

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ  
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 595.324.2

ПЕДОМОРФНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В ЭВОЛЮЦИИ ГРУППЫ ВИДОВ  
*Daphnia (Daphnia) longispina* s. l. (Crustacea: Cladocera: Daphniidae)

© 2019 г. А. Г. Кирдяшева<sup>1</sup>, А. А. Котов<sup>2,3,\*</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,  
Некоузский р-н, Ярославская обл., пос. Борок, 152742 Россия

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук,  
Ленинский проспект, д. 33, Москва, 119071 Россия

<sup>3</sup>Казанский федеральный университет, ул. Кремлевская, д. 18, Казань, 420008 Россия

\*e-mail: alexey-a-kotov@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.01.2017 г.

После доработки 22.02.2017 г.

Принята к публикации 10.03.2017 г.

Рассмотрены педоморфные тенденции в эволюции пелагических дафний на примере представителей группы *Daphnia longispina* s. l. (Crustacea: Cladocera: Daphniidae). Они проявляются в уменьшении общей длины тела животного, длины туловища и относительной длины рострума, относительной длины постабдоминальных выростов, снижении количества зубчиков постабдомена и удлинении хвостовой иглы, плавательных антенн и постабдоминальных щетинок. Педоморфные тенденции у самцов *Daphnia cucullata* Sars проявляются в схожести их морфологии с морфологией самок, у самцов *Daphnia galeata* Sars — с неполовозрелыми самцами *Daphnia longispina* (O.F. Müller). Педоморфная эволюция и адаптация к пелагическому образу жизни могут быть тесно взаимосвязаны, идти параллельно или даже независимо друг от друга, в чем проявляется мозаичность эволюции.

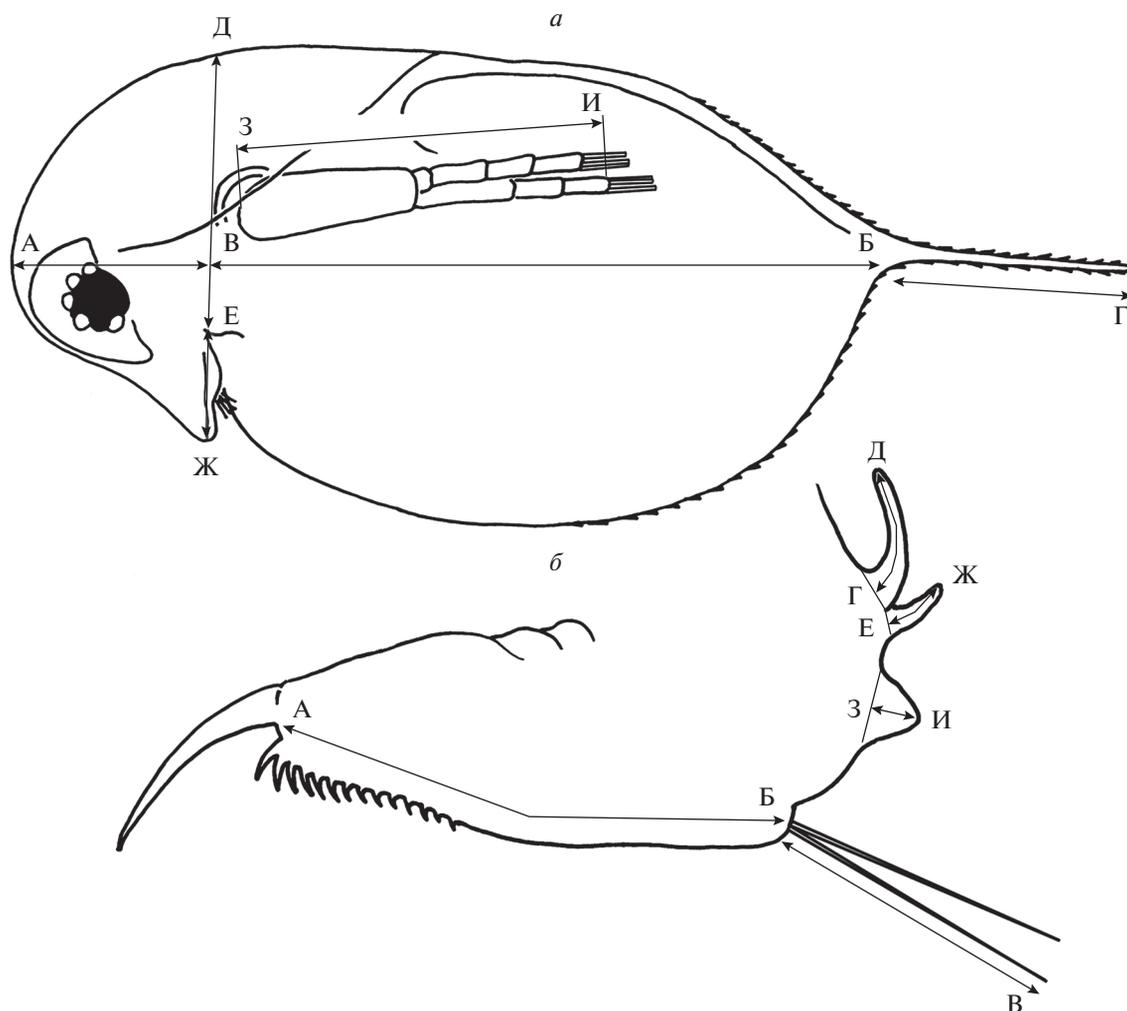
**Ключевые слова:** Cladocera, Anomopoda, *Daphnia*, педоморфоз, морфология

**DOI:** 10.1134/S0320965219020086

ВВЕДЕНИЕ

Ветвистоусые рачки рода *Daphnia* O.F. Müller, 1785 (Crustacea: Cladocera: Daphniidae) — модельный объект современной экологии, физиологии и токсикологии [12, 26, 33]. В настоящее время их эволюционную биологию и систематику изучают с применением современных молекулярно-генетических методик [13, 29, 31, 32]. При этом, если в XX в. проблемы морфологической эволюции дафний обсуждали весьма широко [2, 17, 35, 37], то в настоящее время интерес к морфологическим исследованиям во многом утрачен, за исключением некоторых избранных “модных” проблем [30, 34]. Обобщенная информация по морфологической эволюции отр. Anomopoda, к которому относится и сем. Daphniidae Straus, 1820, была недавно представлена А. А. Котовым [9], однако проблемы, связанные с морфологической эволюцией в пределах отдельных семейств и родов ветвистоусых ракообразных, требуют внимания специалистов, в частности недостаточное внимание уделяется анализу эволюционных изменений в отдельных семействах и родах при переходе к пелагическому образу жизни.

Вопросы о проникновении прибрежных видов в зоопланктон и о генезисе эузоопланктона активно обсуждаются в гидробиологической литературе, начиная с работ Фореля [15], Везенберг-Лунда [36] и Вольтерека [37]. Развитие представлений о происхождении планктона от крайне наивных теорий конца XIX в. до более реалистичных (хотя и не всегда) идей конца 1960-х годов подробно освещено И.А. Киселевым [8]. При этом ветвистоусые ракообразные для большинства из перечисленных авторов были модельной группой в понимании генезиса планктона. Следует отметить, что у многих гидробиологов создалось превратное представление о ветвистоусых ракообразных как преимущественно планктонной группе [9]. На самом деле, планктонный образ жизни присущ незначительной их части. Жизнь подавляющего большинства кладоцер, в той или иной мере, ассоциирована с субстратом [3, 9, 17]. Даже в подроде *Daphnia (Daphnia)*, к которому относятся наиболее типичные обитатели пелагиали крупных водоемов, например *D. galeata* Sars и *D. cucullata* Sars, такой образ жизни отмечен у меньшинства видов. В подроде выделены две большие группы видов — *D. (D.) pulex* и *D. (D.) longispina*. В пределах



**Рис. 1.** Схема измерений дафний. *a* – параметры тела: А–Б – общая длина, А–В – длина головы, В–Б – длина тела, Б–Г – длина хвостовой иглы, Д–Е – высота головы, Е–Ж – длина рostrума, 3–И – длина плавательных антенн; *б* – параметры постабдомена: А–Б – длина постабдомена, Б–В – длина постабдоминальных щетинок, Г–Д – длина первого абдоминального выроста, Е–Ж – длина второго абдоминального выроста, 3–И – длина третьего абдоминального выроста.

последней группы, в состав которой входят наиболее типичные пелагические виды крупных озер, также встречаются виды, явно предпочитающие более мелкие водоемы, т.е. у данной группы имеются виды с разным образом жизни.

Цель работы – проанализировать изменения основных морфологических структур в ряду видов *D. longispina* (O.F. Müller)–*D. galeata*–*D. cucullata* и выявить педоморфные тенденции в эволюции этой группы видов дафний.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

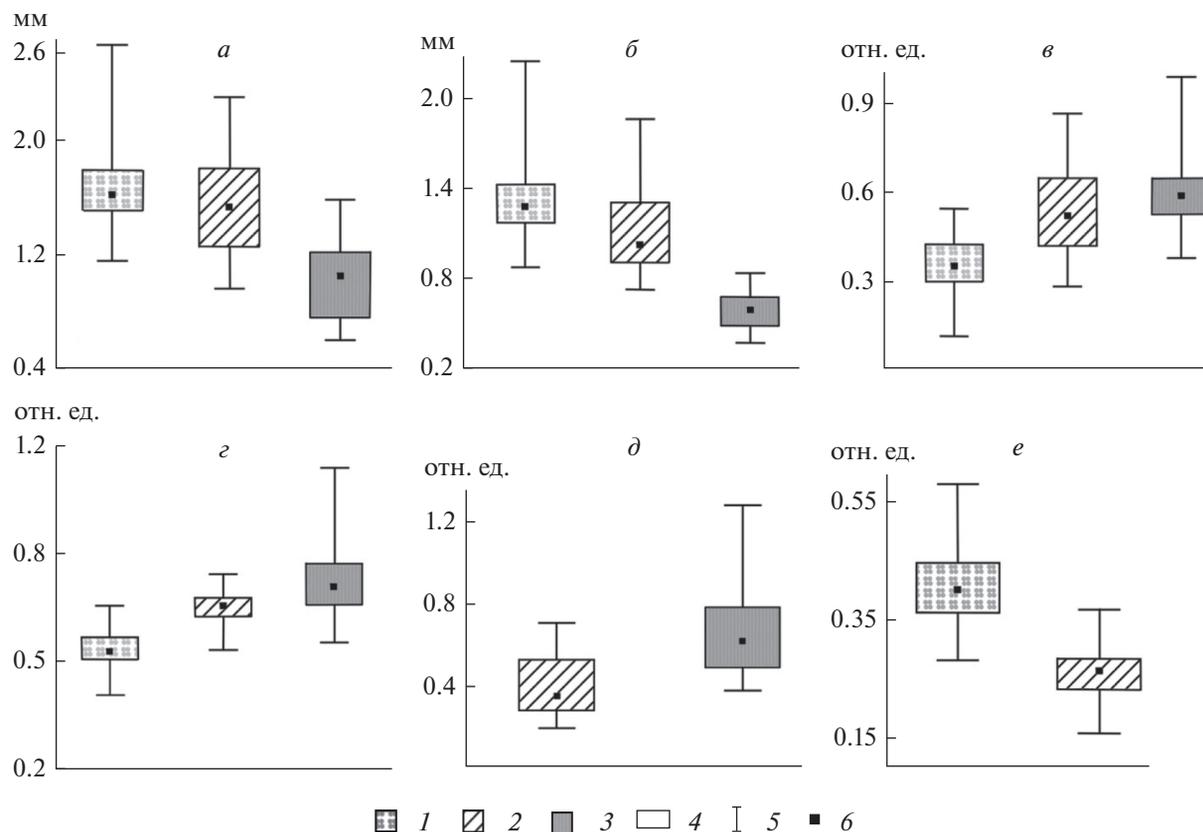
Материалом для работы послужили представители группы видов *D. (D.) longispina* из 23 водоемов разного типа, расположенных в европей-

ской части России, а также в западной и южной частях Восточной Сибири. Характеристики водоемов даны в табл. 1. Пробы отбирали планктонной сетью Апштейна и гидробиологическим сачком. Использовали газ с размером ячеи 64 мкм, пробы фиксировали 4%-ным формалином. Измерения проводили по единой схеме (рис. 1). Морфологию *D. galeata* и *D. cucullata* изучали в водоемах, где обитала только одна из них и отсутствовали другие виды группы *D. longispina* s. l. Для выявления педоморфных тенденций в ряду *D. longispina*–*D. galeata*–*D. cucullata* анализировали признаки взрослых и ювенильных особей *D. longispina*. Сравнивали особей первого и второго возрастов со взрослыми дафниями из той же популяции. Признаки, по которым обнаруживали различия между

Таблица 1. Характеристика водных объектов

Местонахождение	Водный объект	Площадь, км <sup>2</sup>	Глубина максимальная (средняя), м	Вид <i>Daphnia</i>	
Озера					
Красноярский край, центральная часть Западного Саяна	южный склон хребта Кулумыс, высота 1416 м	Ойское	0.56	25	<i>D. galeata</i>
	район хребта Ергаки, высота 1631 м	Нижнее Буйбинск (Каровое)	~0.07	~9 (3–5)	<i>D. longispina</i>
Тюменская обл., Бердюжский р-н	Труханское	~0.8	—	<i>D. galeata</i>	
	Глубокое	~1	3 (2.5)	То же	
	пос. Бердюжье	Травное	0.76	1.8 (1.4)	»
Ямало-Ненецкий автономный округ, г. Октябрьск	д. Истошино	Травное	2.15	—	»
	Ханто	~2.5	6 (1) м в месте отбора проб	»	
Мурманская обл., Кировский р-н	Большой Вудъявр	3.24	40	<i>D. galeata</i>	
	Малый Вудъявр	1.5	~10 (~5)	То же	
Ярославская обл., Некрасовский р-н	пос. Черная заводь	Чистое	4.5	1.8 (1)	<i>D. cucullata</i>
Владимирская обл., Вязниковский р-н	Кшара	1.32	4–11 м в месте отбора проб	<i>D. hyalina</i>	
Республика Чувашия	Алатырский р-н, Гос. природный заповедник “Присурский”	Большое Щучье	~0.19	11 (3–4)	<i>D. cucullata</i>
	Вурнарский р-н	Кюльхири	0.15	13.7	То же
Водохранилища					
Тулская обл. Суворовский р-н	Черепетское	9	(3–5)	<i>D. cucullata</i>	
Ярославская обл., Некоузский р-н	напротив устья р. Сутка	Рыбинское	—	3–3.5	То же
Реки и старицы					
Тюменская обл.	р. Полуй	Старица	—	(1.5–2)	<i>D. longispina</i>
	Красноселькупский р-н, бассейн р. Таз, р. Варка-Корылька	Старица	—	—	То же
Ярославская обл., Некоузский р-н	р. Латка, бобровые пруды	Сильно варьирует в течение сезона	—	3	»
	р. Ильдь	—	—	3 м в месте отбора проб	»
Небольшие постоянные и временные водоемы					
Челябинская обл.	ручей Совхозный	Пруд	—	—	<i>D. longispina</i>
Республика Чувашия, Цивильский р-н	Пруд Шишнеперский	~0.3	(4.2)	<i>D. cucullata</i>	
г. Москва	Пруд на Ленинских горах	—	—	<i>D. longispina</i>	
Ярославская обл., Некоузский р-н	пос. Борок, стационар “Сунога”	Пруды	~0.001–0.002	0.5–2	То же

Примечание. “—” — данные отсутствуют.



**Рис. 2.** Межвидовые различия трех видов *Daphnia*: а – общая длина; б – длина тела; в – относительная длина хвостовой иглы; г – относительная длина плавательных антенн; д – относительная длина головы *D. galeata* из популяций со шлемом и *D. cucullata*; е – относительная длина рострума *D. galeata* и *D. longispina*. 1 – *D. longispina*, 2 – *D. galeata*, 3 – *D. cucullata*, 4 – межквартильный 25–75% интервал, 5 – min–max, 6 – медиана. Все различия статистически значимы при  $p < 0.05$ .

ювенильными и взрослыми особями *D. longispina*, использовали для сравнения трех видов *Daphnia*.

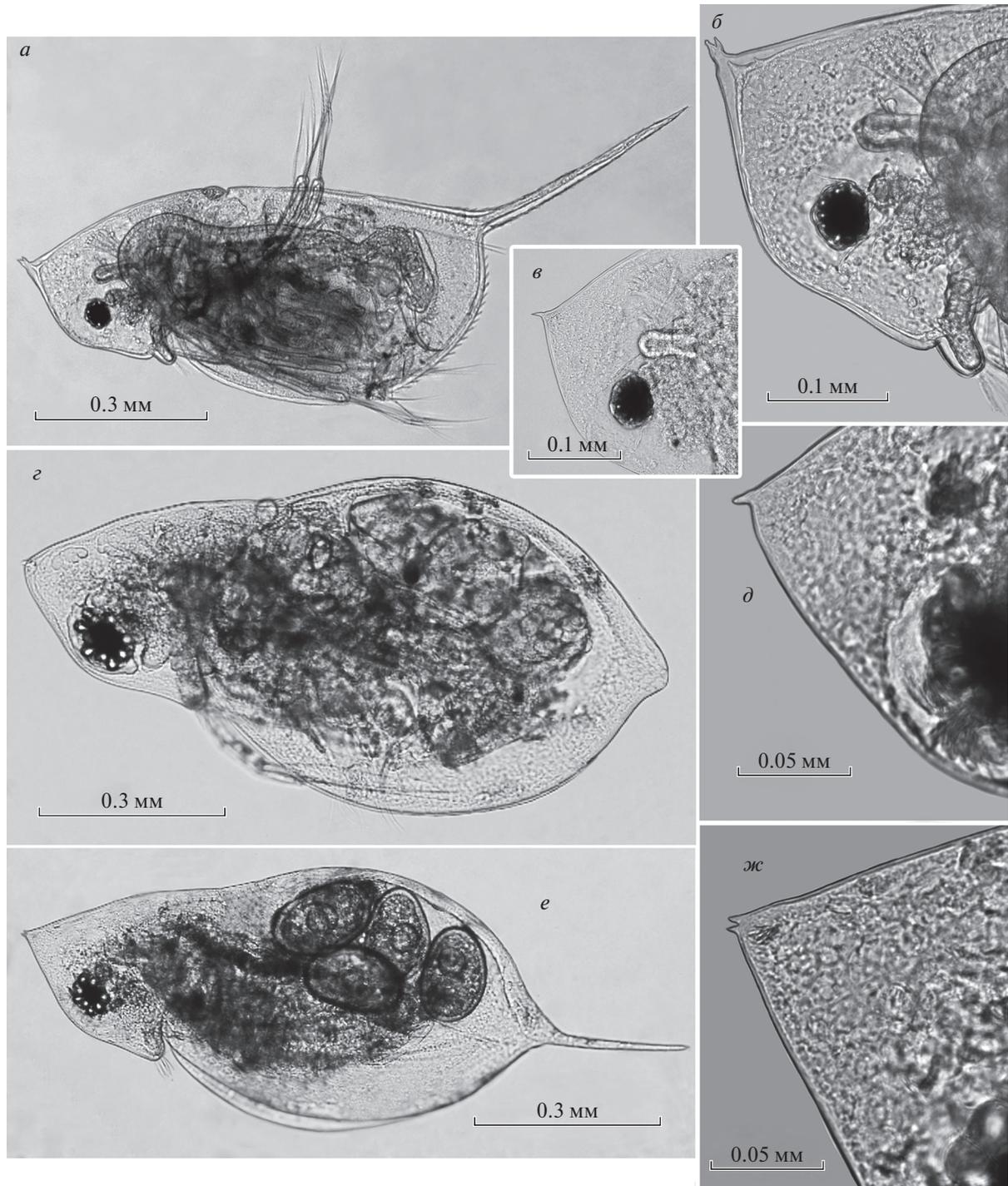
## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Общая длина тела животного и длина туловища (без хвостовой иглы).** В ряду *D. longispina*–*D. galeata*–*D. cucullata* наблюдается тенденция к снижению как максимальных, так и средних значений общей длины (рис. 2а). Несмотря на наличие шлема у *D. galeata* и *D. cucullata*, в целом общая длина самок заметно меньше, чем таковая у *D. longispina*, не имеющей шлема. При этом, если между *D. longispina* и *D. galeata* различия по этим признакам относительно невелики (хотя статистически значимы), то *D. cucullata* сильно отличается от двух других видов как малой общей длиной животного, так и малой длиной тела (рис. 2а, 2б). Средний размер взрослых *D. cucullata* часто сопоставим с размером новорожденных *D. longispina* или даже меньше последнего.

**Относительная длина хвостовой иглы и плавательных антенн (к длине тела).** Относительная длина хвостовой иглы в ряду *D. longispina*–*D. galeata*–*D. cucullata* увеличивается (рис. 2в). При этом различия в длине иглы между *D. galeata* и *D. cucullata* меньше, чем между каждым из этих двух видов и *D. longispina*. Аналогичная картина наблюдается и при сравнении относительной длины плавательных антенн (рис. 2г). Относительная длина хвостовой иглы и плавательных антенн у ювенильных *D. longispina* больше, чем у взрослых особей.

**Относительная длина головы (к длине тела).** У ювенильных *D. longispina* относительная длина головы больше, чем у взрослых особей. Относительная длина головы у *D. cucullata*, в целом больше, чем у *D. galeata* – у первого вида шлем развит сильнее. На рис. 2д показано различие в относительной длине головы между *D. galeata* и *D. cucullata* из популяций со шлемом.

Обнаружены некоторые особенности морфологии шлема, встречающиеся у ювенильных

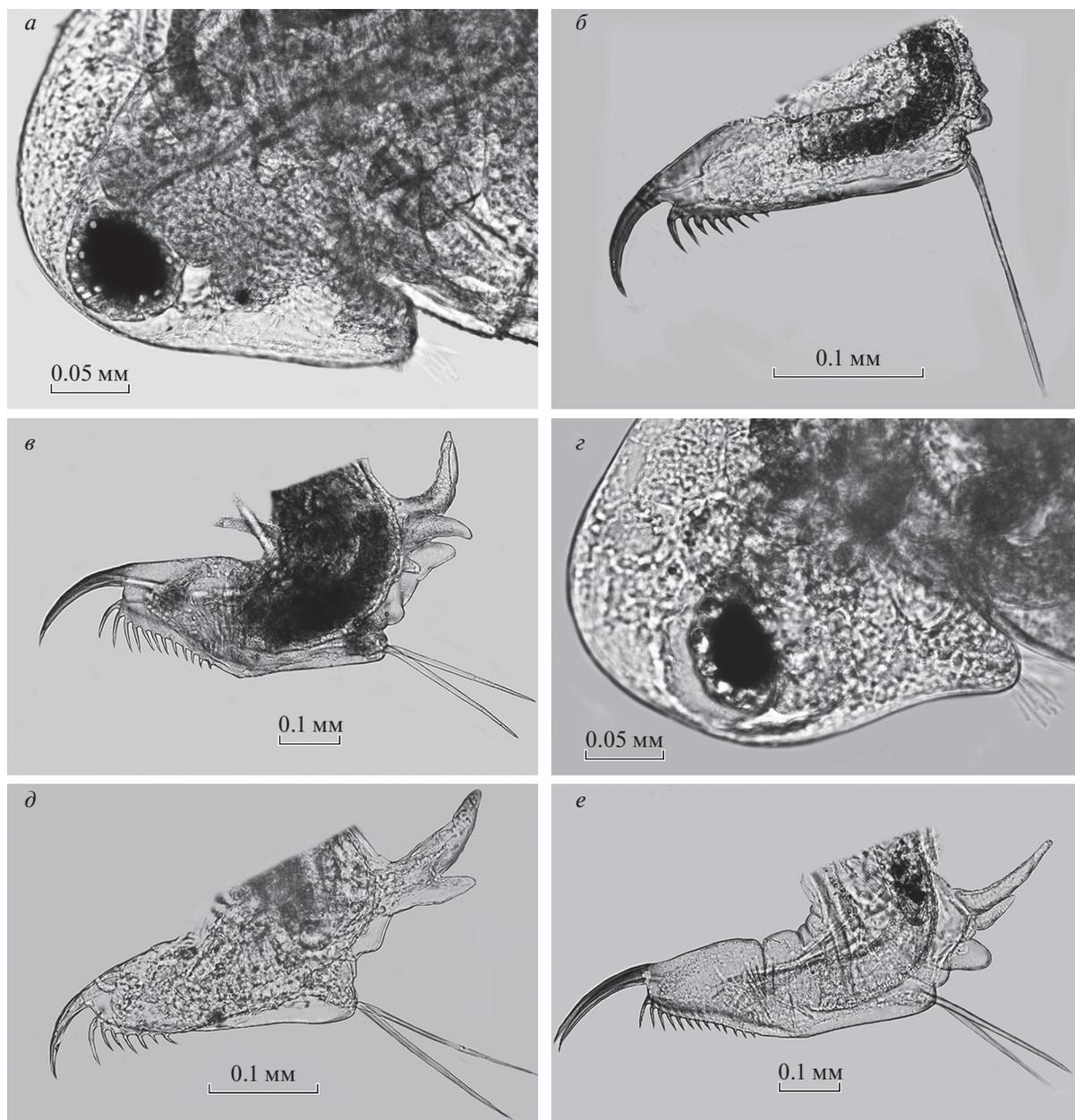


**Рис. 3.** Ювенильный самец *D. galeata* из оз. Большой Вудъявр (*a–в*) и взрослые самки *D. cucullata* из оз. Щучье (*г–ж*): *a, г, e* – вид сбоку, *б, в* – голова, *д, ж* – шлем.

особей *D. galeata* и взрослых *D. cucullata*. У молоди *D. galeata* верхушка шлема часто имеет вид шипика, иногда раздвоенного (рис. 3*a–3в*). Аналогичное строение шлема отмечено у взрослых *D. cucullata* (рис. 3*г–3ж*). У взрослых особей *D. galeata* шлем такой формы не обнаружен. К сожалению,

недостаточное количество материала не позволяет статистически проверить предположение о том, что эта особенность является пedomорфным признаком.

**Относительная длина рострума (к высоте головы) и форма нижнего края головы.** У ювенильных

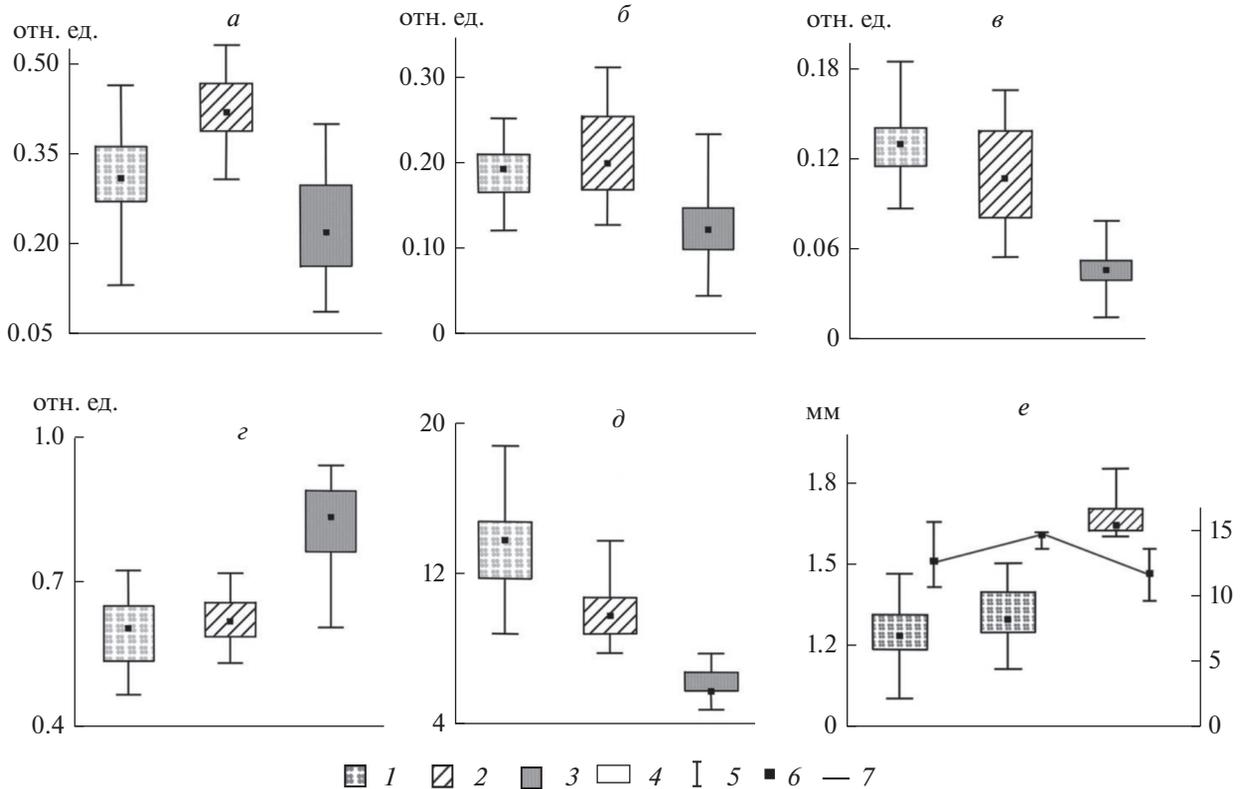


**Рис. 4.** Головы и постабдомены *Daphnia longispina* (а–в), *D. cucullata* (z, д) и *D. galeata* (е): а – голова самки первого возраста, б – постабдомен ювенильной самки, в, д, е – постабдомены взрослой самки, z – голова взрослой самки.

*D. longispina*, в отличие от взрослых особей, рostrum короткий, тупой, эстетаски отходят почти от кончика роstrума (у особей первого возраста). Нижний край головы прямой или слабоогнутый (рис. 4а). Длина роstrума у *D. galeata* в целом меньше, чем у *D. longispina* (рис. 2е), соответственно эстетаски выступают за кончик роstrума в большей степени и, как правило, роstrум у *D. galeata* более широкий и тупой. У *D. cucullata* роstrum совсем короткий и округлый, эстетаски отходят от самого его кончика, нижний край головы вогнут слабо или не вогнут совсем. По этим признакам взрослая *D. cuc-*

*ullata* сходна с ювенильными особями *D. longispina* (рис. 4б).

**Постабдомен.** Преанальный угол постабдомена у ювенильных *D. longispina* не выражен, количество постабдоминальных зубчиков меньше, чем у взрослых особей (рис. 4в). Морфология постабдомена относительно сходна у взрослых *D. longispina* и *D. galeata*: преанальный угол постабдомена у обоих видов, как правило, достаточно сильно или в средней степени выражен (рис. 4z, 4д). У взрослых самок *D. cucullata* угол выражен слабо или полностью отсутствует (рис. 4е). По этому признаку форма постабдо-



**Рис. 5.** Межвидовые различия трех видов *Daphnia*: а–в – относительная длина абдоминальных выростов (а – первого, б – второго, в – третьего); г – относительная длина постабдоминальных щетинок; д – количество постабдоминальных зубчиков; е – длина тела (по оси ординат слева) и количество постабдоминальных зубчиков (по оси ординат справа) *D. longispina* из двух популяций и *D. galeata* из одной популяции. Различия статистически значимы при  $p < 0.05$ , кроме различий между *D. longispina* и *D. galeata* в длине постабдоминальных щетинок, длине второго и третьего абдоминальных выростов и между двумя популяциями *D. longispina* в числе зубчиков ( $p > 0.05$ ). Обозначения 1–6, как на рис. 2; 7 – кривая, количество постабдоминальных зубчиков.

мена *D. cucullata* напоминает таковую ювенильных особей дафний других видов.

У ювенильных особей *D. longispina* абдоминальные выросты не развиты (рис. 4в), относительная длина постабдоминальных щетинок (длина постабдоминальных щетинок/длина постабдомена) больше, чем у взрослых особей. У *D. galeata* и *D. longispina* относительная длина абдоминальных выростов (к длине постабдомена) и относительная длина постабдоминальных щетинок мало отличаются между видами (рис. 5а–5в). У *D. cucullata* абдоминальные выросты короче, чем у *D. longispina* и *D. galeata* (рис. 5а–5г), постабдоминальные щетинки, наоборот, длиннее (рис. 5г). Количество постабдоминальных зубчиков в ряду *D. longispina*–*D. galeata*–*D. cucullata* резко снижается (рис. 5д).

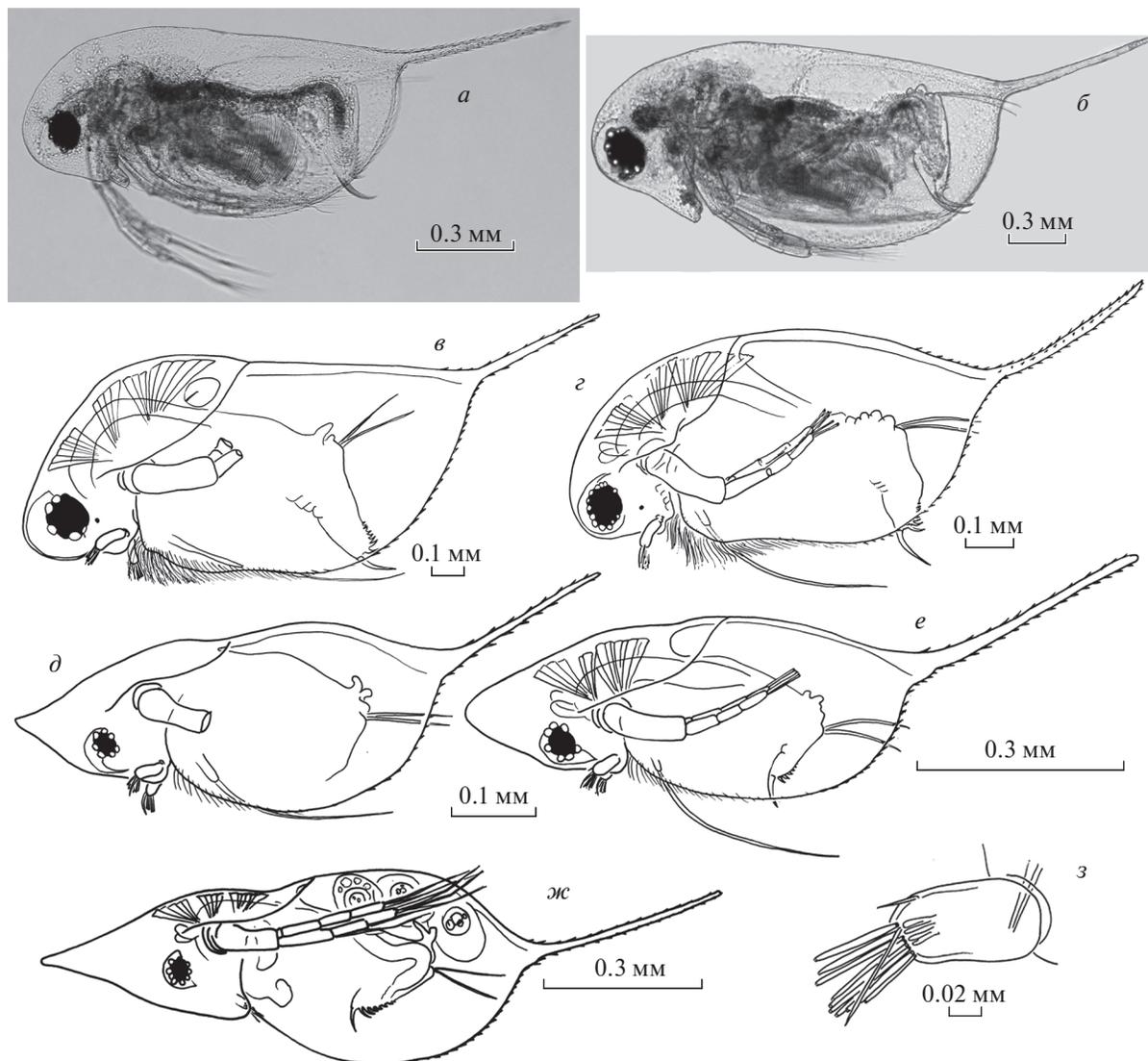
**Признаки самцов.** Ювенильные самцы *D. longispina* слабо отличаются по форме тела от ювенильных самок (рис. 6а, 6б). Некоторые признаки, характерные для самок *D. longispina*, отмечены у самцов *D. galeata* и *D. cucullata* (рис. 6г–6е): угол передненижнего края створок слабо выра-

жен, вооружение переднего края створок развито слабее, антеннулы более короткие (рис. 6з), спинной край створок выпуклый. Различия между самцами *D. longispina*, *D. galeata* и *D. cucullata* по морфометрическим признакам аналогичны таковым между самками этих видов.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Перечисленные выше признаки характерны для взрослых особей видов, ведущих преимущественно пелагический образ жизни в крупных водоемах (*D. galeata*, *D. cucullata*) и ювенильных особей *D. longispina*, характерной для меньших водоемов. По нашему мнению, выявленные выше отличия между видами частично объясняются педоморфными тенденциями в морфологическом ряду *D. longispina*–*D. galeata*–*D. cucullata*, который одновременно может быть истолкован как эволюционный ряд перехода от обитания в небольших водоемах к жизни в пелагиали крупных озер.

Педоморфоз – одна из форм гетерохроний, т.е. изменений относительных сроков созревания



**Рис. 6.** Самцы и самки *Daphnia*: а–в – *D. longispina* (а – ювенильный самец, б – ювенильная самка, в – взрослый самец); г – *D. galeata* (взрослый самец); д–з – *D. cucullata* (д – взрослый самец, е – ювенильный самец, ж – взрослая самка, з – антеннула взрослого самца).

ния. В настоящее время термин педоморфоз имеет широкое толкование и означает эволюционное изменение онтогенеза, связанное с сохранением во взрослом состоянии признаков любых более ранних стадий индивидуального развития, в том числе и неличиночных [6, 7]. Педоморфоз может осуществляться двумя разными способами: путем неотении и путем прогенеза, обеспечивая “легкую в генетическом отношении эволюционную реакцию на давление со стороны среды, поскольку при этом может быть использована морфогенетическая система, которая уже интегрирована в организм” [4, 11, 18].

Данная проблематика широко обсуждалась применительно к ветвистоусым ракообразным в

связи с гипотезой об их неотеническом происхождении от “конхострак” [1, 16, 27]. Мы не будем приводить здесь аргументы сторон “за” и “против” таковой. Отметим, что стоит говорить не о глобальной неотенизации при происхождении кладоцер, а скорее о “постепенном прогенетическом процессе” [16] в их эволюции. Кроме того, в эволюции как ветвистоусых ракообразных в целом, так и дафний, только меньшая часть признаков видоизменяется по некоему гетерохронному сценарию, в то время как большая – эволюционирует по другим сценариям или остается неизменной. В данном случае концепция неотенического происхождения кладоцер представляется менее важной, чем концепция мозаичности эво-

люции. В связи с этим будем рассматривать лишь педоморфные тенденции в ряду *D. longispina*—*D. galeata*—*D. cucullata*, объясняющие только одну из сторон морфологической эволюции в пределах этого ряда.

В практике филогенетических исследований неотения и прогенез трудно различимы [10]. Однако описанные выше морфологические изменения явно скоррелированы с уменьшением размера животного в ряду *D. longispina*—*D. galeata*—*D. cucullata*. При этом именно прогенез часто представляет собой реакцию на условия среды, в которых высокий уровень размножения и/или малые размеры отдельной особи оказываются наиболее выгодными. В некоторых из таких случаев отбор может идти не на какой-то определенный признак, а на малые размеры тела как таковые, в результате чего зрелый в репродуктивном отношении организм приобретает ювенильные черты или сочетает ювенильные и взрослые признаки [11]. Это характерно для рассматриваемых пелагических видов дафний [20, 21, 28]. В литературе по кладоцерам преимущественно обсуждалось, что уменьшение размеров тела снижает видимость рачков для позвоночных хищников (рыб) [24, 25].

Отметим, что педоморфная эволюция и адаптация к пелагическому образу жизни могут быть тесно взаимосвязаны, идти параллельно или независимо друг от друга, в чем проявляется мозаичность эволюции. Однако второй вариант представляется наиболее естественным. Например, удлинение плавательных антенн и хвостовой иглы повышает способность рачка противостоять погружению [8, 9, 22, 23]. Следовательно, эти признаки можно рассматривать и как адаптацию к пелагическому образу жизни, по-видимому, не связанную напрямую с педоморфозом. Однако, промежуточное положение *D. galeata* по этим признакам, несмотря на то, что этот вид, как и *D. cucullata*, пелагический, говорит в пользу педоморфности этих признаков, что не исключает их адаптивного значения.

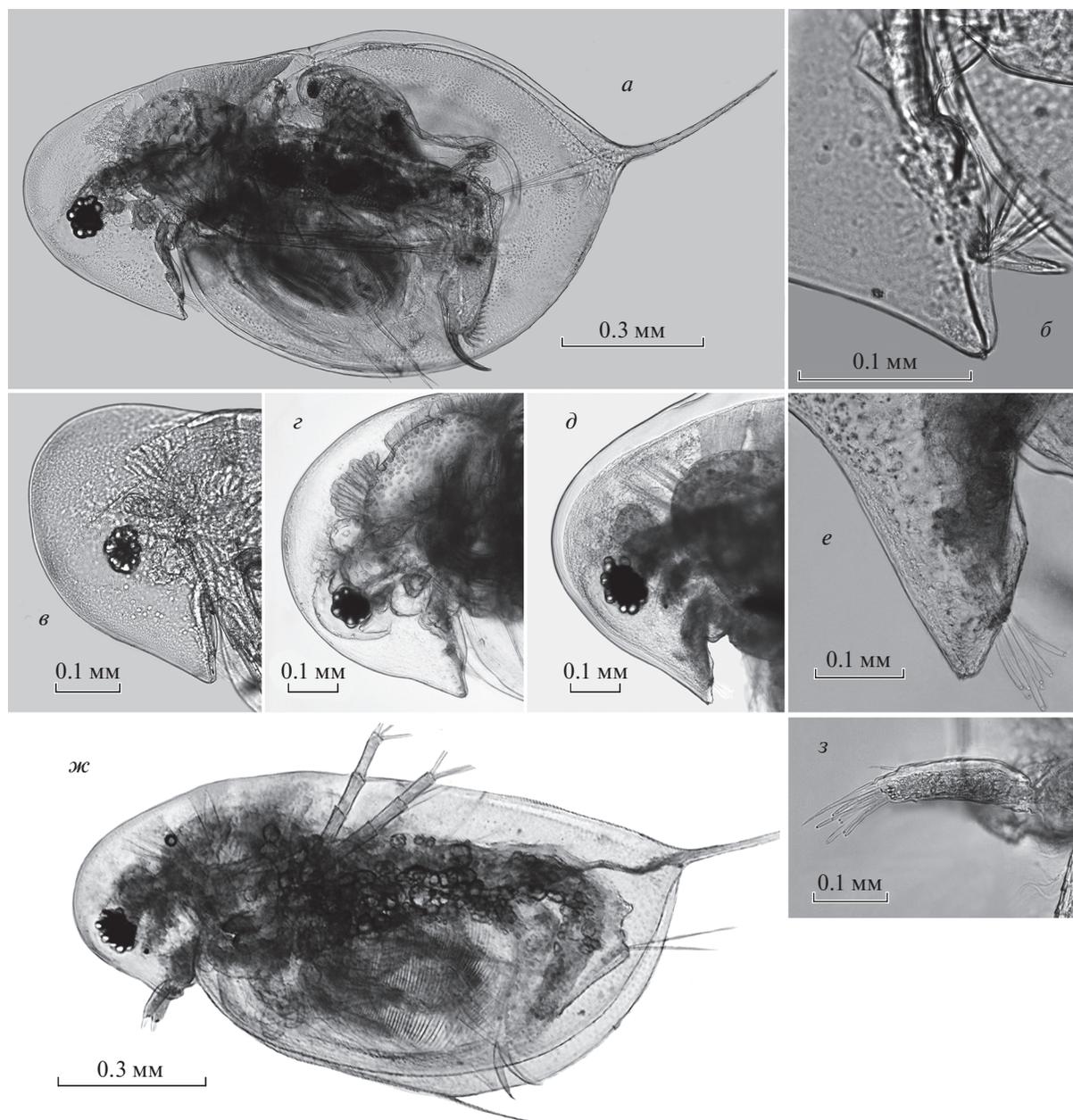
Сложно судить, является ли в действительности более длинная голова у *D. cucullata* педоморфным признаком, так как ее длина в данном случае зависит от степени развитости шлема. Однако, несмотря на то, что из выборки при анализе были исключены особи *D. galeata* без шлема, отмеченная нами разница между *D. galeata* и *D. cucullata* по этому признаку существенна. С другой стороны, у *D. galeata* без шлема относительная длина головы не отличается от таковой у *D. longispina*. Но при этом у ювенильных особей *D. galeata* шлем, как правило, более выражен и присутствует чаще чем у взрослых особей. Предположительно, это говорит в пользу педоморфности длинной головы у *D. cucullata*.

Степень различия между относительными размерами первого абдоминального выроста у *D. cucullata* и *D. longispina* невелика. Возможно, это объясняется тем, что он участвует в удержании яиц в выводковой камере дафнии [3], и сохранение его ювенильных размеров у половозрелых самок с яйцами неоправданно с точки зрения репродуктивного успеха вида. В то же время, относительные размеры двух других абдоминальных выростов у *D. cucullata* значительно меньше, чем у *D. longispina* и *D. galeata*, так как функция этих выростов в удержании яиц, по-видимому, несущественна, и их недоразвитость может рассматриваться как педоморфный признак.

Большую длину постабдоминальных щетинок *D. cucullata* по сравнению с другими видами можно рассматривать как адаптацию к пелагическому образу жизни, не обусловленную педоморфозом напрямую. Напомним, что постабдоминальные щетинки, иногда называемые “плавательными щетинками”, участвуют в повышении плавучести рачков и служат балансиром при быстром плавании [9]. Следовало бы ожидать, что и у пелагической *D. galeata* щетинки будут длиннее, чем у *D. longispina*. Но различий между *D. longispina* и *D. galeata* по этому признаку не было выявлено, что говорит в пользу педоморфности данного признака у *D. cucullata*.

Известно, что при увеличении размеров рачка количество зубчиков на постабдомене возрастает [3]. Корреляция количества зубчиков и длины тела прослеживается внутри каждой популяции, однако между популяциями одного вида зачастую отсутствует. В целом, в ряду *D. longispina*—*D. galeata*—*D. cucullata* число зубчиков на постабдомене уменьшается. При сравнении двух популяций *D. longispina* с популяцией крупноразмерной *D. galeata* выявлено, что, несмотря на большую, чем у *D. longispina*, длину тела, количество постабдоминальных зубчиков у *D. galeata* из этой популяции меньше (рис. 5e). Вероятно, меньшее количество постабдоминальных зубчиков у *D. cucullata* и *D. galeata* можно считать педоморфным признаком.

Наиболее явно педоморфные тенденции проявляются в эволюции самцов дафний в этом ряду видов. Известно [3], что у дафний фактически отсутствуют различия в форме тела самок и самцов первого ювенильного возраста. Некоторые признаки, характерные для самок *D. galeata* и *D. cucullata*, можно наблюдать у самцов. Особенно сильное сходство между самками и самцами прослеживается у *D. cucullata* (рис. 6д, 6ж). Самцы *D. galeata* по внешнему виду похожи на неполовозрелых самцов *D. longispina*. Биологическая функция самцов обуславливает их короткий срок жизни и ускоренное созревание. Возможно, этим можно объяснить большее, чем у самок, проявление педоморфных тенденций. Ранее соотношение примитивных и развитых признаков в мор-



**Рис. 7.** *D. hyalina* из разных популяций: а–е – взрослые самки (а – вид сбоку, б, е – рostrum, в–д – голова); ж–з – взрослый самец (ж – вид сбоку, з – антеннула).

фологии самцов и самок обсуждалось в работах [2, 5], причем имеющиеся противоречия, по-видимому, связаны с тем, что разные авторы оперировали различными таксонами, в пределах которых эволюция половых отличий шла разными путями [9].

*D. hyalina* не отличается от *D. longispina* по морфометрическим показателям, за исключением наличия шлема у особей из некоторых популяций первого вида. Ранее Петрусек с соавт. [29, 31] заключили, что *D. hyalina* – озерная морфа *D. longispi-*

*na*. По сравнению с *D. galeata* и особенно *D. cucullata*, шлем у *D. hyalina* (при его наличии) невысок и не заострен (рис. 7в). Возможно, данное состояние переходное между *D. longispina* (без шлема) и *D. galeata* (с хорошо развитым шлемом). В последнее время наличие шлема и удлинение хвостовой иглы у дафний рассматривается многими исследователями как адаптации, обеспечивающие защиту от мелкоразмерных хищников [9, 12, 19]. Однако, округлая форма шлема и его небольшой размер у *D. hyalina*, скорее всего, предполагает более

низкую эффективность по сравнению с формами, несущими большой и заостренный шлем. Более уверенно о пedomорфных тенденциях у *D. hyalina* можно судить на основе анализа морфологических особенностей ее самцов. Взрослые самцы *D. hyalina* имеют форму тела, сходную с таковой ювенильных самцов *D. longispina* (рис. 7ж, 7з), при этом строение антеннул как у взрослых самцов *D. longispina* (рис. 7з).

Предположительно пedomорфные тенденции ранее были выявлены у одного из таксонов другого подрода *D. (Stenodaphnia) atkinsoni* Baird. Так, Флэскнер [14] описал новую форму *D. triquetra* f. *semilunaris*, отличия которой от типичной формы, по его мнению, пedomорфные, причем, как и в нашем случае, пedomорфная эволюция данного таксона была сопряжена с адаптацией к пелагическому образу жизни, в целом нехарактерному для представителей подрода *D. (Stenodaphnia)* [17].

**Выводы.** В изменении морфологических признаков в ряду видов дафний из группы *D. longispina* при переходе от жизни в небольших водоемах к обитанию в пелагиали прослеживаются пedomорфные тенденции, проявляющиеся в уменьшении общей длины, длины тела, удлинении хвостовой иглы, плавательных антенн и постабдоминальных щетинок, уменьшении длины постабдоминальных выростов и снижении количества зубчиков постабдомена, а также в уменьшении длины рострума. Наиболее сильно пedomорфные тенденции прослеживаются у самцов дафний. Пedomорфная эволюция и адаптация к пелагическому образу жизни могут быть тесно взаимосвязаны, двигаться параллельно или независимо друг от друга, в чем проявляется мозаичность эволюции.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бойкова О.С. К вопросу о происхождении Cladocera (Crustacea, Branchiopoda): новое осмысление старой гипотезы // Зоол. журн. 2015. Т. 94. № 2. С. 133–149.
2. Глаголев С.М. Половой диморфизм и морфологическая продвинутость ветвистоусых (Cladocera, Crustacea) // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45. № 1. С. 59–65.
3. Глаголев С.М. Морфология, систематика и географическое распространение ветвистоусых ракообразных рода *Daphnia* Евразии: Дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1986. 226 с.
4. Грант В. Эволюционный процесс. М.: Мир, 1991. 246 с. (Grant V. The Evolutionary Process: A Critical Review of Evolutionary Theory. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1985. 499 p.).
5. Геодакян В.А., Смирнов Н.Н. Половой диморфизм и эволюция низших ракообразных // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1968. Т. 1. С. 30–36.
6. Иорданский Н.Н. Основы теории эволюции. М.: Просвещение, 1979. 190 с.
7. Иорданский Н.Н. Эволюция жизни. М.: Академия, 2001. 425 с.
8. Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука, 1969. Т. 1. 658 с.
9. Котов А.А. Морфология и филогения Anomopoda (Crustacea: Cladocera). М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2013. 638 с.
10. Назаров В.И. Учение о макроэволюции: На путях к новому синтезу. М.: Наука, 1991. 288 с.
11. Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир, 1986. 404 с. (Raff R., Kaufman T. Embryos, Genes, and Evolution: The Developmental-Genetic Basis of Evolutionary Change. N.Y.: Macmillan Publ. Co., 1983. 402 p.).
12. Benzie J.A.H. The genus *Daphnia* (including *Daphniopsis*) (Anomopoda: Daphniidae) // Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 21. Ghent: Kenobi Productions; Leiden Backhuys Publ., 2005. 376 p.
13. Ebert D. A genome for the environment // Science. 2011. V. 331. P. 539–540.
14. Flössner D. A pedomorphic form type of *Daphnia triquetra* Sars, 1903 (Cladocera, Daphniidae) from Mongolia // Hydrobiologia. 1987. V. 145. P. 47–49.
15. Forel F.A. Le Léman. Monographie Limnologique. Lausanne: Rouge and Co, 1892. V. 1. 543 p. 1895. V. 2. 651 p. 1904. V. 3. 715 p.
16. Fritsch M., Bininda-Emonds O.R.P., Richter S. Unraveling the origin of Cladocera by identifying heterochrony in the developmental sequences of Branchiopoda // Front. Zool. 2013. V. 10. 35 p.
17. Fryer G. Functional morphology and the adaptive radiation of the Daphniidae (Branchiopoda: Anomopoda) // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 1991. V. 331. P. 1–99.
18. Gould S.J. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1977. 501 p.
19. Gries T., Jöhnk K., Fields D., Strickler J.R. Size and structure of “footprints” produced by *Daphnia* impact of animal size and density gradients // J. Plankton Res. 1999. V. 21. P. 509–523.
20. Hansen P.J., Bjørnsen P.K., Hansen B.W. Zooplankton grazing and growth: scaling within the 2–2000 mm body size range // Limnol. Oceanogr. 1997. V. 42. P. 687–704.
21. Hansen B., Bjørnsen P.K., Hansen P.J. The size ratio between planktonic predators and their prey // Limnol. Oceanogr. 1994. V. 39. № 2. P. 395–403.
22. Hutchinson G.E. A treatise on Limnology. II. Introduction to lake biology and limnoplankton. N.Y.: John Wiley and Sons, 1967. 1115 p.
23. Jacobs J. Cyclomorphosis in *Daphnia galeata mendotae*, a case of environmentally controlled allometry // Arch. Hydrobiol. 1961. V. 58. P. 7–71.
24. Kerfoot W.C., Lynch M. Branchiopod communities: associations with planktivorous fish in space and time // Predation. Direct and indirect impacts on aquatic communities. Hannover; L.: Univ. Press of New England, 1987. P. 367–378.
25. Kerfoot W.C. Commentary: transparency, body size, and prey conspicuousness // Evolution and ecology of zooplankton communities. Hannover: Univ. Press of New Dartmouth, 1980. P. 609–617.

26. Lampert W. *Daphnia*: development of a model organism in ecology and evolution // Excell. Ecol. 2011. V. 21. P. 1–250.
27. Margalef R. Importancia de la neotenia en la evolución de los crustaceos de agua dulce // Publicaciones del Instituto Biología Aplicada. 1949. V. 6. P. 41–51.
28. Menden-Deuer S., Kiørboe T. Small bugs with a big impact: linking plankton ecology with ecosystem processes // J. Plankton Res. 2016. V. 38. № 4. P. 1036–1043.
29. Petrusek A., Hoboek A., Nilssen J.P. et al. A taxonomic reappraisal of the European *Daphnia longispina* complex (Crustacea, Cladocera, Anomopoda) // Zool. Scr. 2008. V. 37. P. 507–519.
30. Petrusek A., Tollrian R., Schwenk K. et al. A “crown of thorns” is an inducible defense that protects *Daphnia* against an ancient predator // Proc. Nat. Acad. of Sci. USA. 2009. V. 106. P. 2248–2252.
31. Petrusek A., Thielsch A., Schwenk K. Mitochondrial sequence variation suggests extensive cryptic diversity within the Western Palearctic *Daphnia longispina* complex // Limnol., Oceanogr. 2012. V. 57. № 6. P. 1838–1845.
32. Reisser C.M.O., Fasel D., Hürlimann E. et al. Transition from environmental to partial genetic sex determination in *Daphnia* through the evolution of a female-determining incipient W chromosome // Mol. Biol. Evol. 2016. V. 34. P. 575–588. doi 10.1093/molbev/msw251
33. Smirnov N.N. Physiology of the Cladocera. L.: Acad. Press, 2014. 352 p.
34. Tollrian R., Laforsch C. Linking predator kairomones and turbulence: synergistic effects and ultimate reasons for phenotypic plasticity in *Daphnia cucullata* // Arch. Hydrobiol. 2006. V. 167. № 1–4. P. 135–146.
35. Wagler E. Branchiopoda, Phyllozoa = Kiemenfüßer // Handbuch der Zoologie. 1927. V. 3. № 1. P. 305–398.
36. Wesenberg-Lund C. Grundzüge der Biologie und Geographie des Süßwasserplanktons // Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. und Hydrograph., Suppl. 1910. V. 1. P. 1–44.
37. Woltereck R. Variation und Artbildung. Analytische und experimentelle Untersuchungen an pelagischen Daphniden und anderen Cladoceren // Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. und Hydrograph. 1920. V. 9. № 1/2. S. 1–151.

## Paedomorphic Tendencies in the Evolution of *Daphnia* (*Daphnia*) *longispina* s. l. Species Group (Crustacea: Cladocera: Daphniidae)

A. G. Kirdyasheva<sup>a</sup> and A. A. Kotov<sup>b, c, \*</sup>

<sup>a</sup>Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742 Russia

<sup>b</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskii pr., 33, Moscow, 119071 Russia

<sup>c</sup>Kazan Federal University, ul. Kremlevskaya, 18, Kazan, 420008 Russia

\*e-mail: alexey-a-kotov@yandex.ru

Paedomorphic tendencies in the evolution of pelagic daphniids with reference to representatives of the *Daphnia longispina* s. l. species group (Crustacea: Cladocera: Daphniidae) are considered. They concern the reduction of the total length, body length and relative length of the rostrum, relative length of postabdominal processes and decrease in the number of postabdominal teeth, elongation of the caudal needle, swimming antennae and postabdominal setae. Paedomorphic tendencies in the males of *Daphnia cucullata* Sars are manifested in their similarity with females, and in males of *Daphnia galeata* Sars, mainly, in their similarity with juvenile males of *Daphnia longispina* (O. F. Müller). Paedomorphic evolution and adaptation to the pelagic mode of life may be strongly interrelated, move in parallel and even independently from each other due to a mosaic pattern of evolution.

*Keywords:* Cladocera, Anomopoda, *Daphnia*, paedomorphosis, morphology