

УДК 595.341.4

## РЕВИЗИЯ ГРУППЫ *VERNALIS-ROBUSTUS* РОДА *ACANTHOCYCLOPS* (CYCLOPINAЕ, CYCLOPOIDA, COPEPODA) ИЗ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ ПАЛЕАРКТИКИ С ОПИСАНИЕМ НОВОГО ВИДА

© 2024 г. В. Р. Алексеев\*, О. А. Чабан

Зоологический институт РАН, Университетская наб., д. 1, С.-Петербург, 199034 Россия

\* e-mail: alekseev@zin.ru

Поступила в редакцию 16.02.2024 г.

После доработки 15.07.2024 г.

Принята к публикации 04.08.2024 г.

Произведена ревизия представителей сложной группы *vernalis-robustus* рода *Acanthocyclops*, для которых характерны 17-члениковые антеннулы и удлинённые каудальные ветви, из водоемов Палеарктики. Всего для данного региона было описано около десяти таксонов этой группы, включая инвазийный американский вид *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1893). После проведения данной ревизии валидными признаны шесть таксонов, включая еще один вид *A. borutzkyi* sp. n. с острова Сахалин, описанный здесь в качестве нового для науки. *A. magistridussarti* Stoch et Bruno, 2011 из подземных вод Италии синонимизирован с *A. orientalis* Borutzky, 1966, обитающим также в пещерах Приморья России и Южной Кореи. Описанные из Франции и Германии *A. trajani* Mirabdullayev et Defaye, 2002 и *A. einslei* Mirabdullayev et Defaye, 2004 сведены в младшие синонимы *A. americanus* и *A. robustus* (Sars G.O., 1863) соответственно. Приведены описания всех шести валидных таксонов и дан определительный ключ для всех видов этой группы из водоемов Палеарктики.

**Ключевые слова:** систематика и таксономия, Сахалин, пресноводные циклопиды, биологические инвазии

**DOI:** 10.31857/S0044513424080052, **EDN:** twjjnv

Род *Acanthocyclops* Kiefer 1927 морфологически весьма неоднороден, ибо включает в себя виды, сильно различающиеся по размерам, форме и вооружению каудальных ветвей, числу сегментов антеннул и плавательных ног (Dussart et Defaye, 2006). Это указывает на недостаточную разработанность системы, которая, по-видимому, в ближайшем будущем потребует пересмотра с выделением нескольких подродов или даже родов. В то же время сильная изменчивость этого рода, выражающаяся в нестабильности таких часто используемых признаков, как количество шипов на экзоподитах плавательных ног, орнаментация базиподита второй антенны, образование зубчиков на поверхности каудальных ветвей, модификации щетинок и других, затрудняет таксономическую работу с ним (Lowndes, 1928; Gurney, 1933; Petkovski, 1954; Монченко, 1974; Dodson, 1994).

Род *Acanthocyclops* в настоящее время включает около 50 таксонов, обитающих почти исключительно в Северном полушарии (Dussart et Defaye, 2006). Всего два вида — *A. vernalis* (Fischer, 1853) и *A. robustus* (Sars G.O., 1863), — указанные также для Южной Африки и Южной Америки соответственно

(Dussart et Defaye, 2006), возможно, являются недавно занесенными вселенцами из водоемов Голарктики или же скрывают за собой местные, еще не описанные, морфологически схожие с европейскими виды. В то же время дальневосточная фауна слабо изучена и явно также содержит самостоятельные виды *Acanthocyclops*, отличные от представителей западной части Палеарктики.

В настоящее время достаточно обособленной является группа *Acanthocyclops vernalis-robustus*, члены которой имеют тело умеренной длины 800–1900 мкм, 17-сегментную антеннулу, каудальные ветви с длиной, в 4–7 раз превышающей ширину, каудальную внутреннюю щетинку заметно (в 1.2–2.1 раза) длиннее наружной, трехчлениковые ветви всех плавательных ног. Эта группа включает вид *A. vernalis*, типовой для рода, который был описан из окрестностей С. Петербурга (Fischer, 1853). Всего из водоемов Палеарктики было описано около 10 таксонов этой группы.

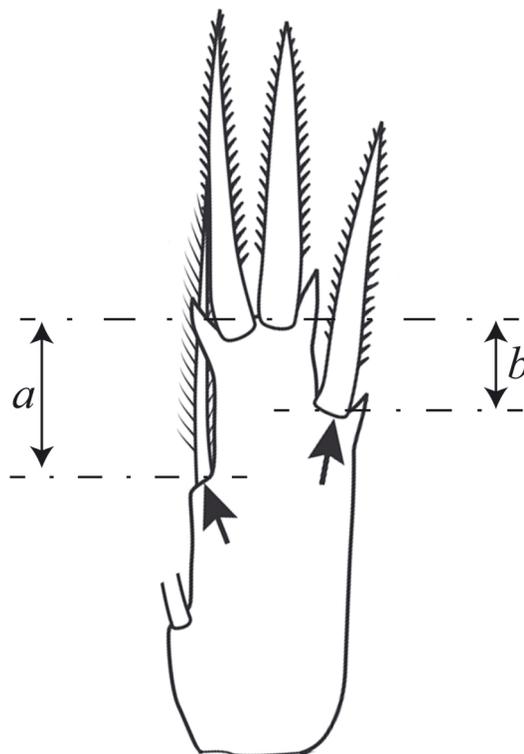
Недавнее вселение в водоемы Евразии американского вида *A. americanus* (Marsh, 1893) внесло значительную путаницу в существовавшую ранее систему видов рода, обитающих в поверхностных

водах континента. Экологически сильно отличающийся американский вид (типично планктонный хищник) в короткое время широко распространился по континенту и оказался способным вытеснить морфологически близкий к нему европейский типично литоральный вид *A. robustus* (Alekseev et al., 2021). В настоящее время продолжается его экспансия в водоемы Азии (Alekseev, 2021). Замещение вселенцем нативного *A. robustus* в типовом водоеме (оз. Мьёса, Норвегия) привело к таксономической ошибке крупного систематика Ф. Кифера, который, собрав в середине XX века из этого озера материал, свёл *A. americanus* в синоним *A. robustus* (Kiefer, 1978). Выведение из научного обихода наименования американского вида на десятилетия скрыло динамику и направления его расселения в Европе и стало причиной описания нескольких «новых» таксонов, истинный статус которых удалось далеко не сразу установить лишь с использованием молекулярно-генетического анализа (Miracle et al., 2013). Несмотря на то, что невалидность этих новых видов была достоверно установлена и подтверждена в сравнительных морфологических и молекулярно-генетических исследованиях, они продолжают появляться в российской научной литературе, в том числе последних лет (Семенова и др., 2023).

Неудовлетворительное состояние изученности представителей этой группы и определенная недоработка таксономии группы в целом определяют необходимость выполнения этой ревизии. В данной работе впервые в отечественной литературе приводятся подробные описания деталей строения практически всех валидных видов группы *vernalis-robustus* континентальных водоемов Евразии и ключ для их различения. Также приводится описание нового вида группы *vernalis-robustus*, обнаруженного на о-ве Сахалин.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом исследования послужили многочисленные сборы одного из авторов (ВА) двух нативных видов этой группы – *A. vernalis* и *A. robustus* – из водоемов Евразии, а также инвазийного вселенца из Северной Америки *A. americanus*. Поскольку все эти формы были описаны в позапрошлом веке, голотипы их не выделялись или были утрачены. Для выделения и переописания неотипов и изучения гаплотипов по митохондриальному ДНК молекулярно-генетическими методами были отобраны образцы всех трех видов из типовых мест обитания в России, Норвегии и США. Для изучения и сравнения *A. trajani* и *A. einslei* с другими представителями группы были также собраны пробы из типовых мест обитания, проанализированы морфологические описания



**Рис. 1.** Индекс уровня дистальных щетинок. Индекс представляет собой отношение расстояния от места прикрепления внешней щетинки до дистального конца членика ( $b$ ) к расстоянию от места прикрепления дистальной внутренней щетинки до дистального конца членика ( $a$ ).

авторов и использовались для молекулярно-генетического сравнения наборы последовательностей 12S рРНК из GenBank (Bláha et al., 2010; Miracle et al., 2013).

Материал для описания нового вида этой группы *A. borutzkyi* sp. n. был собран из водоема Южного Сахалина, оз. Верхнее в городском парке им. Ю.А. Гагарина, г. Южно-Сахалинск, в июле 2022 г. Пробы собирали планктонной сеткой с лодки протягиванием от дна до поверхности, а также кошением сачком у берега среди зарослей макрофитов, и сразу фиксировали 85% спиртом. Морфологические структуры этого вида были исследованы на микроскопе Микромед-2, сфотографированы и зарисованы, затем обработаны в программе Adobe Illustrator.

Все типовые экземпляры описанных в статье видов хранятся в Федеральной коллекции Зоологического института и зарегистрированы под номерами, указанными в соответствующих разделах при описании этих форм.

Для метрического представления разницы в уровнях прикрепления дистальных наружной и внутренней щетинок дистального членика эндоподита четвертой пары плавательных ног вводится индекс уровня дистальных щетинок (рис. 1). Индекс представляет собой отношение расстояния от места прикрепления внешней щетинки до дистального конца членика (*b*) к расстоянию от места прикрепления дистальной внутренней щетинки до дистального конца членика (*a*).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Валидные таксоны группы *vernalis-robustus* рассмотрены в порядке их описания авторами.

Семейство Cyclopidae Rafinesque, 1815

Подсемейство Cyclopinæ Kiefer, 1927

Род *Acanthocyclops* Kiefer, 1927

*Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853)

Синонимия. *Cyclops vernalis* Fischer, 1853; *Cyclops robustus* Lilljeborg, 1901 (част.); *Cyclops lucidulus* G.O. Sars, 1863; *Cyclops (Acanthocyclops) vernalis* Pesta, 1928; Kiefer, 1929; Рылов, 1948; *Acanthocyclops vernalis* Margalef, 1953 (част.); Dussart, 1969; Kiefer, 1978; Алексеев, 1995; Einsle, 1996 (част.); Вежновец, 2005; Dussart et Defaye, 2006; Rybak et Błędzki, 2010; Karanovic et Bláha, 2019; *Acanthocyclops* (s. str.) *vernalis vernalis* Monchenko, 1974.

Типовое место обитания: Орловский пруд, Петергоф, окрестности Санкт-Петербурга, Россия.

Типовой материал. Неотип — ♀, отпрепарированная, постоянный препарат № 55609; паратипы — 1 ♂, постоянный препарат № 55613; непрепарированные 2 ♀♀ и 1 ♂, консервированные в чистом глицерине; помещены в Федеральную Коллекцию Зоологического института РАН, Санкт-Петербург, Россия.

Описание. Самка (рис. 2*a–2i*, 2*k*). Тело бесцветное или желтоватое. Длина тела без хвостовых щетинок 1375–1730 мкм. Генитальный сомит примерно такой же длины, как максимальная ширина, с угловатыми боковыми выростами в передней части. Семяприёмник с овальным передним отделом заметно более объемным, чем задний (рис. 2*b*). Анальный сомит с рядом тонких длинных шипиков вдоль заднего края на вентральной стороне и крошечных шипиков на дорсальной стороне; проктодеум с одиночным рядом сетул с обеих сторон, анальная пластинка слабо выражена, почти прямая.

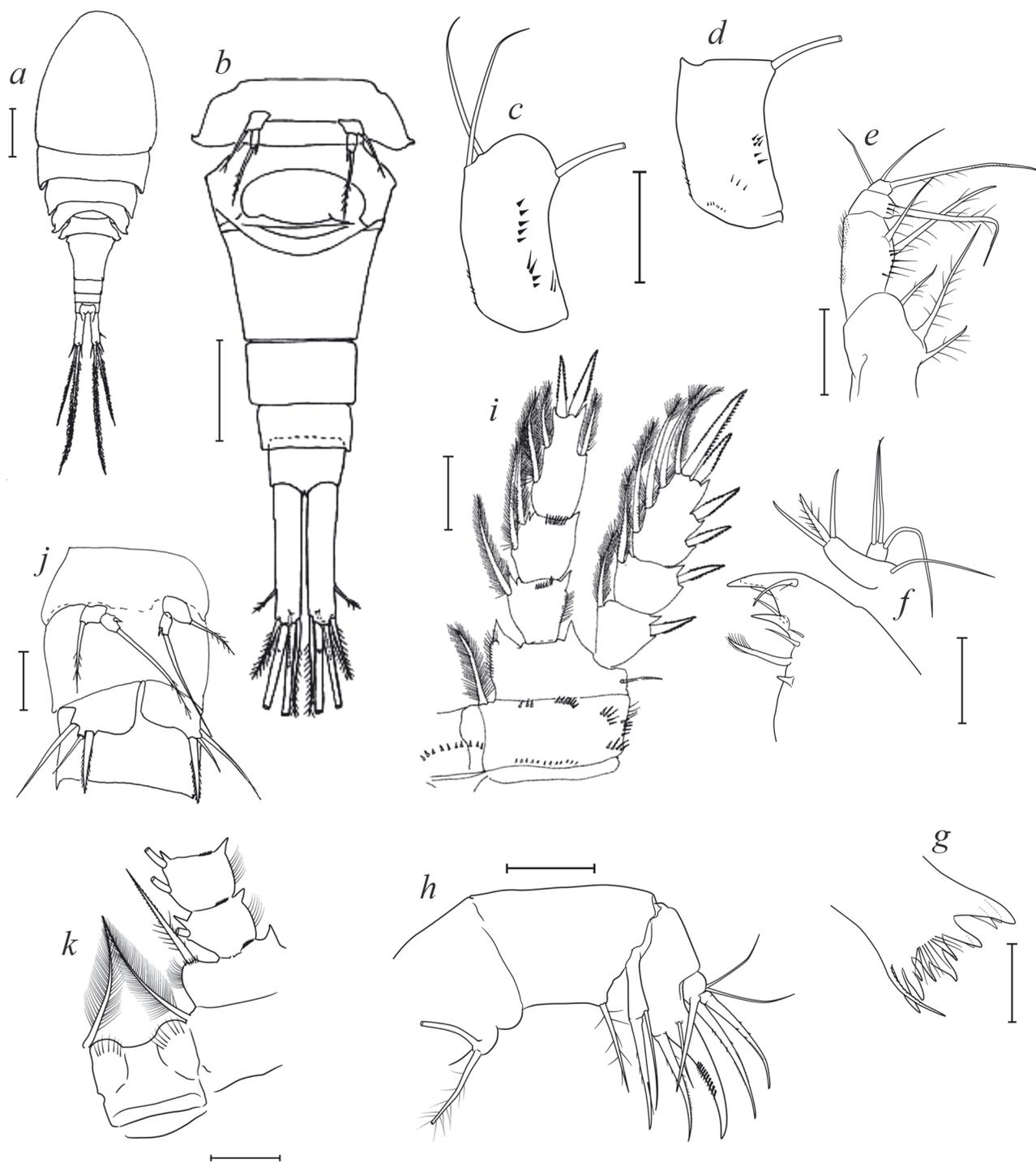
Используемые сокращения: ae — эстетаск, A1 — антеннула, A2 — антенна, Enp — эндоподит, Exр — экзоподит, P1–P6 — соответствующие пары ног.

Каудальные ветви гладкие или покрытые крошечными зубчиками (подобные тем, что изображены на рис. 6*c*), параллельные или слегка расходящиеся, длина их в 5.5–6.8 раза превышает ширину. Внутренняя щетинка в 1.3–1.5 раза длиннее наружной; дорсальная щетинка слегка короче или почти равна наружной; длина латеральных щетинок слегка превышает ширину ветви. Соотношение длин каудальных дистальных щетинок, начиная с наружных: 1.0/ 5.9–8.0/ 9.1–12.0/ 1.3–1.5.

Антеннула 17-члениковая, почти достигающая дистального края цефалоторакса. Вооружение сегментов A1, начиная с первого: 8/ 4/ 2/ 6/ 4/ 2/ 2/ 1/ 1/ 0/ 1/ 1+ae/ 0/ 1/ 2/ 2+ae/ 7+ae. Антенна состоит из базиподита с двумя медиальными щетинками и одной длинной экзоподитной щетинкой, и трех сегментов эндоподита; вооружение эндоподита, начиная с первого сегмента: 1, 9 и 7; орнаментация базиподита изображена на рис. 2*c*, 2*d*.

Гнатобаза мандибул (рис. 2*g*) несет группу длинных спикул, оперенную щетинку и тупые зубцы различного размера; пальп вооружен двумя длинными и одной короткой щетинками. Максиллула (рис. 2*f*) несет несколько зубов и щетинок различного размера; пальп вооружен семью щетинками (три апикальные и четыре латеральные) разной длины. Максилла (рис. 2*h*) состоит из пяти сегментов; прекоксоподит несет две сильные щетинки; коксоподит несет мощную щетинку посередине и эндит с двумя щетинками; базиподит несет очень сильный неотчлененный когтевидный шип с рядом крупных зубцов, более слабый когтевидный шип с рядом мелких зубцов и тонкую щетинку; эндоподит 2-сегментный и вооружен тремя когтевидными щетинками и двумя тонкими щетинками. Максиллипед (рис. 2*e*) состоит из четырех сегментов; синкоксоподит несет три щетинки; базиподит несет две щетинки и орнаментирован двумя латеральными группами сетул с одной стороны и одной медиальной группой сетул с другой; эндоподит 1 несет одну толстую оперенную щетинку и орнаментирован группой сетул; эндоподит 2 несет одну толстую оперенную щетинку и две тонкие голые щетинки разной длины.

Плавательные ноги P1–P4 с трехчлениковыми ветвями. Формула шипов экзоподитов изменчивая: от 2/ 3/ 3/ 3 до 3/ 4/ 4/ 4. Внутренняя щетинка базиподита P1 оперена сетулами разной длины, слегка заходит за начало третьего сегмента эндоподита (рис. 2*k*). Дистальный сегмент эндоподита P4 удлиненный, в 2.1–2.5 раза длиннее ширины, несет два апикальных шипа и три щетинки (рис. 2*i*); прикрепление дистальных наружной и внутренней щетинок находится примерно на одном расстоянии от конца сегмента (индекс уровня 0.9–1.1), эти щетинки не доходят до концов соседних шипов;



**Рис. 2.** *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853): *a–i, k* – самка; *j* – самец; *a* – общий вид, дорсально; *b* – abdomen, вентрально; *c* – базиподит A2, фронтально; *d* – базиподит A2, каудально; *e* – максиллипед; *f* – максиллула; *g* – мандибула; *h* – максилла; *i* – P4, каудально; *j* – P5 и P6; *k* – межкоксальная пластинка и шип базиподита P1, фронтально. Масштаб, мкм: *a* – 200; *b* – 100; *c–f, h–k* – 50; *g* – 25.

из дистальных шипов внутренний слегка короче наружного (0.8–0.9: 1) и короче членика (0.6–0.7: 1); дистальные щетинки эндо- и экзоподита иногда частично модифицированы в шипы. Межкоксовая пластинка P4 несет центрально расположенный ряд небольших зубчиков на каудальной поверхности; внутренняя щетинка коксоподита P4 густо оперена длинными волосками и заходит за внутренний вырост базиподита.

Редуцированная пятая нога двучлениковая (рис. 2b); базальный членик с длинной наружной щетинкой; дистальный членик удлинённый цилиндрический (отношение длины к ширине около 2), вооружен длинной апикальной щетинкой и внутренним субапикальным шипом; длина внутреннего шипа меньше длины сегмента, с несколькими шипиками у основания.

Самец (рис. 2j). Длина тела паратипа без каудальных щетинок 915 мкм. Длина цефалосомы в 1.3 раза длиннее ширины. Каудальные ветви в 4.3 раза длиннее ширины, тонкая внутренняя щетинка примерно в два раза длиннее наружной шиповидной щетинки, дорсальная щетинка примерно в полтора раза длиннее наружной. Антеннулы 14-члениковые. Орнаментация базиподита A2 подобна таковой у самки. Строение ротовых конечностей, плавательных ног и редуцированной пятой ноги в основном подобны самке; различия между самцом и самкой по этим признакам сводятся к различной длине, так как самцы заметно меньше самок. Редуцированная шестая нога вооружена крепким внутренним шипом, средней щетинкой, которая короче шипа, и более длинной внешней щетинкой.

#### *Acanthocyclops robustus* (G.O. Sars, 1863)

Синонимия. *Cyclops robustus* Sars, 1863; *Acanthocyclops (Acanthocyclops) robustus* Dussart, 1969; *Acanthocyclops einslei* Mirabdullayev et Defaye, 2004; Вежновец, 2005; Dussart et Defaye, 2006; Rybak et Błędzki, 2010; Bláha et al., 2010; *Acanthocyclops robustus* (част.) Kiefer, 1978; Einsle, 1996; Dussart et Defaye, 2006; Rybak et Błędzki, 2010; *Acanthocyclops robustus* Алексеев, 1995; Miracle et al., 2013; Karanovic et Bláha, 2019.

Типовое место обитания: Озеро Маридалсванн, Норвегия.

Типовой материал. Неотип – ♀, отпрепарированная, постоянный препарат № 56736a; паратип 1 ♂, постоянный препарат № 56737b; непрепарированные 5 ♀♀ и 2 ♂♂ консервированы в спирт+глицерин; помещены в Федеральную Коллекцию Зоологического института РАН, С.-Петербург, Россия.

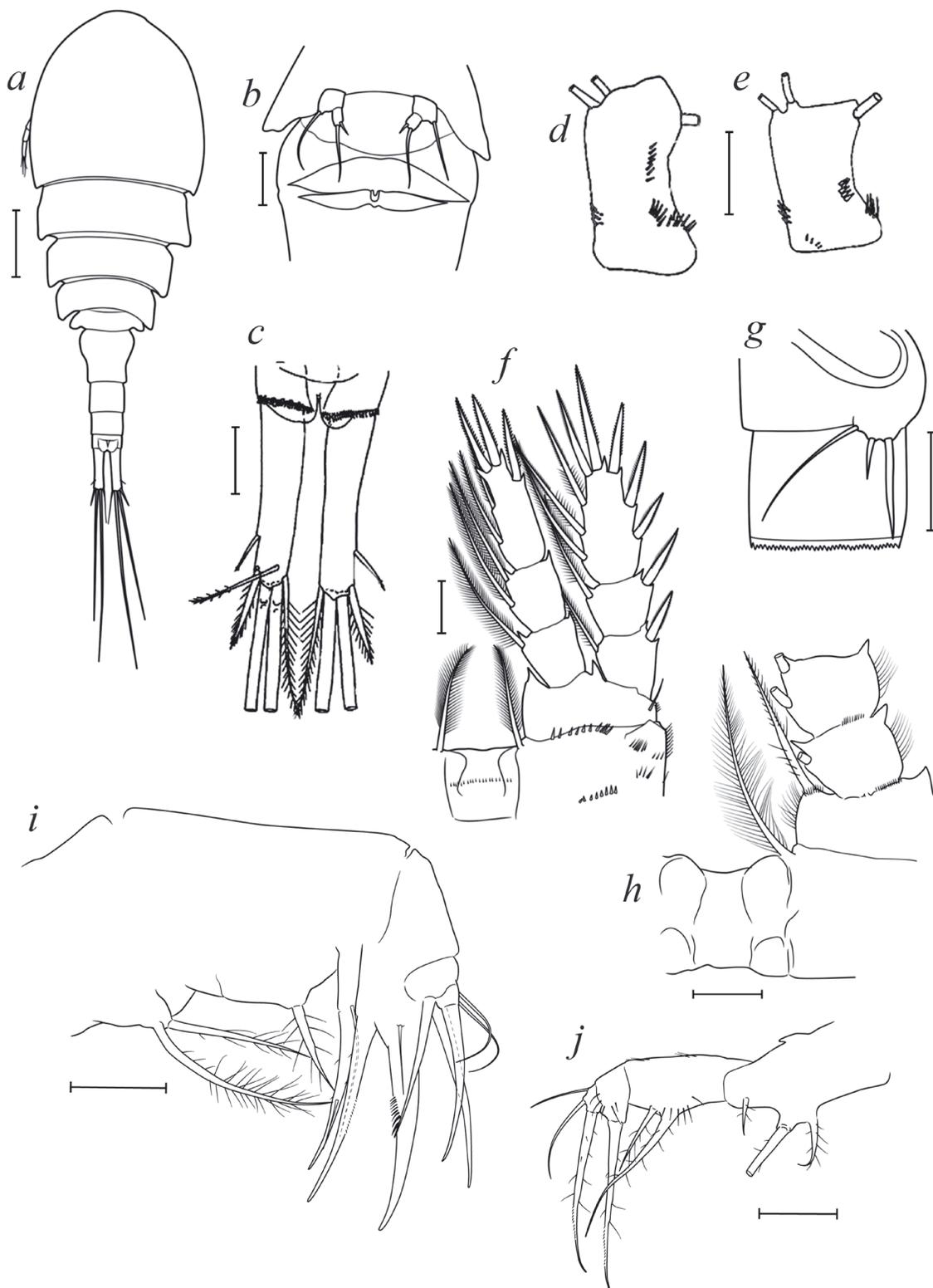
Описание. Самка (рис. 3a–3f). Тело крепкое, слегка уплощенное в дорсо-вентральном направлении, темно-коричневого цвета. Длина тела без хвостовых щетинок 1300–1907 мкм. Длина цефалосомы равна ширине, максимальная ширина близка к ее середине. Боковые углы 5-го торакального сомита несут короткие крыловидные выросты. Генитальный сомит примерно такой же длины, как ширина, округлой формы; семяприемник изображен на рис. 3b. Анальный сомит с рядом тонких длинных шипиков вдоль заднего края на вентральной стороне и крошечных шипиков на дорсальной стороне; проктодеум с одиночным рядом сетул с обеих сторон.

Каудальные ветви (рис. 3c) параллельные, гладкие, в 4.5–6.2 раз длиннее ширины. Внутренняя щетинка в 1.5–1.8 раза длиннее наружной; длина дорсальной щетинки составляет 0.9–1.2 длины наружной щетинки; длина латеральной щетинки слегка превышает ширину ветви. Соотношение длин каудальных дистальных щетинок, начиная с наружных: 1.0/ 5.1–6.7/ 6.7–9.2/ 1.5–1.8.

A1 состоит из 17 члеников, не достигает дистального края головогруды; вооружение сегментов как у предыдущего вида. A2 состоит из базиподита с двумя медиальными щетинками и одной длинной экзоподитной щетинкой, и трех сегментов эндоподита; вооружение эндоподита как у предыдущего вида; орнаментация базиподита изображена на рис. 3d, 3e. Строение ротовых конечностей в целом такое же, как у *A. vernalis* (рис. 3i, 3j).

Плавательные ноги P1–P4 с трехчлениковыми ветвями. Дистальные сегменты экзоподитов плавательных P1–P4 с формулой шипов 3/ 4/ 4/ 4. Внутренняя щетинка базиподита P1 оперена сетулами разной длины, доходит до начала третьего сегмента эндоподита (рис. 3h). Дистальный сегмент эндоподита P4 удлинённый, в 2.3–2.5 раза длиннее ширины; дистальные шипы почти равной длины или внутренний апикальный шип слегка длиннее наружного (1.0–1.1: 1); внутренний шип короче членика (0.6–0.7: 1); наружная щетинка модифицирована в крепкий шип и прикреплена выше (ближе к концу сегмента) по сравнению с дистальной внутренней щетинкой (индекс уровня 0.5–0.7), эти щетинки не доходят до концов соседних шипов (рис. 3f). Щетинки P4 Ex3 модифицированы: оперены очень короткими сетулами дистально и длинными волосками проксимально. Межкоксовая пластинка P4 несет ряд зубчиков в средней части на каудальной поверхности; орнаментация коксоподита изображена на рис. 3f.

Редуцированная пятая нога двучлениковая (рис. 3b); базальный членик с длинной наружной щетинкой; дистальный членик довольно короткий и округлый, вооружен длинной апикальной



**Рис. 3.** *Acanthocyclops robustus* (G.O. Sars, 1863): *a-f*; *h-j* – самка; *g* – самец; *a* – общий вид, дорсально; *b* – генитальный сомит и P5; *c* – каудальные ветви; *d* – базиподит A2, фронтально; *e* – базиподит A2, каудально; *f* – P4, каудально; *g* – P6; *h* – межкоксальная пластинка и шип базиподита P1, фронтально; *i* – максилла; *j* – максиллипед. Масштаб, мкм: *a* – 200, *b-j* – 50.

щетинкой и внутренним субапикальным шипом; длина внутреннего шипа составляет более половины длины сегмента и может достигать полной длины сегмента.

**С а м е ц** (рис. 3g). Длина тела без каудальных щетинок 850–1290 мкм. Длина цефалосомы в 1.2 раза длиннее ширины, максимальная ширина ближе к концу длины. Каудальные ветви в 3.8–4.5 раза длиннее ширины, тонкая внутренняя щетинка примерно в два раза длиннее наружной шиповидной щетинки. Антеннулы 14-члениковые. Орнаментация базоподита A2 подобна самке. Строение ротовых конечностей, плавательных ног и редуцированной пятой ноги в основном подобны самке. Редуцированная шестая нога вооружена очень короткой средней щетинкой, очень крепким внутренним шипом и почти равной ему по длине наружной щетинкой.

#### *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1893)

**Синонимия.** *Cyclops americanus* Marsh, 1893; *Cyclops vernalis americanus* Gurney, 1933; *Acanthocyclops americanus* Miracle et al., 2013; Alekseev et al., 2021; *Acanthocyclops trajani* Mirabdullayev et Defaye, 2002; *Acanthocyclops robustus* f. *limnetica* Petkovski, 1975; *Acanthocyclops eduardoi* Mercado-Salas et Álvarez-Silva, 2013.

**Типовое место обитания.** Terra typica пруд в Мэдисон, Висконсин, США.

**Типовой материал.** Неотип – ♀, отпрепарированная, постоянный препарат № 56736; паратипы – 2 ♀♀ и 1 ♂, непрепарированные, в глицерине; помещены в Федеральную Коллекцию Зоологического института РАН, Санкт-Петербург, Россия.

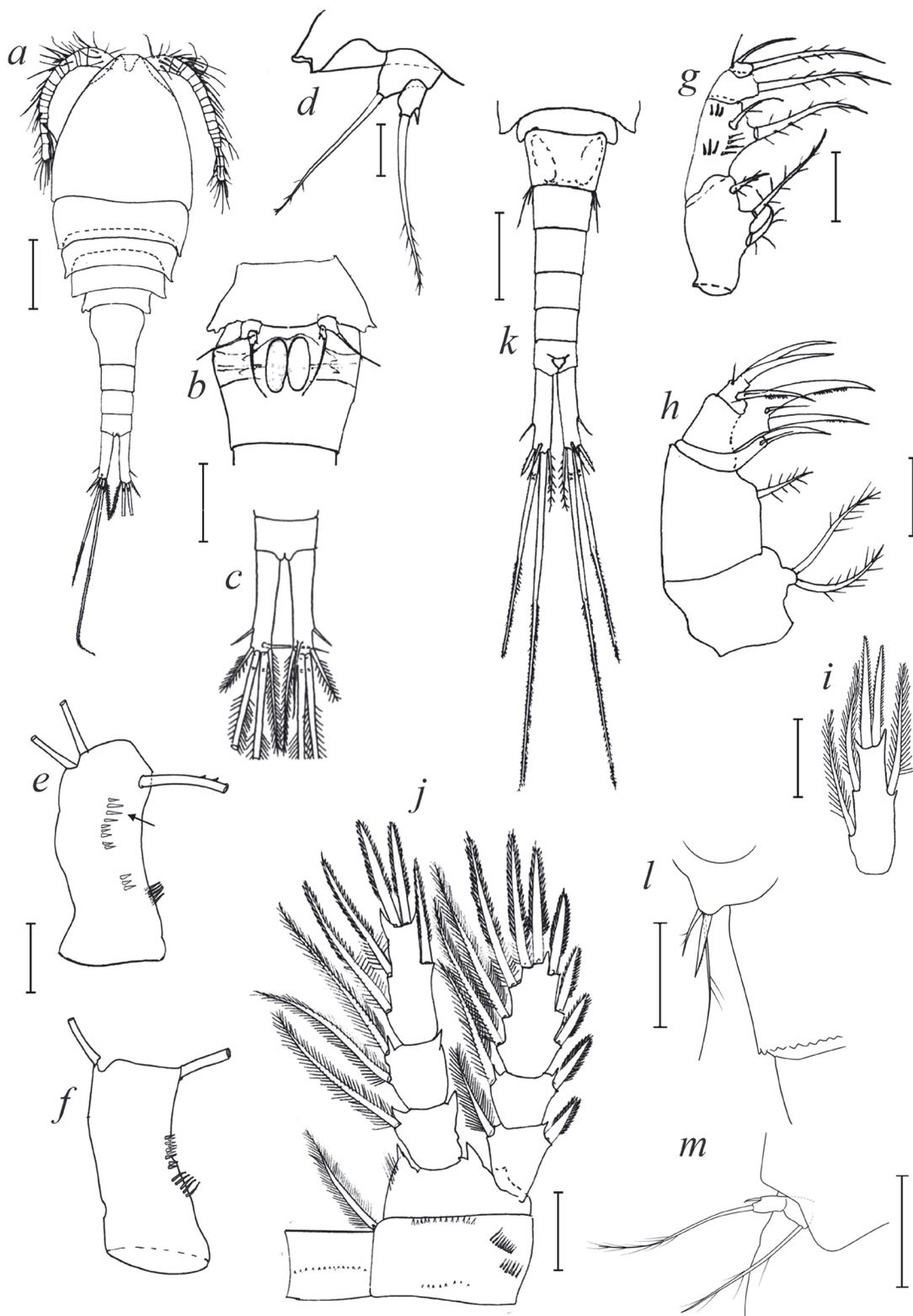
**Дополнительный материал.** США: пруды в Калифорнии и Вашингтоне (Б. Куперман); Канада: пруд в Ватерлоо, Онтарио (К.-Х. Фернандо); Канада: Озеро Пин-Руж, полевая станция Монреальского университета, Квебек, 9 октября 1998 г. (В. Алексеев); Мексика: пруд в Мехико, 12 октября 2009 г. (В. Алексеев); Россия: малая река в дельте Волги, май 1984 г. (В. Алексеев); Россия: небольшое озеро на северо-востоке Чукотки, июнь 1985 г. (П. Крылов); Россия: дельта реки Оби, Западная Сибирь (В. Кузикова); Россия: Посольский залив, Байкал, Центральная Сибирь, 2 июля 1986 г. (В. Алексеев); Россия: рисовые поля, окрестности Краснодара, июль 1987 г. (О. Ферапонова); Россия: озеро в тундре, Чаун, окрестности Магадана, 15 июля 1982 г. (Е. Стрелецкая); Россия: пруд в городе Пушкин Ленинградской области, 28 июня 1997 г. (В. Алексеев); Латвия: Рижский залив, 22 июля 1997 г. (В. Алексеев); Армения: Озеро Севан, 4 июля 1990 г. (В. Алексеев); Украина: пруд в окрестностях Киева, август 2011 г., (В. Монченко); Норвегия: пруд в городском парке, Осло,

23 июня 2009 г. (В. Алексеев); Германия: канал в Ольденбурге, июль 1997 г. (В. Алексеев); Бельгия: пруд в университетском ботаническом саду, Гент, 23 июня 1989 г. (В. Алексеев); Франция: пруд в ботаническом саду Булонь-сюр-Мер, 20 июля 2007 г. (В. Алексеев); Испания: дельта реки Эбро, июнь 2003 г. (М. Миракл); Испания: река Гвадалквивир, Севилья, 4 января 2009 г. (В. Алексеев); Египет: река Нил, Каир, 12 апреля 2003 г. (В. Алексеев).

**О п и с а н и е. С а м к а** (рис. 4a–4j). Тело прозрачное. Длина тела без хвостовых щетинок 1053–1217 мкм. Генитальный сомит удлинённый, расширенный в передней части, закругленный по бокам, соотношение длины и максимальной ширины 1.1. Семяприёмник округлый, верхняя часть заметно больше нижней части. Последних два сомита абдомена слегка короче каудальных ветвей. Анальный сомит с рядом тонких длинных шипиков вдоль заднего края на вентральной стороне и крошечных шипиков на дорсальной стороне; анальная пластинка слегка округлая, слабо выраженная. Отношение длины и ширины каудальных ветвей (рис. 4a, 4b) 4.6–5.3, поверхность ветвей гладкая. Внутренняя щетинка в 1.5–2.1 раза длиннее наружной; латеральная щетинка расположена на уровне последней четверти длины ветвей и примерно равна их ширине. Дорсальная щетинка почти равна или слегка длиннее наружной (1.0–1.2: 1). Соотношение длин каудальных щетинок, начиная с наружной: 1.0/ 5.1–6.1/ 7.5–9.5/ 1.5–2.1.

Антеннулы 17-члениковые, довольно короткие, не достигают дистального края головного сегмента, вооружение как у *A. vernalis*. Антенна состоит из базиподита с двумя медиальными щетинками и одной длинной экзоподитной щетинкой, и трех сегментов эндоподита; вооружение эндоподита как у первого вида; орнаментация базиподита изображена на рис. 4e, 4f. Ротовые конечности как у *A. vernalis*, за исключением большей разницы длин голых щетинок дистального сегмента максиллипеда (рис. 4g).

Плавательные ноги P1–P4 с трехчлениковыми ветвями. Дистальные сегменты экзоподитов плавательных P1–P4 также с изменчивой формулой шипов, от 2/ 3/ 3/ 3 до 3/ 4/ 4/ 4. Внутренняя щетинка базиподита P1 оперена сетулами разной длины, слегка заходит за начало третьего сегмента эндоподита. Дистальный сегмент эндоподита P4 удлинённый, в 2.5–2.9 раза длиннее ширины; из дистальных шипов внутренний слегка длиннее наружного (1.1–1.2: 1) и слегка короче членика (0.8–0.9: 1); прикрепление дистальных наружной и внутренней щетинок находится примерно на одном расстоянии от конца сегмента (индекс уровня 0.9–1.0), эти щетинки не доходят до концов соседних шипов; дистальные щетинки эндо- и экзоподита часто



**Рис. 4.** *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1983). *a-j* – самка; *k-m* – самец; *a* – общий вид; *b* – генитальный сомит и P5; *c* – каудальные ветви; *d, m* – P5; *e* – базиподит A2, фронтально; *f* – базиподит A2, каудально; *g* – максиллипод; *h* – максилла; *i* – P4 Enp3; *j* – P4, каудально, спиновая форма; *k* – абдомен; *l* – P6; *m* – P5. Масштаб, мкм: *a* – 200; *b, c, k* – 100; *g-j, l, m* – 50; *d-f* – 25.

частично модифицированы в шипы (спинозная форма). Длина дистального шипа P4 Exр3 слегка превышает длину сегмента (1.1–1.2: 1); дистальная щетинка слегка заходит за конец соседнего шипа. Межкоксовая пластинка P4 несет ряд зубчиков в средней части на каудальной поверхности; орнаментация коксоподита изображена на рис. 4j.

Редуцированная пятая нога двухчлениковая; базальный членик с длинной наружной щетинкой; дистальный членик довольно короткий и округлый, вооружен длинной апикальной щетинкой и внутренним субапикальным шипом; внутренний шип обычно очень короткий и тонкий (рис. 4g).

С а м е ц (рис. 4k–4m). Длина тела без каудальных щетинок 910–1030 мкм. Длина цефалосомы в 1.3 раза длиннее ширины, максимальная ширина ближе к концу длины. Каудальные ветви в 4.1–4.5 раза длиннее ширины, соотношение длин щетинок примерно соответствует самке. Антеннулы 14-члениковые. Строение ротовых конечностей, плавательных ног и редуцированной пятой ноги в основном подобны самке. Редуцированная шестая нога вооружена довольно слабым внутренним шипом, не заходящим за половину длины следующего абдоминального сомита, средней щетинкой короче шипа и очень длинной внешней щетинкой (соотношение длин: 1/ 0.5–0.8 / 1.9–2.2).

К о м м е н т а р и и. Орнаментация базиподита A2 рода *Acanthocyclops* у некоторых видов может быть изменчива (Stoch et Bruno, 2011). Тем не менее можно отметить определенную закономерность в характере дистальной группы зубчиков на фронтальной стороне (стрелка на рис. 4e). Так, у *A. americanus* зубчики этой группы ориентированы почти перпендикулярно длинной оси сегмента и направлены к латеральной стороне сегмента; в то время как у *A. robustus* эти более плотно расположенные зубчики направлены вперед, к дистальной стороне сегмента. Все известные популяции *A. americanus* как в Северной Америке, так и в местах вселения, являются пелагическими. Это планктонный вид, в отличие от литоральных и придонных *A. vernalis* и *A. robustus*. В известном смысле, именно это отличие и убедило европейских исследователей в том, что в Европе появился новый вселенец. Ранее ни один из известных в Европе видов этого рода планктонную нишу не занимал.

#### *Acanthocyclops orientalis* Borutzky, 1966

С и н о н и м и я: *Acanthocyclops vernalis orientalis* Borutzky, 1966; *Acanthocyclops orientalis* Chang, 2009; *A. magistridussarti* Stoch et Bruno, 2011.

Т и п о в о е м е с т о о б и т а н и я. Николаевская пещера на левом берегу реки Горбуша, в 10 км от села Горбуша, Приморский край, Россия.

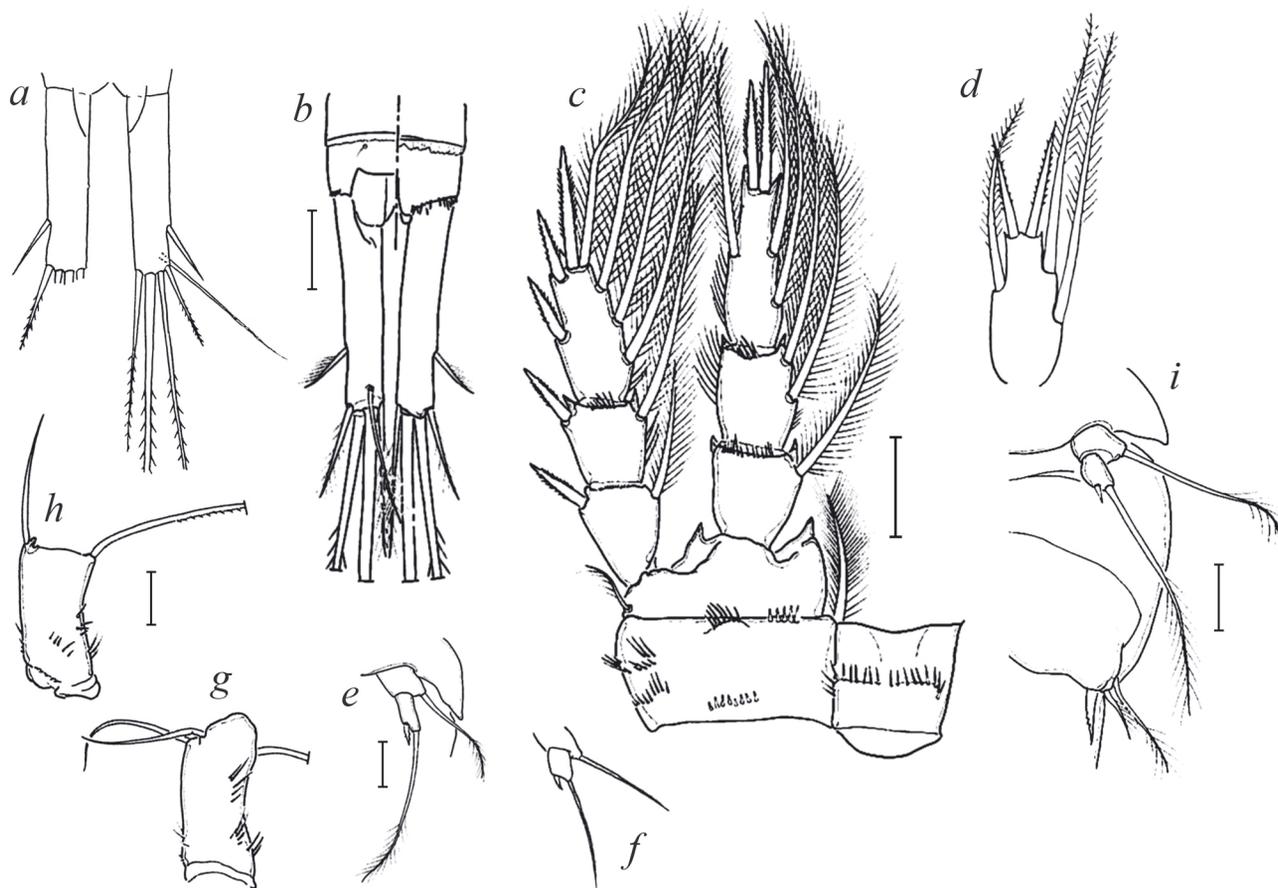
Т и п о в о й м а т е р и а л н е с о х р а н и л с я.

О п и с а н и е. Самка (рис. 5a–5i). Длина тела без хвостовых щетинок 800–1250 мкм, цвет молочно-белый. Цефалоторакс с отношением длины к максимальной ширине около 1.1. Два последних торакальных сомита со слегка выступающими латеральными краями, в меньшей степени, чем у других видов этой группы. Генитальный сомит удлинённый, расширенный в передней части. Семьяприёмник с овальным объёмным передним отделом и небольшим задним. Анальный сомит с рядом тонких длинных шипиков вдоль заднего края на вентральной стороне и крошечных шипиков на дорсальной стороне; анальная пластинка слабо выражена, прямая.

Каудальные ветви (рис. 5a, 5b) в 4.0–5.6 раза длиннее ширины, почти параллельные, без волосков. Латеральная щетинка прикреплена примерно на уровне задней четверти латерального края каудальных ветвей; ее длина превышает ширину каудальных ветвей. Внутренняя каудальная щетинка в 2 (Приморье), 1.7 (Италия) или 1.5 (Южная Корея) раза длиннее наружной; она равна длине каудальных ветвей (Приморье) или короче (0.8: 1, Южная Корея и Италия), оперена волосками. Наружная каудальная щетинка в 2 раза короче каудальных ветвей, довольно тонкая, оперена волосками. Дорсальная щетинка примерно равна по длине внутренней щетинке (Приморье и Южная Корея) или короче ее (Италия). Примерное соотношение длин хвостовых щетинок, начиная с наружной: 1/ 6.3/ 9.6/ 1.5–2.0.

Антеннула 17-сегментная, едва достигает заднего края цефалоторакса. Антенна состоит из базиподита с двумя медиальными щетинками и одной длинной экзоподитной щетинкой, и трех сегментов эндоподита; орнаментация базиподита (Южная Корея) изображена на рис. рис. 5g, 5h. Ротовые конечности соответствуют *A. vernalis* (Италия).

Плавательные ноги P1–P4 двуветвистые с трехчлениковыми эндо- и экзоподитами, с формулой шипов экзоподитов: 2/ 3/ 3/ 3 или 3/ 4/ 4/ 4; все щетинки с нормальным оперением, не модифицированы. Соединительные пластинки P1–P3 несут волоски на фронтальной поверхности и голые каудально. Соединительная пластинка P4 голая фронтально и несет центральный ряд довольно длинных зубчиков каудально. P4 Exр3 (рис. 5c, 5d) удлинённый, примерно в 2.7 раза длиннее ширины; у приморских экземпляров заметно короче, лишь в 2 раза длиннее ширины; из дистальных шипов внутренний слегка длиннее наружного и короче членика; дистальные щетинки заходят за концы соседних шипов (у приморских экземпляров значительно).



**Рис. 5.** *Acanthocyclops orientalis* Borutzky, 1966: *a-h* – самка; *i* – самец; *a, b* – каудальные ветви; *c* – P4, каудально; *d* – P4 Епр3; *e, f* – P5; *g* – базиподит А2, фронтально; *h* – базиподит А2, каудально; *i* – P5 и P6. *a, d, f* – Приморье (по: Борущкий, 1966); *b, c, e, g-i* – Южная Корея (по: Chang, 2009). Масштаб, мкм: *b, c* – 50; *e, g-i* – 25.

Редуцированная нога P5 (рис. 5*e, 5f*) двухчлениковая; проксимальный сегмент вооружен длинной наружной щетинкой. Дистальный сегмент цилиндрический, удлинненный, примерно в 2 раза длиннее ширины; у приморских экземпляров заметно короче; вооружен длинной апикальной щетинкой и коротким субапикальным внутренним шипом.

**С а м е ц** (рис. 5*i*). P6 в виде широкой неотчлененной пластинки, вооружен коротким внутренним шипом, почти равной ему по длине средней щетинкой и в два раза более длинной наружной щетинкой (Италия и Южная Корея).

**Комментарии.** Описание самца и самки приводятся преимущественно по более подробному описанию южно-корейских и итальянских экземпляров, так как первоописание Борущкого было очень кратким. Сведение *A. magistridussarti* в синоним *A. orientalis* выполнено на основании близкого сходства итальянской популяции с южно-корейской, что признают сами авторы (Stoch et Bruno, 2011). Приведенные ими в качестве отличия

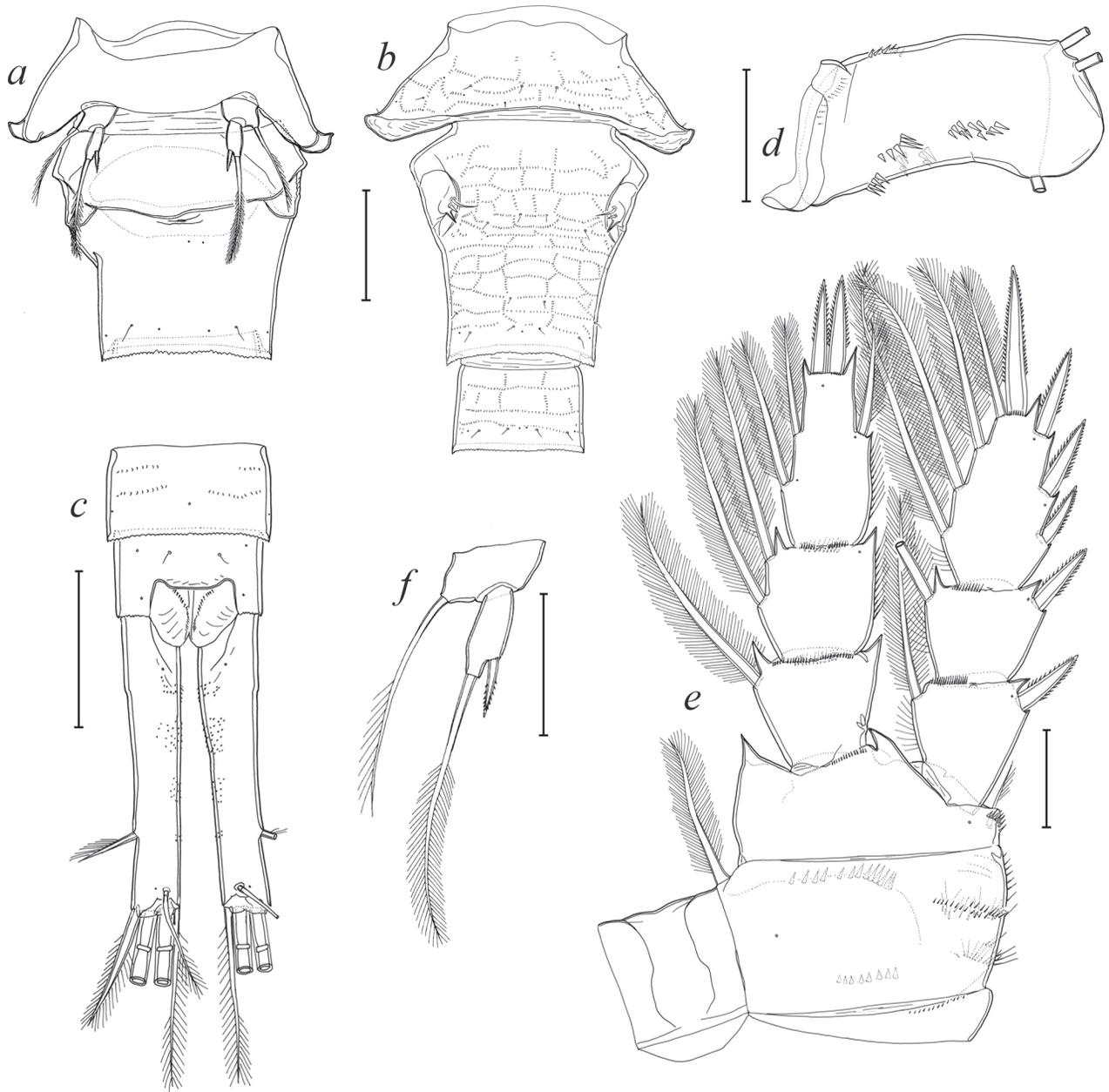
особенности орнаментации базиподита А2 кажутся нам недостаточными из-за высокой варибельности, которая опять же признана самими авторами, описания итальянской формы (Stoch et Bruno, 2011). Вид требует переописания по материалу из типового местообитания, которое, возможно, позволит отделить этот вид от южно-корейской и итальянской форм.

#### *Acanthocyclops europensis* Karanovic et Bláha, 2019

**Синонимия.** *Acanthocyclops europensis* Karanovic et Bláha, 2019

**Типовое место обитания:** лесной водоем, Соуседовице, Чехия (49°13'33.0"N, 13°52'16.5"E).

**Типовой материал.** Голотип – ♀, отпрепарированная, на двух предметных стеклах (WAM C55924) из лесного водоема в Соуседовице, Чехия (типовое место обитания). Паратипы: 27 ♀♀ и 12 ♂♂, отпрепарированные, на отдельном стекле каждый (C55925–63) из типового места обитания (собраны 21 марта 2016); 9 ♀♀,



**Рис. 6.** *Acanthocyclops europensis* Karanovic, Bláha, 2019. Самка: *a* – генитальный сомит, вентрально; *b* – генитальный сомит, дорсально; *c* – каудальные ветви, дорсально; *d* – базиподит A2; *e* – P4; *f* – P5 (по: Karanovic, Bláha, 2019). Масштаб, мкм: *a–c* – 100; *d–f* – 50.

отпрепарированные, на отдельном стекле каждая (C55964–72) из Лезаха, Австрия (временный лесной водоем, 46°59'1.8"N, 12°38'0.4"E, собраны 9 июня 2016); 7 ♀♀ и 5 ♂♂ на одном столике СЭМ (C55973) из типового места обитания; 11 ♀♀ и 5 ♂♂ в двух флаконах (C55974–5) из типового места обитания; 13 ♀♀ в одном флаконе (C55976) из Лезаха, Австрия. Материал помещен в Музей Западной Австралии (WAM).

**О п и с а н и е.** Самка (рис. 6*a–f*). Форма тела и размеры как у *A. vernalis*. Боковые углы последнего торакального сомита слегка оттянуты в стороны и загнуты кпереди. Генитальный сомит (рис. 6*a, b*) стройный, с угловатыми боковыми выростами и многочисленными ямками по поверхности. Семяприёмник с овальным передним отделом, заметно более объемным, чем задний. Анальный сомит с рядом тонких длинных шипиков вдоль заднего края на вентральной стороне и крошечных

шипиков на дорсальной стороне; проктодеум с одиночным рядом сетул с обеих сторон, анальная пластинка слабо выражена, почти прямая.

Каудальные ветви (рис. 6с) стройные, длина примерно в 6 раз превышает ширину, слегка расходящиеся, покрыты крошечными зубчиками. Внутренняя щетинка примерно в 1.4 раза длиннее наружной; дорсальная щетинка слегка короче наружной; длина латеральных щетинок превышает ширину ветви.

Антеннула 17-члениковая, сходная по строению с *A. vernalis*. Антенна состоит из базиподита с двумя медиальными щетинками и одной длинной экзоподитной щетинкой, и трех сегментов эндоподита; орнаментация базиподита изображена на рис. 6d. Ротовые конечности не описаны.

Плавательные ноги P1–P4 с трехчлениковыми ветвями. Членик P4 Epr3 широкий, примерно в 1.9 раз длиннее ширины, несет два апикальных шипа и три щетинки; прикрепление дистальных наружной и внутренней щетинок находится на одном расстоянии от конца членика (индекс уровня примерно 1), эти щетинки не доходят до концов соседних шипов; из дистальных шипов внутренний слегка короче наружного и в два раза короче членика. P4 Epr3 с короткой немодифицированной дистальной щетинкой, не заходящей за конец дистального шипа; длина дистального шипа составляет примерно 0.8 от длины членика (рис. 6e).

Редуцированная пятая нога (рис. 6f) двучлениковая; базальный членик с длинной наружной щетинкой; дистальный членик удлинённый цилиндрический (отношение длины к ширине около 2.5), вооружен длинной апикальной щетинкой и внутренним субапикальным шипом; длина внутреннего шипа меньше длины сегмента.

Шестая пара ног представлена двумя короткими шипиками и одной более длинной щетинкой (рис. 6b).

Самец не описан.

Комментарий. Вид описан очень кратко, многие детали строения нуждаются в уточнении. Тем не менее указанные автором признаки позволяют отличить его от *A. vernalis*. Возможно, что, подобно *A. robustus* и *A. americanus*, характер зубчиков дистальной группы на фронтальной стороне базиподита A2 позволит дополнительно помочь в различении *A. vernalis* и *A. europensis*. Так, у *A. vernalis* эти зубчики более редкие и направлены к латеральной стороне сегмента, а у *A. europensis* эти зубчики расположены в несколько рядов и направлены к дистальному краю. Тем не менее необходимо с осторожностью использовать этот признак до появления более подробного описания *A. europensis* и изучения внутри- и межвидовой изменчивости.

*Acanthocyclops borutzkyi* Chaban et Alekseev sp. n.

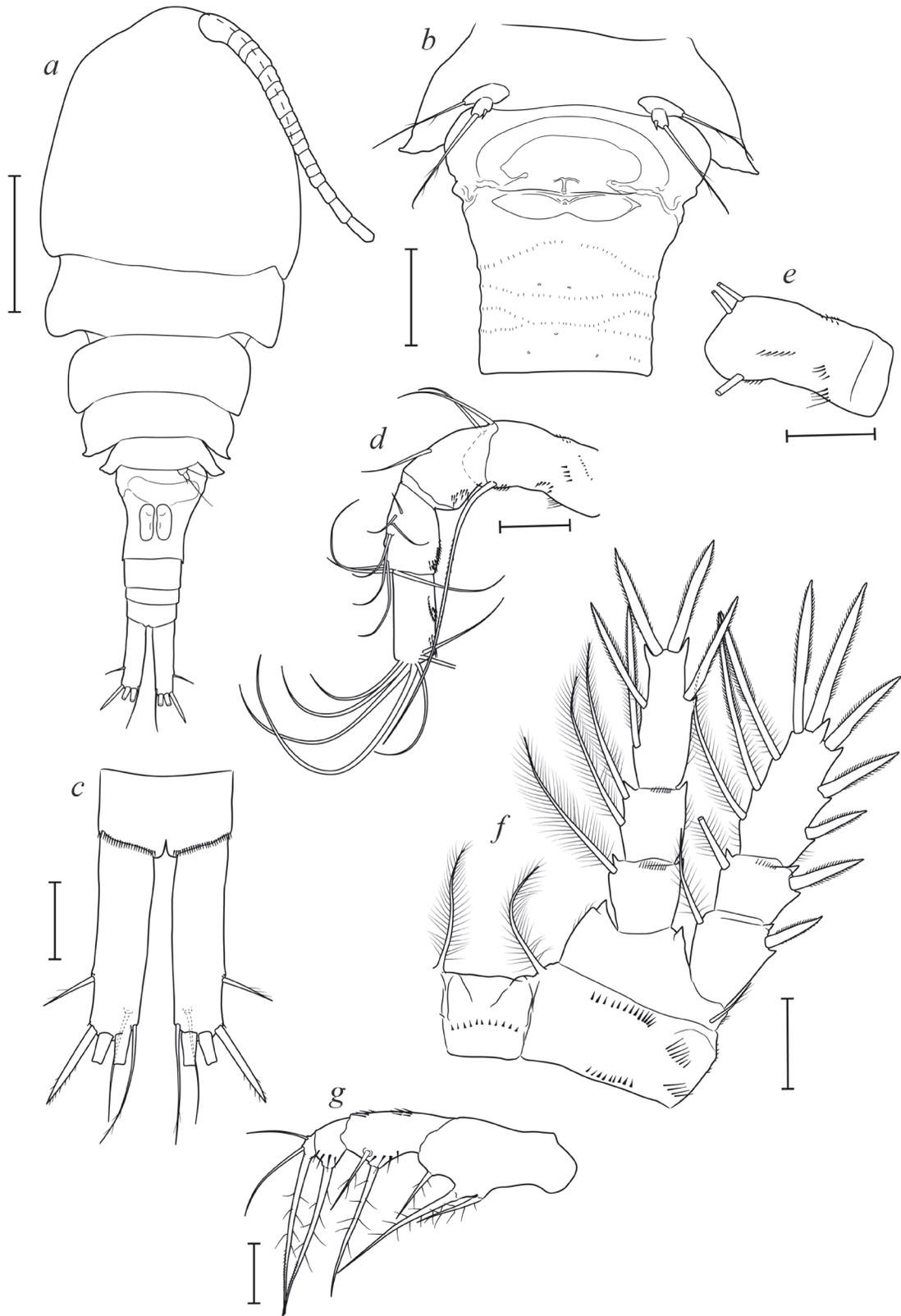
Типовое место обитания: оз. Верхнее, литораль, парк им. Ю.А. Гагарина, Южно-Сахалинск, о-в Сахалин, Россия (46°57'59.5"N, 142°45'16.5"E).

Типовой материал. Голотип – ♀, отпрепарированная, постоянный препарат № 55610; паратипы – 1 ♀ и 1 ♂, отпрепарированные, № 55611A и № 55611B; собраны 19.7.2022; помещены в Федеральную Коллекцию Зоологического Института РАН, Санкт-Петербург, Россия.

Дополнительный материал. Небольшое безымянное озеро близ г. Оха, 1 ♀ (53°38'55.4"N, 142°58'34.3"E); река Имчин, 2 ♀ и 1 ♂ (51°47'53.2"N, 143°07'30.0"E).

Описание. Самка (рис. 7; 8a–8i). Длина тела без хвостовых щетинок 850–1070 мкм. Габитус довольно коренастый (рис. 7a), с максимальной шириной в районе дистального края цефалоторакса. Цефалоторакс с отношением длины к максимальной ширине около 1. Два последних торакальных сомита с заостренными слегка загибающимися вперед латеральными выступами. Генитальный сомит удлинённый, расширенный в передней части, закругленный по бокам, соотношение длины и максимальной ширины 1.1–1.3. Семяприёмник состоит из крупного объемного округлого переднего отдела и меньшего по объему заднего отдела (рис. 7b). Гиалиновая кайма вдоль нижних краев абдоминальных сомитов изрезана на зубцы. Анальный сомит с мелкими тонкими зубчиками вдоль почти всего заднего края, более длинными на вентральной стороне; анальная пластинка слабо выражена, почти прямая. Каудальные ветви (рис. 7c) в 4.3–4.7 раза длиннее ширины, почти параллельные или слегка расходящиеся. Латеральная щетинка оперена несколькими волосками, прикреплена примерно на уровне задней четверти латерального края каудальных ветвей; ее длина слегка превышает ширину каудальных ветвей. Толстая наружная шипообразная щетинка в дистальной части оперена редкими короткими сетулами; в месте прикрепления имеются зубчики; отношение ее длины к длине каудальных ветвей 0.3–0.4: 1. Внутренняя щетинка в 1.2–1.4 раза длиннее наружной и в 0.5–0.6 раза короче каудальных ветвей. Дорсальная щетинка в 1.1–1.3 раза длиннее наружной. Соотношение длин каудальных щетинок, начиная с наружной: 1.0/ 5.7–6.0/ 9.7–10.1/ 1.2–1.4 (центральные щетинки были не обломаны лишь у одного экземпляра).

Антеннула 17-сегментная, едва достигает заднего края цефалоторакса. Вооружение сегментов A1, начиная с первого: 8/ 4/ 2/ 6/ 4/ 2/ 2/ 1/ 1/ 0/ 1/ 1+ae/ 0/ 1/ 2/ 2+ae/ 7+ae; первый сегмент



**Рис. 7.** *Acanthocyclops borutzkyi* Chaban, Alekseev sp. n. Самка: *a* – габитус; *b* – генитальный сегмент и P5; *c* – каудальные ветви, вентрально; *d* – A2, каудально; *e* – базиподит A2, фронтально; *f* – P4; *g* – максиллипод. Масштаб, мкм: *a* – 200; *b–f* – 50; *g* – 25.

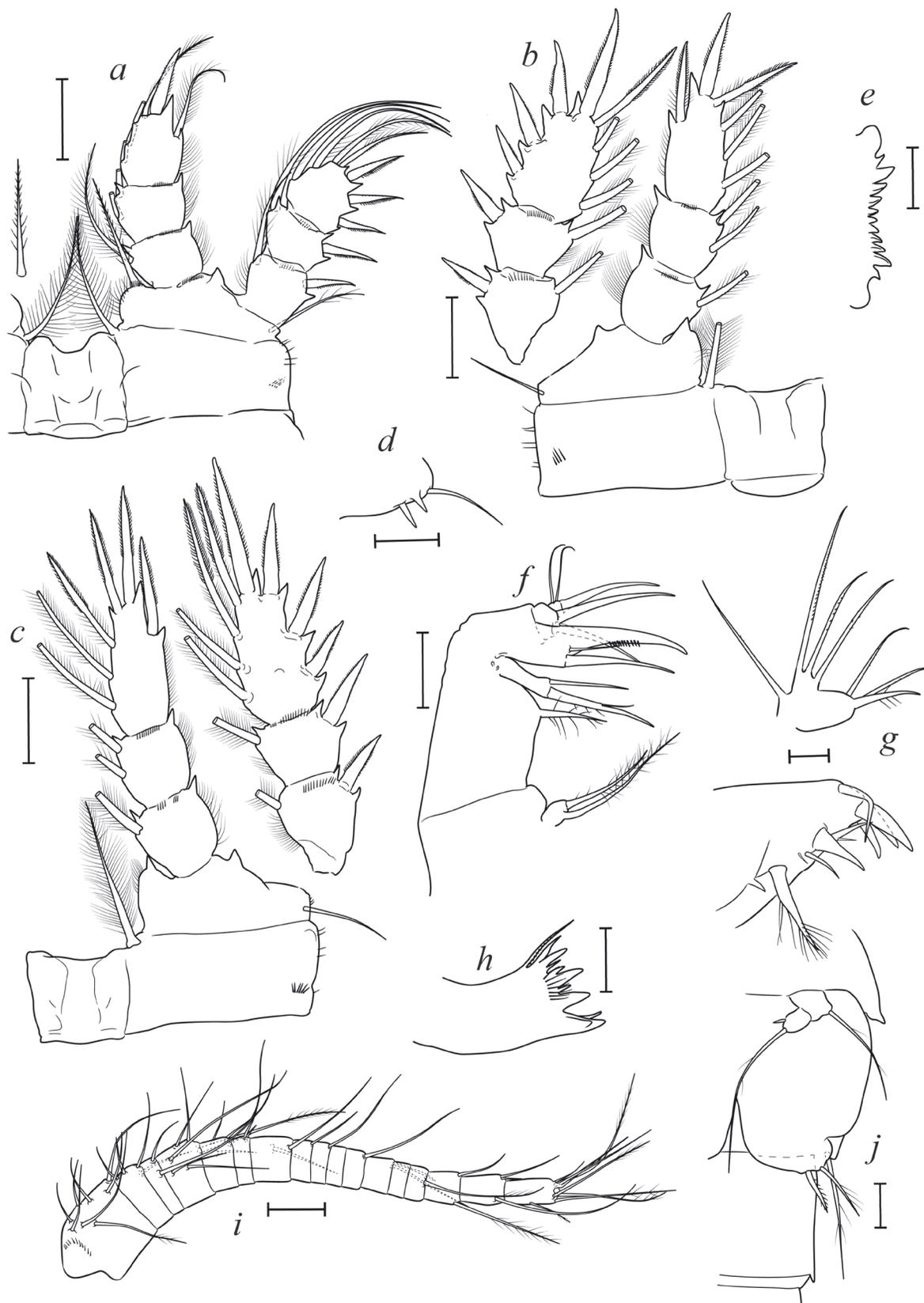


Рис. 8. *Acanthocyclops borutzkyi* Chaban, Alekseev sp. n. Самка: *a* – P1, *b* – P2, *c* – P3, *d* – P6, *e* – верхняя губа, *f* – P4, *g* – максиллула, *h* – мандибула, *i* – антеннула. Самец: *j* – P5 и P6. Масштаб, мкм: *a, b, c, f, i* – 50; *d, e, g, h, j* – 20.

с рядом зубчиков (рис. 8i). Эстетаск на 12-м сегменте антеннулы доходит примерно до проксимальной четверти 15-го сегмента. Антенна состоит из базиподита с двумя медиальными щетинками и одной длинной экзоподитной щетинкой, и трех сегментов эндоподита; вооруженных, начиная с первого: 1, 9, 7 щетинками (рис. 7d). Орнаментация базиподита изображена на рис. 7d, 7e. Верхняя губа представлена крупной пластинкой, свободный край которой несет крупные тупые зубцы между округлыми боковыми выступами (рис. 8e). Мандибула представлена длинной пластинкой с пальпом, вооруженным двумя длинными оперенными и одной короткой голой щетинками; ее гнатобаза несет группу длинных спикул, оперенную щетинку и тупые зубцы различного размера (рис. 8h). Максиллула имеет типичное циклопидное строение; поверхность пальпа гладкая, щетинки пальпа с короткими волосками (рис. 8g). Максиллипед (рис. 7g) 4-сегментный; вооружение сегментов, начиная с проксимального: 3/2/1/3; второй сегмент орнаментирован двумя латеральными рядами и одной медиальной группой длинных сетул; третий сегмент несет на своей поверхности одну медиальную группу длинных сетул. Максилла 5-сегментная, типичного для семейства строения; поверхности всех сегментов лишены орнаментации; неотчлененный когтевидный шип несет ряд из 8–13 зубцов (рис. 8f).

Плавательные ноги P1–P4 (рис. 7f; 8a–8c) двуветвистые с трехчлениковыми эндо- и экзоподитами; дистальные экзоподиты с формулой шипов: 3/4/ 4/ 4, щетинок: 4/ 4/ 4/ 4; дистальные эндоподиты с формулой шипов: 1/ 1/ 1/ 2, щетинок: 5/ 5/ 5/ 3. Щетинки дистальных сегментов плавательных ног P2–P4 модифицированы – оперены вместо тонких волосков короткими жесткими сетулами подобно шипам. Внутренний шип базиподита P1 оперен неоднородно – несколькими длинными сетулами проксимально и в два раза более короткими сетулами дистально; этот шип слегка заходит за дистальный край Epr2. Межкоксовые пластинки P1–P4 фронтально лишены орнаментации; каудальная поверхность только у P4 несет центральный ряд зубчиков. Внутренние выросты базиподитов P1–P4 несут густые длинные волоски. Орнаментация коксоподита P4 изображена на рис. 7f; внутренняя щетинка коксоподита P4 равномерно покрыта длинными густыми волосками и заходит за дистальный край внутреннего выроста базиподита. P4 Epr3 в 2.0–2.5 раза длиннее ширины; из дистальных шипов внутренний слегка короче наружного (0.95–0.99: 1) и короче членика (0.8: 1); дистальные шипообразные щетинки прикреплены примерно на одном уровне (индекс уровня 0.9–1.0) и не достигают концов соседних шипов. Дистальный шип P4 Epr3 слегка длиннее членика

(1.1–1.2: 1), а также и соседней с ним дистальной шипообразной щетинки (1.1–1.2: 1) (рис. 7f).

Редуцированная нога P5 (рис. 7b) двухчлениковая; проксимальный сегмент вооружен длинной наружной щетинкой; дистальный сегмент цилиндрический, длиннее ширины, вооружен длинной апикальной щетинкой и коротким субапикальным внутренним шипом. Внутренний шип примерно в 2 раза короче дистального членика; апикальная щетинка длиннее наружной в 1.1–1.6 раза. Рудиментная нога P6 представлена небольшой пластинкой, вооруженной двумя короткими шипами и более длинной наружной щетинкой (рис. 8d).

С а м е ц (рис. 8j). Длина тела 730–815 мкм. Габитус короче и стройнее, чем у самки. Два последних торакальных сомита без заостренных загибающихся вперед выступов. Каудальные ветви в 3.8–3.9 раза длиннее ширины, параллельные; каудальные щетинки подобны самке. Антеннулы 14-сегментные. Плавательные ноги схожего с самкой строения, но P4 Epr3 слегка короче, чем у самки, в 2.3 раза длиннее ширины; в отличие от самки внутренний шип длиннее наружного шипа (1.1: 1) и примерно равен членику; дистальные эндо- и экзоподитные щетинки также модифицированы; орнаментация межкоксовой пластинки и коксы P4 как у самки. P5 в целом как у самки, но дистальный членик более короткий и округлый, и внутренний шипик относительно короче, чем у самки. P6 в виде широкой неотчлененной пластинки вооружен толстым внутренним шипом и двумя более длинными оперенными щетинками; соотношение их длин, начиная с внутреннего шипа: 1/1.1–1.3/2.2–2.4.

К о м м е н т а р и й. Вид, найденный на Сахалине, будучи морфологически близким к *A. americanus*, в отличие от него является сугубо литоральным видом и нигде не доминирует в пелагическом сообществе.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Систематическое положение представителей группы *vernalis-robustus*, населяющих Палеарктику, претерпело в XX веке довольно серьезные таксономические пертурбации, как оказалось связанные с проникновением из Северной Америки в Палеарктику в начале XX века инвазийного вида этой группы *A. americanus*. Этот вид был отмечен впервые в Великобритании и охарактеризован как вселенец из Америки. Судя по последующим находкам, он довольно быстро распространился по Европе, в том числе проник в типовое место обитания близкородственного и морфологически близкого ему нативного палеарктического вида *A. robustus*, которого он быстро вытеснил.

Морфологическое сходство двух этих видов привело известного систематика профессора Кифера к мысли посетить Норвегию и собрать там, как он рассчитывал, типовой материал вида Сарса. Судя по рисункам Кифера, к тому моменту в озере еще обитали оба вида. На этом основании классик систематики копепод ошибочно отождествил евразийский и американский виды. Авторитет Кифера был настолько велик, что наименование американского вида почти повсеместно, включая страны Америки, было замещено европейским. Единственным исключением стали страны бывшего СССР, где вселенца продолжали регистрировать под прежним названием, опираясь на определители Рылова и Монченко, что позволило лучше проследить скорость и направление расселения американского вида (Монаков, 1968; Монченко, 1974; Вьюшкова, Кузнецова, 1974; и др.). При морфологической близости сугубо планктонный американский вид существенно отличался от нативных литоральных видов по экологии, что по мере расселения вселенца в Европе было быстро замечено. Систематиками были предприняты несколько попыток их разделения. Впервые это сделал болгарский копеподолог Траян Петковский. Вселенца, активно заселившего малые озера юга Европы и доминировавшего в летнем зоопланктоне высокотрофных озер, этот автор описал как *A. robustus forma limnetica* Petkovski 1975. Позднее более радикальные действия предприняли И. Мирабдуллаев и Д. Дефайе, переописавшие вселенца в озера Франции как новый для науки вид *A. trajani*, а спустя короткое время ошибочно переописали *A. robustus* под новым названием *A. einsle* (Mirabdullayev et Defaye, 2002, 2004).

Для исправления новосозданного хаоса были объединены усилия международного коллектива систематиков из четырех стран с двух континентов и были применены методы молекулярной генетики (Miracle et al., 2013). Из типовых мест обитания были собраны подробно описанные здесь представители ранее известных европейских видов (*A. vernalis* из пруда в Петергофе, Россия, *A. robustus* из озера близ Осло в Норвегии). В дополнение к ним в молекулярно-генетическом тесте участвовали и вновь описанные таксоны указанных авторов, собранные из типовых мест обитания, а также взятые из Genbank. Для сравнения с американским вселенцем профессор Стенли Додсон незадолго до своей трагической гибели прислал нам пробу зоопланктона из водоемов в штате Висконсин, США (типовой водоем для *A. americanus*, на котором работал в свое время Марш) и из некоторых других водоемов на юге США (штат Аризона). Проба из Висконсина содержала большое количество половозрелых особей рода *Acanthocyclops*, которые относились к одному виду и соответствовали описанию Марша (Marsh, 1893), что позволило определить их как

*A. americanus*. Проведенное в университете Валенсии (Испания) молекулярно-генетическое сравнение образцов внесло определенную ясность в этот вопрос (рис. 9). Из популяции в Висконсине *A. americanus* была отобрана типовая серия, был выделен и описан неотип, а *A. trajani* — признан младшим синонимом. Аналогичная ситуация получилась с другим, описанным этими авторами видом, — *A. einsle*, который оказался синонимом *A. robustus*. Молекулярно-генетические и морфологические исследования этой группы видов, проведенные позднее другими авторами, подтвердили эти результаты (Karanovic et Bláha, 2019). Дальнейшее использование этих младших синонимов затрудняет формирование объективного представления о биоразнообразии Палеарктики.

Проведенный Карановичем и Блаха молекулярно-генетический анализ материала из Южной Европы выявил наряду с тремя валидными видами *A. vernalis*, *A. robustus* и *A. americanus* еще один валидный новый таксон, который отличается от вышерассмотренных форм и который назван авторами *A. europensis*. К сожалению, морфологическое описание было очень кратким, и мы включили его в определительный ключ с некоторой осторожностью, указывая, что этот вид должен быть переописан более подробно. По геному и морфологически он сближается с традиционным *A. vernalis* и имеет ряд сходных с ним признаков, в том числе такой важный и достаточно стабильный, как угловатые выросты по бокам генитального сегмента самки. В то же время по некоторым морфологическим признакам, и что главное — по результатам молекулярно-генетического анализа, эти виды-двойники могут быть разведены (Karanovic et Bláha, 2019). К числу таких морфологических признаков относятся относительно более короткие дистальные шипы и дистальный членик эндоподита четвертой пары плавательных ног. К настоящему времени представители *A. europensis* были найдены в пределах довольно узкого ареала в водоемах юга Чехии и юга Австрии (водосбор реки Дунай). Однако, учитывая большое сходство его с видом-двойником, необходимо после более детального описания *A. europensis* пересмотреть прежние определения *A. vernalis*, прежде всего из Южной части его ареала, с тем, чтобы уточнить подлинный ареал каждого из этих видов.

Описанный в данной статье *Acanthocyclops borutzkyi* sp. n. найден пока только в водоемах Сахалина. Как и некоторые другие представители фауны континентальных циклопид Тихоокеанского региона, он по своим признакам сближается с родственными формами из Северной Америки, в том числе по ряду черт этот вид сходен с инвазийным видом *A. americanus*, но тем не менее убедительно отличается от него рядом черт, к которым относятся строение

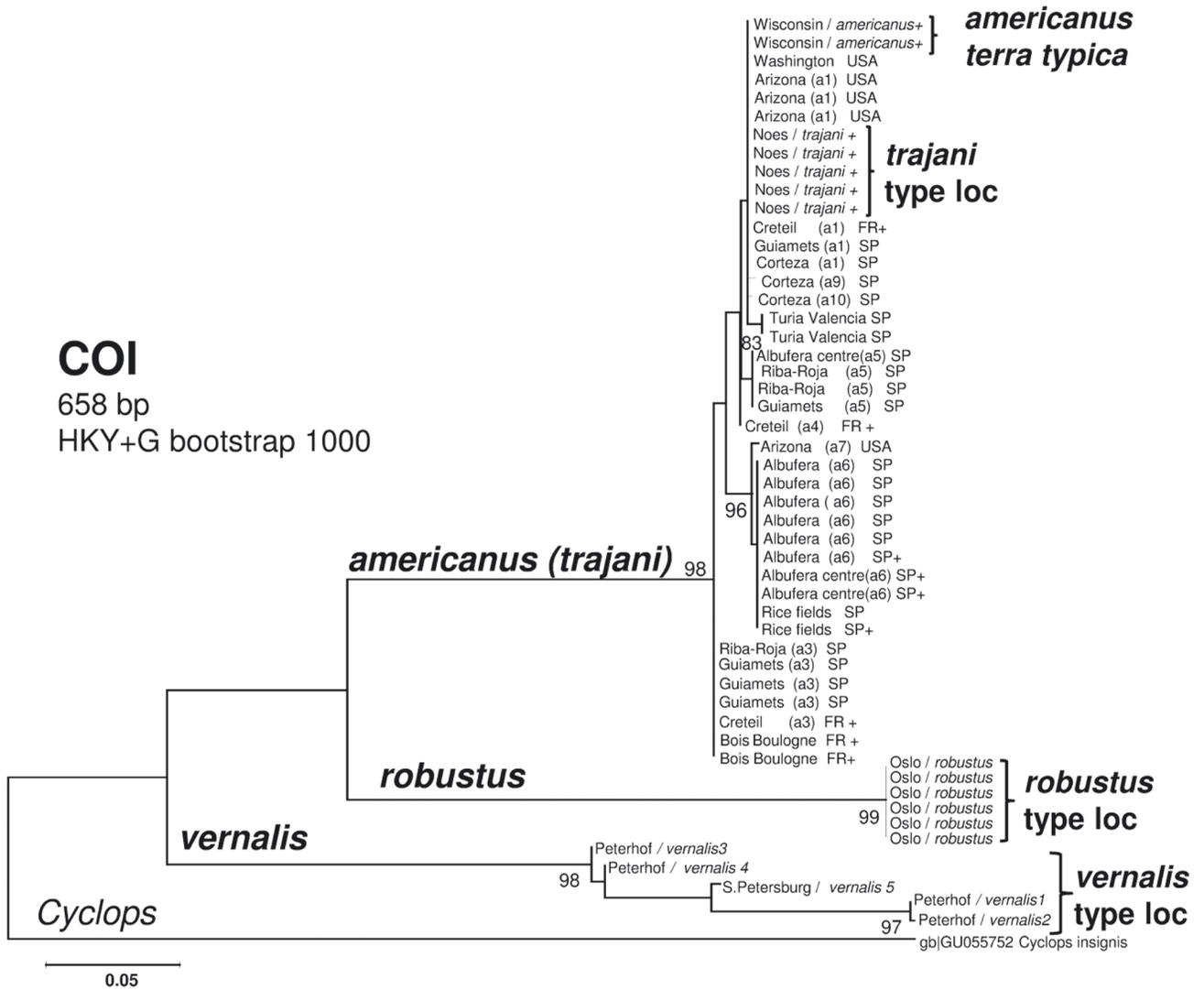


Рис. 9. Филогенетические взаимоотношения *A. americanus*, *A. robustus* и *A. vernalis*, основанные на анализе максимального правдоподобия митохондриальных COI последовательностей (по: Miracle et al., 2013).

дистального сегмента эндоподита P4, более короткая внутренняя щетинка каудальных ветвей, более мощный наружный каудальный шип, более длинные дистальные щетинки максиллипеда и направление фронтальных зубчиков базиподита A2 к дистальной, а не латеральной стороне сегмента. Представляет также интерес присутствие на базиподите A2 характерной группы шипиков у основания экзоподитной щетинки; эту группу иногда упоминают в качестве важного признака при разделении некоторых форм *Acanthocyclops*, однако с учетом сильной варибельности ornamentации A2 у этого рода, само по себе наличие той или иной группы зубчиков не имеет большой таксономической значимости. Большая варибельность в появлении в том числе и этой группы сетул на базиподите A2 продемонстрирована в работе с описанием итальянских

популяций *A. magistridussarti*, синонимизированного нами с *A. orientalis* (Stoch et Bruno, 2011).

Таким образом, в современной фауне Палеарктике валидными можно считать в настоящий момент шесть таксонов группы *vernalis-robustus*. Для облегчения видовой идентификации представителей этой группы предлагается определительный ключ.

Ключ для определения видов группы *vernalis-robustus* Палеарктики

- 1 Латеральные края генитального сомита заостряются в верхней части в треугольные выросты; внутренний шип P4 Enp3 короче наружного шипа. ....2
- Латеральные края генитального сомита округлые, без треугольных выростов; внутренний шип

P4 Eпp3 длиннее наружного шипа, слегка короче или они почти равны.....3

2 P4 Eпp3 с очень короткими дистальными шипами, составляющими около половины длины членика.....*Acanthocyclops europensis* Karanovic et Bláha, 2019

– P4 Eпp3 с более длинными дистальными шипами, составляющими более половины длины членика.....*Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853)

3 Одна или обе дистальные щетинки P4 Eпp3 заходят за концы соседних шипов.....*Acanthocyclops orientalis* Borutzky, 1966

– Ни одна из дистальных щетинок P4 Eпp3 не заходит за концы соседних шипов.....4

4 P4 Eпp3 с дистальной наружной щетинкой, прикрепленной значительно выше дистальной внутренней (индекс уровня 0.5–0.7); P6 самца с длинным внутренним шипом, заходящим за 3/4 длины следующего абдоминального сомита и почти равным по длине наружной щетинке.....*Acanthocyclops robustus* (G.O. Sars, 1863)

– P4 Eпp3 с дистальной наружной щетинкой, прикрепленной почти на одном уровне с дистальной внутренней (индекс уровня 0.9–1.0); P6 самца с довольно коротким внутренним шипом, не заходящим за половину длины следующего абдоминального сомита и почти вдвое короче наружной щетинки.....5

5 Внутренний шип P4 Eпp3 слегка короче наружного или почти равен ему; наружный каудальный шип в своей проксимальной половине голый и равномерно толстый, начинает сужаться лишь в дистальной половине; базиподит A2 (рис. 7d, 7e) с группой шипиков близ экзоподитной щетинки; зубчики среднего ряда базиподита A2 направлены к дистальной стороне; внутренний шип P6 самца короче средней щетинки.....*Acanthocyclops borutzkyi* Chaban et Alekseev sp. n.

– Внутренний шип P4 Eпp3 длиннее наружного; наружный каудальный шип начинает сужаться начиная от своего основания, поэтому выглядит более тонким и острым; базиподит A2 (рис. 4e, 4f) без группы шипиков близ экзоподитной щетинки; зубчики среднего ряда базиподита A2 (см. рис. 4e, стрелка) направлены к латеральной стороне (перпендикулярно длинной оси сегмента); внутренний шип P6 самца длиннее средней щетинки.....*Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1892)

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современная фауна Палеарктики в настоящее время имеет в своем составе шесть видов рода *Acanthocyclops* группы *vernalis-robustus*. Нативный

вид *A. robustus* имеет наиболее широкое распространение, охватывающее, по-видимому, всю Палеарктику. Недавно описанный *A. europensis* встречен пока только в водоемах юга Европы (Чехия, Австрия), но ареал возможно шире, поскольку он морфологически очень близок к *A. vernalis*. *A. orientalis* обитает в подземных водах юга Европы (Италия) и восточной части Палеарктики (Приморье и Южная Корея). *Acanthocyclops borutzkyi* sp. n. пока отмечен только в водоемах Дальнего Востока (о-в Сахалин).

Инвазийный вид из Северной Америки, *A. americanus*, в настоящее время широко распространён в пелагиали водоемов Европы, значительной части Западной и Центральной Сибири, а также Северной Африки. В литоральной части водоемов этот вид представлен спиной формой. *A. trajani* является младшим синонимом для американского вселенца *A. americanus*, и *A. einslei* является младшим синонимом для *A. robustus*, что подтверждено молекулярно-генетическим и морфологическим анализами; следовательно, эти младшие синонимы не являются валидными таксонами.

В фауне Сахалина описан новый для науки вид, близкий по ряду признаков представителю американской фауны, инвазийному виду *A. americanus*, расселяющемуся в Палеарктике.

Большинство указаний (если не все) на *A. robustus* в Северной Америке, а также указания для пелагических популяций в Евразии скорее всего относятся к спиной форме *A. americanus* и должны быть пересмотрены.

## БЛАГОДАРНОСТИ

В работе была использована Федеральная коллекция Зоологического института РАН. Выражаем благодарность коллегам и соавторам, участвовавшим в ревизии отдельных элементов рассматриваемой группы, а именно: проф. М. Миракле, проф. Э. Винсенте, проф. В.И. Монченко. Благодарим проф. С. Додсона за предоставленный материал по *A. americanus*.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке гос. задания № 122031100274-7. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.Р., 1995. Cyclopoidea // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. СПб.: Зоол. ин-т РАН. С. 109–119.
- Боруцкий Е., 1966. Соперода пещер Приморского Края // Зоологический журнал. Т. 45. С. 770–772.
- Вежновец В.В., 2005. Ракообразные (Cladocera, Соперода) в водных экосистемах Беларуси. Каталог. Опред. таб. Мн.: Бел. наука. 150 с.
- Вьюшкова В.П., Кузнецова В.И., 1974. Распространение *Acanthocyclops americanus* (Соперода) в СССР // Зоологический журнал. Т. 53. № 12. С. 1873–1875.
- Монаков А.В., 1968. Фауна циклопид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Труды ИБВВ АН СССР. № 17. С. 33–40.
- Монченко В.И., 1974. Челюстноротые циклопообразные. Циклопы (Cyclopidae). Фауна Украины. Т. 27. Киев: Наукова думка. 452 с.
- Рылов В.М., 1948. Фауна СССР. Ракообразные. Cyclopoidea пресных вод. Т. 3. № 3. М.–Л.: АН СССР. 318 с.
- Семенова А.С., Мирабдуллаев И.М., Шевелева Н.Г., Подшивалина В.Н., 2023. Первая находка *Acanthocyclops trajani* (Соперода, Cyclopidae) в Вислинском заливе Балтийского моря // Биология внутренних вод. № 5. С. 626–641.
- Alekseev V.R., 2021. Confusing invader: *Acanthocyclops americanus* (Copepoda: Cyclopoidea) and its biological, anthropogenic and climate-dependent mechanisms of rapid distribution in Eurasia // Water. V. 13. № 10. P. 1423.
- Alekseev V.R., Miracle M.R., Sahuquillo M., Vicente E., 2021. Redescription of *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853) and *Acanthocyclops robustus* (Sars, 1863) from neotypes, with special reference to their distinction from *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1892) and its invasion of Eurasia // Limnetica. V. 40. № 1. P. 57–78.
- Bláha M., Hulák M., Slouková J., Těšitel J., 2010. Molecular and morphological patterns across *Acanthocyclops vernalis-robustus* species complex (Copepoda, Cyclopoidea) // Zoologica Scripta. V. 39. № 3. P. 259–268.
- Chang C.Y., 2009. Illustrated encyclopedia of fauna & flora of Korea. V. 42. Inland-water Copepoda. Jeonghaeng-sa, Ministry of Education, Seoul, South Korea. 687 p.
- Dodson S., 1994. Morphological analysis of Wisconsin (USA) species of the *Acanthocyclops vernalis* group (Copepoda: Cyclopoidea) // J. Crust. Biol. V. 14. № 1. P. 113–131.
- Dussart B.H., 1969. Les Copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale. T. II: Cyclopoïdes et Biologie. N. Boubée et Cie, Paris, France. 292 p.
- Dussart B.H., Defaye D., 2006. World directory of Crustacea Copepoda of Inland Waters. II—Cyclopiformes. Leiden: Backhuys Publishers. 354 p.
- Einsle U., 1996. Copepoda: Cyclopoidea. Genera *Cyclops*, *Megacyclops*, *Acanthocyclops*. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. SPB Academic Publishing bv. 82 p.
- Fischer S., 1853. Beiträge zur Kenntnis der in der Umgegend von St. Petersburg sich findenden Cyclopiden (Fortsetzung) // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. V. 26. № 1. P. 74–100.
- Gurney R., 1933. British Fresh-water Copepoda. III. The classification of the Cyclopoidea and the parasitic forms derived from them. Ray Society, London. 384 p.
- Karanovic T., Bláha M., 2019. Taming extreme morphological variability through coupling of molecular phylogeny and quantitative phenotype analysis as a new avenue for taxonomy // Scientific Reports. V. 9. № 1. P. 2429.
- Kiefer F., 1929. Crustacea Copepoda. II. Cyclopoidea Gnathostoma. Das Tierreich, Berlin und Leipzig. V. 53. 102 p.
- Kiefer F., 1978. Freilebende Copepoda // Die Binnengewässer. Einzeldarstellungen aus der Limnologie und ihren Nachbargebieten. Das Zooplankton der Binnengewässer. 2. Teil. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung: Stuttgart, Germany. P. 1–343.
- Lilljeborg W., 1901. Synopsis specierum huc usque in Suecia observatarum generis Cyclopis, sive Bidrag till en Öfversigt af de inom Sverige iaktagna Arterna af Släktet Cyclops. Kungliga Svenska Vetensk-Akademiens Handlingar, New Series. V. 35. № 4. 118 p.
- Lowndes A.G., 1928. The result of breeding experiments and other observations on *Cyclops vernalis* Fischer and *Cyclops robustus*, G.O. Sars // Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. V. 21. № 3/4. P. 171–188.
- Margalef R., 1953. Los Crustáceos de las aguas continentales ibéricas. Biología de las Aguas Continentales, Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid. V. 10. 243 p.
- Marsh C.D., 1893. On the Cyclopidae and Calanidae of central Wisconsin // Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts, and Letters. V. 9. P. 189–224.
- Mercado-Salas N.F., Álvarez-Silva C., 2013. A new *Acanthocyclops* Kiefer, 1927 (Cyclopoidea: Cyclopinae) from an ecological reserve in Mexico City // Journal of Natural History. V. 47. № 5–12. P. 499–515.
- Mirabdullayev I.M., Defaye D., 2002. On the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* species complex (Copepoda, Cyclopidae) 1. *Acanthocyclops robustus*

- (G.O. Sars, 1863) and *Acanthocyclops trajani* n. sp. // Selevinia. № 1–4. P. 7–20.
- Mirabdullayev I.M., Defaye D., 2004. On the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* species complex (Copepoda, Cyclopidae): *Acanthocyclops brevispinosus* and *A. einslei* sp. n. // Vestnik Zoologii. V. 38. № 5. P. 27–37.
- Miracle M.R., Alekseev V., Monchenko V., Sentandreu V., Vicente E., 2013. Molecular-genetic-based contribution to the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* group // Journal of Natural History. V. 47. № 5–12. P. 863–888.
- Pesta O., 1928. Krebstiere oder Crustacea. I: Ruderfüßer oder Copepoda (1. Calanoida, 2. Cyclopoida) (3. Ordnung). Die Tierwelt Deutschlands und der Angrenzenden Meeresteile nach Ihren Merkmalen und nach Ihrer Lebensweise. Fischer, Jena. V. 9. 136 p.
- Petkovski T.K., 1954. Beitrag zur Kenntnis der jugoslawischen Cyclopiden // Acta Mus. Macedonici Sci. Nat. V. 2. P. 1–31.
- Petkovski T.K., 1975. Revision von *Acanthocyclops*-formen der *vernalis*-Gruppe aus Jugoslawien (Crustacea, Copepoda) // Acta Mus. Macadonici Sci. Nat. V. 14. P. 93–142.
- Rybak J.I., Błędzki L.A., 2010. Słodkowodne skorupiaki planktonowe. Klucz do oznaczania gatunków. Warsaw University Press, Warsaw. 366 p.
- Sars G.O., 1863. Oversigt af de indenlandske Ferskvand-copepoder // Forhandlinger i Videnskabs-Selskabet i Christiania. Aar 1862. P. 212–262.
- Stoch F., Bruno M.C., 2011. *Acanthocyclops magistridussarti* sp. nov., from ground waters of peninsular Italy, with comments on the intraspecific variability of the antennary basis ornamentation (Copepoda, Cyclopoida, Cyclopidae) // Studies on Freshwater Copepoda: a Volume in Honour of Bernard Dussart. Brill. P. 489–506.

**REVISION OF THE *ACANTHOCYCLOPS VERNALIS-ROBUSTUS* GROUP  
(CYCLOPINAЕ, CYCLOPOIDA, COPEPODA)  
FROM CONTINENTAL WATER BODIES OF THE PALAEARCTIC  
WITH DESCRIPTION OF A NEW SPECIES**

**V. R. Alekseev\*, O. A. Chaban**

*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya emb., 1,*

*St. Petersburg, 199034 Russia*

*\* e-mail: alekseev@zin.ru*

A revision of the complex *vernalis-robustus* group of *Acanthocyclops*, characterized by 17-segmented antennules and elongated caudal branches, from Palaearctic water bodies is carried out. In total, about 10 taxa of this group have been described from this region, including the invasive American species *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1892). After this revision, six taxa are recognized as valid, including another species, *A. borutzkyi* Chaban et Alekseev sp. n. from Sakhalin Island, described here as new. *Acanthocyclops magistridussarti* Stoch et Bruno, 2011, from groundwaters in Italy, is synonymized with *A. orientalis* Borutzky, 1966, which also inhabits caves in Primorye of Russia and in South Korea. *Acanthocyclops trajani* Mirabdullayev et Defaye, 2002 and *A. einslei* Mirabdullayev et Defaye, 2004, both described from France and Germany, are downgraded to junior synonyms of *A. americanus* and *A. robustus* (G.O. Sars, 1863), respectively. Descriptions of all six valid taxa are provided and an identification key is given to all species of this group from Palaearctic water bodies.

*Keywords:* systematics and taxonomy, Sakhalin, freshwater cyclopid, biological invasions