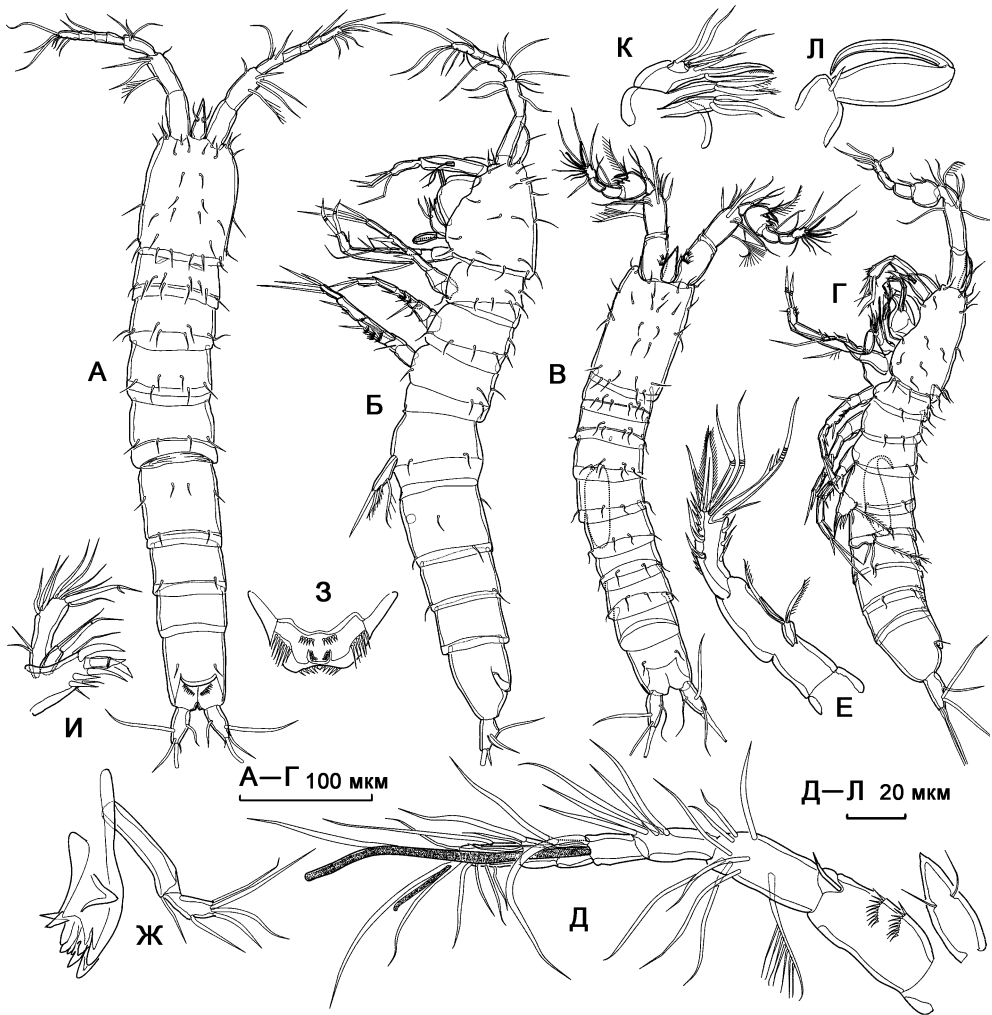


Рис. 5.139. *Evansula belomorensis* sp. n., самка (А, Б, Д–Л), самец (В, Г): А, В — внешний вид, дорзально; Б — внешний вид, латерально; В, Г — внешний вид, дорзально; Д — антеннула; Е — антенна; Ж — мандибула; З — лабрум; И — максиллула; К — максилла; Л — максиллипеда.

Пятая пара ног. Каждая нога из пары представлена треугольной нерасчлененной пластинкой, несущей 1 длинную внешнюю щетинку, соответствующую щетинке базиса, 2 внешних оперенных щетинки, 1 крупную терминальную щетинку, 3 внутренних щетинки, 2 крайние из которых оперенные.

Шестая пара ног входит в состав генитального поля. Каждая нога из пары представлена нерасчлененной пластинкой, несущей по 3 щетинки, внешняя наиболее длинная.

Самец. Длина тела 375 мкм. Половой диморфизм в строении антеннул, второй, третьей, пятой и шестой парах ног и генитальной сегментации.

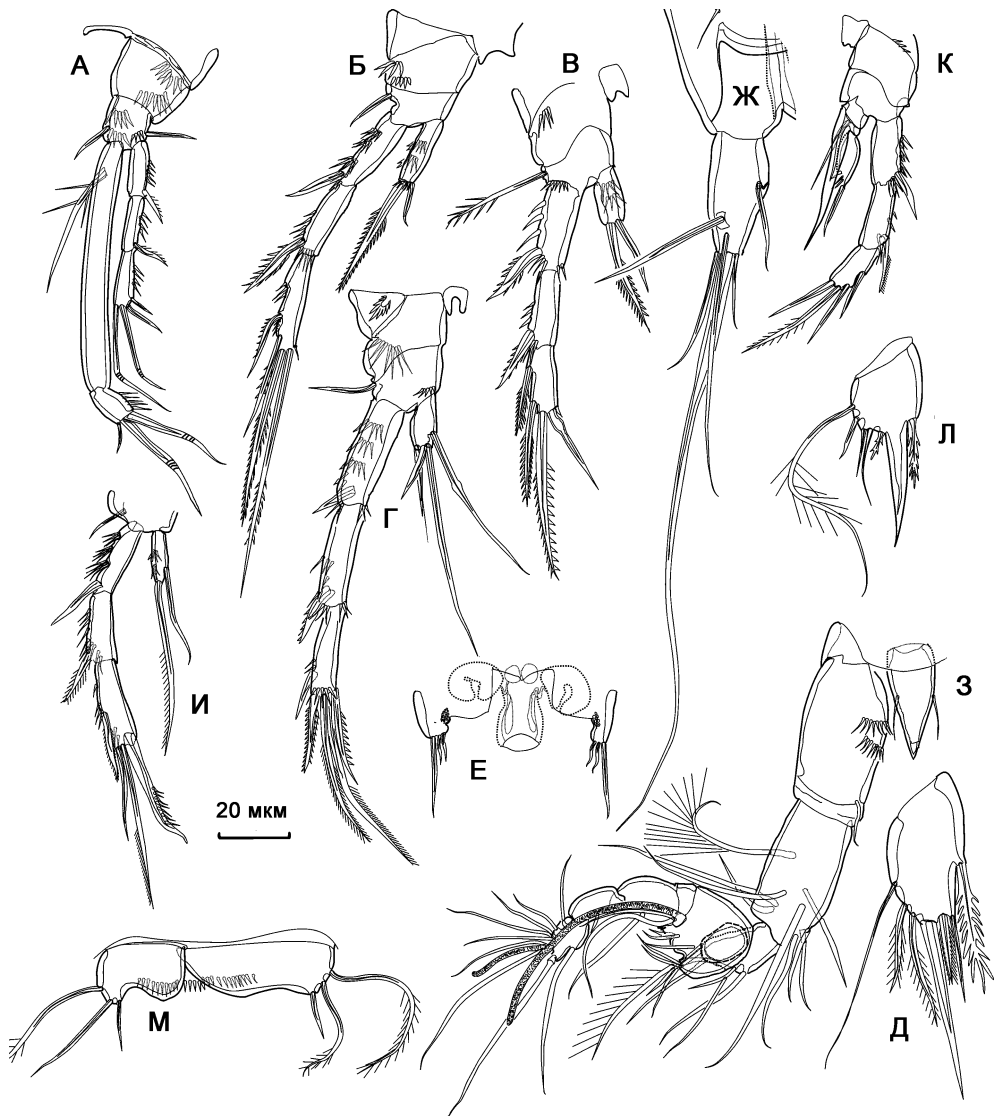


Рис. 5.140. *Evansula belomorensis* sp. n., самка (А–Ж), самец (3–М): А — P1; Б, И — P2; В, К — P3; Г — P4; Д, Л — P5; Е — генитальное поле; Ж — фуркальная ветвь; 3 — антеннула; М — P6.

Антеннула 9-сегментная. Геникуляция между 7-м и 8-м сегментами. Эстетаски на 5-м и 9-м сегментах. Первый сегмент несет пару рядов шипиков. Второй сегмент незначительно короче первого. Отношение длины к ширине первого сегмента 1,7. Отношение длины к ширине второго сегмента 1,8. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [6]; [2]; [7 + эстетаск]; [0]; [1]; [1]; [9 + эстетаск].

Вторая пара ног (рис. 5.140Б). Внутренняя терминальная щетинка последнего сегмента экзоподита укороченная утолщенная, слабо изогнутая дистально, несет ряд шипиков.

Третья пара ног. Экзоподит не видоизменен. Эндоподит трехсегментный. Первый сегмент эндоподита короткий, невооруженный. Второй сегмент эндоподита несет вырост на внутренней стороне, в 1,7 раза превосходящий по длине весь эндоподит и щетинку. Третий сегмент несет терминальную щетинку и ряд шипиков.

Пятая пара ног. Каждая нога из пары представлена нерасчлененной пластинкой, несущей 6 щетинок и шиповидный отросток. С внешней стороны от отростка расположены 4 щетинки, внутренняя из которых оперена и базальная щетинка. С внутренней стороны от отростка расположена 1 оперенная щетинка.

Шестая пара ног слабо асимметричная. Каждая нога из пары представлена слабо двулопастной пластинкой, внешняя лопасть которой несет 3 щетинки, 1 внутреннюю голую и 2 внешние оперенные.

Обсуждение. Род *Evansula* включает 3 вида — *E. incerta*, *E. pygmaea*, *E. arenicola*. Новый вид *E. belomorensis* sp. n. отличается наличием 7 щетинок (включая базальную) на пятой паре плавательных ног самки, у остальных видов щетинок 8, как и у представителей родов *Cylindropsyllus*, *Boreopontia*. Редукция одной из щетинок пятой пары ног является апоморфией данного вида. Кроме того, этот вид имеет наименьший размер внутри рода, приближаясь к нижней границе размера *E. pygmaea* (500–700 мкм). Экземпляры *E. pygmaea*, описываемые Г. Арльтом (Arlt, 1983), характеризуются сходным с *E. belomorensis* sp. n. размером (300–400 мкм) но идентичны по строению пятой пары ног с *E. pygmaea*.

Распространение. Типовое местообитание: Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, северное побережье полуострова Киндо на глубине 10 м, на песчаном грунте, в месте с сильным приливно-отливным течением рядом с Беломорской биологической станцией МГУ. Интерстициальный вид.

Этимология. Название вида представляет собой латинскую транскрипцию русского слова «беломорская», по месту обнаружения этого вида.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, полуостров Киндо (66°32' с.ш., 33°10' в.д.), сублитораль.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 10 стеклах (Har157 – Har166): A1, A2 (Har157, Har158); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har159 – Har162); P1 – P3 (Har163 – Har165); уросома (Har166). Аллотип ♂ расчленен на 11 стеклах (Har167 – Har177): A1, A2 (Har167, Har168); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har169 – Har172); P1 – P4 (Har173 – Har176); уросома (Har177). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

Род *Stenocaris* Sars, 1909

Диагноз: Тело удлиненное, цилиндрическое. Антеннула самки из 6–7 сегментов (эстетаски на 4 и 6–7) сегментах, самца из 7(?)–9 сегментов (эстетаски на 4 и 7 (?) или 9 сегментах). Антенна с аллобазисом, экзоподит 1-сегментный с 2 щетинками. Мандибулярный щупик 2-сегментный, базис несет 1 щетинку, эндоподит несет 5 щетинок. Максиллула с экзоподитом, представленным двумя щетинками и эндоподитом, представленным 3 щетинками, базиэндит с 6 щетинками, коксэндит с 2 щетинками, артрит с 2 щетинками на передней поверхности. Максилла с 2 эндитами, эндоподит представлен 4 щетинками. Максиллипеда развита, синкокка с 1 щетинкой. Эндоподит равен по длине или короче экзоподита, 2-сегментный. Экзоподит

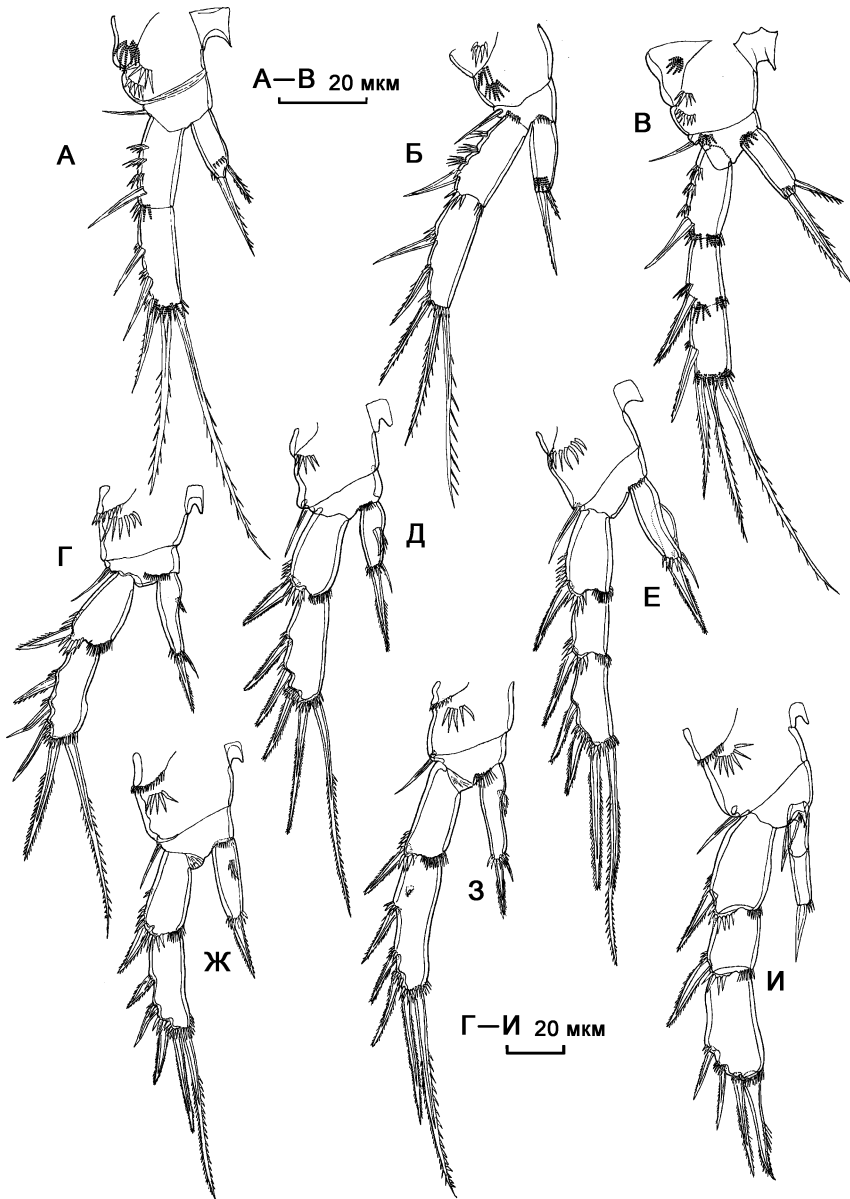


Рис. 5.141. Сравнение развития второй пары ног у *Evansula belomorensis* sp. n. (А–В) и *Stenocaris gracilis* Sars, 1909 (Г–И): А — P2 копеодита III, самки; Б — P2 копеодита IV, самки; В — P2 копеодита V, самки; Г — P2 копеодита III, самки; Д — P2 копеодита IV, самки; Е — P2 копеодита V, самки; Ж — P2 копеодита III, самца; З — P2 копеодита IV, самца; И — P2 копеодита V, самца.

днты второй–четвертой пар ног 3-сегментные, эндоподиты второй–третьей пар ног самки 1- или 2-сегментные, самца — 2-сегментные; четвертой пары ног 2-сегментные у обоих полов.

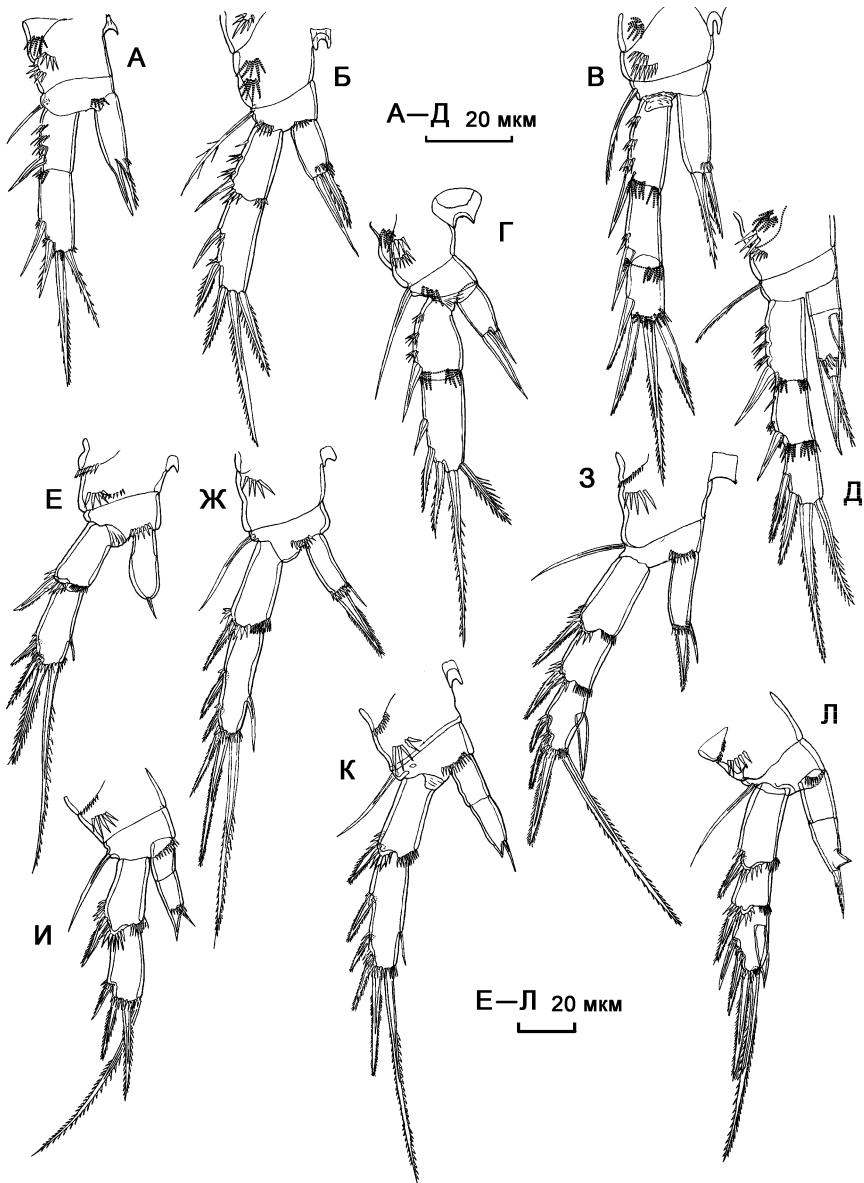


Рис. 5.142. Сравнение развития третьей пары ног у *Evansula belomorensis* sp. n. (А–Д) и *Stenocaris gracilis* Sars, 1909 (Е–Л): А — РЗ копеподита III, самки; Б — РЗ копеподита IV, самки; В — РЗ копеподита V, самки; Г — РЗ копеподита IV, самца; Д — РЗ копеподита V, самца; Е — РЗ копеподита III, самки; Ж — РЗ копеподита IV, самки; З — РЗ копеподита V, самки; И — РЗ копеподита III, самца; К — РЗ копеподита IV, самца; Л — РЗ копеподита V, самца.

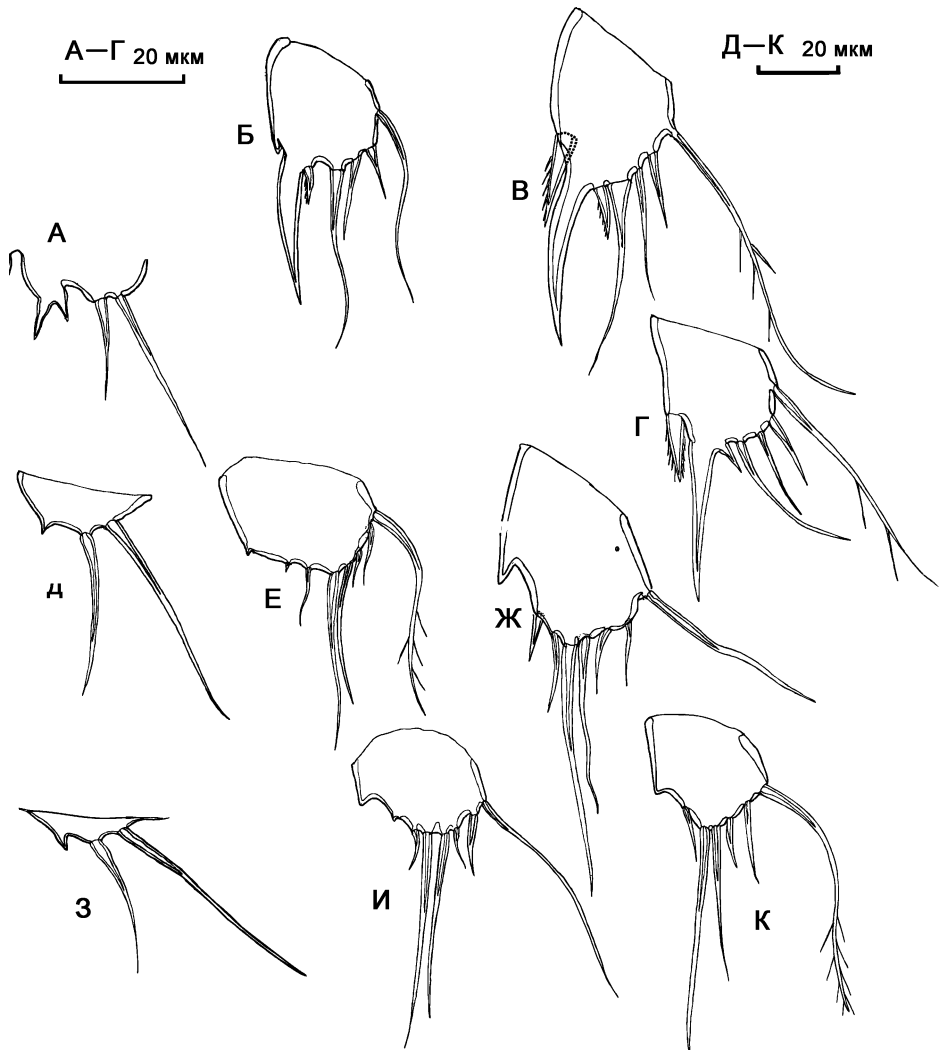


Рис. 5.143. Сравнение развития пятой пары ног у *Evansula belomorensis* sp. n. (А–Г) и *Stenocaris gracilis* Sars, 1909 (Д–К): А — P5 копепода III, самки; Б — P5 копепода IV, самки; В — P5 копепода V, самки; Г — P5 копепода V, самца; Д — P5 копепода III, самки; Е — P5 копепода IV, самки; Ж — P5 копепода V, самки; З — P5 копепода III, самца; И — P5 копепода IV, самца; К — P5 копепода V, самца.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	0.0.0[1–2]2	[1][0–1]10
Третья пара ног	0.0.122	[1]020
Четвертая пара ног	0.0.1[1–2]2	0.010

Пятая пара ног самки с внутренним шипом, реже преобразованным в пальцевидный отросток и с 5–6 щетинками (не считая базальной); у самца с 5–6 щетинками или шипами. Копулятивная пора вытянута в медианном направлении, расположена между бугорками шестой пары ног, копулятивная трубка отсутствует. Поло-

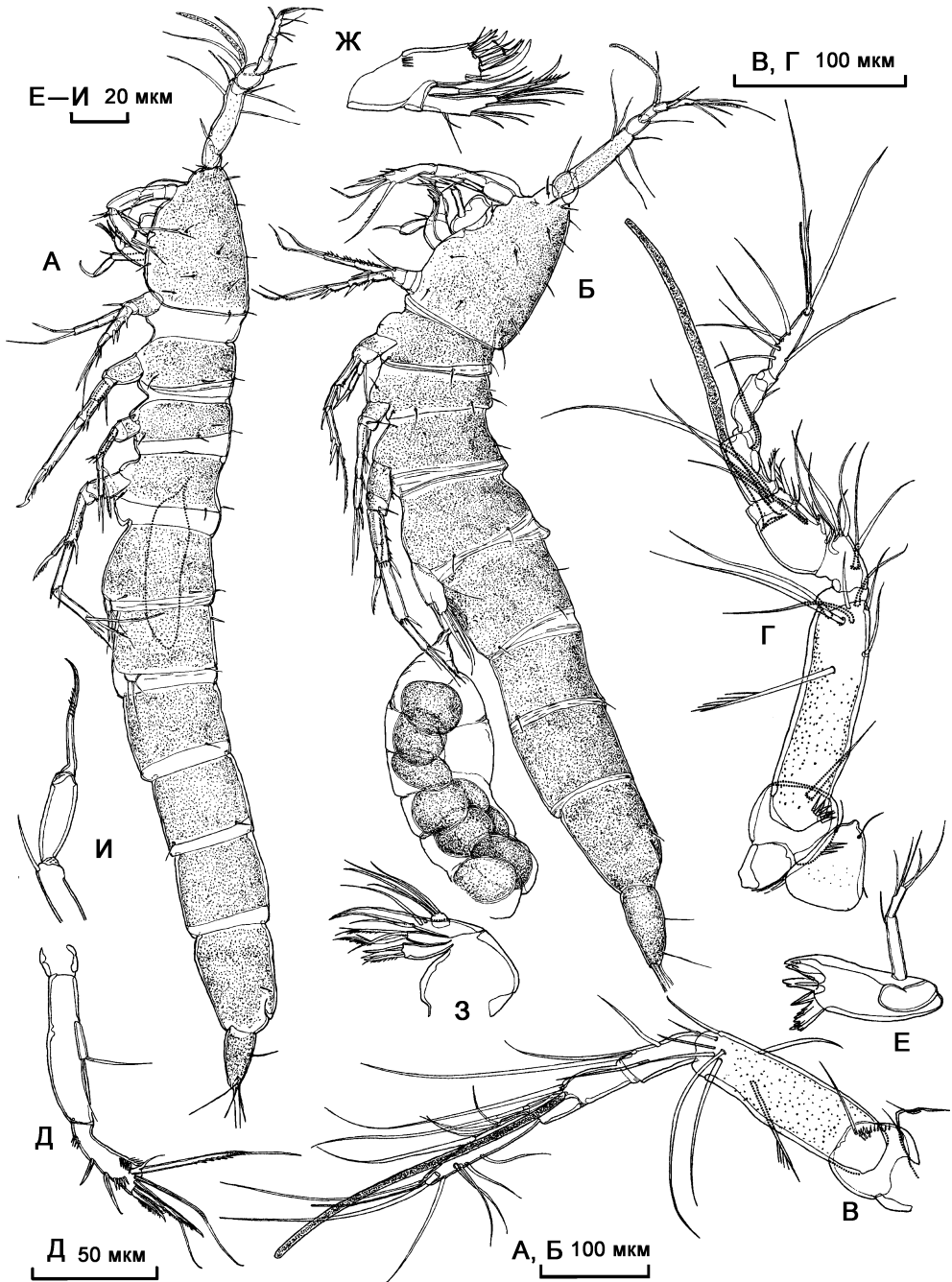


Рис. 5.144. *Stenocaris gracilis* Sars, 1909, самка (А, В, Д-И), самец (Б, Г): А, Б — внешний вид; В, Г — антеннула; Д — антенна; Е — мандибула; Ж — максиллула; З — максилла; И — максиллипеда.

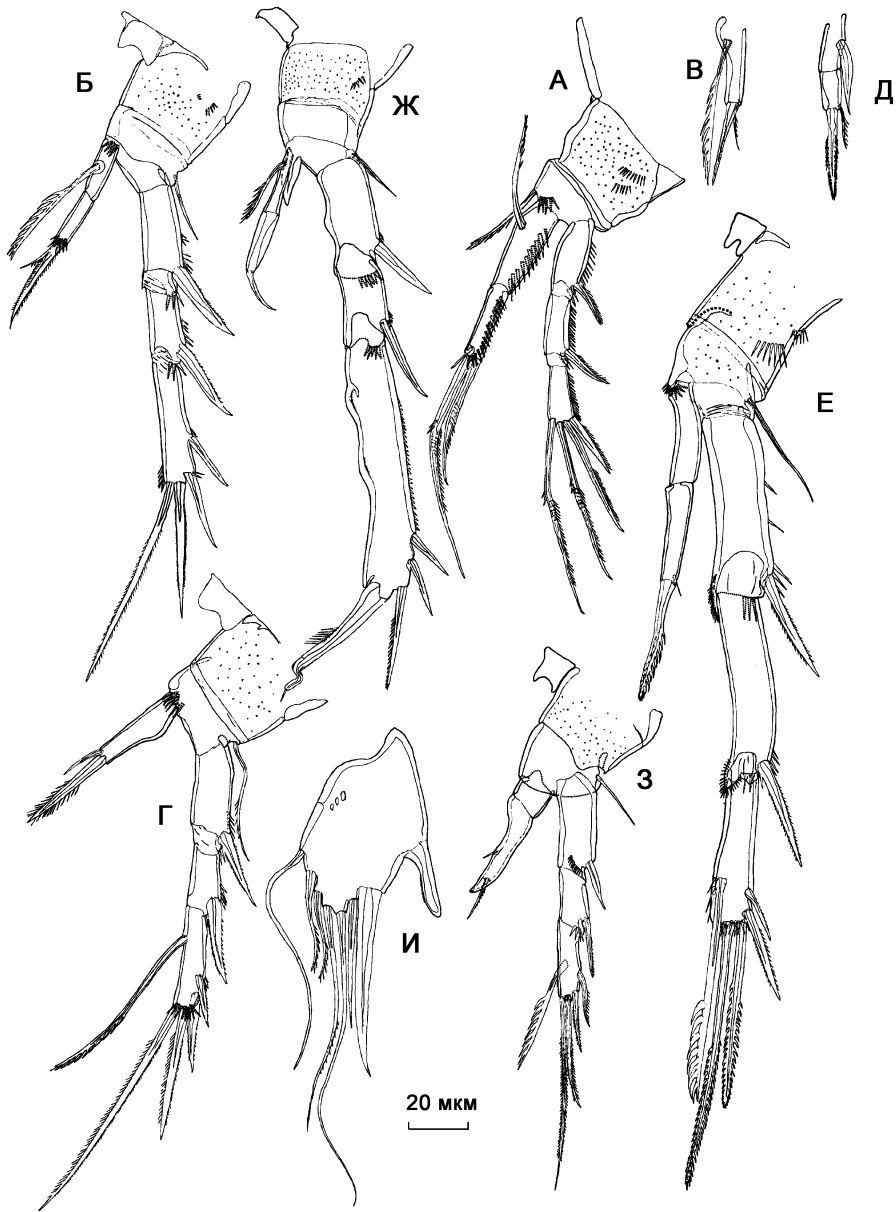


Рис. 5.145. *Stenocaris gracilis* Sars, 1909, самка (А–Е, И), самец (Ж, З): А — P1; Б, Ж — P2; В — вариант строения эндоподита P1; Г, З — P3; Д — вариант строения эндоподита P3; Е — P4; И — P5.

вой диморфизм в строении антеннул, базиса (крупный крючковидный отросток), экзоподита-3 (крупная загнутая терминальная щетинка) и эндоподита (двусегментный) второй пары ног, эндоподите третьей пары ног (двусегментный с терминальным отростком на втором сегменте), пятой и шестой (одна из пластинок срастается с базисом, каждая пластинка несет по 3 щетинки) парах ног.

Типовой вид *Stenocaris minor* (T. Scott, 1892).

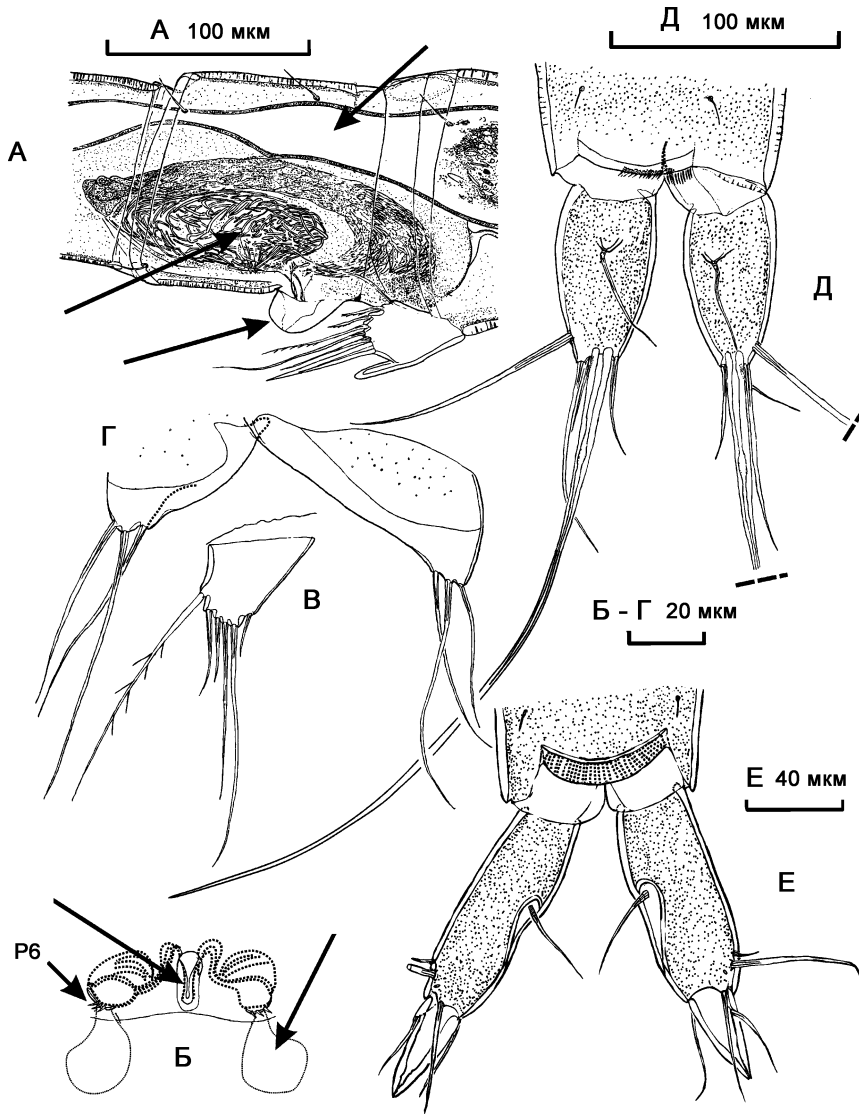


Рис. 5.146. *Stenocaris* spp.: А–Д — *S. gracilis* Sars, 1909, самка (А, Б, Д), самец (В, Г); Е — *S. intermedia* Ito, 1972. А — генитальный двойной сегмент (1 — кишечник, 2 — семяприемник со спермиями; 3 — эпикопуляторная бульба); Б — генитальное поле (4 — копулятивная пора, 5 — железы, Р6 — пластинки шестой пары ног); В — P5 самца; Г — P6 самца; Д — фуркальные ветви самки; Е — фуркальные ветви самки.

Stenocaris gracilis Sars, 1909

5.144–5.146.

Stenocaris gracilis Sars, 1909: 323, CCXVI; Lang, 1948: 1200, 480 (1).

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело удлинненное, цилиндрическое. Длина тела 800 мкм. Кутикула тела, второго сегмента антеннул, коксаль-

ных сегментов торакальных конечностей и фуркальных ветвей покрыта часто расположенными порами.

Рострум треугольный, четко отделен в основании от цефалоторакса, ширина основания равна длине рострума. На $1/3$ длины от окончания рострум несет пару сенсилл.

Генитальный двойной сегмент без следов подразделения, рисунок генитального поля слабо выражен, копулятивная пора небольшая, вытянута в переднезаднем направлении. У части особей наблюдается эпикопуляторная бульба (этим термином Р. Хес (Huys, 1990a; Huys, Boxshall, 1991) обозначает структуру генитального поля *Ambunguipedidae*, вероятно несоответствующую по функции и происхождению эпикопуляторной бульбе *Stenocaris gracilis*), закрывающая область копулятивной поры, и, возможно, выделяемая самцом после оплодотворения. Прикрепленных к генитальному полю сперматофоров не наблюдалось; у особей с эпикопуляторной бульбой внутри тела наблюдается обширная полость, примерно соответствующая по размеру сперматофору самца и заполненная сперматозоидами. Такое строение семяприемных органов не описывалось ранее для представителей отряда Harpacticoida. Сперматозоиды, извлеченные из семяприемной полости самки, характеризуются сходным оптически наблюдаемым строением с сперматозоидами *Heterolaophonte minuta* (Hosfeld, 1994), также имеют сильно удлинненную форму, сходную с «типичными» сперматозоидами, округлое ядро расположено в передней части сперматозоида. Отличия заключаются в отсутствии кэпа на переднем конце сперматозоида, который вытянут в нитевидное окончание. У основания пластинок шестой пары ног самки расположены железы, имеющие слабую исчерченность, возможно, они принимают участие в образовании оболочки яйцевого мешка.

Оперкулум на анальном сегменте представлен небольшой складкой, без вооружения.

Ветви фурки яйцевидные с максимальной шириной на $1/3$ длины от основания, отношение длины к ширине равно 1,8. Первая фуркальная щетинка не наблюдается, остальные щетинки развиты, без видоизменений. Главная фуркальная щетинка расположена терминально, длинная, слабо расширена в проксимальной части.

Антеннула 6-сегментная, длинная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [7 + 1 оперенная]; [4]; [2 + эстетаск]; [1]; [10 + эстетаск].

Антенна. Кокса небольшая, квадратная, без вооружения. Длина аллобазиса в 4,3 раза больше его ширины, след исходной сегментации представлен небольшим хитиновым утолщением. Экзоподит 1-сегментный, удлинненный, в 4 раза короче аллобазиса, несет 1 голую щетинку терминально и 1 субтерминально. Эндоподит в 1,7 раза короче аллобазиса, дистальный конец эндоподита несет 2 оперенных шипа, 2 геникулирующих щетинки и 1 крупную геникулирующую щетинку с рядом шипиков, слитую в основании с тонкой щетинкой. Внутренняя сторона эндоподита с 2 голыми шипами 2 рядами шипиков, внешняя сторона с 2 рядами шипиков.

Мандибула. Кокса хорошо развита, слабо вытянута, гнатобаза с 1 крупным двузубым отростком с одного края, 1 меньшим двузубым отростком и 8 мелкими зубами, собранными в единый отросток, с другого края. Щупик мандибулы 2-сегментный, базис удлинненный, длина в 4,6 раза больше ширины, несет 1 щетинку. Эндоподит в 1,75 раза короче базиса, с 1 щетинкой в средней части и 4 щетинками терминально.

Максиллула. Прекокса сильно хитинизирована у внешнего края, вдоль внутреннего края, у основания артрита, несет ряд шипиков. Артрит прекокса с 8 шипами, внутренний из которых крупнее остальных, 2 шипа имеют расширение в дистальной части. Передняя сторона артрита несет 2 щетинки, внутренняя из которых короче. Коксэндит с 2 щетинками, более крупная из которых несет ряд шипиков. Эндит базиса с 6 щетинками. Эндоподит представлен 3 щетинками, экзоподит представлен 2 щетинками.

Максилла. Синкокса несет 2 удлинённых эндита, проксимальный с 3 щетинками, дистальный с 3 оперёнными щетинками. Базис образует длинный коготь с 2 голыми щетинками у его основания, эндоподит не расчленен, несет 4 щетинки.

Максиллипеда. Синкокса вытянутая (отношение длины к ширине равно 3), несет 1 щетинку. Базис не вооружен, отношение длины к ширине равно 3. Эндоподит представлен длинным когтем, несет несколько шипиков.

Первая пара ног. Прекокса небольшая. Кокса хорошо развита, с 2 рядами шипиков. Базис короче коксы, с 1 рядом шипиков у основания эндоподита и оперённой щетинкой на внутренней стороне. Экзоподит 3-сегментный, первые 2 сегмента несут по ряду шипиков и оперённому шипу, 3-й сегмент несет ряд шипиков, 2 оперённые щетинки и 2 геникулирующих щетинки с односторонним оперением дистальной места геникуляции и несколькими шипиками проксимальной. Эндоподит 2-сегментный в 1,2 раза короче экзоподита. Первый сегмент эндоподита несет внутреннюю оперённую щетинку и ряд шипиков вдоль внешнего края. Второй сегмент экзоподита в 1,2 раза короче первого, несет ряд шипиков вдоль внешнего края, сетулу в дистальном внутреннем углу и 2 геникулирующие щетинки с односторонним оперением терминально.

Вторая–четвертая пары ног. Коксы с 2-я рядами шипиков (2-я и 4-я пары) или голые (3-я пара) базисы всех трех пар несут внешние щетинки.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	0.0.022	1.110
Третья пара ног	0.0.122	020
Четвертая пара ног	0.0.122	0.010

Пятая пара ног. Каждая нога из пары представлена нерасчленённой пластинкой. Щетинка, соответствующая щетинке базиса, длинная, голая. Далее, по направлению к внутренней стороне, расположено 3 щетинки, несущие по ряду шипиков, 2 голые щетинки, 1 крупный шип. С внутренней стороны расположен пальцевидный вырост.

Шестая пара ног. Входит в состав генитального поля. Представлена парой небольших складок, каждая несет по 3 коротких щетинки.

Самец. Длина тела 938 мкм. Форма тела, структура кутикулы, расположение сенсилл как у самки. Половой диморфизм в антеннулах, во 2, 3, 5, 6 парах ног и в генитальной сегментации. Длина сперматофора 161 мкм.

Антеннула 9-сегментная, длинная. Первый сегмент небольшой, длина примерно равна ширине, несет ряд шипиков и щетинку. Второй сегмент длинный, длина в 3,7 раза больше ширины. Эстетаски на 4-м и 9-м сегментах. Формула вооружения антеннулы: [1]; [7 + 1 перистая]; [7]; [7 + эстетаск]; [1 несущая шипики]; [1 + 1 несущая шипики]; [1]; [0]; [9 + эстетаск].

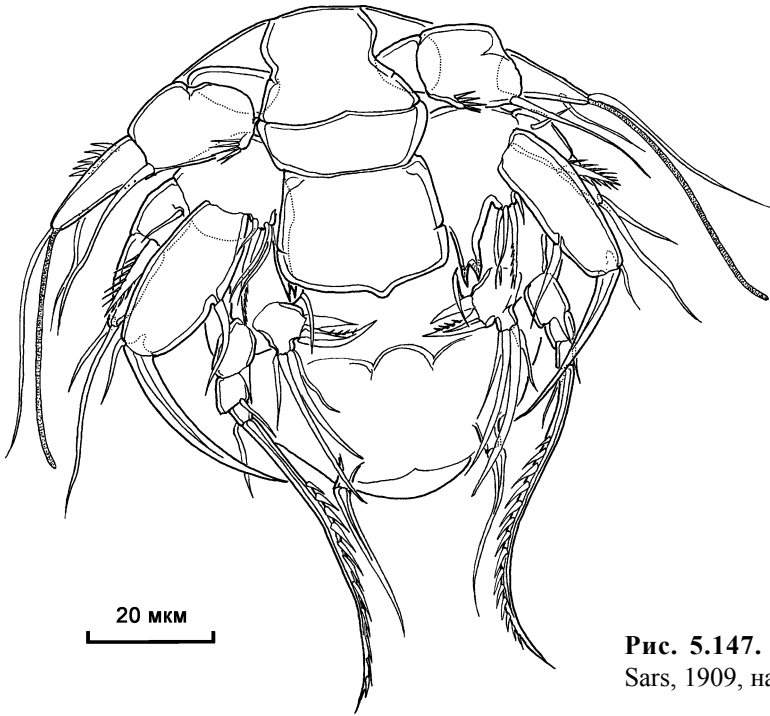


Рис. 5.147. *Stenocaris gracilis* Sars, 1909, науплиус I.

Вторая пара ног. Базис у основания эндоподита несет вытянутый треугольный отросток. Эндоподит 2-сегментный. Первый сегмент удлинённый с узким основанием, несет внутреннюю оперенную щетинку. Второй сегмент несет 1 щетинку терминально. Экзоподит 3-сегментный. Первый и второй сегменты несут по 2 ряда шипиков у дистального конца и по голому шипу. Третий сегмент длинный, в 1,37 раза длиннее 1-го и 2-го сегментов, вместе взятых, незначительно расширяется к концу. По внешней стороне третий сегмент несет ряд шипиков, 1 голый шип, 2 шипа, несущих шипики. Терминальная щетинка мощная, со спирально изогнутым окончанием, в средней части несет ряд шипиков.

Третья пара ног. Строение экзоподита как у самки. Эндоподит 2-сегментный. Первый сегмент короткий, не вооружен. Второй сегмент длинный, слабо изогнутый с 1 внешней оперенной щетинкой субтерминально, 1 сетулой на внутренней стороне.

Пятая пара ног. Каждая нога из пары представлена трапециевидной нерасчлененной пластинкой, несущей 6 щетинок, наружная из которых (соответствующая щетинке базиса) оперенная.

Шестая пара ног. Хорошо развита, незначительно асимметричная. Каждая конечность несет по 3 голых щетинки (наиболее длинной является средняя).

Науплиус I (рис. 5.147). Длина тела 80 мкм, максимальная ширина 70 мкм. Тело округлое, бесцветное. Задний конец тела вооружен одной парой щетинок, расположенных на небольших выростах. Антеннула 3-сегментная, первый сегмент без вооружения, второй сегмент несет 1 щетинку, третий сегмент с 2 щетинками и эстетаском.

Лабрум крупный, характерной формы, подразделенный на 3 хорошо отчлененные друг от друга части, не несет вооружения.

Антенна. Режущий отросток коксы среднего размера, на конце двураздельный. Базис снабжен эндитом с 4 щетинками. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент с крупным оперенным шипом и короткой щетинкой, второй несет 2 длинных щетинки. Эндоподит мощный, сильно выраженного хватательного строения, с терминальным серповидным шипом, 1 внутренней щетинкой и 1 щетинкой в дистальном внешнем углу.

Мандибула. Кокса с 1 внутренней щетинкой. Первый сегмент с единственной короткой щетинкой, второй сегмент с 1 щетинкой, третий сегмент несет длинную вооруженную щетинку и короткую щетинку при ее основании. Внутренняя лопасть эндоподита с 2 мощными шипами, внешняя — с 4 щетинками.

Изменчивость. У самок *Stenocaris gracilis* наблюдается изменчивость в строении эндоподитов второй и третьей пары плавательных ног. Было исследовано 50 особей, результаты представлены в таблице:

Эндоподиты P2	Эндоподиты P3		
	1-сегментные	2-сегментные	Асимметричные
1-сегментные	34	5	3
2-сегментные	4	2	0
Асимметричные	1	1	0

В случаях, когда эндоподиты 2-сегментные, сегменты четко отделены друг от друга; как правило, не несут уродливых видоизменений.

Обсуждение. Беломорские экземпляры характеризуются значительными отличиями от типового описания *S. gracilis*: а) размер тела, по данным Сарса (Sars, 1909), составляет 1750 мкм; у беломорских экземпляров длина тела в 2 раза меньше; б) шестой сегмент антеннулы беломорских экземпляров сильно удлиннен, составляя 0,24 общей длины антеннулы; в типовом описании его длина составляет 0,12 общей длины антеннулы; в) внешняя щетинка базиса первой пары ног у беломорских экземпляров отсутствует, в типовом описании имеется; г) в типовом описании не отмечено изменчивости в сегментации эндоподитов второй и третьей пар плавательных ног, примерно 30% беломорских экземпляров имеют нетипичную сегментацию эндоподитов второй и третьей пар ног. Учитывая значительное сходство с типовым описанием *S. gracilis* в остальных признаках, указанных отличий не достаточно для придания беломорским экземплярам видового статуса.

Распространение. Побережье Норвегии. Интерстициальный вид.

Stenocaris intermedia Ito, 1972

Рис. 5.146Е.

Stenocaris intermedia Ito, 1972: 323, CCXVI (305–336).

Строение тела сходно с предыдущим видом. Длина тела 923 мкм.

Генитальный двойной сегмент без следов подразделения на два сегмента. Фуркальные ветви овальные, вытянутые, длина в 2,5 раза больше ширины. Первая щетинка фурки небольшая, вторая и третья фуркальные щетинки хорошо развиты, пятая фуркальная щетинка имеет вид конического шипа (длина шипа в 2,5 раза больше его ширины, в 2,1 раза меньше длины фуркальной ветви). В основании пятой щетинки, с наружной стороны прирастает четвертая фуркальная щетинка. Шестая фуркальная щетинка с внутренней стороны от шипа, свободная. Седьмая

фуркальная щетинка расположена с внутренней стороны на 1/3 расстояния от основания фуркальной ветви.

Строение антеннулы, ротовых конечностей, первой пары ног сходно с таковым у предыдущего вида.

Вторая–четвертая пары плавательных ног. Экзоподиты 3-сегментные, эндоподиты второй и третьей пары ног 1-сегментные, эндоподит четвертой пары ног 2-сегментный.

Формула плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	0.0.022	210
Третья пара ног	0.0.122	110
Четвертая пара ног	0.0.212	0.010

Экземпляры *S. intermedia* из Белого моря не имеют таксономически значимых отличий от первоописания этого вида, данного в работе Ито (Ito, 1972), единственным отличием является несколько меньшая длина тела (923 мкм) беломорских экземпляров, по сравнению с первоописанием (1200 мкм).

Распространение. Побережье Японии. Интерстициальный вид.

Род *Vermicaris* gen. n.

Диагноз. Тело удлинненное, червеобразное. Генитальный двойной сегмент без следов исходной сегментации. Рострум треугольный с широким основанием. Антеннула самки из 6 сегментов (эстетаски на 4-м и 6-м сегментах), самца из 7–8 сегментов (эстетаски на 4–5-м и 7–8-м сегментах), гаплоцерная. Антенна с аллобазисом, экзоподит 1-сегментный, с 1 щетинкой (возможно, может отсутствовать, см. Arlt, 1983). Мандибулярный щупик 2-сегментный, базис лишен щетинок, эндоподит с 5 щетинками. Максиллула с экзоподитом, представленным 1 щетинкой, эндоподитом, представленным 3 щетинками, базисэндит с 3 щетинками, коксэндит с 2 щетинками, артрит максиллулы без щетинок на передней стороне. Максилла с 2 эндитами, эндоподит с 4 щетинками. Максиллипеда развита, синкокса без щетинки. Экзоподит-2 первой пары ног с внешней щетинкой, эндоподит примерно равен по длине экзоподиту; терминально эндоподит-2 несет 2 щетинки. Экзоподиты второй–четвертой пар ног у обоих полов 3-сегментные. Эндоподиты второй пары ног 1- или 2-сегментные, эндоподиты третьей пары ног 1-сегментные, эндоподиты четвертой пары ног 2-сегментные. Формула вооружения плавательных ног самки:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	0.0.021	1[.]10
Третья пара ног	0.0.121	0[0–1]0
Четвертая пара ног	0.0.121	0.010

Пятая пара ног представлена парой нерасчлененных пластинок, несущих по 2–3 щетинки у самки и по 2–1(?) щетинки у самца. Шестая пара ног самки лишена вооружения. Копулятивная пора расположена между основаниями шестой пары ног, копулятивная трубка отсутствует, под основаниями шестой пары ног расположена пара округлых хитинизированных структур. Яйцевой мешок, по-видимому, отсутствует, яйца откладываются свободно. Половой диморфизм в строении антеннул; интеркоккального склерита, прекокссы (у *V. pontica*), базиса (несет крючковидный отросток), эндоподита (сегменты частично срастаются, терминально лишен вооружения) и экзоподита (первые два сегмента уменьшаются, терминальная щетинка третьего сегмента крупная, изогнутая) второй пары ног; эндоподите третьей пары

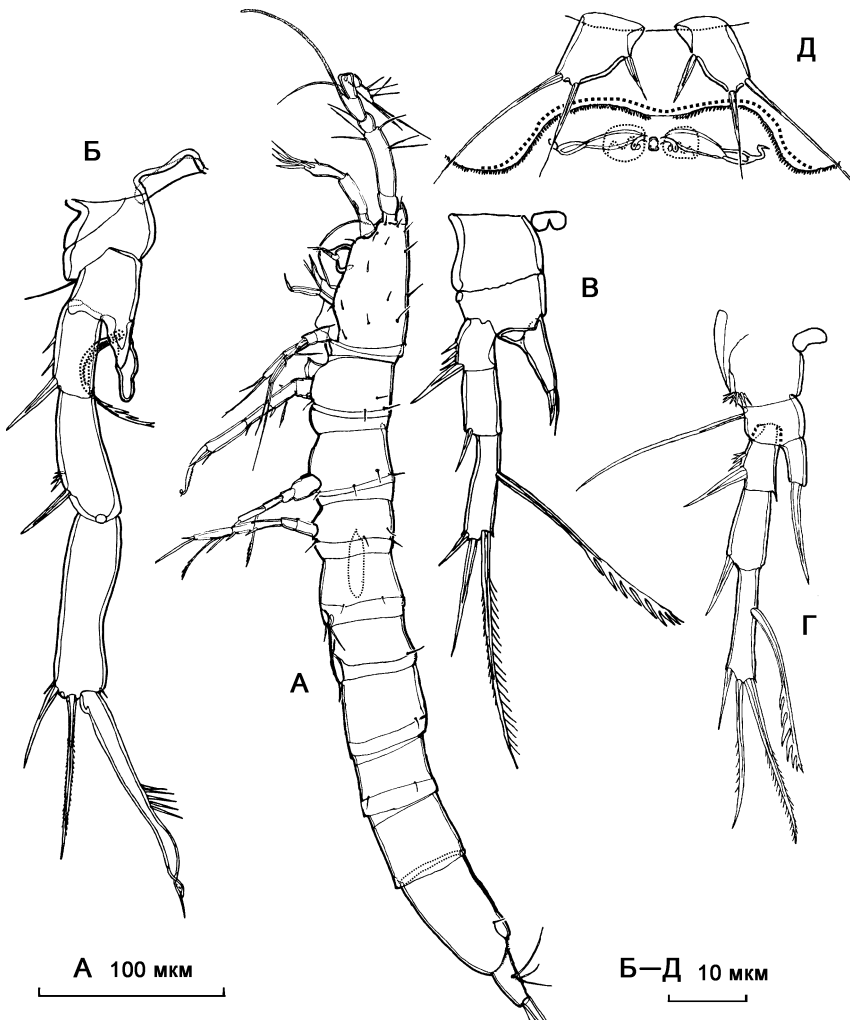


Рис. 5.148. *Vermicaris minuta* (Nicholls, 1935) comb. n., самец (А–В), самка (Г, Д): А — внешний вид; Б — P2; В, Г — P3; Д — P5 и генитальное поле.

ног (1-сегментный, несет проксимальный треугольный отросток и 2 терминальные щетинки); пятой паре ног; шестой паре ног (сильно асимметричная, обе ноги из пары свободны, смещены в среднюю часть сегмента).

Характерными апоморфиями рода является: а) вооружение пятой пары ног представлено, как максимум, 3 щетинками; б) антеннулы самки 6-сегментные, с эстетаском на 4-м сегменте; г) экзоподит антенны с 1 щетинкой; д) эндоподит второй пары ног самца лишен терминального вооружения; е) эндоподит третьей пары ног самца 1-сегментный; ж) шестая пара ног самки лишена вооружения.

Этимология. Название рода (*Vermicaris*, женский род) образовано от латинских слов «*vermis*» (в переводе — «червь») и «*caris*» — «рак» и дано по сильно удлиненной червеобразной форме тела представителей рода.

Типовой вид *Vermicaris minuta* (Nicholls, 1935) comb. n.

Vermicaris minuta (Nicholls, 1935) comb. n.

Рис. 5.148.

Stenocaris minuta Nicholls, 1935: 408, 10; Lang, 1948: 1202, 481 (1).

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Длина тела 478 мкм. Плевры на сегментах торакса небольшие, на сегментах уросомы хорошо развиты. Край плевры на 2–4 сегментах уросомы слабо волнистый.

Генитальный двойной сегмент без следов подразделения, несет 2 поперечных ряда шипиков. Ряд шипиков в проксимальной части генитального сегмента имеет разрыв в области генитального поля, ряд шипиков в дистальной части генитального сегмента занимает дорзальное положение. Оперкулум на анальном сегменте полукруглый, без выростов. Задний край анального сегмента несет шипики на вентральной стороне у основания фуркальных ветвей, по бокам ануса, на латеральных сторонах по бокам оперкулума.

Ветви фурки конусовидные, отношение длины к ширине равно 1,6. Первая фуркальная щетинка не наблюдается.

Формула вооружения антеннулы: [1]; [8 + 1 оперенная]; [4]; [2 + эстетаск]; [1]; [10 + эстетаск].

Первая пара ног. Прекокса крупная, треугольная. Кокса широкая, невооруженная. Базис невооруженный. Экзоподит 3-сегментный. Первый и второй сегменты каждый несут по 1 голому шипу. Третий сегмент несет 2 голых шипа и 2 оперенные щетинки. Эндоподит примерно равен по длине экзоподиту. Первый сегмент несет 1 внутреннюю гребенчатую щетинку в проксимальной части и ряд шипиков в дистальной части. Второй сегмент немного длиннее первого, несет 1 голую и 1 длинную оперенную щетинку терминально.

Вторая–четвертая пары ног. Прекокссы хорошо развитые. Коксы каждая несет ряд шипиков.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	0.0.021	110
Третья пара ног	0.0.121	010
Четвертая пара ног	0.0.220	0.010

Пятая пара ног. Каждая нога из пары представлена нерасчлененной пластинкой, несущей по 1 голой щетинке на внутренней и внешней сторонах и 1 голую щетинку терминально.

Самец. Длина тела 417 мкм. Форма тела, расположение сенсилл, строение плевр как у самки. Половой диморфизм в генитальной сегментации, строении антеннул, 2, 3, 5, 6-й парах плавательных ног. Генитальный сегмент не несет рядов шипиков.

Антеннула 8-сегментная, удлинненная. Геникуляция между 6-м и 7-м сегментами. Эстетаски на 5-м и 8-м сегментах. Формула вооружения антеннулы: [1]; [8 + 1 перистая]; [7]; [1]; [10 + эстетаск]; [0]; [0]; [9 + эстетаск].

Вторая пара ног. Базис несет крупный треугольный отросток у основания эндоподита. Эндоподит небольшой, 1-сегментный, несет 1 внешнюю гребенчатую щетинку в проксимальной части, дистальный конец эндоподита закруглен. Эндоподит 3-сегментный. Первый и второй сегменты несут по ряду шипиков и по голому шипу. Третий сегмент крупный, длина незначительно меньше суммы длин первого и второго сегментов. Терминально третий сегмент несет 1 голую щетинку, 1

оперенную щетинку, 1 мощную щетинку, спирально изогнутую в дистальной части и несущую ряд шипиков.

Третья пара ног. Экзоподит как у самки. Эндоподит 1-сегментный, с расширенной нижней частью, несет 2 терминальных щетинки.

Пятая пара ног. Каждая нога из пары представлена нерасчлененной пластинкой, несущей 1 длинную внешнюю и 1 короткую терминальную щетинки.

Шестая пара ног. Сильно асимметричная, представлена 2 овальными пластинками, несущими каждая по 1 щетинке.

Изменчивость. Обнаружен один экземпляр с аномальным строением пятой пары ног. Одна из пластинок пятой пары ног обычного строения, несет 3 щетинки, вторая нога из пары несет 2 щетинки (внутренняя редуцируется). Такое строение пластинки пятой пары ног характерно для вида *V. pontica*. В связи с этим необходимо отметить здесь, что в переописании *V. pontica* (Kunz, 1994) обнаружена аномальная сетация пятой пары ног у этого вида, на одной из пластинок пятой пары ног имеется 3 щетинки, что характерно для *V. minuta*. Таким образом, у каждого из этих двух видов встречаются экземпляры с пятой парой ног имеющей строение, свойственное другому виду, сетацию пятой пары ног нельзя использовать как надежный определительный признак этих видов.

Беломорские экземпляры *V. minuta* не имеют значительных отличий от типового описания этого вида. Можно отметить наличие рядов мелких шипиков на дорзальной и латеральных сторонах генитальных сегментов, не отмеченных другими авторами.

Распространение. Побережье Европы. Интерстициальный вид, обычно обитающий на литорали.

Vermicaris pontica (Chappuis et Serban, 1953) comb. n.

Рис. 5.149–5.151.

Stenocaris pontica Chappuis, Serban, 1953: 91–102.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Длина тела 477 мкм. Плевры на сегментах торакса небольшие, лишены скульптуры, на сегментах уросомы хорошо развиты. Край плевры на 2–4 сегментах уросомы слабо волнистый.

Рострум треугольный, четко отделен от цефалоторакса, длина в 1,2 раза меньше ширины. На расстоянии примерно 1/3 от окончания рострум несет пару сенсилл.

Генитальный двойной сегмент без следов подразделения, несет несколько поперечных рядов шипиков вдоль проксимального края сегмента и 1 поперечный ряд шипиков в средней части дорзальной стороны. Свободные торакальные сегменты на дорзальных сторонах несут по 1–2 ряда мелких шипиков. Оперкулум на анальном сегменте полукруглый, без выростов. Задний край анального сегмента несет шипики на вентральной стороне у основания фуркальных ветвей и на латеральных сторонах по бокам оперкулума.

Ветви фурки конические, отношение длины к ширине равно 2,2. Первая фуркальная щетинка не наблюдается. Вторая, третья, четвертая, шестая, седьмая щетинки хорошо развиты, без видоизменений. Пятая (терминальная) щетинка длинная, в проксимальной части расширенная, с утонченным хитином в месте перехода проксимальной части в тонкую дистальную часть.

Формула вооружения антеннулы: [0]; [6 + 2 оперенные]; [3 + 1 оперенная]; [2 + эстетаск]; [1]; [10 + эстетаск].

Первая пара ног. Прекокса крупная, треугольная. Кокса несет 2 ряда шипиков. Базис невооруженный. Экзоподит 3-сегментный. Первый и второй сегменты каждый несут по 1 голому шипу. Третий сегмент несет 1 наружный оперенный шип, 1 терминальный оперенный шип и 2 внутренние щетинки с оперением в дистальной части. Эндоподит примерно равен по длине экзоподиту. Первый сегмент несет 1 внутреннюю гребенчатую щетинку в проксимальной части и 2 ряда шипиков. Второй сегмент равен по длине первому, несет 1 короткую и 1 длинную оперенные щетинки терминально.

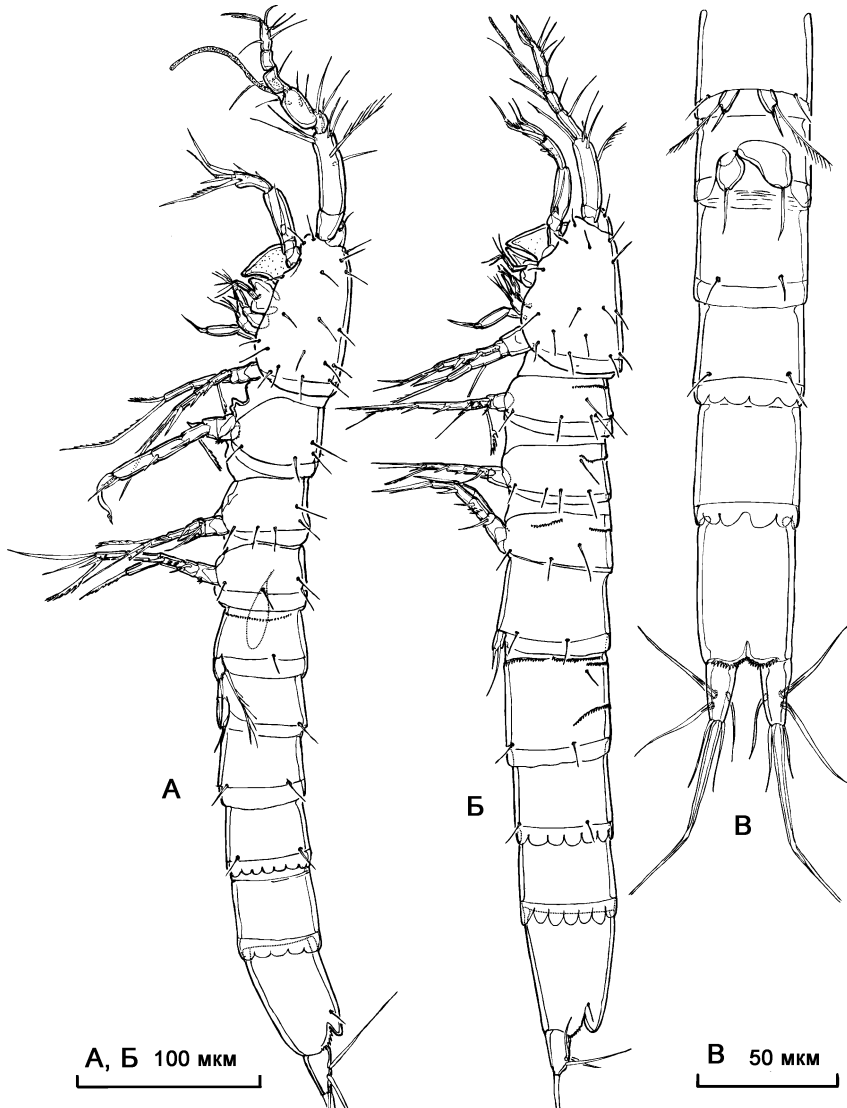


Рис. 5.149. *Vermicaris pontica* (Chappuis et Serban, 1953) comb. n., самец (А, Б), самка (В): А, Б — внешний вид самца; В — уросома, вентрально.

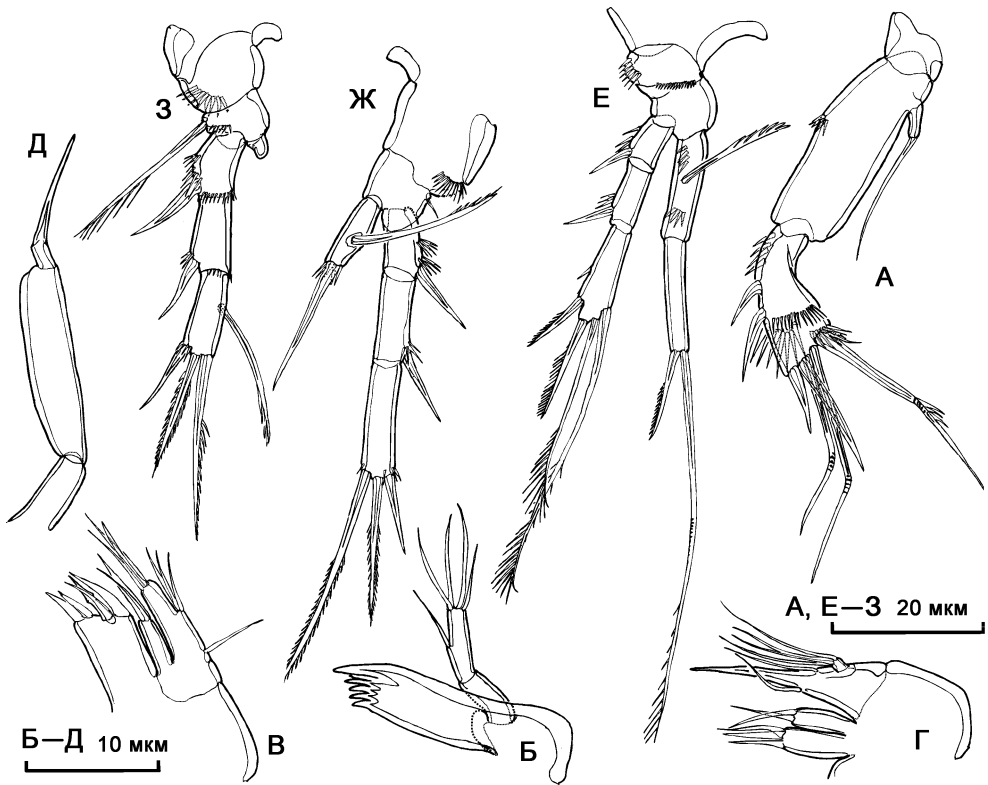


Рис. 5.150. *Vermicaris pontica* (Chappuis et Serban, 1953) comb. n., самка: А — антенна; Б — мандибула; В — максиллула; Г — максилла; Д — максиллипеда; Е — P1; Ж — P2; З — P3.

Вторая–четвертая пары ног. Прекокссы хорошо развиты, невооруженные. Коксы каждая несет ряд шипиков. Экзоподиты 3-сегментные, эндоподиты второй пары ног 1-сегментные, эндоподиты третьей пары ног представлены 1-сегментными бугорками, не несущими вооружения, эндоподиты четвертой пары ног 2-сегментные.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	0.0.021	110
Третья пара ног	0.0.121	000
Четвертая пара ног	0.0.121	0.010

Пятая пара ног. Каждая нога из пары представлена нерасчлененной пластинкой, несущей 1 оперенную щетинку на внешней стороне и 1 голую щетинку терминально.

Самец. Длина тела 480 мкм. Форма тела, строение плевр как у самки. Половой диморфизм в генитальной сегментации, строении антеннул, 2, 3, 6-й парах плавательных ног.

Антеннула 7-сегментная, удлиненная. Геникуляция между 5-м и 6-м сегментами. Эстетаски на 4-м и 7-м сегментах. Формула вооружения антеннулы: [0]; [6 + 2 оперенные]; [5 + 1 оперенная]; [10 + эстетаск]; [3]; [1]; [9 + эстетаск].

разделением на 2 сегмента в средней части, несет 2 терминальных щетинки и внешний, треугольный, направленный вперед отросток в проксимальной части.

Шестая пара ног. Сильно асимметричная, представлена 2 овальными пластинками, полностью отчлененными от сегмента и несущими каждая по 1 щетинке.

Беломорские экземпляры *V. pontica* не отличаются от *V. pontica* из Черного моря по строению характерных эндоподитов третьей пары ног самки и сетации пятой пары ног. Небольшие отличия имеются в строении эндоподитов третьей пары ног самца: отросток в средней части эндоподита беломорских экземпляров несколько меньшей длины и не изогнутый, а также в наличии 3 перистых щетинок на антеннule у обеих полов.

Распространение. Черное море, Белое море. Интерстициальный вид, обычно обитающий на литорали.

5.10.6. Leptastacidae Lang, 1948

Ключ для определения локальных родов и видов

1. Экзоподит и базисэндоподит P5 сросшиеся в треугольную пластинку *Schizothrix marisalbi*
 — Экзоподит P5 свободный *Paraleptatacus*...2
2. Ветви фурки конические, длина тела около 500 мкм ... *Paraleptatacus holsaticus*
 — Ветви фурки цилиндрические, с терминальным шиповидным отростком 3
3. Длина тела <400 мкм.....*P. kliei*
 — Длина тела >500 мкм.....*P. monensis*

Род *Paraleptatacus* Wilson, 1932

Paraleptatacus holsaticus Kunz, 1937

Рис.5.152В, Г.

Paraleptatacus holsaticus Kunz, 1937: 61, рис. 1–13.

Длина тела 515 мкм.

Ветви фурки удлинённые, равномерно сужающиеся к дистальному концу. Длина их в 3 раза больше ширины. Седьмая фуркальная щетинка раздвоена в дистальной части.

Первая пара ног. Кокса широкая, с рядами шипиков, базис с внешней щетинкой и рядом шипиков у основания эндоподита. 1-й и 2-й сегменты экзоподита, каждый, несут шип и ряд шипиков, 3-й сегмент с рядом шипиков, 2 шипами, 2 геникулирующими щетинками. Эндоподит незначительно (в 1,14 раза) длиннее экзоподита, 1-й сегмент экзоподита в 1,23 раза длиннее 2-го сегмента; длина 1-го сегмента в 4,2 раза больше его ширины. 1-й сегмент эндоподита несет несколько шипиков на внешнем крае, щетинку и сетулу в проксимальной части внутреннего края. 2-й сегмент несет несколько шипиков на внешнем крае и 2 коленчатые щетинки на конце.

Вторая–четвертая пара ног. Кокса хорошо развитая, длинная, базис с внешней щетинкой.

Формула вооружения плавательных ног.

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	0.0.022	1.011
Третья пара ног	0.0.122	1.011
Четвертая пара ног	0.1.222	0.110

Пятая пара ног. Экзоподит несет 4 щетинки (2 внутренних оперенные), из которых внутренняя самая длинная. Эндоподиальная доля несет две щетинки примерно равной длины, на внутренней стороне P5 ряд шипиков.

Распространение. Побережье Северного, Норвежского, Баренцева и Белого морей. Интерстициальный вид, обитающий на литорали.

Paraleptastacus kliei (Gagem, 1923)

Рис. 5.152А–В.

Mesochra spinicauda var. *kliei* Gagem, 1923: 125, рис. 1–7.

Paraleptastacus spinicauda (part) Lang, 1948: 1206, рис. 484 (1a).

Paraleptastacus kliei Huys, 1992: 97.

Длина тела 329 мкм.

Ветви фурки резко сужаются в дистальной трети, продолжаясь в шиповидный отросток. Длина их в 1,8 раза больше ширины. Седьмая фуркальная щетинка раздвоена в дистальной части.

Первая пара ног. Кокса широкая, с рядами шипиков, базис с внешней щетинкой и рядом шипиков у основания эндоподита. 1-й и 2-й сегменты экзоподита, каждый, несут шип и ряд шипиков, 3-й сегмент с рядом шипиков, 2 шипами, 2 геникулирующими щетинками, каждая из которых несет несколько сетул проксимальнее места изгиба. Эндоподит в 1,49 раза длиннее экзоподита, 1-й сегмент экзоподита в 1,05 раза длиннее 2-го сегмента. Эндоподит-1 несет несколько шипиков на внеш-

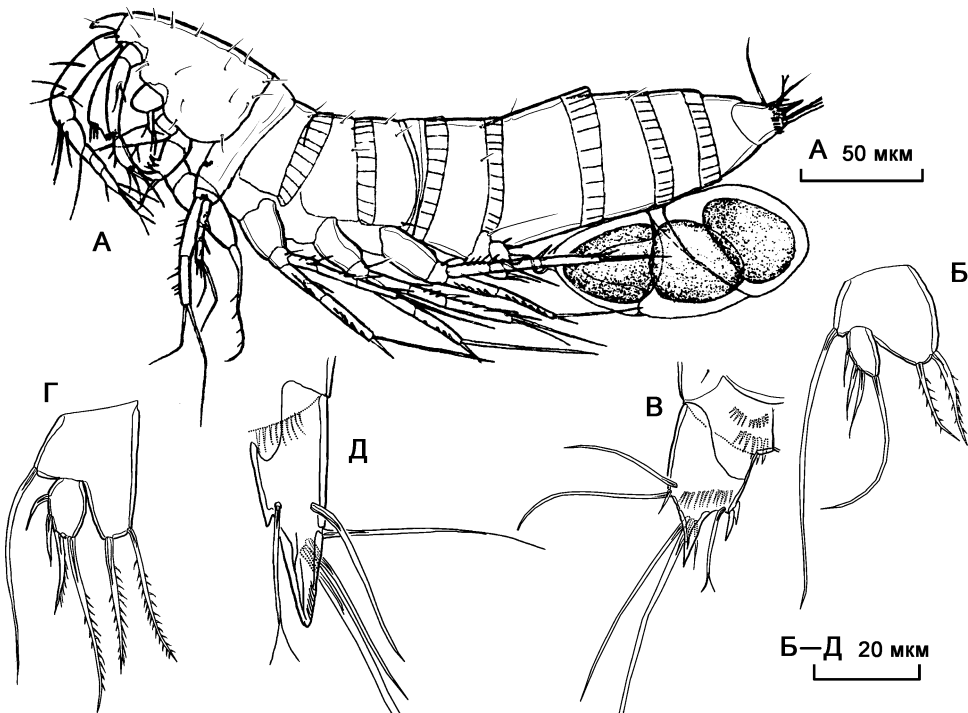


Рис. 5.152. *Paraleptastacus* spp.: А–В — *P. kliei* (Gagem, 1923), самка; Г–Д — *Paraleptastacus holsaticus* Kunz, 1937. А — внешний вид; Б, Г — P5; В, Д — фуркальная ветвь.

нем и внутреннем краях, щетинку в проксимальной части внутреннего края. Эндоподит-2 несет несколько шипиков на внешнем и внутреннем краях и 2 геникулирующие щетинки апикально, более длинная из которых (внутренняя) несет несколько сетул проксимальнее места изгиба.

Вторая–четвертая пара ног. Кокса хорошо развитая, длинная, базис с внешней щетинкой.

Формула вооружения плавательных ног.

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	0.0.022	1.011
Третья пара ног	0.0.122	0.011
Четвертая пара ног	0.1.222	0.011

Пятая пара ног. Экзоподит несет 4 щетинки, из которых внутренняя самая длинная. Эндоподидальная доля несет две оперенные щетинки примерно равной длины.

Обнаруженные экземпляры не имеют отличий от типового описания этого вида и переописания его Д.Ф. Вайбрю (Whybrew, 1986).

Распространение. Побережье Северного, Норвежского и Белого морей. Интерстициальный вид, обитающий на литорали.

Paraleptastacus monensis Whybrew, 1986

Рис. 5.153–5.155.

Paraleptastacus holsaticus Kunz, 1937: 61, рис. 1–13.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Длина тела 445 мкм.

Анальный сомит несет ряд шипиков на вентральной стороне у основания фуркальных ветвей. Фуркальные ветви короткие, отношение длины к ширине равно 2 (включая дистальный отросток), 1,37 (исключая дистальный отросток). Длина дистального отростка составляет 0,37 от длины фуркальной ветви, дистальный отросток узкий, шиповидный, немного суженный в основании. На дорзальной стороне каждая ветвь фурки несет ряд длинных шипиков в дистальной части, на вентромедиальной стороне ряд шипиков в средней части. Все щетинки фурки хорошо развиты, седьмая щетинка раздвоенная.

Оперкулум на дорзальной стороне анального сомита имеет вид небольшой складки. Анус треугольный, несет мелкие шипики вдоль краев.

Гиалиновые мембраны на задних краях сегментов и цефалоторакса состоят из отдельных лепестков, закругленных в дистальной части. Хитиновые утолщения на задних краях сегментов имеют мелкие зубчики на внутренней стороне.

Генитальный двойной сегмент без признаков подразделения, рисунок генитального поля слабо выражен). Копулятивная пора широкая, расположена на конце короткой трубки, направленной назад. Гонопоры открываются под пластинками шестой пары ног, дистальной гонопоров открываются крупные поры. Число яиц в яйцевом мешке от трех до шести (исследовано 8 яйценосных самок).

Антеннула. 7-сегментная, длинная. Первый сегмент короткий, второй удлиненный (длина в 2,3 раза больше ширины). Эстетаски на 4-м и 7-м сегментах. Формула щетинок антеннулы: [1]; [6 + 1 оперенная]; [5]; [2 + эстетаск]; [1]; [1]; [9 + эстетаск].

Антенна. Кокса небольшая. Аллобазис вытянутый, длина в 3,1 раза больше ширины, исходная сегментация представлена небольшой хитиновой складкой. Эк-

зоподит расположен на $1/3$ длины от основания аллобазиса, небольшой, несет 2 щетинки. Эндоподит несет пару рядов шипиков на наружной стороне, пару внутренних шипов, пару шипов терминально, пару геникулирующих щетинок и 1 крупную геникулирующую щетинку, сросшуюся при основании с сетулой и несущую несколько шипиков в средней части.

Лабрум. Крупный, разделенный на три части, спереди несет длинные шипики, на боковых долях — короткие.

Мандибула. Кокса хорошо развита, сильно хитинизирована, несет 1 зубовидный отросток и гнатобазу; гнатобаза с 1 крупным двураздельным зубом, 7 мелкими зубами и 1 щетинкой. Щупик мандибулы длинный, 1-сегментный, несет 6 щетинок.

Максиллула. Прекокса вытянутая с направленным вперед артритом, артрит несет 12 шипов, подразделенных на 2 группы и 5 шипиков. Кокса небольшая, коксэндит несет 2 щетинки. Эндит базиса несет 5 щетинок дистально и ряд шипиков.

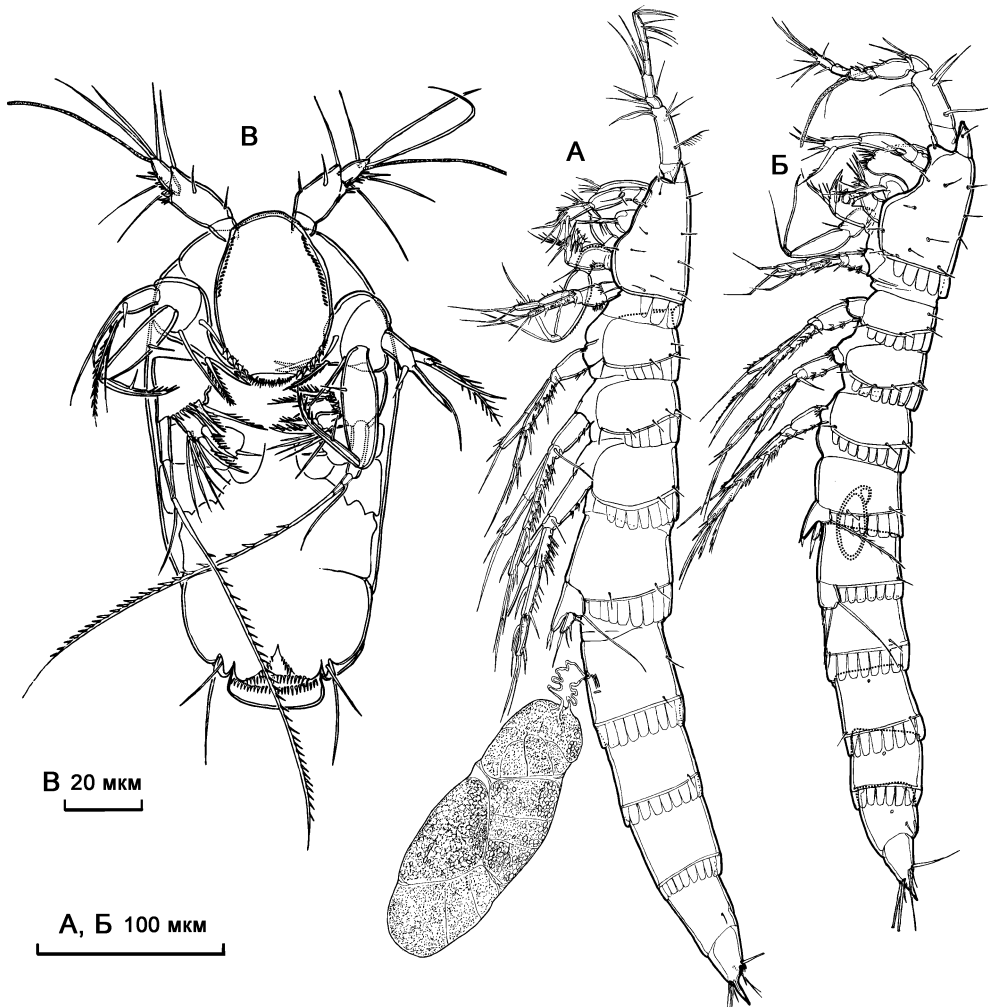


Рис. 5.153. *Paraleptastacus monensis* Whybrew, 1986: А — внешний вид самки; Б — внешний вид самца; В — науплиус III.

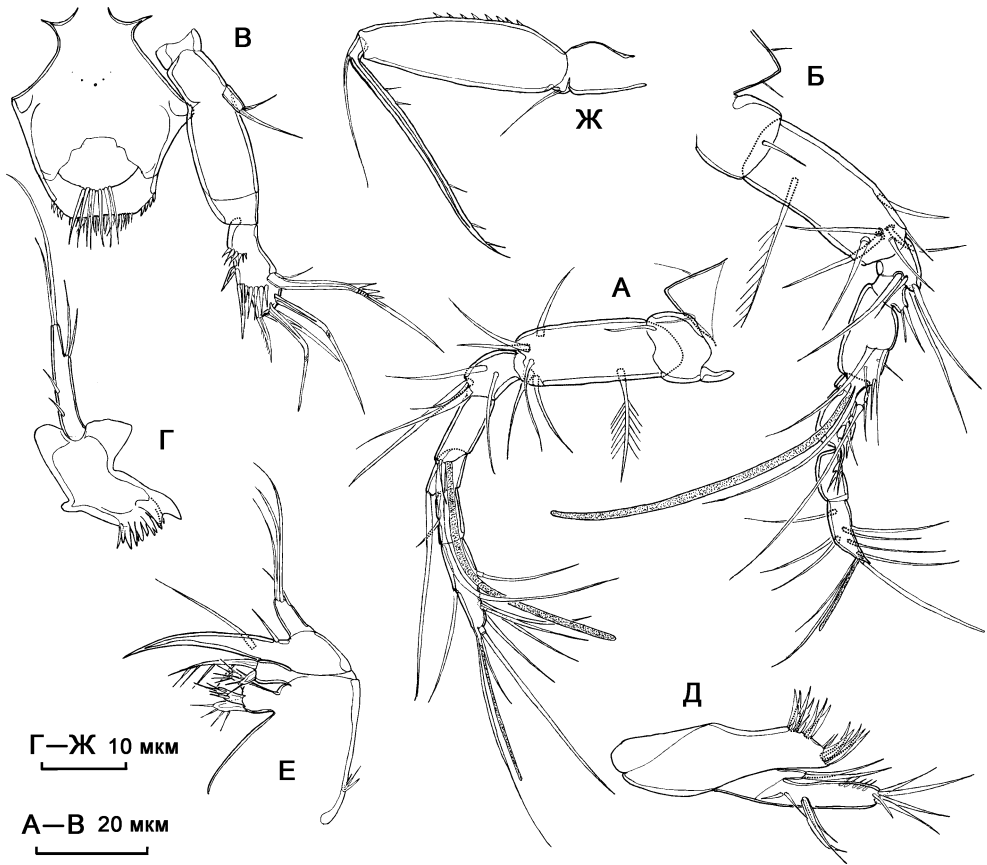


Рис. 5.154. *Paraleptastacus monensis* Whybrew, 1986, самка (А, В–Ж), самец (Б): А, Б — антеннула; В — антенна и лабрум; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

Эндоподит и экзоподит объединены с базисом и представлены 3 и 2 щетинками, соответственно.

Максилла. Синкокса с рядом шипиков на наружном крае, несет 2 эндита, проксимальный с тремя модифицированными шипами, дистальный с 1 модифицированным шипом и 1 крупной щетинкой, несущей шипики. Аллобазис несет длинный коготь с двумя щетинками у основания. Эндоподит 1-сегментный, четко отделен от базиса, несет 4 щетинки.

Максиллипеда. Синкокса несет дистальной части складку, снабженную щетинкой, базис хорошо развит, на внешнем крае с рядом шипиков, эндоподит представлен небольшим сегментом, несущим длинный коготь, снабженный шипиками и щетинку.

Первая пара ног. Прекокса небольшая, треугольная, с краевым рядом шипиков. Кокса крупная, с 2 рядами шипиков, базис с 2 рядами шипиков внешней щетинкой. Экзоподит 3-сегментный, каждый сегмент с внешним рядом шипиков. Первый и второй сегменты экзоподита несут по одному внешнему шипу, третий сегмент с 2 простыми щетинками и 2 геникулирующими щетинками. Эндоподит в

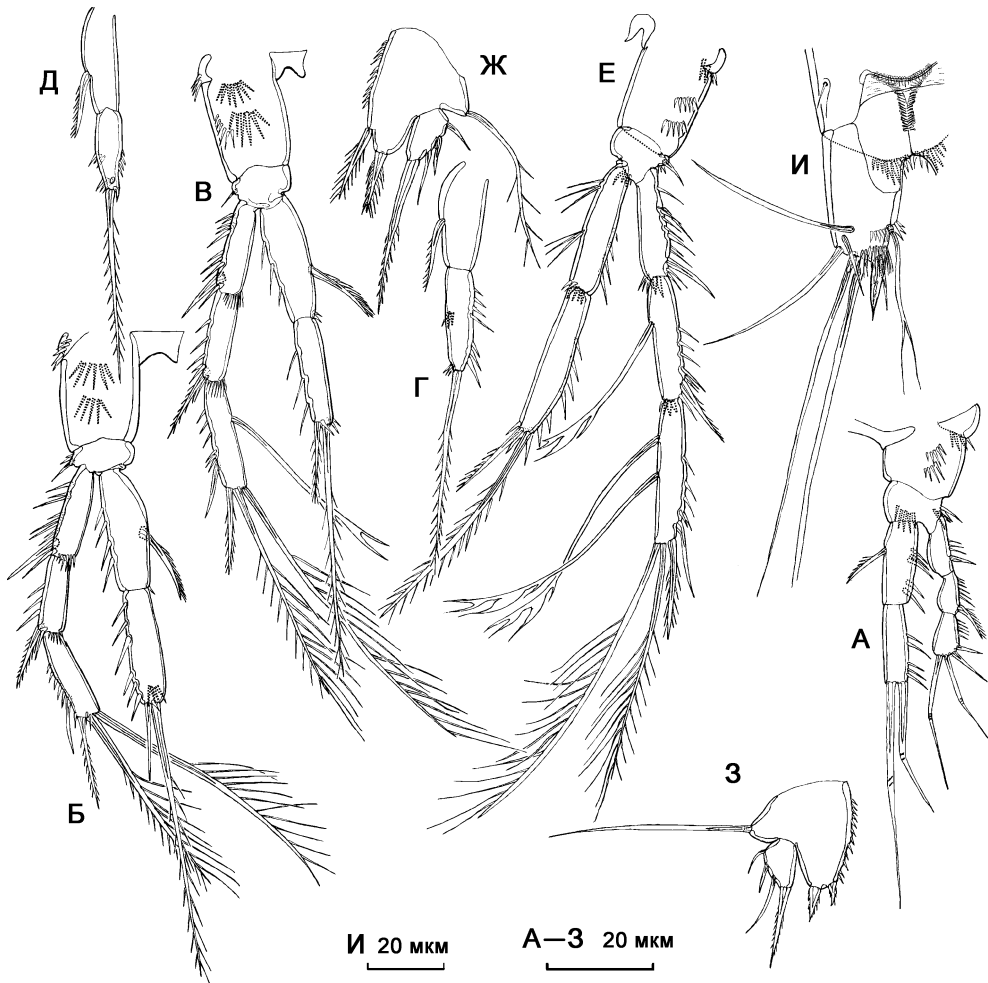


Рис. 5.155. *Paraleptastacus monensis* Whybrew, 1986, самка (А–В, Е, Ж, И), самец (Г, Д, 3): А — P1; Б — P2; В — P3; Г — эндоподит P2; Д — эндоподит P3, Е — P4; Ж, 3 — P5; И — фуркальная ветвь.

1,17 раза длиннее экзоподита, двусегментный, сегменты примерно равной длины. Проксимальный сегмент несет наружный ряд шипиков и внутреннюю щетинку, дистальный — наружный ряд шипиков и 2 терминальные геникулирующие щетинки.

Вторая–четвертая пары ног. Прекоксы небольшие, треугольные, с краевым рядом шипиков. Коксы крупные, вытянутые с 2 (вторая и четвертая пары) или 3 (третья пара) рядами шипиков. Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	0.0.022	1.020
Третья пара ног	0.0.122	1.020
Четвертая пара ног	0.1.222	0.020

Пятая пара ног. Базиэндоподит несет 2 крупных, примерно равной длины, оперенных шипа на базальной лопасти. Экзоподит несет 4 щетинки, внутренняя крупнее остальных и оперена.

Шестая пара ног. Входит в состав генитального поля, представлена парой небольших пластинок, несущих по 3 щетинки каждая.

Самец. Общая длина тела, включая рostrum и ветви фурки 433 мкм. Максимальная ширина тела, измеренная в области цефалоторакса 53 мкм. Форма тела, окраска, распределение сенсилл, как у самки. Половой диморфизм в генитальной сегментации, антеннулах, второй, третьей, пятой и шестой парах ног.

Антеннула. 9-сегментная, гаплоцерная. Первый сегмент короткий, второй вытянутый, длина в 2,4 раза больше ширины. Четвертый сегмент слабо отделен от соседних, не полностью замкнут на вентральной стороне. Пятый сегмент без заметных видоизменений, слабо вздут. Девятый сегмент дистально продолжается в заостренный отросток. Эстетаски на пятом и девятом сегментах. Формула щетинок антеннулы: [1]; [7 + 1 оперенная]; [4]; [2]; [6 + эстетаск]; [2]; [3]; [2]; [10 + эстетаск].

Вторая пара ног. Половой диморфизм в эндоподите. Дистальный сегмент эндоподита с 1 щетинкой (у самки с 2).

Третья пара ног. Половой диморфизм в эндоподите. Дистальный сегмент эндоподита несет 1 щетинку (у самки 2).

Пятая пара ног. Медиальная доля базиэндоподита несет два коротких оперенных шипа, внутренний из которых короче; по внутреннему краю медиальная доля базиэндоподита с рядом шипиков. Экзоподит несет 4 щетинки, внутренняя крупнее остальных и оперена.

Шестая пара ног. Слабо асимметричная, не срастается с туловищем. Каждая нога из пары несет внутренний оперенный шип и 2 длинные голые щетинки.

Науплиус III (рис. 5.153А). Длина тела 152 мкм, максимальная ширина тела 76 мкм. Тело овальное, слабо удлинненное. Задний конец тела продолжается за край головного щита, несет лопасть с 2 рядами шипиков и 2 пары щетинок.

Антеннула 3-сегментная. Первый сегмент не вооружен. Второй сегмент несет 3 внутренних щетинки и ряд шипиков во внешнем дистальном углу. Третий сегмент несет 3 внешних щетинки, 3 щетинки и эстетаск терминально и внешний ряд шипиков.

Антенна. Кокса с удлинненной двузубой гнатобазой, несущей 2 щетинки у основания. Базис с 1 щетинкой. Эндоподит несет 1 внутреннюю щетинку и терминальный коготь. Экзоподит 2-сегментный, первый сегмент несет 1 короткую щетинку и 1 крупную щетинку, снабженную отростком; второй сегмент несет 1 терминальную щетинку, 1 субтерминальную щетинку и короткий субтерминальный отросток.

Лабрум хорошо развит, овальный, несет 2 латеральных ряда мелких шипиков, пару рядов шипиков в дистальной части и терминально щетку из мелких шипиков.

Мандибула. Базис несет 3 щетинки. Эндоподит представлен квадратной лопастью, несущей 2 крупных шипа, вооруженных шипиками и 6 голых щетинок. Экзоподит трехсегментный, первый сегмент не вооружен, второй сегмент несет 1 голую щетинку, третий сегмент несет длинную (почти равную длине тела) щетинку, вооруженную шипиками.

Максиллула представлена лопастью, несущей 1 щетинку.

Обсуждение. Беломорские экземпляры *P. monensis* совпадают с типовым описанием данного вида (Whybrew, 1986) в строении плавательных ног, фуркальных ветвей, относительной длине щетинок пятых пар ног, вооружении шестой пары ног

самца. Незначительное отличие заключается в несколько большей длине тела беломорских экземпляров (445 мкм, в типовом описании 377 мкм). Различия между видами рода *Paraleptastacus* крайне незначительны. В пределах рода можно предположить возникновение части видов путем неотении, как это предполагается, например, для ряда Paramesochridae (Huys, 1987). Внутренние щетинки на эндоподитах и экзоподитах второй и третьей пар ног возникают на более поздней стадии (у копеподита V), чем внешние щетинки и именно наличие внутренних щетинок подвергается наибольшей изменчивости в пределах рода. Можно предположить, что виды с редукцией внутренних щетинок возникают путем частичной задержки развития и приобретают ряд черт, свойственных копеподитам (меньший размер и отсутствие внутренних щетинок). Это предположение подтверждается меньшими размерами видов группы *kliei* (характеризующихся отсутствием внутренней щетинки на эндоподите третьей пары ног) по сравнению с *P. monensis*, *P. spinicauda*, *P. holsaticus*.

Науплиальные стадии представителей рода *Paraleptastacus* описаны только для *P. brevicaudatus* Wilson, 1932 (Dahms, 1990b). Исследованный науплиус III *P. monensis* имеет идентичную с *P. brevicaudatus* форму тела, орнаментацию лабрума, сегментацию и вооружение антеннул, отличаясь меньшим вооружением эндоподита антенны (1 внутренняя щетинка вместо 3), 5 (вместо 6) щетинками на внешней части эндоподита мандибулы, более развитой орнаментацией заднего конца тела (2 дополнительных, по сравнению с *P. brevicaudatus*, ряда шипиков). Максиллула, представленная лопастью с 1 щетинкой, в большей степени соответствует максиллуле науплиусов других Harpacticoida, чем максиллула *P. brevicaudatus* (представленная развитой двулопастной пластинкой со щетинкой на внешней лопасти). Подобные отличия науплиусов близких видов, вероятно, распространены среди Harpacticoida, так для рода *Briocamptus* показана изменчивость наличия/отсутствия зачатков максиллипед (Dahms, 1990a), что делает возможным точную идентификацию сложно различимых во взрослом состоянии видов.

Распространение. Северное и Белое моря. Интерстициальный вид, обитающий на литорали.

Род *Schizothrix* Huys, 1992

Schizothrix rostrata (Nicholls, 1940)

Рис. 5.156.

Leptastacus rostratus Nicholls, 1940: 125; Geddes, 1981: 22–23.

Schizothrix rostrata Huys, 1992: 173.

Длина тела 690–700 мкм.

Ветви фурки конические, длина 3,6 раза больше ширины. Главная фуркальная щетинка несет небольшой изогнутый отросток, седьмая фуркальная щетинка раздвоена в дистальной части.

Формула вооружения плавательных ног.

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.011
Вторая пара ног	0.0.022	1.011
Третья пара ног	0.0.122	0.011
Четвертая пара ног	0.1.222	0.011

Пятая пара ног. Экзоподит сростается с базиэндоподитом в единую треугольную пластинку, несущую 5 щетинок, включая базальную (как у самки, так и у самца).

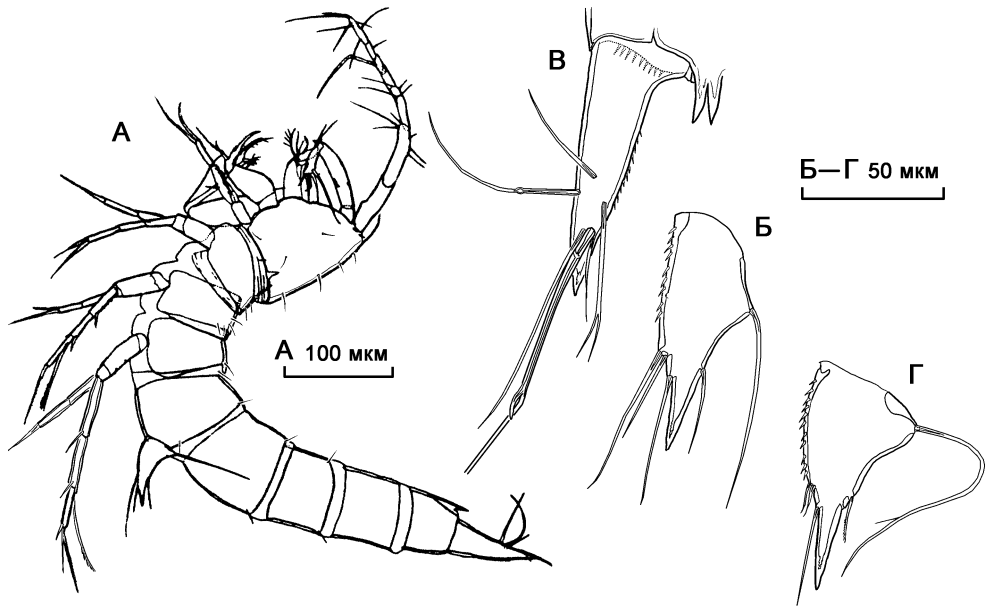


Рис. 5.156. *Schizothrix rostrata* (Nicholls, 1940), самка (А–В), самец (Г): А — внешний вид; Б, Г — P5; В — фуркальная ветвь.

Строение беломорских особей не имеет заметных отличий от первоописания данного вида и переописания его Д. Геддесом (Geddes, 1981), за исключением меньшей длины тела беломорских экземпляров (1200 мкм в первоописании, 690–700 мкм у беломорских экземпляров).

Распространение. Эстуарий реки Св. Лаврентия, Норвегия (Трёмсе), Белое море. Интерстициальный вид, обитающий на литорали и верхней сублиторали.

5.10.7. Orthopsyllidae Huys, 1990

Семейство было выделено З. Хесом (Huys, 1990b) в результате кладистического анализа гарпактикоид, сходных с Laophontoidea. В качестве обоснований для выделения ортопсиллид в отдельное семейство, близкое к Laophontidae (ранее род *Orthopsyllus* рассматривался в составе подсемейства Halocanthocamptinae) указывалось строение антеннул с крючковидными отростками, развитие полового диморфизма в третьей паре ног, строение экзоподита антенн. Тем не менее, диагноза семейства как такового представлено не было, диагноз приведен только в работе Voxshall, Halsey, 2004.

Диагноз. Harpacticoida. Тело цилиндрическое, с мощной кутикулой и выраженными межсегментными границами. Антеннула 4-сегментная с крупным внутренним отростком на втором сегменте. Антенна с аллобазисом, не имеющим выраженных следов исходной сегментации, экзоподит антенны 1-сегментный с 4 щетинками. Экзоподит мандибулы редуцирован до единственного шипа. Маскислла с 1-сегментным эндоподитом с 3–4 щетинками. Синкокса максиллипеды с 2 щетинками.

Первая пара ног характерного строения с 3-сегментным экзоподитом и 2-сегментным эндоподитом. Две терминальные щетинки экзоподита-3 и внутренняя терминальная щетинка эндоподита-2 с кисточковидными окончаниями. Экзоподиты плавательных ног 3-сегментные, эндоподиты — короткие 2-сегментные. Эндоподит третьей пары ног самца 3-сегментный, второй сегмент несет длинный изогнутый отросток на передней или внутренней стороне. На генитальном поле имеются ситовидные поры.

Морские, бентосные животные.

Под *Orthopsyllus* Brady et Robertson, 1873

Orthopsyllus linearis improportionatus (Jakobi, 1954)

Рис. 5.157–5.158.

Katacletodes improportionatus Jakobi, 1954.

Orthopsyllus linearis (Claus) sensu T. Scott, 1912: T. Scott, 1912: 567, таб. IX, рис. 10–22.

Orthopsyllus linearis (Claus) sensu Lang, 1965: Lang, 1965: 401–403, рис. 220–221.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело цилиндрическое, слабо сужающееся к заднему концу с сильно выраженными границами между сегментами. Общая длина тела 1200 мкм. Кутикула с выраженной скульптурой, цефалоторакс с ячеистыми углублениями, туловищные сегменты покрыты мелкими порами. Задние края сегментов с рядами конических отростков.

Рострум треугольный, несет пару сенсилл в дистальной части. Генитальный двойной сегмент с четко выраженным подразделением на исходные 2 сегмента. Рисунок генитального поля хорошо выражен, копулятивная пора сильно смещена дистально от оснований шестой пары ног, соединена копулятивной трубкой с парой почковидных, сильно хитинизированных структур. Ситовидные поры на генитальном поле имеются, каждая группа состоит из 4 отдельных пор.

Оперкулум на анальном сегменте небольшой, с 1 рядом зубчиков. По бокам оперкулума расположены ряды зубовидных отростков. Фуркальные ветви конические, отношение длины к ширине равно 1,35. Первая фуркальная щетинка небольшая; вторая, третья, четвертая, шестая, седьмая развиты без видоизменений, пятая щетинка (главная) имеет сильно расширенное основание, срастаясь с 4 щетинкой.

Антеннула 4-сегментная, укороченная. Второй сегмент несет массивный внешний крючковидный отросток. Эстетаски на третьем и четвертом сегментах. Формула вооружения антеннулы: [1]; [7]; [10 + эстетаск]; [11 + эстетаск].

Антенна. Кокса небольшая невооруженная. Аллобазис без следов исходной сегментации, несет внешний ряд сетул и внутреннюю щетинку. Экзоподит 1-сегментный, несет 4 оперенные щетинки, эндоподит 1-сегментный, несет ряды массивных шипиков, 2 латеральных шипа, 2 терминальных шипа, 2 геникулирующих щетинки и 1 мощную геникулирующую щетинку, сросшуюся с сетулой в основании.

Мандибула. Кокса массивная, гнатобаза несет небольшое количество мощных зубов. Мандибулярный щупик 2-сегментный, рудиментарный экзоподит представлен единственным шипом, вооруженным шипиками. Базис несет 1 мощный шип. Эндоподит 1-сегментный, несет 1 внешнюю и 2 терминальных щетинки.

Максиллула. Прекокса с мощным артритом, несущим 7 шипов в двух рядах на терминальной стороне и 1 внутреннюю щетинку. Кокса небольшая, квадратная, несет ряд шипиков и цилиндрический эндит снабженный 2 щетинками и рядом шипиков.

Базис удлинненный цилиндрический, с эндитом, вооруженным 3 щетинками и рядом шипиков. Экзоподит и эндоподит рудиментарные, представлены парой щетинок.

Максилла. Синкокса несет 3 эндита и несколько рядов шипиков. Первый эндит несет 1 щетинку, второй и третий эндиты несут по 3 щетинки. Базис несет коготь и 2 щетинки при его основании. Эндоподит 1-сегментный с 3 щетинками.

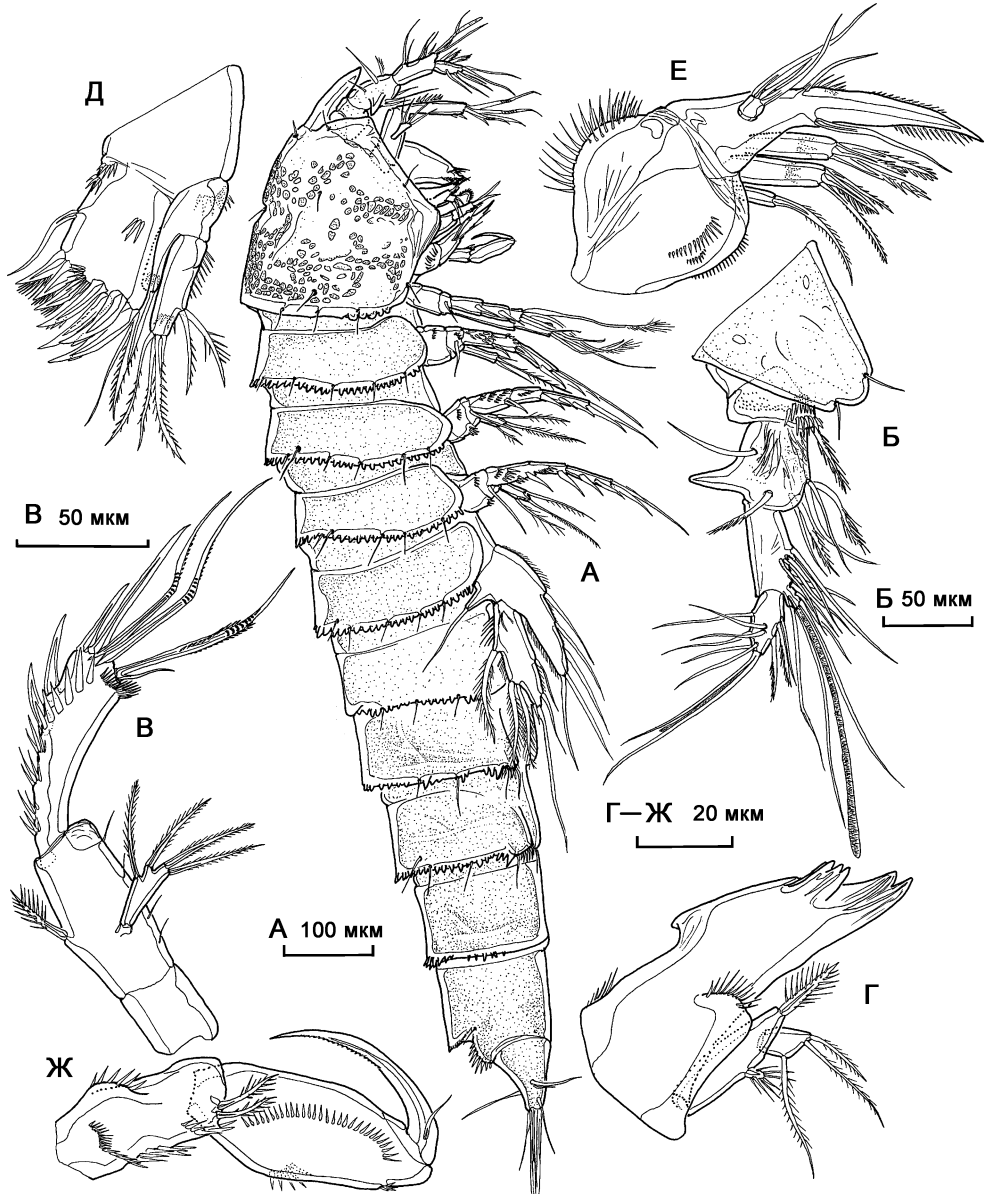


Рис. 5.157. *Orthopsyllus linearis improportionatus* (Jakobi, 1954), самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

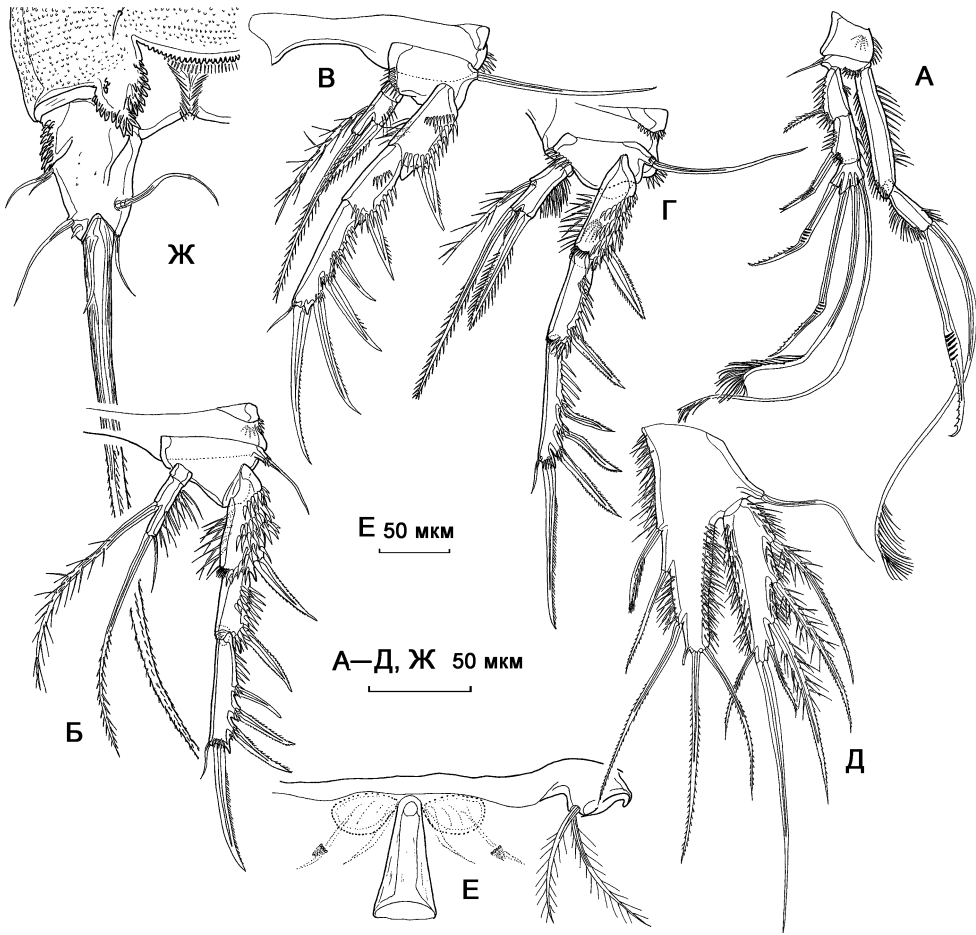


Рис. 5.158. *Orthopsyllus linearis improportionatus* (Jakobi, 1954), самка: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — P5; Е — генитальное поле; Ж — фуркальная ветвь.

Максиллипеда. Синкокса удлинённая, отношение длины к ширине 2,2; несёт 4 ряда шипиков и 2 щетинки. Базис удлинённый, несёт 3 ряда шипиков. Эндоподит представлен мощным когтем с 1 щетинкой при основании.

Первая пара ног. Экзоподит 3-сегментный, первый и второй сегменты слабо удлинены, третий сегмент короткий, несёт 2 геникулирующих щетинки и 2 щетинки с кисточками из длинных сетул. Эндоподит 2-сегментный, эндоподит-1 удлинённый, незначительно превышает по длине экзоподит, отношение его длины к ширине равно 5,7; вооружен 2 рядами шипиков. Эндоподит-2 в 2,6 раза короче эндоподита-1, отношение его длины к ширине равно 3; несёт терминально 1 мощную геникулирующую зазубренную щетинку и 1 длинную щетинку с кисточкой из сетул.

Вторая—четвертая пара ног. Прекоксые небольшие, треугольные, вооруженные рядом шипиков, коксы небольшие, сливаются с интеркоксальными склеритами. Базисы несут по внешней щетинке и несколько рядов шипиков. Сегменты экзоподитов богаты вооружены шипиками и сетулами. Эндоподиты короткие 2-сегментные.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.020
Вторая пара ног	0.0.023	0.111
Третья пара ног	0.0.023	0.111
Четвертая пара ног	0.0.023	0.111

Пятая пара ног. Базисэндоподит несет внешнюю базальную щетинку, лопасть эндоподита несет 3 внутренних и 2 терминальных щетинки 1 трубчатую пору и многочисленные шипики. Экзоподит несет 4 внешние, 1 внутреннюю и 1 терминальную щетинки.

Шестая пара ног. Входит в состав генитального поля, представлена парой пластинок, несущих по 2 оперенные щетинки.

Обсуждение. Исследованная самка *Orthopsyllus* демонстрирует большое сходство в строении первой–пятой пар ног с рисунками К. Ланга (Lang, 1965) и Т. Скотта (T. Scott, 1912), но отличается иной формой фурки, более близкой к таковой у типового *Orthopsyllus linearis* s. str. (Claus, 1866). На рисунке первой пары ног, приведенном в работе Ланга (Lang, 1965), видны 2 внутренних сетулы (?) на эндоподите-1. Неясно, представляет одна из них рудиментарную щетинку (наличием которой характеризуются другие подвиды данного вида), или это просто длинные шипики. У беломорского экземпляра внутренних щетинок на этом сегменте не найдено.

Распространение. Побережье Европы, Бразилии, Фолклендские о-ва. Вид обитает в эпибентосе, в Белом море найден в смывах с ракуши.

5.10.8. Laophontidae T. Scott, 1905

Ключ для определения локальных родов и видов

1. Длина эндоподита-1 P1 равна или незначительно больше длины экзоподита... 2
— Длина эндоподита-1 P1 значительно больше длины экзоподита 3
2. Эндоподит P4 самки 1-сегментный, экзоподит-3 P3 самца с 4 мощными шипами и 1 маленькой щетинкой *Platyhelipus littoralis*
— Эндоподит P4 самки 2-сегментный, экзоподит-3 P3 самца с 6 мощными шипами *Platyhelipus laophontoides*
3. Эндоподит-2 P2 с 5 щетинками *Esola longiremis*
— Эндоподит-2 P2 не более чем с 4 щетинками 4
4. Экзоподит антенны рудиментарный 5
— Экзоподит антенны хорошо развит, 1-сегментный с 4 щетинками 6
5. Экзоподит-3 P4 с 2 внешними шипами, длина базисэндоподита P5 превосходит середину экзоподита *Heterolaophonte minuta*
— Экзоподит-3 P4 с 3 внешними шипами, длина базисэндоподита P5 не достигает середины экзоподита *Heterolaophonte littoralis*
6. Экзоподит P5 с 3 щетинками 7
— Экзоподит P5 более чем с 3 щетинками 8
7. Базисэндоподит P5 несет 4–5 щетинок *Echinolaophonte horrida*
— Базисэндоподит P5 с 3 щетинками *Onychocamptus mohammed*
8. Эндоподит-1 P3 снабжен внутренней щетинкой 9
— Эндоподит-1 P3 без внутренней щетинки 10
9. Базисэндоподит P5 самки с 3 щетинками, эндоподит P4 самца 2-сегментный
..... *Laophonte depressa*

- Базизндоподит P5 самки с 5 щетинками, эндоподит P4 самца 1-сегментный *Pseudonychocampus koreni*
10. Эндоподит-2 P2 с 1–2 щетинками, второй сегмент антеннулы с крючководным выростом *Laophonte hamata* sp. n.
- Эндоподит-2 P2 с 3–4 щетинками 11
11. Эндоподит-2 P4 с 2 щетинками *Laophonte inopinata*
- Эндоподит-2 P4 с 3 щетинками *Laophonte baltica*
- Эндоподит-2 P4 с 4 щетинками, одна из внутренних щетинок эндоподита P2 самца утолщенная, длинная 12
12. Экзоподит-3 P3 с 1 внутренней щетинкой, длина фурки в 1,5 раза больше ширины *Paralaophonte karmensis*
- Экзоподит-3 P3 с 2 внутренними щетинками 13
13. Длина фуркальных ветвей не более чем в 1,5 раза превышает ширину *Paralaophonte perplexa*
- Длина фуркальных ветвей в 2,5 раза превышает ширину *Paralaophonte hyperborea*
- Длина фуркальных ветвей в 4 раза превышает ширину *Paralaophonte macera*

Род *Laophonte* Philippi, 1840

Laophonte baltica Klie, 1929

Рис. 5.159А, Б.

Laophonte baltica Klie, 1929: 370, рис. 60–68; Lang, 1948: 1359, рис. 548; Численко, 1967: 175, рис. 70.

Длина тела самки (по данным Численко, 1967) равна 320–328 мкм, самца — 350 мкм. Отношение длины к ширине фуркальных ветвей равно 1,4. Антеннула 7-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.110
Вторая пара ног	0.1.123	0.121
Третья пара ног	0.1.223	0.121
Четвертая пара ног	0.1.223	0.121

Пятая пара ног. Базизндоподит с 4 щетинками, экзоподит несет 5 щетинок.

Распространение. Белое, Северное и Балтийское моря. Вид обитает в фитопланкте в верхней сублиторали.

Laophonte inopinata T. Scott, 1892

Рис. 5.159В–Д.

Laophonte inopinata T. Scott, 1892: 256, рис. XI (1–12); Lang, 1948: 1360 рис. 547 (5); Численко, 1967: 178, рис. 71.

Длина тела самки (по данным Численко, 1967) равна 550 мкм, самца — 420 мкм. Отношение длины к ширине фуркальных ветвей равно 1,6. Антеннула 6-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.110
Вторая пара ног	0.1.123	0.110
Третья пара ног	0.1.123	0.111
Четвертая пара ног	0.1.023	110

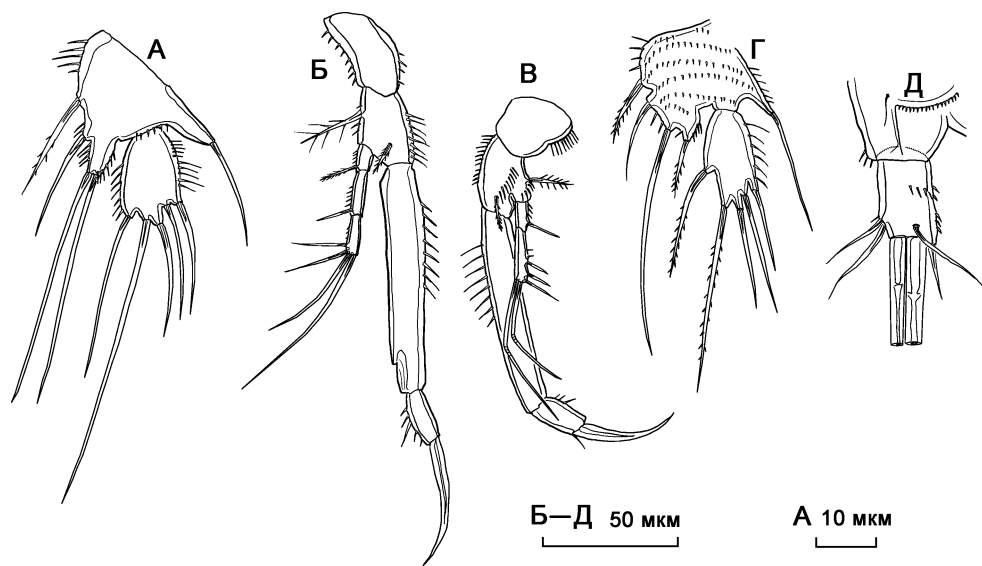


Рис. 5.159. *Laophonte* spp.: А–Б — *L. baltica* Klie, 1929, самка; В–Д — *L. inopinata* T. Scott, 1892. А, Г — P5; Б, В — P1; Д — фуркальная ветвь. По Численко, 1967.

Пятая пара ног. Базиэндоподит с 4 щетинками, экзоподит несет 5 щетинок.

Распространение. Белое и Адриатическое моря, побережье Северной Европы, Исландия. Вид обитает в фитали в верхней сублиторали.

Laophonte depressa T. Scott, 1894

Laophonte depressa T. Scott, 1894: 245, таб. VI, рис. 24–31; Lang, 1948: 1349, рис. 543 (3), 544 (4).

Длина тела самки равна 700 мкм. Тело уплощено дорзо-вентрально. Длина фурки примерно равна ширине. Антеннула 7-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.010
Вторая пара ног	0.1.123	0.121
Третья пара ног	0.1.223	0.121
Четвертая пара ног	0.1.223	0.121

Пятая пара ног. Базиэндоподит с 3 щетинками, экзоподит несет 6 щетинок.

В Белом море вид найден В.А. Броцкой (1962).

Распространение. Земля Франца-Иосифа, Исландия, побережья Норвегии и Великобритании. Вид обитает в фитали в верхней сублиторали и литорали.

Laophonte hamata sp. n.

Рис. 5.160–5.162.

Описание. Самка. Длина тела равна 530 мкм, удлиненное, уплощенное дорзовентрально, все сегменты, кроме анального и преданального, снабжены латеральными крыльями. Края цефалоторакса и сегментов тела несут шипики. Копулятивная пора генитального поля, вероятно, расположена между основаниями шестой пары ног. Рострум треугольный, отделен от цефалоторакса, помимо 2 сенсилл, снабжен трубчатой порой на окончании.

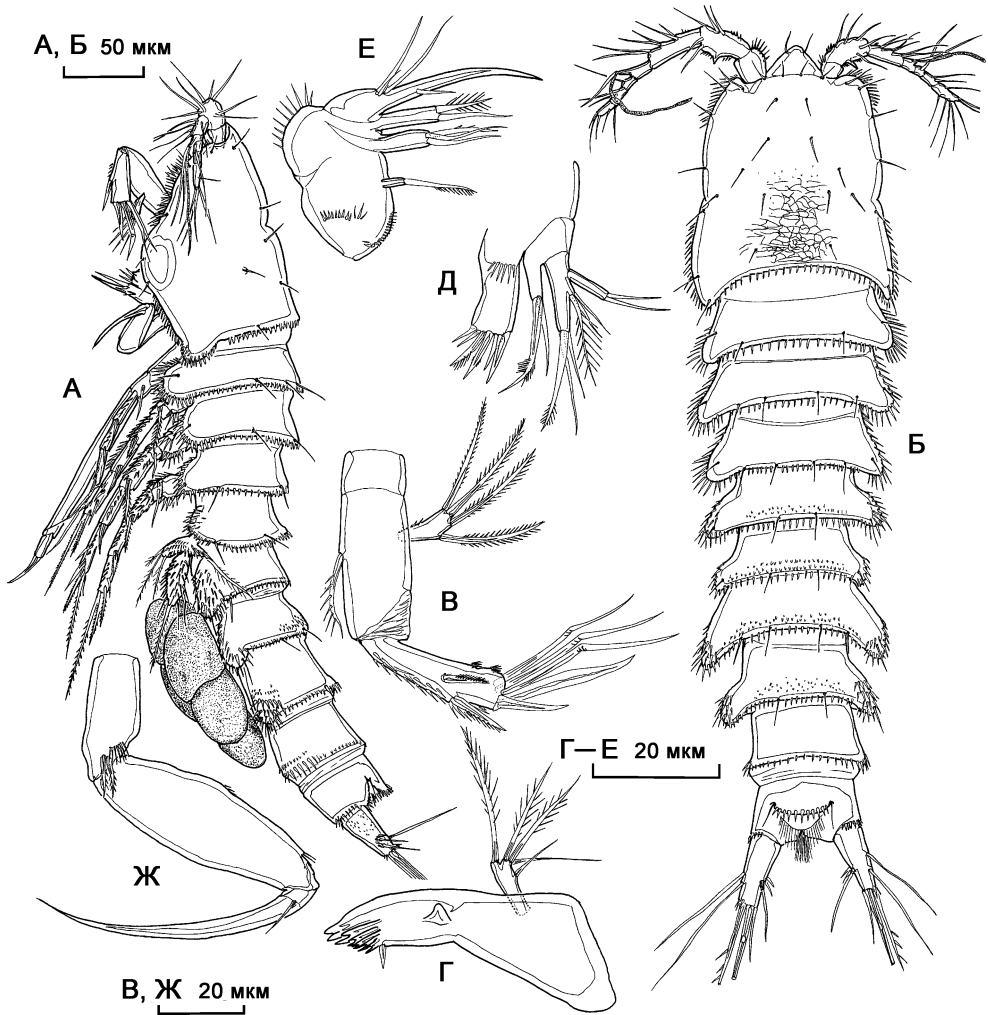


Рис. 5.160. *Laophonte hamata* sp. n., самка: А — внешний вид, латерально; Б — внешний вид, дорзально; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

Фуркальные ветви конические, отношение длины к ширине 1,9. Все фуркальные щетинки, кроме первой, развиты, четвертая и пятая наиболее длинные, вооружены шипиками. Также фуркальная ветвь несет трубчатую пору в проксимальной части дорзальной стороны, и ряды шипиков в дистальной части.

Антеннула 7-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [8]; [7]; [2 + эстетаск]; [1]; [2]; [8 + эстетаск].

Антенна. Исходная сегментация аллобазиса не выражена, аллобазис несет 1 внутреннюю щетинку. Эндоподит с 2 внутренними, 2 мощными терминальным шипами и 3 геникулирующими щетинками. Экзоподит 1-сегментный с 4 щетинками.

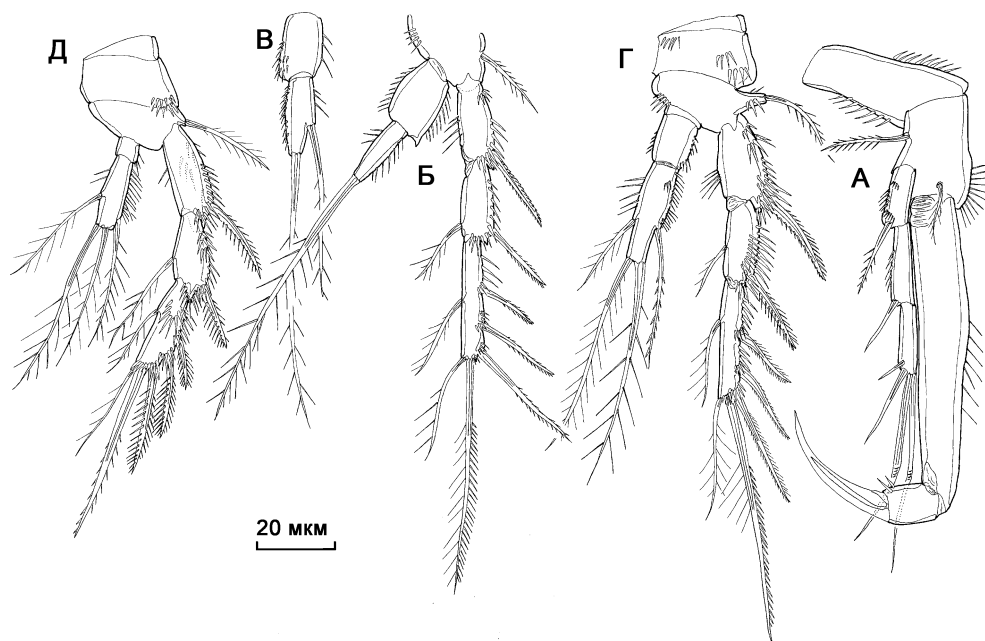


Рис. 5.161. *Laophonte hamata* sp. n., самка: А — P1; Б — P2; В — вариант строения эндоподита P2; Г — P3; Д — P4.

Мандибула. Кокса удлинённая, гнатобаза с несколькими двураздельными зубами, меньшими зубами и щетинкой. *Pars incisiva* выражен, треугольный. Мандибулярный щупик 1-сегментный с 5 щетинками.

Максиллула. Артрит прекокс с 6 шипами. Кокса с цилиндрическим эндитом, вооруженным 2 щетинками. Базис с эндитом, вооруженным 3 щетинками. Экзоподит 1-сегментный, несет 2 щетинки, эндоподит объединен с базисом, представлен 3 щетинками.

Максилла. Синкокса несет 3 эндита, проксимальный небольшого размера с 1 щетинкой, средний эндит с 3, дистальный с 2 щетинками. Аллобазис преобразован в коготь, несущий 1 щетинку при основании. Эндоподит представлен 3 щетинками.

Максиллипеда мощная, с серповидным эндоподитом, несущим 1 щетинку при основании. Синкокса удлинённая, несет 2 щетинки.

Первая пара ног. Экзоподит 3-сегментный, эндоподит 2-сегментный, выраженного хватательного строения. Эндоподит-1 удлинённый (длина в 5,75 раза больше ширины), в 1,47 раза превосходит по длине экзоподит.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Вторая пара ног	0.1.123	0.110
Третья пара ног	0.1.123	0.121
Четвертая пара ног	0.1.123	0.121

Пятая пара ног. Базисэндоподит короткий, с 4 щетинками. Экзоподит несет 5 щетинок.

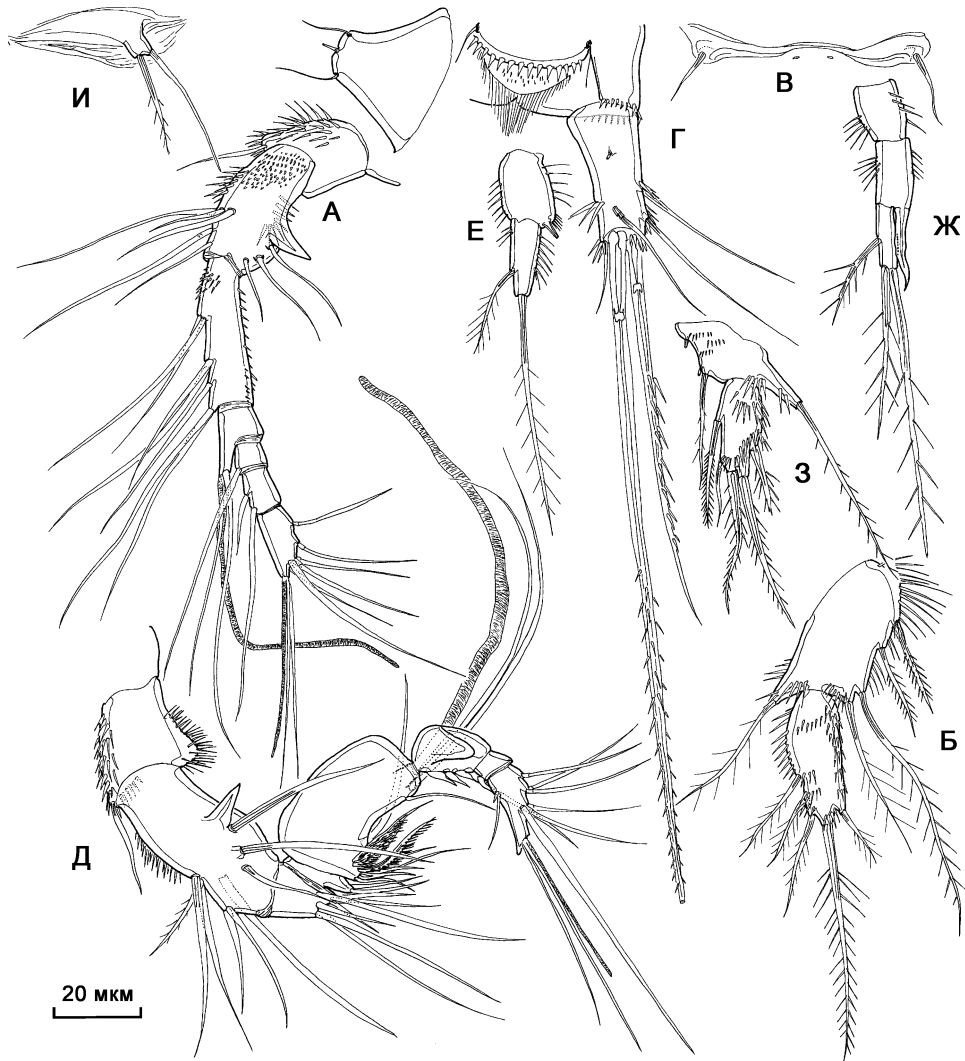


Рис. 5.162. *Laophonte hamata* sp. n., самка (А–Г), самец (Д–И): А, Д — антеннула; Б, 3 — P5; В — генитальное поле; Г — фуркальная ветвь; Е — эндоподит P2; Ж — эндоподит P3; И — P6.

Самец. Половой диморфизм в антеннуле, эндоподитах третьей пары ног, пятой паре ног и в генитальной сегментации, крайне слабые изменения наблюдаются в эндоподитах второй пары ног.

Антеннула 8-сегментная. Геникуляция между 5-м и 6-м сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [7]; [2]; [11 + эстетаск]; [3]; [1]; [10 + эстетаск].

Эндоподит второй пары ног несет трубчатую пору во внешнем углу первого сегмента.

Эндоподит третьей пары ног 3-сегментный, второй сегмент несет отросток превосходящий по длине третий сегмент. Третий сегмент с 3 щетинками.

Пятая пара ног отличается от таковой самки меньшими размерами, лопасть базиэндоподита несет только 1 щетинку и 2 трубчатые поры.

Характерной особенностью данного вида является редуцированное вооружение эндоподита второй пары ног, несущего обычно 2, изредка только 1 щетинку.

Распространение. Вид известен только из типового местообитания: Белое море, Кандалакшский залив, губа Ругозерская, мористая сторона о. Малый Еремей, глубина 10 м, грунт — ракуша.

Этимология. Вид назван по строению эндоподитов плавательных ног с редуцированным вооружением на их первых сегментах.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, губа Ругозерская, о. Мал. Еремей (66°33' с.ш., 33°07' в.д.), сублитораль.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 3 стеклах (Har178 – Har180): A1, A2 (Har178); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har179); P1 – P4, уросома (Har180). Аллотип ♂ расчленен на 3 стеклах (Har181 – Har183): A1, A2, Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har181); P1 – P4 (Har182); уросома (Har183). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

Род *Pseudonychocamptus* Lang, 1944

Pseudonychocamptus koreni (Boeck, 1872)

Рис. 5.163Д.

Laophonte koreni Boeck, 1872: 51; Sars, 1908: 248, рис. CLXIX.

Pseudonychocamptus koreni Lang, 1948: 1361, рис. 547 (6), 550 (1); Численко, 1967: 178, рис. 72.

Длина тела самки равна 530–700 мкм. Отношение длины к ширине фуркальных ветвей 1,2. Антеннула самки 7-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.020
Вторая пара ног	0.1.123	0.220
Третья пара ног	0.1.123	1.121
Четвертая пара ног	0.1.123	1.121

Пятая пара ног. Базиэндоподит с 5 щетинками, экзоподит несет 5 щетинок.

Распространение. Побережье Европы от Белого до Средиземного моря. Вид обитает в фитали в верхней сублиторали.

Род *Heterolaophonte* Lang, 1944

Heterolaophonte minuta (Boeck, 1872)

Рис. 5.163Г.

Laophonte minuta Boeck, 1872: 52, таб. XI; Sars, 1908: 253, рис. CLXXIV.

Heterolaophonte minuta Lang, 1948: 1371, рис. 554 (1); Численко, 1967: 178, 179, рис. 73; Willen, 1992: 139–153.

Длина тела самки равна 700–720 мкм, самца — 850 мкм. Отношение длины к ширине фуркальных ветвей 2,5. Антеннула 7-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.020
Вторая пара ног	0.1.123	1.120
Третья пара ног	0.1.223	0.221
Четвертая пара ног	0.0.023	0.121

Пятая пара ног. Базисэндоподит с 5 щетинками, экзоподит несет 6 щетинок.

Распространение. Побережье северной Европы, север Атлантического побережья Северной Америки, Белое и Баренцево моря. Эпибентосный вид, изредка встречающийся в фитали, обитает в основном на литорали, реже — в верхней сублиторали.

Heterolaophonte littoralis (Т. et А. Scott, 1893)

Рис. 5.163–5.164.

Laophonte littorale (littoralis) Т., А. Scott, 1893: 238, таб. XI; Sars, 1908: 255, рис. CLXXV.

Heterolaophonte littoralis Lang, 1948: 1372, рис. 551, 555; Численко, 1967: 180, рис. 74.

Длина тела равна 630 мкм, тело крепкое, расширенное. Кутикула цефалоторакса и сегментов тела покрыта мелкими шипиками. Задние края сегментов вооружены игловидными шипиками. Фуркальные ветви конические, отношение длины к ширине 1,6. Антеннула 7-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [8]; [7]; [2 + эстетаск]; [1]; [2]; [9 + эстетаск].

Первая пара ног. Экзоподит 3-сегментный. Эндоподит-1 удлинненный (длина в 4,57 раза больше ширины), в 1,6 раза превосходит по длине экзоподит.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.020
Вторая пара ног	0.1.123	1.120
Третья пара ног	0.1.223	0.221
Четвертая пара ног	0.0.023	0.121

Пятая пара ног. Базисэндоподит с 5 щетинками, экзоподит несет 6 щетинок.

Строение обнаруженных экземпляров данного вида хорошо согласуется с рисунками Г. Сарса (Sars, 1908) и Л.Л. Численко (1967). Значительное отличие наблюдается в вооружении эндоподита-2 четвертой пары ног, несущем у исследуемого экземпляра 4 щетинки (3 в остальных описаниях). Очевидно, что у *H. littoralis*, также как и у близкого вида *H. minuta* (Boeck, 1872) существует внутривидовая

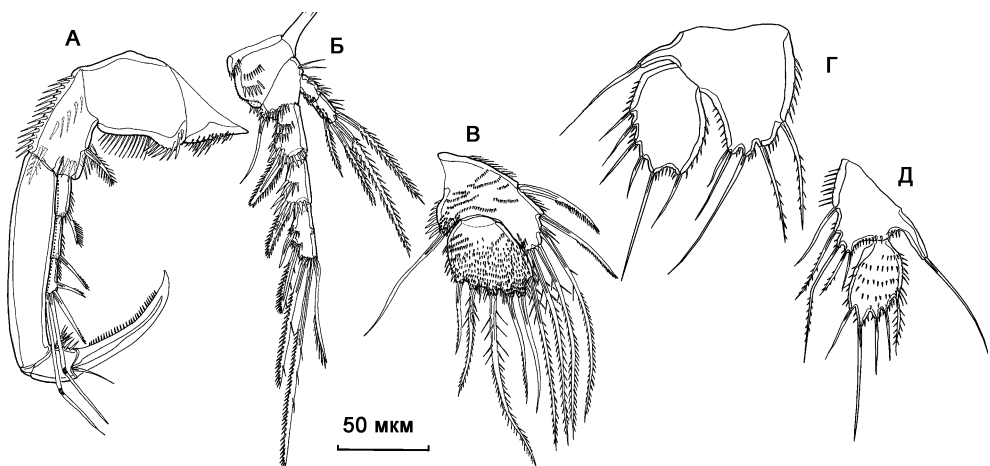


Рис. 5.163. А–В — *Heterolaophonte littoralis* (Т. et А. Scott, 1893), самка; Г — *Heterolaophonte minuta* (Boeck, 1872); Д — *Pseudonychocamptus koreni* (Boeck, 1872). А — P1; Б — P4; В–Д — P5.

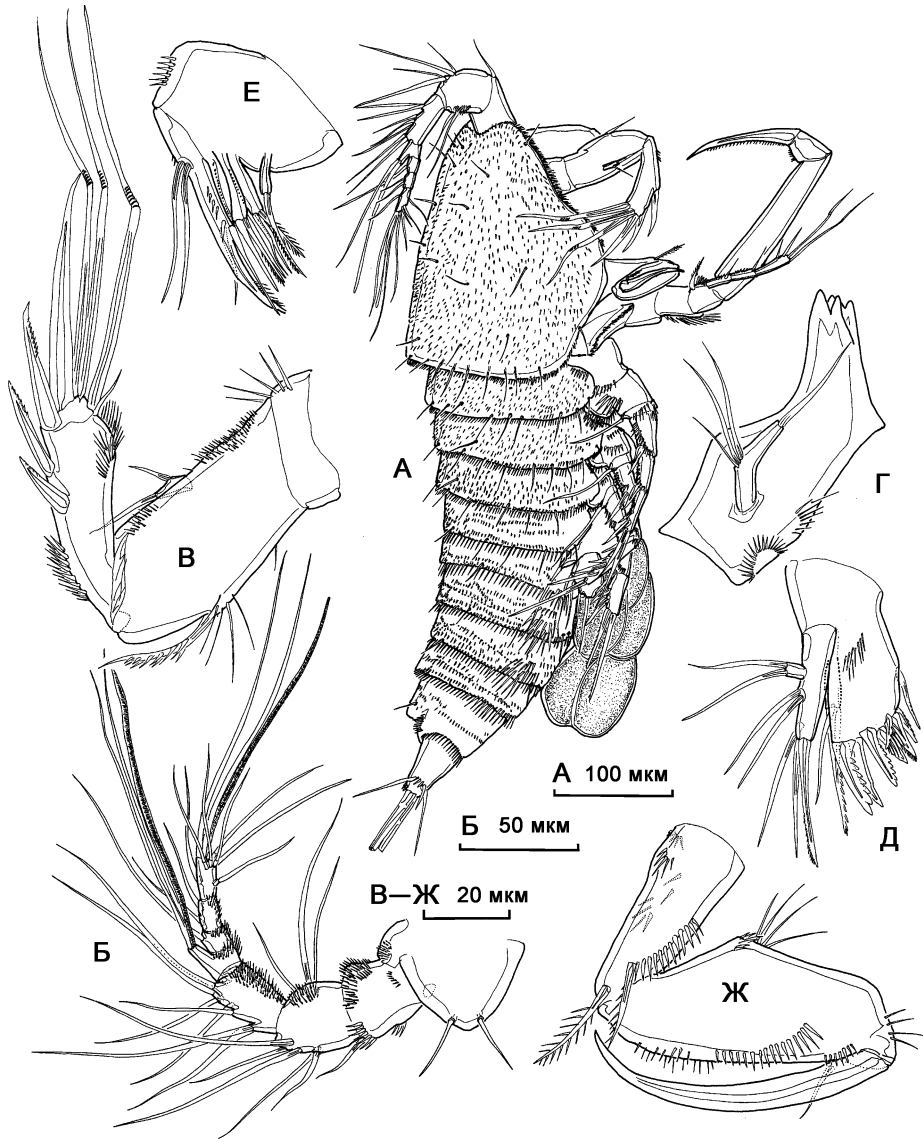


Рис. 5.164. *Heterolaophonte littoralis* (T. et A. Scott, 1893), самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

изменчивость данного признака. Численко (1967) отмечает очень длинные щетинки пятой пары ног, у исследуемого экземпляра щетинки на пятой паре ног имеют промежуточную длину между рисунками Численко и Сарса, вероятно, это довольно изменчивый признак, на что указывает и К. Ланг (Lang, 1948).

Распространение. Норвегия, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген, Баренцево и Белое моря. Эпибентосный вид, изредка встречающийся в фитали, обитает в основном на литорали, реже — в верхней sublиторали.

Род *Paralaophonte* Lang, 1944*Paralaophonte perplexa* (T. Scott, 1898)

Laophonte perplexa T. Scott, 1898: 103, рис. 7 (1–7); Sars 1908, 258, таб. CLXXVIII.

Paralaophonte perplexa Lang, 1948: 1394, рис. 564; Численко, 1967: 181, рис. 75.

Длина тела равна 565 мкм, тело цилиндрическое. Фуркальные ветви цилиндрические, отношение длины к ширине 1,7. Антеннула 7-сегментная.

Первая пара ног. Экзоподит 2-сегментный. Эндоподит-1 сильно удлинненный (длина в 8,6 раза больше ширины), в 2 раза превосходит по длине экзоподит.

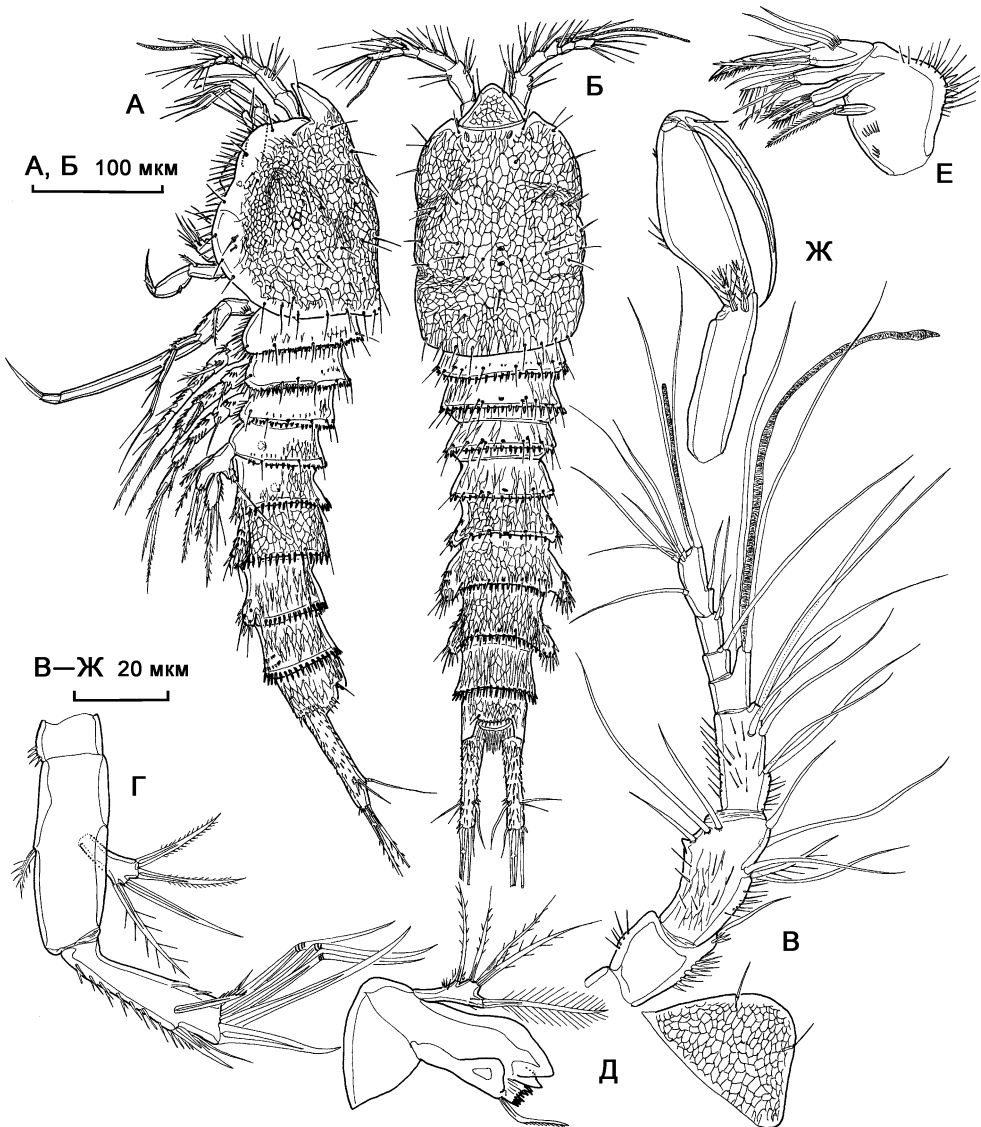


Рис. 5.165. *Paralaophonte macera* (Sars, 1908): А — внешний вид, латерально; Б — внешний вид, дорзально; В — антеннула; Г — антенна; Д — мандибула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

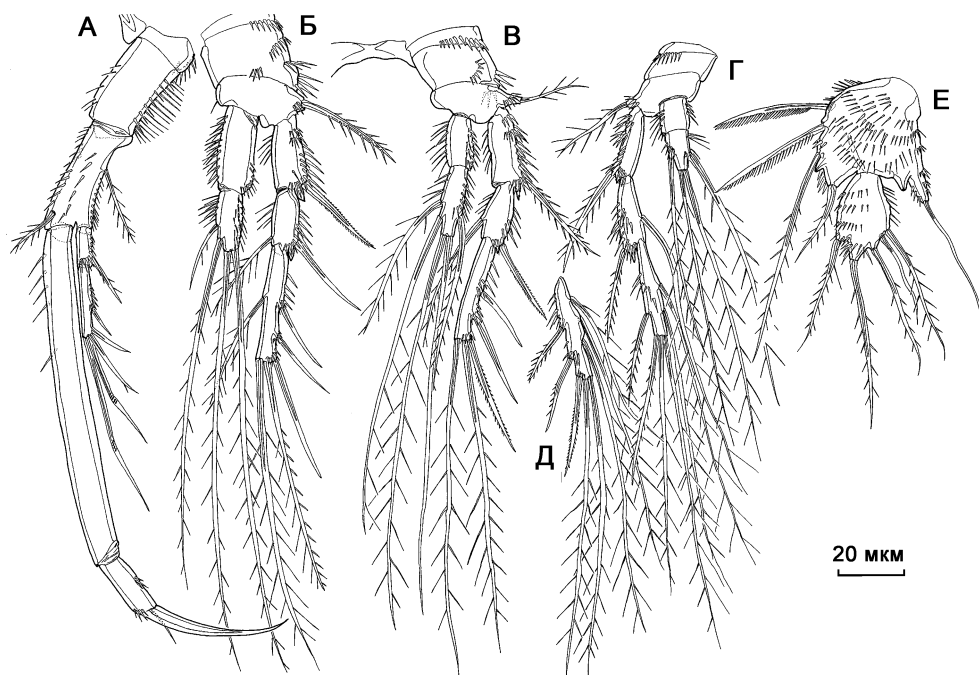


Рис. 5.166. *Paralaophonte macera* (Sars, 1908): А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — вариант строения экзоподита-3 P4; Е — P5.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.023	0.110
Вторая пара ног	0.1.123	0.220
Третья пара ног	0.1.223	0.321
Четвертая пара ног	0.1.223	0.121

Пятая пара ног. Базисэндоподит с 4 щетинками, экзоподит несет 5 щетинок.

Распространение. Норвегия, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген, Белое и Баренцево моря. Вид обитает в фитали в верхней сублиторали.

Paralaophonte macera (Sars, 1908)

Рис. 5.165–5.166.

Laophonte macera Sars, 1908: 259, рис. CLXXIX.

Paralaophonte macera Lang, 1948: 1394, рис. 564; Численко, 1967: 183, рис. 76.

Длина тела равна 565 мкм, тело удлинненное, с крупным цефалотораксом. Генитальный двойной и последующий сегменты несут латеральные выросты, окаймленные шипиками. Кутикула покрыта сетчатым рисунком. Задние края сегментов вооружены мелкими зубчиками. Фуркальные ветви цилиндрические, покрыты мелкими шипиками, отношение длины к ширине 4,9. Антеннула 7-сегментная, второй сегмент несет небольшой зубовидный отросток. Формула вооружения антеннулы: [1]; [8]; [7]; [2 + эстетаск]; [1]; [2]; [9 + эстетаск].

Первая пара ног. Экзоподит 2-сегментный. Эндоподит-1 сильно удлинённый (длина в 10,2 раза больше ширины), в 3 раза превосходит по длине экзоподит.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.022	0.110
Вторая пара ног	0.1.123	0.221
Третья пара ног	0.1.223	0.221
Четвертая пара ног	0.1.223	0.221

Пятая пара ног. Базисэндоподит с 4 щетинками, экзоподит несет 5 щетинок.

Один из найденных экземпляров *P. tasera* имел значительные отклонения в вооружении плавательных ног: внутренние щетинки на экзоподитах-3 третьей пары ног отсутствуют, экзоподит-3 правой конечности четвертой пары несет 3 внутренних щетинки. Учитывая высокую внутривидовую изменчивость в вооружении плавательных ног у представителей *Laophonitidae*, отмеченную еще К. Лангом (Lang, 1965) наиболее надежными признаками для идентификации видов этого семейства служат общая форма тела и строение фуркальных ветвей.

Распространение. Норвегия, Земля Франца-Иосифа, Белое море. Вид обитает в фитали в верхней сублиторали.

Paralaophonte hyperborea (Sars, 1909)

Laophonte hyperborea Sars, 1909: 37, таб. XII.

Paralaophonte hyperborea Lang, 1948: 1394, рис. 564 (5), 566 (3); Mielke, 1974.

Длина тела самки равна 950 мкм. Отношение длины к ширине фуркальных ветвей 2,5. Антеннула 7-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.022	0.020
Вторая пара ног	0.1.123	1.120
Третья пара ног	0.1.223	0.221
Четвертая пара ног	0.0.023	0.121

Пятая пара ног. Базисэндоподит с 4, экзоподит с 5 щетинками.

В Белом море вид найден В.А. Броцкой (1962).

Распространение. Белое море, Шпицберген. Вид обитает в фитали в верхней сублиторали.

Paralaophonte karmensis (Sars, 1911)

Рис. 5.167.

Laophonte karmensis Sars, 1911: 426, рис. suppl. 46.

Paralaophonte karmensis Lang, 1948: 1396, рис. 564 (6); Численко, 1967: 184, 185, рис. 77.

Длина тела самки равна 400–480 мкм, самца — 380 мкм. Отношение длины к ширине фуркальных ветвей 2,5. Антеннула 7-сегментная, второй сегмент с внутренним зубовидным выступом (может быть слабо выражен).

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.020
Вторая пара ног	0.1.123	1.220
Третья пара ног	0.1.123	0.121
Четвертая пара ног	0.0.123	0.121

Пятая пара ног. Базисэндоподит с 4 щетинками, экзоподит несет 4–5 щетинок.

Распространение. Белое море, побережье Норвегии. Вид обитает в фитали в верхней сублиторали.

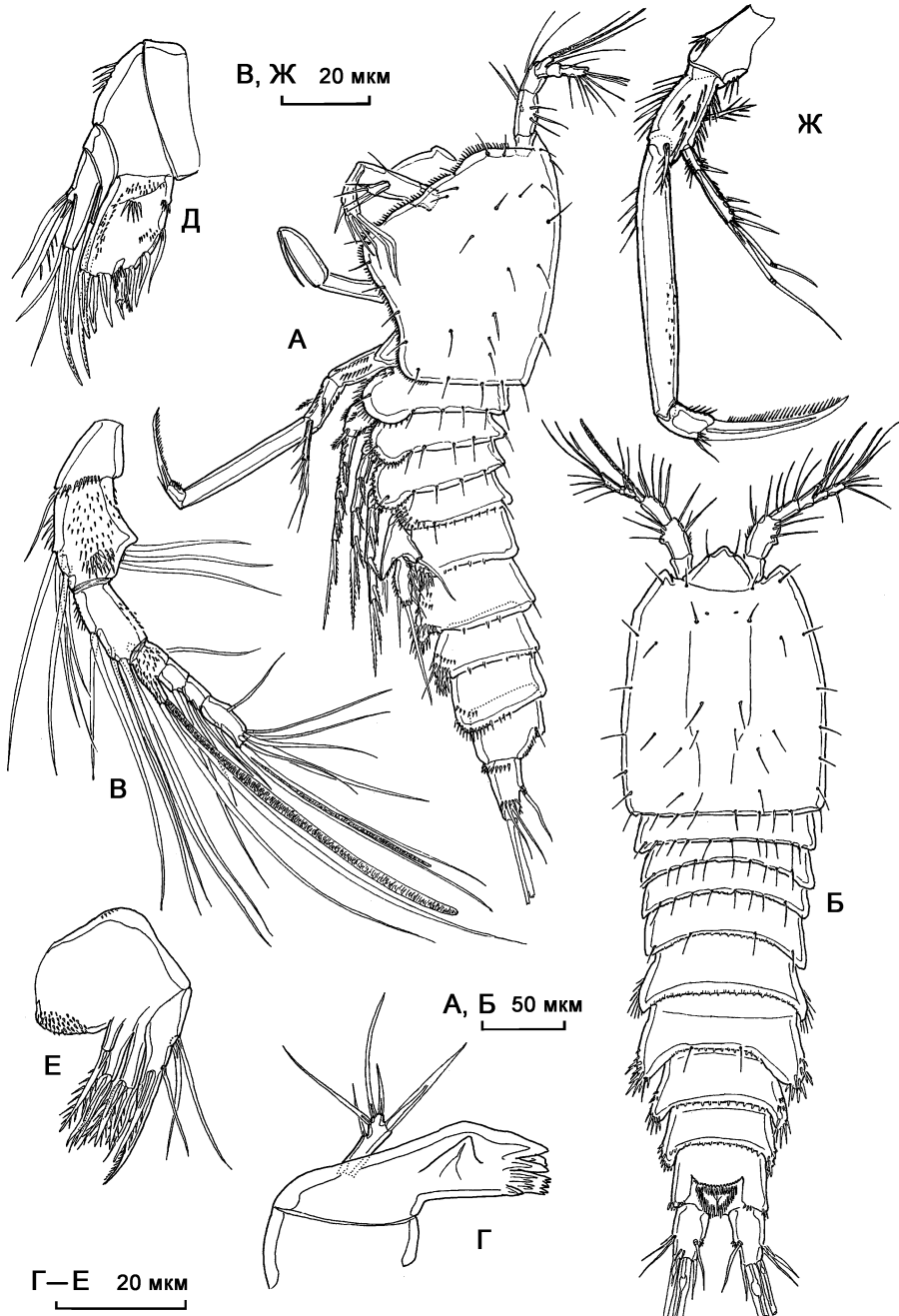


Рис. 5.167. *Paralaophonte karmensis* (Sars, 1911): А — внешний вид, латерально; Б — внешний вид, дорзально; В — антеннула; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — P1.

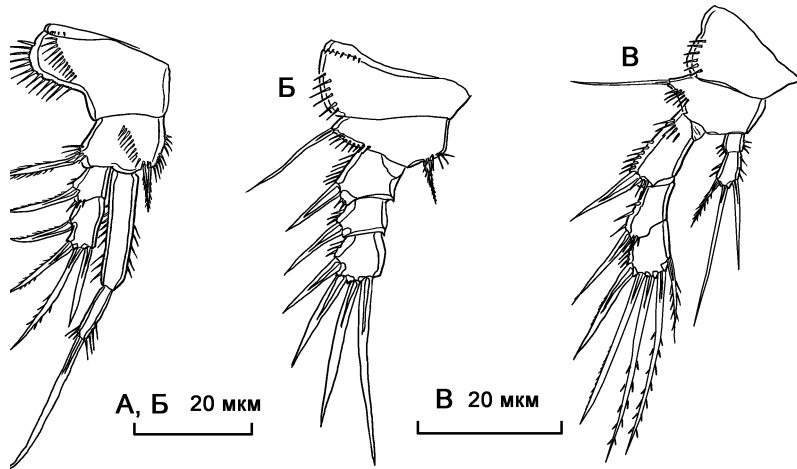


Рис. 5.168. *Platychelipus littoralis* Brady, 1880: А — P1; Б — P4; *Platychelipus laophontoides* Sars, 1908: В — P4.

Род *Platychelipus* Sars, 1908

Platychelipus littoralis Brady, 1880

Рис. 5.168А, Б.

Platychelipus littoralis Brady, 1880: 103, таб. 79, рис. 20–23; Lang, 1948: 1404, рис. 564 (11), 570 (1).

Длина тела равна 900–1000 мкм. Отношение длины к ширине фуркальных ветвей 1,5. Антеннула 6-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.022	0.010
Вторая пара ног	0.0.022	0.010
Третья пара ног	0.0.022	0.010
Четвертая пара ног	0.0.022	010

Пятая пара ног. Базиэндоподит с 5 щетинками, экзоподит несет 6 щетинок.

Распространение. Побережье северной Европы, север Атлантического побережья Северной Америки, Белое и Баренцево моря. Эпибентосный вид, изредка встречающийся в фитали, обитает в основном на литорали, реже — в верхней сублиторали.

Platychelipus laophontoides Sars, 1908

Рис. 5.168В.

Platychelipus laophontoides Sars, 1908: 276, рис. СХСII; Lang, 1948: 1405, рис. 564 (12), 570 (2).

Длина тела самки равна 700–800 мкм. Отношение длины к ширине фуркальных ветвей 2. Антеннула в различных описаниях 6–7-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.023	0.010
Вторая пара ног	0.1.023	0.020
Третья пара ног	0.1.123	0.220
Четвертая пара ног	0.0.121	0.120

Пятая пара ног. Базиэндоподит с 5 щетинками, экзоподит несет 6 щетинок.

Распространение. Побережье северной Европы, Белое и Баренцево моря. Эпибентосный вид, изредка встречающийся в фитали, обитает в основном на литорали, реже — в верхней сублиторали.

Род *Esola* Edwards, 1891

Esola longiremis (T. Scott, 1904)

Рис. 5.169–5.171.

Laophonte longiremis T. Scott, 1904: 145, таб. XI, рис. 10–20.

Esola longiremis Lang, 1948: 1411, рис. 571, 573.

Esola sp. Численко, 1967: 185, рис. 78.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Длина тела равна 440 мкм, тело длинное, несколько уплощенное дорзовентрально. Края цефалоторакса и сегментов тела окаймлены длинными шипиками. Сегменты уросомы также несут ряды шипиков на вентральной стороне. Копулятивная пора генитального поля широкая, расположена между основаниями шестой пары ног, дополнительных пор на генитальном поле не наблюдается. Рострум треугольный, отделен от цефалоторакса, помимо 2 сенсилл, снабжен трубчатой порой на окончании.

Фуркальные ветви конические, отношение длины к ширине 2,36. Все фуркальные щетинки, включая первую, развиты, четвертая и пятая наиболее длинные, вооружены шипиками. Также фуркальная ветвь несет трубчатую пору в проксимальной части дорзальной стороны, и ряды шипиков в дистальной части.

Антеннула 7-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [8]; [6]; [2 + эстетаск]; [1]; [2]; [9 + эстетаск].

Антенна. Кокса небольшая, вооружена рядом шипиков. Исходная сегментация аллобазиса не выражена, аллобазис несет 1 внутреннюю щетинку. Эндоподит с 2 внутренними, 2 терминальным шипами и 3 геникулирующими щетинками. Экзоподит 1-сегментный с 4 щетинками.

Мандибула. Кокса удлинённая, гнатобаза с 2 крупными 2–3-раздельными зубами, 1 группой сближенных зубов и парой щетинок. *Pars incisiva* крупный, треугольный. Мандибулярный щупик с экзоподитом, представленным небольшим сегментом с 1 щетинкой, эндоподит с 3 щетинками, базис с 2.

Максиллула. Артрит прекокссы с 5 шипами и 2 щетинками. Кокса с цилиндрическим эндитом, вооруженным 2 щетинками. Базис с эндитом, вооруженным 3 щетинками. Экзоподит 1-сегментный, несет 2 щетинки, эндоподит объединен с базисом, представлен 2 щетинками.

Максилла. Синкокса несет 3 эндита, проксимальный с 1, два дистальных с 3 щетинками. Аллобазис преобразован в коготь, несущий 2 щетинки при основании. Эндоподит полностью слит с аллобазисом, представлен 2 щетинками

Максиллипеда крупная, синкокса удлинённая, несет 2 щетинки. Базис с 3 рядами шипиков. Эндоподит представлен мощным длинным когтем, вооруженным единственной щетинкой у основания.

Первая пара ног. Экзоподит 3-сегментный, эндоподит 2-сегментный, выраженного хватательного строения. Эндоподит-1 удлинённый (длина в 9,8 раза больше ширины), в 1,9 раза превосходит по длине экзоподит.

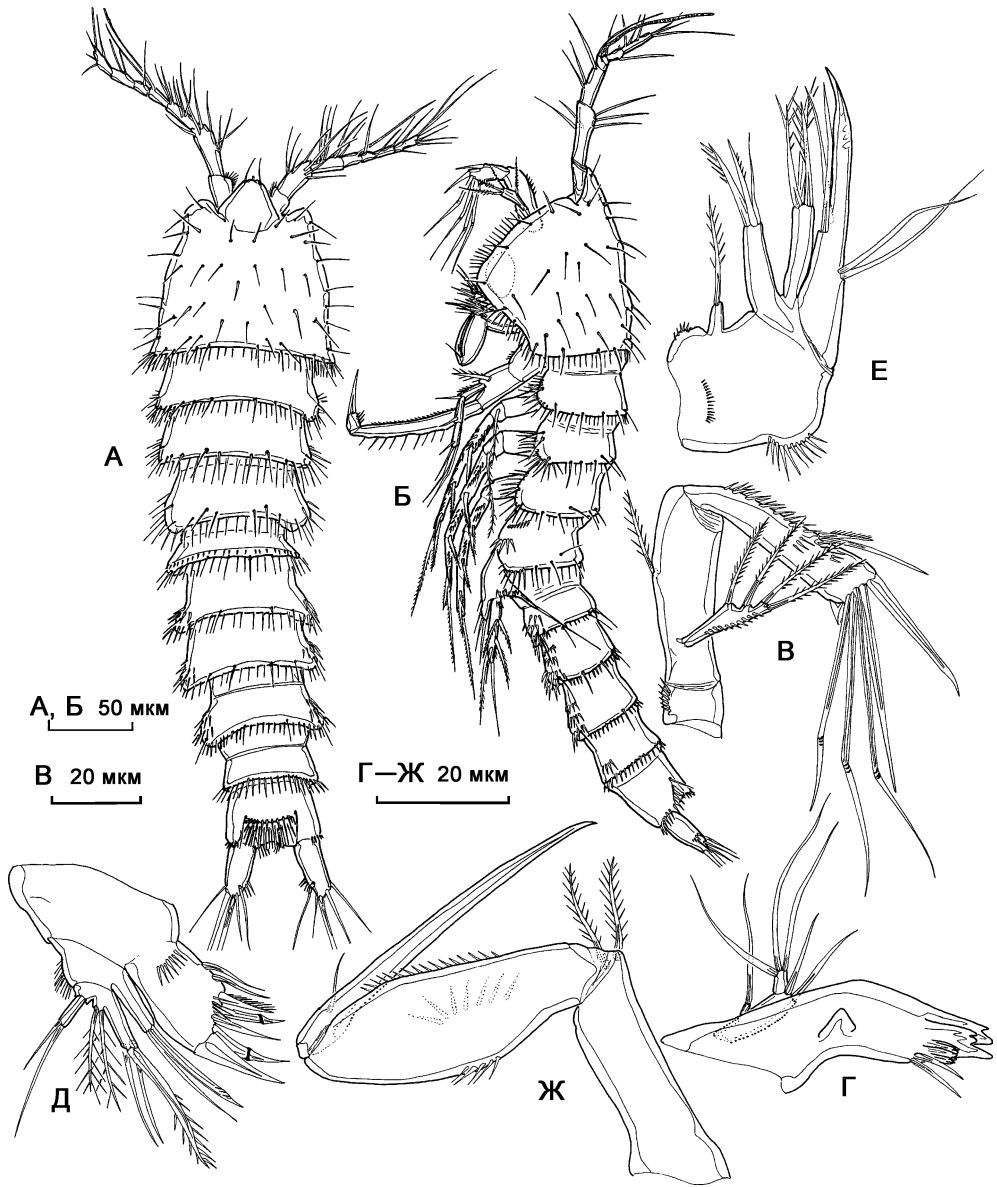


Рис. 5.169. *Esola longiremis* (T. Scott, 1904): А — внешний вид, дорзально; Б — внешний вид, латерально; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.110
Вторая пара ног	0.1.123	1.221
Третья пара ног	0.1.223	1.321
Четвертая пара ног	0.1.223	1.221

Пятая пара ног. Базисэндоподит с 5 щетинками и длинной трубчатой порой на окончании лопасти эндоподита. Экзоподит несет 6 щетинок.

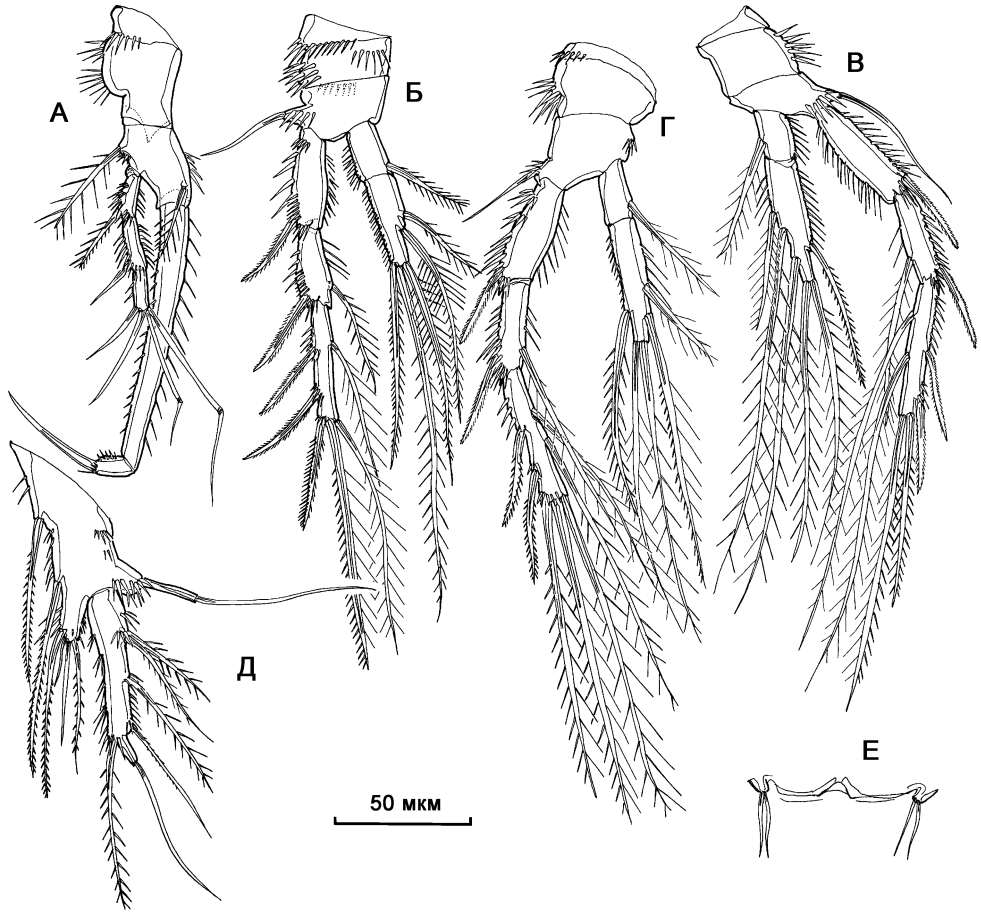


Рис. 5.170. *Esola longiremis* (T. Scott, 1904), самка: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — P5; Е — генитальное поле.

Самец. Половой диморфизм в антеннуле, эндоподитах третьей пары ног, пятой паре ног и в генитальной сегментации.

Антеннула 7-сегментная. Геникуляция между 5-м и 6-м сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [8]; [8]; [2]; [12 + эстетаск]; [1]; [9 + эстетаск].

Эндоподит третьей пары ног 2-сегментный, второй сегмент несет в дистальной части внутренней стороны отросток, терминально сегмент снабжен 3 щетинками, на внутренней стороне расположены 2 щетинки и широкий вырост.

Пятая пара ног отличается от таковой самки меньшими размерами, только 1 рудиментарной щетинкой на лопасти базисэндоподита и 5 щетинками на экзоподите.

Обсуждение. От описания *Esola longiremis* обнаруженные экземпляры отличаются, в первую очередь, несколько большей относительной длиной фуркальных ветвей. На такое же отличие беломорских *Esola* указывает Л.Л. Численко (1967), хотя в его описании фуркальные ветви даже несколько короче, чем в типовом. Учи-

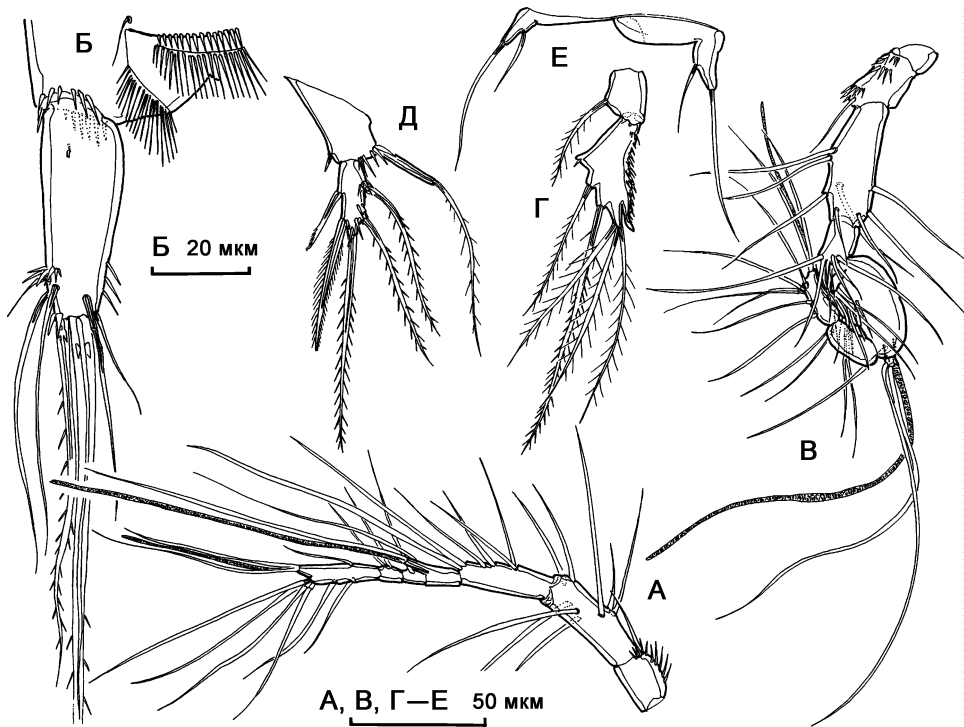


Рис. 5.171. *Esola longiremis* (T. Scott, 1904), самка: А — антеннула; Б — фуркальная ветвь; самец: В — антеннула; Г — эндоподит P3; Д — P5; Е — P6.

тывая большое сходство в строении пятой пары ног, форме тела и общей форме фуркальных ветвей (конических, в отличие от *Esola typhlops* (Sars, 1920), у которой они несколько сужены в средней части), очевидно, что исследуемые экземпляры являются *Esola longiremis*. Численко (1967) описывает 5 щетинок на экзоподите антенны исследуемого экземпляра. Такое вооружение экзоподита крайне маловероятно, возможно это либо ошибка интерпретации, либо морфологическая аномалия, у всех известных Laophontidae и близких групп экзоподит антенны несет не более 4 щетинок. В остальном описанный Численко экземпляр хорошо согласуется с обнаруженными в ходе данной работы и, очевидно, также принадлежит к виду *Esola longiremis*.

Распространение. Шотландия, Белое море. Вид обитает в фитали в верхней сублиторали.

Род *Onychocamptus* Daday, 1903

Onychocamptus mohammed (Blanchard et Richard, 1891)

Рис. 5.172В.

Laophonte mohammed Blanchard, Richard, 1891: 526, рис. VI; Sars, 1927: 328.

Длина тела самки равна 600–800 мкм. Отношение длины к ширине фуркальных ветвей равно 3. Антеннула самки 5-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.023	0.220
Вторая пара ног	0.1.123	1.220
Третья пара ног	0.1.123	0.321
Четвертая пара ног	0.0.123	0.121

Пятая пара ног. Базиэндоподит и экзоподит несут по 3 щетинки.

Распространение. Космополит, обитает в солоноватых водах.

Род *Echinolaophonte* Nicholls, 1941

Echinolaophonte horrida (Norman, 1876)

Рис. 5.172А,Б.

Cleta horrida Norman, 1876: 206.

Laophonte horrida Brady, 1880: 74, рис. 74 (1–11); Sars, 1908: 246, рис. CLXVI–CLXVII.

Onychocamptus horridus Lang, 1948: 1421, рис. 571 (10), 579 (1); Численко, 1967: 185, 179, рис. 79.

Echinolaophonte horrida Nicholls, 1941; Lang, 1965: 508.

Длина тела беломорских экземпляров равна 880–900 мкм (самка), 850 мкм (самец).

Отношение длины к ширине фуркальных ветвей 2,9. Антеннула 6-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.020
Вторая пара ног	0.1.123	1.120
Третья пара ног	0.1.223	0.220
Четвертая пара ног	0.1.222	0.120

Пятая пара ног. Базиэндоподит с 4 щетинками, экзоподит несет 3 щетинки.

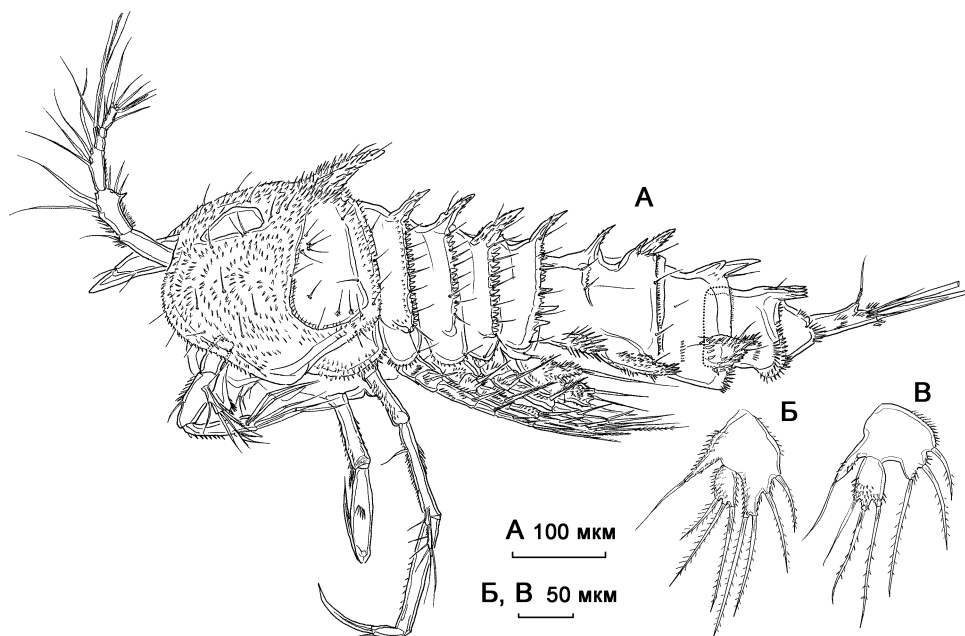


Рис. 5.172. А–Б — *Echinolaophonte horrida* (Norman, 1876), самка; В — *Onychocamptus mohammed* (Blanchard et Richard, 1891). А — внешний вид; Б, В — P5.

Распространение. Побережье Европы от Белого до Средиземного моря, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген, Исландия, Гренландия, Гудзонов залив. Вид обитает в фитали в верхней сублиторали.

5.10.9. *Huntemanniidae* Por, 1986

Ключ для определения локальных родов и видов

1. P1 характерного строения, с кисточковидными щетинками (рис. 5.179Б) *Rhizothrix minuta*
— P1 иного строения 2
2. Внешний вид как на рис. 5.174А. *Huntemannia jadensis*
— Внешний вид животного иной 3
3. Базиеңдоподит и экзоподит P5 срастаются в единую пластинку *Pontopolites typicus*
— Базиеңдоподит и экзоподит P5 свободные *Nannopus palustris*

Род *Nannopus* Brady, 1880

Nannopus palustris Brady, 1880

Рис. 5.173А,Б.

Nannopus palustris Brady, 1880: 101, таб. 77 (18–20); Lang, 1948: 1291, рис. 514 (4), 517; Численко, 1967: 75–78, рис. 1–2.

Длина тела самки равна 750 мкм. Отношение длины к ширине фуркальных ветвей равно 1,3. Антеннула самки 5-сегментная. Край рostrума несет множество мелких тонких шипиков.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.1.021	0.020
Вторая пара ног	0.1.123	0.111
Третья пара ног	0.1.223	0.111
Четвертая пара ног	0.1.223	110

Пятая пара ног самки. Базиеңдоподит с 4 щетинками, экзоподит с 5 щетинками.

У самца при том же количестве щетинок экзоподит не отделен от базиеңдоподита.

Распространение. Солоноватоводный вид. Побережье Европы от Белого до Черного моря, Каспийское море, Амударья, атлантическое побережье Америки. Обитает на поверхности заиленного грунта на литорали в опресненных местах.

Род *Pontopolites* T. Scott, 1894

Pontopolites typicus T. Scott, 1894

Рис. 5.173В,Г.

Pontopolites typicus T. Scott, 1894: 251, таб. VIII (9–17); Lang, 1948: 1297, рис. 521.

Длина тела самки равна 500–550 мкм. Отношение длины к ширине фуркальных ветвей равно 0,8. Антеннула самки 5-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	1.020
Вторая пара ног	0.0.122	010
Третья пара ног	0.1.122	010
Четвертая пара ног	0.1.222	010

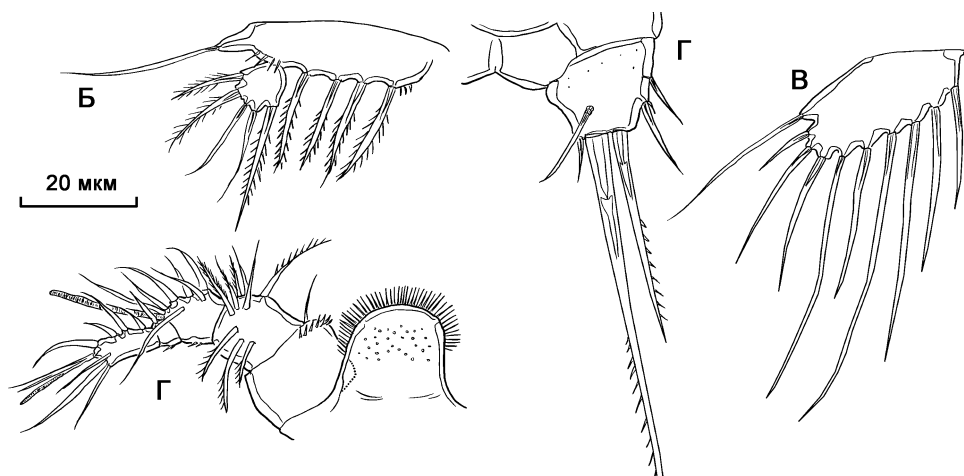


Рис. 5.173. А–Б — *Nannopus palustris* Brady, 1880, самка; В–Г — *Pontopolites typicus* T. Scott, 1894, самка. А — внешний вид; Б, В — P5; Г — фуркальная ветвь.

Базиэндоподит и экзоподит пятой пары ног срастаются в единую пластинку, несущую 10 щетинок у самки и 9 щетинок у самца.

Распространение. Побережье Северной Европы. Вид обитает в интерстициали.

Род *Huntemannia* Poppe, 1884

Huntemannia jadensis Poppe, 1884

Рис. 5.174–5.177.

Huntemannia jadensis Poppe, 1884: 57; Sars, 1909: 305, табл. CCIX, Lang, 1948: 1294, илл. 514–6, 519–1; Броцкая, 1962: 119; Численко, 1967: 175, рис. 69; Летова, 1982: 68.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело мощное, сужающееся к заднему концу сочленение просомы-уросомы не выражено. Задние края сегментов несут по ряду коротких отростков, кутикула сегментов и цефалоторакса покрыта шипиками. Общая длина тела, измеренная от окончания рострума до конца фуркальных ветвей, равна 1010 мкм. Передний конец рострума, помимо пары сенсилл, несет ряд длинных шипиков и пору в своей средней части.

Рисунок генитального поля слабо выражен, копулятивная пора широкая, находится на окончании слабо хитинизированной копулятивной трубки. Ситовидные поры имеются. Ноги шестой пары несут по единственной щетинке каждая.

Фуркальные ветви конические, несут терминальный крючковидный, изогнутый на вентральную сторону, отросток представляющий собой сросшуюся с фуркальной ветвью, утолщенную пятую (у самцов — четвертую) фуркальную щетинку, отношение длины (до основания отростка) к ширине равно 1,2.

Антеннула 5-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [7 + эстетаск]; [1]; [9 + эстетаск].

Первая пара ног. Прекокса, кокса и базис массивные, сильно хитинизированные, с рядами шипиков, базис с внешним, покрытым шипиками, выростом. Эндоподит 1-сегментный, экзоподит 3-сегментный, в 2,3 раза длиннее эндоподита. Внут-

ренная терминальная щетинка экзоподита-3 заканчивается кисточковидным рядом сетул, удлиняющихся к ее дистальному концу.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	021
Вторая пара ног	0.113	110
Третья пара ног	0.033	110
Четвертая пара ног	0.033	010

Пятая пара ног. Базисэндоподит несет внешнюю базальную щетинку, лопасть эндоподита несет 4 мощных щетинки. Экзоподит несет 4 щетинки.

Самец. Половой диморфизм в строении антеннул, эндоподита и экзоподита третьей и четвертой пар ног, пятой и шестой парах ног и в генитальной сегментации.

Антеннула 6-сегментная. Четвертый сегмент представлен расположенным на спинной стороне склеритом, пятый сегмент сильно вздут, часть его щетинок модифицирована в короткие шиповидные отростки. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [9]; [2]; [13 + эстетаск]; [8 + эстетаск].

Внутренняя щетинка эндоподита третьей пары ног самца, хорошо выраженная, утолщенная (у самки рудиментарна). Экзоподит-2 третьей пары ног несет 7 щетинок (у самки 6). Эндоподит четвертой пары ног несет развитую внутреннюю щетинку (у самки отсутствует); экзоподит-2 четвертой пары слегка расширен, несет 8 придатков (у самки 6), 2 внешних шипа модифицированные, покрыты гребневидными шипиками.

Пятая пара ног представлена короткими трехлопастными пластинками, несущими по 5 щетинок на лопастях экзоподита и эндоподита и по 1 внешней базальной щетинке.

Шестая пара ног. Слабо асимметричная, представлена парой пластинок, несущих по 3 щетинки.

Науплиус I. Общая длина тела 95 мкм, максимальная ширина 67 мкм. Тело овальное, светло-коричневое, с красноватым науплиальным глазом. Задний конец тела вооружен одной парой щетинок. Антеннула 3-сегментная, первый сегмент с 1 рядом шипиков, второй сегмент несет 2 щетинки в средней части и несколько рядов шипиков, третий сегмент вооружен 2 щетинками с эстетаском дистально и 1 рядом шипиков.

Антенна. Режущий отросток коксы хорошо выражен, многозубый. Базис снабжен 4 внутренними щетинками. Экзоподит 2-сегментный, экзоподит-1 с 1 щетинкой и 1 коротким гребенчатым шипом, экзоподит-2 с 2 терминальными щетинками. Эндоподит 2-сегментный, второй сегмент формирует коготь, первый сегмент несет 2 внутренние щетинки и 1 щетинку во внешнем углу.

Мандибула. Базис квадратный, несет 1 внутреннюю оперенную щетинку. Экзоподит 1-сегментный, с 1 длинной терминальной щетинкой и 1 коротким шипом. Внутренняя лопасть эндоподита имеет вид широкого когтя, несущего 5 меньших шипов, внешняя лопасть — с 8 щетинками.

Науплиус II. Общая длина тела 100 мкм, максимальная ширина 76 мкм. Науплиус отличается от предыдущей стадии: появлением короткого гребенчатого шипа на втором сегменте антеннулы; дополнительной щетинкой с кисточковидным окончанием на базисе антенны; появлением кисточковидного окончания у внутренней

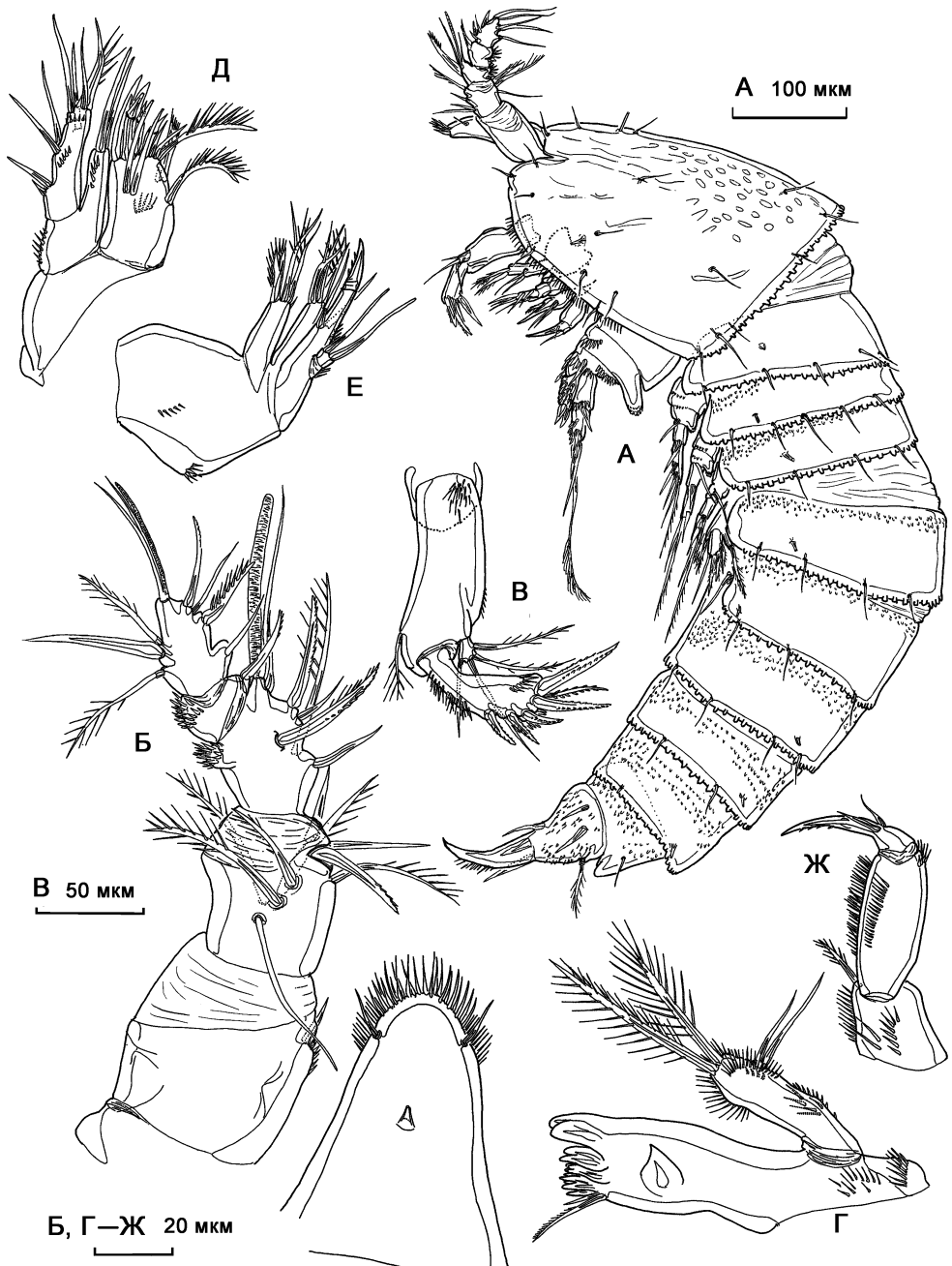


Рис. 5.174. *Huntemannia jadensis* Poppe, 1884, самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

щетинки эндоподита-1 антенны; наличием 2 щетинок на базисе и 5 — на внешней лопасти эндоподита мандибулы.

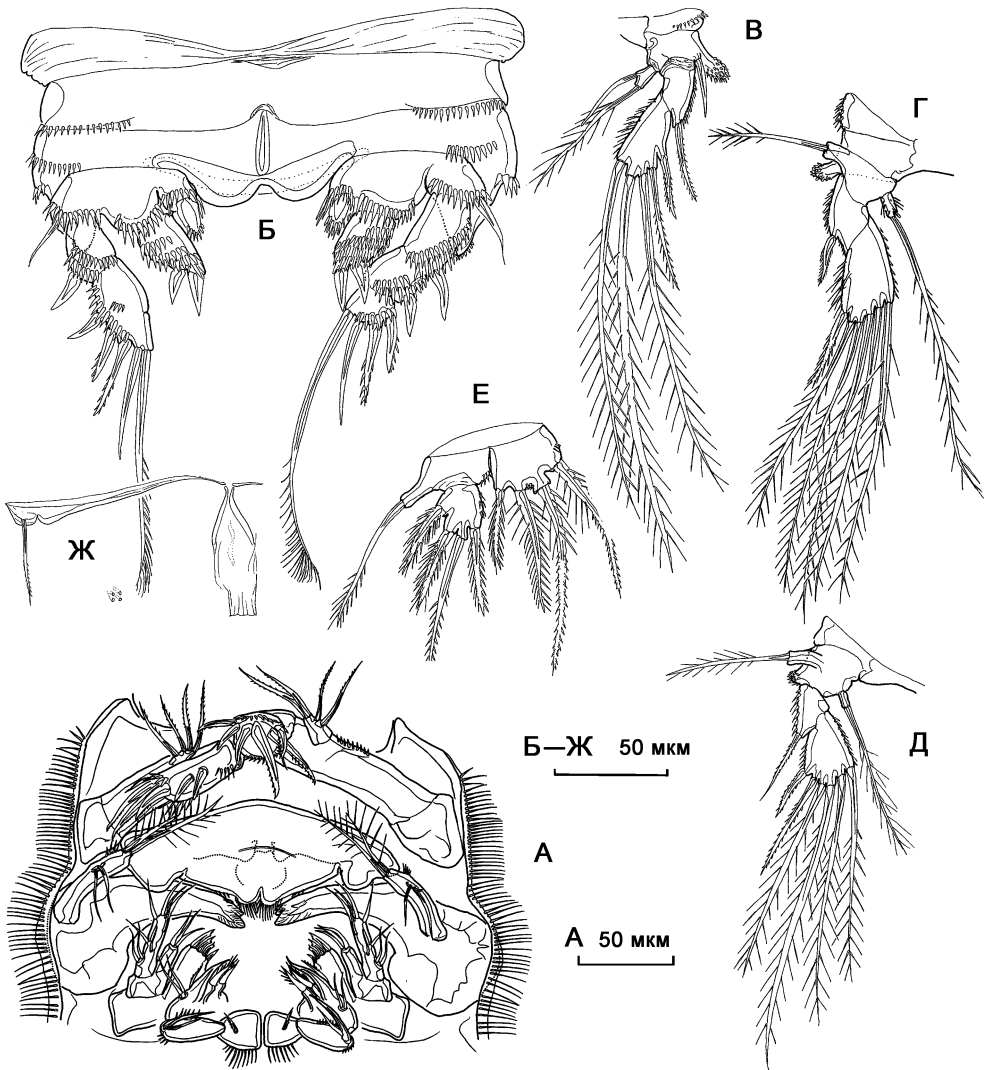


Рис. 5.175. *Huntemannia jadensis* Poppe, 1884, самка: А — ротовой аппарат; Б — P1; В — P2; Г — P3; Д — P4; Е — P5; Ж — генитальное поле.

Науплиус III. Общая длина тела 120 мкм, максимальная ширина 90 мкм. По сравнению с предыдущей стадией: экзоподит-1 антенны несет 2 щетинки и сросшийся с сегментом шип; Внутренняя щетинка эндоподита-1 антенны длинная, с кисточковидным окончанием. Внешняя лопасть экзоподита мандибулы с 4 щетинками, одна из которых с кисточковидным окончанием, на основании эндоподита также появляется кисточковидная щетинка.

Зачаток максиллулы представлен бугорком с единственной щетинкой.

Науплиус IV. Общая длина тела 130 мкм, максимальная ширина 82 мкм. По сравнению с предыдущей стадией дополнительная щетинка в средней части тре-

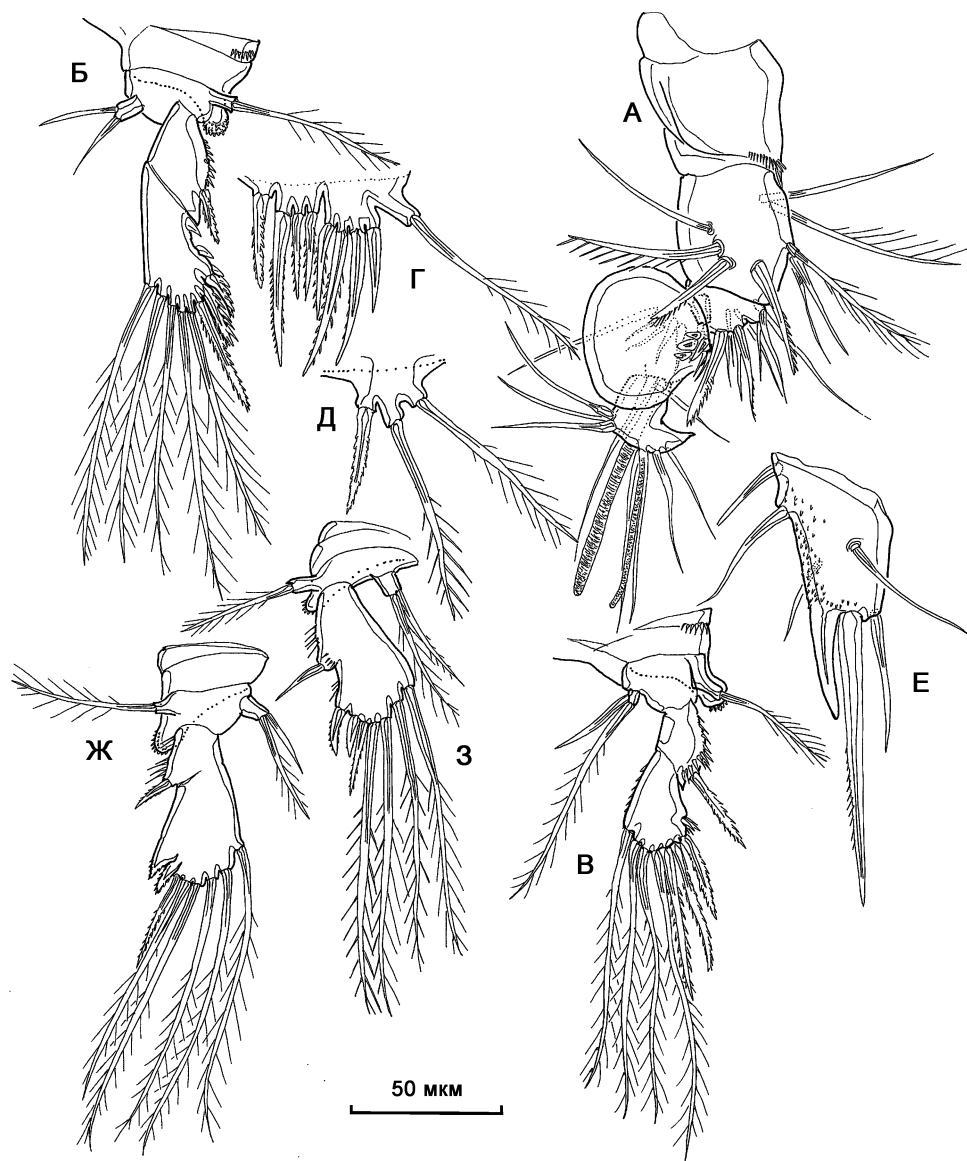


Рис. 5.176. *Huntemannia jadensis* Poppe, 1884, самец: А — антеннула; Б — P3; В — P4; Г — P5; Д — P6; Е — фуркальная ветвь; копоподит V: Ж — P3; З — P4.

тьего сегмента антеннулы, дополнительный шип появляется на базе мандибулы, внешняя лопасть экзоподита мандибулы несет 6 щетинок.

Науплиус V. Общая длина тела 162 мкм, максимальная ширина 115 мкм. По сравнению с предыдущей стадией дополнительная внешняя щетинка в средней части третьего сегмента антеннулы, дополнительные внутренние щетинки на базе антенны, в средней части эндоподита-2 антенны. Максиллула имеет вид короткой лопасти с 3 щетинками. Латеральные края науплиального щита покрыты мелкими шипиками.

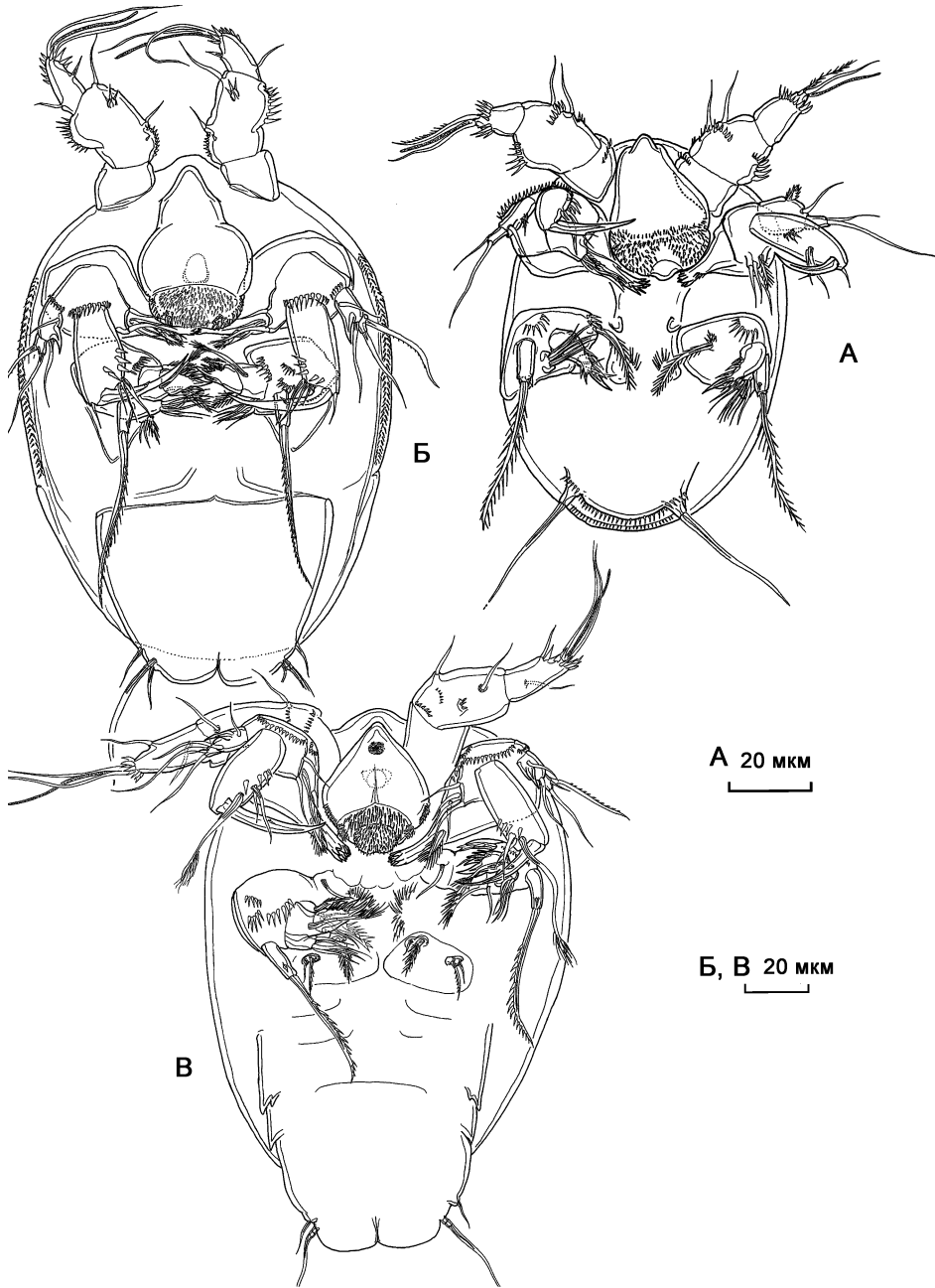


Рис. 5.177. *Huntemannia jadensis* Poppe, 1884: А — науплиус I; Б — науплиус V; В — науплиус VI.

Науплиус VI. Общая длина тела 165 мкм, максимальная ширина 112 мкм. По сравнению с предыдущей стадией, появляются 2 дополнительные щетинки на базисе мандибулы. Максилла и максиллула представлены небольшими пластинками, несущими по 2 щетинки каждая. Зачатки плавательных ног слабо дифференцированы.

Половой диморфизм возникает на стадии копеподита V, внешний край последнего сегмента экзоподита P3 и P4 расширяется, внешние шипы сливаются с сегментом.

Распространение. Побережье Европы от Белого до Черного моря. Обитает на литорали, роясь в заиленном песчаном грунте.

Род *Rhizothrix* Brady et Robertson, 1875

Rhizothrix minuta (T. Scott, 1903)

Рис. 5.178–5.180.

Enhydrosoma minutum T. Scott, 1903: 109, рис. III (25), рис. VI (1–5).

Rhizothrix minuta Lang, 1948: 1287, илл. 515.

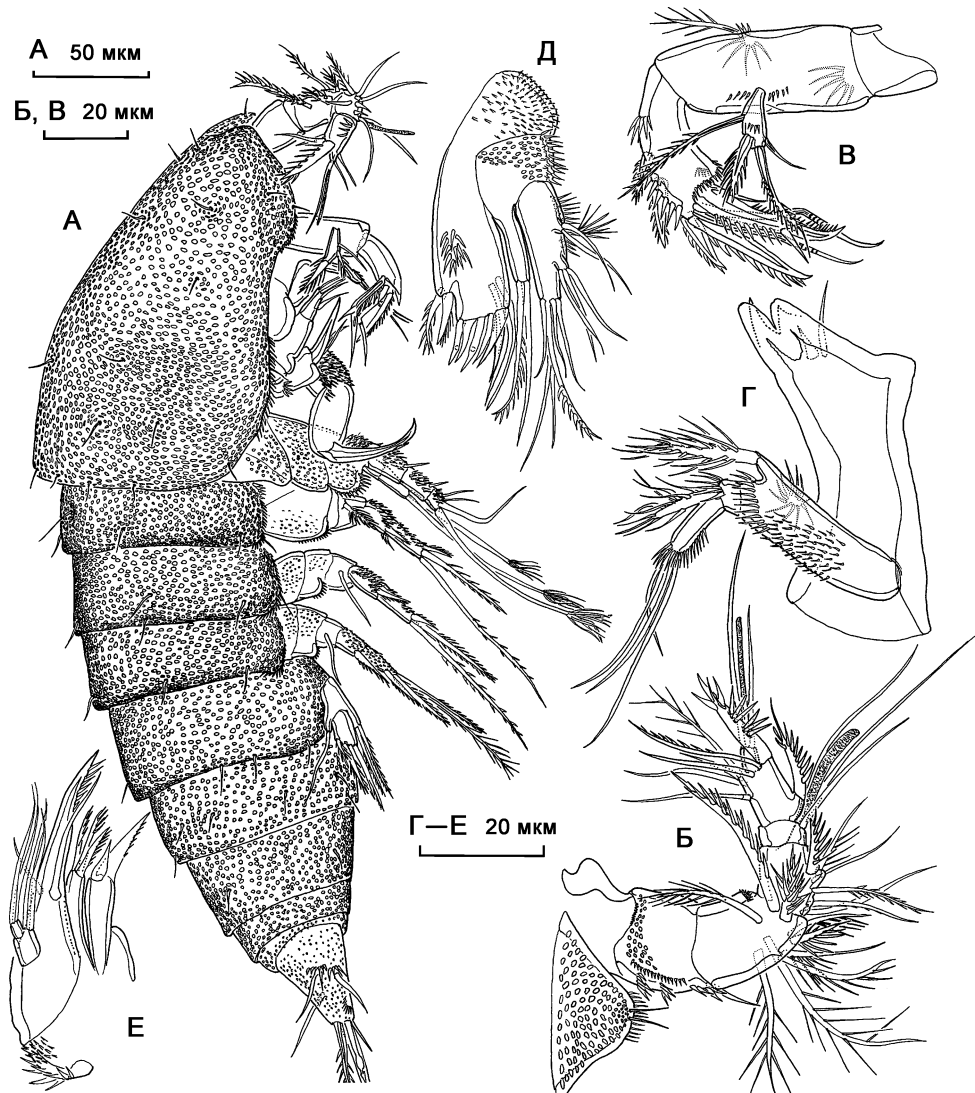


Рис. 5.178. *Rhizothrix minuta* (T. Scott, 1903), самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла.

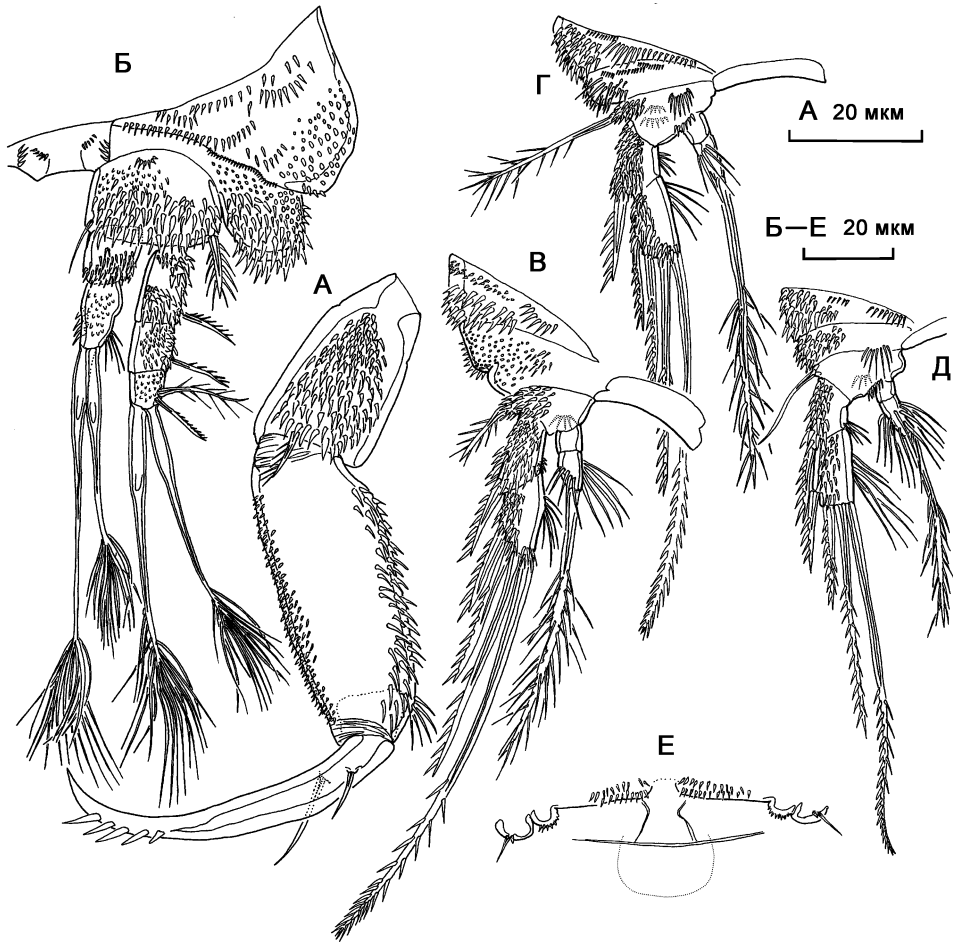


Рис. 5.179. *Rhizothrix minuta* (T. Scott, 1903), самка: А — максиллипеда; Б — P1; В — P2; Г — P3; Д — P4; Е — генитальное поле.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело цилиндрическое, длина тела может значительно варьировать из-за телескопического втягивания сегментов друг в друга. Поверхность кутикулы цефалоторакса, сегментов тела и прекоксальных сегментов первой пары ног покрыта рисунком из круглых углублений. Вентральные плевры на цефалотораксе и торакальных сегментах несут шипики. Общая длина тела 410 мкм. Рострум крупный, широкий, отчленен в основании от цефалоторакса, на окончании несет шипики и пару сенсилл.

Фуркальные ветви коротко-конические, длина в 1,2 раза превышает ширину, ветвь оканчивается коротким тупым отростком, расположенным с внешней стороны от основания четвертой щетинки. Пятая фуркальная щетинка крупная, несет шипики, остальные щетинки умеренно развиты, голые; первая щетинка не наблюдается.

Антеннула короткая, 5-сегментная. Часть щетинок модифицирована в мощные шипы, вооруженные крупными шипиками. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [8 + эстетаск]; [1]; [10 + эстетаск].

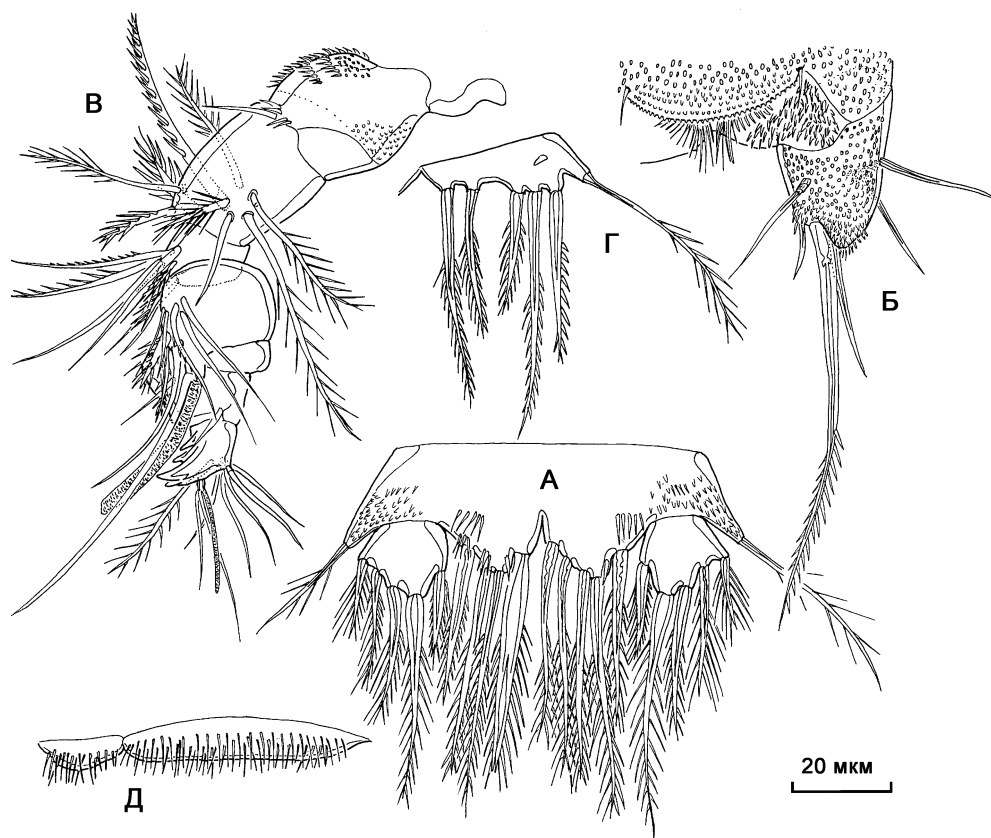


Рис. 5.180. *Rhizothrix minuta* (Т. Scott, 1903), самка: А — P5; Б — фуркальная ветвь; самец: В — антеннула; Г — P5; Д — P6.

Мандибулярный щупик 1-ветвистый, базис несет 2 вооруженных шипа, эндоподит с 4 щетинками. Эндоподит и экзоподит максиллулы полностью объединены с базисом, представлены 3 и 2 щетинками, соответственно. Эндоподит максиллы 2-сегментный, каждый сегмент несет по 2 щетинки.

Первая пара ног. Прекокса крупная, выдающаяся латерально, несет ряды шипиков и рисунок из углублений. Кокса с крупным латеральным выростом. Эндоподит 2-сегментный, экзоподит 3-сегментный. Терминальные щетинки эндо и экзоподита длинные, с расширенными основаниями и кисточковидными окончаниями.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.0.020
Вторая пара ног	0.022	0.010
Третья пара ног	0.022	0.010
Четвертая пара ног	0.022	0.020

Пятая пара ног. Экзоподит несет 5 щетинок, базиэндоподит вооружен 5 щетинками (найден также морфологически anomальное строение с 4 щетинками).

Рисунок генитального поля слабо выражен, представлен широкой копулятивной порой, незначительно смещенной дистально от оснований шестой пары ног.

Пластинки шестой пары ног с 2 щетинками каждая, с внутренних сторон несут по лопасти, вооруженной мелкими шипиками.

Строение беломорских *Rhizothrix minuta* хорошо согласуется с типовым описанием. Указание для этого вида 6-сегментной антеннулы, очевидно, ошибочно: за 6 сегмент антеннулы принят крупный вооруженный шип, располагающийся на дорзальной стороне пятого сегмента.

Распространение. Побережье Норвегии, Германии, Англии, залив Св. Лаврентия (США). Обитает на нижней литорали, на промытом песке; роющий вид.

5.10.10. Cletodidae T. Scott, 1905 (part) sensu Por, 1986

Ключ для определения локальных родов и видов

1. Эндоподиты P1–P4 отсутствуют *Monocletodes varians*
— Эндоподиты P1–P4 имеются 2
2. Эндоподит P5 вытянут в длинный отросток (рис. 5.191Г) ... *Paracrenhydrosoma cornuta* sp. n.
— Строение P5 иное 3
3. Конечные сегменты экзоподитов P2–P4 вытянуты (рис. 5.182Б–Г) 4
— Конечные сегменты экзоподитов P2–P4 короткие *Enhydrosoma curticauda*
4. Терминальные щетинки P1–P4 и щетинки P5 сильно удлинены (рис. 5.185А), экзоподит антенны несет 2 щетинки *Stylicletodes longicaudata*
— Щетинки на P1–P5 обычной длины, экзоподит антенны с 1 щетинкой
..... *Cletodes macrura*

Род *Cletodes* Brady, 1872

Cletodes macrura Fiers, 1991

Рис. 5.181–5.184.

Cletodes macrura Fiers, 1991: 13–47; 1996: 21.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело цилиндрическое, слабо сужающееся к заднему концу. Кутикула мощная, сильно орнаментированная: поверхность цефалоторакса, сегментов тела и фуркальных ветвей покрыта сетчатым рисунком, задние края сегментов с коническими отростками, несущими сенсориллы. Два сегмента следующие за генитальным двойным, несут на вентральной стороне по ряду шипиков. Общая длина тела равна 460 мкм. Рostrum крупный, широкий, не отделен от цефалоторакса.

Длина фуркальных ветвей в 6,7 раза превышает ширину, пятая фуркальная щетинка крупная, несет шипики, остальные щетинки короткие, немодифицированные.

Антеннула 5-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [6 + эстетаск]; [1]; [11 + эстетаск].

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.021
Вторая пара ног	0.1.022	0.020
Третья пара ног	0.1.022	0.121
Четвертая пара ног	0.1.022	0.121

Пятая пара ног. Экзоподит удлинённый, несет 5 щетинок и трубчатую пору, базиэндоподит вооружен 3 щетинками и трубчатой порой, базальная щетинка располагается на длинном отростке.

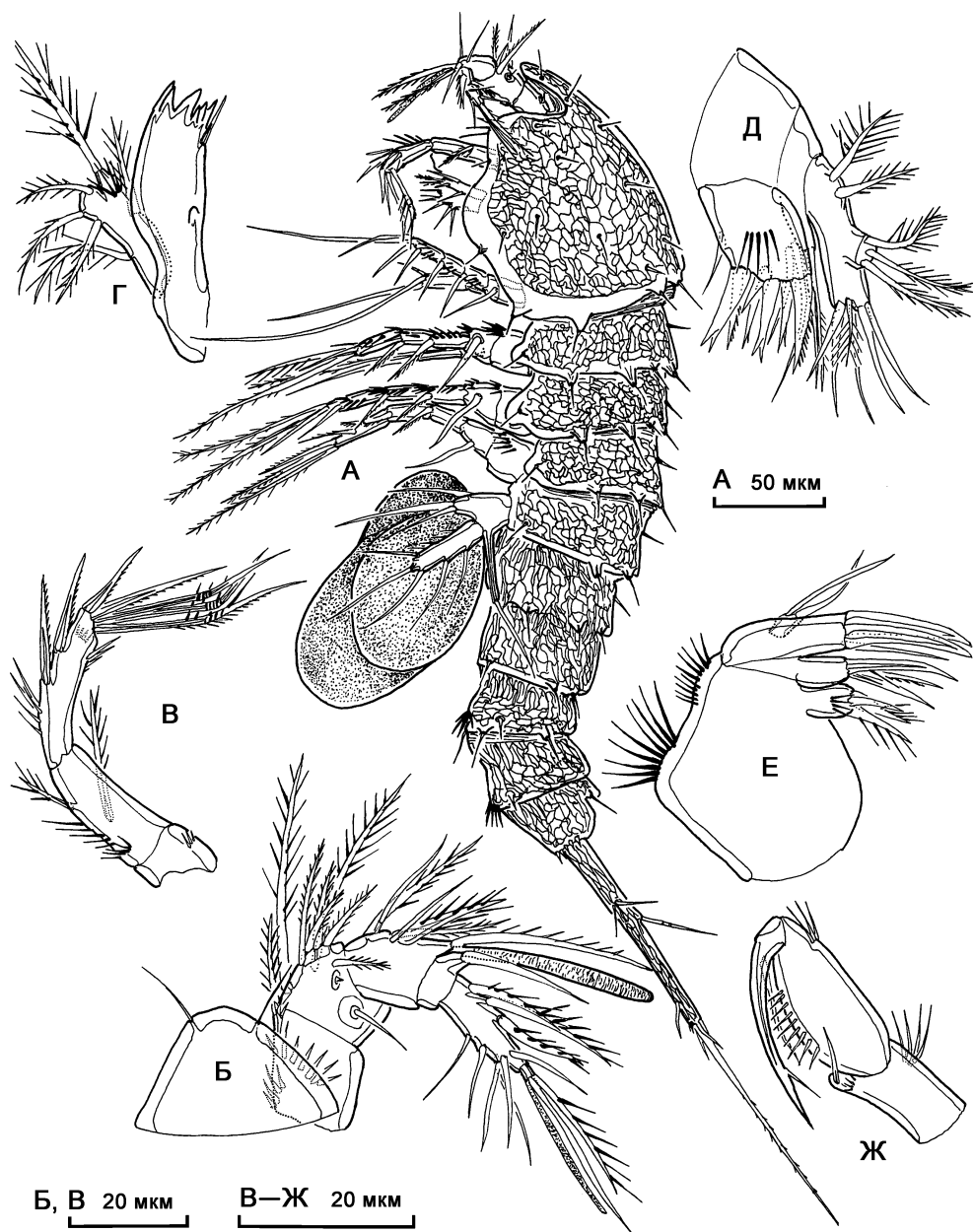


Рис. 5.181. *Cletodes macrura* Fiers, 1991, самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

Рисунок генитального поля слабо выражен, представлен широкой копулятивной порой, несколько смещенной дистально от оснований шестой пары ног. Пластины шестой пары ног с 2 щетинками каждая.

Самец. Половой диморфизм в антеннуле, эндоподитах третьей и в пятой парах ног, а также в генитальной сегментации.

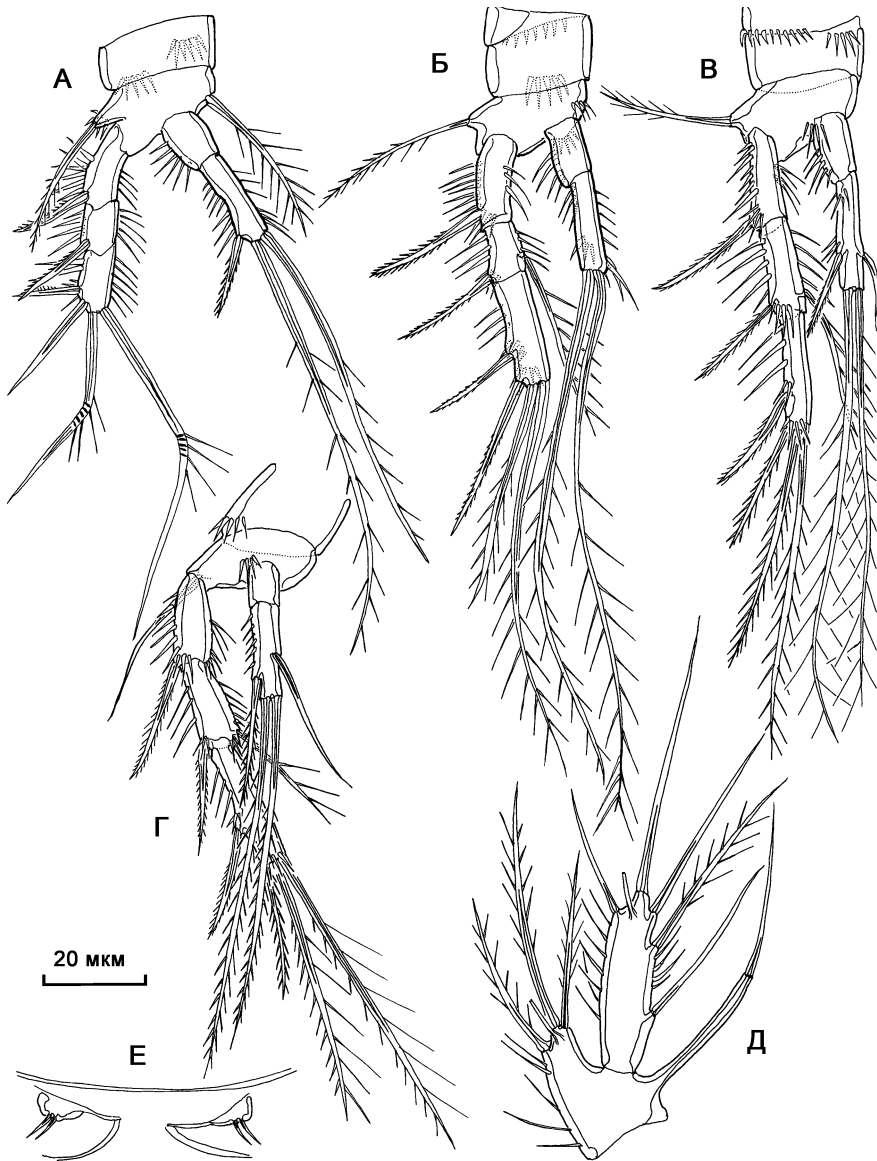


Рис. 5.182. *Cletodes macrura* Fiers, 1991, самка: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — P5; Е — генитальное поле.

Антеннула 7-сегментная, 4-й сегмент представлен дорзальным склеритом. Генникуляция между 5-м и 6-м сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [8]; [9]; [2]; [10 + эстетаск]; [1]; [9 + эстетаск].

Эндоподит третьей пары ног 3-сегментный, первый сегмент как у самки, второй сегмент с дистальным изогнутым выростом на передней стороне эндоподита и небольшой внутренней щетинкой. Третий сегмент несет пару щетинок.

Экзоподит пятой пары ног несет 4 щетинки, эндоподит — 2 щетинки.

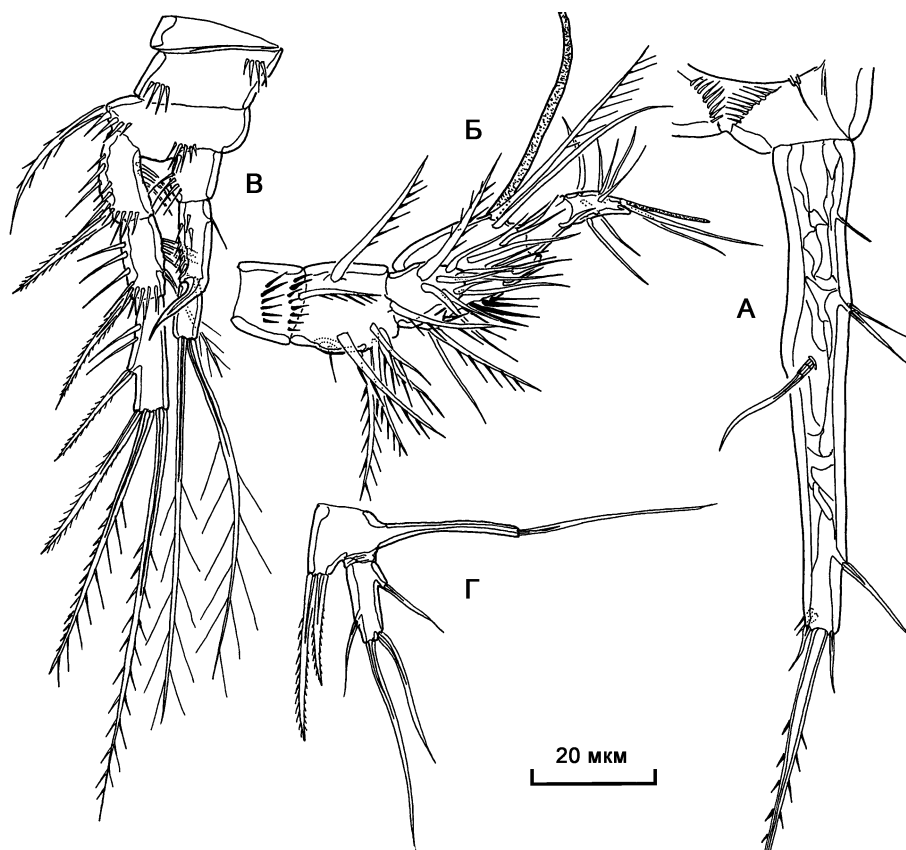


Рис. 5.183. *Cletodes macrura* Fiers, 1991, самка (А), самец (Б–Г): А — фуркальная ветвь; Б — антеннула; В — P3; Г — P5.

Науплиус I (рис. 5.184). Длина тела равна 67 мкм, ширина 65 мкм. Тело круглое, непигментированное. Лабрум удлинённый, основание лабрума с парой групп из 3 длинных сетул каждая, фронтальная поверхность лабрума несёт мелкие шипики, окончание лабрума несёт плотные ряды шипиков. Задний конец тела вооружён 1 парой щетинок и 4 длинными сетулами.

Антеннула 3-сегментная, первый сегмент без вооружения, второй сегмент имеет в средней части выступ, несущий 2 вооружённых шипа и ряд шипиков, дистальная часть сегмента с 1 щетинкой, третий сегмент вооружён 2 щетинками с эстетаском дистально, 1 субдистальной щетинкой и 2 рядами шипиков.

Антенна. Режущий отросток коксы хорошо выражен, слабо отделен в основании, многозубый, снабжен шипиками. Базис несёт 2 внутренних щетинки и 2 вооружённых шипа. Экзоподит 1-сегментный, с 1 щетинкой и 1 вооружённым шипом в средней части и 2 щетинками терминально. Эндоподит 2-сегментный, второй сегмент формирует коготь, первый сегмент несёт 2 внутренние щетинки и 1 щетинку во внешнем углу.

Мандибула. Кокса представлена эндитом, несущим единственную щетинку. Базис квадратный, несёт 1 внутреннюю зазубренную щетинку и ряды шипиков.

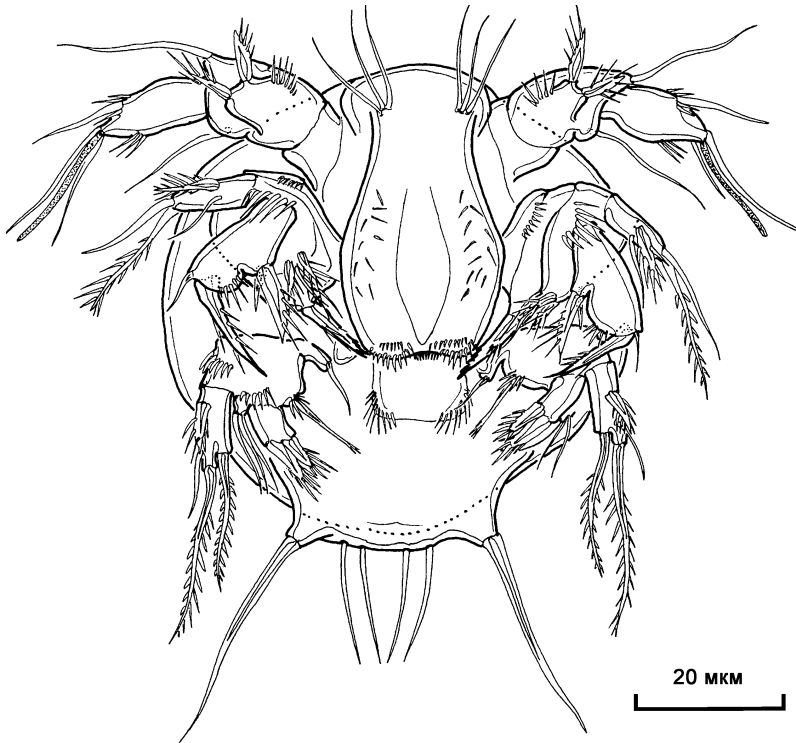


Рис. 5.184. *Cletodes macrura* Fiers, 1991, науплиус I.

Экзоподит 1-сегментный, с 1 длинной терминальной щетинкой, 1 внешней и 1 внутренней субтерминальными щетинками и 1 внешним вооруженным шипом. Внутренняя лопасть эндоподита хорошо отделена от базиса, квадратная, несет пару крупных вооруженных шипов, внешняя сростается с базисом, несет 3 щетинки.

Распространение. Вид ранее был обнаружен только в типовом местообитании на побережье Тихого Океана, Калифорния. Вид обитает в илу, в Белом море на глубинах 10–90 м.

Род *Enhydrosoma* Boeck, 1872

Enhydrosoma curticauda Boeck, 1872

Enhydrosoma curticauda Boeck, 1872: 54; Sars, 1909: 298, таб. CCV; Lang, 1948: 1264, рис 501, 504; Численко, 1967: 172, рис. 67; Gee, 1994: 83–107.

Длина тела самки равна 520–580 мкм. Фуркальные ветви с расширенной проксимальной частью, отношение длина/ширина равно 1,5–1,7. Антеннула самки 5-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.011
Вторая пара ног	0.0.022	0.011
Третья пара ног	0.0.122	0.021
Четвертая пара ног	0.0.122	0.021

Экзоподит пятой пары ног самки несет 4 щетинки, базиэндоподит — 3 щетинки.

Распространение. Побережье Северной Европы. Вид обитает в илу, может быть отмечен в фитали, в Белом море на глубинах 10–20 м.

Род *Stylicletodes* Lang, 1936

Stylicletodes longicaudatus (Brady et Robertson, 1875)

Рис. 5.185, 5.186.

Cletodes longicaudata Brady, Robertson, 1875: 92, таб. 79, рис. 13–19.

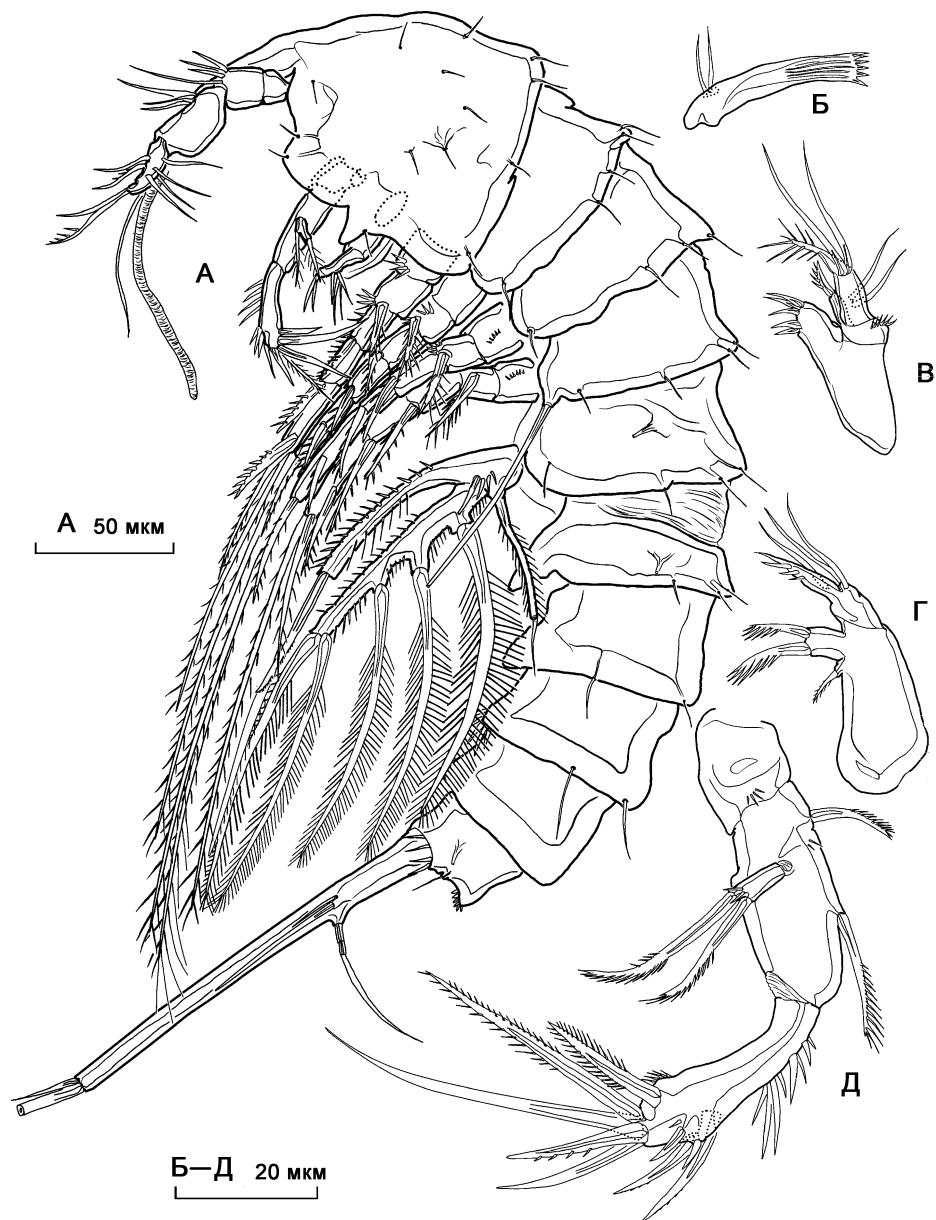


Рис. 5.185. *Stylicletodes longicaudatus* (Brady et Robertson, 1875), самец: А — внешний вид; Б — мандибула; В — максиллула; Г — максилла; Д — антенна.

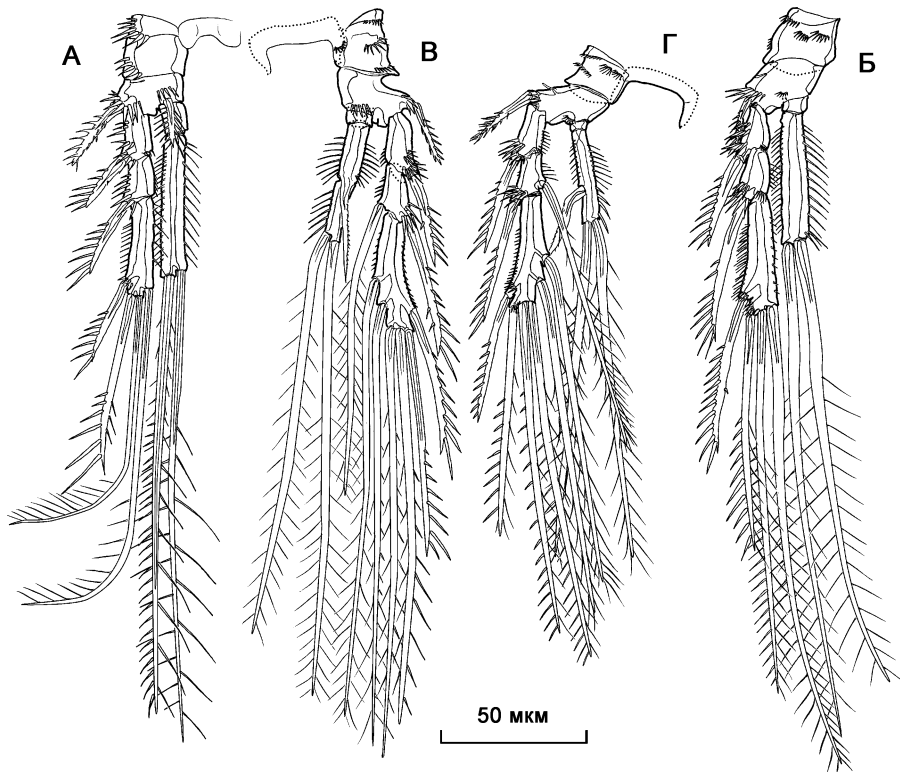


Рис. 5.186. *Stylicletodes longicaudatus* (Brady et Robertson, 1875), самец: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4.

Cletodes leptostylis Sars, 1920: 77, LI (по Lang, 1948).

Cletodes numidicus Monard, 1935: 79, рис. 114–118, 120–124 (по Por, 1959, Lang, 1965).

Stylicletodes leptostylis Lang, 1936: 467.

Stylicletodes longicaudatus Lang, 1948: 1328, рис 538; Por, 1959: 356, рис. 46–56; Apostolov, Marinov, 1988: 317–318, рис. 124.

Описание обнаруженных экземпляров. Самец. Тело цилиндрическое, границы между сегментами резко выражены, кутикула мощная. Общая длина тела равна 560 мкм. Фуркальные ветви тонкие, сильно удлиненные, длина в 12 раз превышает ширину.

Мандибула с удлиненной прекоксой, формирующей слабохитинизированную гнатобазу, несущую 5 мелких зубчиков. Мандибулярный щупик представлен коротким сегментом с парой щетинок. Максиллярный артрит несет 5 шипов, кокса максиллулы с единственным шипом, экзоподит и эндоподит представлены парой щетинок, эндит базиса несет вооруженный шип и пару щетинок.

Синкоксы максиллы с 2 эндитами, проксимальный небольшого размера, с единственным шипом, дистальный с 2 шипами. Эндит аллобазиса имеет вид когтя, несущего щетинку при основании. Эндоподит представлен парой щетинок.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.110
Вторая пара ног	0.0.022	0.110
Третья пара ног	0.1.222	0.021
Четвертая пара ног	0.1.222	0.021

Эндоподит третьей пары ног самца диморфный, 3-сегментный, третий сегмент слабо отчленен от второго. Третий сегмент терминально несет пару щетинок, второй сегмент с дистальным шиповидным отростком, заходящим на переднюю часть третьего сегмента.

Вид, согласно К. Лангу (Lang, 1965), сильно варьирующ, значительные отличия в форме фуркальных ветвей и сегментов конечностей наблюдаются даже у экземпляров из одного местообитания. Беломорские экземпляры демонстрируют большое сходство с рисунками Г. Сарса (Sars, 1920) и некоторыми из исследованных Лангом (Lang, 1965) экземпляров из Галлмарфьорда. Возможно, *S. longicaudatus* из различных мест своего ареала отличаются строением ротовых конечностей, так, в сравнении с рисунками Сарса, у исследованного экземпляра проксимальный эндит максиллы почти не выражен и несет лишь 1 шип, но в большинстве описаний этого и других видов *Stylicletodes*, изображения и характеристики ротовых конечностей не приведены.

Распространение. Побережье Северной Европы, Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Средиземное и Черное моря. Вид обитает в илу, в Белом море на глубинах 30–90 м.

Род *Monocletodes* Lang, 1936

Monocletodes varians (T. Scott, 1903)

Рис. 5.187, 5.188.

Cletodes varians T. Scott, 1903: 18, рис. III (7–11).

Thieliella nordatlantica Schriever, 1982: 21–24; 1984: 69–70, рис. 14.

Thieliella reducta Schriever, 1982: 24–26.

Monocletodes varians Lang, 1936: 467; 1948: 84–85, илл. 539; Schriever, 1986: 103–104.

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело цилиндрическое. Кутикула мощная, сильно орнаментированная: поверхность цефалоторакса и сегментов тела покрыта сетчатым рисунком, задние края сегментов с коническими отростками, несущими сенсиллы и с рядом шипиков. Общая длина тела равна 680 мкм. Рострум крупный, широкий, отчленен в основании от цефалоторакса.

Фуркальные ветви конические, изогнутые, длина в 3,8 раза превышает ширину, пятая фуркальная щетинка крупная, несет шипики, остальные щетинки (включая первую) умеренно развиты, голые. На внешней стороне фуркальной ветви у ее окончания расположена трубчатая пара.

Антеннула короткая, 5-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [8]; [7 + эстетаск]; [1]; [11 + эстетаск].

Эндоподиты плавательных ног полностью редуцированы.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	–
Вторая пара ног	0.0.022	–
Третья пара ног	0.0.022	–
Четвертая пара ног	0.0.022	–

Пятая пара ног. Экзоподит сильно удлиннен, несет 5 щетинок, базиэндоподит вооружен 2, базальная щетинка располагается на трубчатом отростке.

Рисунок генитального поля слабо выражен, представлен небольшой копулятивной порой, незначительно смещенной дистально от оснований шестой пары ног. Пластинки шестой пары ног с 1 оперенной щетинкой каждая.

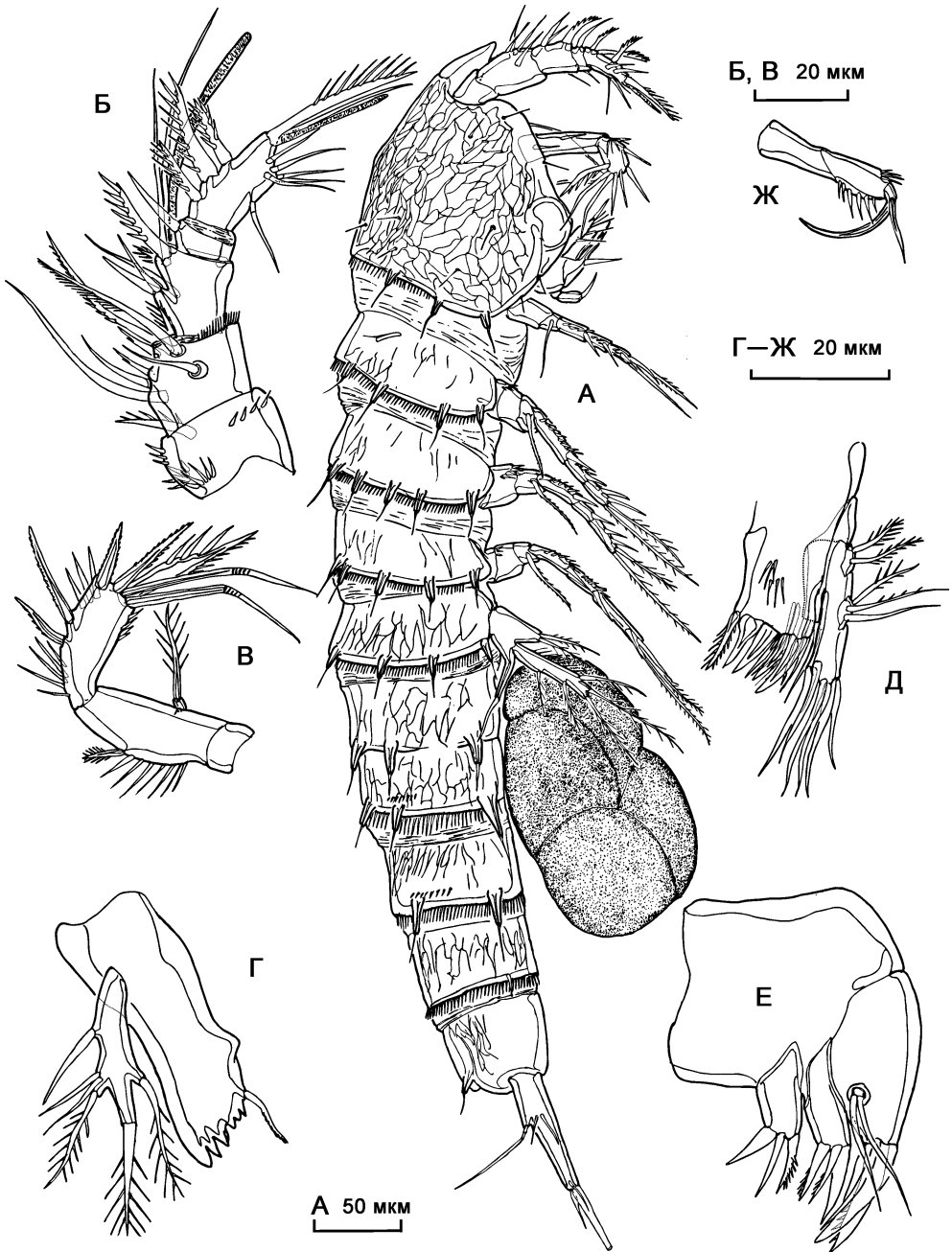


Рис. 5.187. *Monocletodes varians* (Т. Scott, 1903), самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

Найденная особь *M. varians* не имеет отличий как от типового описания (Т. Scott, 1903), так и от описаний этого вида Г. Шривером (Schriever, 1982, 1984). Тон-

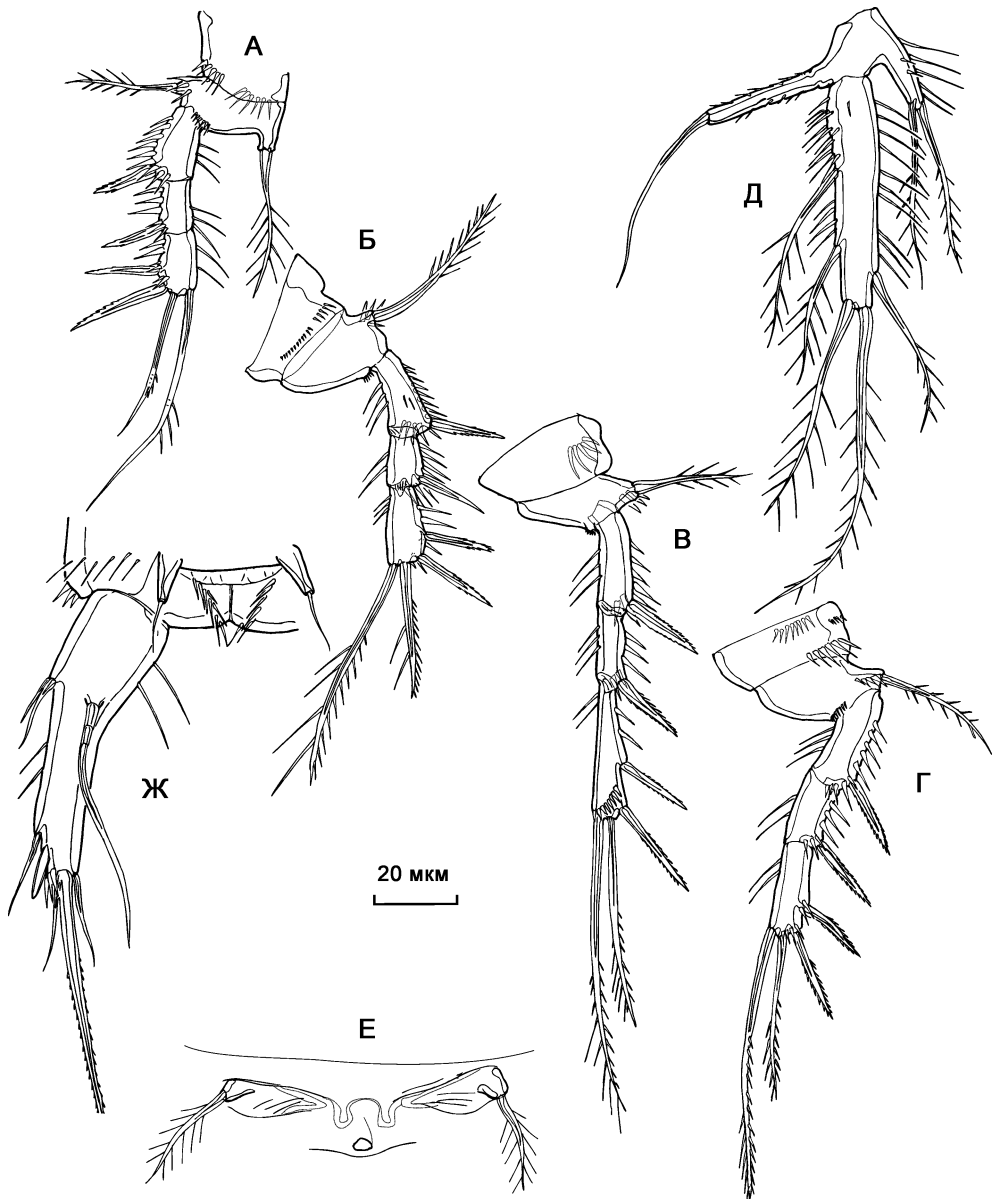


Рис. 5.188. *Monocletodes varians* (T. Scott, 1903), самка: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — P5; Е — генитальное поле; Ж — фуркальная ветвь.

кие различия указать сложно, в силу низкого качества или неполноты рисунков в описаниях.

Распространение. Норвегия, подводный гребень Исландия-Фарерские о-ва, Белое море. Вид обитает в илу, в Белом море на глубинах 30–90 м.

Род *Paracrenhydrosoma* Gee, 1999*Paracrenhydrosoma cornuta* sp. n.

Рис. 5.189–5.191.

Описание. Самка. Тело цилиндрическое, сужающееся к заднему концу. Длина тела равна 450 мкм. Границы сегментов резко выражены, кутикула сильно утолщенная, сенсиллы на краях сегментов располагаются на конических выростах кутикулы. Сегменты уросомы несут парные латероventральные трубчатые поры, анальный и преданальный сегменты — крупные поры на боковых сторонах.

Рострум массивный, треугольный, сросшийся с цефалотораксом, несет пару сенсилл в последней трети. Генитальный двойной сегмент с четко выраженным подразделением на исходные 2 сегмента. Рисунок генитального поля слабо выражен. Копулятивная пора широкая, незначительно смещена назад от оснований шестой пары ног. Около оснований шестой пары ног присутствует пара крупных пор.

Оперкулум на анальном сегменте полукруглый, невооруженный, ряды шипиков располагаются по бокам от оперкулума. Фуркальные ветви сильно удлиненные, отношение длины к ширине равно 7,5. Все фуркальные щетинки (включая первую) хорошо развиты. Также фуркальная ветвь несет многочисленные шипики и 2 трубчатые поры на внешней стороне при основании ветви.

Антеннула 5-сегментная, укороченная. Эстетаски на третьем и пятом сегментах. Формула вооружения антеннулы: [1]; [8]; [7 + эстетаск]; [1]; [11 + эстетаск].

Антенна. Кокса небольшая, вооруженная парой рядов длинных шипиков. Исходная сегментация аллобазиса не выражена, аллобазис несет 2 внутренние щетинки. Экзоподит небольшой 1-сегментный с парой длинных щетинок. Эндоподит несет ряды шипиков, 2 латеральных шипа, 2 терминальных шипа и 2 щетинки и 1 мощный вооруженный шип.

Мандибула. Кокса вытянутая, режущий край гнатобазы мелко зазубрен и лишен выраженных крупных зубов. Мандибулярный щупик 2-сегментный, базис вооружен 1, эндоподит — 3 оперенными щетинками.

Максиллула. Прекоксальный артрит небольшого размера, несет 6 шипов и ряд шипиков. Коксальный эндит и эндит базиса с 3 щетинками. Экзоподит и эндоподит полностью слиты с базисом, эндоподит представлен 1 щетинкой, экзоподит — 2 щетинками.

Максилла. Синкокса с 2 эндитами, несущих по 3 шипа, один из шипов проксимального эндита большого размера, изогнутый к основанию. Эндит базиса снабжен 2 длинными шипами. Эндоподит 1-сегментный с 2 щетинками.

Максиллипеда. Синкокса удлиненная, несет 1 длинную щетинку. Базис эллиптический. Эндоподит представлен длинным изогнутым когтем, несущим 1 щетинку при его основании.

Первая пара ног. Кокса, базис и сегменты ветвей с многочисленными рядами шипиков. Экзоподит 3-сегментный, в 1,6 раза длиннее 2-сегментного эндоподита. Второй сегмент эндоподита удлиненный, в 2,5 раза длиннее первого.

Вторая–четвертая пары ног. Прекокссы небольшие, треугольные, вооруженные рядом шипиков, коксы крупные широкие с несколькими рядами шипиков. Эндоподиты 2-сегментные.

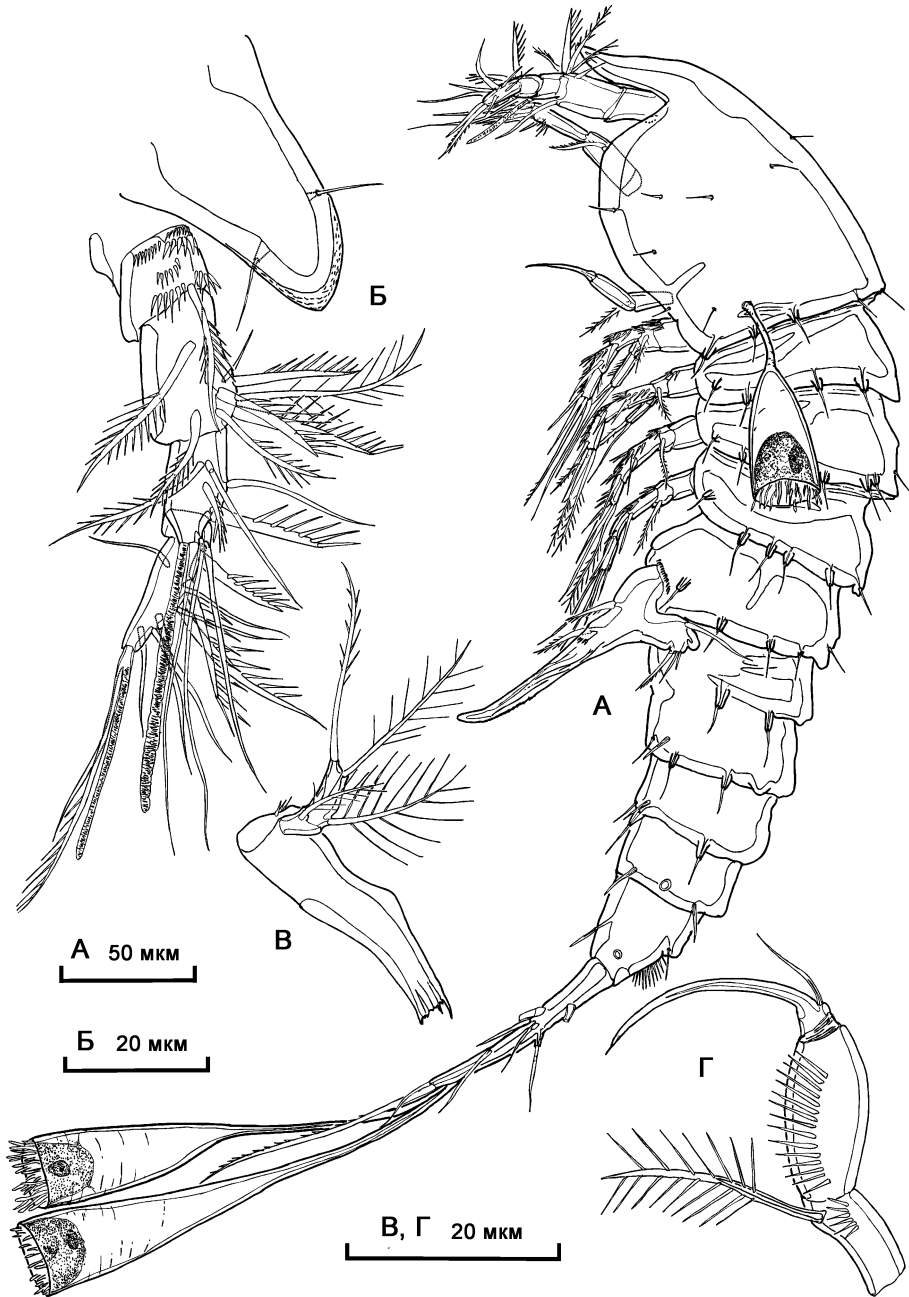


Рис. 5.189. *Paracrenhydrosoma cornuta* sp. n., самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — мандибула; Г — максиллипеда.

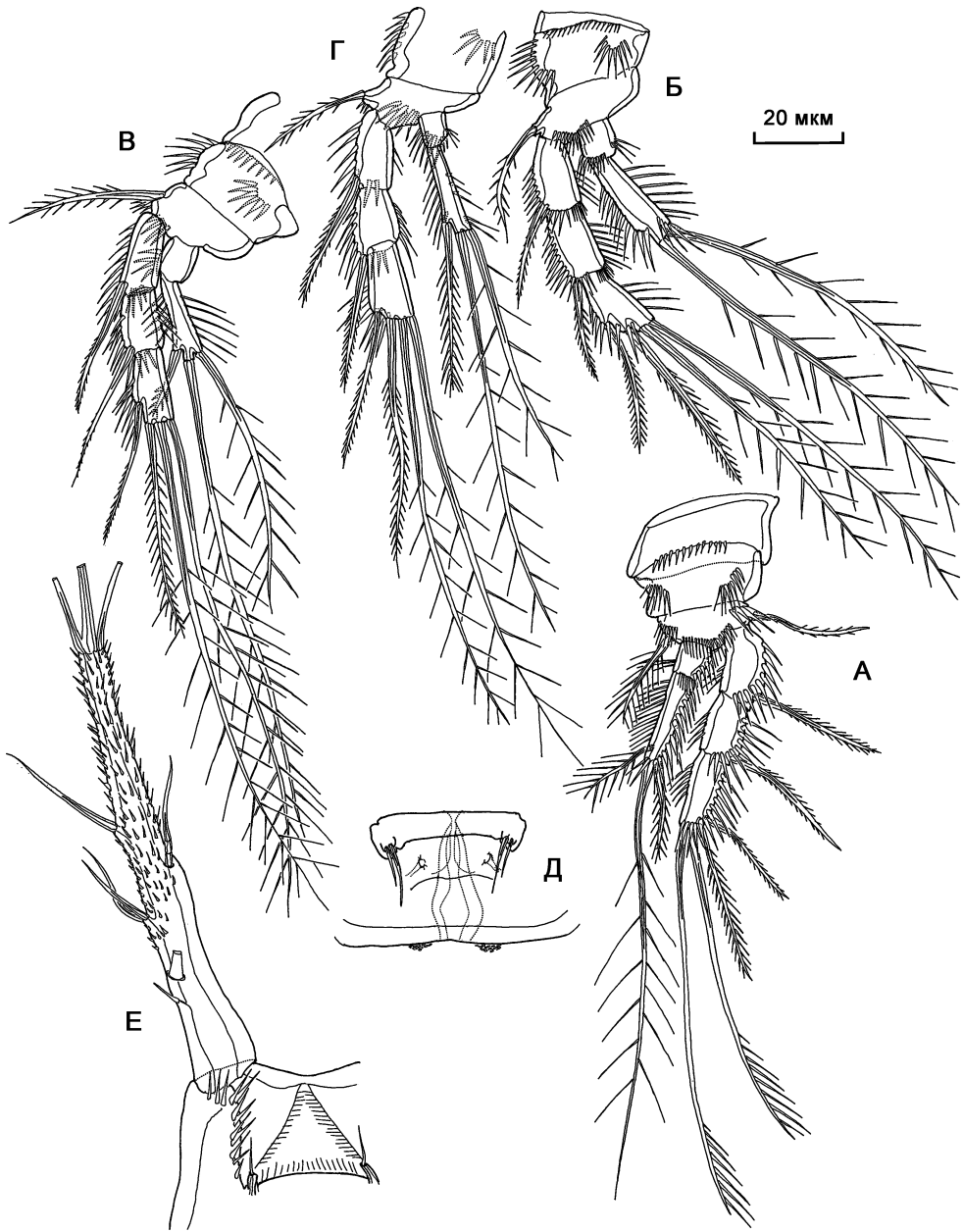


Рис. 5.190. *Paracrenhydrosoma cornuta* sp. n., самка: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — генитальное поле; Е — фуркальная ветвь.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.111
Вторая пара ног	0.0.022	0.110
Третья пара ног	0.0.022	0.111
Четвертая пара ног	0.0.022	0.111

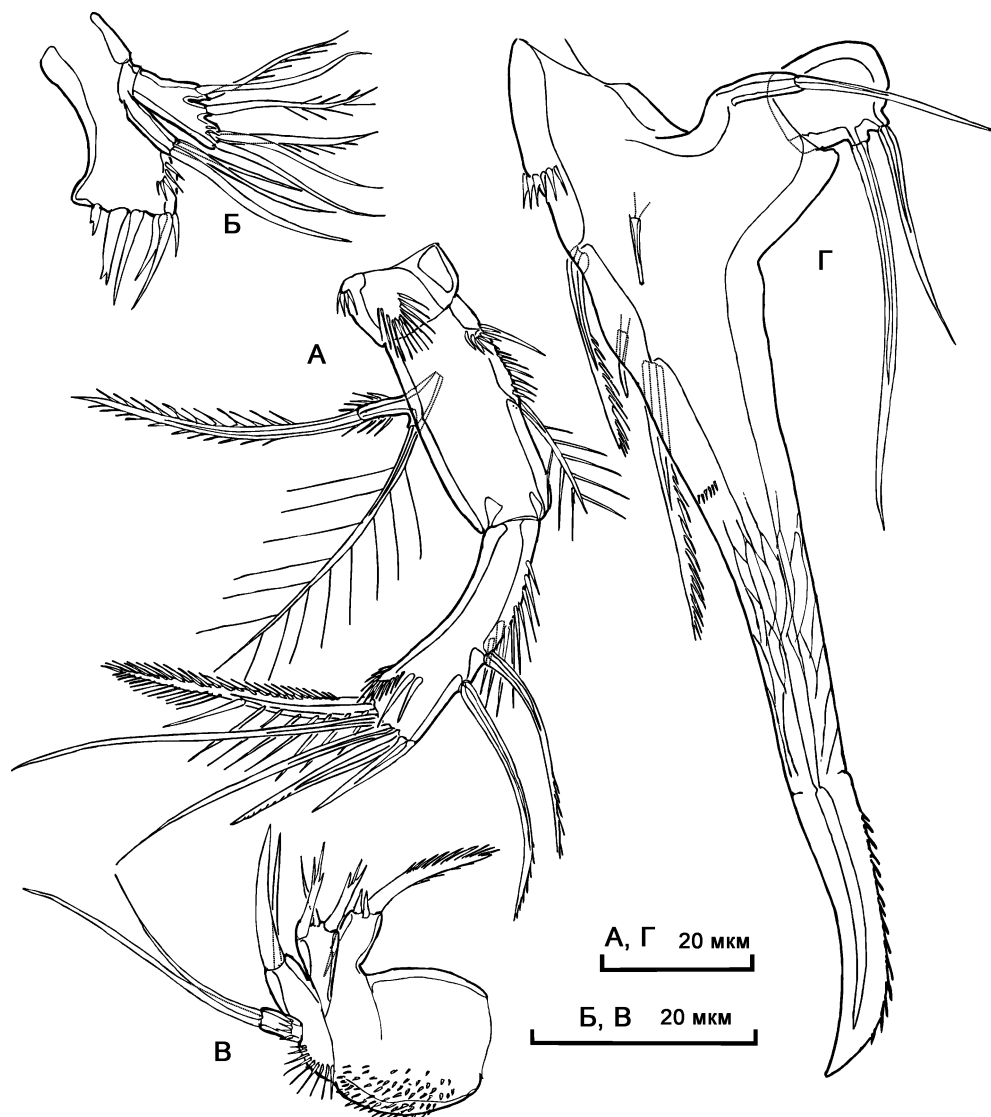


Рис. 5.191. *Paracrenhydrosoma cornuta* sp. n., самка: А — антенна; Б — максиллула; В — максилла; Г — P5.

Пятая пара ног. Базисендоподит характерной для рода формы, лопасть эндоподита образует мощный, сильно хитинизированный роговидный вырост. Внутренняя сторона лопасти эндоподита вооружена 2 шипами и 2 трубчатými порами. Экзоподит значительно смещен на внешнюю сторону, несет 2 щетинки.

Шестая пара ног. Входит в состав генитального поля, представлена парой пластинок, каждая из которых снабжена 2 щетинками.

Обсуждение. От трех известных видов рода *Paracrenhydrosoma* новый вид отличается строением пятой пары ног с обособленным экзоподитом иной формы, чем у *P. karlingi*, наличием только 4 щетинок на экзоподитах-3 третьей и четвертой

пар ног, 2-сегментным мандибулярным щупиком и относительной длиной фуркальных ветвей.

Распространение. Вид известен только из типового местообитания: Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, пролив Великая Салма, Крестовы о-ва, глубина 40 м, илистый грунт.

Этимология. Вид назван *cornuta* — рогатая, по характерному строению пятой пары ног, базиэндоподиты которой образуют роговидные выросты, и общему строению тела с многочисленными отростками по краям сегментов.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, Крестовы о-ва (66°31' с.ш., 33°11' в.д.), сублитораль.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 4 стеклах (Har184 – Har187): A1, A2 (Har184); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har185); P1 – P4 (Har186); уросома (Har187). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

5.10.11. Ancorabolidae Sars, 1909

Ключ для определения локальных родов и видов

1. Эндоподит P1 длинный, хватательного строения *Laophontodes*...2
— Эндоподит P1 равной длины с экзоподитом, экзоподит 2-сегментный
..... *Arthropstyleus serratus*
2. Тело широкое, сильно уплощенное, несет латеральные выросты с шипами
..... *Laophontodes multispinatus* sp. n.
— Тело цилиндрическое, без латеральных выростов 3
3. Экзоподит-3 P2–P4 с 1 внутренней щетинкой *Laophontodes gracilipes*
— Экзоподит-3 P2–P4 без внутренних щетинок *Laophontodes typicus*

Род *Laophontodes* T. Scott, 1894

Laophontodes typicus T. Scott, 1894

Laophontodes typicus T. Scott, 1894: 249, рис. VIII (2–8); Sars, 1908: 270, таб. CLXXXVII; Lang, 1948: 1457, рис. 596 (2), 597 (2).

Длина тела самки равна 320–350 мкм. Отношение длины к ширине фуркальных ветвей равно 5. Антеннула самки 5-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.020
Вторая пара ног	0.0.122	0.110
Третья пара ног	0.0.122	0.111
Четвертая пара ног	0.0.122	111

Экзоподит пятой пары ног самки несет 5 щетинок, базиэндоподит — 2 щетинки.

Распространение. Известен из Северной Европы, Магелланова пролива (George, 1999) с подводной горы Great Meteor (George, Shminke, 2002). Вид обитает на илах на глубинах 30–90 м.

Laophontodes gracilipes Lang, 1936

Рис. 5.192 –5.193.

Laophontodes gracilipes Lang, 1936: 155, рис. 1–5; Lang, 1948: 1461, рис. 600 (2).

Описание обнаруженных экземпляров. Самка. Тело цилиндрическое, каждый сегмент расширен в средней части, границы между сегментами четко выраже-

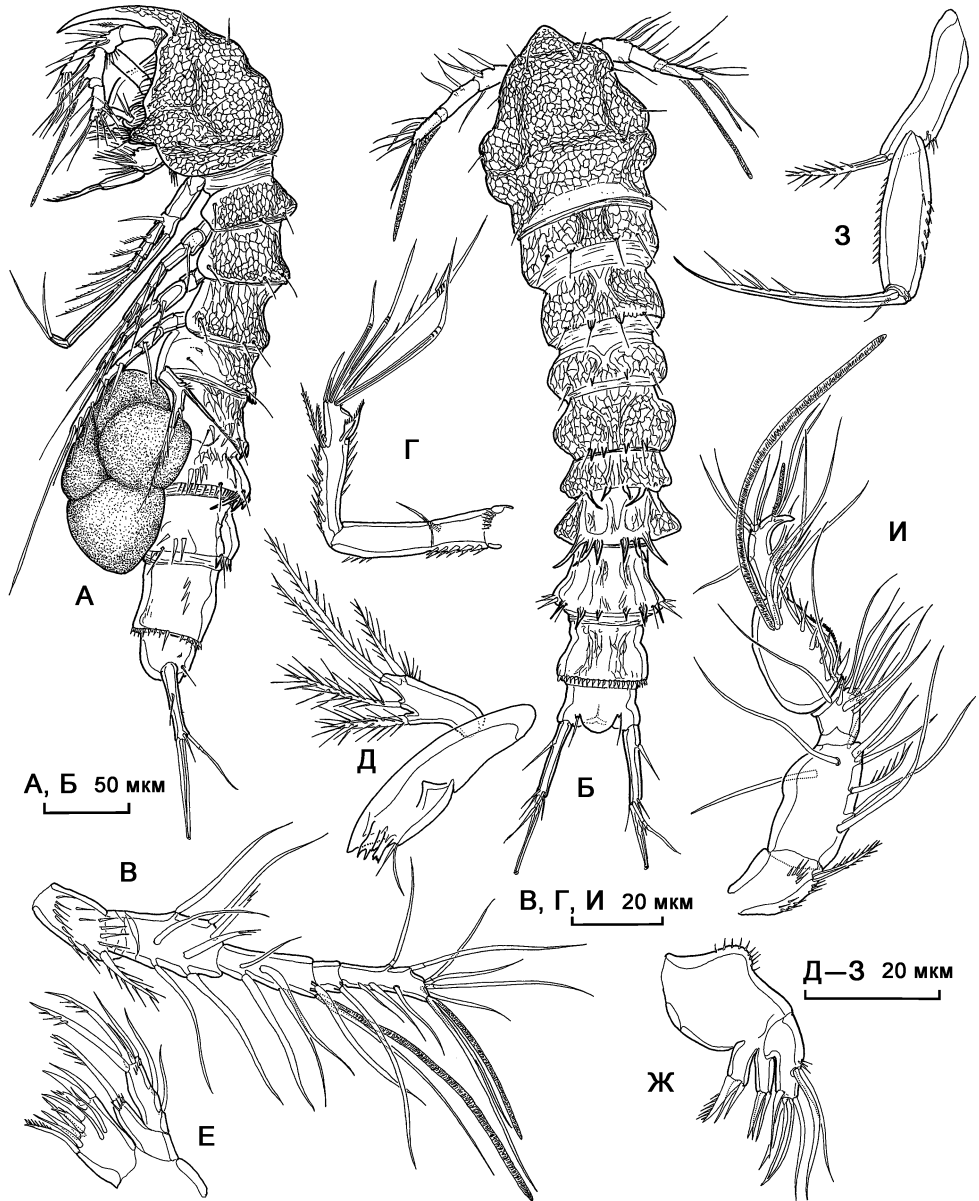


Рис. 5.192. *Laophontodes gracilipes* Lang, 1936, самка (А–С), самец (И): А — внешний вид, латерально; Б — внешний вид, дорзально; В, И — антеннула; Г — антенна; Д — мандибула; Е — максиллула; Ж — максилла; З — максиллипеда.

ны. Кутикула богато орнаментирована — цефалоторакс, торакс и часть сегментов абдомена покрыты сетчатым рисунком. Сегмент, несущий пятую пару ног, генитальный двойной сегмент и следующий за ним сегмент несут на спинной поверхности крючковидные отростки. Уросомальные сегменты с латероventральными

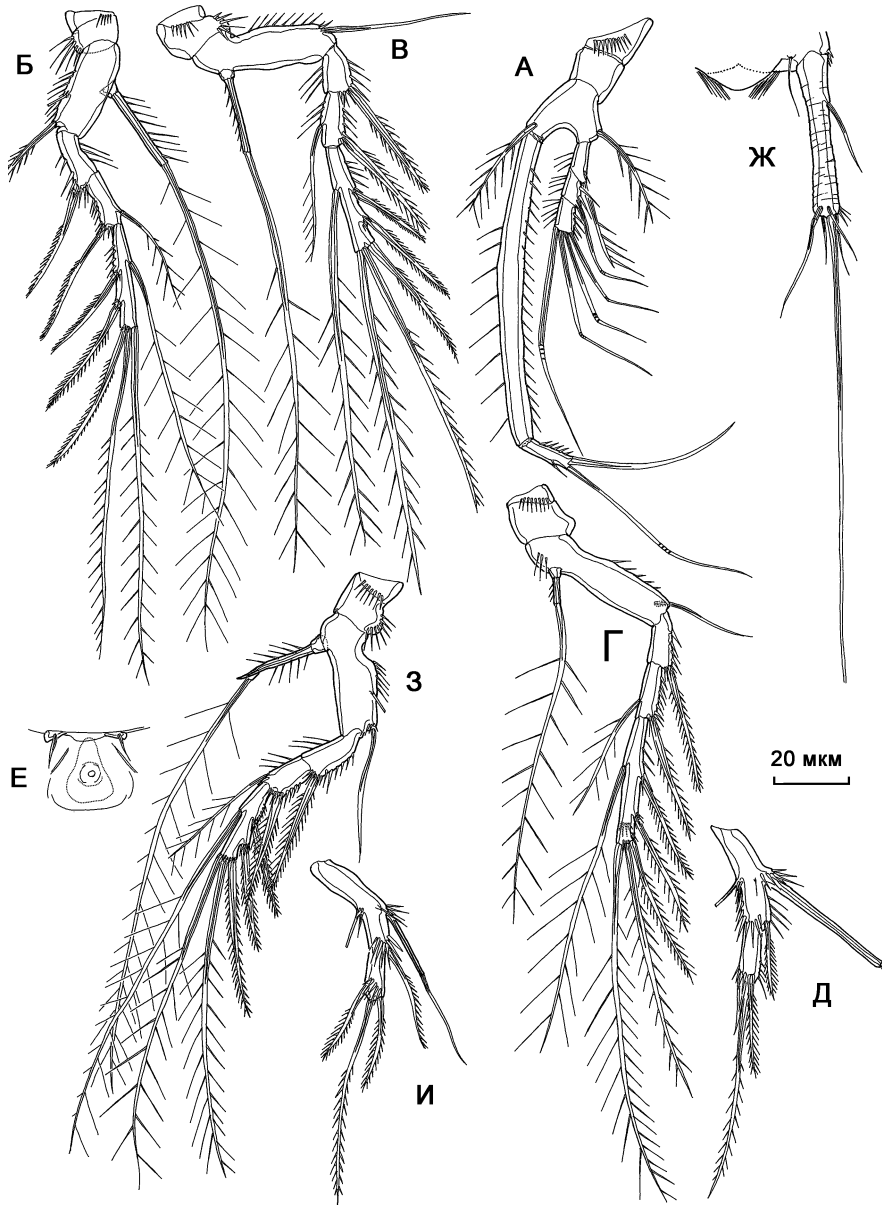


Рис. 5.193. *Laophontodes gracilipes* Lang, 1936, самка (А–Ж), самец (3, И): А — P1; Б — P2; В, 3 — P3; Г — P4; Д, И — P5; Е — генитальное поле; Ж — фуркальная ветвь.

рядами шипиков. Общая длина тела 460 мкм. Рostrum не отделен от цефалоторакса, загнут вентрально.

Копулятивная пора генитального поля расположена дистальнее оснований шестой пары ног, парные семяприемники не наблюдаются. Конечности шестой пары несут по единственной щетинке каждая.

Фуркальные ветви сильно удлинённые, сужающиеся в средней части, отношение длины к ширине равно 6,15.

Антеннула 5-сегментная. Формула вооружения антеннулы: [1]; [7]; [6 + эстетаск]; [1]; [11 + эстетаск].

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.120
Вторая пара ног	0.1.123	0.010
Третья пара ног	0.1.123	0.010
Четвертая пара ног	0.1.123	0.010

Пятая пара ног. Базисэндоподит сростается с экзоподитом, базальная щетинка расположена на длинном цилиндрическом выросте, лопасть эндоподита не выражена, лопасть экзоподита несет 1 терминальную и 2 субтерминальных щетинки, 1 внешнюю щетинку, 1 крупную трубчатую пору на внутренней стороне и ряды шипиков.

Самец. Половой диморфизм в антеннуле, третьей и пятой парах ног и в генитальной сегментации.

Антеннула 6-сегментная. Геникуляция между 5-м и 6-м сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [7]; [2]; [13 + эстетаск]; [11 + эстетаск].

Эндоподит третьей пары ног 3-сегментный, второй сегмент несет дистальный отросток, на задней стороне которого расположен третий сегмент, снабженный единственной щетинкой.

Исследованная особь *L. gracilipes* по строению тела и конечностей не демонстрирует каких-либо отличий от первоописания данного вида К. Лангом (Lang, 1936). *L. gracilipes* хорошо отличим от других видов рода по наличию только одной щетинки на эндоподитах-2 второй-четвертой пар ног и единственной внутренней щетинке на экзоподитах-3 второй-четвертой пары ног.

Распространение. Ранее был известен только из типового местообитания (Швеция, Галлмарфьорд). Вид обитает на илах на глубинах 30–90 м.

Laophontodes multispinatus sp. n.

Рис. 5.194–5.196.

Описание. Самка. Тело широкое, сильно уплощенное. Длина тела равна 480 мкм. Сегменты сильно расширяются в дистальной части, латерально снабжены выступами, несущими многочисленные игловидные шипики, также игловидными шипиками покрыт край цефалоторакса и оперкулума. Спинная сторона цефалоторакса и сегментов тела несет мелкие шипики.

Рострум треугольный, вытянутый в терминальную трубчатую пору, сростается с цефалотораксом, несет пару сенсилл в средней части. Генитальный двойной сегмент с четко выраженным разделением на исходные два сегмента. Копулятивная пора, генитального поля широкая, расположена между пластинками шестой пары ног.

Фуркальные ветви удлинённые, отношение длины к ширине равно 6,6. Все фуркальные щетинки (включая первую) развиты, четвертая и пятая несут шипики.

Антеннула 4-сегментная. Эстетаски 3-м и 4-м на сегментах. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [8 + эстетаск]; [11 + эстетаск].

Антенна. Кокса небольшая, невооруженная. Исходная сегментация аллобазиса представлена внутренним хитиновым гребнем, аллобазис несет 1 внутреннюю

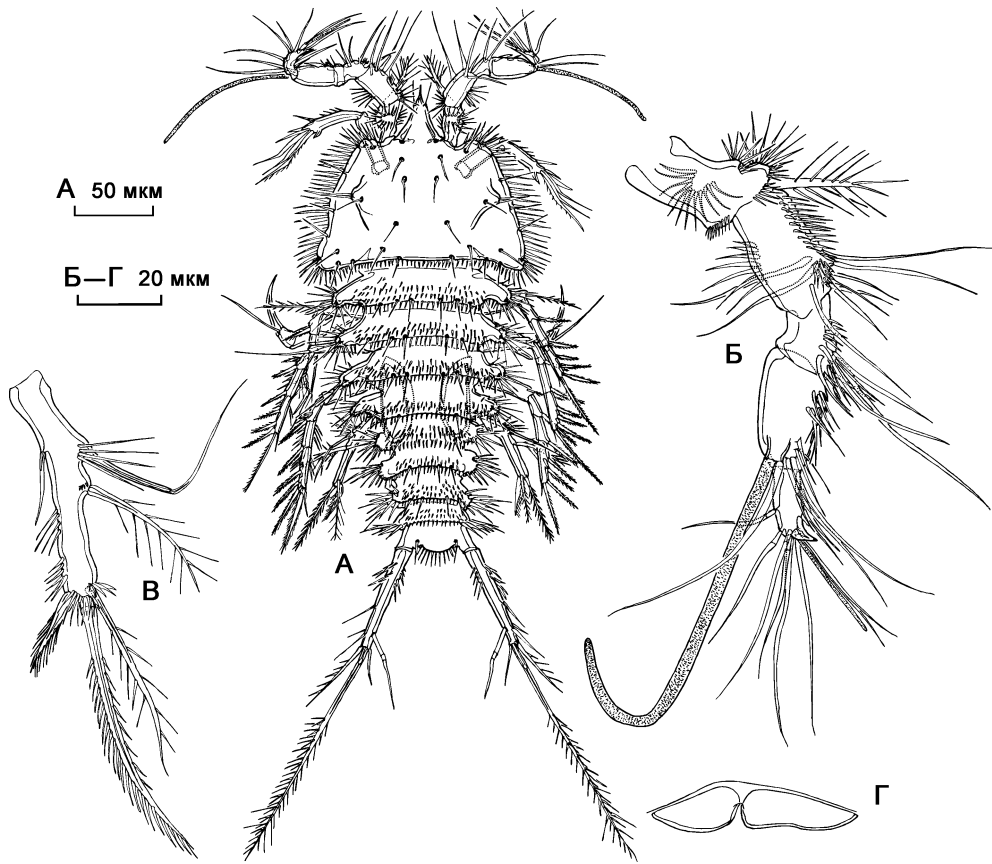


Рис. 5.194. *Laophontodes multispinatus* sp. n., самец: А — внешний вид; Б — антеннула; В — P5; Г — P6.

щетинку. Экзоподит отсутствует. Эндоподит несет ряды шипиков, 2 латеральных шипа, 2 терминальных шипа, 3 геникулирующих щетинки и внешняя из которых срастается с сетулой при основании.

Мандибула. Режущий край гнатобазы несет ряд из 5 слегка удлинённых зубов. Мандибулярный щупик 1-сегментный, с 5 оперенными щетинками.

Максиллула. Прекоксальный артрит несет 8 шипов и ряд шипиков у основания. Коксальный эндит с 1 щетинкой, эндит базиса с 3 щетинками. Экзоподит и эндоподит представлены лопастями, вооруженными 2 (экзоподит) и 3 (эндоподит) щетинками.

Максилла. Синкокса с 2 эндитами, проксимальный с 2, дистальный с 3 шипами. Эндит базиса имеет вид длинного когтя с 2 щетинками при основании. Эндоподит представлен единственной щетинкой.

Максиллипеда крупная, мощная. Синкокса с 1 щетинкой. Эндоподит представлен широким изогнутым когтем, несущим 1 щетинку при его основании.

Первая пара ног. Кокса и базис слегка вытянуты. Экзоподит 3-сегментный, второй сегмент слегка удлинён. Экзоподит-1 с внешним оперённым шипом, экзоподит-2 с саблевидным шипом, экзоподит-3 с 4 геникулирующими щетинками. Эндо-

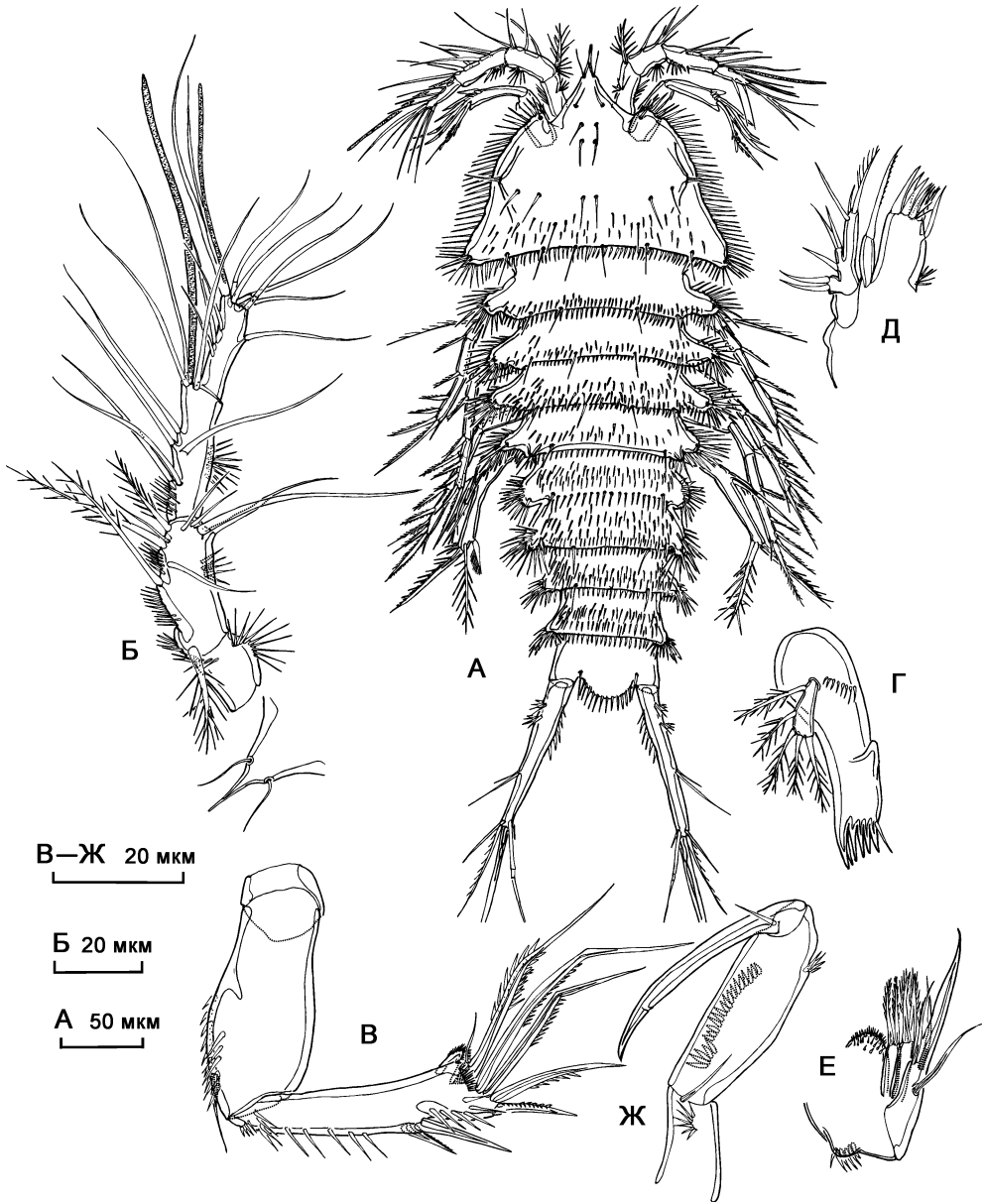


Рис. 5.195. *Laophontodes multispinatus* sp. n., самка: А — внешний вид; Б — антеннула; В — антенна; Г — мандибула; Д — максиллула; Е — максилла; Ж — максиллипеда.

подит ярко выраженного хватательного строения, первый сегмент сильно удлинённый, длина в 6,9 раз превосходит ширину. Второй сегмент короткий, несет массивный коготь, при основании которого расположены 1 длинная и 1 короткая рудиментарная щетинки.

Вторая–четвертая пара ног. Базисы вытянуты латерально, вооружены рядами игловидных шипиков. Экзоподиты 3-сегментные. Внутренние терминальные ще-

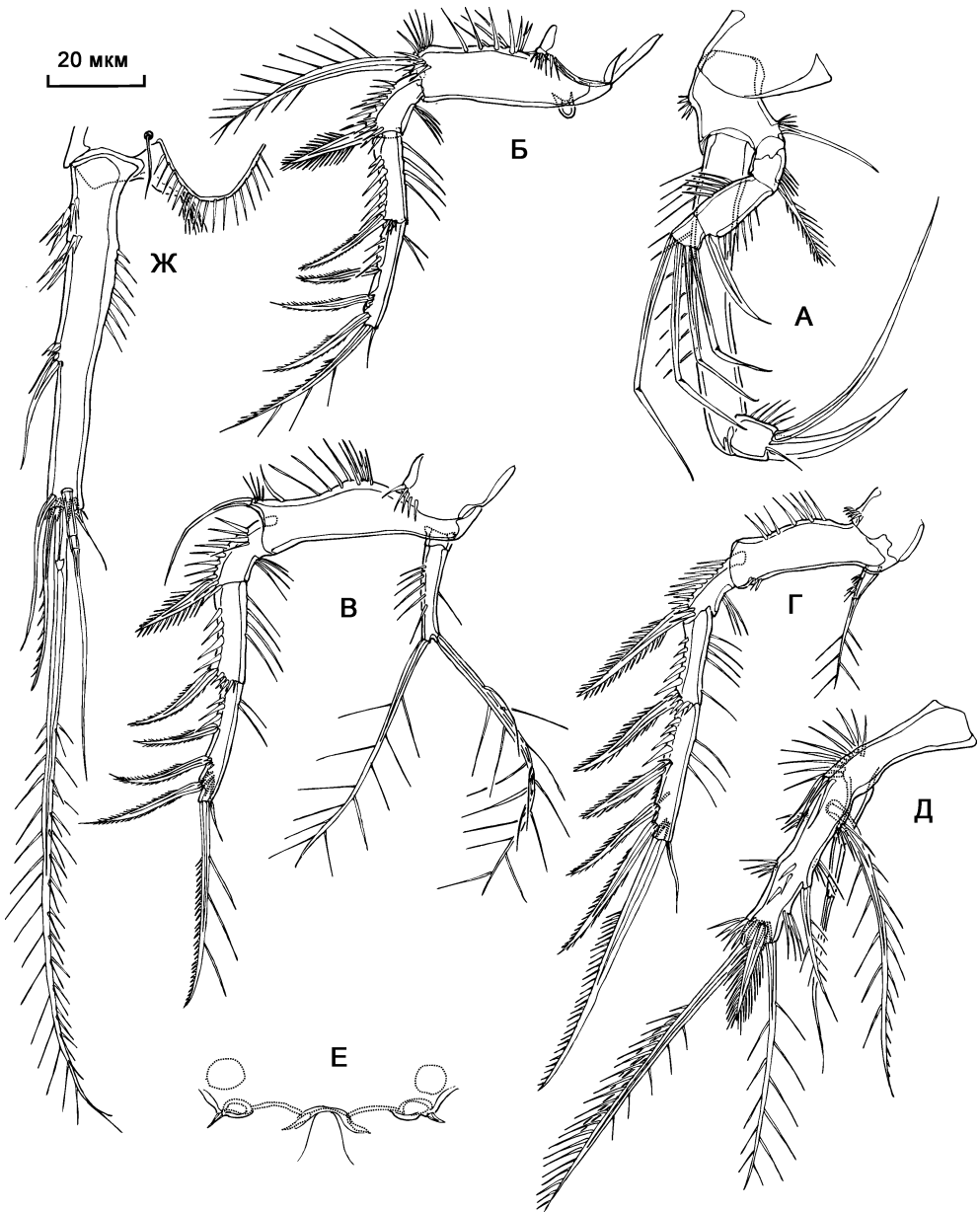


Рис. 5.196. *Laophontodes multispinatus* sp. n., самка: А — P1; Б — P2; В — P3; Г — P4; Д — P5; Е — генитальное поле; Ж — фуркальная ветвь.

тинки на экзоподитах-3 очень короткие, малозаметные. Эндоподиты третьей и четвертой пар 2-сегментные, второй пары рудиментарный, невооруженный.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.0.022	0.111
Вторая пара ног	0.0.023	000
Третья пара ног	0.0.023	0.110
Четвертая пара ног	0.0.023	0.010

Пятая пара ног. Базисендоподит срастается с экзоподитом в единую изогнутую пластинку, базальная щетинка расположена на длинном цилиндрическом выросте, лопасть эндоподита не выражена, лопасть экзоподита несет 1 терминальную и 1 субтерминальную щетинки, 1 субтерминальный шип, 2 внешние щетинки и ряды шипиков, все щетинки также вооружены шипиками.

Шестая пара ног. Входит в состав генитального поля, представлена парой пластинок, каждая из которых снабжена 1 щетинкой.

Самец. Половой диморфизм в антеннуле, пятой и шестой парах ног и в генитальной сегментации.

Антеннула 5-сегментная. Геникуляция между 4-м и 5-м сегментами. Формула вооружения антеннулы: [1]; [9]; [9]; [13 + эстетаск]; [10 + эстетаск].

Пятая пара ног самца по сравнению с самкой несет только 1 внешнюю щетинку. Шестая пара ног слабо асимметричная, представлена парой невооруженных пластинок.

Обсуждение. Новый вид своей формой тела и его орнаментацией, а также строением первой пары ног очень схож с *Laophontodes expansus* Sars, 1908 (остальные виды рода имеют более или менее круглое в сечении тело, тогда как у *L. expansus* и данного вида оно сильно уплощено), но демонстрирует значительные отличия, заключающиеся в рудиментарном эндоподите второй пары ног, не несущем вооружения (у остальных видов *Laophontodes* эндоподит второй пары 2-сегментный, с парой терминальных щетинок), относительно меньшей длине первого сегмента антеннулы (отношение длины к ширине равно 1 у *L. expansus* и 2,1 у *L. multispinatus* sp. n), значительно удлиненных базисах плавательных ног и в форме шипа на экзоподите-2 первой пары ног.

Этимология. Вид назван по наличию многочисленных игловидных шипиков, покрывающих поверхность тела.

Распространение. Типовое местообитание: Белое море, Кандалакшский залив, п-ов Киндо, Еремеевский порог, мористая сторона, глубина 10 м, грунт — ракуша. Вероятно, обитает в наилке между частицами ракуши.

Типовое местообитание — Россия, Белое море, Кандалакшский залив, полуостров Киндо (66°32' с.ш., 33°10' в.д.), сублитораль.

Материал. Голотип ♀ расчленен на 5 стеклах (Har188 – Har192): A1, A2 (Har188); Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har189); P1 – P4 (Har190, Har191); уросома (Har192). Аллотип ♂ расчленен на 4 стеклах (Har193 – Har196): A1, A2, Md, Mx1, Mx2, Mxp (Har193, Har194); P1 – P4 (Har195); уросома (Har196). Паратипы ♀, ♂ представлены на 1 стекле (Har197). Весь материал хранится в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

Род *Arthropysyllus* Sars, 1909

Arthropysyllus serratus Sars, 1909

Arthropysyllus serratus Sars, 1909: 318, таб. ССХIV; Lang, 1948: 1467, рис. 596 (11), 602 (4); Численко, 1967: 188, рис. 81.

Длина тела самки равна 880–900 мкм. Отношение длины к ширине фуркальных ветвей равно 4,8. Антеннула самки 4-сегментная.

Формула вооружения плавательных ног:

	Экзоподит	Эндоподит
Первая пара ног	0.023	0.111
Вторая пара ног	0.1.022	0.120
Третья пара ног	0.1.022	0.121
Четвертая пара ног	0.1.022	0.121

Экзоподит пятой пары ног самки несет 5 щетинки, базиэндоподит — 4 щетинки.

Распространение. Побережье Северной Европы. Вид обитает на илах на глубинах 30–90 м.

6. Географическое распространение *Harpacticoida*

Племена чудовищ, обитающие и на юге, и на западе, и на востоке, суть твари духовные, а поэтому всем без исключения: одноруким, лопухим, восьмилпым, змееногим и четвероглазым — суждено приобщиться таинств благородной учености.

Неизвестный автор VIII века / Пер. Н. Горелова

Пора вырваться на широкие оперативные просторы и перейти от анализа распределения гарпактикоид в пределах локальных биотопов к географической изменчивости фауны. При проведении анализа мы использовали видовые списки *Harpacticoida* Черного, Азовского, Каспийского, Балтийского, Баренцева, Белого, Карского, Лаптевых и Восточно-Сибирского морей, а так же части Центральной Арктики (рис. 6.1).

На севере численность и разнообразие гарпактикоид значительно снижаются. Суммарное число видов даже в наиболее изученных морях — Белом и Баренцевом (175) уступает одному Черному морю (262) (Чертопруд, Горлицкая, 2007). Наиболее богатой является, вероятно, фауна тропиков, хотя это еще окончательно не доказано, в связи с ее низкой изученностью (Abele, 1982). Снижение видового богатства в северных регионах связано, как с низкими температурами воды, при которых медленно идет развитие и репродукция копепод, так и с малой долей органики в грунтах, что отрицательно влияет на кормовую базу ракообразных (Gee, Warwick, 1984; Hicks, Coull, 1990). Кроме того, к северу фауна становится более насыщенной видами-космополитами с широкими ареалами. Так, в Арктике 87% видов с арктико-бореальными и арктико-средиземноморскими ареалами, и всего 23% эндемиков (Wells, 1986). Набор жизненных форм гарпактикоид во всех рассмотренных регионах одинаков. Вариации его состава гораздо выше между локальными биотопами, чем в межрегиональном масштабе — между морями. Функциональная структура таксонов определяется, в первую очередь, факторами среды, действующими в пределах отдельной бухты, а не в масштабах климатического пояса. В таксономической структуре, естественно, наиболее высокой оказалась изменчивость видового состава, чуть меньше родов, и стабильнее всего состав семейств (рис. 6.2). Таким образом, чем выше ранг таксонов, тем меньше их географические вариации.

В фауне гарпактикоид перечисленных морей можно выделить три блока, соответствующие трём широтно-климатическим зонам: Средиземноморской; Бореально-арктической и Арктической. Для регионов в пределах одной зоны характерны общие климатические и гидрологические особенности. Основное отличие предложенной нами схемы биогеографической зональности от прочих в том, что фауны Баренцева и Белого морей, которые обычно рассматриваются в составе Арктики, выделены вместе с Балтийским морем в отдельную зону — Бореально-арктическую. Это связано с тем, что в Баренцево море заходит одна из ветвей Гольфстрима, обеспечивая более мягкий климат в юго-западной части региона (средняя температура воздуха в феврале -4°C) (Матишов и др., 1998). Для сравнения, климат расположенного рядом Карского моря заметно холоднее (средняя температура в январе–марте -21°C). Теплые водные массы из Баренцева моря частично поступают также

и в Белое, расположенное южнее многих морей арктического сектора в относительно закрытой системе заливов (Матишов и др., 1998). Некоторое повышение видового богатства и разнообразия фауны центральной Арктики (около 80 видов) по сравнению с сибирскими морями Карским, Лаптевых и Восточно-Сибирским (в среднем по 40 видов) аналогично может быть связано с влиянием Гольфстрима, ответвления которого подходят к побережьям Шпицбергена.

Примечательно, что сходство между фаунами разных морей внутри отдельных широтно-климатических зон значительно варьирует. Так, списки видов Азовского и Каспийского морей на 83% общие с Черным морем, однако, между собой эти регионы заметно различаются. Сходная ситуация наблюдается в арктической группе: фауны Карского, Лаптевых и Восточно-Сибирского морей на 71% общие с Центральной Арктикой, но при сравнении их друг с другом видно, что они очень индивидуальны (рис. 6.3). Таким образом, естественно, возникает вопрос: почему локальные фауны так различаются между собой, и как это связано с их происхождением?

Различия между видовыми списками Naupacticoida разных морей внутри одной широтно-климатической зоны обусловлены как изученностью регионов, так и историей формирования фаун.

Образование впадин Черного, Азовского и Каспийского морей часто связывают с остаточным бассейном древнего океана Тетис (Маловицкий, 1978; Крашенинников и др., 2003). В эпоху верхнего миоцена (5–10 млн. лет назад) эти моря были связаны между собой и входили в цепь опресненных морей-озёр (Сарматский бассейн). Позднее после краткой связи со Средиземным морем на их месте образовалось Понтическое озеро. В нижнем плиоцене (4–5 млн. лет назад) Каспийское море полностью отделилось от Черного, и его фауна развивалась самостоятельно (Кра-

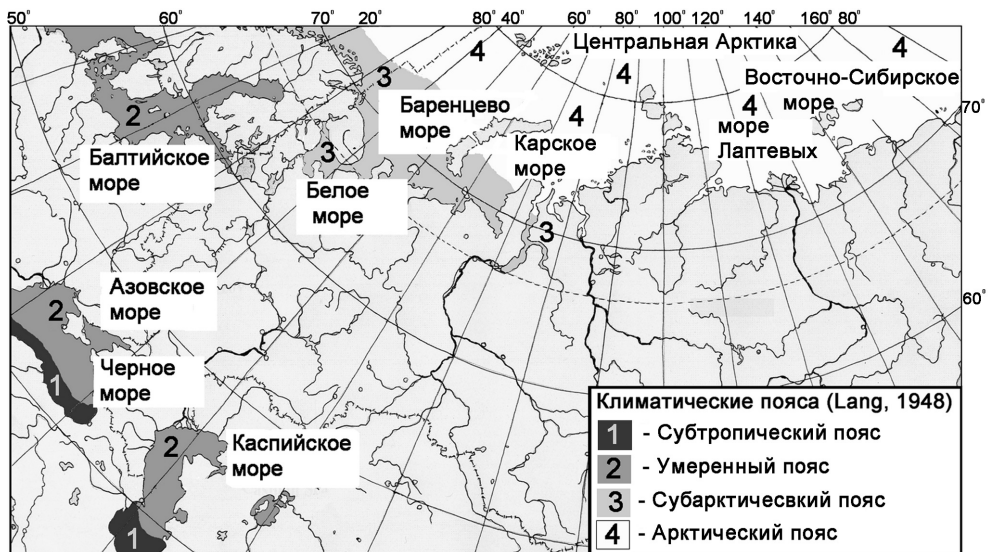


Рис. 6.1. Схема климатического зонального подразделения восточно-европейских акваторий.

Рис. 6.2. Сходство регионов по составу видов, родов и семейств в зависимости от расстояния по широте между ними.



шенников, 1971; Крашенников и др., 2003). В середине плейстоцена Черное море несколько раз соединялось со Средиземным, что, привело к повышению его солености и, вероятно, сопровождалось притоком в него средиземноморских видов. Во время последнего оледенения на его месте образовалось опреснённое Новозвксинское озеро-море, которое 6–7 тыс. лет назад вновь соединилось проливами со Средиземным морем, дав начало современным Черному и Азовскому морям (Крашенников, 1971). В течение всех этих событий, ранее единая фауна Harpacticoida, населявшая моря, трансформировалась, под действием серии чередующихся опреснений и осолонений, притока мигрантов из Средиземного моря и изоляции (Каспийское море). Однако, некоторые общие черты фауны регионов сохранились и сейчас.

Заселение морской фауны северных морей проходило в несколько этапов. Часть акваторий имела постоянную связь с океаном, а другие были долгое время сильно опреснены, и их освоение произошло гораздо позднее. Так, 13–15 тыс. лет назад на том месте, где сейчас находится Белое и Балтийское моря, был огромный ледник, сползавший со Скандинавии далеко на юг. Когда потеплел климат и лед растаял, под ним обнаружилась глубокая котловина. Талая вода заполнила впадину, и образовавшееся озеро постепенно соединилось с океаном, дав начало Иольдиеву морю. Этот холодный, сильно опреснённый водоем на юго-западе доходил практически до Финского залива, а на востоке до Карского моря. Потом, около пяти тысяч лет назад берега моря поднялись, а Балтийская и Беломорская котловины четко обособились. На месте Беломорского бассейна сформировалось, относительно тепловодное Литториновое море, которого достигала одна из ветвей Гольфстрима. Литториновое море оказалось недолговечным, оно продолжало быстро отступать и вошло в свои современные берега, образовав известное нам Белое море. В дальнейшем формирование фауны арктических морей проходило под действием двух основных факторов. В Западно-Арктических морях определяющую роль играла интенсивность Гольфстрима, который фиксировался в юго-западной части Баренцева моря 9–8 тыс. лет назад (Бараш и др., 1989; Матишов, Павлова, 1990). Поступление тепловатых водных масс в Баренцево море, а из него в Белое и западные районы Карского морей позволили многим бореальным и средиземноморско-бореальным видам расширить свои ареалы в Арктику. В Восточно-Арктических морях раскрытие Берингова пролива (12–11 тыс. лет назад) привело к поступлению относительно теплых тихоокеанских вод в Чукотское и, частично, Восточно-Сибирское

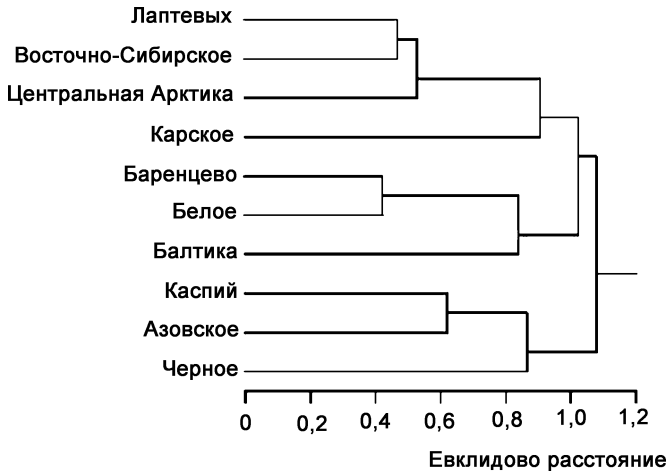


Рис. 6.3. Сходство фаун морей Арктики и Восточной Европы.

моря. Возможно, вместе с Берингоморским течением в этот сектор Арктики могли проникнуть виды, характерные для фауны Тихого океана. Среди диатомовых водорослей такие вселенцы уже обнаружены (Полякова, 1997). Отличия фаун Арктических морей могут быть связаны с разными путями вселения в них видов. Сюда могут проникать гарпактикоиды как из Атлантического, так и из Тихого океанов, как из Северного моря, так и от побережий Северной Америки.

Таким образом, фауны *Haracticoida* географически разобщенных и даже изолированных друг от друга Черного, Азовского и Каспийского морей являются относительно сходными, так как имеют общие исторические корни формирования. При этом фауны арктических Баренцева, Белого, Карского, Лаптевых, Восточно-Сибирского морей и Центральной Арктики, акватории которых тесно связаны между собой, напротив, значительно различаются в связи с разными температурными условиями регионов, а также за счет разных путей вселения видов.

Задаваясь вопросом о степени уникальности беломорской фауны и ее составе нужно вначале рассмотреть вопрос, являются ли виды гарпактикоид, указанные только для Белого моря, его эндемиками, или они просто не найдены в окружающих морях в силу их малой изученности. В наиболее исследованном из прилегающих морей, Баренцевом, сейчас известно 140 видов гарпактикоид, из остальных окраинных морей Северного Ледовитого Океана и его центральной котловины — значительно меньше. Список видов, известных к настоящему моменту из Белого моря, и распространение этих видов по другим акваториям Мирового океана, сведены в таблицу (таблица 6.1).

В общей сложности, включая данные настоящей работы, из Белого моря известно 159 видов *Haracticoida*. Из этих видов 24 описаны из Белого моря и нигде более не найдены, т.е. потенциально могут являться эндемиками. Однако, трудно предполагать, что менее чем 6000 лет, прошедших с момента формирования современного водоема в примерных границах Белого моря, было достаточно для образования эндемичных автохтонных видов гарпактикоид. Для дивергенции видов гарпактикоид вероятно необходима длительная изоляция, подтверждаемая следующи-

Таблица 6.1. Распространение беломорских видов по акваториям Мирового Океана. Регионы: 1 — Баренцево море; 2 — Северный Ледовитый океан и его окраинные моря (кроме Баренцева); 3 — Северное и Норвежское моря и прилегающая часть северной Атлантики; 4 — Средиземное и Черное моря; 5 — Атлантическое побережье Северной Америки; 6 — Северная Пацифика; 7 — вид известен из различных районов Мирового Океана, предположительно космополит.

Виды	Регионы						
	1	2	3	4	5	6	7
Семейство Aegisthidae Giesbrecht, 1892							
<i>Arcticocarella reducta</i> gen. et sp. n.							
Семейство Ectinosomatidae Sars 1903							
<i>Ectinosoma melaniceps</i> Boeck, 1865							
<i>Halectinosoma herdmani</i> (T. et A. Scott, 1894)	+		+	+			+
<i>H. abrau</i> (Kritzagin, 1877)	+		+	+			
<i>H. proximum</i> (Sars, 1919)			+				
<i>H. gothiceps</i> (Giesbrecht, 1881)	+		+				
<i>H. curticorne</i> (Boeck, 1872)	+		+	+	+		
<i>H. brevirostre</i> (Sars, 1904)	+		+	+			
<i>H. brunneum</i> (Brady, 1905)	+		+				
<i>H. elongatum</i> (Sars, 1904)	+		+	+	+		
<i>H. erythroptus</i> (Brady et Robertson, 1875)			+				
<i>H. chislenki</i> Clement et Moore, 1995							
<i>Bradya</i> (B.) <i>typica</i> Boeck, 1872		+	+		+		
<i>Microsetella norvegica</i> (Boeck, 1865)							+
<i>Pseudobradya minor</i> (T. et A. Scott, 1894)	+		+				
<i>P. acuta</i> Sars, 1904			+				
<i>P. oligochaeta</i> Chislenko, 1967							
<i>P. kusnezovi</i> Chislenko, 1967							
<i>Halophytophilus prehensilis</i> sp.n.							
<i>Klieosoma spinosum</i> Hicks et Schriever, 1985		+					
Семейство Zosimidae Seifried, 2003							
<i>Zosime valida</i> Sars, 1919		+	+				
Семейство Tachidiidae Sars, 1909							
<i>Tachidius discipes</i> Giesbrecht, 1882	+		+	+	+	+	
<i>Microarthridion littorale</i> (Poppe, 1881)	+		+		+		
<i>Geeopsis incisipes</i> (Klie, 1913)	+		+				
Семейство Harpacticidae Sars, 1904							
<i>Harpacticus chelifera</i> (O.F. Muller, 1776)	+		+	+	+		
<i>H. uniremis</i> Kroyer, 1842	+	+	+	+	+	+	
<i>H. littoralis</i> Sars, 1910	+		+	+	+		
<i>H. giesbrechti</i> Klie, 1927			+				
<i>Tigriopus brevicornis</i> (O.F. Muller, 1776)	+		+	+			
<i>Zaus aurelii</i> Poppe, 1884							+
<i>Z. abbreviatus</i> Sars, 1904	+		+		+		
<i>Z. caeruleus</i> Campbell, 1929			+				
<i>Z. goodsiri</i> Brady, 1880	+	+	+		+		
Семейство Novocriiniidae Huys et Iliffe, 1998							
<i>Archaeotisbe confluenta</i> gen. et sp. n.							
Семейство Tisbidae Stebbing, 1910							
<i>Tisbe furcata</i> (Baird, 1837)							+
<i>T. finmarchica</i> (Sars, 1905)	+		+				
<i>T. ensifer</i> Fischer, 1860							+
<i>T. minor</i> (T. et A. Scott, 1896)	+		+				
<i>T. tenera</i> (Sars, 1905)	+		+				
<i>T. wirketissae</i> Chislenko, 1967							
<i>Scutellidium hippolytes</i> (Kroyer, 1863)	+		+		+		
<i>S. arthuri</i> Poppe, 1884	+		+		+	+	
Семейство Idyanthidae Lang, 1944							
<i>Idyanthe dilatata</i> (Sars, 1905)	+		+				

Таблица 6.1. Продолжение.

Виды	Регионы						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Idyella nilmaensis</i> sp. n.							
<i>Tachidiella sarsi</i> sp. n.							
Семейство Paramesochridae Lang, 1948							
<i>Diarthrodella secunda</i> Kunz, 1954			+				
<i>Paramesochra marisalbi</i> sp. n.							
<i>Scottopsyllus (Scottopsyllus) depressus</i> sp. nov.							
<i>S. (Sc.) minor</i> (T. et A. Scott, 1895)			+	+			
<i>S. (Sc.) herdmani</i> (T. et A. Scott, 1899)	+		+				
<i>S. (Intermedopsyllus) intermedius</i> (T. et A. Scott, 1895)							+
<i>Kliopsyllus holsaticus</i> (Klie, 1929)			+				
<i>K. miguelensis</i> Kunz, 1983			+				
<i>K. brevicaudatus</i> sp. n.							
Семейство Tegastidae Sars, 1904							
<i>Tegastes falcatus</i> (Norman, 1868)	+	+	+	+	+	+	
<i>T. nanus</i> Sars, 1904	+	+	+		+	+	
Семейство Argestiidae Por, 1886							
<i>Eurycletodes (Eurycletodes) serratus</i> Sars, 1920		+	+				
<i>E. (Oligocletodes) similis</i> (T. Scott, 1895)	+	+	+				
Семейство Ameiridae Monard, 1927							
<i>Ameira longipes</i> Boeck, 1865	+	+	+	+	+		
<i>A. minuta</i> Boeck, 1865	+		+				
<i>A. parvula</i> (Claus, 1866)							+
<i>A. scotti</i> Sars, 1911	+		+	+			
<i>Proameira simplex</i> (Norman et T. Scott, 1905)	+		+				
<i>P. dubia</i> (Sars, 1920)			+	+			
<i>Nitocra typica</i> Boeck, 1865	+		+	+	+		
<i>N. kastjanensis</i> sp. n.							
<i>Pseudameira crassicornis</i> Sars, 1911			+	+			
<i>S. sarsi</i> Lang, 1948			+				
<i>Leptomesochra eremeensis</i> sp. n.							
<i>L. kunzi</i> sp. nov.							
Семейство Leptopontiidae Lang, 1948							
<i>Leptopontia curvicauda</i> T. Scott, 1902							+
Семейство Pseudotachidiidae Lang, 1936							
<i>Danielssenia typica</i> Boeck, 1872	+		+				+
<i>Archisenia sibirica</i> (Sars, 1898)	+	+	+				
<i>Paradanielssenia kathleenae</i> Gee et Huys, 1994	+						
<i>P. trisetata</i> sp. n.							
<i>P. confluenta</i> sp. n.							
<i>Telopsammis pelobionta</i> sp. n.							
Семейство Rhynchothalestridae Lang, 1948							
<i>Rhynchothalestris helgolandica</i> (Claus, 1863)	+		+		+		
Семейство Thalestridae Sars, 1905							
<i>Thalestris longimana</i> Claus, 1863	+		+				
<i>T. gibba</i> Croyer, 1842	+		+		+		
<i>T. brunnea</i> Sars, 1905	+		+				
<i>T. purpurea</i> Sars, 1905	+		+				
<i>Amenophia peltata</i> Boeck, 1865			+				
<i>Parathalestris intermedia</i> Gurney, 1930	+		+				
<i>Diarthrodes nobilis</i> (Baird, 1845)	+		+	+	+		
<i>D. major</i> (T. et A. Scott, 1895)	+		+	+			
<i>D. roscoffensis</i> (Monard, 1935)				+			
<i>Dactylopusia vulgaris</i> Sars, 1905	+	+	+	+	+		
<i>D. brozkia</i> (Chislenko, 1967)							
<i>Paradactylopusia brevicornis</i> (Claus, 1866)	+		+	+	+		

Таблица 6.1. Продолжение.

Виды	Регионы						
	1	2	3	4	5	6	7
Семейство Parasthenelliidae Lang, 1944							
<i>Parasthenelia spinosa</i> (Fischer, 1860)	+	+	+	+	+		
Семейство Miraciidae Dana, 1846							
<i>Stenhelia (Stenhelia) gibba</i> Boeck, 1865	+		+		+		
<i>S. (Delavalia) palustris</i> Brady, 1868	+		+				
<i>S. (D.) longicaudata</i> Boeck, 1872	+	+	+				
<i>S. (D.) hanstroemi</i> Lang, 1948			+				
<i>Amphiascus minutus</i> (Claus, 1863)	+		+	+	+		
<i>Amonardia arctica</i> (T. Scott, 1898)	+	+	+				
<i>Bulbamphiascus imus</i> (Brady, 1872)							+
<i>Robertgurneya spinulosa</i> (Sars, 1911)	+		+	+			
<i>Typhlamphiascus typhlops</i> (Sars, 1906)	+		+	+			
<i>T. lamellifer</i> (Sars, 1911)	+		+	+			
<i>Amphiascoides subdebilis</i> (Willey, 1935)	+		+	+			
<i>A. debilis</i> (Giesbrecht, 1881)	+		+		+		
<i>A. dispar</i> (T. et A. Scott, 1894)			+				
<i>A. nanus</i> (Sars, 1906)	+		+	+			
<i>Paramphiascella hispida</i> (Brady, 1880)	+		+		+		
<i>P. vararensis</i> (T. Scott, 1903)	+	+	+	+			
<i>Haloschizopera mathoi</i> (Monard, 1935)			+	+			
<i>Schizopera (Neoschizopera) ornata</i> Noodt et Purasjoki, 1953	+						
Семейство Tetragonicipitidae Lang, 1944							
<i>Tetragoniceps truncata</i> Nicholls, 1939						+	
Семейство Heteropsyllidae fam. n.							
<i>Heteropsyllus coulli</i> sp. n.							
Семейство Canthocamptidae Sars, 1906							
<i>Vibriopsyllus curviseta</i> gen. et sp. n.							
<i>Mesochra pygmaea</i> (Claus, 1863)	+	+	+	+	+		
<i>M. lilljeborgi</i> Boeck, 1865	+		+	+	+		
<i>M. rapiens</i> (Schmeil, 1894)			+	+			+
<i>M. inconspicua</i> (T. Scott, 1899)			+				
<i>M. oligochaeta</i> sp. n.							
<i>Itunella muelleri</i> (Gagern, 1922)	+		+	+			
Семейство Cylindropsyllidae Sars, 1909							
<i>Cylindropsyllus ibericus</i> Huys et Willems, 1993			+				
<i>Evansula incerta</i> (T. Scott, 1892)			+		+		
<i>E. belomorensis</i> sp. n.							
<i>Stenocaris gracilis</i> Sars, 1909			+				
<i>S. intermedia</i> Ito, 1972							+
<i>Vermicaris minuta</i> (Nicholls, 1935) comb. n.			+				
<i>V. pontica</i> (Chappuis & Serban, 1953) comb. n.			+	+			
Семейство Leptastacidae Lang, 1948							
<i>Paraleptastacus holsaticus</i> Kunz, 1937	+		+				
<i>P. kliei</i> (Gagern, 1923)			+				
<i>P. monensis</i> Whybrew, 1986			+				
<i>Schizothrix rostrata</i> Nicholls, 1940			+		+		
Семейство Orthopsyllidae Huys, 1990							
<i>Orthopsyllus linearis impropportionatus</i> (Jakobi, 1954)							+
Семейство Laophontidae T. Scott, 1905							
<i>Laophonte baltica</i> Klie, 1929	+		+				
<i>L. inopinata</i> T. Scott, 1892	+		+	+			
<i>L. depressa</i> T. Scott, 1894	+		+				
<i>L. hamata</i> sp. n.							
<i>Pseudonychocamptus koreni</i> (Boeck, 1872)	+		+	+			
<i>Paralaophonte perplexa</i> (T. Scott, 1898)	+		+				

Таблица 6.1. Окончание.

Виды	Регионы						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>P. macera</i> (Sars, 1908)	+		+				
<i>P. karmensis</i> (Sars, 1911)	+		+				
<i>P. hyperborea</i> (Sars, 1909)	+	+	+				
<i>Platychelipus littoralis</i> Brady, 1880	+		+				
<i>P. laophontoides</i> Sars, 1908	+		+				
<i>Heterolaophonte minuta</i> (Boeck, 1872)	+		+		+		
<i>H. littoralis</i> (T. et A. Scott, 1893)	+		+	+			
<i>Esola longiremis</i> (T. Scott, 1904)	+		+				
<i>Onychocamptus mohammed</i> (Blanchard et Richard, 1891)							+
<i>Echinolaophonte horrida</i> (Norman, 1876)	+		+				
Семейство Huntemaniidae Por, 1986							
<i>Nannopus palustris</i> Brady, 1880							+
<i>Huntemannia jadensis</i> Poppe, 1884	+		+	+			
<i>Pontopolites typicus</i> T. Scott, 1894	+		+				
<i>Rhizothrix minuta</i> (T. Scott, 1903)			+				
Семейство Cletodidae T. Scott, 1905 (part.) sensu Por, 1986							
<i>Cletodes macrura</i> Fiers, 1991							+
<i>Enhydrosoma curticauda</i> Boeck, 1872	+		+				
<i>Stylicletodes longicaudatus</i> (Brady et Robertson, 1880)			+				
<i>Monocletodes varians</i> (T. Scott, 1903)			+		+		
<i>Paracrenhydrosoma cornuta</i> sp. n.							
Семейство Ancorabolidae Sars, 1909							
<i>Laophontodes typicus</i> T. Scott, 1894							+
<i>L. gracilipes</i> Lang, 1936			+				
<i>L. multispinatus</i> sp. n.							
<i>Arthroposyllus serratus</i> Sars, 1909	+		+				

ми примерами: а) по обеим сторонам Панамского перешейка существует ряд общих видов *Kliopsyllus* и *Cristacoxa* (Huys, 1990b); б) множество видов Harpacticoida имеют трансатлантическое распространение — время изоляции более 50 миллионов лет; в) современное распространение видов *Harpacticella*, по Боруцкому (1953), связано с их формированием на палеозойском Ангарском материке. Можно предполагать, что большинство известных только из Белого моря видов Harpacticoida распространены более широко по морям Евразийской Арктики, но не найдены там в силу меньшей изученности.

128 видов гарпактикоид, т.е. 77% от общего числа обнаруженных в Белом море, известны также из Северного моря и прилегающих акваторий, что не удивительно, учитывая хорошую изученность фауны этого региона, откуда известно примерно 26% видов Harpacticoida мировой фауны. 23% беломорских видов отмечены в Средиземном и Черном морях, при этом большинство из них также найдены и в Северном море. 21% видов являются общими с Атлантическим побережьем Америки, большинство из них, опять-таки, встречаются и в Северном море. 7% видов — общие с Пацификой, менее половины из них не отмечены в Северной Европе. Совсем малое количество видов (7%) — возможные космополиты, находки которых, как правило, рассеяны по Мировому Океану. Учитывая часто низкое качество описаний, возможно, что это группы близких видов, каждый из которых обладает узким ареалом.

Принимая во внимание то, что большинство беломорских гарпактикоид являются общими с Северным морем, можно предполагать, что в Белом море преобладают бореальные и арктобореальные виды, списки которых приведены Лангом (Lang, 1948) в его обзоре зоогеографии гарпактикоид, сохранившем актуальность и по настоящее время. Арктических форм среди Harpacticoida крайне незначительное количество, что отчасти объясняется слабой изученностью самой арктической фауны. Из арктических элементов, присутствующих в Белом море, можно указать *Tisbe finmarchica*, *Archisenia sibirica*, *Dactylopusia glacialis*, *Monocletodes varians*, *Paralaophonte hyperborea*.

Из крупных таксономических групп Harpacticoida, отсутствующих в Белом море, следует отметить довольно многочисленных Peltidiidae (2 вида которого отмечены в Баренцевом море), Porcellidiidae, подсемейства Arenopontiinae и Psamtopsyllinae, а также Cristacoxidae, Adenopleurellidae, Normanellidae, Latiremidae, Darcythompsonidae, Metidae.

7. Список литературы

- Агарова И.Я., Воронова М.,Н., Гальцова В.В., Иоффе Б.И., Летова Н.В., Стрельцов В.Е., Стрельцова С.И. 1976. Распределение и экология донной фауны на литоральной отмели Дальнего Пляжа.// Экологические исследования песчаной литорали. Апатиты. С. 95–186.
- Адрианов А. В., Малахов В. В. 1999. Головохоботные черви (Cephalorhyncha) Мирового Океана (Определитель морской фауны). М.: КМК. 300 с.
- Азовский А.И., Чертопруд Е.С. 2003. Пространственно-временная изменчивость сообщества Naupacticoidea литорали Белого моря // Океанология. Т. 43. №1. С. 109–117.
- Аландин Н.В. 1989. Критический характер биологического действия каспийской воды соленостью 7–11 ‰ и аральской воды соленостью 8–13 ‰. Биология солоноватых и гипергалинных вод // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 196. С. 12–21.
- Бараш М.С., Блюм Н.С., Бурмистрова И.И. и др. 1978. Неоген-четвертичная палеоокеанология: по микропалеонтологическим данным. М.: Наука. 277 с.
- Боруцкий Е.В. 1952. Naupacticoidea пресных вод.// Фауна СССР. Ракообразные. Т.3. Л.: из-во АН СССР. 424 с.
- Броцкая В.А. 1951. Микробентос литорали Белого моря // Труды Всесоюзного гидробиологического общества. Т. 3. С. 179–193.
- Броцкая В.А. 1962. Материалы по фауне Naupacticoidea (Crustacea, Copepoda) Великой Салмы и прилежащих участков Белого моря // Труды Беломорской Биологической станции МГУ. М.: МГУ. Т. 1. С. 109–129.
- Бурковский И.В. 1992. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ. М.: из-во МГУ. 208 с.
- Бурковский И.В., Мазей Ю.А. 2001. Изучение колонизации инфузориями незаселенного субстрата в беломорском эстуарии // Океанология. Т. 41. № 6. С. 882–889.
- Воробьева Л.В., Зайцев Ю.П., Кулакова И.И. 1992. Интерстициальная мейофауна песчаных пляжей Черного моря. Киев: Наукова Думка. 144 с.
- Гаевская Н.С. (Ред.). 1948. Определитель фауны и флоры северных морей СССР. М.: Советская наука. 218 с.
- Гальцова В.В., Владимиров М.В. 1988. Мейобентос юго-восточной части Кандалакшского залива Белого моря // Бентосные экосистемы юго-западной части Кандалакшского залива и прилегающих вод. Л.: Зоологический ин-та АН СССР. С. 47–74.
- Гальцова В.В., Шереметьевский А. М. 1985. Мейобентос Онежского залива Белого моря // Экосистемы Онежского залива Белого моря. Л.: Зоологический ин-та АН СССР. С. 86–110.
- Грузов Л.Н. 1986. Онтогенетические изменения некоторых представителей семейства Calanidae (Copepoda) потребляющих пищу разного размера // Океанология. Т. 26. № 4. С. 684–690.
- Давидович Н.А., Чепурнов В.А. 1991. Периодические компоненты динамики численности гарпактикоид верхней сублиторали Черного моря в районе Карадага // Океанология. Т. 31. № 1. С. 140–145.
- Кондарь Д.В., Рыбников П.В., Азовский А.И. 2001. Зависимость распределения беломорских литоральных Naupacticoidea от факторов окружающей среды // Материалы 5 научной конференции Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова. С. 20–23.
- Крашениников В.А. 1971. Стратиграфия миоценовых отложений Средиземноморья по фораминиферам. М.: Наука. 60 с.
- Крашениников В.А., Басов И.А., Головина Л.А. 2003. Восточный Паратетис: тарханский и конкский региоархы (стратиграфия, микропалеонтология, биономия, палеогеографические связи). М.: Научный мир. 194 с.
- Кусакин О.Г. 1977. Литоральные сообщества.// Биология океана. М.: Наука. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. С. 111–133.
- Летова Н.В. 1982. Naupacticoidea (Crustacea, Copepoda) илесто-песчаной литорали Восточного Мурмана. Морские беспозвоночные прибрежных биоценозов Северного Ледовитого и Тихого Океанов // Исследования фауны морей. Т. 29. № 37. С. 46–75.
- Маловицкий Я.П. 1978. Тектоника дна Средиземного моря. М.: Наука. 96 с.
- Матишов Г.Г., Павлова Л.Г. 1990. Общая экология и палеогеография полярных океанов. Л.: Наука. 223 с.
- Матишов Г.Г., Зуев А.В., Голубев В.Н. и др. 1998. Климатический атлас Баренцева моря 1998: температура, соленость, кислород. Мурманск: Silver Spring. 122 с.
- Полякова Е.И. 1997. Голоцен арктических морей Евразии (диатомовая стратиграфия и палеоокеанология) // Океанология. Т.37. № 2. С. 269–278.
- Рыбников П.В., Азовский А.И. 1998. К фауне и экологии Naupacticoidea Белого моря // Материалы 1-й научной конференции Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова. С. 20–23.
- Рыбников П.В., Азовский А.И., Кондарь Д.В. 2003. Влияние свойств осадка на распределение литоральных Naupacticoidea белого моря // Океанология. Т. 43. С. 91–102.

- Смирнов С.С. Новые виды Copepoda — Harpacticoida из Северного Ледовитого Океана // Труды дрейфующей экспедиции лп «Седов». Т. 3. С. 231–263.
- Хлебович В.В. 1974. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука. 235 с.
- Чертопруд М.В. 1998. Разномасштабная пространственная неоднородность бентосных сообществ литорали Белого моря. Авт. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: МГУ. 25 с.
- Чертопруд Е.С. 2005. Пространственно-временная изменчивость сообщества Harpacticoida (Copepoda) литорали Белого моря. Авт. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: МГУ.
- Чертопруд Е.С., Азовский А.И. 2005. Сезонная динамика популяций литоральных гарпактицид (Harpacticoida: Copepoda) Белого моря // Океанология. Т. 45. № 6. С. 1–9.
- Чертопруд Е.С., Азовский А.И., Саложников Ф.В. 2005. Колонизация литоральными гарпактицидами (Harpacticoida: Copepoda) безжизненных грунтов различного гранулометрического состава // Океанология. Т. 45. № 4. С. 637–646.
- Чертопруд Е.С., Чертопруд М.В., Кондарь Д.В., Корнев П.Н., Удалов А.А. 2006. Разнообразие таксонов Harpacticoida (Copepoda) песчано-илистой литорали Кандакшского залива Белого моря // Океанология. Т. 46. № 4. С. 10–19.
- Чертопруд Е.С., Гарликая Л.А. 2007. Обзор фауны Harpacticoida (Copepoda) Северных и Южных морей России // Океанология, в печати.
- Численко Л.Л. 1967. Гарпактициды (Copepoda Harpacticoida) Карельского побережья Белого моря // Исследования фауны морей. Т. 7. Вып. 15. Гидробиологические исследования на Карельском побережье Белого моря. С. 148–196.
- Численко Л.Л. 1968. Номограммы для определения веса водных организмов по размеру и форме тела. Л.: Наука. 195 с.
- Чусова Е.А. 1980. Микрораспределение разных стадий *Mesochra lilljeborgi* Voeck и *Stenhelia palustris* Brady (Harpacticoida) в верхнем горизонте песчаной литорали Кислой губы Кандакшского залива Белого моря // Биология Белого моря. Т. 5. С. 93–102.
- Яшнов В.А. 1925. Crustacea Новой Земли // Труды плавучего морского научного института. Т. 1. No 12. С. 49–69.
- Abele L.G. 1982. Biogeography // The Biology of Crustacea. / Bliss D.E. (ed.)/ Systematics, the Fossil Record, and Biogeography. / Abele L.G. (ed) Vol. 1. P. 242–304.
- Abu-Rezq T.S., Yule A.B., Teng S.K. 1997. Ingestion, fecundity, growth rates and culture of the harpacticoid copepod, *Tisbe furcata*, in the laboratory // Hydrobiologia. Vol. 347. P. 109–118.
- Aarnio K., Bonsdorff E. 1992. Colonization rates and community structure of benthic meiofauna in shallow Baltic archipelago waters // Aqua. Fenn. Vol. 22. No 1. P. 71–80.
- Apostolov A., Marinov T. 1988. Copepoda, Harpacticoida // «Fauna Bulgarica». Vol. 18. Aedibus Acad. Scient. Bulgaricae, Sofia. 384 pp.
- Arlt G. 1973. Vertical and horizontal microdistribution of the meiofauna in the Greifswalder Bodden // Oikos. Supplem. Vol. 15. P. 105–111.
- Arlt G. 1983. Taxonomy and ecology of some harpacticoids (Crustacea, Copepoda) in the Baltic Sea and Kattegat // Zool. Jb. Syst. Okol. Geogr. Tiere. Vol. 110. P. 45–85.
- Arlt G. 1988. Temporal and spatial meiofauna fluctuation in an inlet of the South-West Baltic (Dars-Zingst Boaden Chain) with special reference to the Harpacticoida (Copepoda, Crustacea) // Hydrobiologia. Vol. 73. No 3. P. 297–308.
- Armonies W. 1989. Meiofauna emergence from intertidal sediment measured in the field: significant contribution to nocturnal planctonic biomass in shallow water // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 43. P. 29–43.
- Armonies W. 1990. Short-term changes of meiofaunal abundance in intertidal sediments // Helgd. Meeresunters. Vol. 44. No 3–4. P. 375–386.
- Arroyo N.-L., George K. H., Benito J., Maldonado M. 2003. A new species of Ancorabolidae (Copepoda, Harpacticoida) from the northern coast of Spain: *Laophontodes mourois* sp. n. // Hydrobiologia. Vol. 498. P. 169–176.
- Atila N., Fleeger J.F. 2000. Meiofaunal colonization of artificial substrates in an estuarine embayment. P.S.Z.N. I. // Mar. Ecol. Vol. 21. No 1. P. 69–83.
- Atila N., Wetzel M.A., Fleeger J.F. 2003. Abundance and colonization potential of artificial hard substrate-associated meiofauna // Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 287. P. 273–287.
- Azovsky A.I., Chertoprud E.S., Saburova M. S. 2004. Variability of the spatial and temporal structure of the microbenthic and meiobenthic communities of the intertidal zone of the White Sea // Est. Coast. Shelf. Sci. V. 60. № 4. P. 663–671.
- Baird W. 1845. Arrangement of the british entomostraca, with a list of species particularly noticing those which have as yet been discovered within the bounds of the club // Hist. Berwick Nat. Club. V. 2.
- Baird W. 1837. The natural history of the british entomostraca // Magazin Zool. Botany. Vol. 1. No 4. P. 309–332.
- Barnett P.R.O. 1968. Distribution and ecology of Harpacticoid Copepods, of an intertidal mudflat // Intern. Rev. Gesamten Hydrobiologia. Vol. 53. No 2. P. 177–209.
- Barthelemy R.-M., Cuoc C., Defaye D., Brunet M., Mazza J. 1998. Female genital structures in several

- families of Centropagoidea (Copepoda: Calanoida) // Philosophical Transactions Ray Society. Vol. 353. P. 721–736.
- Becker K.H. 1974. Eidonomie und Taxonomie abyssaler Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) // Helgolander wissenschaftlichen Meeresuntersuchungen. Vol. 27. P. 96–100.
- Blanchard R., Richard G. 1891. Faune de lacs sales d'Algérie // Mem. Soc. Zool. France. V. 4.
- Boaden P. 1983. Water movement — a dominant factor in interstitial ecology // Sarsia. V. 34. P. 125–136.
- Bodin P. 1997. Catalogue of the new marine harpacticoid copepods (1997 edition) // Documents de travail de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. Vol. 89. P. 1–304.
- Bodiou J.Y. 1977. Description de deux formes nouvelles de la famille des Cylindropsyllidae // Harpacticoides (Crustacea, Copepodes) des îles Kerguelen. C.N.F.R.A. T. 3. Vol. 42. P. 277–286.
- Boeck A. 1864. Oversigt over de ved Norges Kyster iagttagne Copepoder henhørende til Calanidernes, Cyclopidernes og Harpacticidernes Familier. Forh. Videnskabs-Selsk. Christiania.
- Boeck A. 1872. Nye Slægter og Arter af Saltvands-Copepoder. Forh. Videnskabs-Selsk. Christiania.
- Boxshall G.A. 1979. The planktonic copepods of the northeastern Atlantic Ocean: Harpacticoida, Siphonotomatoidea and Mormonilloidea // Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Vol. 35. No 3. P. 201–264.
- Boxshall G.A., Ferrari F.D., Tiemann H. 1984. The ancestral copepod: towards a consensus of opinion at the First International Conference on Copepoda // Crustaceana. Suppl. Vol. 7. P. 68–84.
- Boxshall G.A., Halsey S.H. 2004. An introduction to copepod diversity. London. 414 pp.
- Boxshall G.A., Huys R. 1998. The ontogeny and phylogeny of copepod antennules // Phil. Trans. R. Soc. Lond. Vol. 353. P. 765–786.
- Brady G.S. 1872. A list of the non-parasitic marine copepoda of the northeast coast of England // Trans. Nat. Hist. Soc. Northumb. Durham. 4.
- Brady G.S. 1880. A monograph of the free and semi-parasitic Copepoda of the British islands II. Ray Society.
- Brady G.S. 1905. On copepoda and other crustacea taken of Northumberland and Durham in July, 1904 // Trans. Nat. Hist. Soc. Northumb. Durham. Vol. 2. No 1.
- Brady G.S., Robertson F. G. S. 1875. Report on dredging of the coast of Durham and north Yorkshire in 1874 // Brit. Assoc. Rep.
- Buffan-Dubau E., Carman K.R. 2000. Diel feeding behavior of meiofauna and their relationships with microalgal resources // Limnol. Oceanogr. Vol. 45. P. 381–395.
- Campbell M.H. 1929. Some freeswimming copepods of the Vancouver island region. // II. Trans. Roy. Soc. Canad. Ser. 3. Sect. 23.
- Canu E. 1892. Les copepodes du Boulonnais, morphologie, embryologie, taxonomie // Trav. Stat. Zool. Wimereux. P. 6.
- Carman K.R., Fleeger J.W., Pomarico S.M. 1997. Response of a benthic food web to hydrocarbon contamination // Lim. Oceanogr. Vol. 42. P. 561–571.
- Carman K.R., Thistle D. 1985. Microbial food partitioning by three species of benthic copepods // Mar. Biol. Vol. 88. P. 143–148.
- Castel J., Lassere P. 1979. Opportunistic copepods in temperate lagoons of Arcachon bay: differential distribution and temporal heterogeneity // Estuar. Coast. Mar. Sci. Vol. 9. P. 357–368.
- Ceccherelli V.U., Mistri M. 1990. Ecological and zoogeographical study of some association of harpacticoids // Bull. Zool. Vol. 57. P. 73–81.
- Ceccherelli V.U., Mistri M. 1991. Production of the meiobenthic harpacticoid copepod *Canuella perplexa* // Mar. Biol. Prog. Ser. Vol. 68. P. 225–234.
- Chandler G.T., Fleeger J.W. 1984. Tube-building by a marine meiobenthic harpacticoid copepod // Mar. Biol. Vol. 82. P. 15–19.
- Changeux J.-P. 1960. Contribution à l'étude des animaux associés aux holothurides // Actualités Scientifiques et Industrielles. Vol. 1284. P. 1–124.
- Chappuis P.A. 1932. Notes sur les Copepodes // Bull. Soc. Stiinte Cluj. Vol. 6.
- Chappuis P.A., Serban M. 1953. Copepodes de la nappe phreatique de la plage d'Agigea pres Constanza // Notes Biospeol. Vol. 8. P. 91–102.
- Claus C. 1863. Die frei lebenden Copepoden. Leipzig.
- Claus C. 1866. Die Copepodenfauna von Nizza. // Schr. Ges. Naturw. Marburg. Suppl. Vol. 9. P. 1–34.
- Clement M., Moore C. 2000. A revision of the genus *Halectinosoma* (Copepoda: Harpacticoida: Ectinosomatidae): the *H. herdmanni* (Scott, Scott) group of species. // Zool. J. Linnean Society. Vol. 114. 247–306.
- Clement M., Moore C. 2000. A revision of the genus *Halectinosoma* (Harpacticoida: Ectinosomatidae): a reappraisal of *H. sarsi* (Boeck) and related species. // Zool. J. Linnean Society. Vol. 128. P. 237–267.
- Clogston D. 1965. Postembryonic development of species of harpacticoid copepods from the Pacific coast of the United States and an application of developmental patterns to their systematics. Ph. D. thesis. Univ. of Washington, Seattle. 246 pp.
- Cottarelli V., Venanzetti F. 1989. Ricerche zoologiche della nave oceanografica «Minerva» (C.N.R.) sulle isole circumsarde. II. Cylindropsyllidae del meiobenthos di Montecristo e delle isole circumsarde (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida) // Mus. Civ. Stor. Nat. Genova. Vol. 87. P. 183–235.

- Coull B.C. 1985. The use of long-term biological data to generate testable hypotheses // Est. Vol. 8. No 2 A. P. 84–92.
- Coull B.C., Dudley B.W. 1985. Dynamics of meiobenthic copepod populations: a long-term study (1973–1983) // Mar. Biol. Prog. Ser. Vol. 24. P. 219–229.
- Coull B.C., Palmer M.A. 1984. Field experimentation in meiofaunal ecology // Hydrobiologia. Vol. 118. P. 1–19.
- Cummings E., Rubert E. 1987. Copepod colonization of natural and artificial substrates in a salt marsh pool // Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 25. P. 637–645.
- Dahms H.-U. 1988. Development of functional adaptation to clasping behaviour in harpacticoid copepods (Copepoda, Harpacticoida) // Biology of Copepods. / Boxshall G.A., Schminke H.K. (eds) Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. P. 505–513.
- Dahms H.-U. 1989. First record of a lecithotrophic nauplius in Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) collected from the Weddell Sea (Antarctica) // Polar Biology. Vol. 10. P. 221–224.
- Dahms H.-U. 1990a. Naupliar development of Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) and its significance for phylogenetic systematics // Microfauna Marina. Vol. 6. P. 169–272.
- Dahms H.-U. 1990b. Naupliar development of *Paraleptastacus brevicaudatus* Wilson, 1932 (Copepoda: Harpacticoida: Cylindropsyllidae) // J. Crustacean Biology. Vol. 10. No 2. P. 330–339.
- Dahms H.-U. 1993. A pictorial key for the identification of crustacean nauplii from the marine meiobenthos // J. Crustacean Biology. Vol. 13. No 3. P. 609–616.
- Dahms, H.-U. 2000. Phylogenetic implications of the Crustacean nauplius. Advances in copepod taxonomy // Hydrobiologia. Vol. 417. P. 91–99.
- Dahms H.-U. 2004. Postembryonic apomorphies proving the monophyletic status of the Copepoda // Zoological Studies Vol. 43. No 2. P. 446–453.
- Dahms, H.-U. 2004. Exclusion of the Polyarthra from Harpacticoida and its reallocation as an underived branch of the Copepoda (Arthropoda, Crustacea) // Invertebrate Zoology. Vol. 1. No 1. P. 29–51.
- Decho A.W. 1986. Water-cover influences on diatom ingestion rates by meiobenthic copepods // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 33. P. 139–146.
- Decho A.W., Fleeger J.W. 1988. Microscale dispersion of meiobenthic copepods in the response to food-resource patchiness // Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 118. No 3. P. 229–243.
- De Troch M., Fiers F., Vincx M. 2001. Alpha and beta diversity of harpacticoid copepods in a tropical seagrass bed: the relation between diversity and species' range size distribution // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 215. P. 225–236.
- Feller R.J. 1980. Quantitative cohort analysis of a sand-dwelling meiobenthic harpacticoid copepod // Estuar. Coast. Mar. Sci. V. 11. P. 459–476.
- Fiers F. 1990. *Absocondicola humesi* n. gen. n. sp. from the gill chambers of land crabs and the definition of Cancrincolidae n. fam. (Copepoda, Harpacticoida) // Bull. Inst. Sci. Nat. Belg. Vol. 60. P. 69–103.
- Fiers F. 1991. Three new harpacticoid copepods from the Santa Maria Basin off the Californian Pacific coast (Copepoda, Harpacticoida) // Beaufortia. Vol. 42. No 2. P. 13–47.
- Fiers F. 1996. Redescription of *Enhydrosoma lacunae* Jakubisiak, 1933 (Copepoda, Harpacticoida); with comments on the *Enhydrosoma* species reported from west Atlantic localities, and a discussion of cletodid development // Sarsia. Vol. 81. P. 1–27.
- Fisher S. 1860. Beiträge zur Kenntnis der Entomostracen // Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Phys. Cl., Abt. 3. Bd. 8. P. 645–682.
- Fleeger J.W. 1980. Community structure of an estuarine meiobenthic copepod assemblage // Est. Coast. And Shelf. Sci. Vol.10. S. 107–118.
- Fleeger J.W., Decho. 1987. Spatial variability of interstitial meiofauna: a review // Stygologia. Vol. 3. No 1. P. 35–54.
- Gagern E. 1922. Zur Kenntnis der Harpacticidenfauna Deutschlands // Zoologische Anzeiger. Vol. 57. S. 61–68.
- Gagern E. 1923. Zur Kenntnis der Harpacticidenfauna // Zoologische Anzeiger. Vol. 57.
- Gagern E. 1924. Beiträge zur Kopepodenkunde Deutschlands // Zoologische Anzeiger. Vol. 60. S. 334–336.
- Galassi D.M.P., De Laurentiis P., Dole-Olivier M.-J. 1999. *Nitocrellopsis rouchi* sp. n., a new ameirid harpacticoid from phreatic waters in France (Copepoda: Harpacticoida: Ameiridae) // Hydrobiologia. Vol. 412. P. 177–189.
- Geddes D.C. 1981. On two interstitial marine harpacticoids (Crustacea: Copepoda) from northern Norway // Sarsia. Vol. 66. No 1. P. 19–24.
- Gee J.M., Huys R. 1991. A review of Paranannopidae (Copepoda: Harpacticoida) with claviform aesthetascs on oral appendages // J. Natural History. Vol. 25. P. 1135–1169.
- Gee J.M., Huys R. 1994. Paranannopidae (Copepoda: Harpacticoida) from sublittoral soft sediments in Spitsbergen // J. Natural History. Vol. 28. P. 1007–1046.
- Gee J.M., Warwick R.M. 1984. Preliminary observations on the metabolic and reproductive strategies of harpacticoid copepods from an intertidal sandflat // Hydrobiologia. Vol. 118. P. 29–37.

- George K.H. 1999. Gemeinschaftsanalytische Untersuchungen der Harpacticoidenfauna der Magellanregion, sowie erste similaritätsanalytische Vergleiche mit Assoziationen aus der Antarktis // Polarforsch. Vol. 327. S. 1–187.
- George K.H., Schminke H.K. 2002. Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) of the Great Meteor Seamount, with first conclusions as to the origin of the plateau fauna // Mar. Biol. Vol. 144. P. 887–895.
- George K.H., Schminke H.K. 2003. *Isthmiocaris longitelson* gen. et sp. nov. A strongly derived harpacticoid (Copepoda) from the magellan region, and its systematic affinities to certain «Canthocampid» taxa // J. Crustacean Biology. Vol. 23. № 1. P. 119–130.
- Giesbrecht W. 1881. Vorläufige Mitteilungen aus einer Arbeit über die freilebenden Copepoden des Kieler Hafens // Zoologische Anzeiger. Vol. 4.
- Giesbrecht W. 1882. Die freilebenden Copepoden der Kieler Fochrde. 4 Ber. Commis. Wissensch. Unters. deutschen Meere // Kiel Jahrg. V. 7. bis 11. No 1. S. 87–168.
- Gurney R. 1927. Zoological results of the Cambridge Expedition to the Suez canal. 1924–33 Report on the Crustacea: Copepoda (littoral and semi-parasitic) // Trans. Zool. Soc. London. Vol. 22. P. 451–578.
- Gurney R. 1930. Two new species of estuarine copepoda // Zool. Anz. Bd. 87. H. 11/12. S. 321–326.
- Gurney R. 1932. British fresh-water copepoda. Part 2. Ray Soc. P. 1–336.
- Harris P.R. 1972. Horizontal and vertical distribution of the interstitial harpacticoid copepods of a sandy beach // J. Mar. Biol. Ass. Vol. 52. P. 375–387.
- Hauspie R., Polk P.H. 1974. Swimming behaviour patterns in certain benthic harpacticoids (Copepoda) // J. Mar. Biol. Ass. Vol. 76. P. 95–103.
- Herman P.M.J., Heip C. 1986. The predictability of biological populations and communities: an example from the meiobenthos // Hydrobiologia. Vol. 142. P. 281–290.
- Heip C. 1983. Density and diversity of meiobenthic copepods: the oscillatory behaviour of population and community parameters // Zoo. Dep. Rijksuniversiteit Gent. P. 43–47.
- Heip C., Herman P.M.J. 1985. The stability of a benthic copepod community // Cambr. Univer. Press. P. 255–264.
- Hicks G.R.F. 1984. Spatio-temporal dynamics of a meiobenthic copepod and the impact of predation-disturbance // Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 81. No 1. P. 47–72.
- Hicks G.R.F. 1992. Tidal and diel fluctuations in abundance of meiobenthic copepods on an intertidal estuarine sandbank // Mar. Biol. Prog. Ser. Vol. 87. P. 15–21.
- Hicks G.R.F. 1977. Species composition and zoogeography of marine phytal harpacticoid copepods from Cook Strait, and their contribution to total phytal meiofauna // N.Z.J. Mar. Freshwat. Res. Vol. 11. P. 441–469.
- Hicks G.R.F., Coull B.C. 1983 The ecology of marine meiobenthic harpacticoid Copepods // Oceanogr/ Mar. Biol. Ann. Rev. Vol. 21. P. 67–175.
- Hicks G.R.F., Schriever G. 1983. A new genus and species of Ectinosomatidae (Copepoda, Harpacticoida) based on the original material of Dr. h.c. Walter Klie // Mitt. Zool. Mus. Univ. Kiel. Vol. 2. No 1. P. 1–7.
- Hicks G.R.F., Schriever G. 1985. *Klieosoma* nom. nov., a replacement name for *Kliella* Hicks, Schriever, 1983 (Copepoda, Harpacticoida, Ectinosomatidae) // Crustaceana. Vol. 49. No 1. P. 100–101.
- Hodda M. 1990. Variation in estuarine littoral nematode populations over three spatial scales // Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 30. P. 325–340.
- Hosfeld B. 1994. On sperm ultrastructure, spermiogenesis and the spermatophore of *Heterolaophonte minuta* (Copepoda, Harpacticoida) // Zoomorphology. Vol. 114. P. 195–202.
- Huys R. 1987. *Paramesochra* T. Scott, 1892 (Copepoda, Harpacticoida): a revised key, including a new species from the SW Dutch coast and some remarks on the phylogeny of the Paramesochridae // Hydrobiologia. Vol. 144. P. 193–210.
- Huys R. 1988a. Rotundiclepidae fam. nov. (Copepoda, Harpacticoida) from an anchihaline cave on Tenerife, Canary Islands // Stygologia. Vol. 4. No 1. P. 42–63.
- Huys R. 1988b. Studies on the Cyliindropsyllidae (Copepoda, Harpacticoida). 2. A revision of the genus *Cyliindropsyllus* Brady // Zool. Scripta. Vol. 17. No 3. P. 253–276.
- Huys R. 1988c. A redescription of the presumed associated *Caligopsyllus primus* Kunz, 1975 (Harpacticoida, Paramesochridae) with emphasis on its phylogenetic affinity with *Apodopsyllus* Kunz, 1962 // Hydrobiologia. Vol. 162. P. 3–19.
- Huys R. 1990a. A new harpacticoid copepod family collected from Australian sponges and the status of the subfamily Rhynchothalestrinae Lang. // Zool. J. Linnean Society. V. 99. P. 51–115.
- Huys R. 1990b. Amsterdam Expeditions to the West Indian Islands, Report 64. A new family of harpacticoid copepods and an analysis of the phylogenetic relationships within the Laophontoidea T. Scott // Bijdr. Dierk. Vol. 60 No 2. P. 79–120.
- Huys R. 1992. The amphiatlantic distribution of *Leptastacus macronyx* (T. Scott, 1892) (Copepoda: Harpacticoida): a paradigm of taxonomic confusion; and a cladistic approach to the Leptastacidae Lang, 1948 // Med. Kon. Acad. Wetensch. Lett. Sch. Kunst. Vol. 54. P. 21–196.
- Huys R. 1996. Superornatiremidae fam. nov. (Copepoda: Harpacticoida): an enigmatic family from North

- Atlantic anchiline caves // *Scient. Mar.* Vol. 60. No 4. P. 497–542
- Huys R., Boxshall G.A. 1991. Copepod evolution. London. The Ray Society. 468 pp.
- Huys R., Conroy-Dalton S. 1993. *Willemsia* gen. nov. and *Boreopontia* Willems, 1981 revisited (Harpacticoida: Cylandropsyllidae) // *Sarsia*. Vol. 78. P. 273–300.
- Huys R., Conroy-Dalton S. 1996. A revision of *Leptopontia* T. Scott (Copepoda: Harpacticoida) with description of six new species // *Zoological J. Linnean Society*. Vol. 118. P. 197–239.
- Huys R., Conroy-Dalton S. 1997. Discovery of hydrothermal vent Tantulocarida on a new genus of Argastidae (Copepoda: Harpacticoida) // *Cahiers Biologie Marine*. Vol. 38. P. 235–249.
- Huys R., Herman R., and Heip C. 1986. Seasonal fluctuations in vertical distribution and breeding activity of a subtidal harpacticoid community in the Southern Bight, North Sea // *Netherlands J. Sea Res.* Vol. 20. No 4. P. 375–384.
- Huys R., Gee J.M. 1993. A revision of *Danielssenia* Boeck and *Psammis* Sars with the establishment of two new genera *Archisenia* and *Bathypsammis* (Harpacticoida: Paranannopidae) // *Bull. Nat. Hist. Mus.* Vol. 59. № 1. P. 45–81.
- Huys R., Gee J.M., Moore C.G., Hamond R. 1996. Marine and brackish water harpacticoid copepods. Part 1 // *Synopses of the British Fauna (New series)* / Kermack D.M., Barnes R.S.K., Crothers J.H. (eds.) London. 352 p.
- Huys R., Iliffe T.M. 1998. Novocriiniidae, a new family of harpacticoid copepods from anchihaline caves in Belize // *Zool. Scripta*. Vol. 27. P. 1–15.
- Huys R., Ohtsuka S. 1993. A new species of *Syrcticola* Willems, Claeys, 1982 (Copepoda: Harpacticoida) from Japan with notes on the type species // *Bull. Nat. Hist. Mus.* Vol. 59. № 1. P. 83–94.
- Huys R., Thistle D. 1989. *Bathycamptus eckmani* gen. et spec. nov. (Copepoda, Harpacticoida) with a review of the taxonomic status of certain other deepwater harpacticoids // *Hydrobiologia*. Vol. 185. P. 101–126.
- Huys R., Willems K.A. 1993. A revision of *Cylindula* and two new species of *Cylindropsyllus* (Copepoda, Harpacticoida, Cylandropsyllidae) // *Zool. Scripta*. Vol. 22. P. 347–362.
- Ito T. 1972. Description and records of marine harpacticoid copepods from Hokkaido, IV // *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* Vol. 18. No 2. P. 305–336.
- Ivester M.S., Coull B.C. 1977. Niche fractionation studies of two sympatric species of *Enhydrosoma* (Copepoda, Harpacticoida) // *Mikrofauna Meeresboden*. Vol. 61. P. 137–151.
- Jakobi H. 1954. Especies novas de Harpacticoida (Copepoda Crustacea) encontradas em algas marinhas do litoral Parana Santa Catarina // *Bull. Inst. Ocean. Univ. Sao Paulo*. Vol. 5. No 1–2. P. 189–211.
- Jespersen P. 1940. Non-parasitic copepoda. // *Zoology of Iceland*. Vol. 3. Part. 33. P. 1–116.
- Kern J.C. 1990. Active and passive aspects of meiobenthic copepod dispersal at two sites near Mustang Island // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 60. No 3. P. 211–223.
- Kotwicki L. 2002. Benthic Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) from the Svalbard archipelago // *Poland Polar Res.* Vol. 23. No 2. P. 185–191.
- Klie W. 1913. Die Copepoda Harpacticoida des Gebietes der Unter- und Aussenweer und der Jade // *Schr. Ver. Naturk. Unterwesser*. Vol. 3. P. 1–49.
- Klie W. 1927. Die Copepoda Harpacticoida von Helgoland // *Wiss. Meeresunters.* Bd. 11. P. 29–107.
- Klie W. 1929. Die Copepoda Harpacticoida der sudlichen und westlichen Ostsee mit besonderer. // *Berucksichtigung der Sandfauna der Kieler Hafen*. // *Zool. Jahrb. Syst.*, Bd. 57. P. 329–386.
- Klie W. 1942. Die Gattung *Amphiascus* G.O. Sars, 1911 (Copepoda Harpacticoida) im Mittelmeer // *Arch. Naturgesch.* Bd. 10. S. 443–475.
- Krishnaswamy S. 1957. Studies on the Copepoda of Madras. / Ph. D. thesis Univ. of Madras edit. 168 pp.
- Kritzagin S. 1877. Bericht uber eine Exkursion an bas Nordufer des Schwarzen Meeres in Sommer 1874 // *Zapiski Kiev*. Vol. 3.
- Kroyer H. 1842. Gaimards voyage en Scandinaviae (Atlas).
- Kroyer H. 1863. Karcinologische Bildrag // *Naturhist. Tidskr.* 3. Raekke. 2.
- Kunz H. 1935. Zur Oecologie der Copepoden Schleswig-Holsteins und der Kieler Bucht // *Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein*. Bd. 21.
- Kunz H. 1954. Beitrag zur Kenntnis der Harpacticoiden der Deutschen Bucht. Kieler Meeresforsch. Bd. 10. H 2. S. 224–228.
- Kunz H. 1962. Revision der Paramesochridae (Crustacea Copepoda) // *Kieler Meeresforsch.* Bd. 18. H 2. S. 245–257.
- Kunz H. 1981. Beitrag zur Systematik der Paramesochridae (Copepoda, Harpacticoida) mit Beschreibung einiger neuer Arten // *Mitt. Zool. Mus. Univ. Kiel*. Bd. 1 H 8. S. 1–33.
- Kunz H. 1983. Harpacticoiden (Crustacea: Copepoda) aus dem litoral der Azoren. // *Archipelago*. Vol. 4. P. 115–208.
- Kunz H. 1992. Beitrag zur Kenntnis mariner Copepoda Harpacticoida (Fam. Paramesochridae Lang) mit Beschreibung zwei neuer Arten und einer neuen Unterart // *Crustaceana*. Vol. 62. No 1. P. 85–97.
- Kunz H. 1994. *Stenocaris pontica* Chappuis, Serban, 1953 und *Stenocaropsis similis* Cottarelli, Venanzetti, 1989 (Copepoda, Harpacticoida) aus dem Mittelmeer mit einer Revision der Gattungen *Stenocaropsis* Apostolov, 1982 und *Stenocaris* Sars, 1909 // *Bijdr. Dierk.* Vol. 64. No 2. P. 115–128.

- Lamshead P.J.D. 1993. Recent developments in marine benthic biodiversity research // *Oceanis*. Vol. 19. P. 5–24.
- Lang K. 1936. Untersuchungen aus dem Oresund. XX. Harpacticiden aus dem Oresund. // *Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd. 2. Bd. 31. Nr 10. S. 1–82.*
- Lang K. 1948. Monographie der Harpacticiden. Hakan Ohlssons Boktryckeri. Sweden: Lund. 1682 p.
- Lang K. 1965. Copepoda Harpacticoida from the Californian Pacific coast // *K. svenska vetensk Akad. Handl. V. 10. № 2. P. 1–566.*
- Lee W., Huys R. 2000. New Aegisthidae (Copepoda: Harpacticoida) from Western Pacific cold seeps and hydrothermal vents. *Zool. T. Linn. Soc. Vol. 129. No 1. P: 1–71.*
- Lilljeborg W. 1853. De crustaceis exordinibus tribus Cladocera Ostracoda et Copepoda. In: *Scantia occurrentibus*. Sweden: Lund.
- Marcotte B.M. 1986. Phylogeny of the Copepoda Harpacticoida // *Syllogeus*. V. 58. P. 186–190.
- Martinez Arbizu P., Moura G. 1994. The phylogenetic position of the *Cylindropsyllidae* Sars (Copepoda, Harpacticoida) and the systematic status of the *Leptopontiinae* Lang // *Zoologische Beitrage*. Vol. 35. No 1. P. 55–77.
- Martinez Arbizu P., Moura G. 1998. Atergopediidae, a new family of harpacticoid copepods (Crustacea) from oligotrophic Arctic sediments // *Zool. Beitr. N.F. V. 38. No 2. P. 189–210.*
- Mielke W. 1974. Eulitorale Harpacticoida (Copepoda) von Spitzbergen // *Mikrofauna Meeresbodens*. Vol. 37. P. 1–52.
- Mielke W. 1975. Systematik der Copepoda eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt // *Mikrofauna Meeresbodens*. Vol. 52. P. 1–134.
- Mielke W. 1984a. Interstitielle Fauna von Galapagos. XXXI. Paramesochridae (Harpacticoida) // *Microfauna Marina*. V. 1. P. 63–147.
- Mielke W. 1984b. Einige Paramesochridae (Copepoda) von Panama // *Spixiana*. V. 7. № 3. P. 217–243.
- Mielke W. 1994. A new interstitial copepod species related to the «*Leptomesochra complex*» (Copepoda, Ameiridae) from Chile // *Microfauna Marina*. Vol. 9. P. 251–259.
- Monard A. 1935. Etude sur la faune des harpacticoides marins de Roscoff // *Trav. Stat. Biol. Roscoff*. Vol. 13. P. 1–90.
- Montagna P.A. 1995. Rates of metazoan meiofaunal microbivory: a review // *Vie. Melieu*. Vol. 45. P. 1–9.
- Montagna P. A., Coull B. C., Herring T. L., Dudley B.W. 1983. The relationship between abundances of meiofauna and their suspected microbial food (diatoms and bacteria) // *Estuar. Coast. Shelf Sci*. Vol. 17. № 4. P. 381–394.
- Morris J.T., Coull B.C. 1992. Population dynamics, numerical production and potential predation impact on a meiobenthic copepod // *Canadian J. Fisch. Aqua. Sci.* V. 49. № 3. P. 609–616.
- Moura G., Pottek M. 1998. *Selenopsyllus*, a new genus of *Cylindropsyllinae* (Copepoda, Harpacticoida) from Atlantic and Antarctic deep waters // *Senckenbergiana maritima*. V. 28. № 4/6. P. 185–209.
- Mrazek A. 1893. Beitrag zur Kenntniss der Harpacticidenfauna Susswasser // *Zool. Jahrb. Syst.* V. 7. P. 89–130.
- Muller O.F. 1776. *Zoologiae danicae prodromus, seu animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characteres nomina et Synonyma imprimis popularium*. Havniae. t. 1–XXXII. P. 1–282.
- Nicholls A.G. 1939. Copepoda from the interstitial fauna of a sandy beach // *J. Mar. Biol. Assoc. N. S. V.* 20.
- Nicholls A.G. 1939. Marine harpacticoids and cyclopoids from the shores of the St. Lawrence // *Fauna et Flora Laurentianae*. V. 2. P. 241–316.
- Nicholls A.G. 1942. A review of the genus *Zaus* Goodsir, and a description of two species of *Laophonte* Philippi (Copepoda, Harpacticoida) // *Ann. Mag. Nat. Hist.* V. 11. № 9. P. 119–127.
- Noodt W., Purasjoki K.J. 1953. *Schizopera ornata* n. sp., ein Neuer Copepode aus Brackwasserbiotopen der deutschen und finnischen Ostseekuste. // *Soc. Sci. Fennica. Comment. Biol.* Vol. 13. No 16. P. 1–10.
- Norman A.M. 1868. Shetland final dredging report. Part II. On the crustacea, Tunicata, Polyzoa, Echinodermata, Actinozoa, and Porifera // *Brit. Assoc. Report*.
- Norman A.M. 1876. Crustacea, Tunicata, Polyzoa, Echinodermata, Actinozoa, Foraminifera, Polystina and Spongida. In: Jeffreys, G. Preliminary report of the biological results of a cruise in H. M. S. «Valacrus» to Davis Strait in 1875 // *Proc. Soc. London* Vol. 25. No 173. P. 202–215.
- Norman A.M., Scott T. 1905. Crustacea copepoda new to the science from Devon and Cornwall // *Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 7.* Vol. 15.
- Norman A.M., Scott T. 1906. The crustacea of Devon and Cornwall. London.
- Olafsson E., Elmgren R. 1997. Seasonal dynamics of sublittoral meiobenthos in relation to phytoplankton sedimentation in the Baltic Sea // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* Vol. 45. P. 149–164.
- Olofsson O. 1917. Beitrag zur Kenntnis der Harpacticiden-Familien Ectinosomidae, Canthocamptidae (Gen. *Maraenobiotus*) und Tachidiidae nebst Beschreibung einiger neuen und wenig bekannten, arktischen Brackwasser- und Susswasser-Arten // *Zool. Bidrag. Fran. Uppsala*. 6.
- Palmer M.A., Brandt R.R. 1981. Tidal variation in sediment densities of marine benthic copepods //

- Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 4. No 2. P. 207–212.
- Poppe S.A. 1881. Ueber die neuen Harpacticiden // Abh. Naturwiss. Ver. Bremen. 7.
- Poppe S.A. 1884. Ueber die von den Herren Dr. Arthur und Aurel Krause im nördlichen Stillen Ocean und Behringsmeer gesammelten freilebenden Copepoden // Arch. Naturg. Jahrg. Vol. 50.
- Por F.D. 1959. Harpacticoida noi (Copepoda, Crustacea) din milurile Marii Negre // Acad. Republ. Pop. Romine. Vol. 11. P. 347–368.
- Por F.D. 1986. A re-evaluation of the Cletodidae Sars, Lang (Copepoda, Harpacticoida) // Proc. Second Int. Conf. Copepoda, 1984. Syllogeus. Vol. 58. P. 420–425.
- Por F.D. 1998. Canthocamptidae — Discussion on the taxonomic muddle of the major family of freshwater Harpacticoida // Monoculus. Vol. 35. P. 10–12.
- Reid J.W., Lesko L.T. 2003. A new species of *Moraria* (Crustacea: Copepoda: Harpacticoida) from the Laurentian Great Lakes // Zootaxa. Vol. 205. P. 1–19.
- Ribnicov P.V. 2001. Harpacticoida // List of free living species of invertebrates of Eurasian Arctic Seas / B.I. Sirenco (ed). St. Petersburg.
- Saburova M.A., Polikarpov I. G. 2003. Diatom activity within soft sediments: behavioral and physiological processes // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 251. P. 115–126.
- Saburova M.A., Polikarpov I.G., Burkovsky I.V. 1995. Spatial structure of an intertidal sandflat microphytobenthic community as related to different spatial scales // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 129. P. 229–239.
- Sars G.O. 1898. The cladocera, copepoda and ostracoda of the Jana Expedition // Ann. Mus. Zool. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg. Vol. 3.
- Sars G.O. 1904. An Account of the Crustacea of Norway, with short descriptions and figures of all the species. Vol. 5. P. 29–80.
- Sars G.O. 1905. An Account of the Crustacea of Norway, with short descriptions and figures of all the species. Vol. 5. P. 81–132.
- Sars G.O. 1906. An Account of the Crustacea of Norway, with short descriptions and figures of all the species. Vol. 5. P. 133–196.
- Sars G.O. 1909. An Account of the Crustacea of Norway, with short descriptions and figures of all the species. Vol. 5. P. 305–336.
- Sars G.O. 1911. An account of the Crustacea of Norway, with short descriptions and figures of all the species. Vol. 5. P. 421–449.
- Sars G.O. 1919. An Account of the Crustacea of Norway, with short descriptions and figures of all the species. Vol. 7. P. 1–24.
- Sars G.O. 1920. An Account of the Crustacea of Norway, with short descriptions and figures of all the species. Vol. 7. P. 25–92.
- Schmeil O. 1894. Einige neue Harpactic-Copepoden des Rhätikon-Gebirges // Abh. Naturf. Gesselsch. zu Halle. Vol. 19.
- Schriever G. 1984. New Harpacticoida (Copepoda) from the North Atlantic Ocean. IV. Four new species of the families Diosaccidae, Ameiridae, and Ancorabolidae // Crustaceana. Vol. 47. No 1. P. 52–71.
- Schriever G. 1986. Revision of the genus *Thieliella* Schriever, 1982 including the description of the male of *Cletodes endopodita* (Schriever, 1984) // Crustaceana. Vol. 51. No 1. P. 102–104.
- Scott T. 1892. Additions to the fauna of the Firth of Forth. Part I // Rep. Fishery Bd. Scotl. Vol. 10. P. 244–272.
- Scott T. 1894. Additions to the fauna of the Firth of Forth // Rep. Fishery Bd. Scotl. Part. 3. Vol. 12. P. 231–271.
- Scott T. 1895. Additions to the fauna of the Firth of Forth // Rep. Fishery Bd. Scotl. Part. 3. Vol. 13.
- Scott T. 1899. Notes on some gatherings of crustacea from the most part on board the fishery steamer «Garland» and examined during the past year // Rep. Fishery Bd. Scotl. Part. 3. Vol. 18.
- Scott T. 1902. Notes on gatherings of crustacea collected by the fishery steamer «Garland», and the steam trawler «Star of Peace» and «Star of hope» of Aberdeen, during the year 1901 // Rep. Fishery Bd. Scotl. Part. 3. Vol. 20. P. 447–485.
- Scott T. 1903. On some new and rare Crustacea collected at various times in connection with the investigations of the Fishery Boards for Scotland // Rep. Fishery Bd. Scotl. Part. 3. Vol. 21. P. 109–125.
- Scott T. 1904. On some new and rare Crustacea from scottish seas // Rep. Fishery Bd. Scotl. Part. 3. Vol. 23.
- Scott T. 1905. On some new and rare Crustacea from scottish seas // Proc. Roy. Soc. Edinburgh Vol. 25. Part 2. P. 792–805.
- Scott T. 1906. On some new and rare Crustacea from scottish seas // Rep. Fishery Bd. Scotl. Vol. 24. Part 3.
- Scott T. 1912. The Entomostraca of the Scottish National Antarctic Expedition 1902–1904 // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 48. Part 3.
- Scott T., Scott A. 1894. A revision of British Copepoda, belonging to genera *Bradya*, Boeck and *Ectinosoma*, Boeck // Trans. Linn. Soc. London. Ser. 2. Vol. 6. P. 419–446.
- Scott T., Scott A. 1895. On some new and rare Crustacea from Scotland // Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. 6. No 15. P. 1–89.

- Scott T., Scott A. 1896. On some new and rare copepoda from the Clyde // *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 6.* Vol. 18. No 20. P. 224–230.
- Seifried S. 2003. Phylogeny of Harpacticoida (Copepoda): Revision of «Maxillipedasphalea» and Ex-anechentera. Gottingen: Cuvillier Verlag. 259 pp.
- Seifried S. 2004. The importance of a phylogenetic system for the study of deep-sea harpacticoid diversity // *Zoological Studies.* Vol. 43. No 2. P. 435–445.
- Seifried S., Durbaum J. 2000. First clear case of carnivory in marine Copepoda Harpacticoida // *J. of Natural History.* Vol. 34. P. 1595–1618.
- Seifried S., Schminke H.K. 2003. Phylogenetic relationships at the base of Oligoarthra (Copepoda, Harpacticoida) with a new species as the cornerstone // *Org. Divers Evol.* V. 3. P. 13–37.
- Sun B., Fleegeer J.W. 1991. Spatial and temporal patterns of dispersion in meiobenthic copepods // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 71. No 1. P. 1–11.
- Sundbuck K., Nilsson P., Nilsson C., Jonsson B. 1996. Balance between autotrophic and heterotrophic components and processes in microbenthic communities of sandy sediments: a field study // *Est. Coast. Shelf Sci.* Vol. 43. P. 689–706.
- Swofford D.L. 1998. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates. Sunderland. Massachusetts.
- Thistle D. 2001. Harpacticoid copepods are successful in the soft-bottom deep sea // *Hydrobiologia.* Vol. 453 / 554. P. 255–259.
- Thompson I.C., Scott A. 1899. Some recent additions to the copepoda of Liverpool bay // *Proc. Liverpool Biol. Soc.* 12.
- Tietjen J.H. 1992. Abundance and biomass of metazoan meiobenthos in the deep sea. In: *Deep-sea food chains and the global carbon cycle* / Rowe G.T., Pariente V. (eds) Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. P. 45–62.
- Turner J.T. 1978. Scanning electron microscope investigation of feeding habits and mouthpart structures of three species of copepods of the family Pontellidae // *Bull. Mar. Sci.* V. 28. P. 487–500.
- Uye S., Aoto I., Onbe T. 2002. Seasonal population dynamics and production of *Microsetella norvegica*, a widely-distributed but little studied marine planctonic harpacticoid copepod // *J. Plankton Res.* Vol. 24. No 2. P. 143–153.
- Van Damme D., Heip C., Willems K.A. 1984. Influence of pollution on the harpacticoid copepods of two North Sea estuaries // *Hydrobiologia.* Vol. 112. P. 143–160.
- Vanden Berghe W., Bergmans M. 1981. Differential food preferences in three co-occurring species of Tisbe (Copepoda, Harpacticoida) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 4. P. 213–219.
- Veit-Kohler G. 2000 Habitat preference and sexual dimorphism in species of *Scottopsyllus* (Copepoda, Harpacticoida) with the description of *Scottopsyllus praecipuus* sp. n. from the Antarctic // *Vie et Milleu.* Vol. 50. No 1. P. 1–17.
- Wells J.B.J. 1986. Biogeography of benthic harpacticoids of the marine littoral and continental shelf // *Syllogeus.* Vol. 58. P. 126–135.
- Willems K.A. 1981. *Boreopontia heipi* n. g., n. sp., an interstitial harpacticoid (Copepoda) from the Southern Bight of the North Sea // *Biol. J. Dodonaea.* Vol. 49. P. 200–209.
- Willen E. 1992. Nachbeschreibung von *Heterolaophonte minuta* (Boeck, 1872) (Copepoda, Harpacticoida) und Bemerkungen zur systematischen Stellung sowie zur Biologie der Art. // *Drosera* Vol. 2. P. 139–153.
- Willen E. 1999. Preliminary revision of the Pseudotachidiidae Lang, 1936 (Copepoda, Harpacticoida) // *Cour. Forsch.-Institut Senckenberg.* Vol. 215. P. 221–225.
- Willen E. 2000. Phylogeny of the Thalestridimorpha Lang, 1944 (Crustacea, Copepoda). Gottingen: Cuvillier Verlag. 233 p.
- Willen E. 2005. A new species of *Paranannopus* Lang, 1936 (Copepoda, Harpacticoida, Pseudotachidiidae) with atrophic mouthparts from the abyssal of the Angola Basin // *Organisms, Diversity, Evolution.* Vol. 5. P. 19–27.
- Wiley A. 1920. Reports on the marine copepoda collected during the Canadian Arctic Expedition). // *Rep. Canad. Arct. Exped. 1913–18.* VII: Crustacea. Part K: Marine copepoda.
- Wiley A. 1935. Harpacticoid copepoda from Bermuda. II. // *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 10.* Vol. 6.
- Whybrew D.F. 1986. Zur Systematik und Okologie des Taxons *Paraleptastacus* Wilson, 1932 (Copepoda, Harpacticoida). Ph. D. thesis Univ. Gottingen. 317 p.

8. Алфавитный указатель

- Achnanthes 50
Actinosoma 53
Adenopleurellidae 223, 224, 225, 227, 360
Aegisthidae 51, 53, 55, 56
Aegisthiidae 5, 10, 12, 25, 57
Aegisthiidimorpha 51
Ambungiapediidae 176
Ambungiipes rufocincta 116
Ameira 53, 150, 152
Ameira longipes 151, 152
Ameira minuta 151, 152
Ameira nanus 29
Ameira parvula 29, 30, 150, 152
Ameira reflexa var. 157
Ameira scotti 29, 30, 150, 152, 153
Ameira simplex 152
Ameira tenuicornis 152, 153
Ameiridae 5, 12, 26, 50, 145, 150, 259
Ameiridimorpha 145
Amenophia 190
Amenophia peltata 190
Amenophila peltata 188
Amonardia 205
Amonardia arctica 197, 205
Amphiascella debilis 209
Amphiascella dispar 209
Amphiascella nana 209
Amphiascella subdebilis 208
Amphiascoides 197, 208
Amphiascoides debilis 198, 209
Amphiascoides dispar 198, 209
Amphiascoides nanus 7, 28, 176, 198, 209
Amphiascoides subdebilis 198, 208
Amphiascus 201
Amphiascus dispar 209
Amphiascus lamellifer 207
Amphiascus mathoi 221
Amphiascus minutus 197, 201
Amphiascus nanus 209
Amphiascus spinulosus 206
Amphiascus subdebilis 208
Amphiascus typhlops 207
Amymone falcata 144
Ancorabolidae 24, 50, 57, 223, 224, 225, 227, 343
Apodopsyllus 10, 25
Apsteinia rapiens 244
Archaeotisbe 99
Archaeotisbe confluenta 99
Archisenia 175
Archisenia sibirica 175, 177, 360
Arcticocarella 53
Arcticocarella reducta 53, 55
Arcticotantulus pertzovi 67
Arenicola marina 31
Arenopontiinae 360
Arenosetella 57
Argestiidae 24, 50, 145
Arpacticus nobilis 192
Arthrospyllus 50, 350
Arthrospyllus serratus 343, 350
Atergopedia 103
Atergopedia vestusta 98
Atergopediidae 98
Balaenophilidae 176
Balaenophilus unisetus 27
Boreopontia 255, 257, 258, 259, 260, 270
Bradya 67
Bradya (Bradya) typica 67
Bradya minor 68
Bradya typica 67
Bryocamptus pygmaeus 13
Bulbamphiascus 206
Bulbamphiascus imus 197, 206
Calanoida 259
Cancrincolidae 27
Cancrincolidae 5
Canthocamptidae 7, 12, 13, 25, 50, 224, 225, 227, 229, 238, 254, 255, 259
Canthocamptinae 224, 225, 227, 230, 259, 260
Canthocamptus hirticornis 244
Canthocamptus inconspicuus 247
Canthocampus imus 206
Canthocampus hippolytes 108
Canthocampus parvulus 152
Canuellidae 5, 21
Centhropagoidea 259
Cervinia 56
Cerviniidae 21, 51
Cerviniidimorpha 51
Cervinoidea 51
Chappuisiidae 55
Choldiyinae 27
Cillindropsyllidae 53
Cleta horrida 318
Cletodes 24, 329
Cletodes leptostylis 335
Cletodes longicaudata 334
Cletodes macrura 15, 329

- Cletodes numidicus* 335
Cletodes varians 336
Cletodidae 12, 24, 50, 223, 224, 225, 227, 230, 329
Cletodidimorpha 12, 145, 223, 225
Cletopsyllidae 224
Clytemnestridae 104
Cristacoxa 359
Cristacoxidae 25, 223, 224, 225, 227, 259, 360
Cyclops brevicornis 94
Cyclops chelifer 92
Cyclops furcatus 106
Cylindropsyllidae 12, 25, 50, 224, 225, 254, 255, 258, 259, 260, 266
Cylindropsyllinae 254
Cylindropsyllus 26, 50, 254, 255, 257, 258, 259, 260, 264, 270
Cylindropsyllus ibericus 255, 260
Cylindropsyllus laevis 25
Cylinula 257, 258, 259, 260
- Dactilopus brevicornis* 195
Dactilopus debilis 209
Dactilopus vararensis 221
Dactilopusia 189
Dactilopusia brozkiae 189
Dactilopusia vulgaris 189
Dactylopodia vulgaris 194, 195
Dactylopus minutus 201
Dactylopus pygmaeus 243
Dactylopusia 194
Dactylopusia brozkiae 195
Dactylopusia glacialis 360
Dactylopusia vulgaris 194
Dactylopusiinae 47
Danielssenia 178
Danielssenia fusiformis 174
Danielssenia sibirica 175
Danielssenia stefanssoni 175
Danielssenia typica 174, 177
Darcythompsonidae 360
Darcythompsoniidae 25
Delavalia palustris 198
Diarthrodella 109
Diarthrodella secunda 108, 109
Diarthrodes 188, 192
Diarthrodes major 188, 192
Diarthrodes nobilis 188, 192
Diarthrodes roscoffensis 188, 192
Diosaccidae 12, 176
Disticulus 26
- Echinolaophonte horrida* 300, 318
Ectinosoma 58
Ectinosoma (Halectinosoma) abrau 60
Ectinosoma (Halectinosoma) curticorne 61
Ectinosoma (Halectinosoma) elongatum 60
Ectinosoma (Halectinosoma) gothiceps 61
Ectinosoma (Halectinosoma) herdmani 59
Ectinosoma abrau 60
Ectinosoma brevirostre 62
Ectinosoma brunnea 62
Ectinosoma brunneum 62
Ectinosoma curticornis s. curticorne 61
Ectinosoma elongatum 60
Ectinosoma erythrops 64
Ectinosoma finmarchicum 60
Ectinosoma gothiceps 61
Ectinosoma herdmani 59
Ectinosoma melaniceps 57, 58
Ectinosoma proximum 62
Ectinosomatidae 53, 57, 74
Ectinosomidimorpha 57
Enhydrosoma 24, 333
Enhydrosoma curticauda 329, 333
Enhydrosoma minutum 326
Epactophanes 231
Epactophaninae 13
Esola 314
Esola longiremis 300, 314, 317
Esola typhlops 317
Eurycletodes 24, 50, 145
Eurycletodes (Eurycletodes) 146
Eurycletodes (Eurycletodes) serratus 146
Eurycletodes (Oligocletodes) 149
Eurycletodes (Oligocletodes) similis 149
Eurycletodes serratus 145, 146
Eurycletodes similis 26, 145, 149
Euterpina 74
Evansula 224, 225, 257, 258, 259, 260, 264, 266, 270
Evansula arenicola 270
Evansula belomorensis 255, 260, 264, 266
Evansula incerta 260, 264, 270
Evansula pygmaea 270
Exanechentra 13
- Geeopsis* 89
Geeopsis incisipes 89
- Halectinosoma* 53, 58, 59
Halectinosoma abrau 59, 60
Halectinosoma brevirostre 28, 59, 62
Halectinosoma brunneum 59, 62
Halectinosoma chislenki 28, 59, 64

- Halectinosoma curticorne* 59, 61
Halectinosoma elongatum 59, 60
Halectinosoma erythrope 59, 64
Halectinosoma gothiceps 59, 61
Halectinosoma herdmani 59, 60
Halectinosoma neglectum 64
Halectinosoma proximum 59, 62
Halocanthocamptinae 227, 260
Halophitophilus prehensilis 57
Halophytophilus 69
Halophytophilus prehensilis 69
Haloschizopera 221, 222
Haloschizopera mathoi 197, 221
Haloschizopera pontarchis 221
 Hamondiidae 176
Harpacticella 359
 Harpacticidae 12, 47, 91
 Harpacticoida 13
Harpacticoida Oligoartha 7, 10, 13, 15, 55
Harpacticoida Polyartha 7
Harpacticus 91, 92
Harpacticus chelife 94
Harpacticus chelifera 92
Harpacticus gibbus 189
Harpacticus giesbrechti 92, 93, 94
Harpacticus littoralis 92, 93, 94
Harpacticus spinosum 196
Harpacticus uniremis 92
Hemimesochra 224, 230
Hemimesochra clavularis 242
Hemimesochrinae 225, 227, 230
Heterolaophonte 306
Heterolaophonte littoralis 300, 307
Heterolaophonte minuta 28, 31, 48, 277, 300, 306, 307
 Heteropsyllidae 50, 233
Heteropsyllus 24, 224, 225, 227, 229, 233
Heteropsyllus coulli 233
 Huntemaniidae 24, 50, 227
Huntemannia 24, 227, 320
Huntemannia jadensis 27, 28, 31, 48, 53, 319, 320
Huntemannia minuta 49
 Huntemaniidae 227
 Huntemaniidae 13, 31, 53, 224, 225, 319
Hydrobia ulvae 31

Idya finmarchica 107
Idya minor 106
Idya tenera 106
Idyanthe 80, 104
Idyanthe dilatata 80
 Idyanthidae 12, 50, 74, 80, 104

Idyanthidimorpha 74, 98
 Idyanthinae 74, 104
Idyella 81, 104
Idyella major 84
Idyella nilmaensis 80, 81
Idyellopsis 104
Idyopsis dilatata 80
Intermedopsyllus intermedius 129
Isthmiocaris 227, 231
Itunella 225, 227, 231, 253
Itunella muelleri 238, 253

Katactetodes improportionatus 299
 Kinorhyncha 25
Kliella spinosa 72
Klieosoma 72
Klieosoma spinosum 72
Klieosoma spinosum 57
Kliopsyllus 25, 109, 135, 359
Kliopsyllus brevifurca 109
Kliopsyllus miguelensis 109
Kliopsyllus holsaticus 28, 109, 135, 137
Kliopsyllus miguelensis 137

 Laophonte 301
Laophonte baltica 301
Laophonte depressa 300, 302
Laophonte hamata 301, 302
Laophonte horrida 318
Laophonte hyperborea 311
Laophonte inopinata 301
Laophonte karmensis 311
Laophonte koreni 306
Laophonte littorale 307
Laophonte longiremis 314
Laophonte macera 310
Laophonte minuta 306
Laophonte mohammed 317
Laophonte perplexa 309
 Laophontidae 12, 25, 26, 31, 53, 57, 223, 224, 225, 301
 Laophontina 25
Laophontodes 57, 343, 350
Laophontodes expansus 350
Laophontodes gracilipes 343
Laophontodes multispinatus 26, 343, 346
Laophontodes typicus 343
 Laophontoidea 223, 227, 297
 Laophontopsidae 224, 225
 Latiremidae 5, 360
 Leptastacidae 25, 26, 31, 48, 53, 224, 225, 259, 288
Leptastacus rostratus 297

- Leptomesochra* 25, 50, 150, 161, 259
Leptomesochra eremeensis 150, 161, 172
Leptomesochra kunzi 150, 170
Leptomesochra macintoshi 164
Leptopontia 173
Leptopontia curvicauda 173, 175
Leptopontiidae 12, 25, 50, 145, 173, 259
Leptopsyllus herdmani 127
Leptopsyllus intermedius 129
Leptopsyllus minor 122
Leptotachidia iberica 186
Longipedia 10, 13
Longipediidae 5, 21
Louriniidae 224
- Macrosetella* 26
Marstenia 104
Mesochra 225, 227, 231, 243
Mesochra inconspicua 238, 247
Mesochra lilljeborgi 29, 238, 243
Mesochra oligochaeta 238, 250
Mesochra pygmaea 238, 243
Mesochra rapiens 30, 238, 244
Mesochra schmidti 252
Mesochra spinicauda var. *kliei* 289
Metahuntemania 10
Metahuntemannia 24, 224
Metidae 360
Microarthridion 91
Microarthridion littorale 30, 89, 91
Micropsammis 182
Micropsammis secunda 186
Microsetella 67
Microsetella norvegica 26, 27, 57, 67
Miracia 26
Miraciidae 12, 13, 25, 26, 50, 53, 176, 197
Monocletodes 10, 24, 224, 336
Monocletodes varians 329, 336, 360
Morariinae 225, 227, 231
Mya arenaria 31
- Nannopus* 224, 319
Nannopus palustris 28, 319
Navalonia 255, 257
Navicula 51
Neobradyidae 74
Neobradylidae 104
Neocentrophyidae 25
Nitocra 150, 154, 157
Nitocra kastjanensis 150, 154
Nitocra typica 30, 150, 154
Nitocrella 27
Nitzschia palea 51
Nitzschia palea var. *debilis* 50
Normanellidae 223, 224, 225, 360
Novocrinia trifida 98
Novocrinidae 12, 50, 57, 98, 99, 104
Novocrinidimorpha 98, 104
- Oculosetella* 26
Onychocamptus 317
Onychocamptus mohammed 300, 317
Onychocamptus horridus 318
Orthopsillidae 224
Orthopsyllidae 26, 50, 223, 224, 225, 227, 259, 260, 297
Orthopsyllus 299, 301
Orthopsyllus linearis 299
Orthopsyllus linearis improportionatus 299
- Paracrenhydrosoma* 339
Paracrenhydrosoma cornuta 329, 339
Paradactilopodia brevicornis 189
Paradactylopodia 195
Paradactylopodia brevicornis 195, 196
Paradanielssenia 24, 176, 178, 183
Paradanielssenia confluenta 178, 180
Paradanielssenia kathleenae 176, 178
Paradanielssenia triseta 176, 178
Paralaophonte 309
Paralaophonte hyperborea 301, 311, 360
Paralaophonte karmensis 301, 311
Paralaophonte macera 301, 310
Paralaophonte perplexa 301, 309
Paraleptastacus 47, 288
Paraleptastacus holsaticus 288, 290
Paraleptastacus kliei 28, 30, 31, 289
Paraleptastacus monensis 290
Paraleptastacus spinicauda 289
Paraleptatacus 288
Paraleptatacus holsaticus 288
Paraleptatacus kliei 288
Paraleptatacus monensis 288
Parameira intermedia 157
Paramesochra 113
Paramesochra herdmani 127
Paramesochra holsatica 135
Paramesochra intermedius 129
Paramesochra marisalbi 108, 113, 117
Paramesochra mielkei 115, 116
Paramesochra minor 122
Paramesochridae 12, 25, 31, 50, 57, 104, 108, 116, 121
Paramoraria muelleri 253
Paramphiascella 197, 215, 219
Paramphiascella hispida 198, 219

- Paramphiascella vararensis 198, 221
 Paranannopidae 176
 Paranannopus 24
 Pararenosetella erythrops 64
 Parastencheliidae 176
 Parastenhelia 196
 Parastenhelia spinosa 196
 Parastenheliidae 10, 47, 57, 196
 Parastenocaridae 25
 Parastenocarididae 145
 Parathalestris 191
 Parathalestris intermedia 189, 191
 Parawestwoodia (Pseudothalestris) roscoffensis 192
 Peltidiidae 12, 104, 360
 Peresime 74, 104
 Phyllognathopodidae 5, 55
 Phyllopodopsyllus 26
 Platychelipus 313
 Platychelipus laophontoides 300, 313
 Platychelipus littoralis 53, 300, 313
 Podogennota 13, 145, 176
 Pontopolites 224, 319
 Pontopolites typicus 319
 Porcellidiidae 12, 104, 360
 Porcellidium 104
 Poria 224
 Poria derketo 224
 Proameira 150, 152
 Proameira dubia 150, 153
 Proameira simplex 150, 152
 Psammopsyllinae 360
 Pseudameira 150, 157
 Pseudameira crassicornis 151, 157
 Pseudobradya 58, 67
 Pseudobradya acuta 67, 69
 Pseudobradya kusnetzovi 68, 69
 Pseudobradya minor 68
 Pseudobradya oligochaeta 27, 67, 69
 Pseudocervinia 56
 Pseudonychocamptus 306
 Pseudonychocamptus koreni 306
 Pseudonychocampus 301
 Pseudopeltidiidae 104
 Pseudotachidiidae 12, 24, 50, 176, 177
 Pseudotachidius 14, 74, 134
 Pseudotachiniinae 176
 Pseudowestwoodia major 192
 Pseudowestwoodia nobilis 192
 Pseudozosime 74, 104
 Rhizothricidae 223, 224, 225, 227
 Rhizothrix 326
 Rhizothrix minuta 28, 319, 326
 Rhynchothalestridae 47, 176, 186
 Rhynchothalestris 186
 Rhynchothalestris helgolandica 186, 187
 Robertgurneya 206
 Robertgurneya spinulosa 197, 206
 Romete 51
 Romete bulbiseta 51
 Rometidae 5, 51, 55, 56
 Rotundiclipeidae 51, 55, 98
 Sarsameira 157
 Sarsameira sarsi 150, 157
 Schizopera 222
 Schizopera (Neoschizopera) 222
 Schizopera (Neoschizopera) ornata 222
 Schizopera ornata 197, 222
 Schizothrix 295
 Schizothrix marisalbi 288
 Schizothrix rostrata 25, 297
 Scottopsyllus 117, 121, 127
 Scottopsyllus (Intermedopsyllus) 128
 Scottopsyllus (Intermedopsyllus) intermedius 14, 108, 128
 Scottopsyllus (Scottopsyllus) 108, 117, 121
 Scottopsyllus (Scottopsyllus) depressus 109, 117, 121
 Scottopsyllus (Scottopsyllus) herdmani 109, 121, 127
 Scottopsyllus (Scottopsyllus) langi 121
 Scottopsyllus (Scottopsyllus) minor 109, 121, 122, 127
 Scottopsyllus (Scottopsyllus) pararobertsoni 121
 Scottopsyllus (Scottopsyllus) praecipuus 121
 Scottopsyllus (Scottopsyllus) robertsoni 121, 127
 Scottopsyllus (Scottopsyllus) minor 134
 Scottopsyllus depressus 121
 Scottopsyllus herdmani 127
 Scottopsyllus intermedius 28
 Scottopsyllus minor 28, 122
 Scutellidium 47, 104, 105, 108
 Scutellidium arthuri 105, 108
 Scutellidium hippolytes 105, 108
 Selenopsyllus 255, 257, 258, 259, 260
 Sellaphora pupula 50
 Setella norvegica 67
 Stenhelia 197, 198
 Stenhelia (Delavalia) 198
 Stenhelia (Stenhelia) 198

- Stenhelia gibba* 197, 198
Stenhelia hanstroemi 198, 201
Stenhelia hispida 219
Stenhelia longicaudata 197, 199
Stenhelia palustris 27, 30, 31, 53, 198
Stenocaris 255, 257, 258, 259, 260, 270
Stenocaris (minor) 257
Stenocaris (minuta) 257
Stenocaris gracilis 11, 25, 254, 255, 257, 259, 260, 276
Stenocaris intermedia 255, 260, 280
Stenocaris minor 275
Stenocaropsis 255, 257, 258, 259, 260
Stylicletodes 334
Stylicletodes leptostylis 335
Stylicletodes longicaudata 329
Stylicletodes longicaudatus 334, 335
Styracothoracidae 51
Sunaristes 27
Superornatiremidae 57, 98, 104
- Tachidiella 85, 104
Tachidiella sarsi 80, 85
Tachidiidae 7, 12, 21, 50, 74, 88
Tachidiomorpha 88
Tachidiopsis 104
Tachidius 89
Tachidius abrau 60
Tachidius brevicornis 89
Tachidius discipes 27, 88, 89
Tachidius incisipes 89
Tachidius littoralis 91
Tachidius longicornis 89
Tegastes 21, 144
Tegastes falcatus 144
Tegastes nanus 144
Tegastidae 57, 104, 144
Telopsammis 182, 183, 186
Telopsammis pelobionta 178, 183, 186
Telopsammis secunda 186
Tetragoniceps 228
Tetragoniceps incertus 264
Tetragoniceps truncata 228
Tetragonicipitidae 5, 10, 12, 25, 26, 50, 223, 224, 225, 227, 228
Thalestridae 12, 47, 176, 188
- Thalestridomorpha 145, 176
Thalestrinae 47
Thalestris 45, 188, 189
Thalestris brunnea 189
Thalestris gibba 188, 189, 190, 191
Thalestris helgolandica 187
Thalestris longimana 189
Thalestris polaris 189
Thalestris purpurea 189
Thieliella nordatlantica 336
Thieliella reducta 336
Tigriopus 46, 94
Tigriopus brevicornis 91, 94
Tisbe 38, 47, 105, 106
Tisbe battagliai 47
Tisbe ensifer 105, 106
Tisbe finmarchica 105, 107, 360
Tisbe furcata 47, 105, 106, 107
Tisbe holothuriae 27, 47
Tisbe minor 105, 106
Tisbe tenera 105, 106
Tisbe wirketissae 105, 107
Tisbidae 12, 21, 27, 47, 57, 74, 104, 105
Tisbidimorpha 98, 104
Tisboidea 98
Typhlamphiascus 207
Typhlamphiascus lamellifer 207
Typhlamphiascus typhlops 197, 207
- Vermicaris 257, 258, 259, 260, 281
Vermicaris minuta 255, 260, 283
Vermicaris pontica 255, 258, 260, 284
Vibriopsyllus 230, 238, 242
Vibriopsyllus curviseta 238, 242
- Willemsia 254, 255, 257, 258, 259, 260
- Zaus 21, 91, 95
Zaus abbreviatus 91, 95
Zaus aurelii 91, 95, 96, 97
Zaus caeruleus 92, 96
Zaus goodsiri 91
Zaus sarsi 96
Zosime 15, 74, 104
Zosime valida 74
Zosimidae 12, 24, 50, 74, 104

Содержание

1. Введение	3
2. Краткие сведения о морфологии представителей отряда	5
2.1. Расчленение тела	5
2.2. Орнаментация поверхности тела	6
2.3. Строение конечностей	7
2.4. Половой диморфизм и строение генитального поля	11
2.5. Морфологические особенности отряда Harpacticoida и его секций Oligoarthra и Polyarthra	13
2.6. Строение стадий постэмбрионального развития	13
3. Материалы работы и общие методические подходы	17
3.1. Полигоны исследований	17
3.2. Эксперименты	18
3.3. Методики сбора и первичной обработки проб	19
3.4. Методы статистического анализа данных	19
4. Экология гарпактикоид	21
4.1. Жизненные формы гарпактикоид и их распределение по биотопам	21
4.2. Разнообразие таксоценов Harpacticoida песчано-илистой литорали	27
4.3. Пространственное распределение и регулирующие его факторы	32
4.4. Временная изменчивость ассоциаций: причины и регулирующие факторы	33
4.5. Питание гарпактикоид: заблуждения и реалии	38
4.6. Колонизация нарушенных местообитаний	42
5. Определительные таблицы и диагнозы Harpacticoida, обнаруженных в Белом море	47
5.1. Ключ для определения семейств Harpacticoida	47
5.2. Надсемейство Aegisthiidimorpha Seifried et Schminke, 2003	51
5.2.1. Замечания по таксономии	51
5.2.2. Aegisthidae Giesbrecht, 1892 sensu Seifried, Schminke, 2003	53
Род Arctiocarella gen. n.	53
5.3. Надсемейство Ectinosomidimorpha Lang, 1948	57
5.3.1. Замечания по таксономии	57
5.3.2. Ectinosomatidae Sars, 1903	57
Род Ectinosoma Boeck, 1865	58
Род Halectinosoma Lang, 1944	59
Род Bradya Boeck, 1872	67
Подрод Bradya Lang, 1944	67
Род Microsetella Brady et Robertson, 1873	67
Род Pseudobradya Sars, 1904	67
Род Halophytophilus Brian, 1917	69
Род Klieosoma Hicks et Schriever, 1985	72

5.4. Надсемейство Idyanthidimorpha Seifried, 2003	74
5.4.1. Замечания по таксономии	74
5.4.2. Zosimidae Seifried, 2003	74
Род Zosime Boeck, 1872	74
5.4.3. Idyanthidae Lang, 1944	80
Род Idyanthe Sars, 1909	80
Род Idyella Sars, 1906	81
Род Tachidiella Sars, 1909	85
5.5. Надсемейство Tachidiomorpha Lang, 1948	88
5.5.1. Tachidiidae Sars, 1909	88
Род Tachidius Lilljeborg, 1853	89
Род Geeopsis Huys, 1996	89
Род Microarthridion Lang, 1944	91
5.5.2. Harpacticidae Sars, 1904	91
Род Harpacticus Milne-Edwards, 1840	92
Род Tigriopus Norman, 1868	94
Род Zaus Goodsir, 1845	95
5.6. Надсемейство Novocrinidimorpha Seifried, 2003	98
5.6.1. Замечания по таксономии	98
5.6.2. Novocrinidae Huys et Iliffe, 1998	99
Род Archaeotisbe gen. n.	99
5.7. Надсемейство Tisbidimorpha Lang, 1948	104
5.7.1. Замечания по таксономии	104
5.7.2. Tisbidae Stebbing, 1910	105
Род Tisbe Lilljeborg, 1853	106
Род Scutellidium Claus, 1866	108
5.7.3. Paramesochridae Lang, 1948	108
Род Diarthrodella Klie, 1949	109
Род Paramesochra T. Scott, 1892	113
Род Scottopsyllus Kunz, 1962	117
Подрод Scottopsyllus (Intermedopsyllus) Kunz, 1962	128
Род Kliopsyllus Kunz, 1962	135
5.7.4. Tegastidae Sars, 1904	144
5.8. Надсемейство Ameiridimorpha Lang, 1948	145
5.8.1. Замечания по таксономии	145
5.8.2. Argestiidae Por, 1986	145
Род Eurycletodes Sars, 1909	145
Подрод Eurycletodes (Eurycletodes) s. str. Lang, 1944	146
Подрод Eurycletodes (Oligocletodes) Lang, 1944	149
5.8.3. Ameiridae Monard, 1927	150
Род Ameira Boeck, 1865	152
Род Proameira Lang, 1948	152
Род Nitocra Boeck, 1865	154
Род Pseudameira Sars, 1911	157
Род Sarsameira Wilson, 1924	157
Род Leptomesochra Sars, 1911	161
5.8.4. Leptopontiidae Lang, 1948	168
Род Leptopontia T. Scott, 1902	168

5.9. Надсемейство Thalestridomorpha Lang, 1948	173
5.9.1. Замечания по таксономии	173
5.9.2. Pseudotachidiidae Lang, 1936	174
Род Danielssenia Boeck, 1872	174
Род Archisenia Huys et Gee, 1993	175
Род Paradanielsenia Soyer, 1970	176
Род Telopsammis Gee et Huys, 1991	183
5.9.3. Rhynchothalestridae Lang, 1948	186
Род Rhynchothalestris Sars, 1905	186
5.9.4. Thalestridae Sars, 1905	188
Род Thalestris Claus, 1863	189
Род Amenophia Boeck, 1865	190
Род Parathalestris Brady et Robertson, 1873	191
Род Diarthrodes Thomson, 1882	192
Род Dactylopusia Norman, 1903	194
Род Paradactylopodia Lang, 1944	195
5.9.5. Parastenheliidae Lang, 1944	196
Род Parastenhelia T. et A. Scott, 1903	196
5.9.6. Miraciidae Dana, 1846	197
Род Stenhelia Boeck, 1865	198
Подрод Stenhelia (Stenhelia) sensu stricto Boeck, 1865	198
Подрод Stenhelia (Delavalia) Brady, 1868	198
Род Amphiascus Sars, 1905	201
Род Amonardia Lang, 1944	205
Род Bulbamphiascus Lang, 1944	206
Род Robertgurneya Lang, 1944	206
Род Typhlamphiascus Lang, 1944	207
Род Amphiascoides Nicholls, 1941	208
Род Paramphiascella Lang, 1944	215
Род Haloschizopera Lang, 1944	216
Род Schizopera Sars, 1905	218
Подрод Schizopera (Neoschizopera) Apostolov, 1982	218
5.10. Надсемейство Cletodidomorpha Lang, 1948	221
5.10.1. Замечания по таксономии	221
Филогенетический анализ Cletodidomorpha	223
5.10.2. Tetragonicipitidae Lang, 1944	228
Род Tetragoniceps Brady, 1880	228
5.10.3. Heteropsyllidae fam. n.	233
Род Heteropsyllus T. Scott, 1894	233
5.10.4. Canthocamptidae Sars, 1906	238
Род Vibriopsyllus gen. n.	238
Род Mesochra Boeck, 1865	243
Род Itunella Brady, 1896	253
5.10.5. Cylindropsyllidae Sars, 1909 sensu stricto	254
Применение метода филогенетической систематики к классификации Cylindropsyllidae.	255
Список апоморфных и плезиоморфных состояний признаков Cylindropsyllidae.	255

Род <i>Cylindropsyllus</i> Brady, 1880	260
Род <i>Evansula</i> T. Scott, 1906	264
Род <i>Stenocaris</i> Sars, 1909	270
Род <i>Vermicaris</i> gen. n.	281
5.10.6. Leptastacidae Lang, 1948	288
Род <i>Paraleptastacus</i> Wilson, 1932	288
Род <i>Schizothrix</i> Huys, 1992	295
5.10.7. Orthopsyllidae Huys, 1990	296
Род <i>Orthopsyllus</i> Brady et Robertson, 1873	297
5.10.8. Laophontidae T. Scott, 1905	300
Род <i>Laophonte</i> Philippi, 1840	301
Род <i>Pseudonychocamptus</i> Lang, 1944	306
Род <i>Heterolaophonte</i> Lang, 1944	306
Род <i>Paralaophonte</i> Lang, 1944	309
Род <i>Platychelipus</i> Sars, 1908	313
Род <i>Esola</i> Edwards, 1891	314
Род <i>Onychocamptus</i> Daday, 1903	317
Род <i>Echinolaophonte</i> Nicholls, 1941	318
5.10.9. Huntemanniidae Por, 1986	319
Род <i>Nannopus</i> Brady, 1880	319
Род <i>Pontopolites</i> T. Scott, 1894	319
Род <i>Huntemannia</i> Poppe, 1884	320
Род <i>Rhizothrix</i> Brady et Robertson, 1875	326
5.10.10. Cletodidae T. Scott, 1905 (part) sensu Por, 1986	329
Род <i>Cletodes</i> Brady, 1872	329
Род <i>Enhydrosoma</i> Boeck, 1872	333
Род <i>Stylicletodes</i> Lang, 1936	334
Род <i>Monocletodes</i> Lang, 1936	336
Род <i>Paracrenhydrosoma</i> Gee, 1999	339
5.10.11. Ancorabolidae Sars, 1909	343
Род <i>Laophontodes</i> T. Scott, 1894	343
Род <i>Arthropysyllus</i> Sars, 1909	350
6. Географическое распространение Harpacticoida	352
7. Список литературы	361
8. Алфавитный указатель	370

Светлой памяти нашего учителя
Павла Владимировича Рыбникова



Павел Владимирович Рыбников (1963–2004)