

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

ГАРИБЯН ПЕТР ГРИГОРЬЕВИЧ

**ФАУНА ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ (CRUSTACEA: CLADOCERA)
ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ И КОРЕЙСКОГО
ПОЛУОСТРОВА**

03.02.10 – “гидробиология”

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
член-корреспондент РАН, профессор РАН, д.б.н., г.н.с. ИПЭЭ РАН
Котов Алексей Алексеевич

Москва–2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ	10
БЛАГОДАРНОСТИ	14
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	15
Особенности пресноводной фауны юга Дальнего Востока РФ и Корейского полуострова	15
Ветвистоусые ракообразные как модельная группа современной биологии	22
Прогресс в систематике ветвистоусых ракообразных	24
Развитие систематики отдельных групп ветвистоусых ракообразных	27
Фаунистические и биографические исследования кладоцер в Северо-Восточной Палеарктике	31
Исследования кладоцер юга Дальнего Востока РФ	33
Исследования кладоцер Южной Кореи	37
Исследования в прилегающих регионах	39
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	42
Отбор проб и их первичный анализ	42
Изучение морфологии ветвистоусых ракообразных	45
Анализ результатов	45
ГЛАВА 3. СПИСОК КЛАДОЦЕР РЕГИОНА И УТОЧНЕНИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ТАКСОНОВ	50
Комментарии по отдельным таксонам	57
ГЛАВА 4. АНАЛИЗ ФАУНЫ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ РЕГИОНА	115
Оценка полноты выявления ветвистоусых ракообразных для облаков проб и юга региона в целом	115
Фаунистический анализ ветвистоусых ракообразных юга Дальнего Востока РФ ..	121
Фаунистический анализ ветвистоусых ракообразных Южной Кореи	126
ГЛАВА 5. ШИРОТНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ РЕГИОНА	128
Среднее число видов в пробе	128
Частота встречаемости семейств и родов	128
Распределение фаунистических комплексов по отдельным регионам взятия проб ..	137
Кластерный анализ таксоценозов	140

ГЛАВА 6. ЭНДЕМИЗМ ФАУНЫ РЕГИОНА	145
Дальний Восток особая зона эндемизма на примере группы видов <i>Daphnia curvirostris</i>	145
Сравнение зон эндемизма на Дальнем Востоке и в Средиземноморье	151
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	157
ВЫВОДЫ	158
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	159

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования и степень её разработанности. Всестороннее изучение биологического разнообразия занимает особое место среди фундаментальных проблем современной биологии. За несколько веков изучения животных, растений и микроорганизмов было описано множество таксонов из различных регионов планеты. Но на современном этапе инвентаризации биоразнообразия стало ясно, что нам известно лишь небольшое число видов, населяющих континентальные водоемы (Mora et al., 2011; Sigwart et al., 2018; Stork et al., 2018; Weigand et al., 2019), а наши знания по закономерностям распределения живых организмов в них всё ещё весьма неполны. Пресноводные фауны многих регионов, которые признавались ранее хорошо изученными, должны быть исследованы повторно, с учётом прогресса, достигнутого в систематических исследованиях различных групп организмов, населяющих континентальные водоёмы (Коровчинский, 1991, 1992). К таким регионам принадлежит Дальний Восток – территория, для которой ранее была продемонстрирована специфичность фаун многих групп пресноводных животных (Никольский, 1956; Берг, 1962; Старобогатов, 1970; Abell et al., 2008).

Изучение суммарного биологического разнообразия даже относительно небольшого региона единственным специалистом (или даже группой специалистов) технически невозможно вследствие необходимости исследовать десятки и сотни тысяч видов, относящихся к различным таксонам с различным уровнем разработанности систематики. Поэтому закономерности распределения биоразнообразия изучаются биологами на примере модельных групп. Для континентальных водоемов такой модельной группой являются ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera). Кладоцеры обитают в водоемах различного типа и размера и являются доминирующей группой в планктонных, донных и литоральных сообществах (Dumont, 1994; Dumont, Negrea, 2002; Котов, 2013). Ветвистоусые ракообразные стали модельной группой для современных исследований различной направленности – экологической, эволюционной, токсикологической и пр. Систематика ветвистоусых ракообразных быстро развивается. В связи с этим представляются особенно важными повторные фаунистические исследования регионов, считавшихся еще недавно “хорошо изученными”.

Предыдущие исследования микроскопических ракообразных юга Дальнего Востока РФ (Боруцкий и др., 1952; Барабанщиков, 2000, 2001, 2002; Яворская, 2008) и Кореи (Yoon, 2010) были зачастую поверхностными в плане определения таксономического

статуса найденных животных. В прошлом десятилетии сотрудниками Лаборатории экологии водных сообществ и инвазий ИПЭЭ РАН были начаты систематические исследования кладоцер континентальных вод Дальнего Востока РФ, в том числе и юга этого региона. Результаты этих исследований отражены в серии публикаций по фауне бассейна реки Зея (Котов, Синев, 2011; Котов и др., 2011а, б). Также были начаты исследования кладоцер отдельных регионов Южной Кореи, в которых приняли активное участие сотрудники ИПЭЭ РАН (Kotov, 2012; Jeong et al., 2014). В итоге было описано несколько новых для науки видов, отмечено проникновение в регион теплолюбивых тропических таксонов, а также наличие многочисленных эндемиков, принадлежащих к различным семействам (Котов, Синев, 2011; Jeong et al., 2013). Эти находки подтверждают мнение о специфичности данного региона и демонстрируют необходимость интенсификации работ по изучению его фауны.

Разнообразие ветвистоусых ракообразных в регионе явно недооценено, а многие определения предыдущих авторов нуждаются в серьезной проверке. Это делает преждевременными какие-либо серьёзные биогеографические обобщения по региону (Котов, 2016). Многие районы юга Дальнего Востока РФ и Корейского полуострова ещё ждут своего исследования. За прошедшие годы сотрудниками ИПЭЭ, а также их коллегами-гидробиологами из других институтов РФ и Республики Корея, было собрано множество проб из данного региона. Их обработка поможет значительно повысить степень изученности фауны ветвистоусых ракообразных этого интересного в биогеографическом отношении региона, а также позволит гораздо глубже исследовать общие закономерности распределения биоразнообразия не только в этом регионе, но и во всей зоне влияния умеренного муссонного климата в восточной части Евразии.

Цель работы:

Провести исследование видового состава и углубленный морфолого-систематический и зоогеографический анализ ветвистоусых ракообразных (Cladocera) юга Дальнего Востока и Корейского полуострова.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- 1) Составить полный список видов Cladocera юга Дальнего Востока РФ и Корейского полуострова;
- 2) Провести систематические ревизии слабоизученных групп видов;
- 3) Провести зоогеографический анализ выявленных в регионе таксонов, уточнить их принадлежность к фаунистическим комплексам;

4) Проанализировать изменения видового богатства кладоцер, распределения видов, соотношения встречаемости представителей различных фаунистических комплексов в широтном диапазоне от нижнего течения Амура до крайнего юга Южной Кореи;

5) Исследовать состав эндемичного дальневосточного комплекса и прояснить его генезис.

Научная новизна. Впервые проведена полномасштабная инвентаризация фауны ветвистоусых ракообразных юга Дальнего Востока РФ и Корейского полуострова с использованием современных подходов к их систематике. Описано три новых для науки вида из данного региона и три вида из близлежащих регионов; получены новые данные по особенностям морфологического строения нескольких слабо изученных видов. Впервые продемонстрировано широкое распространение на юге Дальнего Востока и на Корейском полуострове видов южного теплолюбивого и эндемичного дальневосточного фаунистических комплексов. На примере ветвистоусых ракообразных показано, что исследованный регион является переходной зоной между фаунами бореального и субтропического типа, причем этот переход проявляется не только в смене видов, но и в изменении соотношения таксонов, относящихся к разным фаунистическим комплексам, а также в смене типов таксоценозов. Предложен алгоритм последовательного и комплексного применения статистических методов к анализу качественных фаунистических данных, показавший свою эффективность в данной работе.

Теоретическая и практическая значимость работы. Усилия по фаунистическому анализу микроскопических ракообразных и других гидробионтов учеными-систематиками, основанному на обработке качественных проб с таксономическими целями, представляют заметный интерес, поскольку именно при таком подходе достигается максимально точное определение гидробионтов. Однако такие работы проводятся эпизодически и зачастую бессистемно. В результате возможности фаунистического и биогеографического анализа данных, имеющихся у систематиков, в настоящее время явным образом недоиспользуются. В данной работе предлагается простой алгоритм последовательного анализа качественных данных, получаемых в результате детального систематико-морфологического исследования некоего региона. Этот алгоритм может быть применен при анализе проб из других регионов и глобального анализа фаун различных гидробионтов.

Обработка материала привела к созданию коллекции проб кладоцер Дальнего Востока РФ и Южной Кореи, которая хранится в Лаборатории экологии водных сообществ и инвазий ИПЭЭ РАН. Данная коллекция собиралась всеми сотрудниками

лаборатории на протяжении многих лет, по своим размерам и качеству она не имеет аналогов не только в России, но и во всем мире. На сегодняшний день в коллекции суммарно имеется 365 проб из водоемов Дальнего Востока РФ и 344 пробы из Южной Кореи. Результаты обработки проб занесены в электронную базу данных (на платформе Microsoft Access). Полученный материал доступен другим специалистам для дальнейших исследований. Имеющаяся коллекция способна стать основой для продолжения исследований ветвистоусых ракообразных всей Восточной Евразии, а также для исследований разнообразия кладоцер мировой фауны в целом. Кроме того, в пробах присутствуют и иные гидробионты, такие как веслоногие ракообразные, ракушковые раки и пр., которые могут представлять интерес для специалистов по этим группам. Предварительная информация по их встречаемости в исследованных пробах также занесена в базу данных.

Данные, полученные в ходе выполнения диссертации, могут быть использованы в аналитических работах по общим проблемам экологии и зонального распределения ветвистоусых ракообразных, а также при проведении гидробиологического мониторинга и прогнозирования экологического состояния водных экосистем.

Материалы диссертации будут использованы для составления определителя по фауне ветвистоусых ракообразных Северной Палеарктики в рамках работ по проекту РФФИ 18-14-00325. Кроме того, полученные данные могут быть использованы при подготовке курсов по экологии, гидробиологии и биогеографии для специалистов естественно-научного профиля.

Методология и методы исследования. Для определения ветвистоусых ракообразных в данной работе использован классический сравнительно-морфологический подход. Первым этапом такого анализа являлось предварительное определение таксонов по имеющимся определителям, а также статья и занесение полученных результатов в базу данных. Следующий этап – подробное исследование морфологии особей в отдельных популяциях каждого таксона, выявленного в регионе и дальнейшее ее сравнение с таковой у особей из популяций из других регионов, по возможности включая типовые местообитания. Морфологические наблюдения были задокументированы при помощи рисунков. При обнаружении различий в морфологии особей из разных регионов делалось предположение, что перед нами группа близких видов, которая подвергалась морфологической ревизии, подтверждавшей или опровергавшей данную гипотезу. Подобный подход трудоемок и имеет свои ограничения, но при этом он является наиболее эффективным при инвентаризации фауны любого региона. Концентрируясь на поиске

отличий в морфологии между различными популяциями, можно избежать ошибок, которые возникают при формальном использовании определителей. В нашей работе мы специально акцентировали внимание на морфологических признаках, поскольку надеемся, что этими результатами сможет воспользоваться большее число специалистов, связанных с гидробиологией, но не использующих генетические подходы.

Полученные данные о встречаемости таксонов в пробах подвергались статистическому анализу. В каждом случае проверялась достоверность той или иной операции.

Некоторые работы проводились совместно с коллегами-генетиками, однако автор диссертации сам не принимал участия в лабораторной части работы (выделении ДНК, постановке ПЦР, сдаче образцов на секвенирование, расшифровке полученных секвенограмм). Вклад автора заключался в том, что он подбирал подходящие для генетического анализа пробы и непосредственно отбирал из них особи, а также участвовал в интерпретации построенных деревьев.

Положения, выносимые на защиту:

1) Фауна ветвистоусых ракообразных юга Дальнего Востока и Корейского полуострова является уникальной как в масштабах Азии, так мировой фауны.

2) От нижнего Амура до корейского острова Чеджу происходит смена бореальной фауны на субтропическую как по видовому составу и доле представителей разных фаунистических комплексов, так и по типу таксоценозов и преобладанию в них представителей разных фаунистических комплексов по их встречаемости.

Соответствие паспорту научной специальности. Выполненная работа соответствует паспорту специальности 03.02.10 – “гидробиология”, а именно Пункту 4 ("Изучение сообществ гидробионтов (гидробиоценозов), их видовой структуры и разнообразия, межпопуляционных отношений как основы стабильности видового состава и функционирования биоценоза") и Пункту 6 ("Изучение биогеографических аспектов распределения гидробионтов в водоемах разных типов на континентах (биолимнология) и в океанах (биоокеанология)").

Личный вклад соискателя. Тема диссертационной работы выбрана автором самостоятельно, им же предложена методика сбора, первичной обработки и дальнейшего анализа проб. Автор лично принял участие в сборе части полевого материала с юга Дальнего Востока и из Южной Кореи. Автором лично выполнены первичный разбор проб под бинокулярным микроскопом, составление списков видов, проведено формирование

базы данных по фауне кладоцер юга Дальнего Востока РФ, а также матриц данных для всех типов статистического анализа. Интерпретация полученных результатов проводилась автором совместно со специалистами по математическим методам ИПЭЭ РАН. Молекулярно-генетический анализ группы видов *Daphnia curvirostris* проведен коллективом проекта РФФ 18–14–00325 при непосредственном участии автора. Морфологический анализ группы видов *Daphnia curvirostris* проведен исключительно автором данной диссертации. Автором написан текст диссертации по согласованному с научным руководителем плану, а также выполнены все рисунки, приведенные в работе. В случае, если работы по теме диссертации выполнялись в составе коллектива исследователей, имена соавторов указаны в соответствующих публикациях. В пяти опубликованных статьях, вышедших в журналах, индексируемых в базе данных Web of Science Core Collection, автор диссертации выступал в роли первого (или единственного) автора публикации.

Степень достоверности и апробация результатов. В данной работе использовались общепринятые методики по сбору качественных проб и обработке собранного материала. Все статьи, в которых отражены основные положения работы, прошли рецензирование отечественными и зарубежными специалистами гидробиологами и зоологами и опубликованы в журналах, представленных в международных базах данных Web of Science Core Collection и Scopus. Основные результаты были доложены на Всероссийской научной конференции, посвященной 70-летию кафедры “Зоология и экология” Пензенского государственного университета и памяти проф. В.П. Денисова (15–18 ноября 2016 г., Пенза); XI Симпозиуме по Cladocera (24–29 сентября 2017 г., Кульмбах, Германия); Научно-практической конференции, посвященной 90-летию со дня рождения Николая Николаевича Смирнова “Актуальные проблемы изучения ракообразных” (17–20 мая 2018 г., Борок); Всероссийской научной конференции “Зоология Беспозвоночных: Новый век”, посвященной 160-летию кафедры зоологии беспозвоночных МГУ (19–21 декабря 2018 г., МГУ имени М.В. Ломоносова, г. Москва); Международной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных “Ломоносов-2019” (8–12 апреля 2019 г., МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва); Научной конференции “Зоология беспозвоночных – новый век” (19–21 декабря 2019 г., МГУ имени М.В. Ломоносова, г. Москва); VIII Международной конференции по Баркодинку (17–20 июня 2019 г., Трондхейм, Норвегия); XI Всероссийской научно-практической конференции с международным участием для молодых ученых по проблемам водных экосистем “Понт Эвксинский-2019” (23–27 сентября 2019 г., ФГБУН ИМБИ, г. Севастополь), Международной конференции, посвященной 50-летию Совместной Российско-

Монгольской Комплексной Биологической Экспедиции РАН и АНМ (23–25 октября 2019 г., ИПЭЭ РАН, Москва) и XV Всероссийской с международным участием научно-практической конференции “Экология родного края: проблемы и пути их решения” (18 мая 2020 г., г. Киров).

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

По теме диссертации опубликовано 9 статей в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации, а также 11 тезисов международных и всероссийских конференций.

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации:

1. Sinev, A.Y. A new species of *Pseudochydorus* Fryer, 1968 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) from South-East Asia / A.Y. Sinev, **P.G. Garibian**, Y. Gu // Zootaxa. – 2016. – Vol. 4079. – P. 129–139.

2. **Гарибян, П.Г.** *Nicsmirnovius eximius* (Kiser, 1948) (Cladocera: Chydoridae) из Приморского края: первая находка рода для фауны России / **П.Г. Гарибян** // Зоологический журнал. – 2017. – Т. 96. – Вып. 11. – С. 1359–1363.

3. Neretina, A.N. Diversity of the subgenus *Disparalona* (*Mixopleuroxus*) Hudec, 2010 (Crustacea: Cladocera) in the New and Old World / A.N. Neretina, **P.G. Garibian**, A.Y. Sinev, A.A. Kotov // Journal of Natural History. – 2018. – Vol. 52. – № 3–4. – P. 155 – 205.

4. **Garibian, P.G.** A new case of West-East differentiation of the freshwater fauna in Northern Eurasia: the *Pleuroxus trigonellus* species group (Crustacea: Cladocera: Chydoridae) / **P.G. Garibian**, A.N. Neretina, A.I. Klimovsky, A.A. Kotov // Zootaxa. – 2018. – Vol. 4532. – P. 451–482.

5. Kotov, A.A. Recent progress in studies of the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of South Korea with seven new records for the Korean Peninsula / A.A. Kotov, A.Y. Sinev, **P.G. Garibian**, A.N. Neretina, H.G. Jeong, W. Lee, K.S. Chae, G.S. Min // Journal of Species Research. – 2018. – Vol. 6. – P. 227–246.

6. **Garibian, P.G.** Cladocera and Copepoda (Crustacea: Branchiopoda) of the Lake Bolon and its basin (Far East of Russia) / **P.G. Garibian**, E.S. Chertoprud, A.Y. Sinev, N.M. Korovchinsky, A.A. Kotov // Arthropoda Selecta. – 2019. – Vol. 28. – № 1. – P. 37–63.

7. Karabanov, D.P. Advances in DNA barcoding of the Cladocera (Crustacea) of the Far Eastern Palearctic / D.P. Karabanov, E.I. Bekker, A.N. Neretina, **P.G. Garibian**, A.A. Kotov, D.J. Taylor // *Genome*. – 2019. – Vol. 62. – № 6. – P. 394.

8. **Гарибян, П.Г.** Юг Дальнего Востока России и Корея как переходная зона между бореальной и субтропической фаунами ветвистоусых ракообразных (Cladocera, Crustacea) / **П.Г. Гарибян**, А.Н. Неретина, Н.М. Коровчинский, А.Ю. Синева, А.В. Чабовский, А.А. Котов, Н.Н. Смирнов // *Зоологический журнал*. – 2020. – Т. 99. – Вып. 10. – С. 1094–1109.

9. **Garibian, P.G.** A new species of the *Daphnia sinevi* group (Crustacea: Cladocera: Daphniidae) / **P.G. Garibian**, A.A. Kotov // *Zootaxa*. – 2020. – Vol. 4820. – № 3. – P. 485–505.

Принята в печать статья:

10. Kotov, A.A. A new species group from the *Daphnia curvirostris* species complex (Cladocera: Anomopoda) from the Eastern Palearctic: taxonomy, phylogeny and phylogeography / A.A. Kotov, **P.G. Garibian**, E.I. Bekker, D.J. Taylor, D.P. Karabanov // *Zoological Journal of the Linnean Society*. – 2020. – <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlaa046>.

Материалы и тезисы конференций:

1. Котов, А.А. Биологическое разнообразие пресноводных беспозвоночных Северной Евразии и его формирование на примере ветвистоусых ракообразных (Cladocera, Crustacea) / А.А. Котов, Е.И. Беккер, Д.П. Карабанов, Я.Р. Галимов, **П.Г. Гарибян** // *Материалы Всероссийской научной конференции, посвященной 70-летию юбилею кафедры “Зоология и экология” Пензенского государственного университета и памяти профессора В.П. Денисова (1932–1997)*. 15–18 ноября 2016 г. Пенза. Издательство ПГУ. – 2016. – С. 52.

2. **Гарибян, П.Г.**, 2016. Видовое разнообразие в комплексе видов *Chydorus sphaericus* s. lat. (Cladocera, Crustacea) Сибири и Дальнего Востока РФ / **П.Г. Гарибян** // *Материалы Всероссийской научной конференции, посвященной 70-летию юбилею кафедры “Зоология и экология” Пензенского государственного университета и памяти профессора В.П. Денисова (1932–1997)*. 15–18 ноября 2016 г. Пенза. Издательство ПГУ. – 2016. – С. 31.

3. Neretina, A.N. A revision of *Disparalona hamata* species complex (Cladocera: Chydoridae) in the New and Old World / A.N. Neretina, **P.G. Garibian**, A.Y. Sinev, W. Zelalem // Rabus M., Knie M., Laforsch C., Karsch M., Kredler M. (eds). *Cladocera XI*. 24th–29th 2017. Kulmbach. Abstract Book. – 2017. – P. 65.

4. **Гарибян, П.Г.** Микроскопические ракообразные (Cladocera и Sorepoda) Озера Болонь и окрестных водоемов (Хабаровский край, Российская Федерация) / **П.Г. Гарибян**, Е.С. Чертопруд, А.А. Котов // Котов А.А., Крылов А.В., Сабитова Р.З. (ред.). Сборник тезисов и материалов докладов научно-практической конференции, посвященной 90-летию со дня рождения Николая Николаевича Смирнова. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. 17–20 мая 2018 г. Ярославль. Борок. Издательство “Филигрань”. – 2018. – С. 64–66.

5. **Гарибян, П.Г.** Находка ветвистоусого ракообразного *Disparalona hamata* (Birge, 1879) (Crustacea: Cladocera) в пазухах листьев бромелии *Tillandsia aguascalentensis* Gardner, 1984 (Мексика) / **П.Г. Гарибян** // Котов А.А., Крылов А.В., Сабитова Р.З. (ред.), Сборник тезисов и материалов докладов научно-практической конференции, посвященной 90-летию со дня рождения Николая Николаевича Смирнова. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 17–20 мая 2018 г. Ярославль. Борок. Издательство “Филигрань”. – 2018. – С. 13–14.

6. **Гарибян, П.Г.** Морфологические и генетические подходы к ревизии группы видов *Scapholeberis kingii* в тропиках старого света и Австралии / **П.Г. Гарибян** // Малахов В.В., Гордеев И.И. (ред.). Материалы международной конференции, посвященной 160-летию кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. 19–21 декабря 2018 г. Москва. – 2018. – С. 33.

7. **Гарибян, П.Г.** Находки теплолюбивых ветвистоусых ракообразных (Cladocera: Crustacea) в водоемах юга Дальнего Востока Российской Федерации / **П.Г. Гарибян** // Материалы XI Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых по проблемам водных экосистем, посвященной памяти д.б.н., проф. С.Б. Гулина. 23–27 сентября 2019 г. Севастополь. Издательство ФИЦ ИнБЮМ. – 2019. С. 20–22.

8. **Гарибян, П.Г.** Разнообразие ветвистоусых ракообразных (Cladocera: Crustacea) Южной Кореи и биогеографии анализ найденных таксонов / **П.Г. Гарибян** // Алешковский И.А., Андрианов А.В. (ред.). Материалы Международного молодежного научного форума “Ломоносов-2019”. 8–12 апреля 2019 г. Москва. Издательство МАКС Пресс. – 2019. – С. 1–2.

9. Неретина, А.Н. Обзор интересных находок ветвистоусых ракообразных (Crustacea: Cladocera) в водоёмах Забайкальского края и некоторых прилегающих территорий. / А.Н. Неретина, Е.Х. Зыкова, **П.Г. Гарибян**, А.А. Котов, Н.М. Коровчинский, А.Ю. Синев, Н.Н. Смирнов // Дорофеев Н.И., Бажа С.Н., Дробышев Ю.И., Данжалова Е.В., Андреев А.В., Сыртыпова С.-Х.Д. (ред.). Материалы международной конференции, посвященной 50-летию СРМКБЭ РАН и АНМ. 23–25 октября 2019 г. Москва. – 2019. – С. 152–155.

10. Kotov, A.A. Advances in DNA barcoding of the Cladocera (Crustacea) of the Far Eastern Palearctic / A.A. Kotov, D.P. Karabanov, E.I. Bekker, A.N. Neretina, **P.G. Garibian**, D.J. Taylor // Adamowicz S.J., Ekrem T., Stur E., Bakken S., Martin D.M., (eds). 8th international Barcode of life Conference. June 17th–20th 2019. Trondheim, Norway. Abstract Book. – 2019. – P. 394.

11. **Гарибян, П.Г.** Выявление переходной зоны между Палеарктикой и Ориентальной зоной на примере анализа распределения ветвистоусых ракообразных в водоемах юга Дальнего Востока России и Южной Кореи / **П.Г. Гарибян**, А.Н. Неретина // Т.Я. Ашихмина (отв. ред.). XV Всероссийская с международным участием научно-практическая конференция “Экология родного края: проблемы и пути их решения”. 18 мая 2020 г. Киров. Книга 2. – 2020. – С. 197–201.

БЛАГОДАРНОСТИ

Хочу выразить огромную признательность Алексею Алексеевичу Котову за чуткое научное руководство и помощь на всех этапах работы. Благодарю Н.Н. Смирнова, Н.М. Коровчинского, А.В. Чабовского, А.Н. Неретину, Д.П. Карабанова, А.Ю. Синева, Е.С. Чертопруд, Р.Б. Сандлерского за ценные консультации. Также хочу поблагодарить за помощь в сборе проб В.С. Артамонову, Е.И. Барабанщикова, Ю.В. Деарта, Х.Г. Джеонга, М.Ю. Дьякова, П.А. Глазова, Д.П. Карабанова, А.А. Махрова, А.Ю. Синева, П.А. Сорокина. Огромное спасибо моим родным и близким за поддержку.

Все работы по исследованию юга Дальнего Востока РФ выполнены при поддержке гранта РНФ 18–14–00325. Исследования морфологии ветвистоусых ракообразных, выполненные в Южной Корее, были осуществлены за счёт Стипендии Президента Российской Федерации для обучающихся за рубежом на 2017/2018 учебный год. Углубленные исследования морфологии некоторых теплолюбивых кладоцер были выполнены при поддержке РФФИ (проект 18–34–00389 мол_а). Статистический анализ выполнен в рамках работы по гранту Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских учёных - кандидатов наук (проект МК-525.2020.4).

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Особенности пресноводной фауны юга Дальнего Востока РФ и Корейского полуострова

Дальний Восток – это обширный регион, включающий Северо-Восточную, Восточную и Юго-Восточную Азию. Дальний Восток занимает большую часть геополитического “Азиатско-Тихоокеанского региона”, включающего 21 страну (Wikipedia, 2019) с различными географическими особенностями и климатом.

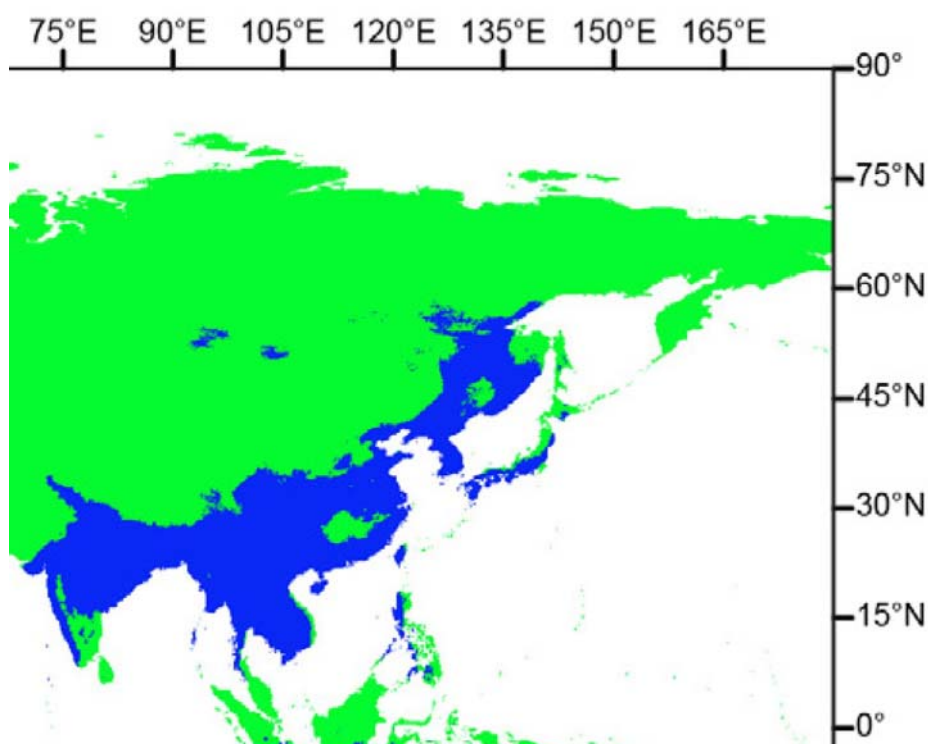


Рис. 1. Карта-схема Дальнего Востока с отмеченной синим цветом зоной влияния муссонного климата.

Муссонный климат во многом определяет природные условия на Дальнем Востоке (Рис. 1). Однако весь регион слишком обширен для адекватного анализа фауны его континентальных водоёмов в рамках кандидатской диссертации. В данной работе внимание будет сосредоточено на исследовании пресноводной фауны северной части зоны, находящейся под влиянием муссонного климата (Григорьева, 2009; Frédéric et al., 2013), а именно, юга Дальнего Востока РФ и Корейском полуострове с относительно сухим воздухом зимой и влажным и жарким летом во время прихода муссона (Акимов и др., 2016; Селедец, 2013; Федотов, 2015).

На территории юга Дальнего Востока РФ почти все континентальные воды относятся к бассейну р. Амур, одной из самых крупных рек планеты (с общей длиной 2846 км). Река берет начало от слияния рек Аргунь и Шилка и впадает в Охотское море. Общая площадь бассейна составляет около 1.9 млн. км², большая его часть располагается в пределах Забайкалья и Дальнего Востока России: в Хабаровском и Приморском крае, Еврейской автономной области, а также Амурской и Читинской областях. Среднегодовой сток составляет 347 км³. Главные притоки Амура – это реки Зея (с Селемджой), Бурей и Амгунь (левые притоки), Сунгари (с Нэньцзяном) и Уссури (Мулинхэ) (правые притоки) (Артеменко, Сорокин, 2009). Амур принято разделять по гидрографическому строению и особенностям водного режима на три основные части: верхнюю (истоки – Благовещенск), среднюю (Благовещенск – Хабаровск) и нижнюю (Хабаровск – устье). Верхняя часть пересекает хребет Ильхури-Алинь, где долина реки представлена чередованием озеровидных расширений и резких сужений. Чуть дальше, в пределах Зейско-Бурейской равнины, на участке после слияния с Зеей, река формирует широкую долину с обширными надпойменными террасами и меандрирующим руслом, местами подверженным сильной фуркации, островами и заливами-старицами. Далее, ниже устья реки Хинган, на протяжении 150 км. Амур пересекает Хинганский хребет и формирует узкую долину. После чего на Среднеамурской и Нижнеамурской равнинах, вплоть до устья, Амур образует широкую пойму с огромным множеством рукавов и озер. Эта пойма прерывается отдельными антецедентными участками в районе пересечения хребта Чаятын у города Комсомольск-на-Амуре (Сорокин и др., 2010).

Из-за развития добычи и обработки полезных ископаемых, а также лесохозяйственной деятельности в регионе возникли многочисленные проблемы, связанные с неблагоприятными изменениями природной среды. В российской части бассейна реки Амур происходит изменение многолетнего и внутригодового режима стока вод, вызванное функционированием водохранилищ и ГЭС, а также загрязнение вод и активизация русловых деформаций. Кроме того, в этой части наблюдается увеличение частоты и мощности наводнений. В китайской части бассейна Амура к этим проблемам добавляются еще и снижение уровня грунтовых вод, формирование депрессионных воронок, эвтрофикация водохранилищ (Горбатенко, 2016). В последние десятилетия наблюдается активное загрязнение рек бассейна Амура как с российской, так и китайской стороны (Воронов, 2009). Особенно интенсивно на российской стороне Амура его загрязнение идёт из реки Сунгари, несущей разнообразные загрязнители, такие как пестициды, полициклические ароматические углеводороды, ионы тяжёлых металлов,

которые мигрируют во взвешенных веществах, оседают на дно и передаются по трофическим цепям гидробионтов (Кондратьева и др., 2011).

Хорошо известно, что регион значим своими биологическими ресурсами. Основные группы промысловых рыб – это лососёвые и осетровые, поскольку они имеют особое значение для экономики страны, их популяции – объект долговременного экологического мониторинга. Исследования разнообразия рыб на юге Дальнего Востока РФ стали проводиться в начале XIX века и продолжаются до сих пор (Новомодный, 2004) по причине особой значимости рыбного промысла. В советский период было начато систематическое изучение континентальных водоёмов Дальнего Востока, которое активизировалось с созданием Дальневосточного филиала АН СССР в 1932 г. и включением в его состав Биологического института (с рядом групп, работавших в области гидробиологии) и биологической станции на озере Ханка. Помимо этого, в 1928 г. был открыт Тихоокеанский институт рыбного хозяйства (переименованный в 1934 г. в Тихоокеанский институт рыбного хозяйства и океанографии), у которого были организованы отделения в дальневосточных регионах (Богатов, 2003).

Одной из важных причин начала масштабных гидробиологических исследований послужило уменьшение уловов в конце 1940-х годов в результате чрезмерного вылова во время Великой Отечественной Войны. В этот период крупная экспедиция во главе с профессором Московского государственного университета Г.В. Никольским была отправлена в бассейн Амура для его комплексного изучения. Именно с этого времени начались систематические усилия по изучению разнообразия как рыб, так и других гидробионтов - в частности, особое внимание стало уделяться разнообразию планктона различных водных объектов, например озера Болонь (Хахина, 1948). В целом, именно в это время было выработано представление о том, что изучение планктона имеет важное значение для более полного понимания процессов, проходящих в водоёмах.

В начале 70-х годов XX века были открыты лаборатории, целью которых было изучение биоразнообразия и продуктивности пресноводных экосистем, в Институте Проблем Изучения Севера, в Отделе Гидробиологии Тихоокеанского Института Географии, и в Биолого-Почвенном Институте ДВНЦ АН СССР. В исследованиях этого периода активно участвовали представители ряда научных школ советских гидробиологов: чл.-корр. АН СССР Г.Г. Винберга, академика РАН А.Ф. Алимова, а также дальневосточного ихтиолога и гидробиолога В.Я. Леванидова (Богатов, 2003). В этот период важным направлением гидробиологических исследований стало изучение первичной продукции, и одним из мест, где проводились подобные исследования, был

ДВНЦ АН СССР, сейчас Институт водных и экологических проблем ДВО РАН (Богатов, 2003).

До последнего времени большинство гидробиологических работ было сосредоточено на ихтиофауне, а другим группам уделялось значительно меньше внимания, несмотря на то, что в прошлом неоднократно отмечалась важность других групп гидробионтов. Так, например, было показано, что в водоёмах Нижнего Амура рыбопродукция напрямую связана с первичной продукцией планктона. На базе многолетних данных Амурского ТИНРО было показано, что вылов рыбы составляет в среднем около 0.12% от первичной продукции за год (Богатов, 2003). Однако эти исследования касались преимущественно самых крупных водных объектов, хотя очевидно, что для более рационального использования водных ресурсов необходимо исследовать все водные объекты, от крупных озёр, рек и водохранилищ до небольших прудов и даже луж.

На Корейском полуострове реки довольно многочисленны, однако они относительно невелики. Большинство рек берёт начало в горах, занимающих значительную часть Корейского полуострова, они имеют западное направление течения и впадают в Жёлтое море (Воробьев, 1961). Большинство озёр Кореи представляют собой искусственные водохранилища, которые стали необходимы в связи с бурным развитием сельского хозяйства, в первую очередь рисоводства. Начиная с 1960-х годов правительство Южной Кореи запустило программу развития земельных ресурсов, направленную на усиление агрокультуры, индустриализацию и увеличение количества питьевой воды. В результате из-за сильного антропогенного воздействия пострадало биоразнообразие водоёмов (Вае, Lee, 2001). С 1970-х годов для улучшения качества воды стали применяться новые технологии, в том числе с интродуцированием организмов макробентоса (Morse et al., 2007).

Изучение зоопланктона в Корею началось японскими исследователями (Sato, 1939) в период оккупации страны Японией, впоследствии интерес к ним упал. Однако за последние 30 лет было опубликовано множество работ по водным экосистемам Южной Кореи (Hyun-Woo et al., 2018). К настоящему времени в них отмечено более 450 видов пресноводного зоопланктона, в том числе, идентифицированы 85 видов ветвистоусых ракообразных (Jeong et al., 2014), 138 видов веслоногих ракообразных (Chang, 2009) и 230 видов коловраток (Hyun-Woo et al., 2018).

На сегодняшний день усилия правительства Южной Кореи направлены на так называемую “зеленую экономику”. Кроме того, Южная Корея стала первой страной, которая объявила реализацию “зеленой экономики” в качестве национальной стратегии (Мухетдинова, Гурьева, 2015). В связи с этим вырос спрос на все виды исследований,

связанных с изучением биоресурсов и биоразнообразия, в том числе на работы по изучению флоры и фауны, которые сейчас проводятся во всех крупных институтах и университетах страны с активным участием специалистов из других стран.

Многими исследователями различных групп пресноводных беспозвоночных отмечена специфичность рассматриваемого нами региона и присутствие многочисленных эндемичных таксонов. Например, такие виды пресноводных олигохет, как *Piguetiella amurensis* и *Haber amurensis* – это типичные обитатели реки Амур, которые также отмечаются в районе Владивостока (Timm, 1997). При этом Амуро-Японский зоогеографический субрегион выделяется, согласно фауне олигохет, как переходная зона между Голарктикой и Сино-Индийским регионом (Timm, 1997).

Крайне богаты эндемичными видами основные группы насекомых, чья личиночная стадия проходит в воде. Так, среди ручейников известны узкие эндемики Приморского края и Юга Дальнего Востока (Потиха, 2018). В целом, в зоогеографических районах Зейского, Средне- и Нижнеамурского округов Амурской провинции отмечается преобладание восточно-палеарктических видов ручейников над палеархеарктическими. Увеличение числа палеархеарктических видов наблюдается в более южных регионах: водоёмах Восточно-Маньчжурских гор и бассейна оз. Ханка (Тесленко, 2012). При этом в районе бассейна Зеи встречены веснянки явно юго-восточного генезиса (Тесленко, 2007, 2009).

Для поденок наибольшее разнообразие видов зарегистрировано в южной части дальневосточного региона РФ, включающего бассейны рек Уссури, Амура и побережья Японского моря (Тиунова, 2007). Также на юге Дальнего Востока РФ обнаружены теплолюбивые виды *Ephoron shigae*, *Rhoenanthus coreanus*, последний отмечен и в Корее (Bae, McCafferty, 1991), а *Ephacerella longicaudata* – только в Корее (Bae et al., 1994) и Японии (Чернова и др., 1986; Ishiwata, 2001). Распространение *Chankagenesia natans*, ограничено в Приморье озером Ханка, а в Хабаровском крае – нижним течением р. Амур (Чернова, 1952; Чернова и др., 1986). Ряд авторов отмечал высокое разнообразие поденок озера Ханка (Тиунова, 1997). Фауна подёнок Дальнего Востока РФ представлена “преимущественно палеархеарктическими и восточно-палеарктическими видами, составляющими около 80% всего видового состава” (Тиунова, 2007).

Исследования фауны моллюсков Дальнего Востока продолжаются в течение многих лет. На основе полученных данных о фауне моллюсков была создана схема биогеографического районирования Старобогатова (1970). Большая часть территорий юга Дальнего Востока РФ и Корея были включены им в Сино-Индийскую зону, а не в состав Палеарктики. Со временем, после получения новых данных, схема была несколько

видоизменена, и граница Сино-Индийской зоны была смещена несколько южнее, однако юг Дальнего Востока РФ так и остался частью этой области (Старобогатов, 1989), причем он представлен двумя надпровинциями: Амурской и Приморской, с чётким разделением по видовому составу фауны (Прозорова, 2001). Япония и Корейский полуостров (не включая часть северного побережья последнего) относятся к своей собственной надпровинции. Последователи Я.И. Старобогатова подтвердили вывод о том, что для каждой надпровинции характерна достаточно высокая степень эндемизма (Богатов, 1990; Прозорова, 1991, 2008).

Аналогичная ситуация отмечена для речных раков рода *Cambaroides* юга Дальнего Востока РФ и Кореи. Самый широко распространённый вид, *Cambaroides dauricus*, обитает в верхнем Амуре, где доходит в своем распространении на запад до Реки Шилка (Kawai et al., 2003). Он встречается в среднем Амуре, Северном Китае, а также в Северной Корее, Приморском крае вплоть до тихоокеанского побережья, но при этом его ареал не доходит на юго-востоке до Владивостока (Барабанщиков, 2003). Другой вид *C. schrencki*, обитает в русле рек Уссури, Сунгача, Илистая, нижнем Амуре, Сунгари и озере Ханка, а также на севере Сахалина (Барабанщиков, 2003; Kawai et al., 2003). *C. koshewnikowi* был отмечен только в нижней части реки Амур. *C. wladivostokensis* обитает по всему Япономорскому побережью Приморья (Барабанщиков, 2003). На территории Корейского полуострова, а также в прилегающих районах Китая обитает *C. similis* (Kawai et al., 2003; Kawai, Min, 2005). Также стоит отметить *C. japonicus*, обитающего только в Японии и *C. sachalinensis*, обитающего исключительно на Сахалине. По мнению Старобогатова (Starobogatov, 1995), вселение общего предка Astacidae и Cambaridae в пресные воды произошло в Юго-Восточной Азии. Далее Cambaridae постепенно расселялись по всему востоку Азии. Для ряда видов, например, *C. wladivostokensis*, предполагается массовое вымирание, в результате чего популяции сохранились только в бассейнах рек, впадающих в залив Петра Великого (Барабанщиков, 2003). Более того, отмечены виды, обитающие только в Японии и на Сахалине.

Эндемизм фауны данного региона выявлен и для водяных осликов. Ряд групп видов рода *Asellus* распространен только в пределах юга Дальнего Востока РФ. *A. hilgendorfi amuricus* распространен в бассейне Амура, а также в Магаданской области (в приморских тундровых озерах и в среднем течении р. Колыма). Другой представитель, *A. hilgendorfi hilgendorfi*, известен только с островов Японского архипелага, а также занесен человеком в Калифорнию (Magniez, Toft, 2000). Отмечено, что находки этого вида в Южной Корее и в подземных водах Китая по-видимому относятся к другим таксонам, в том числе новым для науки (Сидоров, 2005). *A. levanidovorum* обитает в притоках озера Болонь, нижнем

течении Амура, Приморском крае, Амурской области и на острове Сахалин. Из Приморского края известен *A. primoryensis*, который отмечен в Лазовском заповеднике, в реках Бикин и Тауха (Henry, Magniez, 1993). *Sibirasellus denifer* отмечен в Хабаровском крае, в бассейне р. Хор (приток р. Уссури) (Бирштейн, Леванидов, 1952). Ранее было высказано предположение о том, что юг Дальнего Востока является “центром происхождения” для группы *aquaticus-hilgendorfi-levanidovororum* (Сидоров, 2005).

Для пресноводных Calanoidea характерна более или менее выраженная локализация в своем ареале (Боруцкий и др., 1991). Фауна копепод юга Дальнего Востока крайне разнообразна, хотя и бедна эндемиками, такими как, например, *Hetercope soldatovi*, *Tropodiptomus borutzkyi*, *Neurodiptomus amurensis*. Основной вклад в биоразнообразие вносят таксоны, чей ареал намного шире, они заходят вглубь на территорию Китая (*Epischura chankensis*, *Mongolodiptomus birulai*, *Neurodiptomus pachypoditus*, *Boeckella orientalis*). *Schmackeria inopina* и *Sinocalanus tenellus* встречаются также в Японии и на Сахалине. Ареалы *Neurodiptomus incongruens*, *Neodiptomus schmackeri* и *Eodiptomus sinensis* уходят еще дальше вглубь азиатского континента. Другая группа, которая вносит максимальный вклад в биоразнообразие, — представители с широким распространением в Палеарктике (*Acanthodiptomus denticornis*, *Eudiptomus vulgaris*, *Hetercope borealis*, *Hetercope appendiculata*) (Боруцкий и др., 1991). Пока для юга Дальнего Востока не проводилось попыток районирования, основанных на анализе фаун копепоид, однако даже сейчас можно указать на переходность фауны от более северной к южной (Боруцкий и др., 1991).

Таким образом, для ряда пресноводных беспозвоночных животных также показано, что Дальний Восток РФ и Корея – это зоны их эндемизма. Мало того, исследования различных групп животных и растений свидетельствуют о специфичности исследуемого района, что в частности проявилось в том, что в некоторых схемах биогеографического районирования он получает особый биогеографический статус. Ихтиологами, активно работавшими в бассейне Амура, созданы широко принимаемые и обсуждаемые биогеографические представления о пресноводной фауне в целом. Так, по Л.С. Бергу в состав палеарктической зоны входят особые переходные области, в том числе, Амурская. При этом рассматриваемый регион попадает по Л.С. Бергу в две основные области: Голарктическую на севере и в Амурскую (маньчжурскую) переходную область. Последняя покрывает большую часть бассейна Амура и все реки, впадающие в Японское море до юга Кореи, а также Сахалин, Японию, Корею, бассейны рек Ялу, Ляохэ и Тугура (Берг, 1962).

Одна из самых последних систем регионализации пресных вод создана по современным данным об ихтиофауне, но с привлечением информации по другим группам гидробионтов (Abell et al., 2008). Пресноводные экосистемы на исследуемой территории, согласно этой схеме, относятся к нескольким "экорегions" (в понимании Abell et al., 2008, хотя правомочность применения этого термина к выделенным районам может дискутироваться). Большая часть исследуемой территории юга Дальнего Востока РФ попадает в "экорегion 616" ("Нижний Амур"), при этом прибрежная часть юга ДВ относится к "экорегionу 641" ("Сахалин, Хоккайдо, Сихоте-Алинь и побережье"). Прилегающие районы Китая и Северной Кореи принадлежат к "экорегions" 620 ("Средний Амур") и "640" ("Хамгён-Санмак"), а территория Южной Кореи попадает в "экорегions 638" ("Восточный сток Желтого моря") и "639" ("Юго-Восточный экорегion") (www.feow.org).

Ветвистоусые ракообразные как модельная группа современной биологии

В данной работе особенности пресноводной фауны юга Дальнего Востока РФ и Корейского полуострова изучены на примере ветвистоусых ракообразных (Cladocera) – наиболее разнообразной и широко распространенной группы жаброногих ракообразных (Branchiopoda). В настоящее время известно более 850 видов ветвистоусых ракообразных (Котов, 2013). Ветвистоусые ракообразные – обитатели различных континентальных водоемов, от крупных озер и рек до прудов и мелких временных водоемов. Большинство представителей ветвистоусых ракообразных – это пресноводные животные. Среди кладоцер есть и обитатели морей, солоноватоводных и даже гиперсалинных континентальных водоемов. Кроме того, некоторые таксоны ветвистоусых ракообразных обитают в подземных водах и пещерах, также среди них есть несколько видов, живущих вне водоемов – в каплях влаги на листьях и стеблях мхов во влажных высокогорных тропических лесах, в воде, содержащейся в дуплах деревьев, пазухах листьев тропических растений, и т.д. (Котов, 2013; Neretina et al., 2019).

В экосистемах континентальных водоемов ветвистоусые ракообразные являются первичными консументами, которые, в свою очередь, потребляются беспозвоночными и рыбами (Forró et al., 2008). Планктонные ветвистоусые ракообразные-фильтраторы служат "важнейшим фактором формирования качества воды" (Коровчинский, 2004; Forró et al., 2008). Видовой состав кладоцер в некоторых случаях может указывать на соленость воды, содержание металлов, токсинов, трофность водоёма, и т.д. По этой причине некоторые виды ветвистоусых ракообразных – объекты токсикологических и биоиндикационных исследований.

Кладоцеры – крайне древняя группа, которая, по мнению большинства специалистов по этой группе, существует на Земле со среднего палеозоя (Korovchinsky, 2006; Van Damme, Kotov, 2016). В связи со столь древним возрастом группы, многие биогеографические закономерности, выявленные на примере других животных (обычно более молодых), к кладоцерам малоприменимы (Van Damme, Kotov, 2016).

Исследования систематики и фаунистики кладоцер проводились в течение очень продолжительного времени во многих регионах планеты. Однако за два последних десятилетия систематика многих макротаксонов кладоцер претерпела существенные изменения. Особо сильные изменения в систематике произошли с введением новых методов исследований, таких как сканирующая электронная микроскопия и молекулярная генетика (Forró et al., 2008). Однако до сих пор не потерял актуальности и морфологический анализ кладоцер, при этом в последнее время очень сильно возросла его детальность.

К настоящему времени стало очевидно, что кладоцеры – одна из самых успешных широко расселившихся групп микроскопических ракообразных во внутренних водах. При этом эта группа – реликтовая, прошедшая через несколько фаз массового вымирания (Korovchinsky, 2006; Van Damme, Kotov, 2016). Множество обычных таксонов имеет реликтовый статус, а их современное таксономическое богатство крайне ограничено по сравнению с таковым в прошлом. Другие таксоны (например, некоторые *Daphnia*, *Bosmina*) эволюционно молоды, они широко распространены в северном полушарии, но это – следствие недавних эволюционных событий. Одни таксоны кладоцер в настоящее время находятся на стадии дифференциации, другие – в эволюционном стазисе, а некоторые – на стадии вымирания (Korovchinsky, 2006). Подобная неравномерность сильно усложняет изучение всей группы в эволюционном, филогенетическом и биогеографическом аспектах. При этом, согласно теории “оттесненных реликтов” в версии Н.М. Коровчинского (Korovchinsky, 2006), фауна кладоцер современных тропических и бореальных регионов особенно сильно пострадала в ходе массового вымирания, в то время как субтропики и прилегающие к ним регионы с умеренным климатом сохранили элементы фаун, существовавших в эпохи, предшествующие неогеноому массовому вымиранию.

Хотя к настоящему времени получена разнообразная информация по систематике и фаунистике кладоцер, и последние представляются хорошо исследованной группой, в области их изучения остается много пробелов. Важным направлением работ представляется повторное исследование регионов, выглядящих “хорошо изученными” к настоящему моменту, поскольку их изучение было проведено при помощи подходов,

которые в значительной степени устарели к настоящему моменту. В настоящее время это направление исследований находится на начальном этапе.

Прогресс в систематике ветвистоусых ракообразных

Из-за их малых размеров, всестороннее изучение Cladocera было тесно связано с прогрессом световой микроскопии в XVII–XIX веках (Goedardo, 1662; Swammerdam, 1669; Linnaeus, 1761). Развитие микроскопической техники привело к резкому увеличению числа описаний микроскопических животных, в том числе ракообразных. Датский зоолог О.Ф. Мюллер (Müller, 1776, 1785) дал краткое описание и привёл реалистичные рисунки некоторых видов ветвистоусых ракообразных. Он выделил рода *Daphnia*, *Lynceus* и *Polyphemus*, а также впервые использовал биномиальные названия видов ветвистоусых ракообразных (Korovchinsky, 1997). Последующие исследователи (Strauss, 1819, 1820; Jurine, 1820; Schoedler, 1846, 1858, 1863, 1866; Sars, 1862, 1890; P.E. Müller, 1867; Kurz, 1875, 1897 и др.) быстро увеличили число известных для Европы видов. Нарастанию числа описанных таксонов способствовало изучение проб с других континентов (King, 1853; Shoedler, 1877; Sars, 1885, 1888, 1896, 1899, 1901, 1903, 1916; Herrick, 1879, 1882, 1884; 1897 и др.). На рубеже IX-XX веков было известно уже около 150 видов Cladocera (Korovchinsky, 1997). Лучшие авторы этого периода (Sars, 1896, 1903, 1916; Lilljeborg, 1901; Behning, 1912; Stingelin, 1913) достигли существенного прогресса в описании морфологии ветвистоусых ракообразных и вывели систематику многих таксонов на качественно новый уровень. Однако эти авторы в основном уделяли внимание только особенностям внешней морфологии и строения постабдомена самок, а этого зачастую было недостаточно для различения близких видов (Korovchinsky, 1997; Котов, 2013).

С середины-конца XIX века начались интенсивные работы по изучению неевропейских кладоцер. В тот период времени собирались масштабные коллекции кладоцер из стран Азии, Африки, Австралии, Южной и Северной Америки (Richard, 1891, 1892; Guerne, Richard, 1892; Sars, 1896, 1885, 1888, 1903, 1916; Daday, 1898, 1900, 1901, 1902, 1903, 1905, 1910). Появилось большое число фаунистических работ, в которых таксоны определялись неправильно в частности, множество популяций были определены как принадлежащие к видам, описанным из Европы. Считалось, что большинство видов кладоцер имеет чрезвычайно широкое (всесветное, голарктическое или пантропическое) распространение. При этом различия между популяциями в первую очередь объяснялись чрезвычайно сильной морфологической изменчивостью кладоцер (Коровчинский, 2004). Такой подход был опровергнут только в конце XX века (Freu, 1982).

К началу XX века интерес к детальным морфолого-систематическим исследованиям Cladocera и других групп водных животных заметно ослаб. При этом качество морфологических описаний этого времени часто было более низким по сравнению с работами XIX века, в описаниях обсуждались немногие диагностические признаки, в то время как большая часть признаков оставалась неизученной, что привело к появлению значительного числа таксонов, которые ныне не рассматриваются в качестве валидных (Korovchinsky, 1997; Котов, 2013).

В середине XX века главные силы гидробиологов были направлены на изучение экологии организмов и сообществ и попытки объяснения этих процессов с функциональной точки зрения (Wesenberg-Lund, 1939; Woltereck, 1913. 1920; Бенинг, 1941; Brooks, 1947; Jacobs, 1961). Однако до 1970-х годов практически не было предпринято попыток разобраться в систематике тех или иных групп кладоцер на новом уровне, несмотря на то, что ко второй половине XX века было известно уже порядка 400 видов ветвистоусых ракообразных.

С 1970–х годов начался качественно новый этап в изучении ветвистоусых ракообразных. Новый этап в исследованиях ветвистоусых ракообразных связан с деятельностью Д. Фрая (Freu, 1982, 1985, 1987 и др.), который является автором концепции континентального эндемизма: согласно этой концепции, на каждом континенте обитают свои уникальные виды, отличные от таковых с других континентов. Данное заключение положило начало пересмотру таксономического статуса популяций многих таксонов в разных районах планеты. Также отвержение концепции космополитизма привело к заключению о том, что регионы, которые ранее считались хорошо исследованными с точки зрения фаунистики ветвистоусых ракообразных, таковыми не являются, поскольку практически все определения таксонов, сделанные в предыдущие годы, должны быть перепроверены.

Основным объектом исследований Д. Фрая были виды кладоцер семейства Chydoridae. Работа концепции Фрая подтверждается многочисленными современными данными по морфологическому анализу различных групп кладоцер (Котов, 2013; Sinev, Kotov, 2014). Генетические исследования, которых в последнее время было проведено немало, полностью подтвердили правильность данной концепции. Например, популяции обычного вида *Moina micrura* из Европы были сравнены по генетическим маркерам с популяциями “того же вида” из Австралии (Petrušek et al., 2004). Значительные различия в последовательностях нуклеотидов в нескольких генах и малая жизнеспособность яиц, полученных в результате скрещивания европейских и австралийских особей, свидетельствовали о репродуктивной изоляции популяций с разных континентов. Таким

образом, было доказано наличие двух разных биологических видов (Petrusek et al., 2004). Генетические исследования *Polyphemus pediculus*, который также рассматривался как широко распространенный вид, выявило девять аллопатрических криптических видов в пределах данной группы видов в Голарктике (Xu et al., 2009).

Д. Фрай выполнял свои работы в виде сравнения фаун отдельных регионов. Одновременно с ним, выдающийся отечественный исследователь Н.Н. Смирнов начал проводить ревизии ветвистоусых ракообразных в объеме всей мировой фауны, что также стало революционным для их систематики и биогеографии. Используя новую для того времени методику полного морфологического описания популяций кладоцер, Н.Н. Смирнов смог достичь серьезного прогресса в систематике нескольких семейств, что нашло отражение в фундаментальных монографиях по Chydoridae (Смирнов, 1971; Smirnov, 1996), Macrothricidae и Moinidae (Смирнов, 1976; Smirnov, 1992). В этих публикациях даны адекватные описания известных таксонов, а также определительные ключи, которые позволяли наиболее корректно определить видовую принадлежность кладоцер этих семейств. Публикация этих результатов привела к возрастанию качества и достоверности гидробиологических исследований различной направленности, от систематических до экологических, палеолимнологических, биогеографических и др. Однако систематика кладоцер продолжает развиваться и число найденных таксонов постоянно увеличивается. Например, Смирновым (Smirnov, 1998) была проведена глобальная ревизия рода *Camptocercus*, но в последнее время стала очевидна необходимость его новой ревизии (Sinev, 2011, 2014, 2015, 2018).

Выход монографий Н.Н. Смирнова (1971, 1976) ознаменовал начало нового этапа в развитии кладоцерологии, на котором исследователи стали уделять особое внимание локальным фаунам отдельных регионов. Ситуация, когда таксон имеет “всесветное” или “пантропическое” распространение, обычно означает, что под одним названием скрывается группа новых ещё не исследованных близких видов. Усиливает прогресс в систематике также использование новых методов исследования и новых подходов. Одними из широко применяемых новых методов стала электронная микроскопия, позволяющая исследовать морфологию кладоцер на невозможном для оптической микроскопии уровне детальности. Яркими примерами признаков, которые удалось изучить при помощи сканирующего микроскопа, стали головные поры. Данный метод позволил вывести изучение морфологии кладоцер на принципиально новый уровень и предоставить мощные орудия для морфологического анализа.

С начала 1970-х гг. начались интенсивные работы по исследованию генетики Cladocera (Hebert, 1974, 1987). Это направление изначально базировалось на исследовании

вариабельности аллозимов в различных популяциях, и такие работы привели к выявлению гибридных популяций (Wolf, Mort, 1986; Schwenk, Spaak, 1997 и др.). Более глубокие выводы по филогении, особенностям видообразования и систематике ряда групп были сделаны уже с применением молекулярно-генетических методов. В последнее время для генетического различения видов предложено внедрение универсального генетического штрихкодирования (баркодинга) таксонов, основанного на последовательностях митохондриального гена COI (Costa et al., 2007).

Однако, как неоднократно отмечалось, генетики весьма часто вносили путаницу в систематику, в частности, игнорируя таксономические правила, предписываемые Международным Кодексом Зоологической Номенклатуры (см., например, Colbourne et al., 2006). Для успешного проведения систематических исследований требуется параллельное применение молекулярных и морфологических методов, которые дополняют друг друга. В большинстве случаев, морфологические данные по ветвистоусым ракообразным вполне соотносятся с молекулярными, и таким образом подкрепляют друг друга. Мало того, морфологические методы исследований не потеряли актуальности до последнего времени. Например, до сих пор не имеется адекватной замены биологическим рисункам, которые выполняются экспертами-систематиками в таксономических ревизиях и которыми сопровождаются ключи для определения таксонов различного ранга и относящихся к разным группам. Однако при работе с фауной конкретного водоёма часто возникает проблематичная ситуация с определением кладоцер, поскольку по многим группам всё ещё отсутствуют полные определители.

Развитие систематики отдельных групп ветвистоусых ракообразных

В последние годы существенный прогресс достигнут в изучении систематики самого крупного отряда кладоцер, Anomopoda (Котов, 2013). В то время как систематики кладоцер, использующие морфологические методы, ревизуют преимущественно хидорид макротрицид, илиокриптид и сидид, основные усилия генетиков сосредоточены почти исключительно на единственном роде *Daphnia* (сем. Daphniidae) – модельном объекте современной эволюционной биологии. Заметным вкладом в развитие генетического подхода стала расшифровка геномов *D. magna* (Ebert, 2011) и "*D. pulex*" (Mayer et al., 2010), которую относят к так называемой “американской ветви” данной группы видов. После завершения исследований исследователи получили в свои руки мощные инструменты для филогенетических реконструкций.

К настоящему моменту род *Daphnia* разбит на три подрода: *D. (Daphnia)*, *D. (Ctenodaphnia)* Dybowski et Grochowski и *D. (Australodaphnia)* Colbourne, Wilson et Hebert.

Последний подрод представлен одним видом, эндемиком Австралии (*D. occidentalis* Benzie) (Adamowicz et al., 2009). Два других подрода богаты видами и имеют раннемезозойское “пангейское” происхождение (Kotov, Taylor, 2011). Подрод *D. (Ctenodaphnia)* по молекулярно-генетическим данным включает несколько хорошо очерченных групп видов (Adamowicz et al., 2009), при этом род *Daphniopsis* Sars является младшим синонимом *D. (Ctenodaphnia)* (Глаголев, 1983, 1986).

В подрode *D. (Daphnia)* выделяются две группы видов – *D. pulex* и *D. Longispina* s. lat. Последняя состоит из трёх небольших групп: *longiremis* (с входящими в них палеарктическими видами, *D. longiremis* Sars и *D. cristata* Sars), *laevis* и *curvirostris* и большого “ядра разнообразия”, которое является самой сложной группой для систематических исследований.

В последнее время сочетание генетических и морфологических методов даёт хорошие результаты для нужд систематики. Например, успешно проведено исследование группы видов *D. curvirostris*, показавшее на Дальнем Востоке России и в Японии обитают еще два вида этой группы (Ishida et al., 2006; Kotov et al., 2006). Ещё один новый вид, *D. hrbaceki* Juracka, Korínek et Petrussek, был впоследствии найден в Богемии и Словакии (Juracka et al., 2010).

В Европе, по-видимому, выявлены все таксоны группы *D. longispina* в узком понимании, хотя они и требуют морфологического переописания. Существует проблема с различием *D. longispina* и *D. hyalina*. Последний таксон часто принимается как озёрная экоморфа первого (Petrusek et al., 2005; Nilssen et al., 2007), однако против такого понимания имеются существенные возражения, в том числе основанные на генетических данных (Zuikova et al., 2013, 2018a). Один из видов – эндемик Норвегии – до сих пор остается неопианным формально (Petrusek et al., 2005). К настоящему времени невозможно различие *D. lacustris*, *D. alpina* и *D. longispina* по морфологическим признакам самки, хотя их самцы имеют морфологические отличия (Zuikova et al., 2018b). Первый и второй виды также отличаются от третьего по присутствию меланизированной окраски, но она может исчезать в более южных водоемах.

Роды *Scapholeberis* Schödler, *Megafenestra* Dumont et Pensaert и *Ceriodaphnia* Dana в последнее время изучаются явно недостаточно (Hudec, 2010). При этом имеются явные генетические свидетельства того, что их разнообразие сильно недооценено (Jeffrey et al., 2011; Sharma, Kotov, 2013).

Семейство Moinidae не изучалось столь интенсивно до самого последнего времени. В одном из последних исследований европейских представителей рода *Moina* Baird разделили на два подрода: *M. (Moina)* и *M. (Exomoina)* (Hudec, 2010). Однако недавно

высказывалось предположение, основанное на генетических исследованиях, что группировка в *Exomoina* проведена некорректно (Bekker et al., 2016). Генетическими методами показано, что многие европейские клады, а также клады североамериканских *M. micrura* на самом деле являются группами родственных таксонов, и для ревизии рода необходимы дополнительные генетические и морфологические исследования (Bekker et al., 2016).

После публикации монографии по мировой фауне семейства Плуоскрутиды (Kotov, Štifter, 2006), явившейся важнейшим вкладом в разработку систематики семейства, были описаны новые виды и сделаны новые находки для фауны России (Котов и др., 2011а, б).

Систематические исследования рода *Bosmina* из семейства Bosminidae в последние годы развиваются относительно успешно, причём сочетаются морфологические и генетические методы (Taylor et al., 2002; Haney, Taylor, 2003; Kotov et al., 2009; Faustova et al., 2010, 2011). Особое внимание в последней ревизии рода (Kotov et al., 2009) было уделено морфологии самцов, благодаря чему стало возможно составление определительного ключа для подродов и видов по самцам (Коровчинский и др., 2012). С островов Японского архипелага была описана *B. (Eubosmina) tanakai* Kotov, Ishida et Taylor, 2009, предположительный эндемик этого архипелага.

В прошлом неоднократно высказывались идеи о парафилии или даже полифилии семейства Macrothricidae. Два подсемейства, Acantholeberidae Smirnov и Ophryoxidae Smirnov были признаны отдельными семействами (Dumont, Silva-Briano, 1998). Попытки дальнейшего подразделения семейства Macrothricidae, в том числе, с использованием молекулярно-генетического анализа (Stenderup et al., 2006) и анатомических признаков эфиппиума (Макрушин и др., 2008), не увенчались успехом (Котов, 2006). К важным успехам систематики следует отнести переописание *M. hirsuticornis* s.str., (Kotov, 2007б) и *M. dadayi* Behning (Kotov, 2008а). При этом показана особая ценность признаков самцов и эфиппиальных самок для систематики рода.

Долгое время считалось, что на территории России обитают только два вида рода *Eurycercus* Baird (семейство Eurycercidae): *E. lamellatus* (O.F. Müller) и *E. glacialis* Lilljeborg (Смирнов, 1971). Однако с 70-х годов XIX века началось описание новых таксонов (Frey, 1975; Котов и др., 2011а, б; Беккер, 2012; Bekker et al., 2012). По результатам недавней полной ревизии рода (Kotov, Bekker, 2016) показано, что в мировой фауне насчитывается не менее 12 видов.

Самые большие проблемы систематики семейства Chydoridae, включающего в себя большинство таксонов ветвистоусых ракообразных, вызывает то, что не до конца ясны и однозначно определены границы обычных родов, таких как *Pleuroxus* и *Alona* (Смирнов и

др., 2007; Kotov, 2008). При этом подсемейство Chydorinae данного семейства изучается явно недостаточно (Kotov, Sheveleva, 2008; Van Damme, Dumont, 2007; Hudec, 2010), в то время как подсемейство Aloninae привлекает значительный интерес исследователей, в первую очередь, ревизируются многочисленные таксоны, ранее рассматривавшиеся как представители рода *Alona* (Синев, 2002; Van Damme, Dumont, 2008; Van Damme et al., 2009; Van Damme et al., 2010; Van Damme et al., 2011; Van Damme, Sinev, 2011; Sinev et al., 2012). “Наметилась тенденция к тому, что по завершению ревизии *Alona* s.l. в роде *Alona* s.str. останутся только виды группы *quadrangularis*, однако, существует мнение, что такая классификация выглядит непропорционально дробной по сравнению с прочими таксонами аномопод того же ранга” (Котов, 2013). Род *Flavalona* включил в себя таксоны, ранее входившие в группу *costa* рода *Alona* s. l., это 11 видов, образующих компактную группу и имеющих серию морфологических признаков, отличающих от других родов (Sinev, Dumont, 2016). Проведена ревизия евразийских таксонов рода *Acroperus* Baird (Sinev, 2009), *Camptocercus* (Sinev, 2011, 2014, 2015, 2018), *Leydigia* (Kotov, 2009; Kotov, Alonso, 2010), *Rhynchatalona* (Sinev, Kotov, 2016).

В течение второй половины XX века представители отряда Onychopoda оставались незатронутыми детальными ревизиями. Систематика данного отряда, представленная в работах Мордухай-Болтовского и Ривьера (Mordukhai-Boltovskoi, 1968; Мордухай-Болтовский, Ривьер, 1987; Rivier, 1998), считалась достаточно полной. Однако интерес к систематике этой группы стал возрождаться. Так, для *Polyphemus pediculus* было проведено молекулярно-генетическое исследование (Xu et al., 2009), в результате которого обнаружены девять клад с крайне высоким уровнем генетической дивергенции между ними. В самое последнее время резко активизировались работы по ревизии рода *Bythotrephes* (Korovchinsky, 2015, 2016, 2019).

До последнего времени считалось, что в единственном семействе Leptodoridae отряда Harpoda имеется только один голарктический вид *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) (Коровчинский и др., 2012). Однако в результате морфологического анализа популяций из различных районов Евразии из нижнего течения Амура был описан новый вид *L. richardi* Korovchinsky (Korovchinsky, 2009), и поставлен вопрос о существовании других видов в составе рода *Leptodora*. Данная гипотеза была подтверждена результатами двух молекулярно-генетических работ (Xu et al., 2011; Millette et al., 2011). Результаты обеих работ указывают на высокую политипичность и аллопатрическое видообразование у *Leptodora* в Северном полушарии. Обе работы продемонстрировали существование нескольких криптических видов и их долготную дифференциацию в Голарктике. Для

полного понимания систематики рода потребуются также детальный морфологический анализ всех популяций, что еще предстоит сделать.

Таким образом, в последнее время достигнут явный прогресс в изучении морфологии, систематики и молекулярной биологии различных групп ветвистоусых ракообразных. Мало того, наблюдается отказ от систематики, базирующейся исключительно на морфологии. При этом и генетики осознали необходимость сотрудничества с морфологами, и сотрудничество специалистов двух направлений оказывается наиболее плодотворным подходом к проведению таксономических ревизий.

Фаунистические и биографические исследования кладоцер в Северо-Восточной Палеарктике

Важность изучения морфологии для правильного установления видовой принадлежности кладоцер не вызывает сомнения у большинства гидробиологов. Однако, как указывают многие авторы, сейчас систематические науки в мире находятся в состоянии кризиса, а в западных странах происходит “вымирание” систематиков (Krell, 2002; Agnarson, Kunter, 2007; Walter, Winterton, 2007), несмотря на важность систематики для подтверждения или уточнения выводов гидробиологов и биогеографов – выводов, которые делаются в рамках гидробиологических и биогеографических исследований.

Конец XX века ознаменовался значительным ростом публикаций фаунистических исследований по разным регионам. К настоящему времени исследование биоразнообразия стало центральной проблемой современной биологии (Dumont, 2005), и именно фаунистические исследования являются основой для понимания распределения биоразнообразия по планете. В связи с этим требуются радикальные изменения в общем подходе к фаунистическим исследованиям. Современные фаунистические исследования отдельных территорий должны сочетаться с глобальными систематическими ревизиями (Смирнов и др., 2007). Крайне важное значение приобретает не только углубленный морфолого-систематический, но и генетический анализ различных таксонов.

К настоящему времени накоплена разносторонняя информация по фауне кладоцер, особенно в Европейской части и тропиках. Северо-Восточная Евразия, территория которой по большей части принадлежит Российской Федерации (Котов, 2016), изучена явно недостаточно. До последнего десятилетия данные из этого региона были отрывочными (Майнулова, 1964) и были основаны на ключах, которые явно устарели вследствие прогресса систематики в разных группах ветвистоусых ракообразных.

Сведения о коловратках, копеподах и кладоцерах бассейна р. Анадырь и р. Колымы в литературе практически отсутствовали до конца XX века. Впоследствии, фауна этих

регионов была описана относительно полно (Стрелецкая, 1975а, б, 2010). При этом при составлении списков видов возникали многочисленные проблемы из-за того, что в ранних источниках многие виды фигурировали под другими, ныне не используемыми названиями. Э.А. Стрелецкая указывала на важность данного региона для биогеографического анализа. Многие крупные и малые озера Северо-Востока Азии, в отличие от таковых Европы, не подвергались активному воздействию человека. Также указывалось, что изучение этого региона может быть крайне важным для биогеографии пресноводных животных, особенно проблем, связанных с существованием в плейстоцене Берингийского моста (Стрелецкая, 1975).

Другой регион, где активно велись фаунистические исследования – Верхний Амур (Добрынина, 1996, а, б, 1997, 1998; Матафанов, Салтанова, 2007). В последнее время в регионе активно изучается зоопланктон бассейнов рек Аргунь, Шилка и Онон (Афониная, 2005, 2010, 2013, 2015, 2016; Афониная, Итигилова, 2010), составлены списки видов кладоцер, копепоид, коловраток. Суммарно в водных системах Верхнего Амура обнаружено к настоящему времени 219 видов, кладоцеры представлены 65 таксонами, а копепоиды – 41 таксоном. Самыми многочисленными таксонами признаны Chydoridae и Daphniidae, а самыми часто встречаемыми – *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*, *Acroporus harpae*. Авторы данных работ указывают на доминирование широкораспространенных и палеарктических видов, но отмечают присутствие отдельных представителей амурских, центральноазиатских и южных таксонов, а также обращают внимание на общую специфичность фауны (Афониная, 2013). При этом работ по среднему и нижнему Амуру было выполнено гораздо меньше – долгое время список публикаций ограничивался четырьмя работами (Рылов, 1922; Мартынов, 1936; Акатова, 1949; Боруцкий, 1961).

В наше время восточная часть РФ активно исследуется, и в данных работах лидирующая роль принадлежит сотрудникам Лаборатории экологии водных сообществ и инвазий ИПЭЭ РАН. Одни из первых работ, в которых фауна Восточной Азии была изучена по современным стандартам, стали работы сотрудников лаборатории экологии водных сообществ ИПЭЭ РАН с их коллегами (Ishida et al., 2006; Kotov et al., 2009; Котов и др., 2011 а, б; Котов, Синев, 2011; Климовский и др., 2015), однако это только “верхушка айсберга”. По сравнению с Европейской частью Евразии, в которой исследования фауны ветвистоусых ракообразных ведутся более двух сотен лет, восток Евразии можно считать практически неисследованным.

К настоящему времени начались масштабные генетические исследования в Восточной Азии, которые продемонстрировали, что многие “широко распространенные”

на территории Северной Евразии таксоны являются группами криптических видов. Например, для *Polyphemus pediculus* помимо нескольких групп, широко распространенных в РФ, обнаружены две эндемичные филогруппы с Юга Дальнего Востока (Xu et al., 2009). Также на Дальнем Востоке встречается *Leptodora richardi*, в отличие от *Leptodora kindtii*, которая отсутствует в данном регионе (Xu et al. 2011).

Недавнее исследование полиморфизма митохондриальных генов в популяциях разных видов рода *Moina* продемонстрировало, что на территории Евразии имеются многочисленные филогруппы, которые могут быть отнесены к двум фаунистическим супергруппам, европейско-западносибирской, и восточносибирской-дальневосточной, переходной зоной между которыми является бассейн реки Енисей (Bekker et al, 2016). Та же картина описана для группы видов *Chydorus* cf. *sphaericus* (Kotov et al., 2016). Относительно схожая картина была продемонстрирована для группы видов *Daphnia magna*, для которой также выделяются две митохондриальные группы популяций: из Западной (в которую входят популяции из Европы, Ближнего Востока и Западной Сибири) и Восточной (с популяциями из Восточной Сибири, Дальнего Востока, Китая) Евразии, с переходной зоной в бассейне Оби, то есть к западу от таковой, выявленной для моин и хидорусов (Bekker et al., 2018). Эти результаты подтверждают особый статус популяций разных таксонов из Восточной Сибири и Дальнего Востока. В целом, можно говорить о существовании двух фаунистических “супер-комплексов” с переходной зоной на границе Западной и Восточной Сибири (Bekker et al., 2016, 2018; Kotov et al., 2016). Отметим, что ранее Коровчинский (Korovchinsky, 2004) указывал на бассейн Енисея как важную долготную границу в регионе.

Подобные данные указывают на особую фаунистическую ситуацию на Дальнем Востоке РФ и в прилегающих странах.

Исследования кладоцер юга Дальнего Востока РФ

Зоопланктон Дальнего Востока РФ периодически становился объектом отдельных исследований, которые в большинстве случаев были сконцентрированы на отдельных небольших регионах или даже отдельных водоемах (Майнулова, 1964; Боруцкий, 1952; Боруцкая и др., 2003). Относительно неплохо изучен Сахалин (Чернышева, 1978; Заварзин, 2004а, б, 2005; Заварзин, Сафронов, 2001; Лабай и др., 2014), где было обследовано относительно много водоемов, определен качественный и количественный состав пресноводного планктона, в ряде водоемов прослежена сезонная и многолетняя динамика его численности.

Для юга Дальнего Востока РФ только озеро Ханка становилось объектом систематических исследований на протяжении многих лет (Рылов, 1933; Булдаковский, 1934; Каневец, Розов, 1934; Uéno, 1940; Боруцкий, 1952; Марковцев, 1979). Мало того, там в течение десяти лет проводились комплексные мониторинговые работы (Барабанщиков, 1997, 2000, 2001; Кожевников, Барабанщиков, 1995; Барабанщиков, Кожевников, 1998). Основным направлением исследований было горизонтальное распределение зоопланктона. В планктоне обнаружен 31 таксон кладоцер, самыми часто встречаемыми были *Diaphanosoma chankensis*, *Daphnia longispina*, *Bosmina fatalis* (Барабанщиков, 2001). Однако к настоящему времени некоторые определения прошлых лет не выглядят достоверными - например, все дальневосточные популяции *Daphnia cf. longispina* с большой вероятностью относятся к другому виду, *D. dentifera* (Zuikova et al., 2019).

Проведен ряд работ по исследованию кладоцер и копепод бассейна озера Болонь (Микулич, 1948; Кашина, 1948; Майнулова, 1964). Помимо этого, результаты детального изучения популяции нескольких таксонов из озера были представлены в специальных таксономических публикациях (Korovchinsky, 2000). Один из самых часто встречаемых видов на Дальнем Востоке, *Diaphanosoma dubium*, был впервые описан именно из о. Болонь (Майнулова, 1964), а затем подробно переописан Коровчинским (Korovchinsky, 2000).

В конце 20-ого века были предприняты усилия по ревизии статуса популяций отдельных видов кладоцер, обитающих на Дальнем Востоке. Д. Фрай в 70-х описал из района Хабаровска *Eurycercus macracanthus* (Frey, 1973). Основным диагностическим признаком стало строение торакопода I у партеногенетических самок (Frey, 1973). К настоящему времени стало понятным, что этот вид не является эндемиком бассейна Амура, а встречается и гораздо западнее, вплоть до бассейна Волги (Bekker et al., 2012).

Еще в 1970-е годы был описан особый подвид *Sida crystallina ortiva* (Korovchinsky, 1979), отличающийся от номенотипического подвида из Западной Евразии (*S. s. crystallina*) менее длинным и изогнутым рострумом и относительно длинным проксимальным шипом на постабдоминальном коготке по отношению к соседнему шипу. Впоследствии было сделано заключение о том, что два “подвида” *S. crystallina* должны рассматриваться в статусе отдельных видов (Kotov et al., 2012; Korovchinsky, 2018).

Из водоемов Дальнего Востока был описан новый вид *D. amurensis* Korovchinsky et Sheveleva (Коровчинский, Шевелёва, 2009), и переописан другой вид – *D. chankensis* (Коровчинский, 1998). Отметим, что *D. amurensis* практически не отличается от близкого вида *D. brachyurum* по морфологии партеногенетических самок. К счастью, имеются мелкоразмерные (“тонкие”) отличительные признаки самцов, позволяющие достоверно

определить видовую принадлежность популяции, ранее большая ценность самцов для систематики по сравнению с самками неоднократно обсуждалась для других таксонов (Kotov et al., 2009; Popova et al. 2016).

До самого последнего времени проводились лишь отдельные попытки разобраться в фауне кладоцер Дальнего Востока России, не складывающиеся в общую картину. Было понятно, что весь регион нуждается в масштабных исследованиях фауны ветвистоусых. Котовым (2016) был сделан вывод о том, что фауна данного региона состоит из ряда групп, которые впоследствии были отождествлены с фаунистическими комплексами – “типами фаун” в понимании Б.К. Штегмана (1938). В данном районе выявлены теплолюбивые виды, проникающие в регион с юга, из субтропических регионов. Хотя распространение видов связано с их термическими предпочтениями (Green, Kling, 1988), известно, что покоящиеся яйца ветвистоусых ракообразных легко переносятся различными агентами, в первую очередь водоплавающими птицами, вследствие чего многие кладоцеры могут иметь очень широкое распространение вне зон климатического оптимума (Korovchinsky, 2006). Из-за климатических особенностей Дальнего Востока (муссонного климата) вариант особого распределения ряда видов, с глубоким проникновением на север теплолюбивых видов, не представляется нереальным. Впервые для территории нашей страны в бассейне р. Зеи были обнаружены представители рода *Ephemeroporus* Frey, который распространен в тропиках-субтропиках (Котов и др., 2011), а также встречен ряд таксонов, которые ранее указывались для Китая (Котов, Синев, 2011).

С другой стороны, здесь встречаются эндемики умеренной субтропической зоны Дальнего Востока. В частности, в бассейне р. Зеи были найдены новые для науки таксоны, *Disparalona ikarus* и *Monospilus daedalus*, новый вид рода хидорин – *Chydorus irinae* Smirnov et Sheveleva (Смирнов, Шевелёва, 2010). Также в бассейне Зеи был найден необычный таксон *Diaphanosoma*, близкий к южноамериканскому виду *D. brevireme* Sars. К сожалению, из-за необильности материала по этому таксону было составлено только предварительное заключение (Korovchinsky, Sheveleva, 2011). Вследствие редкости и сильной изоляции популяций можно сделать предположение о реликтовой природе данного таксона (Коровчинский и др., 2012).

По результатам этого исследования и последующих работ, А.А. Котов (2016) предложил классификацию фаунистических комплексов, выявленных во всей Северо-Восточной Палеарктике. Всего было выявлено восемь комплексов и сборных групп:

- 1) неревизованные широко распространенные виды (сборная группа);
- 2) широко распространённый евроазиатский фаунистический комплекс;
- 3) циркумарктический комплекс;

- 4) восточноазиатско-американский (“берингийский”) комплекс;
- 5) эндемичный восточно-азиатский комплекс;
- 6) южный тропический комплекс;
- 7) горный эндемичный комплекс;
- 8) байкальский эндемичный комплекс.

Представители комплексов 3, 7, 8 отсутствуют на Дальнем Востоке. Различение комплексов 1 (который является искусственной временной единицей), 2 и 4 несколько затруднено для юга Дальнего Востока, где популяции многих видов практически никогда не подвергались детальному морфологическому и генетическому анализу.

К сожалению, один из основных элементов фауны Дальнего Востока – это “широко распространенные палеарктические виды” (“комплекс” 1), многие из которых также были найдены в бассейне Зеи. Эти виды не ревизованы согласно современным стандартам, и возможно, представлены группами близких видов. Подобные представления получили подтверждение в ходе недавних генетических исследований. Например, было показано, что таксон *Chydorus sphaericus* – это группа нескольких, как минимум трёх, таксонов с различающимся распространением, причем *Chydorus sphaericus* s.str. не был обнаружен на Дальнем Востоке (Belyaeva, Taylor, 2009; Kotov et al., 2016). Также существуют доказательства существования групп криптических видов внутри других Северо-Евразийских таксонов: *Diaphanosoma brachiurum* (Коровчинский, Шевелева, 2009), *Polyphemus pediculus* (Xu et al., 2009) и др.

С другой стороны, генетические данные подтвердили конспецифичность популяций из Европы и с Дальнего Востока в случае с *Eurycercus macracanthus* (Bekker et al., 2012), *Moina macrocopa* (Bekker et al., 2016), а также некоторых клад (“видов”?) группы *Polyphemus pediculus* (Xu et al., 2009). Таким образом, далеко не все таксоны кладоцер встречаются либо на западе, либо на востоке Евразии, имеются и широко распространенные виды, обитающие повсеместно в северной части континента (“комплекс” 2).

При этом есть фаунистические комплексы, таксоны которых хорошо идентифицируются, например, комплекс 6. К настоящему времени на юге Дальнего Востока было обнаружено уже пять таксонов, которые к нему относятся: *Scapholeberis kingi*, *Bosminopsis detersi*, *Disparalona chappuisi*, *Picripleuroxus quasidenticulatus*, *Ilyocryptus spinifer* (Котов и др., 2011 а, б; Котов, Синев 2011). Число подобных находок возрастает и для Южной Кореи, как будет описано ниже (Kotov et al., 2012). Для всех этих таксонов бассейн реки Амур стал “районом проникновения” на север, согласно Коровчинскому

(Korovchinsky, 2006; Коровчинский, 2004). При этом изначальное место распространения этих таксонов – тропики и субтропики.

Одним из самых важных результатов работ по изучению зоогеографии кладоцер последних десятилетий стало подтверждение существования зоны эндемизма на юге Дальнего Востока РФ, в Корее, Японии и Северном Китае, которое было предсказано Коровчинским (Korovchinsky, 2006; Коровчинский, 2004) как следствие применения к ветвистоусым ракообразным концепции “оттеснённых реликтов”. Понятно, что фаунистический комплекс 5 – это совокупность обитателей этой зоны.

Однако на Дальнем Востоке РФ только бассейн Зеи исследован относительно адекватно, в то время как фауны других регионов на современном уровне практически не изучены, и особенности распространения животных, относящихся к разным комплексам, по территории Дальнего Востока неизвестны. В целом, общая слабая изученность многих таксонов кладоцер сильно затрудняет аккуратные биогеографические обобщения по данному региону.

Исследования кладоцер Южной Кореи

После самых ранних исследований пресноводной фауны Кореи (Uéno, 1942; Yamamoto 1942, 1944), интерес к таким работам резко упал во время Корейской войны. Однако начиная с 1980-х годов было опубликовано несколько работ, посвященных кладоцерам Южной Кореи (Yoon, Kim, 1987, 1992, 1993, 1995, 1997, 2000), и позднее все полученные результаты были обобщены в монографии Юна (Yoon, 2010), в которой был представлен список из 55 видов с кратким описанием каждого. Стандарты, применяемые в таксономических описаниях кладоцер, сильно изменились, вследствие чего вся имеющаяся в данной книге информация сильно устарела.

Отрывочная информация о кладоцерах Южной Кореи была представлена в экологических статьях, посвящённых различным тематикам, от питания рыб до цветения сине-зелёных водорослей (Kim, 1968; Hong et al., 1969; Kang, 1969; Cho et al., 1975; Cho, Mizuno, 1977; Mizuno, Cho, 1980; Hong, 1992; Yoo, 1998). Во многих случаях данные работы содержали явные ошибки определения (Jeong et al., 2014). Ситуация кардинально поменялась с началом работ А.А. Котова и его корейских коллег, когда начали относительно регулярно выходить статьи, посвящённые таксономии и фаунистике кладоцер, соответствующие современным стандартам подобных работ. К настоящему времени удалось выявить 85 валидных видов на территории Южной Кореи и указать на специфичность и разнообразие фауны кладоцер данного региона (Jeong et al., 2014, 2015). Были выполнены описания новых видов, которые встречаются не только в Корее, но и на

Дальнем Востоке Российской Федерации и в Японии. Одним из таких таксонов стал *Ilyocryptus yooni* Jeong, Kotov, Lee, 2012 (Jeong et al., 2012), входящий в состав дальневосточного эндемичного фаунистического комплекса. Кроме того, в Южной Корее выявлены уникальные обитатели подземных вод – *Korealona karanovici* и *K. choi*. Корейский полуостров – единственное место во всей Азии, где найдены виды из грунтовых вод, все остальные находки ранее были сделаны только в Европе, европейской части Турции и на Арабском полуострове (Jeong et al., 2017).

Среди регионов данной страны выделяется остров Чеджу, климат которого – субтропический муссонный, в то время как континентальная Корея – зона умеренного климата. Были получены свидетельства того, что фауна ветвистоусых ракообразных острова Чеджу является во многом эндемичной. Например, исключительно на данном острове встречается *Pleuroxus jejuensis* (Jeong et al., 2013), а также неописанный вид группы видов *Daphnia curvirostris* (Kotov et al., 2020). При этом происхождение подобных эндемичных таксонов неясно, поскольку геологическая история острова весьма непростая: в своем современном виде он сформировался только 2.7 млн. лет назад в результате вулканической деятельности, однако в кайнозойской истории регион, который он занимает в настоящее время, неоднократно поднимался над уровнем моря. С другой стороны, популяции, которые развились в эндемичные таксоны, могли появиться на острове в результате переноса эфиппиумов предков данных таксонов водоплавающими птицами из близлежащих континентальных регионов (Jeong et al., 2013).

На примере Южной Кореи был сделан важный предварительный вывод, относящийся к биогеографии. Известно, что население кладоцер, как и любых других животных, подвержено влиянию всевозможных абиотических факторов, таких как температура (Perbiche-Neves et al., 2018). Ранее Д. Фрай (Freu, 1982) различал в населении ветвистоусых ракообразных “северные” и “южные” группировки. На примере Южной Кореи было выдвинуто предположение, что на границах экорегионов и климатических зон возможна сезонная смена фауны с теплолюбивой (“южной”) на более холодостойкую (“бореальную”), причём такая смена может происходить даже в одном водоёме. Естественно, эта смена не полная, но в зависимости от сезона даже в одном и том же водоеме может меняться доля видов кладоцер, относящихся к двум основным группировкам (как по встречаемости, так и по численности). Северная группировка доминирует в водоемах зимой (если он не замерзает), весной и ранним летом (до начала муссона), а южная группировка – летом и осенью, в период муссона и непосредственно после него. Это означает, что для полного исследования фаун необходимы сборы в разные сезоны, и даже задача простого составления списков видов может усложниться из-за

сезонного изменения состава фауны. Мало того, изначально непонятно, в какой период следует ожидать появления гамогенетических самок и самцов, признаки которых крайне важны для надежного различения близких видов и проверки статуса дальневосточных популяций, ныне относимых к “широко распространенным” таксонам.

Исследования кладоцер в прилегающих регионах

Исследования ветвистоусых в Азии велись не столь масштабно, как в Европе, но они начались уже достаточно давно, и первым регионом для подобных работ стала Япония. Так, Ишикава (Ishikawa, 1895, 1896) описал оттуда несколько таксонов рода *Daphnia*. В дальнейшем изучение дафний продолжил Уэно (Uéno, 1972), также описавший ряд эндемичных форм рода *Daphnia*. Впоследствии из Японии был описан вид *Daphnia tanakai* Ishida, Kotov et Taylor, 2006, и данная работа стала одним из первых примеров сочетания молекулярных и морфологических признаков при диагностировании дафний. При этом выделение таксона было подкреплено тем, что он имеет специфическое число хромосом для рода (Ishida et al., 2006). Исследования других групп ветвистоусых ракообразных ведутся японскими специалистами крайне ограниченно – например, описан *Eurycercus nipponica* Tanaka et Fujita, 2002 (Tanaka, Fujita, 2002). Большая часть таксонов из Японии описывается учеными из ИПЭЭ РАН (Kotov, Tanaka, 2004; Korovchinsky, 2012).

Исследования, касающиеся состава фауны кладоцер и копепод, в течение долгого времени проводятся и в Китае. Одна из первых подобных работ выполнена Поппе и Ришаром в 1890 году (Poppe, Richard, 1890) с использованием материала из водоёмов окрестностей Шанхая. В советское время было опубликовано немало фаунистических работ, и даже ряд монографий с полными списками видов для всей страны (Du Nan-shan, 1973; Chiang, Du, 1979; Su Rong, 1996). В большинстве случаев списки видов составлены с использованием устаревшей систематики, что сильно обесценивает их значимость. Недавно были опубликованы аннотированные списки видов кладоцер Китая, в которых авторы попытались использовать современную систематику. Итого в Китае на сегодняшний день отмечено 203 вида кладоцер, относящихся к 62 родам, 13 семействам и 4 отрядам (Ji et al., 2015; Xiang et al., 2015). Для отдельных районов Китая проводятся исследования фауны кладоцер на современном уровне. Например, исследование, посвященное составу фауны кладоцер и копепод в континентальных водоёмах Ксиньянско-Угурского (Xinjiang Uygur) автономного региона Китая, выявило 56 видов кладоцер и 33 вида копепод. Для составления данного списка использовались не только оригинальные, но и обширные литературные данные (Chiang, Du, 1979; Shen et al., 1979; Chen et al., 1988; Yan, 1991; Guo, Zhang, 1998; Guo, 1999; Ye et al. 2004; Wu et al., 2008;

Voxshall, Defay, 2009; Lay, 2009; Wang et al., 2011; Zhang et al., 2011; Yang et al. 2011; Dai et al., 2004; Xiang et al., 2015). При этом были отмечены семь видов, новых для этого региона, а два – новых для фауны Китая (Chertoprud et al., 2017). На острове Хайнань (Hainan Island) обнаружено 53 вида видов кладоцер. Сделано шесть новых находок для фауны Китая: фауна в целом представлена ориентальными и пантропическими видами, но на острове выявлены и бореальные палерктические виды, и восточно-азиатские эндемики (Sinev et al., 2015).

Систематические ревизии различных таксонов кладоцер в Китае также проводятся достаточно давно, но не всегда удачно. Например, было описано несколько таксонов рода *Simocephalus*, однако из всех описанных видов только *S. heilongjiangensis* (Shi, Shi, 1994), обитающий в тропиках в итоге рассматривается как валидный. Позднее приняты как валидные ещё два ранее описанных вида: *S. himalayensis* Chiang, Chen, 1974 и *S. beianensis* Shi, Shi, 1994 (Orlova-Bienkowskaja, 2001). В одной из последних работ с использованием молекулярно-генетических методов было установлено присутствие в Китае нескольких широко распространенных и локальных генетических линий как в подроде *Simocephalus* (*Echinocaudus*), так и в подроде *Simocephalus* s.str. При этом морфологического исследования этих линий не было проведено, и различие данных потенциальных видов на сегодняшний день представляется возможным (Huang et al., 2014), хотя также вполне возможно, что диагностические признаки будут найдены в будущем.

В нескольких научных центрах Китая ведутся генетические работы по нескольким таксонам ветвистоусых ракообразных, в первую очередь представителям рода *Daphnia* (Ma et al., 2015, 2016, 2018). Помимо дафний, генетическими исследованиями затронуты несколько других таксонов, например *Diaphanosoma* (Liu et al., 2017). Подобные работы обычно сопровождаются экологическими, а не таксономическими выводами. Так, два вида, *D. orghidani* и *D. dubium*, были обнаружены во многих исследованных водоемах, при этом проведен анализ предпочтений по трофности воды. *D. dubium* доминировал в эвтрофных водоемах, *D. orghidani* в олиготрофных, что объяснимо их различиями в морфологии, выборе пищи и способности противостоять хищникам (Chen et al., 2011). В одной из последних работ, китайские авторы исследовали представителей рода *Moina* и смогли выявить несколько широко распространённых и локальных линий (Ni et al., 2019). Отметим, что весьма вероятно присутствие этих видов и на Дальнем Востоке РФ и на Корейском полуострове.

Таким образом, к настоящему времени имеется немало публикаций по ветвистоусым ракообразным юга Дальнего Востока РФ, Корейского полуострова и прилегающих регионов. Однако такие публикации касаются либо локальных фаун (причём в них авторы

не уделяют должного внимания тщательности определения видового состава кладоцер, а, согласно концепции континентального эндемизма, таксоны, которые отмечаются как “широкораспространенные” виды, на самом деле являются группами близких видов), либо, напротив, немногочисленные популяции изучаются в ходе глобальных таксономических ревизий, при этом распространённость выявленных таксонов изучена весьма поверхностно. Попытки свести оба подхода воедино крайне немногочисленны, хотя они были начаты на примере исследований Южной Кореи. Ныне уже имеются свидетельства специфичности фауны юга Дальнего Востока РФ. Однако эти выводы базируются на анализе единственного региона в бассейне Амура – бассейна Зеи, исследованного по современным стандартам, в то время как сведения по другим регионам отрывочны. То же самое касается и Корейского полуострова. При этом понятно, что из-за уникального географического расположения и климата фауна кладоцер данного региона может кардинально отличаться от любой другой фауны на планете. Но любые попытки проведения биогеографических обобщений невозможны без составления полного списка видов кладоцер из как можно большего числа водоёмов. Таким образом, для региона необходимо провести полномасштабную инвентаризацию видового состава с проверкой таксономического статуса выявленных популяций, и именно этот массив данных должен стать объектом последующего биогеографического анализа.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отбор проб и их первичный анализ

Основным материалом для данного исследования послужили 387 проб (Таблицы 1–2) из 170 водоемов с юга Дальнего Востока РФ (Рис. 2) и 344 пробы из 272 водоёмов Южной Кореи (с островом Чеджу) (Рис. 3). Часть проб лично собрана автором в 2018 году, остальные пробы были собраны сотрудниками Лаборатории экологии водных сообществ и инвазий, а также коллегами из других лабораторий в разные годы.

Таблица 1. Краткий обзор собранных проб из различных водоёмов.

Тип водоема	Число собранных проб	Число исследованных водоёмов
Болота	32	25
Заводи рек	49	28
Лужи	104	104
Озера	239	49
Пруды	231	231
Старицы	3	3
Родники	1	1
Ручьи	3	3
Прочее	41	41

Таблица 2. Исследованные в данной работе пробы из различных коллекций.

Фиксатор	Коллекция	Юг Дальнего Востока РФ	Южная Корея
Спирт	ААК М	167	306
Формалин	ААК	5	18
Формалин	NMK	182	20
Формалин	NNS	10	0

Примечание: ААК – персональная коллекция А.А. Котова, формалиновые пробы; ААК М – персональная коллекция А.А. Котова, спиртовые пробы; NMK – персональная коллекция Н.М. Коровчинского; NNS – персональная коллекция Н.Н. Смирнова.

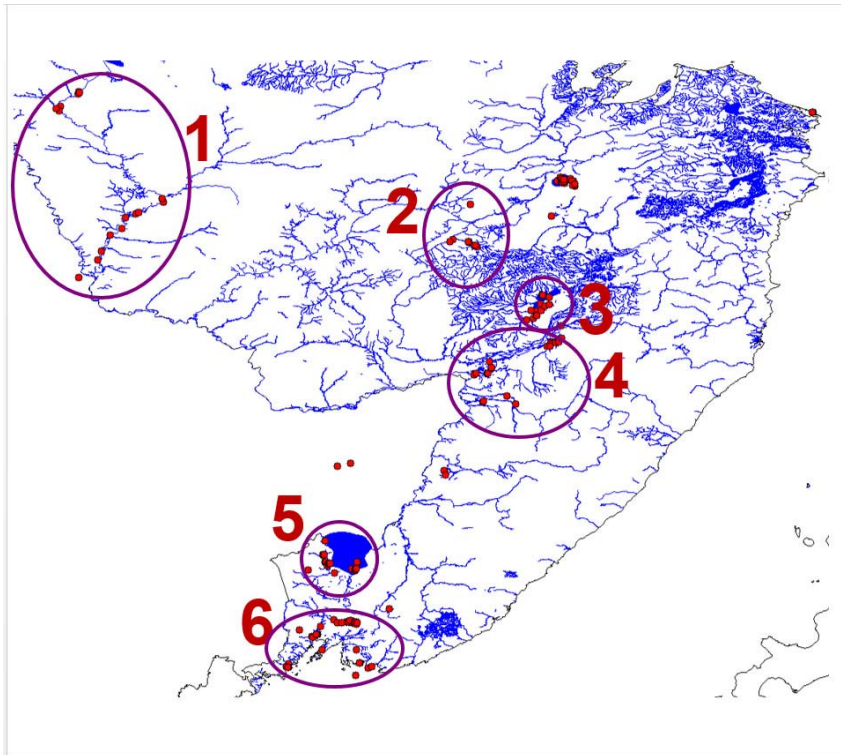


Рис. 2. Карта-схема юга Дальнего Востока РФ с отмеченными красными точками водоёмами, откуда были отобраны пробы. Выделенные облака точек: 1 – Зея; 2 – Чукчагир; 3 – Болонь; 4 – Хабаровск; 5 – Ханка; 6 – Южное Приморье.

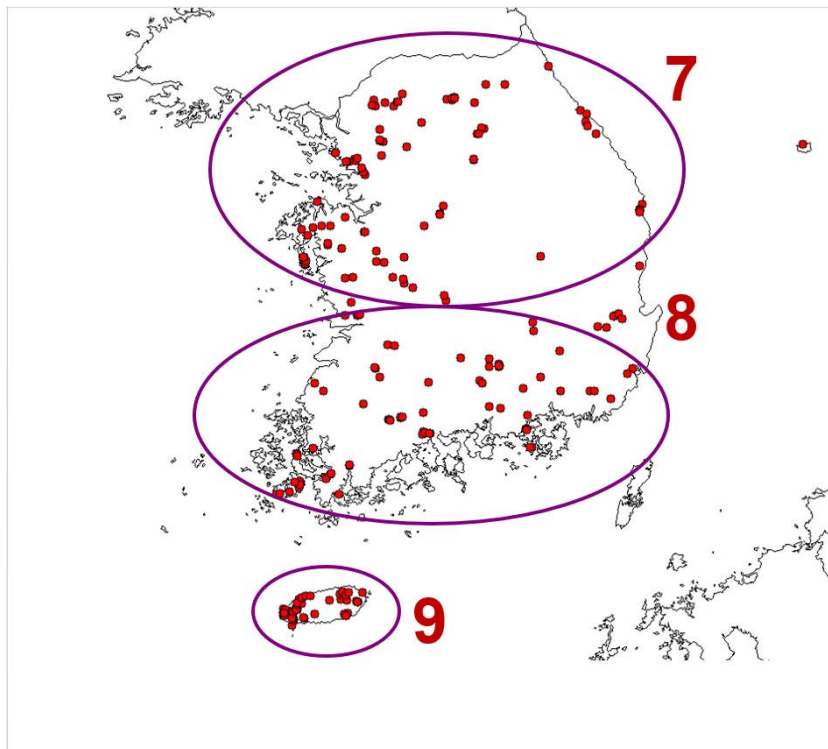


Рис. 3. Карта-схема Южной Кореи с отобранными пробами и выделенными облаками точек: 7 – Север Южной Кореи; 8 – Юг Южной Кореи; 9 – Остров Чеджу.

При исследовании каждого крупного водоема проводили отбор качественных проб из пелагиали, литорали и бентали. В мелких водоемах (старицы и заводи рек, пруды, временные водоёмы) отбирали одну интегральную пробу, включающую “планктон” и “литораль” (таковые зоны не всегда было возможно выделить). Лов проводили планктонными сетями разнообразных конструкций, в основном самодельными сетями с диаметром ячеек не более 50 мкм. Почти все водоемы были исследованы маршрутным методом, в периоды с марта по ноябрь. Только для крупных озер Болонь и Ханка имелись серии проб, собранные в разные сезоны и годы. Пробы фиксировали преимущественно 96% этиловым спиртом, в некоторых случаях – 4% формальдегидом. Географические координаты для каждой пробы были определены с использованием GPS-навигатора GARMIN eTrex H (Garmin Ltd., США).

Предварительный разбор проб и предварительное определение таксонов ветвистоусых ракообразных проводили в лаборатории с использованием стереоскопического микроскопа Olympus SZ51 (Olympus Corporation, Япония). После этого наиболее малоразмерных, а также отдельных интересных крупноразмерных представителей ветвистоусых ракообразных подробно исследовали под микроскопом Olympus CX41 (Olympus Corporation, Япония) с рисовальной приставкой. Каждую особь выбирали из пробы пипеткой, помещали в каплю глицерина, в которой с помощью вольфрамовых игл, заточенных электрогальваническим способом, проводили анатомирование. Анатомирование включало в себя вычленение конечностей. Затем препарат накрывали покровным стеклом, в случае необходимости использовали небольшие пластилиновые ножки для предотвращения излишнего сдавливания и деформации объекта. Полученный препарат исследовали при увеличениях X100, X200, X400, X1000 раз.

Ветвистоусых ракообразных, встреченных в пробах, определяли до вида, в сложных ситуациях – до группы видов, а в случае особо сложных в таксономическом отношении групп – до рода. Для определения использовали монографии, определители (Котов и др., 2010; Rogers et al., 2019) и, во многих случаях, специальные статьи по отдельным группам. По результатам разбора проб составляли список всех таксонов кладоцер, встреченных в каждой пробе, полученные списки видов вносились в специальную базу данных в формате Microsoft Access 2007.

Весь собранный материал этикирован и в настоящее время хранится в коллекции ветвистоусых ракообразных Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. Некоторые отдельные образцы помещены в коллекцию Зоологического музея МГУ имени

М.В. Ломоносова (Москва, Россия) и коллекцию Национального Института Биологических Ресурсов Республики Корея (Инчон, Республика Корея).

Изучение морфологии ветвистоусых ракообразных

Каждый выявленный таксон с Дальнего Востока РФ и Южной Кореи был проверен на конспецифичность с таковым из его типового местообитания, а в некоторых случаях и из других регионов (к сожалению, пробы из Северной Кореи в коллекции отсутствуют вследствие невозможности их получения). Для некоторых таксонов кладоцер морфология была изучена подробно. Для запечатления результатов сравнительно-морфологического анализа использовались биологические рисунки, изготовленные с использованием рисовального аппарата. Обработка и подготовка рисунков к печати выполнена в редакторе Adobe Photoshop 2015.

Морфологию кладоцер описывали с использованием терминологии Котова (2013). Все результаты по уточнению таксономического положения кладоцер отражали в вышеупомянутой базе данных.

Анализ результатов

Визуальное отображение точек сбора проб и распределения отдельных таксонов проводили в программе ArcView 3.2, с использованием географических координат из базы данных.

Непараметрические методы экстраполяции видового богатства (Chao et al., 2005; Colwell et al., 2012) были использованы для оценки полноты выявления видового разнообразия кладоцер юга Дальнего Востока РФ и прилегающих территорий, в том числе Южной Кореи. Для подготовки матриц встречаемости видов в пробах использовали модуль, разработанный А.В. Омельченко (Кабинет биоинформатики и моделирования биологических процессов ИПЭЭ РАН). Эмпирическую рандомизированную кривую сборщика и кривые накопления видов в зависимости от выборочного усилия (числа проанализированных проб) при помощи пяти различных алгоритмов: Chao1, Chao2, Jackknife1, Jackknife2, Bootstrap построены в пакете EstimateS 9.1. Выбирали наилучшую из пяти моделей, по принципу минимума дисперсии предсказанных значений для каждого шага, вычисление дисперсии проводили в программе Microsoft Excel 2007. Регион признавали достаточно полно изученным в случае, когда кривая накопления таксонов, предсказанная лучшей эмпирической моделью и эмпирическая кривая сборщика выходили на плато при одном и том же значении, при неполной изученности региона, принимали, что полное число видов соответствует значению, предсказанному лучшей

моделью (это значение также вычисляется программой EstimateS 9.1). Подобный анализ выполняли и для каждого из выделенных облаков проб.

Для анализа географических закономерностей распределения таксонов по исследуемой территории, нами были условно выделены множества точек (взятия проб) из областей, которые были хорошо представлены пробами и, соответственно, данные по которым могли быть проанализированы количественно. Отдельные пробы из водоёмов, которые лежали вне этих облаков, не были включены в общий анализ. Для каждого множества точек (региона взятия проб) были определены его средняя широта и долгота. Отметим, что данное подразделение в целом соответствовало выделению пресноводных экорегионов по системе “Freshwater Ecoregions” (www.feow.org). Район исследования на юге Дальнего Востока попадает в экорегионы 617 (“Средний Амур”), 616 (“Нижний Амур”), 641 (“Сахалин, Хоккайдо и побережье”). Что касается Южной Кореи, то она попадает в два экорегиона: 638 (“Западный дренаж Жёлтого моря”) и 639 (“Юг Корейского полуострова”) (Рис. 4). Соответствие выделенных облаков проб экорегионам отражено в Таблице 3.

Статистическую обработку полученных первичных данных проводили в программах Microsoft Excel 2007 и Statistica 10.0.

Таблица 3. Соответствие выделенных облаков проб пресноводным экорегионам по системе Freshwater Ecoregions (www.feow.org).

Номер облака точек	Условное название облака точек	Экорегион, к которому относится выделенное множество точек
1	Зея	617 (“Средний Амур”)
2	Чукчагир	616 (“Нижний Амур”)
3	Болонь	616 (“Нижний Амур”)
4	Хабаровск	616 (“Нижний Амур”)
5	Ханка	616 (“Нижний Амур”)
6	Приморье	641 (“Сахалин, Хоккайдо и побережье”)
7	Север Южной Кореи	638 (“Западный дренаж Жёлтого моря”)
8	Юг Южной Кореи	639 (“Юг Корейского полуострова”)
9	Остров Чеджу	639 (“Юг Корейского полуострова”)

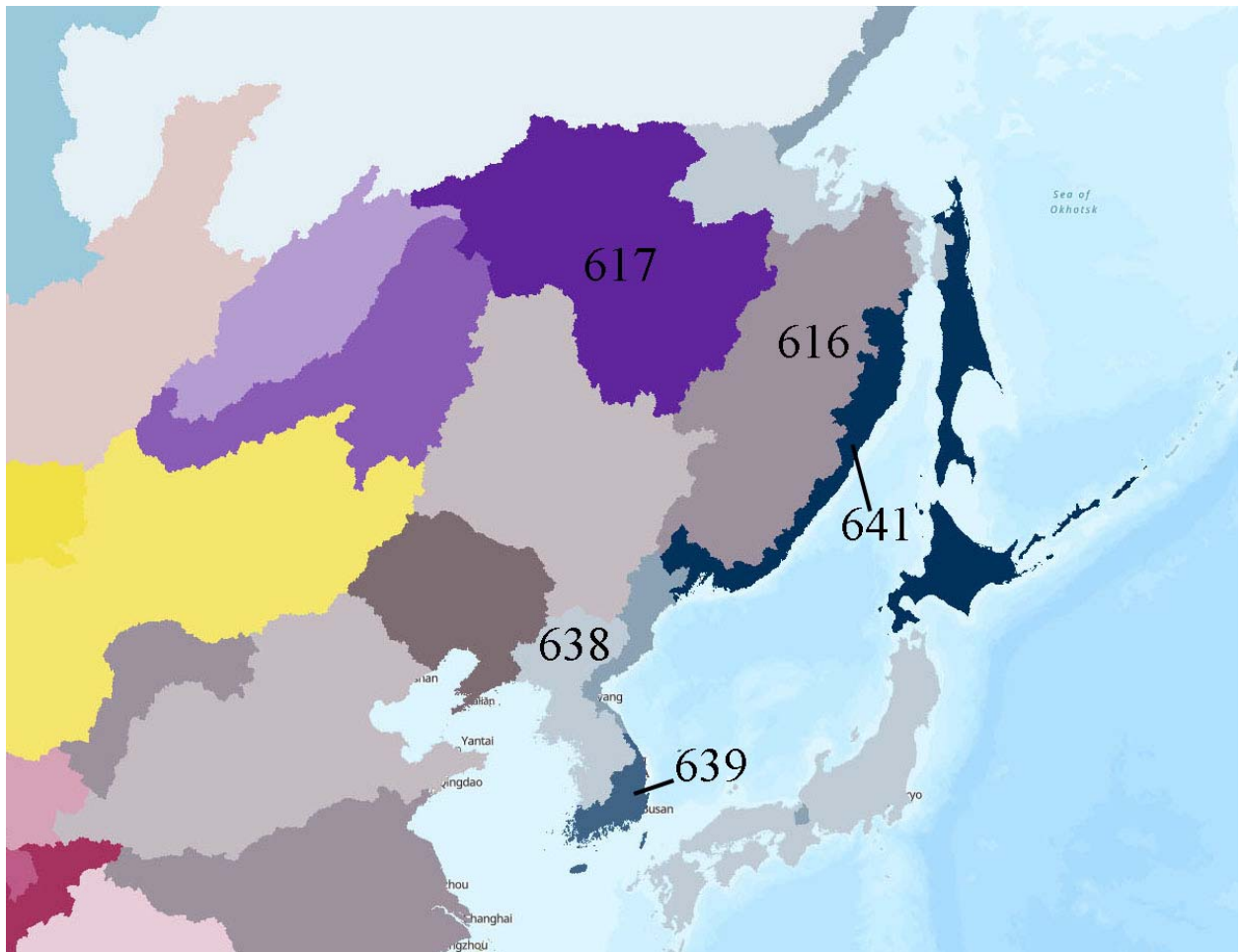


Рис. 4. Пресноводные экорегионы по: WWF. Freshwater Ecoregions: 617 (“Средний Амур”), 616 (“Нижний Амур”), 641 (“Сахалин, Хоккайдо и побережье”), 638 (“Западный дренаж Жёлтого моря”) и 639 (“Юг Корейского полуострова”).

Обнаруженные таксоны клadoцер описывали с точки зрения их эколого-географической приуроченности на основе соответствующей литературы (Смирнов, 1971; 1978; Коровчинский, 2004; Smirnov, 1996; Orlova-Bienkowskaja, 2001 и др.). Все выявленные таксоны были отнесены к фаунистическим комплексам, которые были ранее очерчены Котовым (2016). Фаунистическим комплексом ветвистоусых ракообразных мы называем “группу видов с гипотетически общим генезисом и обладающих относительно сходными современными ареалами” (Котов, 2016).

Как было описано выше, каждая проба была отнесена к одному из девяти облаков точек. Для каждого из них проведен подсчёт доли представителей каждого фаунистического комплекса от общего числа встреченных таксонов и от общего числа находок каких-либо ветвистоусых ракообразных в данном регионе. Построены диаграммы встречаемости представителей каждого фаунистического комплекса как по числу

встреченных таксонов, так и по числу находок представителей каждого таксона. На этих диаграммах множества точек были отранжированы по их номеру, что в целом соответствует направлению с севера на юг. Для статистически аккуратного исследования зависимости встречаемости фаунистических комплексов те же диаграммы построены по-другому: по оси абсцисс была отложена средняя широта каждого облака точек (вычисленная как простое среднее).

Одновременно провели регрессионный анализ связи доли встречаемости представителей фаунистических комплексов (за вычетом широко распространённых видов неопределённого статуса, ШР) от географических факторов (широты и долготы совместно, а также широты и долготы по отдельности). Отметим, что при помощи регрессионного анализа мы анализировали данные только по трём основным фаунистическим комплексам: эндемичному восточноазиатскому, широко распространённому евроазиатскому и южному теплолюбивому. Восточноазиатско-американский фаунистический комплекс был исключен из анализа вследствие его несущественной представленности в регионе. Также из анализа исключена сборная группа широко распространённых нереквизированных видов, поскольку она состоит из неизученных таксонов, для которых делать какие-либо предположения и выводы некорректно. Необходимо отметить, что весь массив проб был взят нами не строго по некой широтной трансекте, а несколько диагонально по отношению к широтному и долготному направлению. Поэтому важно было понять, действительно ли именно широта, а не долгота, определяет распространение анализируемых таксонов. Данный анализ был реализован в пакете Statistica 10.0. Связь выявляли по значению R^2 (коэффициент детерминации), а для оценки значимости выявленных отличий во встречаемости фаунистических комплексов использовался F-критерий Фишера.

Для выявления географических паттернов в распределении сообществ был проведен их кластерный анализ. В данный анализ включали только пробы, в которых было не менее пяти видов, и таксоны, для которых имелось не менее пяти находок (в общем пуле). То есть из анализа были исключены особо редкие виды, а также пробы с малым числом видов. Следует отметить, что таким образом из анализа были исключены все временные водоёмы, в которых обычно присутствует мало видов. Целью анализа было выделить группы (кластеры) по составу сообщества (присутствию видов в пробах). Для установления сходства проб по видовому составу кладоцер использовали Коэффициент Жакара (т.е. долю общих видов от общего числа видов). На основании коэффициента Жакара как меры сходства составили матрицу различий (путём вычитания каждого значения из единицы) и провели кластерный анализ методом невзвешенных средних с

использованием Евклидовых дистанций. Визуализацию точек, в которых выявлены сообщества, относящиеся к разным кластерам, провели в программе ArcView 3.2 и DivaGis на основе географических координат каждого водоёма.

ГЛАВА 3. СПИСОК КЛАДОЦЕР РЕГИОНА И УТОЧНЕНИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ТАКСОНОВ

После обработки материала нами получено 3184 определения из 387 проб для юга Дальнего Востока и Зеи, а также 3182 определения для 342 проб для Кореи. В результате обработки собранного и имевшегося в коллекции материала выявлено 143 таксона ветвистоусых ракообразных, обитающих на территории юга Дальнего Востока и прилегающих территориях (Таблица 4). Среди них 21 таксон был определён лишь до уровня рода: таксономическое положение этих популяций неясно и требует дополнительных исследований, в частности, потому что во многих случаях популяции были представлены исключительно ювенильными особями, точное определение которых невозможно в настоящее время.

Двадцать три таксона были встречены только на территории Южной Кореи (включая остров Чеджу). Всего для фауны исключительно российской части юга Дальнего Востока найдено 92 валидных вида, при этом 6 видов встречены только в бассейне реки Зея и не обнаружены в более южных регионах. *Chydorus irinae* Smirnov et Sheveleva, 2010 был обнаружен и в бассейне Зеи, и в Корее, но не был найден на юге Дальнего Востока. Отсутствие остальных видов из Зеи в других регионах может указывать на то, что для этих видов это самая южная точка их обитания.

Таблица 4. Присутствие отдельных таксонов ветвистоусых ракообразных (1) на юге Дальнего Востока и на прилегающих территориях: облака точек: 1 – Зея; 2 – Чукчагир; 3 – Болонь; 4 – Амур; 5 – Ханка; 6 – Приморский край; 7 – северная часть Южной Кореи; 8 – южная часть Южной Кореи; 9 – остров Чеджу.

Фаунистические комплексы: ШЕ – Широко распространённый евроазиатский; ЭВ – Эндемичный восточноазиатский; ВА – Восточноазиатский-американский; ЮТ – Южный тропический; ШР – Неревизованные широко распространенные виды; ВС – Вселенец.

N	Таксоны										Фаунистический комплекс	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9		
1	<i>Acroperus africanus</i> Neretina et Kotov, 2015										1	?
2	<i>Acroperus angustatus</i> Sars, 1863	1	1	1	1	1						ШЕ

3	<i>Acroperus harpae</i> Baird, 1834	1	1	1	1	1	1				III E
4	<i>Acroperus</i> sp.				1	1					?
5	<i>Alona affinis</i> Leydig, 1860	1	1	1	1	1	1	1	1	1	III E
6	<i>Alona</i> cf. <i>affinis</i> Leydig, 1860		1	1	1						?
7	<i>Alona guttata</i> Sars, 1862	1			1	1	1	1	1	1	III P
8	<i>Alona</i> sp. nov.							1		1	BC
9	<i>Alona kotovi</i> Sinev, 2012								1		IOT
10	<i>Alona quadrangularis</i> (O. F. Müller, 1776)	1			1				1	1	III E
11	<i>Alona rustica</i> Scott, 1895					1					III P
12	<i>Alona</i> sp.	1			1	1	1	1	1	1	?
13	<i>Alonella excisa</i> Fischer, 1854	1	1	1	1	1	1	1	1	1	III P
14	<i>Alonella exigua</i> Lilljeborg, 1853	1			1						III P
15	<i>Alonella nana</i> Baird, 1843	1		1	1	1					III P
16	<i>Alonella</i> sp.				1	1			1		?
17	<i>Anchistropus emarginatus</i> Sars, 1862					1					III E
18	<i>Bosmina fatalis</i> Burckhardt, 1924				1	1		1	1		ЭБ
19	<i>Bosmina longirostris</i> O. F. Müller, 1776	1	1	1	1	1	1	1	1	1	III P
20	<i>Bosmina longispina</i> Leydig, 1860	1									III E
21	<i>Bosmina</i> sp.				1	1					?
22	<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard, 1895			1	1	1	1		1		III P
23	<i>Bunops serricaudata</i> Daday, 1884					1					III E
24	<i>Camptocercus fennicus</i> Stenroos, 1898	1									III E
25	<i>Camptocercus lilljeborgi</i> Schödler, 1862		1	1							III E
26	<i>Camptocercus rectirostris</i> Schödler, 1862	1									III P
27	<i>Camptocercus</i> sp.	1			1	1		1			?
28	<i>Camptocercus strelets kayae</i> Smirnov, 1998		1								BA
29	<i>Camptocercus uncinatus</i> Smirnov, 1971	1	1	1	1	1			1		BA
30	<i>Camptocercus vietnamensis</i> Thanh et al., 1980							1		1	IOT
31	<i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg, 1901									1	III P

32	<i>Ceriodaphnia cornuta</i> Sars, 1885							1	1		ЮТ	
33	<i>Ceriodaphnia laticaudata</i> P.E. Müller, 1867					1					IIIП	
34	<i>Ceriodaphnia megops</i> Sars, 1862								1		IIIП	
35	<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars, 1862	1	1	1	1	1	1		1		IIIП	
36	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> O.F. Müller, 1785			1					1	1	1	IIIП
37	<i>Ceriodaphnia reticulata</i> Jurine, 1820	1			1	1	1	1		1	1	IIIП
38	<i>Ceriodaphnia rotunda</i> Straus, 1820 sensu Sars, 1862						1					IIIП
39	<i>Ceriodaphnia</i> sp.					1	1	1	1	1	1	?
40	<i>Chydorus irinae</i> Smirnov et Sheveleva, 2010	1							1	1		ЭБ
41	<i>Chydorus</i> sp.					1	1		1	1	1	?
42	<i>Chydorus sphaericus</i> O. F. Müller, 1776	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	IIIП
43	<i>Coronatella</i> cf. <i>trachystriata</i>										1	?
44	<i>Coronatella rectangula</i> Sars, 1862	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	IIIП
45	<i>Coronatella trachystriata</i> Chen Shouzhong, Zhang E, Liu Huanzhang, 1994	1	1	1					1	1		ЭБ
46	<i>Daphnia cristata</i> Sars, 1862	1				1	1					IIIЕ
47	<i>Daphnia cucullata</i> Sars, 1862					1	1					IIIЕ
48	<i>Daphnia curvirostris</i> Eylmann, 1887					1	1	1				IIIЕ
49	<i>Daphnia galeata</i> Sars, 1864					1	1	1	1	1	1	IIIЕ
52	<i>Daphnia</i> sp. nov. 1					1						ЭБ
51	<i>Daphnia</i> sp. nov. 2								1			ЭБ
50	<i>Daphnia</i> sp. nov. 3										1	ЭБ
53	<i>Daphnia longispina</i> (O. F. Müller, 1776)							1				IIIП
54	<i>Daphnia obtusa</i> Kurz, 1874								1		1	IIIП
55	<i>Daphnia pulex</i> Leydig, 1860	1					1			1		IIIП
56	<i>Daphnia sinensis</i> Gu, Xu, Li, Dumont, Han, 2013						1	1	1	1	1	IIIЕ
57	<i>Daphnia sinevi</i> Kotov, Ishida et Taylor,	1					1	1	1			ЭБ

	2006											
58	<i>Daphnia</i> sp.		1	1	1	1		1	1	1	?	
60	<i>Diaphanosoma amurensis</i> Korovchinsky et Sheveleva, 2009	1		1		1	1					ЭБ
61	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> Liévin, 1848			1	1							IIIЕ
62	<i>Diaphanosoma brevireme</i> Sars, 1901	1										IIIР
63	<i>Diaphanosoma chankensis</i> Ueno, 1939					1						ЭБ
64	<i>Diaphanosoma dubium</i> Manujlova, 1964		1		1	1	1	1	1			ЮТ
65	<i>Diaphanosoma macrophtalma</i> Korovchinsky et Mirabdullaev, 1995			1	1	1	1	1	1			ЭБ
66	<i>Diaphanosoma orghidani</i> Negrea, 1982					1		1				IIIЕ
67	<i>Diaphanosoma pseudodubium</i> Korovchinsky, 2000	1			1							ЭБ
68	<i>Diaphanosoma</i> sp.		1			1	1	1	1	1	?	
69	<i>Diaphanosoma transamurensis</i> Korovchinsky, 1986	1			1	1	1		1			ЭБ
70	<i>Disparalona chappuisi</i> Brehm, 1934	1		1	1	1	1	1	1			ЮТ
71	<i>Disparalona ikarus</i> Kotov et Sinev, 2011	1	1	1		1	1	1	1	1		ЭБ
72	<i>Disparalona</i> sp.	1			1	1						?
73	<i>Dunhevedia crassa</i> King, 1853							1				ЮТ
74	<i>Ephemeroporus barroisi</i> Richard, 1894	1										ЮТ
75	<i>Eurycercus macracanthus</i> Frey, 1973	1	1	1	1	1	1					BA
76	<i>Flavalona costata</i> Sars, 1862	1	1	1	1	1	1	1	1	1		IIIР
77	<i>Graptoleberis testudinaria</i> Fischer, 1848	1	1	1	1	1						IIIР
78	<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach, 1855	1	1									IIIЕ
79	<i>Ilyocryptus cuneatus</i> Štifter, 1988	1				1		1	1			IIIЕ
80	<i>Ilyocryptus raridentatus</i> Smirnov, 1989	1					1		1	1		ЮТ
81	<i>Ilyocryptus</i> sp.				1	1	1					?
82	<i>Ilyocryptus spinifer</i> Herrick, 1882	1		1	1	1		1	1	1		ЮТ
83	<i>Ilyocryptus yooni</i> Jeong, Kotov et Lee, 2012	1	1			1		1	1			ЭБ
84	<i>Korealona karanovici</i> Jeong, Sinev,							1				ЭБ

	Brancelj, Chang et Kotov, 2017										
85	<i>Kurzia latissima</i> Kurz, 1875			1	1	1					III E
86	<i>Kurzia longirostris</i> Daday, 1898								1		ЮТ
87	<i>Lathonura rectirostris</i> O. F. Müller, 1776	1			1		1				III P
88	<i>Leptodora kindti</i> Focke, 1844	1			1	1					III E
89	<i>Leptodora richardi</i> Korovchinsky, 2009					1					ЭБ
90	<i>Leptodora</i> sp.						1		1		?
91	<i>Leydigia acanthocercoides</i> Fischer, 1854								1		III E
92	<i>Leydigia ciliata</i> Rane, 2005									1	ЮТ
93	<i>Leydigia leydigi</i> Schödler, 1863					1					III E
94	<i>Leydigia louisi</i> Kotov, Elías-Gutiérrez et Nieto, 2003								1		ЮТ
95	<i>Leydigia</i> sp.				1						?
96	<i>Limnosida frontosa</i> Sars, 1862		1		1	1					III E
97	<i>Macrothrix laticornis</i> Jurine, 1820							1			III E
98	<i>Macrothrix pennigera</i> Shen Chia-Jui, Sung Ta-hsiang et Chen Kou-hsiao, 1961									1	ЭБ
99	<i>Macrothrix rosea</i> Jurine, 1820	1		1	1	1	1	1	1	1	III E
100	<i>Macrothrix</i> sp.				1	1	1	1			?
101	<i>Macrothrix vietnamensis</i> Silva-Briano, Dieu et Dumont, 1999								1	1	ЮТ
102	<i>Moina affinis</i> Birge, 1893							1	1		III P
103	<i>Moina belli</i> Gurney, 1904							1	1		III P
104	<i>Moina brachiata</i> Jurine, 1820							1			III E
105	<i>Moina lipini</i> Smirnov, 1976				1		1				III E
106	<i>Moina macrocopa</i> Straus, 1820				1		1	1			III E
107	<i>Moina micrura</i> Kurz, 1875			1	1	1	1	1	1	1	III P
108	<i>Moina</i> sp.				1	1	1	1	1		?
109	<i>Moina weismanni</i> Ishikawa, 1896					1		1	1	1	III E
110	<i>Monospilus daedalus</i> Kotov et Sinev, 2011	1		1							ЭБ
111	<i>Monospilus</i> sp.				1	1				1	?

112	<i>Nedorchynchotalona chiangi</i> Kotov et Sinev, 2011			1		1			1		ӘБ
113	<i>Nicsmirnovius eximius</i> Kiser, 1948				1						ЮТ
114	<i>Ophryoxus gracilis</i> Sars, 1862	1									IIIЕ
115	<i>Ophryoxus zini</i> Sars, 1862			1							ӘБ
116	<i>Oxyurella tenuicaudis</i> Sars, 1862					1		1			IIIЕ
117	<i>Picripleuroxus denticulatus</i> Birge, 1879	1				1			1	1	ЮТ
118	<i>Picripleuroxus laevis</i> Sars, 1862	1		1		1			1		IIIЕ
119	<i>Picripleuroxus quasidenticulatus</i> Smirnov, 1996				1	1	1	1	1	1	ЮТ
120	<i>Picripleuroxus</i> sp.					1	1	1			?
121	<i>Picripleuroxus striatus</i> Schödler, 1862	1		1	1	1					IIIЕ
122	<i>Pleuroxus aduncus</i> Jurine, 1820	1		1		1	1	1	1		IIIР
123	<i>Pleuroxus jejuensis</i> Jeong, Kotov et Lee, 2013									1	ӘБ
124	<i>Pleuroxus</i> sp.					1	1	1			?
125	<i>Pleuroxus truncatus</i> O. F. Müller, 1785	1	1	1							IIIЕ
126	<i>Pleuroxus</i> cf. <i>trigonellus</i> O. F. Müller, 1776	1									BA
127	<i>Polyphemus pediculus</i> Linnaeus, 1761	1	1	1	1	1					IIIР
128	<i>Pseudochydorus globosus</i> Baird, 1843	1		1	1	1		1	1		IIIЕ
129	<i>Pseudosida szalayi</i> Daday, 1898				1				1		ЮТ
130	<i>Scapholeberis</i> cf. <i>kingii</i> Sars, 1903	1		1	1	1	1	1	1	1	ЮТ
131	<i>Scapholeberis mucronata</i> O. F. Müller, 1776	1	1	1	1	1	1				IIIЕ
132	<i>Scapholeberis</i> sp.				1	1	1	1	1	1	?
133	<i>Sida crystallina</i> (O. F. Müller, 1776)	1	1	1	1		1	1	1		IIIЕ
134	<i>Sida ortiva</i> Korovchinsky, 1979	1		1		1	1	1	1		BA
135	<i>Sida</i> sp.					1	1	1	1	1	?
136	<i>Simocephalus congener</i> Koch, 1841	1				1			1	1	IIIР
137	<i>Simocephalus exspinosus</i> De Geer, 1778	1		1	1	1	1				IIIР
138	<i>Simocephalus mixtus</i> Sars, 1903		1	1	1	1	1	1	1	1	IIIР

139	<i>Simocephalus serrulatus</i> Koch, 1841			1	1	1		1	1	1	III P
140	<i>Simocephalus</i> sp.			1	1	1	1	1	1	1	?
141	<i>Simocephalus vetuloides</i> Sars, 1899	1									BA
142	<i>Simocephalus vetulus</i> (O. F. Müller, 1776)	1			1	1	1			1	III P
143	<i>Streblocerus serricaudatus</i> Fischer, 1849				1						III P

Комментарии по отдельным таксонам

Надотряд Cladocera Latreille, 1829

Отряд Stenopoda

Семейство Sididae Baird

Под *Sida* Straus, 1820

Н.М. Коровчинский (1979) предполагал существование двух подвидов в северной Евразии, *Sida crystallina crystallina* (O.F. Müller, 1776) и *S. crystallina ortiva* Korovchinsky, 1979. Сейчас они считаются двумя отдельными видами вследствие наличия явных диагностических признаков, широкого диапазона перекрытия ареалов и больших генетических дистанций между двумя группами популяций (Kotov et al., 2011a; Korovchinsky, 2018). На юге Дальнего Востока РФ можно встретить оба этих вида (Kotov et al., 2011a). Нами показано сосуществование двух видов в ряде водоёмов, например в озере Болонь (Garibian et al., 2019). При этом переходных морфологических форм между двумя видами не встречено.

Sida crystallina (O.F. Müller, 1776)

Партеногенетическая самка. Длина 1.7–4.0 мм. Тело овальное. Голова маленькая, на спинной стороне с одним крупным передним и двумя маленькими задними прикрепительными органами (Рис. 5А). Спинной край выпуклый, задне-верхний угол выражен, задний край прямой, задне-брюшной угол выражен (Рис. 5А). Рострум относительно длинный, чаще прямой или немного изогнутый, направленный вниз. Сложный глаз большой, расположен у нижнего края головы, глазок очень маленький (Рис. 5Б, В). Постабдомен трапециевидной формы, его нижний край прямой, проксимальная часть верхней стороны постабдомена слабо выдается (Рис. 5Г). На постабдомене ряд из 14–16 анальных зубцов, который заметно изгибается, возле этих зубцов есть группы маленьких сетул. Постабдоминальный коготок изогнут, несёт четыре базальных шипа, самый проксимальный шип – самый маленький и располагается близко к соседнему (Рис. 5Д). Постабдоминальные щетинки длинные, приблизительно 0.4 длины тела. Антенна I длинная, с дистально расположенными эстетасками и чувствительной щетинкой, которая длиннее основания (Рис. 5Б). Антенна II длинная, ее базальный сегмент также длинный,

несёт несколько шипов в дистальной части (Рис. 5А). Антенная формула 0–4–7/0–1–4. Шесть пар торакоподов типичного строения для *S. crystallina* (Коровчинский, 2004).

***Sida ortiva* Korovchinsky, 1979**

Партеногенетическая самка. Длина 1.5–3.0 мм. Строение тела идентично таковому *S. crystallina*. Рострум относительно короткий, направлен вниз и изогнут, сложный глаз крупный, расположен у нижнего края головы, глазок очень маленький (Рис. 5Е). Постабдомен трапециевидный, верх постабдомена немного выступает в проксимальной части. Ряд из 12–14 анальных зубцов, который, как у предыдущего вида, заметно изгибается, возле зубцов есть ряды маленьких сетул. Постабдоминальный коготок также изогнут, несёт четыре базальных шипа, но самый проксимальный шип относительно крупный и не располагается близко к соседнему (Рис. 5Ж). Постабдоминальные щетинки длинные, 0.4 длины тела. Антенна I длинная, с дистально расположенными эстетасками и чувствительной щетинкой, которая длиннее основания (Рис. 5Е). Остальные признаки полностью идентичны таковым у предыдущего вида.

Отряд Anomopoda Sars, 1865

Подотряд Aradopoda Kotov, 2013

Семейство Daphniidae Straus, 1820

Род *Daphnia* O.F. Müller, 1785

Подрод *Daphnia* (*Daphnia*) O.F. Müller, 1785

группа видов *D. curvirostris*

За исключением *D. sinevi* (Kotov et al., 2006), до настоящего времени с Дальнего Востока РФ не было описано ни одного таксона группы видов *Daphnia curvirostris*. Нами найден новый вид *Daphnia* sp. nov. 1, который отличается от ранее описанной *D. sinevi* рядом признаков, в первую очередь полностью редуцированным основанием антенны I. *D.* sp. nov. 1 известна только из двух временных водоёмов в окрестностях Хабаровска, то есть в бассейне реки Амур. По всей видимости, этот таксон распространён локально в районе Хабаровска.

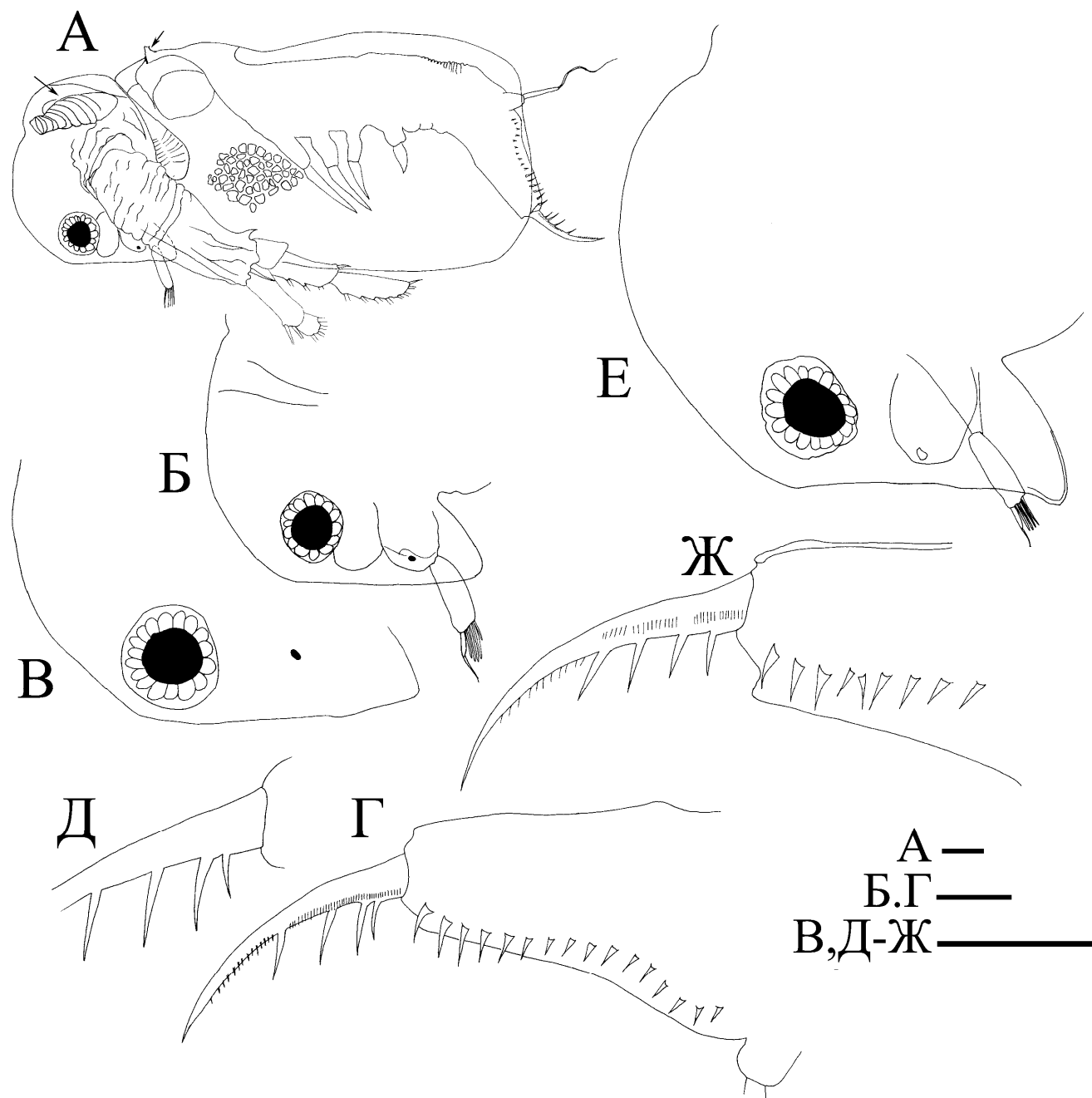


Рис. 5. *Sida crystallina* O.F. Müller, 1776 из протоки Кипру около кордона Кипру (А–Д) и *Sida ortiva* Korovchinsky, 1979 из Реки Симми около Черемшиного кордона (Е–Ж), район озера Болонь, Хабаровский Край, РФ: А, Взрослая партеногенетическая самка, общий вид; Б–В, Е, Голова; Г–Д, Ж, Коготок постабдомена. Масштабные линейки 0.1 мм.

Помимо этих двух видов, мы подтвердили нахождение на юге Дальнего Востока и “настоящей” *Daphnia curvirostris* Eulmann, 1887, которая распространена по всей северной Евразии. Вследствие совместного обитания на юге Дальнего Востока, различие этих видов может вызвать проблемы. Одно из основных морфологических отличий *D.*

curvirostris от *D. sinevi* и *D. sp. nov. 1* – длинный рострум у первой. В отличие от других видов, у *D. sp. nov. 1* щетинка 2 на экзоподите III длиннее, чем щетинка 4; щетинка 3 на внутренней дистальной части торакопода III рудиментарная.

В Южной Корее нами найдено два новых родственных вида группы *Daphnia curvirostris*. В отличие от прочих видов, у них дистальный абдоминальный вырост самки простирается назад, щетинка 2 на экзоподите III короче, чем щетинка 4; щетинка 3 на внутренней дистальной части торакопода III развита.

Впервые *Daphnia sp. nov. 2* был обнаружен только в одном небольшом пруду в Южной Корее, хотя были исследованы образцы из 438 водоемов. На сегодняшний день, к сожалению, этот водоем уничтожен из-за урбанизации данного региона, поэтому этот таксон может полностью исчезнуть. У этого вида постабдомен как самца, так и самки со сглаженным преанальным углом, сетулы в первом гребне на постабдоминальном коготке относительно толстые, у самца первый абдоминальный вырост сглажен.

Второй вид из Южной Кореи, *Daphnia sp. nov. 3* – это эндемик острова Чеджу, но он крайне широко распространён в водоёмах этого острова. Отсутствует в больших озёрах и никогда не сосуществует с другими видами дафний. У этого вида постабдомен как самца, так и самки с выраженным преанальным углом, сетулы в первом гребне на постабдоминальном коготке тонкие, у самца первый абдоминальный вырост хорошо развит.

Daphnia (Daphnia) sp. nov. 1

Типовое местообитание. Лужа на дороге (48.40289°N, 134.8769°E), Остров Большой Уссурийский, Хабаровский Край, РФ.

Типовой материал. Голотип MGU ML172, паратипы MGU ML173-174 в коллекции Зоологического Музея Московского Государственного Университета имени М.В. Ломоносова.

Партеногенетическая самка. Длина 0.83–1.71 мм. Тело почти овальное, максимальная высота на уровне середины створок (Рис. 6А). Спинной край равномерно изогнут, впадина между головой и телом отсутствует. Задне-верхний угол несет короткий хвостовой шип, брюшной край равномерно изогнут. Голова относительно крупная, с небольшим передним гребнем и относительно коротким рострумом, его конец слегка изогнут кзади, конец рострума разделен на две доли линией, образованной преростральной складкой, задняя доля всегда меньше передней доли (Рис. 6Б–В), задний край головы с сильно ретикулированным выступом, отделённым от основания лабрума глубоким углублением, нижний край головы вогнутый. Сложный глаз крупный, лежит

вентрально к середине оси тела в самой передней части головы, глазок маленький. У лабрума мясистое тело и крупный, сетулированный дистальный конец (Рис. 6Б–В). Карапакс овальный, на хвостовом шипе имеются шипики, которые также покрывают меньше половины заднего и брюшного краёв створок (Рис. 6А). В задне-брюшной части и на внутренней поверхности створок располагаются тонкие щетинки с группами сетул между ними (Рис. 6Е–М), около хвостовой иглы имеются только сетулы, щетинки отсутствуют (Рис. 6Ж, К). Абдомен состоит из четырёх сегментов. Первый (базальный) абдоминальный отросток почти прямой, направлен вперед, второй отросток короче, изгибается дистально, третий (самый дистальный) отросток в виде массивного холмика на сегменте, на всех сегментах есть редкие мелкие сетулы, на четвёртом сегменте отсутствует вырост (Рис. 6Н). Постабдомен удлинённый, конусообразный дистально, брюшной край прямой или слегка вогнутый, сетулы на нем отсутствуют. Преанальный край длинный, вогнутый, преанальный угол гладкий, постанальный угол не выражен. Имеются парные шипы на постанальной и анальной частях постабдомена, их величина увеличивается в дистальном направлении. Постабдоминальная щетинка такая же длинная, как и преанальный край, ее дистальный сегмент короче базального. Постабдоминальный коготок длинный, равномерно изогнут, с острым кончиком (Рис. 6Н–О). На внешней стороне постабдомена выражены три гребня зубцов вдоль спинного края, первый (проксимальный) гребень состоит из толстых и тонких зубцов, второй (медиальный) гребень состоит из 5–10 крупных зубцов, и третий гребень – из многочисленных мелких сетул, не достигающих кончика коготка. На брюшном крае располагаются мелкие сетулы на дистальном конце, как и на медиальном гребне, а также в середине третьего гребня и дистальной части. Антенна I с практически полностью редуцированным телом, несёт девять терминальных эстетасков различной длины и чувствительную щетинку, отходящую непосредственно от поверхности головы, концы эстетасков не достигают кончика рострума (Рис. 7Г–Д). Антенна II с узкой коксальной частью, несущей две короткие чувствительные щетинки различной длины. Базальный сегмент удлинённый, с коротким дистальным шипом на его передней стороне (Рис. 7А–Ж), но при этом сегмент несёт относительно длинную чувствительную щетинку с острым концом на задней стороне (Рис. 7Б–В). Ветви антенны II удлинённые, экзоподит 4-сегментный, и он короче 3-сегментного эндоподита, на обеих ветвях многочисленные серии коротких сетул. Антеннальная формула для щетинок 0–0–1–3/1–1–3. Каждая плавательная щетинка с двумя сегментами: дистальным и базальным, которые покрыты сетулами с двух сторон, в дистальных сегментах на границе с базальным сегментом имеются хитиновые вставки (Рис. 7Г–Ж). Шипы на апикальных сегментах рудиментарные, шипы на втором сегменте

экзоподита также рудиментарны (Рис. 7Б). Торакопод I (Рис. 8А–Е) без вспомогательной щетинки, внешняя дистальная доля с длинной щетинкой, вооружённой короткими сетулами с одной стороны дистально и короткой, тонкой и оголенной щетинкой (Рис. 8А–Б). Внутренняя дистальная доля (эндит 4) с единственной длинной передней щетинкой, вооружённой короткими сетулами, и двумя задними щетинками (Рис. 8А, В). Эндит 3 с длинной передней щетинкой, вооружённой короткими сетулами, и двумя задними щетинками (Рис. 8А, Г). Эндит 2 с короткой передней щетинкой и двумя задними щетинками (Рис. 8А, Д). Эндит 1 с маленькой передней щетинкой, вооружённой короткими сетулами, и четырьмя задними щетинками (Рис. 8А, Е). На торакопode I имеется два выталкивающих крюка разной длины. Торакопод II (Рис. 8Ж–И) с округлым эпиподитом, дистальная часть несёт две мягкие, опушённые щетинки. Четыре эндита несут пять щетинок, среди них одна жёсткая щетинка по длине составляет $2/3$ от длины остальных щетинок (Рис. 8Ж–З). Гнатобаза с двумя выраженными рядами передних щетинок и 11–12 задними щетинками (Рис. 8Ж, И). Торакопод III (Рис. 8К–Л) имеет почти шаровидный эпиподит и плоский экзоподит, который несёт четыре дистальные и две латеральные щетинки, щетинка 2 самая длинная, с короткими сетулами. Внутренняя дистальная доля торакопода III (Рис. 8Л) с четырьмя эндитами, эндит 4 с единственной длинной передней щетинкой и задней щетинкой, эндит 3 также с одной передней и задней щетинкой одинаковой длины, эндит 2 с рудиментарной передней щетинкой и двумя задними щетинками, эндит 1 с крупной щетинкой, вооружённой с двух сторон, относительно длинными сетулами и четырьмя задними щетинками. Остальная часть торакопода представлена единственной крупной долей, модифицированной гнатобазой, несущей многочисленные фильтрующие щетинки, и одной относительно длинной передней щетинкой, вооружённой короткими сетулами (Рис. 8Л). Торакопод IV (Рис. 8М, Н) с крупным сетулированным преэпиподитом, овальным эпиподитом и широким, плоским экзоподитом с выступающим и сетулированным внутренним дистальным углом, несущим четыре дистальных и две латеральные щетинки (Рис. 8М). Внутренняя дистальная доля торакопода с полностью сросшимися эндитами, в дистальной части она несёт две щетинки, на внутреннем крае находится гнатобаза с многочисленными фильтровальными щетинками (Рис. 8Н). Торакопод V (Рис. 8О) с маленьким сетулированным преэпиподитом, почти овальным эпиподитом, треугольным экзоподитом, снабжённым двумя короткими щетинками и крупной латеральной щетинкой, внутренняя часть торакопода овальная и плоская, с сетулированным внутренним краем и единственной крупной щетинкой.

Ювенильная самка. Тело почти квадратное с прямым задним краем и длинной хвостовой иглой, шипики покрывают каудальную иглу со спинного края и менее половины брюшного края, на заднем крае шипики отсутствуют (Рис. 7З). Голова с прямым нижним краем, рострум короткий, верхний край изогнутый, с одним шейным шипом, дорсальный орган в задней части головы. Постабдоминальный коготок (Рис. 7И) на втором гребне несет более многочисленные и мелкие зубцы по сравнению со взрослой самкой.

Эфиопиальная самка, самец. Неизвестны.

Daphnia (Daphnia) sp. nov. 2

Типовое местообитание. A pond in Deok Seong (wetland) (N36.51391°, E 127. 2669°), Chuncheonnam-do, South Korea.

Типовой материал. Голотип NIBRIV0000835125, аллотип NIBRIV0000835126, паратипы NIBRIV0000835127, NIBRIV0000835129 и MGU M1181. (NIBRIV – коллекция беспозвоночных животных, Национальный Институт Биоразнообразия Республики Корея, Инчон, Южная Корея).

Партеногенетическая самка. Длина 0.8–2.04 мм. Тело почти овальное, максимальная высота на уровне середины створок (Рис. 9А). Голова относительно большая, с небольшим передним гребнем, задний край головы с сильным, дугообразным выступом, глубоким разрезом между ним и основанием лабрума (Рис. 9Б). Рострум относительно короткий (самые длинные эстетаски почти достигают своего кончика), кончик рострума слегка изогнут назад, и подразделяется на две доли «линией» предростральной складки, задняя доля всегда больше передней. Шипы занимают менее половины дорсального и брюшного краев створок. В задне-брюшной части створки на внутренней поверхности створки несёт тонкие щетинки с сетулами между ними (Рис. 9Д–З). Первый абдоминальный отросток почти прямой, направлен вперёд (Рис. 9И), второй отросток короткий, изогнут дистально, третий отросток в виде массивного холмика на сегменте. Постабдомен с гладким постанальным углом. Постабдоминальный коготок с тремя гребнями, первым (самый проксимальный), состоит из относительно коротких, толстых зубцов; второй, состоит из 7–8 крупных зубцов; третий состоит из многочисленных тонких сетул (Рис. 9К). Основание антенны I почти редуцирован, антеннальные щетинки, отходящих непосредственно на поверхности головы, концы эстетасков не достигают кончика рострума (рис. 9В). Антенна II, как у предыдущих видов (Рис. 9Г).

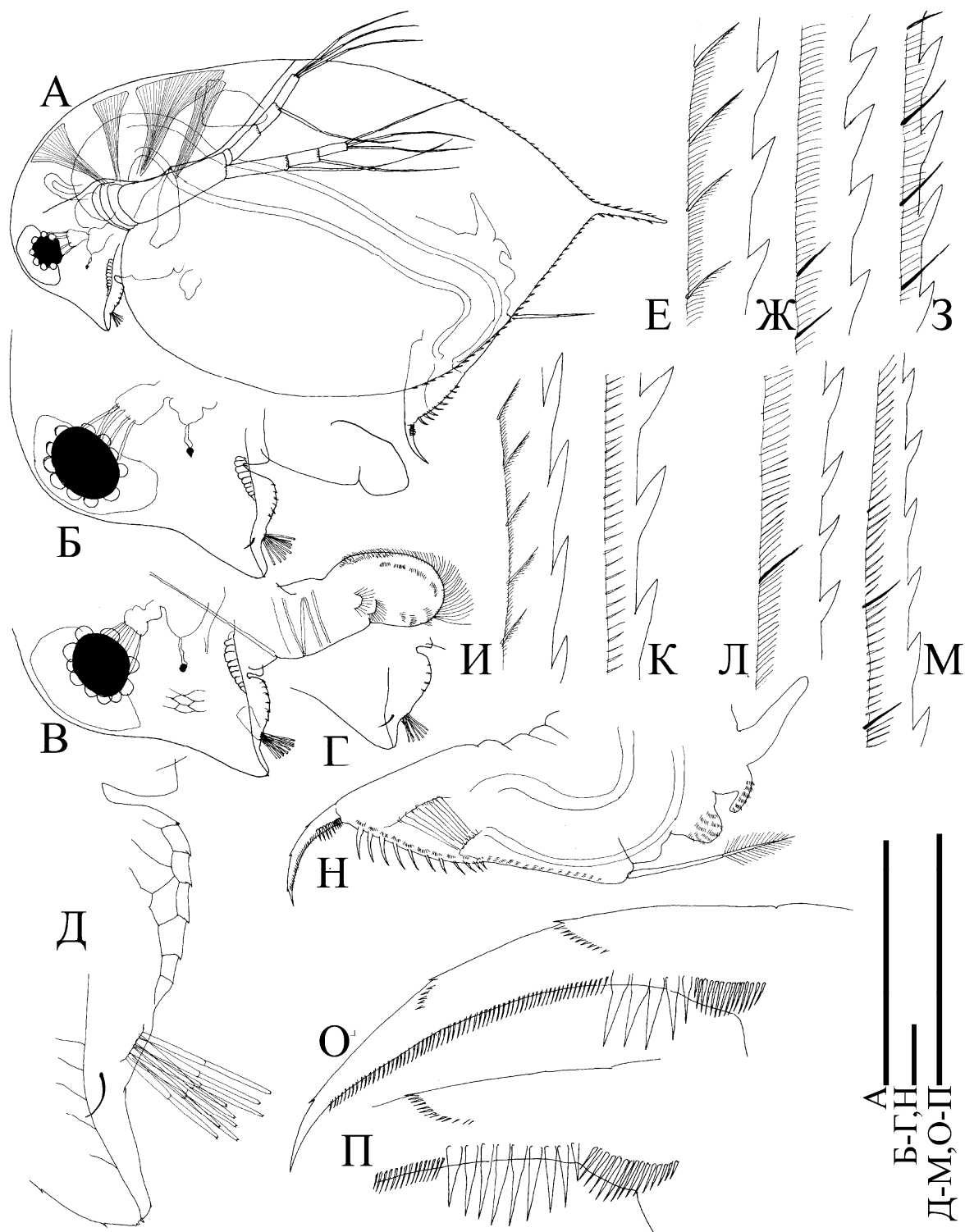


Рис. 6. *Daphnia (Daphnia) sp. nov. 1* из лужи в колее, Остров Большой Уссурийский на Реке Амур, Хабаровский Край, РФ: А, Взрослая партеногенетическая самка, общий вид; Б–В, Голова; Г–Д, Конец рострума с антенной I; Е–М, Край створки; Н, Постабдомен; О–П, Коготок постабдомена. Масштабные линейки 0.1 мм.

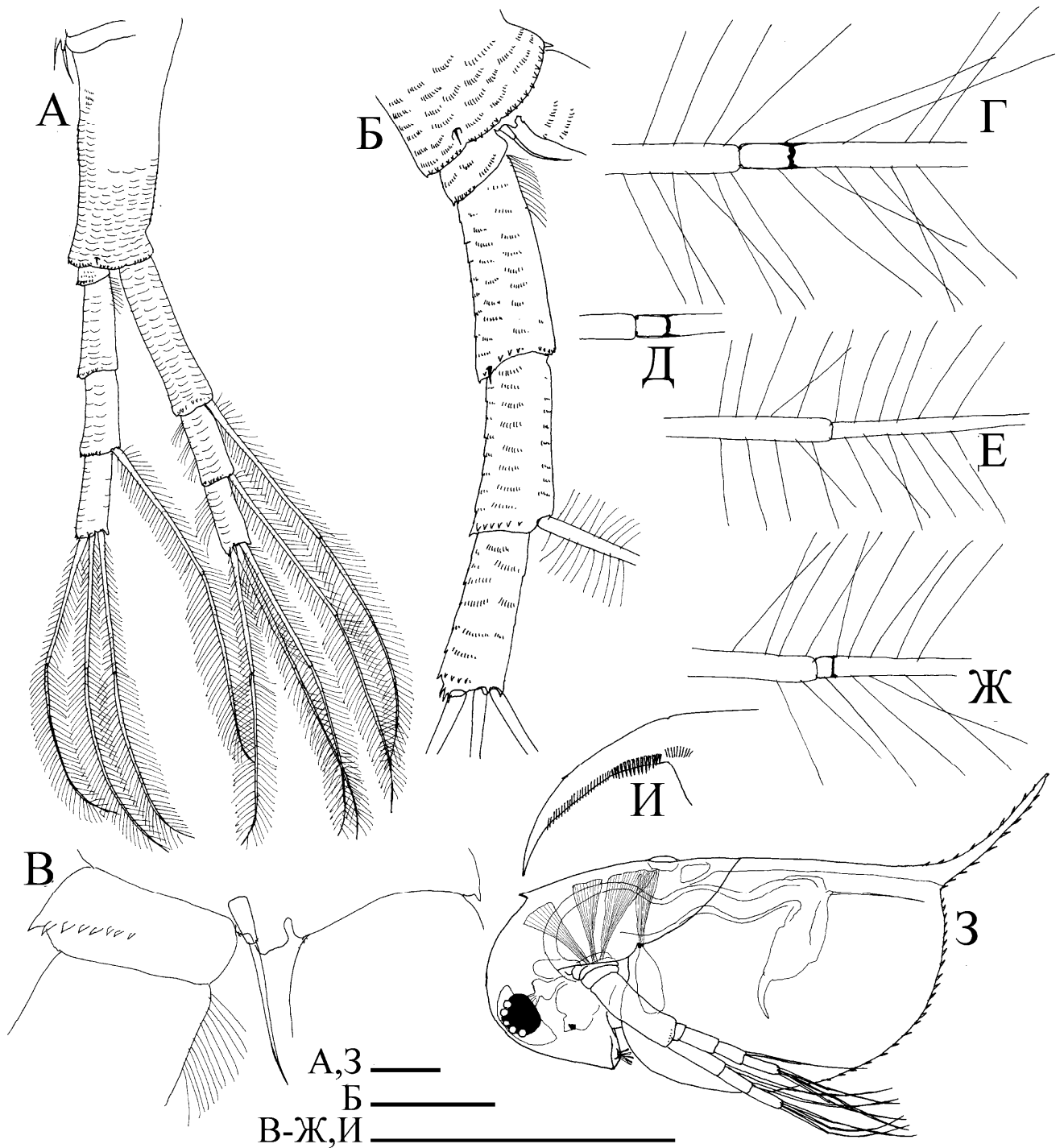


Рис. 7. *Daphnia (Daphnia)* sp. nov. 1 из лужи в колее, Остров Большой Уссурийский на Реке Амур, Хабаровский Край, РФ: А–Б, Антенна II вид сверху; В, Основание проксимальных сегментов плавательных ветвей антенны II; Г–Ж, апикальные щетинки антенны II; З, Ювенильная самка; И, Коготок постабдомена ювенильной самки. Масштабные линейки 0.1 мм.

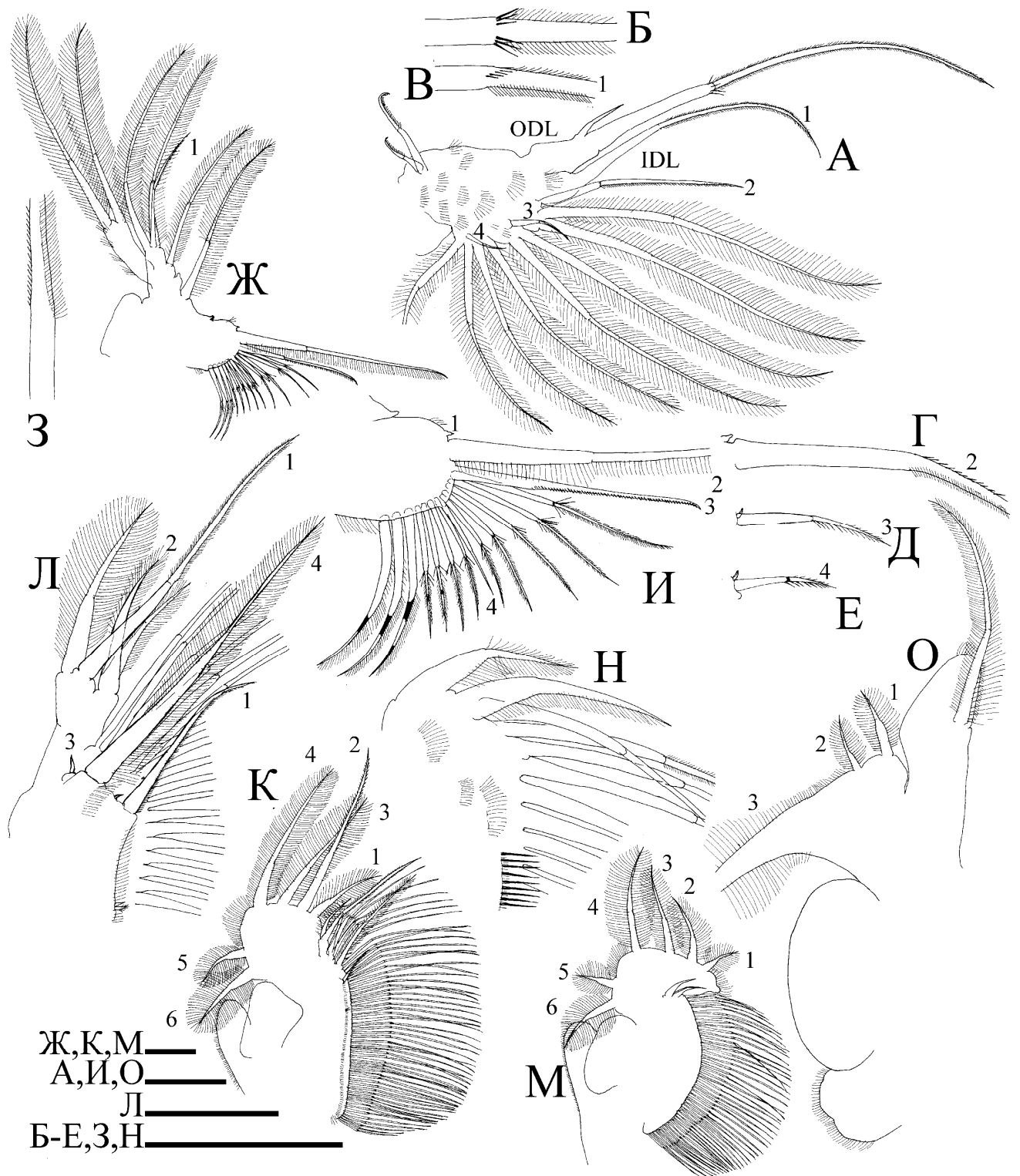


Рис. 8. *Daphnia (Daphnia)* sp. nov. 1 из лужи в колее, Остров Большой Уссурийский на Реке Амур, Хабаровский Край, РФ: А, Торакопод I; Б, Щетинка на внешней дистальной доле торакопода I; В, Щетинка на внутренней дистальной доле торакопода I; Г-Е, Передние щетинки торакопода I; Ж-И, Торакопод II; К-Л, Торакопод III; М-Н, Торакопод IV; О, Торакопод V. Масштабные линейки 0.1 мм.

Торакопод I с относительно тремя длинными щетинками (Рис. 10А); торакопод II с передней щетинкой, составляющей 2/3 длины других щетинок, и 11–12 фильтрующими щетинками на пластинке гнатобазы (Рис. 10Б); торакопод III с щетинками 2 экзопод длиннее, чем щетинки 4, с короткими сетулами (Рис. 10В); щетинки 3 на внутренней дистальной части конечности среднего размера (Рис. 10Г–Д); торакопод IV (Рис. 10Е) как у предыдущих видов, торакопод V (Рис. 10Ж) как у предыдущих видов.

Ювенильная самка (Рис. 10Н) с одним шейным шипом.

Эфиппиальная самка. С прямым спинным краем створок, эфиппиум с двумя покоящимися яйцами, оси которых перпендикулярны его спинному краю, яйцеклетки не отделены друг от друга, задне-спинная часть створки с хвостовым отделом соединена с эфиппиумом (Рис. 9Л–М)

Взрослый самец. Длина 0.8–1.21 мм. Спинной край створок прямой, не приподнят над головой, углубление между головой и створками небольшое (Рис. 11А), голова с хорошо развитым рострумом (Рис. 11Б). Брюшной край створки с рядом зубчиков (Рис. 11В–Ж), имеются как щетинки, так и серии сетул на внутренней поверхности заднего края (Рис. 11Е). Первый и второй отросток абдомена в виде гладких холмиков, постабдомен с наибольшей высотой посередине, постанальный угол не выражен (Рис. 11И–К). Гонопор открывается субдистально, без генитального отростка. Постабдоминальный коготок как у самки (Рис. 11К). Антенна I с небольшими антеннальными щетинками, расположенными далеко от дистального конца кончика антенны I; самцовая щетинка (жгутик) длинная, ее дистальный сегмент голый, слегка согнут (Рис. 11З). Внутренняя дистальная доля торакопода I несёт рудиментарную щетинку и очень большую щетинку (Рис. 11Л), снабженную дистально мелкими сетулами (Рис. 11М); копулятивный крючок толстый, на кончике расположен зубец (Рис. 11Н). Дистальная часть торакопода II с короткой крючковидной передней щетинкой и двумя длинными опушёнными щетинками (Рис. 11О).

Ювенильный самец (Рис. 11П) с шейным шипом.

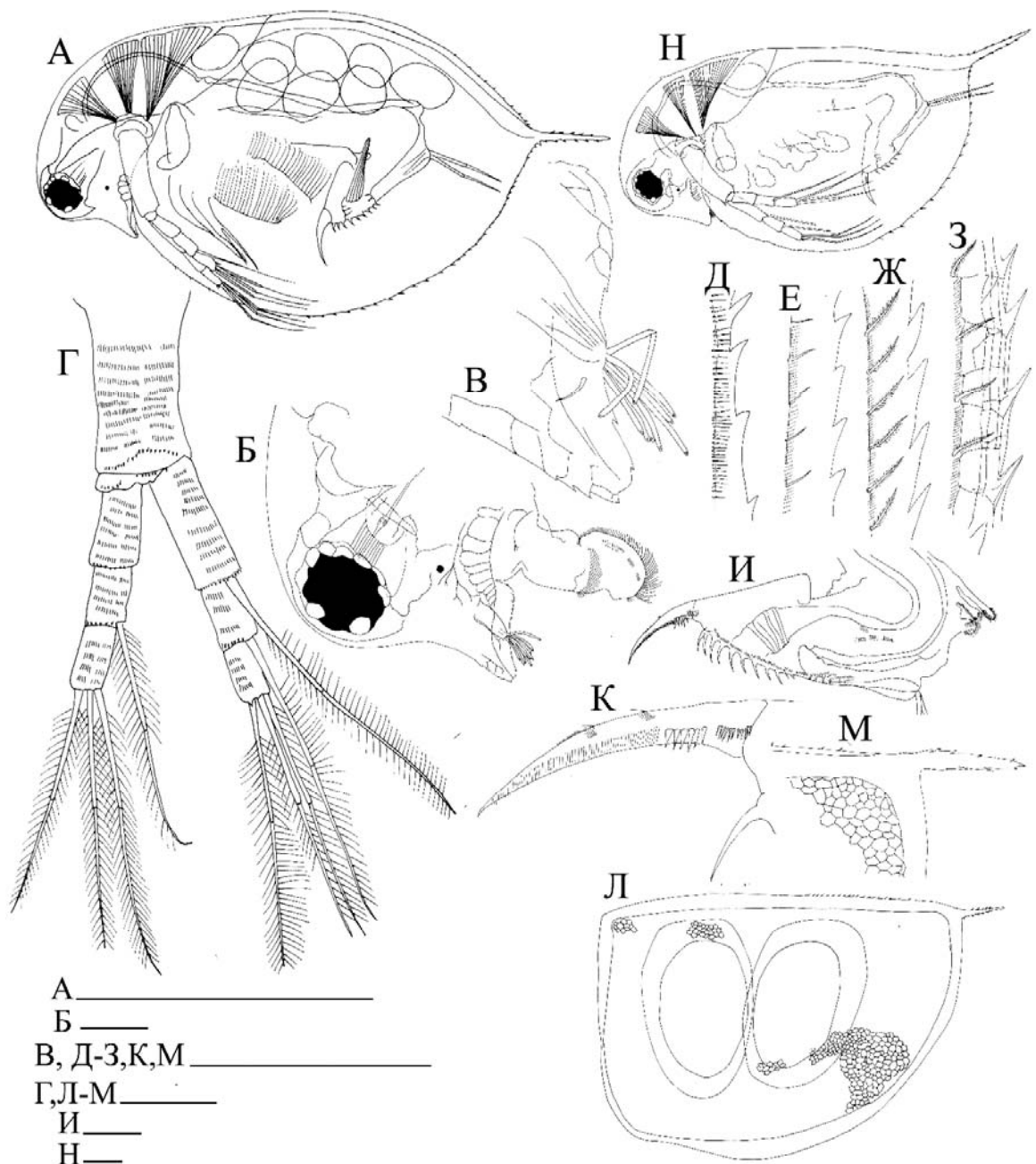


Рис. 9. *Daphnia* (*Daphnia*) sp. nov. 2 из пруда в заболоченном районе Диок Шионг, Чунчеонгнам-ду (Deok Seong, Chuncheonngnam-do), Южная Корея: А, Взрослая партеногенетическая самка, общий вид; Б, Голова; В, Конец роострума с антенной I; Г, Антенна II; Д-З, Край створки; И, Постабдомен; К, Коготок постабдомена; Л, Эфиппиум; М, Задняя часть эфиппиума; Н, Ювенильная самка. Масштабные линейки 0.1 мм.

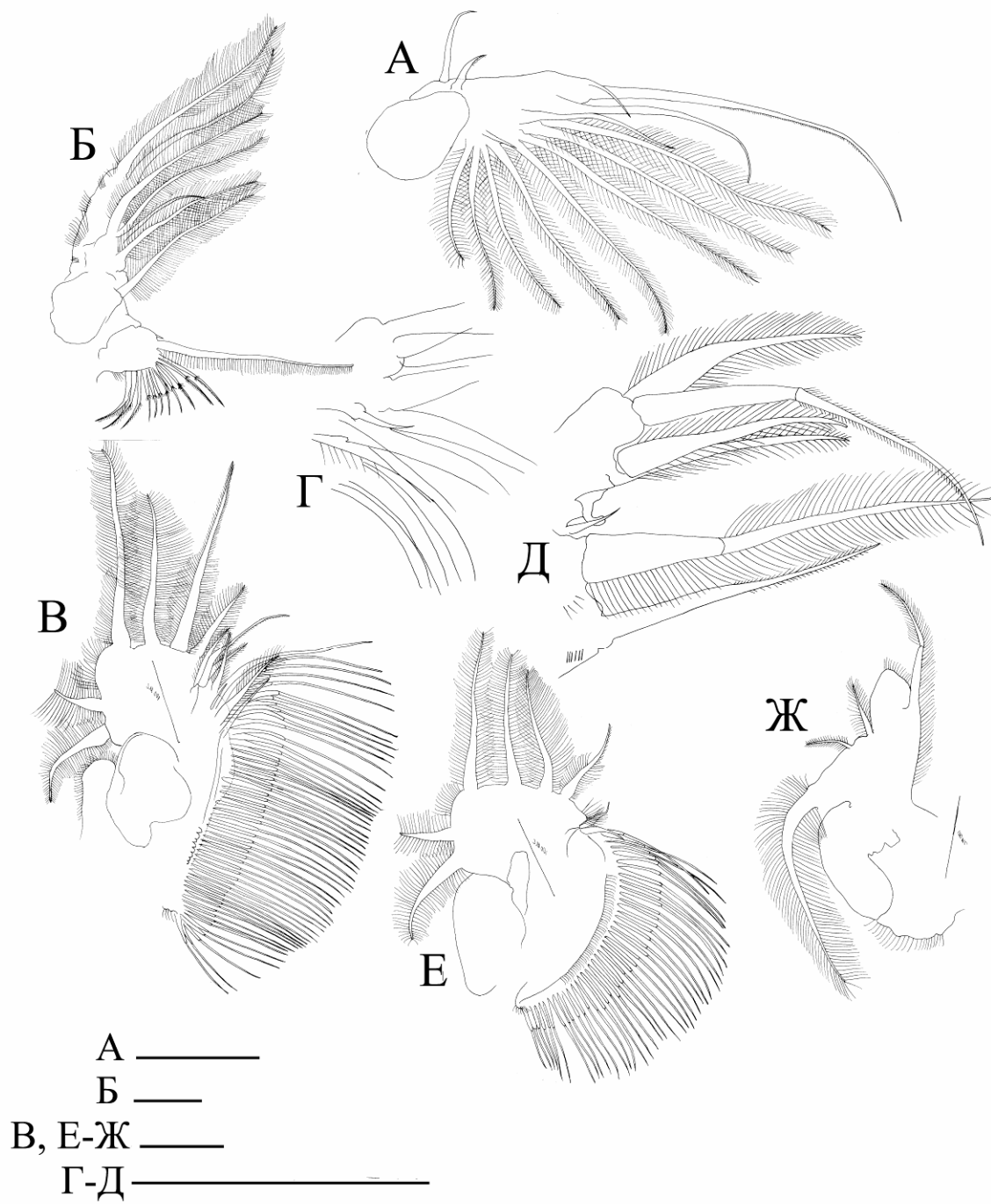


Рис. 10. *Daphnia (Daphnia) sp. nov. 2* из пруда в заболоченном районе Диок Шيونг, Чунчеонгнам-ду (Deok Seong, Chuncheongnam-do), Южная Корея (А–Ж): А, Торакопод I; Б, Торакопод II; В, Торакопод III; Г–Д, Передние щетинки торакопода III; Е, Торакопод IV; Ж, Торакопод V. Масштабные линейки 0.1 мм.

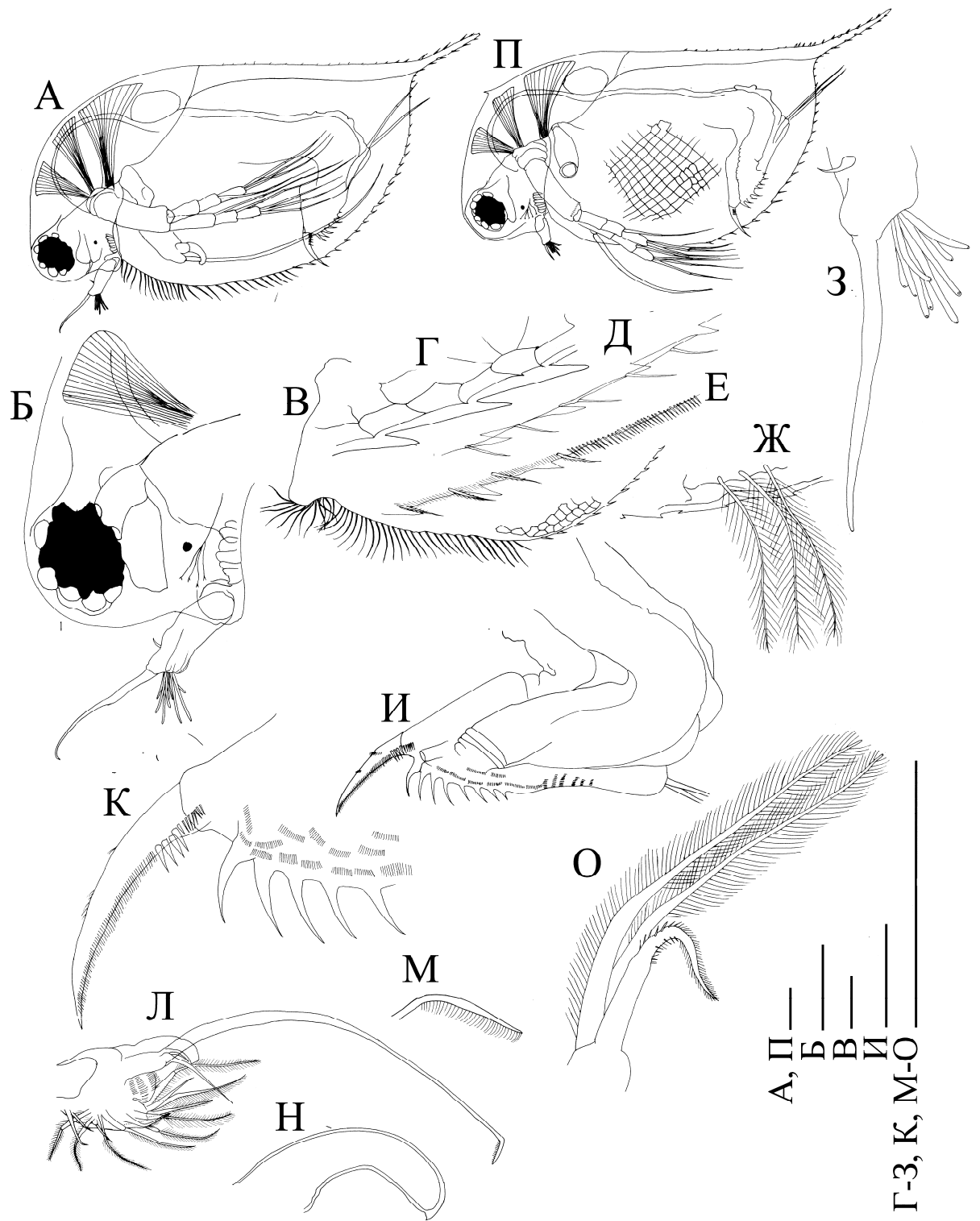


Рис.11. *Daphnia (Daphnia)* sp. nov. 2 из пруда в заболоченном районе Диок Шионг, Чунчеонгнам-ду (Deok Seong, Chuncheongnam-do), Южная Корея: А, Взрослый самец; Б, Голова; В–Ж, Край створки; З, Антенна I; И–К, Постабдомен; Л–Н, Торакопод I; О, Торакопод II; П, Ювенильный самец. Масштабные линейки 0.1 мм.

Daphnia (Daphnia) sp. nov. 3

Типовое местообитание. DoSun-cheon pool 1 (N33.30593°, E126.4672°), Jeju-do, South Korea. Лужи в районе Ду Сан-шеон (DoSun-cheon), остров Чеджу, Южная Корея

Типовой материал. Голотип NIBRIV0000835132, аллотип NIBRIV0000835133, паратипы NIBRIV0000835135, NIBRIV0000835134, MGU M1182 и MGU M1183. (NIBRIV – коллекция беспозвоночных животных, Национальный Институт Биоразнообразия Республики Корея, Инчон, Южная Корея).

Партеногенетическая самка. Длина 1–2.27 мм. Тело почти овальное, максимальная высота на уровне середины створок (Рис. 12А). Голова относительно большая, с низким передним гребнем, задним краем головы с сильной арочной проекцией, глубоким вырезом между ней и основанием лабрума (Рис. 12Б). Рострум относительно короткий (самые длинные эстетаски почти достигают его кончика), кончик рострума слегка согнут назад, и подразделяется на две доли “линией” предростральной складки, задняя доля всегда больше передней. Шипы занимают менее половины дорсального и брюшного края створки. В задне-брюшной части створки на внутренней поверхности створки имеются тонкие щетинки с сетулами между ними (Рис. 12Г–Ж). Первый абдоминальный отросток почти прямой, направленный сзади (Рис. 12З), второй отросток короткий, изогнут дистально, третий отросток в виде массивного холмика на сегменте. Постабдомен с выраженным постанальным углом (Рис. 12И). Постабдоминальный коготь с тремя гребнями, первый (самый проксимальный) состоящий из относительно длинных, тонких зубов; второй состоящий из 6-8 крупных зубов; третий состоящий из многочисленных тонких сеточек (Рис. 12И). Основание антенны I полностью редуцировано, антенальные щетинки сразу возникают из поверхности головы, эстетаски выступают с задне-брюшной стороны и почти достигают кончика рострума (Рис. 12В). Антенна II как у предыдущих видов (Рис. 12К). Торакопод I с относительно длинными щетинками (Рис. 13А); торакопод II с передней щетинкой, составляющей примерно 2/3 от длины других щетинок, опушенных дистально, и многочисленными щетинками фильтровальной пластинки гнатобазы (Рис. 13Б); торакопод III как у предыдущих видов (Рис. 13В-Г); торакопод IV (Рис. 13Д) как у предыдущих видов; торакопод V (Рис. 13Е) как у предыдущих видов.

Эфишиальная самка с прямым краем створки, эфишиум с двумя покоящимися яйцами, оси которых перпендикулярны её спинному краю, яйцеклетки не отделены друг от друга, задне-спинной край створки с хвостовым отделом включен в эфишиум (Рис. 12Л).

Взрослый самец. Длина 0.85–1.31 мм. Спинной край створок прямой, не приподнятый над головой (Рис. 14А), голова с хорошо развитым рострумом (Рис. 14Б).

Вооружение створок как у предыдущих видов (Рис. 14В-Ж). Первый и второй отростки абдомена в виде гладких бугорков, постабдомен с максимальной высотой посередине, угол постабдомена выражен (Рис. 14З). Гонопор открывается субдистально, не имеет генитального отростка. Постабдоминальный коготь как у самки (Рис. 14И). Антенна I с небольшими антеннальными щетинками, расположенными далеко от дистального конца корпуса антенны I; самцовая щетинка (жгутик) длинная, ее дистальный сегмент голый, слегка согнут (Рис. 14К-Л). На внутренней дистальной доле торакопода I расположена рудиментарная щетинка и очень крупная щетинка (Рис. 14М), снабжённая дистально мелкими сетулами (Рис. Н6); копулятивный крючок тонкий, с зубцом на конце (Рис. 14О). Дистальная часть торакопода II с короткой крючковидной передней щетинкой и двумя длинными опушёнными щетинками (Рис. 14П).

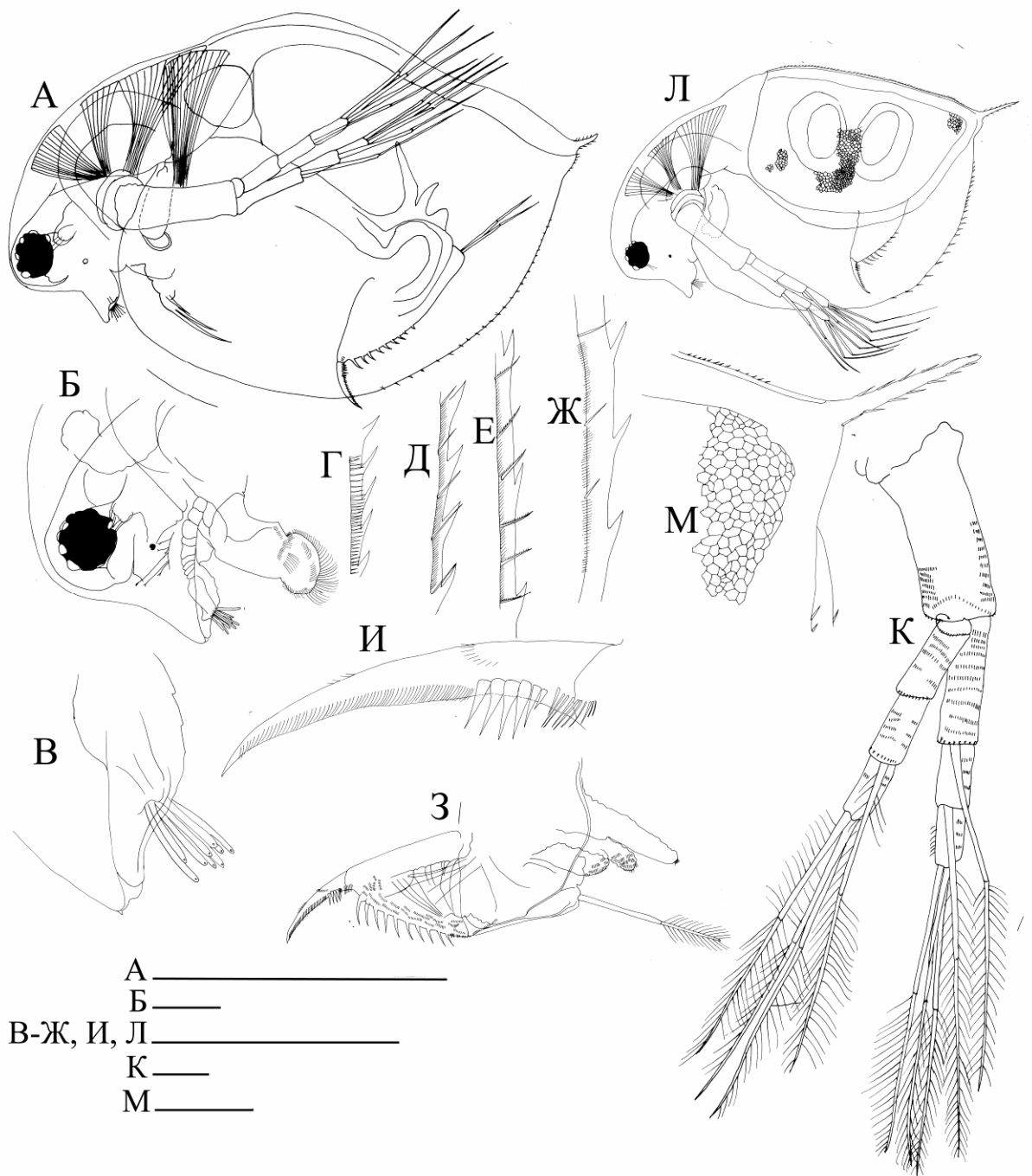


Рис. 12. *Daphnia (Daphnia)* sp. nov. 3 из лужи в районе Ду Сан-шеон (DoSun-cheon), остров Чеджу, Южная Корея: А, Взрослая партеногенетическая самка, общий вид; Б, Голова; В, Конец роострума с антенной I; Г–Ж, Край створки; З, Постабдомен; И, Коготок постабдомена; К, Антенна II; Л, Эфициальная самка; М, Задний отдел эфициума. Масштабные линейки 0.1 мм.

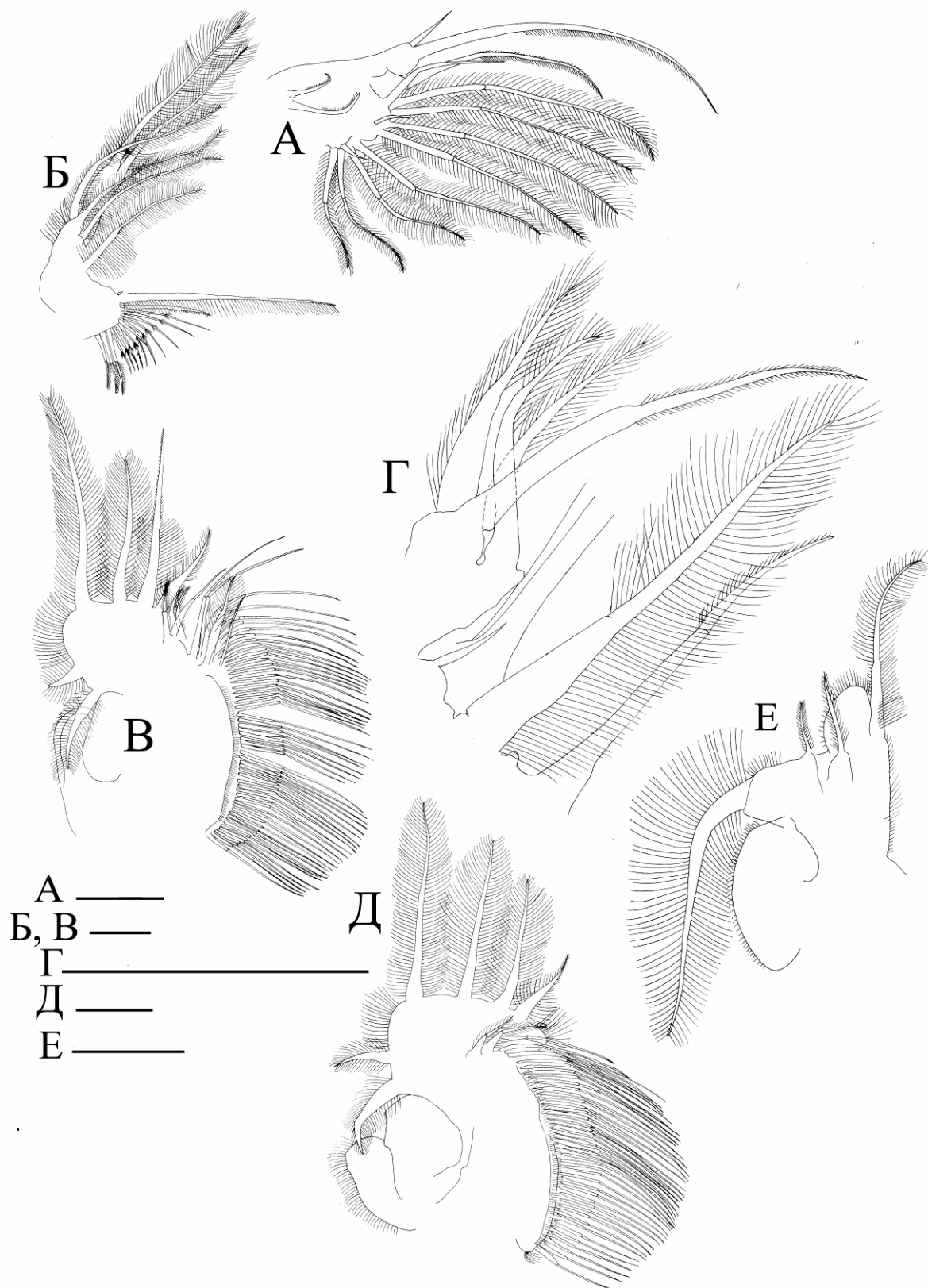


Рис. 13. *Daphnia (Daphnia)* sp. nov. 3 из лужи в районе Ду Сан-шеон (DoSun-cheon), остров Чеджу, Южная Корея: А, Торакопод I; Б, Торакопод II; В, Торакопод III; Г, Передние щетинки торакопода III; Д, Торакопод IV; Е, Торакопод V. Масштабные линейки 0.1 мм.

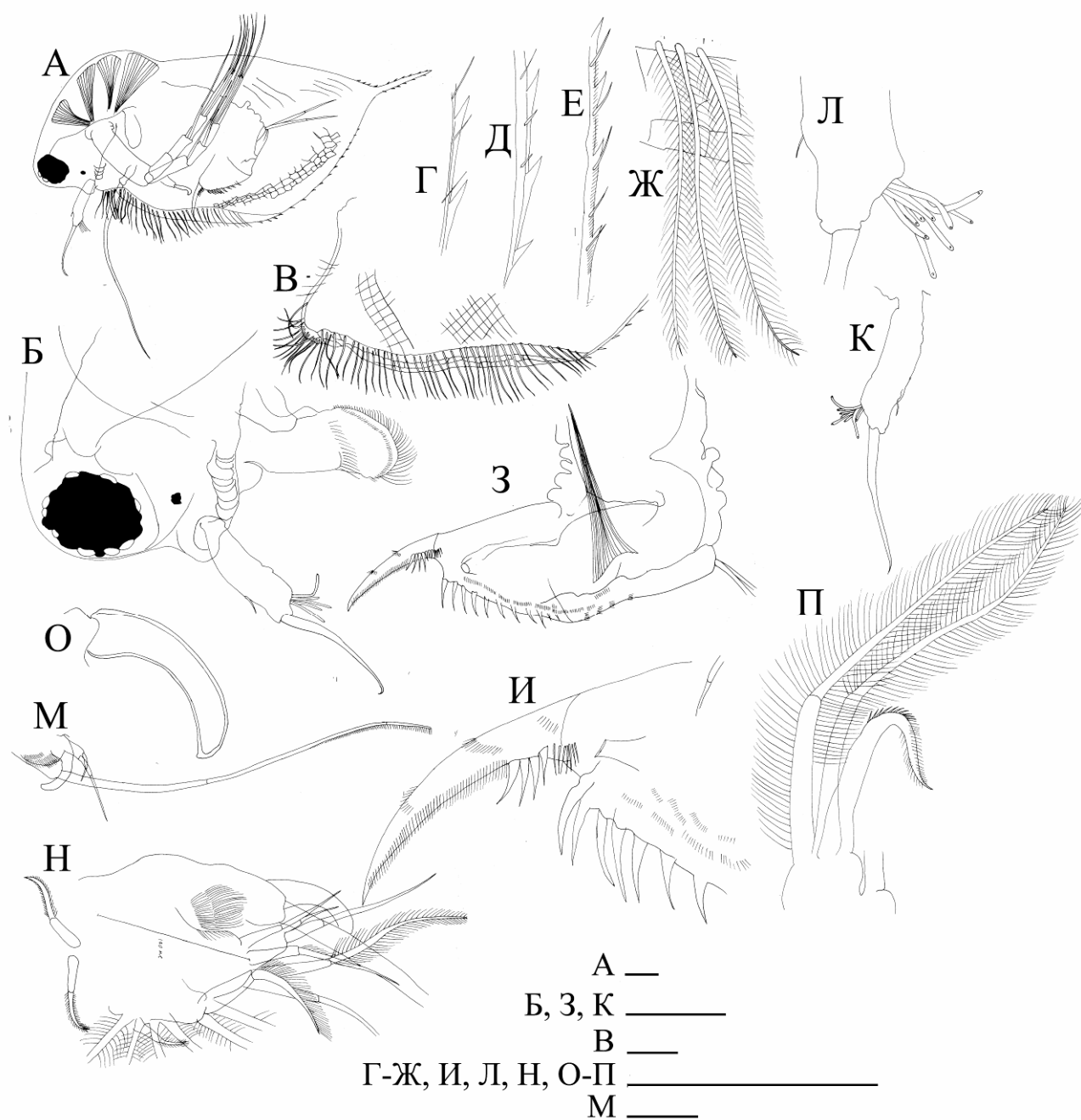


Рис. 14. *Daphnia (Daphnia)* sp. nov. 3 из лужи в районе Ду Сан-шеон (DoSun-cheon), остров Чеджу, Южная Корея: А, Взрослый самец; Б, Голова; В-Ж, Край створки; З-И, Постабдомен; К-Л, Антенна I; М-Н, Торакопод I; П, Торакопод II. Масштабные линейки 0.1 мм.

Под *Scapholeberis* Schoedler, 1858

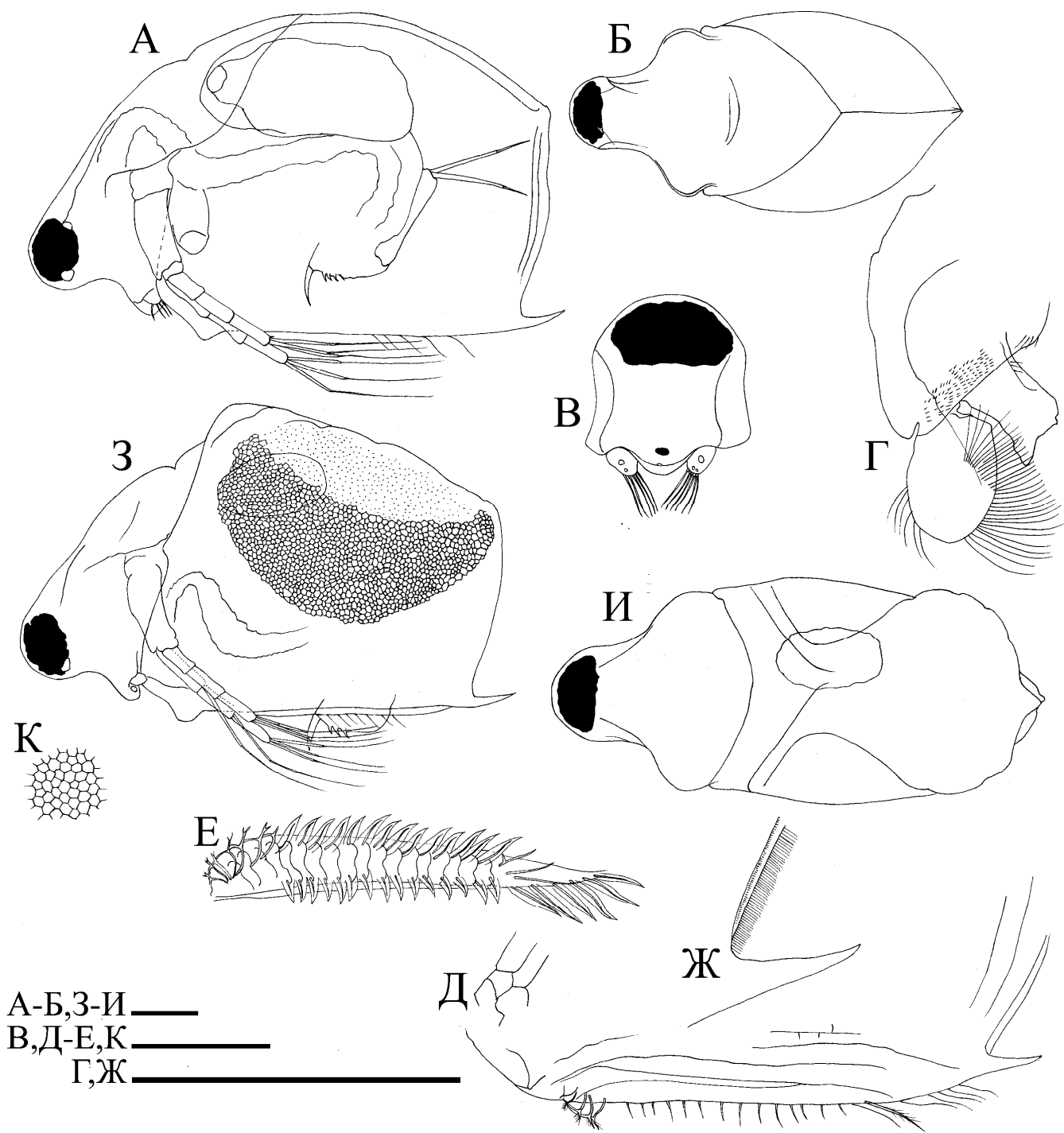
В нашем материале из Кореи и с юга Дальнего Востока РФ были обнаружены только два вида из рода *Scapholeberis* Schoedler, 1858. Первый – представитель широко распространённого фаунистического комплекса, типичного для Палеарктики, *Scapholeberis mucronata* O.F. Müller, 1776, которого можно легко определить по относительно длинному мукро (вырост на задне-брюшном угле раковины) и наличию рога на голове (нередко отсутствует). Второй вид предварительно был определён как *Scapholeberis kingii* Sars, 1888, однако в результате проведённого морфологического и генетического исследования нами было найдено, что популяции из типового местообитания (Австралия) и таковые из Кореи и Дальнего Востока принадлежат к разным видам. Нами обнаружены различия в строении эфиппидальных самок представителя группы видов *Scapholeberis* cf. *kingii* с юга Дальнего Востока. Данный таксон скорее всего представляет собой новый для науки вид, однако на данном этапе он ещё не устанавливается формально, поскольку для этого требуется подробно изучить распространение различных видов в Евразии во избежание установления таксона, который окажется младшим синонимом ранее описанного таксона.

***Scapholeberis* cf. *kingii* Sars, 1888**

Партеногенетическая самка. Тело в целом овальной формы (Рис. 15А), спинной киль отсутствует (Рис. 15Б). Задне-верхний угол хорошо выражен, почти прямой. Задний край прямой. Задне-нижний угол створки почти прямой, несёт мукро средних или небольших размеров (Рис. 15Д, Ж). Нижний край створок прямой, утолщён и вооружён многочисленными лепестковидными придатками, которые сидят на краю створки в два ряда (Рис. 15Д-Е). Латеральный ряд края створки в передней части несёт придатки с двумя основаниями, за которыми идёт ряд длинных лепестков. Второй ряд состоит из коротких лепестков. На задне-брюшном участке створки лепестки самые длинные. Рострум хорошо выражен, вытянут, с округлым концом, который направлен вниз. При взгляде с передней стороны тела, рострум трёхлопастной, средняя часть между двумя антеннами I округло-овальная, там же имеется гиалиновая мембрана; боковые стороны головы прямые или немного вогнутые, отсутствует желобок вдоль нижней части головы (Рис. 15В). Головной щит не несёт головных пор. Глаз крупный, глазок примерно в 9 раз меньше глаза. Лабрум вытянутый, лабральный киль округло-треугольный, несёт многочисленные короткие сетулы, латеральный вырост прямоугольный. Дистальная часть лабрума овальная, на передней ее стороне имеется несколько щетинок, на задней стороне – ряд многочисленных длинных щетинок (Рис. 15Г). Постабдомен относительно большой,

имеет почти прямоугольную форму. Длина больше ширины более чем в два раза. Абдоминальные выросты короткие, постабдоминальные щетинки относительно длинные (Рис. 16А). Преанальная часть почти прямая, несёт 5–6 зубцов, с короткими многочисленными сетулами, преанальный угол выражен, почти прямой, анальный угол прямой, постанальный угол отсутствует. Постанальный и анальный края слегка изогнуты. На постанальном крае располагаются 6 зубцов, по три с каждой стороны. На анальном крае 6 гребней из 4 коротких зубцов в основании, и 2 короткие сетулы (Рис. 16Б–В). На латеральной стороне анального и постанального края идут серии сетул в два ряда. Постабдоминальный коготок равномерно изогнут, базальных шипов 2–4. На нижнем крае коготка идут два ряда щетинок, среди которых в нижнем ряду выделяются утолщенные 2–6 щетинок, похожих на зубчики (Рис. 16Б–В). Антенна I (Рис. 16Г) очень короткая, с 9 эстетасками и одной чувствительной щетинкой, которая находится дистальнее всех остальных. Антенна II (Рис. 16Д–Е) относительно длинная, антеннальная формула для щетинок 0–1–3/1–1–3, для шипов 0–0–1/0–0–1. Апикальные щетинки почти равны по размеру, один апикальный шип очень короткий, другой – чуть длиннее. Внешняя дистальная доля торакопода I (Рис. 16Ж–З) вооружена двумя щетинками, одна очень длинная, более чем в два раза длиннее второй, несёт на середине длинные сетулы. Внутренняя дистальная доля с тремя щетинками, щетинка 1 крупная, хорошо развита, по длине чуть короче щетинки на внешней доле. Щетинка 2 короче первой, с сетулами дистально, щетинка 3 сильно видоизменена, самая короткая щетинка располагается на конце и несёт пучок длинных сетул, она похожа на кисть.

Эфиппиальная самка. Общее строение схоже с партеногенетической самкой, за исключением эфиппиума на спинной стороне створок (Рис. 153). Эфиппиум темно-коричневый, сбоку граница эфиппиума в виде полумесяца, на эфиппиуме скульптура из шестигранников (рис 15К). Сверху на эфиппиуме два продольных кия, имеющих округлую форму (Рис. 15И).



А-Б,З-И _____

В,Д-Е,К _____

Г,Ж _____

Рис. 15. *Scapholeberis cf. kingi* Sars, 1888 с рисового поля Си Мок Ри (Si Mock Ri), район Гуенгсаннам-ду (Gyeongsangnam-do), Южная Корея: А, Взрослая партеногенетическая самка, общий вид; Б, Партеногенетическая самка, вид сверху; В, Голова; Г, Лабрум; Д, Брюшной край створки, вид сбоку; Е, Брюшной край створки, вид снизу; Ж, Мукро; З, Эфиппальная самка, вид сбоку; И, Эфиппальная самка, вид сверху; К, Скульптура эфиппиума. Масштабные линейки 0.1 мм.

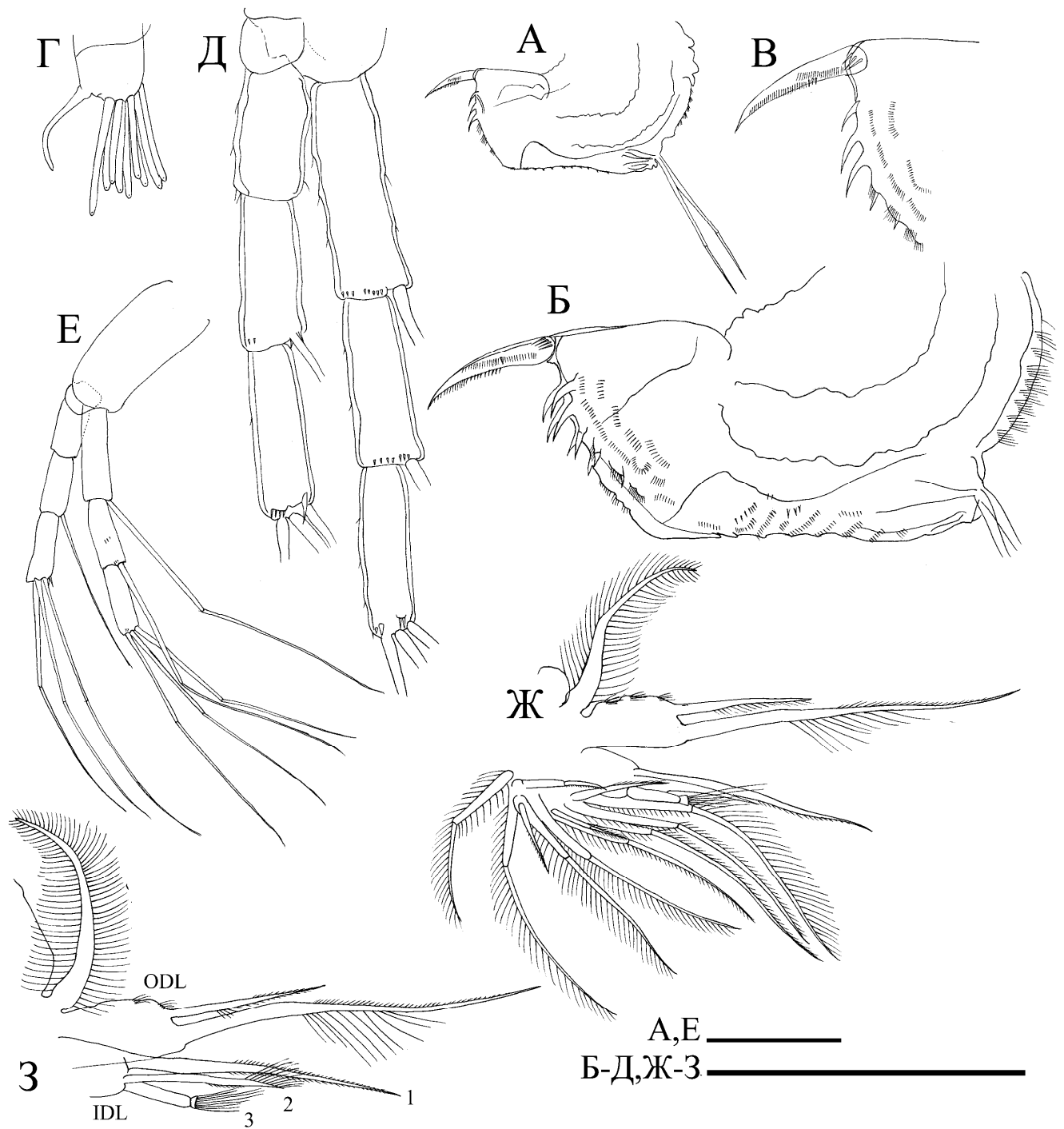


Рис. 16. *Scapholeberis* cf. *kingi* Sars, 1888 с рисового поля Си Мок Ри (Si Mock Ri), район Гуенгсаннам-ду (Gyeongsangnam-do), Южная Корея: А-Б, Постабдомен; В, Коготок постабдомена; Г, Антенна I; Д-Е, Антенна II; Ж-З, Торакопод I. Масштабные линейки 0.1 мм.

Семейство Moininae Goulden, 1968

Род *Moina* Baird, 1850

Род *Moina* Baird, 1850 – один из самых богатых видов среди кладоцер, уступающий в числе видов только роду *Daphnia* (Bekker et al., 2016). При этом по сравнению с *Daphnia* мoinины изучены плохо, несмотря на то, что во второй половине XX века род был подвергнут таксономическим ревизиям, базировавшимся на морфологических методах (Goulden, 1968; Смирнов, 1976). Современные исследования демонстрируют “не-космополитичность” таксонов мoinин: так, в одном из последних исследований с использованием генетического баркодинга было продемонстрировано существование близких видов в группах *Moina macrocopa*, *Moina branchiata*, *Moina micrura* и *Moina salina* (Bekker et al., 2016).

На юге Дальнего Востока мы обнаружили несколько видов рода *Moina*. Ожидаемо были найдены представители широко распространённого евроазиатского фаунистического комплекса (Котов, 2016): *Moina lipini* Smirnov, 1976; *Moina macrocopa* Straus, 1820; *Moina weismanni*, Ishikawa, 1896. Однако в случае *M. macrocopa* с Дальнего Востока ситуация не так проста, поскольку эти популяции относятся к отдельной филогруппе (азиатской субкладе в составе клады *Moina macrocopa macrocopa*) (Bekker et al., 2016).

Другой встреченный таксон – *Moina micrura*, ситуация с которым ещё более сложная. К настоящему времени нет достоверных молекулярных данных для дальневосточных популяций этого вида (Bekker et al., 2016). В озере Ханка мы встретили *Moina chankensis* Uéno, 1939, который ранее переописывал Смирнов (1976), относя его к группе видов *Moina* cf. *micrura*. Морфологические различия между партеногенетическими самками двух видов не найдены, однако различия наблюдаются в строении самцов и эфиппидальных самок. К сожалению, в большинстве наших проб были обнаружены лишь партеногенетические самки, поэтому достоверно определить, какой же вид из группы *micrura* был нами встречен, не представляется возможным. Все же, мы предполагаем, что на Дальнем Востоке повсеместно обитает именно *M. chankensis*. Для окончательного решения этого вопроса требуется провести полномасштабную ревизию *Moina* cf. *micrura*, которая бы совместила молекулярные и морфологические методы исследования. Это – задача на будущее.

Moina chankensis Uéno, 1939

Партеногенетическая самка. Длина тела до 0.8 мм. Тело округло-овальное, латерально не сжато с боков (Рис. 17А). Спинной край выпуклый, чётко видна граница между головой и остальным телом. Задне-верхний угол хорошо выражен, треугольно-округлый. На месте соединения задне-верхних частей створок есть по одному зубцу на внутренней поверхности каждой створки (Рис. 17Е). Задний край округлый, на брюшном крае створок идут щетинки, за которыми следует ряд мелких шипиков до самого заднего края, у взрослых особей задний край немного волнистый (Рис. 17В–Д). Передний край округлый и не несёт щетинок. Скульптура створок слабо выражена. Голова крупная с ямкой над глазом, глаз большой, глазок отсутствует (Рис. 17Б). Головной щит не развит, лабрум вытянутый, его дистальный конец с крупной выемкой, сам конец овальный, несёт ряд щетинок. Постабдомен (Рис. 17Ж–И) короткий и довольно тонкий, сужается дистально, границы между постанальным и анальным краями отсутствуют, постанальный угол отсутствует. Преанальный край короче анального и постанального вместе взятых, немного волнистый, преанальный угол выражен, округлый, постабдоминальная щетинка длинная, двухчлениковая. Латерально на анальном и постанальном краях идут перистые щетинки, число которых может достигать до 11. На преанальной части латерально располагаются косые ряды мелких сетул. Коготок постабдомена длинный и изогнутый, по нижнему краю проксимально расположены тонкие зубцы, число их различно, дистальнее от них до кончика коготка идут тонкие щетинки. На крае у основания коготка имеется ряд тонких зубцов, их число также вариативно. Базальный шип один, но с двумя вершинами, имеет вильчатую форму. Антенна I (Рис. 17К) сигарообразной и вытянутой формы, относительно длинная, прямая или немного изогнутая, заметно отделена от головы, несёт 9 терминальных эстетасков. Задняя сторона несёт несколько рядов длинных щетинок, также все тело антенны покрыто маленькими шипиками, в терминальной части также располагается несколько коротких шипиков. Чувствительная щетинка относительно длинная, лежит проксимальнее от центра антенны. Антенна II (Рис. 17Л) длинная, антеннальная формула 0–1–3/1–1–3. Щетинки антенны примерно равной длины, на дистальном конце базоподита расположена длинная двухчлениковая, оголённая щетинка, на коксоподите две щетинки, одна чуть короче другой. Торакопод I (Рис. 17М) вытянутый и относительно узкий, экзоподит редуцирован, на дистальном сегменте эндита три щетинки и одна щетинка на передней стороне эндита 4. Передняя щетинка относительно длинная, вооружена короткими сетулами в дистальной части.

Самец. Длина тела до 0.64 мм. Тело овальное, вытянутое (Рис. 18А), голова отделена от тела, головного щита нет. Спинной край почти прямой, задне-верхний угол выражен,

округлый, задне-нижний угол отсутствует. Голова (Рис. 18Б) относительно крупная, над глазом выемка, глаз крупный, глазок отсутствует. Лабрум вытянутый, дистальный конец округлый, вооружён щетинками. На брюшном крае створок (Рис. 18Д-Е) располагаются щетинки, почти у заднего края щетинки заканчиваются, далее идут группы коротких шипиков, которые различаются по длине, эти группы почти доходят до задне-верхнего угла. Скульптура створок представлена многоугольниками. Постабдомен относительно короткий, сужается дистально (Рис. 18Ж-З). Преанальный край длинный, в 1.4 раза длиннее анального и постанального краёв вместе взятых, немного изогнут. Анальный край также изогнут, постанальный край прямой, постанальный и преанальный углы не выражены. Латерально на постанальном крае идет ряд перистых щетинок, их число вариативно. Постабдоминальный коготок длинный, изогнутый, базальный шип как у самки: двухвершинный с одним основанием, одна ветвь короче второй почти в два раза. Антенна I (Рис. 18И) очень длинная и равномерно изогнутая, на терминальном конце располагается 10 эстетасков и три крюка. Проксимальнее от середины располагаются чувствительная и самцовая щетинки. Самцовая щетинка в два раза короче чувствительной щетинки. Антенна II (Рис. 18К) как у самки. Торакопод I (Рис. 18Л) сильно модифицирован, несёт копулятивный крюк, на дистальной его части имеются две щетинки.

Эфиппиальная самка. Схожа с партеногенетической самкой (Рис. 18В) за исключением наличия эфиппиума. Эфиппиум чётко отделён от створок, тёмно-коричневого цвета. Скульптура эфиппиума в виде многоугольников, на нём имеются дорсальный и латеральные кили (Рис. 18Г).

Подотряд Radopoda Dumont et Silva-Briano, 1998

Семейство Bosminidae Baird, 1845

Род *Bosminopsis* Richard, 1895

Род *Bosminopsis* Richard, 1895 крайне плохо изучен (Kotov, 1997). В него входит несколько видов, преимущественно тропических. Для Европейской части России отмечен только один вид, *Bosminopsis deitersi* Richard, 1895. На юге Дальнего Востока и в Корее нами были найдены исключительно популяции *B. deitersi*. Мы не полностью уверены в его таксономическом статусе, но к настоящему времени не получено доказательств существования группы криптических видов в Евразии. Вследствие этого не только популяции с Дальнего Востока, но и из типового местообитания (Южной Америки), а

также популяции из других регионов должны быть подвергнуты ревизии для выяснения видового разнообразия и особенностей распространения отдельных таксонов.

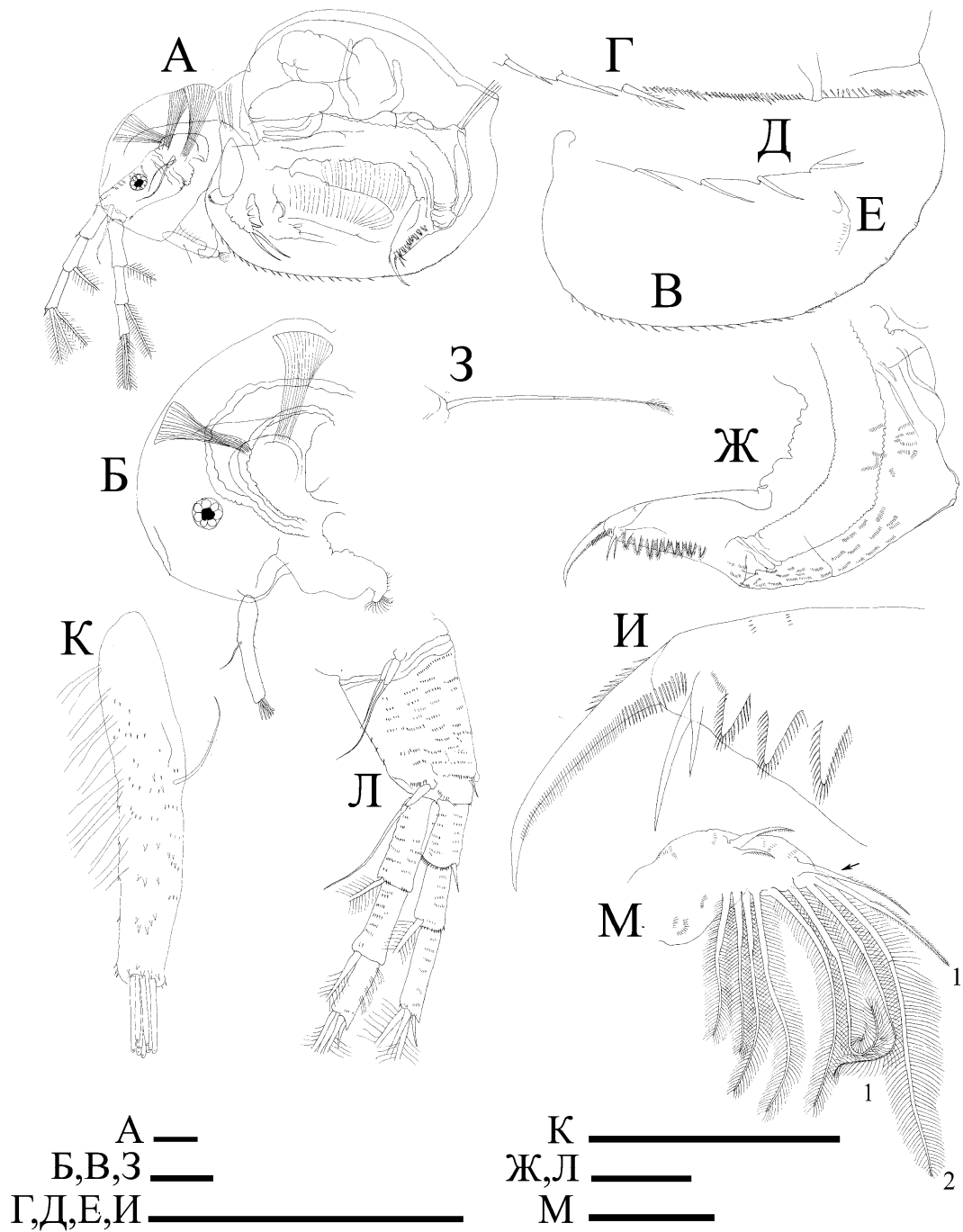


Рис. 17. *Moina chankensis* Uéno, 1939 из типового местообитания – озера Ханка, РФ: А, Взрослая партеногенетическая самка, общий вид; Б, Голова; В, Створка; Г–Д, Вооружение края створки; Е, зубец на задне-верхнем угле; Ж, Постабдомен; З, постабдоминальная щетинка; И, постабдоминальный коготок; К, Антенна I; Л, Антенна II; М, Торакопод I. Масштабные линейки 0.1 мм.

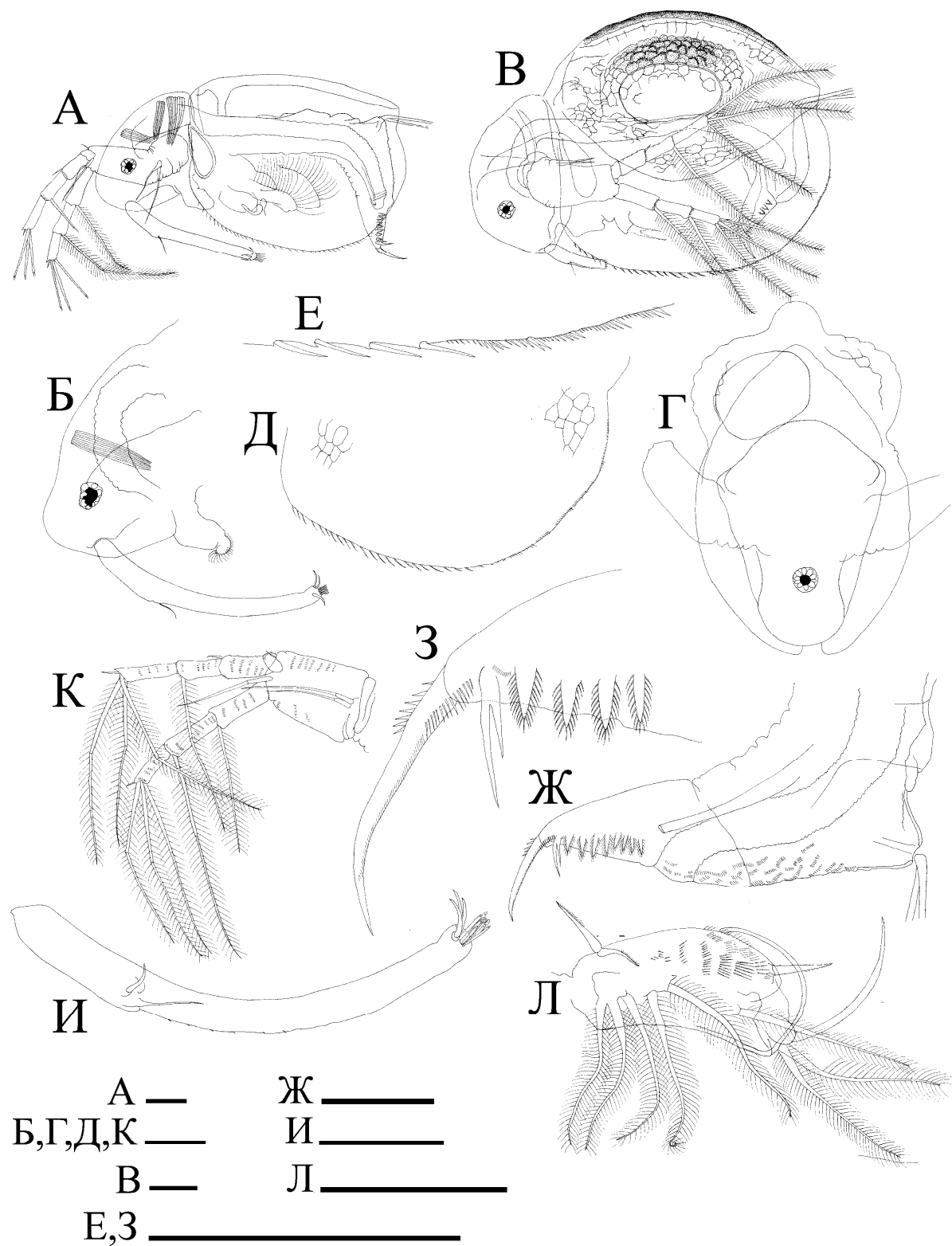


Рис. 18. *Moina chankensis* Uéno, 1939 из типового местообитания – озера Ханка, РФ: А, Взрослый самец, общий вид; Б, Голова; Д–Е, Створка; Ж, Постабдомен; З, Коготь постабдомена; И, Антенна I; К, Антенна II; Л, Торакопод I; В, Эфиппиальная самка, общий вид; Г, Эфиппиальная самка, вид спереди. Масштабные линейки 0.1 мм.

***Bosminopsis cf. deitersi* Richard, 1895**

Партеногенетическая самка. Длина до 0.45 мм. Тело овальной формы, латерально выпуклое, дорсальный киль отсутствует (Рис. 19А). Спинной край округлый, на месте соединения головного щита и створок имеется небольшая выемка. Задне-верхний угол хорошо выражен, у ювенильных особей острый, у взрослых особей – с оттянутым, закруглённым, углом. Задний край округлый, задне-нижний угол створки округлый, несёт один или несколько тонких шипов (Рис. 19Г–Е). На переднем крае створок идёт ряд щетинок разного размера до передне-нижней порции створки (Рис. 19В). Скульптура слабо видна, представлена многоугольниками, особо хорошо различимыми на нижнем крае створок и голове (Рис. 19А, В). Голова вытянута, относительно большая, рострум короткий, головные поры у взрослых особей отсутствуют. Лабральный киль округлый, направлен вниз, его дистальный конец и латеральный отросток круглый, они не несут никаких дополнительных структур (рис 19А, Б). Сложный глаз относительно крупный, глазок отсутствует. Постабдомен (Рис. 19Ж-З) вытянутый, сужается дистально, постанальный край короче анального, преанальный и постанальный углы выражены, округлые. Преанальный край по длине почти равен анальному и постанальному краям вместе взятым. Постанальный и анальный края несут ряды маленьких зубчиков, на латеральной поверхности идут группы сетул. Постабдоминальный коготок средних размеров, голый. Базальный шип один, по длине почти равен самому коготку. Базальные части антенн I сросшиеся (Рис. 20А, Б), по 9 эстетасков расположены вдоль дистального края несросшихся концов каждой из антенн I. Чувствительные щетинки находятся на середине сросшихся антенн. Антенна II (Рис. 20А, В) относительно короткая, обе ветви (экзоподит и эндоподит) трехчлениковые. Антеннальная формула 0–0–3/1–1–3, на терминальном членике экзоподита единственный короткий шип, коксальный отросток длинный. На внешней дистальной доле торакопода I (Рис. 20Г) две щетинки, не равных по размеру, внутренняя дистальная доля редуцирована и несёт только одну щетинку.

Самец. Длина тела до 0.31 мм. Тело овальное (Рис. 21А), дорсальная часть головы отделена от спинного края створок. Спинной край створок прямой, задне-верхний угол хорошо выражен, острый, задне-нижний угол округлён, несёт очень длинный мукро, брюшной край прямой, направлен вниз. Голова относительно крупная, рострум отсутствует. Глаз крупный, глазок отсутствует. Лабрум такой же, как у самки (Рис. 21А, Б). Скульптура створок как у самки, на переднем крае створок ряд щетинок разной длины, на брюшном крае створок щетинки короткие и длинные (Рис. 21В, Г). Постабдомен длинный, сужается дистально (Рис. 21Д) нижний край изогнутый, верхний – вогнутый. Преанальный край изогнутый, длиннее анального и постанального края вместе взятых,

преанальный угол округлый. Анальный край слегка изогнут, постанальный угол не выражен, постанальный край изогнут, дистальный угол округлён. На постанальной части с латеральной стороны имеется ряд зубцов, на анальной части – ряд сетул. Постабдоминальный коготок длинный, изогнутый вниз, в середине имеется шип. Базальный шип длинный, по размеру 0.7 длины самого коготка. Антенны I (Рис. 21Е) у самцов, в отличие от самок, не сросшиеся, длинные, 10 эстетасков располагаются в два ряда на дистальной части антенны. Чувствительная щетинка располагается почти на середине антенны. Антенна II (Рис. 21Ж) относительно длинная, базальная часть длиннее ветвей антенны в 1.3 раза, имеется относительно длинный шип на дистальном конце, с передней стороны. Обе ветви антенны трёхчлениковые, на дистальном членике эндоподита находится очень длинный шип, длина которого больше длины самой ветви, на дистальном членике экзоподита очень короткий шип. Антеннальная формула как у самки. Торакопод I (Рис. 21З) сильно модифицирован, внутренняя дистальная доля несёт копулятивный крюк и длинную щетинку, которая по длине сопоставима с антенной II.

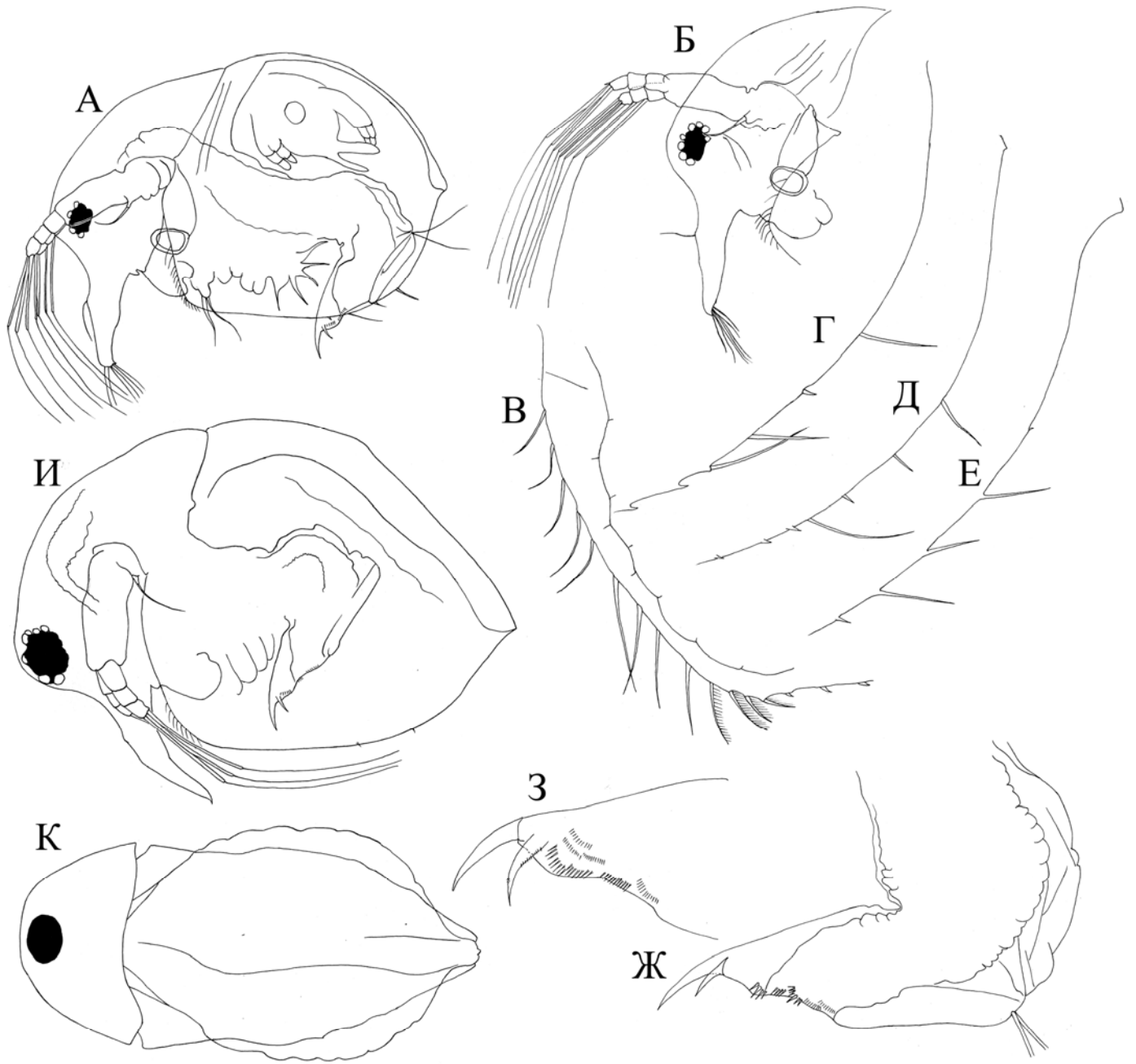
Эфиппиальная самка. Строение тела схоже с таковым партеногенетической самки, за исключением наличия эфиппиума у первой. Эфиппиум бесцветный, имеет продольные и дорсальный кили с волнистыми краями (Рис. 19И–К).

Семейство Chydoridae Dybowski et Grochowski, 1894

Подсемейство Chydorinae Dybowski et Grochowski, 1894 emend. Frey 1967

Род *Disparalona* Fryer, 1968

Представители рода *Disparalona* множество раз подвергались разнообразным таксономическим ревизиям, обзор работ представлен Неретиной и др. (Neretina et al. (2018)). Нами на юге Дальнего Востока отмечено три вида. Первый - *Disparalona rostrata* (Koch, 1841), распространённый в Палеарктике (Smirnov, 1996) и относящийся к широко распространённому евроазиатскому комплексу (Котов, 2016). *Disparalona ikarus* (Kotov and Sinev, 2011) описана из реки Зея (Котов, Синёв, 2011), в настоящий момент таксон относится к южному теплолюбивому фаунистическому комплексу, поскольку было обнаружено, что он встречается в Китае вплоть до острова Хайнань (Sinev et al. 2015).



А-Б,И-К _____
 В-З _____

Рис. 19. *Bosminopsis deitersi* Richard, 1895 из озера Ладожское, Приморский край, РФ:
 А, Взрослая партеногенетическая самка, вид сбоку; Б, Голова; В-Е, Створка; Ж, Постабдомен; З, Коготок постабдомена; И, Эфипияльная самка, вид сбоку; К, Эфипияльная самка, вид сверху. Масштабные линейки 0.1 мм.

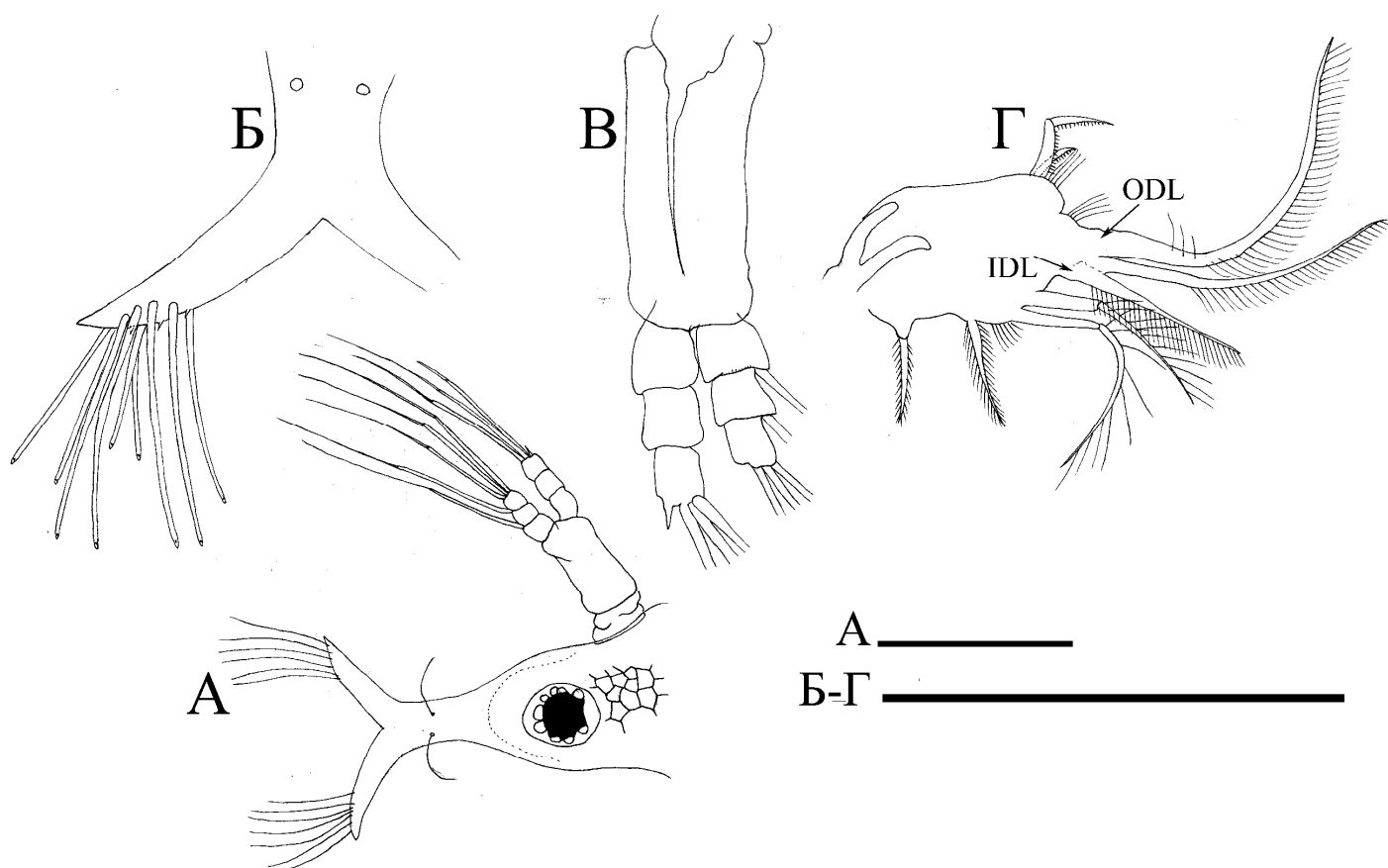


Рис. 20. *Bosminopsis deitersi* Richard, 1895 из озера Ладожское, Приморский край, РФ: А, Голова партеногенетической самки, вид сверху; Б, Антенна I; В, Антенна II; Г, Торакопод I. Масштабные линейки 0.1 мм.

Изначально считалось, что третьим видом, обитающим на Дальнем востоке и в Корее, является *D. hamata* (Birge, 1879), однако истинный таксономический статус этих популяций оставался под вопросом. В результате проведённой ревизии популяций из Старого и Нового света была переописана морфология *D. Hamata*, и было показано, что популяции из Африки и Азии относятся к другому виду, *D. chappuisi* (Brehm, 1934). На юге Дальнего Востока во всех рассмотренных нами популяциях были обнаружены именно *D. chappuisi*, этот вид следует рассматривать как представителя южного теплолюбивого комплекса.

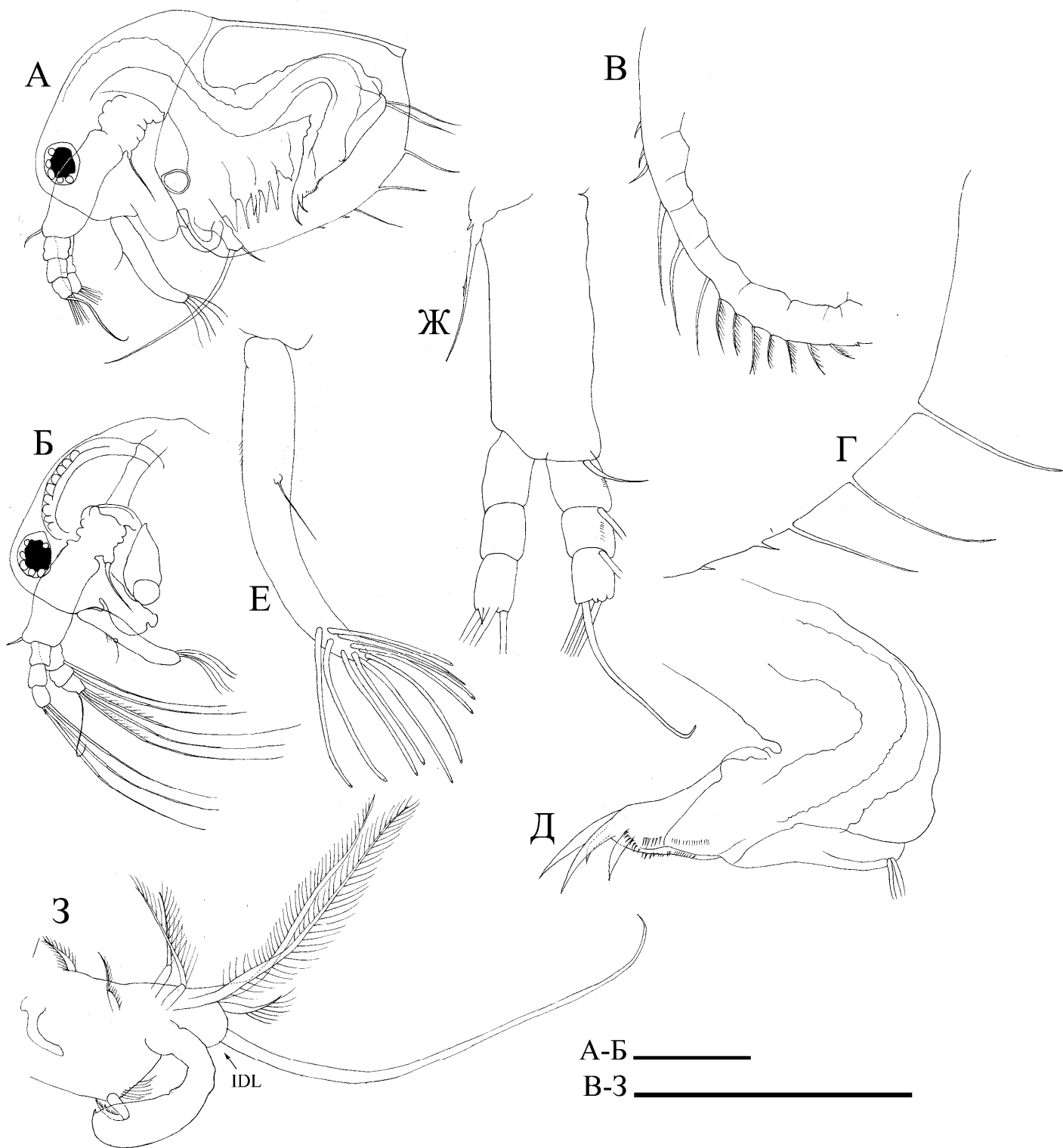


Рис. 21. *Bosminopsis deitersi* Richard, 1895 из озера Ладожское, Приморский край, РФ:
 А, Взрослый самец, вид сбоку; Б, Голова; В-Г, Створка; Д, Постабдомен; Е, Антенна I; Ж,
 Антенна II; З, Торакопод I. Масштабные линейки 0.1 мм.

Disparalona chappuisi Brehm, 1934

Партеногенетическая самка. Длина тела 0.5–0.6 мм. Тело яйцевидно-овальной формы (Рис. 22А), умеренно сжато латерально, не имеет никаких латеральных выростов, медиальный дорсальный киль отсутствует (Рис. 22Б–В). Спинной край плавно изогнут, задне-верхний угол закруглён, задний край выпуклый (Рис. 22А). Скульптура на створках и голове сильно развита, поверхность створок покрыта параллельными, иногда анастомирующими линиями (Рис. 22Д), между которыми лежат короткие волнообразные линии. Центральная часть створок и голова покрыта только короткими линиями. На нижнем крае створок имеется ряд щетинок, их длина различна в разных районах края (Рис. 22Г–Е). Задне-нижний угол без зубцов, на заднем крае створок идёт ряд многочисленных маленьких щетинок, расположенных довольно близко к краю. Голова с длинным рострумом, расстояние между центром глаза и глазком в два–три раза короче расстояния между глазком и кончиком рострума (Рис. 22Ж). Глаз и глазок относительно маленькие. На головном щите две главные головные поры и две маленькие латеральные поры, расположенные несимметрично по отношению к средней линии головного щита, они также лежат ближе к передней главной поре (Рис. 22З). Лабральный киль относительно большой, дистальный угол острый, его кончик оттянут (Рис. 22И). Постабдомен почти прямоугольный, относительно длинный, постанальный край в два раза длиннее анального, преанальный и постанальный углы хорошо различимы, дистальный угол почти прямой (Рис. 22К). Постабдоминальный край вооружён композитными зубцами, которые уменьшаются в размере в проксимальном направлении, анальный край с группами маленьких сетул. Также группы маленьких сетул представлены на боковой поверхности анального и постанального края. Постабдоминальный коготок длинный, почти равен по длине анальному краю, несёт два неравных базальных шипа (Рис. 22К). Антенна I короткая, чувствительная щетинка почти равна длине тела антенны, находится на уровне одной трети от кончика, самый крупный эстетаск длиннее половины тела антенны (Рис. 22Л). Антенна II (Рис. 22М) короткая, с очень маленьким шипом на проксимальном сегменте экзопода. Антеннальная формула для щетинок 0–0–3/1–1–3, для шипов 1–0–1/0–0–1. Число щетинок на торакопode I типично для рода, внутренняя дистальная доля несёт три щетинки, щетинка 1 короткая, покрыта сетулами в дистальной части, щетинка 2 длинная, вооружена дистально короткими маленькими сетулами, щетинка 3 модифицирована, представлена в виде крюка (Рис. 22Н).

Самец. Длина до 0.44 мм. Тело овальное и вытянутое, спинной край выпуклый, задне-верхний угол выражен, задне-нижний угол сильно округлён. Брюшной край створки вогнут посередине (Рис. 23Б–В). Голова крупная и узкая, рострум сильно загнут назад.

Глаз немного больше глазка, расстояние от кончика рострума до глазка больше расстояния между глазом и глазком. Лабрум с относительно длинным лабральным килем и узким передним краем (Рис. 23Г). Скульптура и вооружение створок схожи с таковыми у самок. Постабдомен длинный и узкий, не выгнут, в постанальной части сужается (Рис. 23Д-Ж). Нижний и преанальный края прямые, анальный край вогнутый, преанальный угол прямой, постанальный угол тупой. Постанальный край вогнутый, постанальная часть в два раза длиннее преанальной и в 1.4 – длиннее анальной. Дистальный угол большой и закруглённый. Постанальный край несёт пучки щетинок разного размера, длинные в дистальной части и короткие располагаются вдоль всего края, до пучков коротких сетул на анальном крае. Латеральные пучки сетул, такие же как у самок. Постабдоминальный коготок изогнутый, длина составляет приблизительно 1.3 от длины преанального края, с крупным базальным шипом, который приблизительно равен 0.3 длины самого коготка, и маленьким шипом. Гонопор открывается вентрально на небольшом расстоянии от основания коготка. Антенна I (Рис. 233) цилиндрическая, с девятью терминальными эстетасками разного размера. Самцовая щетинка толстая, длиннее самой антенны, располагается на середине антенны рядом с чувствительной щетинкой. Антенна II (Рис. 23И) относительно короткая, базальный сегмент крупный, с рудиментарным дистальным шипом. Ветви антенны относительно удлинённые, экзоподит и эндоподит почти равны по длине, антеннальная формула такая же как у самки. Апикальный шип экзоподита почти в два раза короче дистального шипа эндоподита. Торакопод I (Рис. 23К) среднего размера, копулятивный крюк имеет подковообразную форму, самцовая щетинка, вытянутая.

Эффипиальная самка. Схожа с партеногенетической самкой, за исключением наличия эффипиума. Эффипиум тёмно-коричневого цвета с одним яйцом (Рис. 23А).

Род *Picripleuroxus* Frey, 1993

Род *Picripleuroxus* был выделен Фраем (1993) путём отделения части видов от рода *Pleuroxus*. В более поздних работах (Chiambeng, Dumont, 2004; Smirnov et al., 2006) статус его как самостоятельного рода стал оспариваться. Ныне считается, *Picripleuroxus* - это лишь подрод в составе рода *Pleuroxus* (Sinev, Sanoamung, 2013). Однако в нашей работе при определении кладоцер мы рассматривали его именно как отдельный род. На юге Дальнего Востока РФ представлены все виды, этого рода, встречаемые в Европейской части Евразии.

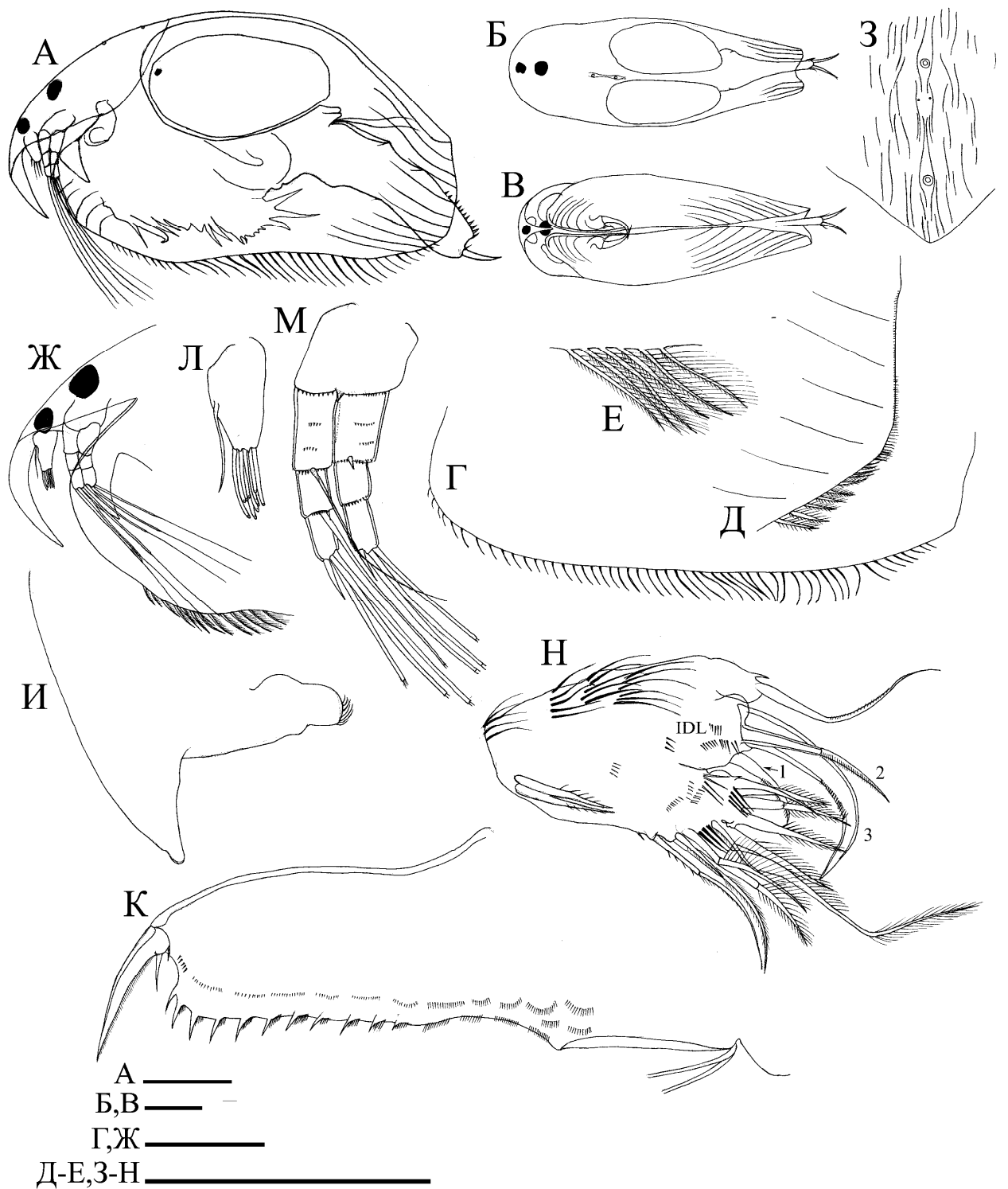


Рис. 22. *Disparalona chappuisi* Brehm, 1934 из Озера Ильинское, район озера Ханка, Приморский Край, РФ: А, Взрослая партеногенетическая самка, вид сбоку; Б, партеногенетическая самка, вид сверху; В, партеногенетическая самка, вид снизу; Г-Е, Створка; Ж, Голова; З, Головные поры; И, Лабрум; К, Постабдомен; Л, Антенна I; М, Антенна II; Н, Торакопод I. Масштабные линейки 0.1 мм.

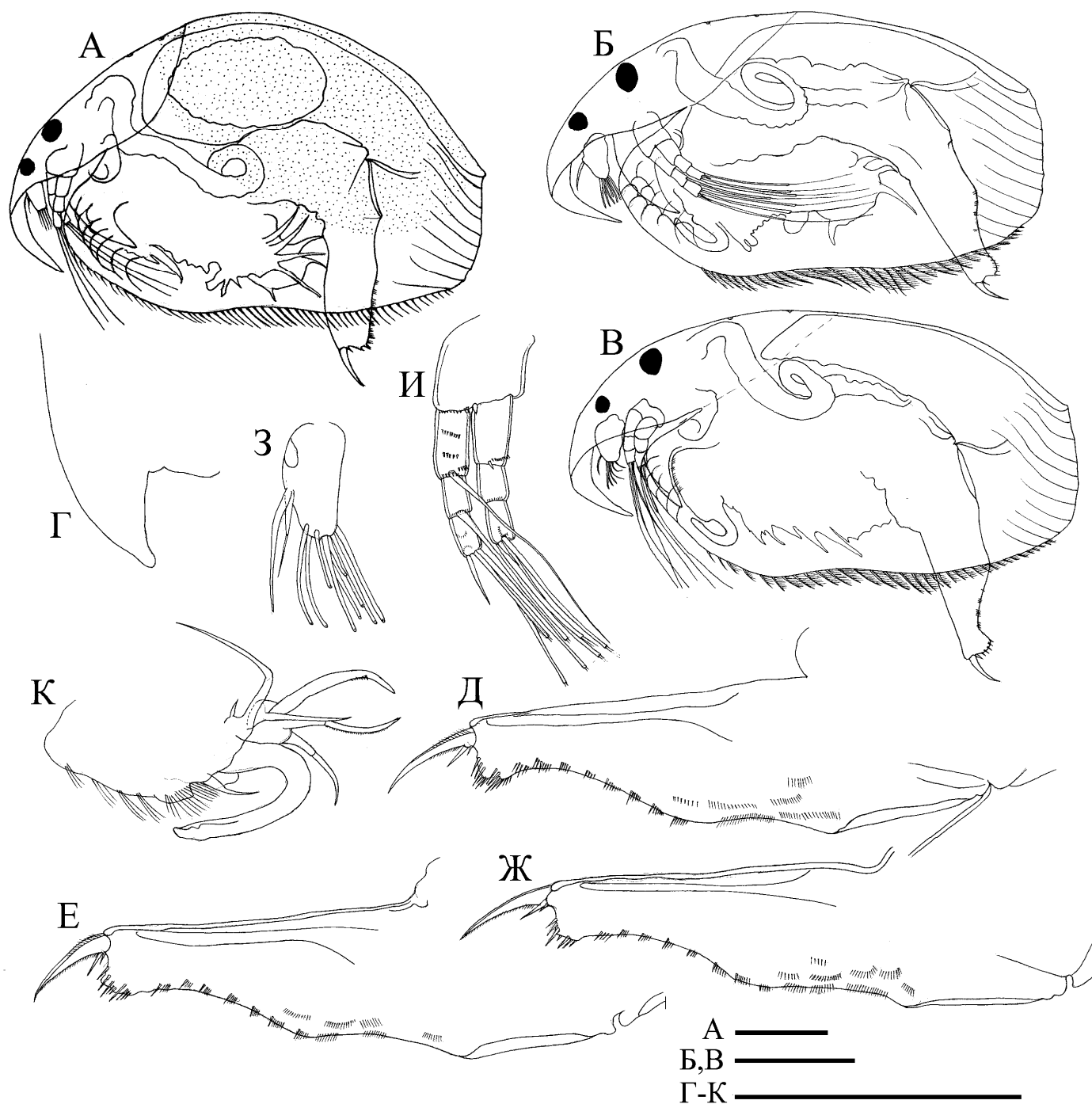


Рис. 23. *Disparalona chappuisi* Brehm, 1934 из Озера Ильинское, район озера Ханка, Приморский Край, РФ: А, Эфиопиальная самка, вид сбоку; Б-В, Взрослый самец, вид сбоку; Г, Лабрум; Д-Ж, Постабдомен; З, Антенна I; И, Антенна II; К, Торакопод I. Масштабные линейки 0.1 мм.

Нами найдены в регионе исследования палеарктический *Picripleuroxus laevis* Sars, 1862 и голарктический *Picripleuroxus striatus* Schoedler, 1863, имеющие широкий ареал

обитания. Для нас не стало неожиданностью обнаружение *Picripleuroxus denticulatus* Birge, 1862, который может быть американским видом, занесенным в Евразию (Hudec, Шлюва, 1998), однако данная гипотеза должна быть проверена, основываясь на генетических данных. Этот вид был отмечен в озере Ханка, а также в бассейне реки Зея (Котов и др., 2011), помимо этого его удалось обнаружить и в Южной Корее, где он считается видом-вселенцем (Kotov et al., 2017). Самым обычным представителем рода *Picripleuroxus* на Дальнем Востоке является *P. quasidenticulatus* (Smirnov, 1996), который также был впервые отмечен нами для Южной Кореи. На сегодняшний день он считается обычным видом и в Юго-Восточной Азии, то есть, его следует рассматривать как представителя южного теплолюбивого фаунистического комплекса. *Picripleuroxus quasidenticulatus* (Smirnov, 1996) отличается от близкородственного вида *P. denticulatus* Birge, 1862 отсутствием скульптуры на створках и строением зубцов на задне-нижнем угле створок. У *P. denticulatus* эти зубцы длиннее и острее, а расстояние между зубцами гораздо больше, чем ширина их оснований (Sinev, Sanoamung, 2013).

***Picripleuroxus quasidenticulatus* Smirnov, 1996**

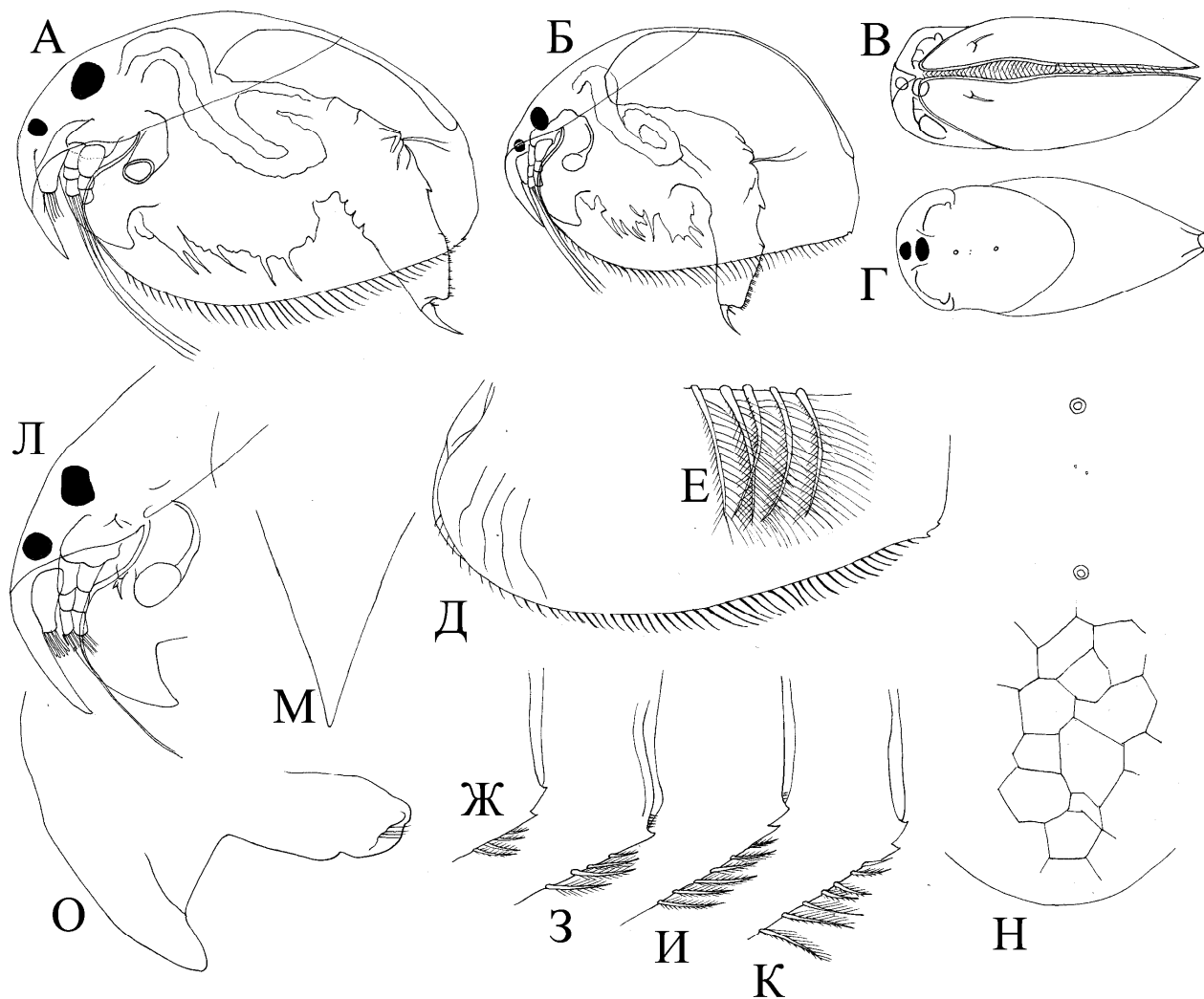
Партеногенетическая самка. Длина тела 0.4–0.5 мм. Тело без скульптуры, относительно высокое у взрослых особей (Рис. 24Б), сжатое с боков (Рис. 24В, Г). Спинной край тела равномерно выпуклый от кончика рострума до округлого задне-верхнего угла. Нижний край створки немного изогнут, с многочисленными щетинками разной длины в различных частях (Рис. 24Д-Е). Задне-нижний угол створок с 1–2 тупыми и близко расположенными друг к другу зубцами (расстояние между ними явно короче толщины зубца при основании) (Рис. 24Ж-К). Голова (Рис. 24Л) с равномерно изогнутым, длинным рострумом имеющим заостренный конец (Рис. 24М), глазок меньше глаза. Головной щит с двумя главными головными порами. Расстояние от заднего края головного щита до задней поры приблизительно равно двум расстояниям между главными порами. Две латеральные поры располагаются ближе к передней главной поре (Рис. 24Н). Лабральный киль большой, с закруглённым концом (Рис. 24О). Постабдомен (Рис. 25Д-Е) умеренно длинный, сужающийся дистально, его брюшной край прямой или немного выпуклый, преанальный край волнистый, длиннее анального края. Преанальный, анальный, спинной дистальный углы хорошо выражены. Анальный край изогнут, а постанальный край прямой. В дистальной части 10–12 постанальных зубцов, длина зубцов увеличивается дистально, каждый зубец у основания дополнен серией коротких зубчиков. Коготок постабдомена крупный, немного изогнутый, с двумя базальными шипами, длина дистального шипа приблизительно 0.3 длины самого когтя, проксимальный шип очень

короткий. Антенна I (Рис. 25Б) короткая, чувствительная щетинка располагается приблизительно в ее середине, девять терминальных эстетасков равной длины. Антенна II (Рис. 25В–Г) короткая, с двумя чувствительными щетинками в коксальной части, на базальном членике имеется маленький шип, расположенный дистально. Антеннальная формула 0–0–3/0–1–3, у шипов 1–0–1/0–0–1, шип на проксимальном сегменте экзоподита короткий, апикальный шип короче апикального сегмента. Внешняя дистальная доля торакопода I (Рис. 25Ж–З) несёт одну длинную щетинку и короткую латеральную щетинку. Внутренняя дистальная доля с двумя большими щетинками, опушёнными дистально и одной короткой голой щетинкой (Рис. 25З).

Ювенильная самка. Общее строение тела сходно со взрослой самкой, но тело более низкое. Задне-нижний угол, по сравнению со взрослой особью, сильнее округлен (Рис. 24А).

Эффициальная самка. Обладает строением схожим с партеногенетической самкой, однако эфипшиум на ее спинной части имеет жёлто-коричневую пигментацию (Рис. 25А).

Взрослый самец. Тело вытянуто, спинной край выпуклый, задне-спинной угол хорошо развит (Рис. 25А–Б), строение зубцов на задне-брюшном угле такое же, как у самки (Рис. 26В–Д). Рострум короткий и широко круглый (Рис. 25Е). Лабрум короче, чем у самки (Рис. 26Ж, З). Постабдомен относительно длинный, постанальный край немного выгнут, дистальная доля закруглённая, отверстие гонопора крупное, располагается субдистально (Рис. 26И–К). Постабанальная часть постабдомена вооружена рядами щетинок вместо полноценных зубцов. Постабдоминальный коготок толстый, дистальный базальный шип короче, чем таковой у самки (Рис. 26И–К). Антенна I (Рис. 26Л) толстая, с дополнительной самцовой щетинкой. Антенна II как у самки (Рис. 26М). Торакопод I с подковообразным копуляционным крюком. Внутренняя дистальная доля с четырьмя щетинками, щетинка 1 гораздо короче остальных, самцовая щетинка короче щетинки 2 (Рис. 24Н–О).



Б,В,Г —————
 А,Д,Л —————
 Е-К, М-О —————

Рис. 24. *Picripleuroxus quasidenticulatus* Smirnov, 1996 из пруда в Галла Эко-Форест (Halla Eco-forest), Чеджу-ду (Jeju-do), Южная Корея: А, Ювенильная партеногенетическая самка, вид сбоку; Б, Взрослая партеногенетическая самка, вид сбоку; В, партеногенетическая самка, вид снизу; Г, партеногенетическая самка, вид сверху; Д–Е, Створка; Ж–К, Задне-нижний угол створки; Л, Голова; М, Рострум, вид сверху; Н, Головные поры; О, Лабрум. Масштабные линейки 0.1 мм.

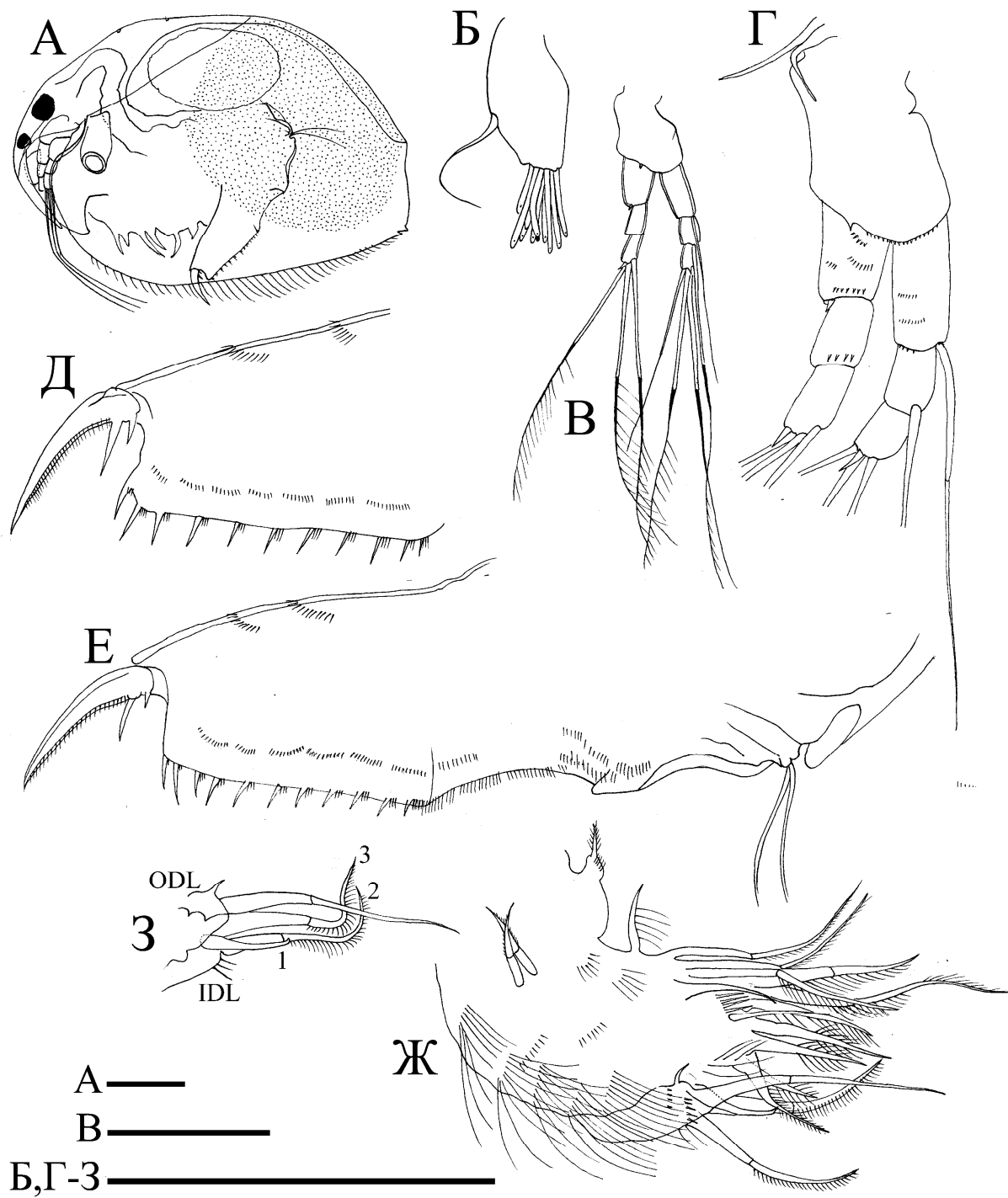


Рис. 25. *Picripleuroxus quasidenticulatus* Smirnov, 1996 из пруда в Галла Эко-Форест (Halla Eco-forest), Чеджу-ду (Jeju-do), Южная Корея: А, Эфиппиальная самка, вид сбоку; Б-З Партеногенетическая самка; Б, Антенна I; В-Г, Антенна II; Д-Е, Постабдомен; Ж, Торакопод I. Масштабные линейки 0.1 мм.

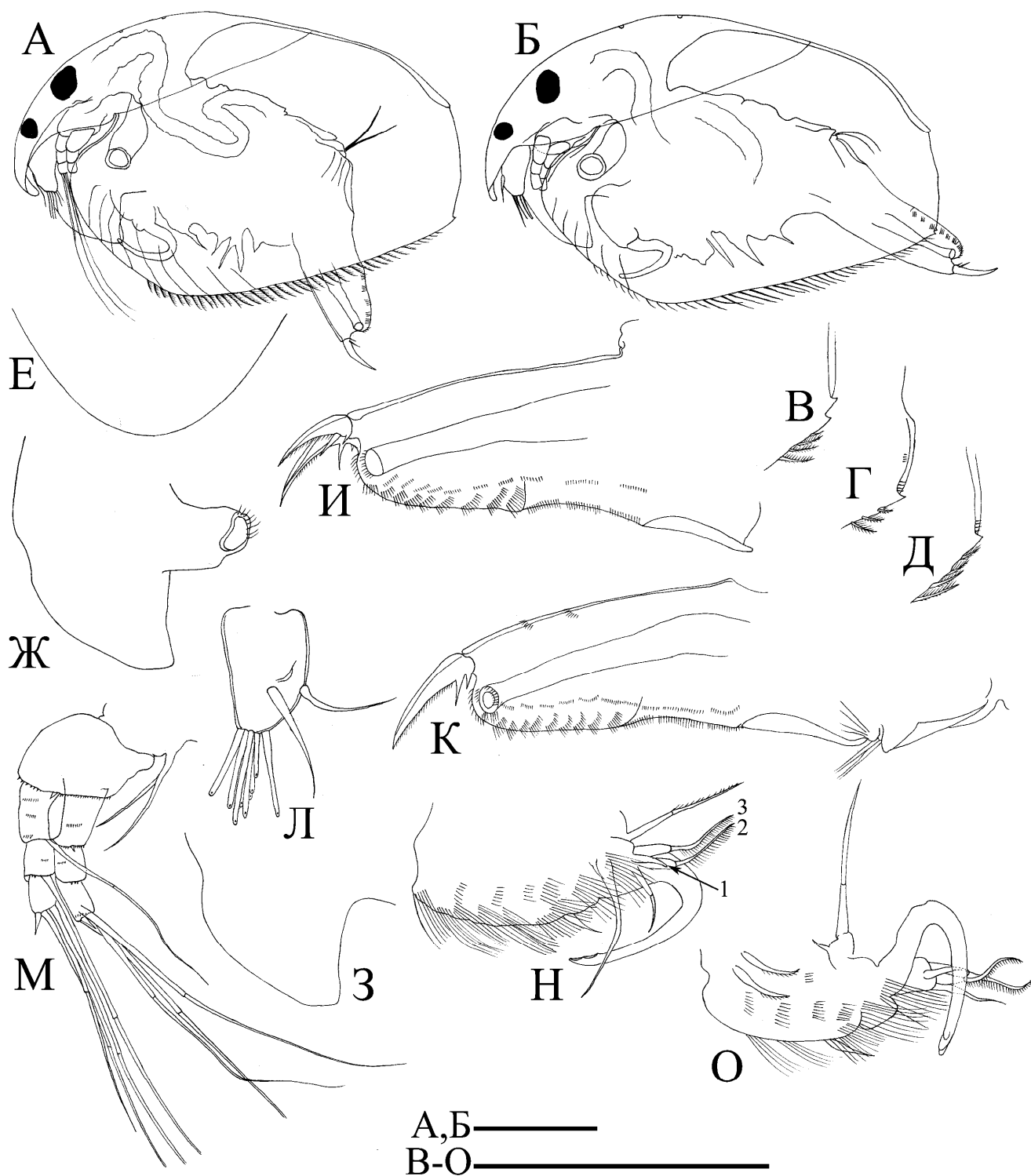


Рис. 26. *Picripleuroxus quasidenticulatus* Smirnov, 1996 из пруда в Галла Эко-Форест (Halla Eco-forest), Чеджу-ду (Jeju-do), Южная Корея: А–Б, Взрослый самец, вид сбоку; В–Д, Задне-нижний угол створки; Е, Рostrum, вид сверху; Ж–З, Лабрум; И–К, Постабдомен; Л, Антенна I; М, Антенна II; Н–О, Торакопод I. Масштабные линейки 0.1 мм.

Род *Pseudochydorus* Fryer, 1968

Долгое время род *Pseudochydorus* считался монотипическим, с единственным видом, имеющим космополитическое распространение. Однако в свете концепции о континентальном эндемизме такие таксоны являются комплексами близких видов. *P. globosus* не стал исключением, и в XXI веке стали появляться сообщения о специфичности популяций из разных регионов. Например, особи из Бразилии (Hollwedel et al., 2003) отличаются от европейских размерами, более коротким рострумом, а также особенностями торакоподов. В 2016 году мы описали новый вид *Pseudochydorus bopingi* из озера в провинции Хунань, Китай (Sinev et al., 2016). *Pseudochydorus globosus* Baird, 1843 отличается от *P. bopingi* Sinev et al., 2016 рядом морфологических отличий: размерами, более низким задним краем, более длинным рострумом. Также у первого щетинка на проксимальном членике эндоподита антенны II только в два раза длиннее, чем средний членик, скребущие щетинки 5 и 8 торакопода II имеют зубцы вместо щетинок. При описании нами было выдвинуто предположение о том, что ареал обитания *P. bopingi* может оказаться гораздо шире (Sinev et al., 2016). Однако во всех пробах из Кореи и с Дальнего Востока РФ был обнаружен *P. globosus*. Последний относится к широко распространённому евразийскому фаунистическому комплексу (Kotov et al., 2017), а ареал обитания *P. bopingi*, по-видимому, ограничен Юго-Восточной Азией. К настоящему времени достоверно подтверждено присутствие *P. bopingi* только во Вьетнаме, Южном и Юго-Восточном Китае (Sinev et al., 2016).

***Pseudochydorus globosus* Baird, 1843**

Партеногенетическая самка. Длина тела 0.5–0.7 мм. Тело жёлтого цвета, с тёмным пятном посередине, шаровидное. Задний край округлый (Рис. 27А–Б), задний край створки низкий (Рис. 27А–Б). Голова с умеренно длинным рострумом (расстояние между глазом и глазком такое же, как от центра глазка до кончика рострума), глаз крупный, больше глазка в три раза (Рис. 27А, В). Рострум треугольный, закруглён на конце (Рис. 27Г). Лабральный киль отсутствует. Главные головные поры типичны для семейства Chydorinae (Рис. 27Д–Е). Постабдомен почти прямоугольный, относительно длинный (постанальный край в три раза длиннее анального), преанальный и постанальные углы слабо различимы, дистальный край закруглён (Рис. 27И–К). Постанальный край с длинными постанальными зубцами, анальный край с пучками мягких щетинок, расположенных сбоку от постанальных зубцов. Постабдоминальный коготок длинный, длиннее анального края, несёт два неравных по длине базальных шипа. Антенна I типичная для Chydorinae, чувствительная щетинка располагается приблизительно в

средней части антеннулы, самый крупный эстететаск длиннее антенны I (Рис. 27Ж). Антенна II короткая, антеннальная формула: щетинки 0-0-3/1-1-3, шипы 1-0-1/0-0-1 (Рис. 27З). Щетинка, отходящая от проксимального членика эндоподита, такая же по длине, как следующие два членика, апикальная щетинка схожа по толщине и длине, все шипы очень короткие (Рис. 27З). Внутренняя дистальная доля торакопода I с сильно модифицированными щетинками. Щетинка 1 очень толстая и крюкообразная, щетинка 2 и 3 не равны по размерам и вооружены рядами зубцов (Рис. 27Л). Скребущая щетинка 5 и 8 торакопода II с маленькими зубцами (Рис. 27М).

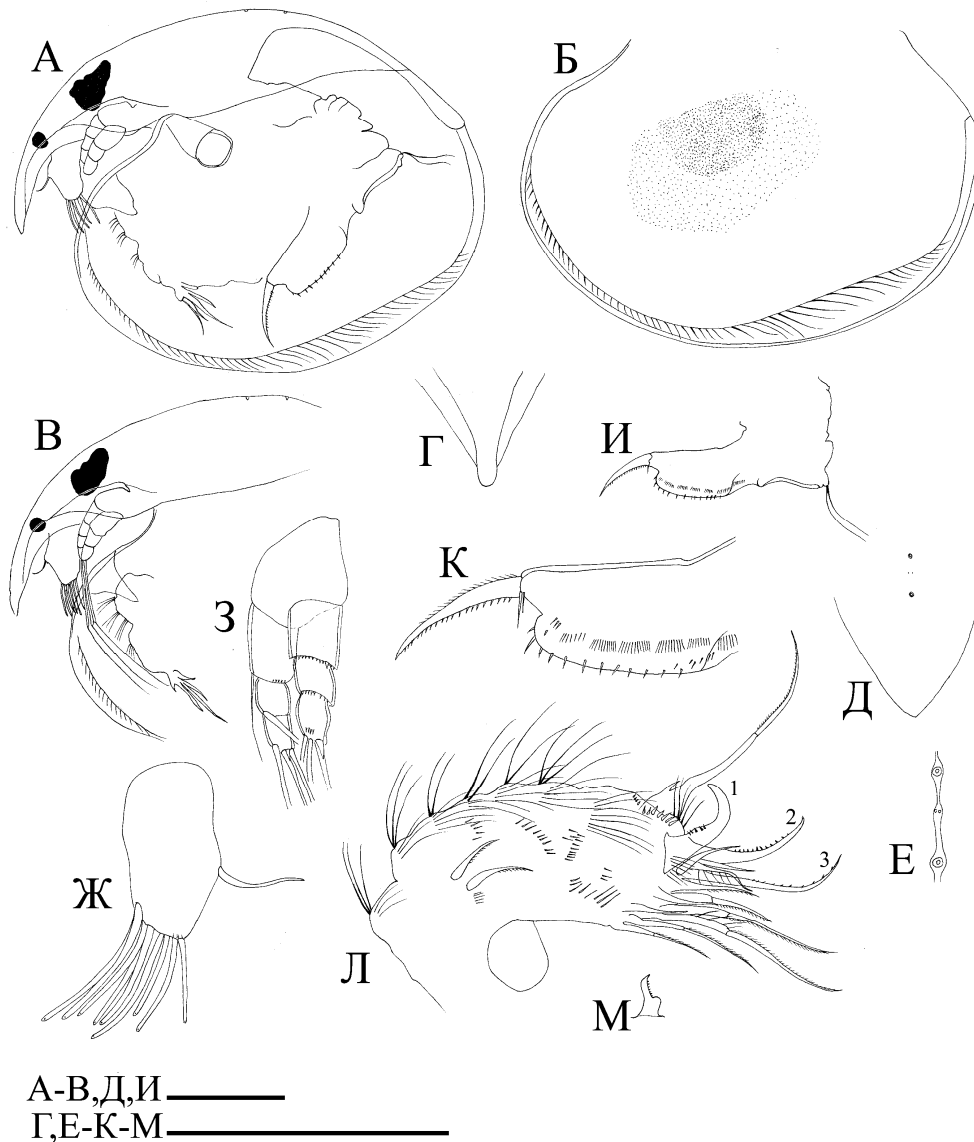


Рис. 27. *Pseudochydorus globosus* Baird, 1843 из мелкого озера Саенгми (Saengmi), Джеланам-ду (Jeollanam-do), Южная Корея: А, Взрослая партеногенетическая самка, вид сбоку; Б, Створка; В, Голова; Г, Роострум, вид сверху; Д-Е, Головные поры; Ж, Антенна I; З, Антенна II; И-К, Постабдомен; Л, Торакопод I; М, Щетинка 8 на торакопode II. Масштабные линейки 0.1 мм.

Подсемейство Aloninae Dybowski et Grochowski, 1894

Род *Acroperus* Baird, 1843

На юге Дальнего Востока из представителей рода *Acroperus* Baird, 1843 нами встречены два самых обычных в Евразии представителя: *A. harpae* Baird, 1834 и *A. angustatus* Sars, 1863. В Южной Корее помимо этих двух видов встречается *Acroperus africanus* Neretina, Kotov, 2015, которого мы ожидали также встретить и на юге Дальнего Востока РФ, однако нам не удалось его обнаружить. По всей видимости, Южная Корея является самой восточной точкой ареала обитания *A. africanus*, он относится к южному теплолюбивому фаунистическому комплексу.

Ранее Синева (Sineva, 2009) продемонстрировал, что два вида, *A. harpae* и *A. angustatus*, морфологически близки. Оба вида широко распространены в Северной Евразии от Европы до Дальнего Востока, они относятся к широко распространённому евразийскому фаунистическому комплексу (Котов, 2016).

Acroperus harpae Baird, 1834

Партеногенетическая самка. Длина 0.49–0.72 мм. Тело овальной формы, вытянутое (Рис. 28А), с хорошо выраженным дорсальным килем изменчивого размера на голове и карапаксе. Верхний край тела умеренно выпуклый, равномерно изгибается от кончика роострума до задне-верхнего угла, который имеет округлую форму. Задний край – слабо-вогнутый, задне-нижний угол широко закруглён, на нём располагается 1–3 острых зубца (Рис. 28Г–Д). Нижний край изогнутый и вооружён 39 щетинками (Рис. 28А, В). Роострум овальный, направлен вниз (Рис. 28А–Б). Строение головных пор типично для Chydoridae, имеются три соединенные перемычкой главные поры и две маленькие латеральные поры. Лабрум относительно маленький, с треугольным килем, который не имеет вооружения в виде сетул на кончике (Рис. 28Б). На нижнем и заднем крае створок идёт ряд щетинок, различающихся по размерам в разных участках (Рис. 28А–Б). Постабдомен длинный, верхний и нижний края идут параллельно, или постабдомен немного сужается дистально, длина в четыре раза превышает высоту постабдомена (Рис. 28Е). Преанальная часть изогнутая, преанальный угол слабо выражен, анальный край прямой, постанальный угол отсутствует, постанальный край почти прямой, постанальная часть не длиннее анальной части. Постанальный и анальный края несут группы маленьких зубцов (Рис. 28Е–Ж), латерально к ним располагаются серии пучков длинных сетул. На основании постабдоминального коготка располагается пучок длинных щетинок. Постабдоминальный

коготок прямой, длинный, с немного загнутым кончиком. Базальный шип длинный, прямой и тонкий, составляет 0.18 от длины когтя, несёт 5 сетул. На середине постабдоминального коготка имеются шипы. Антенна I (Рис 283) длинная и сужающаяся к концу, длина превышает ширину в четыре раза. Она несёт три группы сетул на передней стороне. Среди девяти эстетасков антенны I, два длиннее всех остальных, а самый длинный - длиннее самой антенны. Чувствительная щетинка узкая и длинная, её длина равна половине длины антенны, выступает дистально приблизительно на одну треть от своей длины (Рис. 283). Антенна II (Рис. 28И) относительно длинная, антенная формула: щетинки 0-0-3/0-1-3, шипы 1-0-1/0-0-1. Апикальная щетинка отличается по размеру от остальных, апикальный шип длиной в одну треть апикального членика, шип на проксимальном членике экзоподита составляет половину от длины самого экзоподита (Рис. 28И). На внешней дистальной доле торакопода I (Рис. 28К) длинная щетинка, вооружённая короткими сетулами, на внутренней дистальной доле – три щетинки, щетинка 2 и 3 крупные, сегментированные, короче щетинки на внешней дистальной доле.

***Acroperus angustatus* Sars, 1863**

Партеногенетическая самка. Форма тела может варьироваться, чаще всего вытянуто-овальная (Рис. 29А). На спине имеется хорошо выраженный дорсальный киль, как у предыдущего вида, форма и размер кия может варьироваться. Задне-верхний угол слабо различим, задний край вогнутый, задне-нижний угол закруглён, с 1-3 острыми зубцами (Рис. 29Г). Нижний край изогнут и вооружен 44 щетинками разного размера (Рис. 29А, В). Ротрум усечённый, овальный, направлен вниз (Рис. 29А-Б). Головные поры и лабрум такие же, как у предыдущего вида (Рис. 29Б). Постабдомен как у предыдущего вида (Рис. 29Д-Е). Антенна I (Рис. 29Ж) схожа с таковой у предыдущего вида за исключением самого длинного терминального эстетаска, который еще длиннее. Антенна II короче, чем у предыдущего вида, антенная формула: щетинки 0-0-3/0-1-3, шипы 1-0-1/0-0-1. Все апикальные щетинки сходного размера, апикальные шипы такие же, как предыдущего вида (Рис. 29З). На внешней дистальной доле торакопода I (Рис. 29И-К) длинная щетинка, вооружённая короткими щетинками в дистальной части. Внутренняя дистальная доля с тремя щетинками, щетинка 3 длинная как щетинка на внешней дистальной доле, а щетинка 2 короче 3.

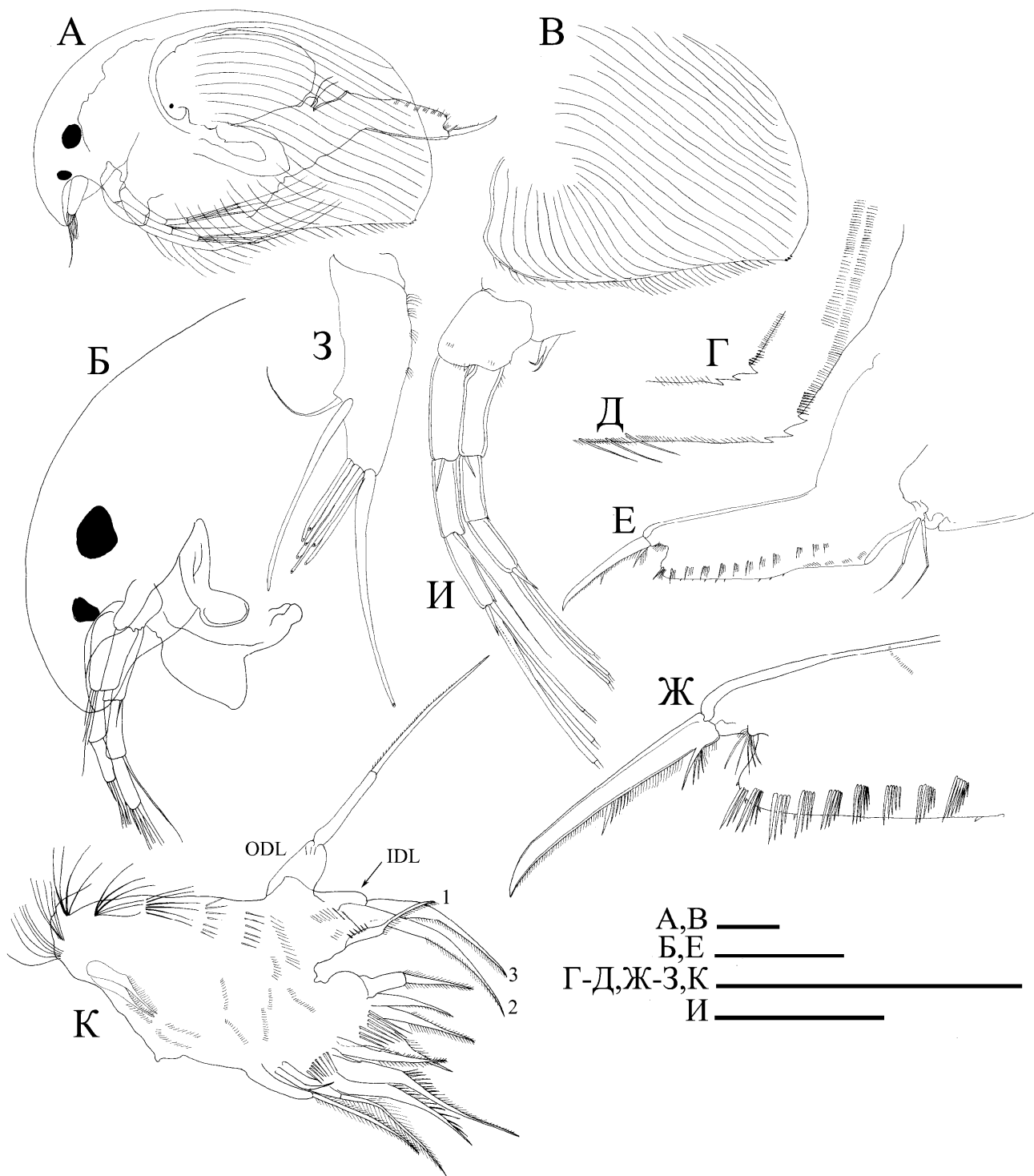


Рис. 28. *Acroperus harpae* Baird, 1834 из заводи на правом берегу реки Сямнюр у станции Болонь, Хабаровский край, РФ: А, Взрослая партеногенетическая самка, вид сбоку; Б, Голова; В, Створка; Г-Д, Задне-нижний угол створки; Е-Ж, Постабдомен; З, Антенна I; И, Антенна II; К, Торакопод I; М, Щетинка 8 на торакопode II. Масштабные линейки 0.1 мм.

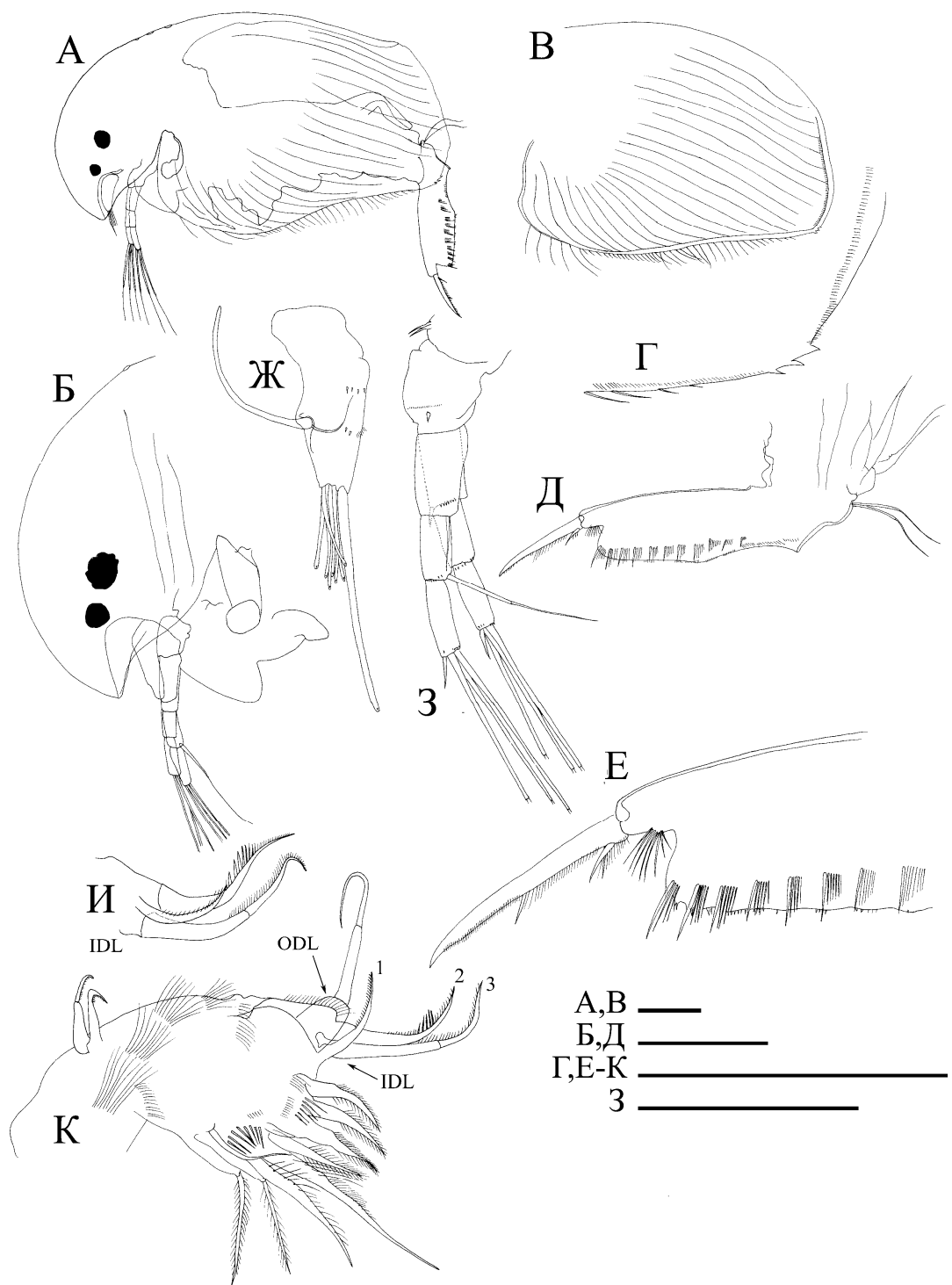


Рис. 29. *Acroperus angustatus* Sars, 1863 из реки Симми около устья реки Нормен, Хабаровский край, РФ: А, Взрослая партеногенетическая самка, вид сбоку; Б, Голова; В, Створка; Г, Задне-нижний угол створки; Д-Е, Постабдомен; Ж, Антенна I; З, Антенна II; И-К, Торакопод I. Масштабные линейки 0.1 мм.

Род *Camptocercus* Baird, 1843

В нашем материале из Дальнего Востока, Кореи и Восточной Сибири были обнаружены несколько представителей рода *Camptocercus*. Так, в озере Чукчагир мы обнаружили *Camptocercus streletskae* Smirnov, 1998, который, как считалось, обитает только в Северо-Восточной Сибири. В бассейне реки Зея были отмечены *C. fennicus* Stenroos, 1898 (указан ранее для Скандинавии и Северо-Восточной Европы) и *C. rectirostris* Schödler, 1862 (указан ранее для Европы и Западной Сибири). На сегодняшний день для двух последних видов бассейн реки Зея должен считаться самой южной границей их обитания. Там же были встречены два широко распространённых палеарктических вида: *C. uncinatus* Smirnov, 1971 и *C. lilljeborgi* Smirnov, 1971.

Ранее в Корее были найдены два близкородственных вида (Kotov et al., 2012): *C. uncinatus* Smirnov, 1971 (широко распространённый в Восточной Азии) и *C. vietnamensis* Than, 1980 (теплолюбивый таксон с преимущественно тропическим и субтропическим распространением, проникший на Корейский полуостров). Мы не встретили *C. vietnamensis* на юге Дальнего Востока, и самой северной точкой его распространения остается Корея.

Camptocercus lilljeborgi Smirnov, 1971 считался редким палеарктическим видом (Смирнов, 1971), его находили в Северной и Центральной Европе (Германии, Румынии, Словении, Швеции и в Северной части России (Smirnov, 1998; Hudec, 2010)), а также в Северо-Восточной части Азии (несколько водоемов в Якутии и на Чукотском полуострове (Sinev, 2014; Стрелецкая, 2010; Котов, 2016)).

Camptocercus uncinatus Smirnov, 1971

Партеногенетическая самка. Длина 0.73–0.75 мм. Тело вытянуто-овальное (Рис. 30А), сильно сдавленное латерально, с хорошо выраженным дорсальным килем на голове и карапаксе. Спинной край без углубления между створками и головой, задне-верхний угол округлён, задний край изогнутый, задне-нижний угол округлён. Нижний край створки немного волнистый. Рострум острый, направлен вниз (Рис. 30А–Б). На головном щите три главных головных поры, соединённые перемычкой, а также две латеральные поры. Лабрум с почти треугольным килем, его задний край без зубцов, но с двумя группами маленьких щетинок (Рис. 30Б). Ряд нижних щетинок идёт за рядом мелких сетул, в верхней части заднего края имеются утолщённые, похожие на зубцы щетинки (Рис. 30В–Д). Постабдомен очень длинный, сужается к дистальной части, длина больше ширины в шесть раз (Рис. 30Е–Ж). Преанальная часть постабдомена почти прямая, преанальный угол хорошо развит, анальный край почти прямой, постанальный угол не

выражен, постанальный край прямой или немного вогнутый, постанальная часть в 3–4 раза длиннее анальной. Постанальный край несёт 19 пучков постанальных зубцов со сросшимися основаниями (Рис. 30Е–Ж). На латеральной стороне постабдомена имеются серии мелких щетинок. Постабдоминальный коготок прямой, со слегка загнутым кончиком, базальный шип короткий, немного изогнутый, длиной 0.16 от длины коготка. На коготке от основания до середины идёт ряд зубцов, увеличивающихся по размеру дистально (Рис. 30Ж). Антенна I (Рис. 30З) длинная, длина в 3–4 раза больше ширины. На передней стороне идут три группы мелких щетинок. Среди девяти эстетасков на конце антенны I, два очень длинных, длина самого крупного равна длине антенны I. Чувствительная щетинка располагается в дистальной ее части (Рис. 30З). Антенна II (Рис. 30И) короткая, антеннальная формула: щетинки 0-0-3/0-1-3, шипы 1-0-1/0-0-1. Апикальные щетинки почти равны по размеру, апикальные шипы очень короткие, шип на проксимальном членике экзоподита также очень короткий. Внешняя дистальная доля торакопода I (Рис. 30К–Л) вооружена длинными сетулами и длинной щетинкой. Внутренняя дистальная доля с тремя щетинками, щетинка 1 крупная, хорошо развита, длина составляет одну треть от длины щетинки на внешней доле. Щетинки 2 и 3 толстые, загнутые и с крюкообразной дистальной частью.

***Camptocercus lilljeborgi* Smirnov, 1971**

Партенегенетическая самка. Длина до 0.73–0.75 мм. Тело вытянуто-овальной формы (Рис. 31А), сильно сдавлено сбоку и имеет хорошо развитый киль на голове и карапаксе. Спинной край равномерно изогнут от кончика рострума до задне-спинного угла, который округлый. Брюшной край немного волнистый и вооружён 61 щетинкой, которые покрывают две трети брюшного края створок (Рис. 31В). Щетинки разной длины на разных участках брюшного края, на заднем крае щетинки толстые и похожи на зубцы (Рис. 31Г–Д). На задне-брюшном угле располагаются 1–3 зубца (Рис. 31Г). Рострум усечённый и направлен вниз (Рис. 31Б). Головные поры типичны для рода. Лабрум относительно широкий, с двумя или четырьмя группами мелких сетул (Рис. 31Б). Постабдомен очень длинный, сужается дистально, длина больше ширины в семь раз (Рис. 31Е–Ж). Преанальная часть почти прямая, преанальный угол хорошо развит. Анальный край почти прямой, анальный угол не выражен. Постанальный край почти прямой, постанальная часть в четыре раза длиннее анальной. Постанальный край несёт 20 групп постанальных зубцов со сросшимися основаниями (Рис. 31Е). Сбоку на постабдомене идут серии мелких щетинок.

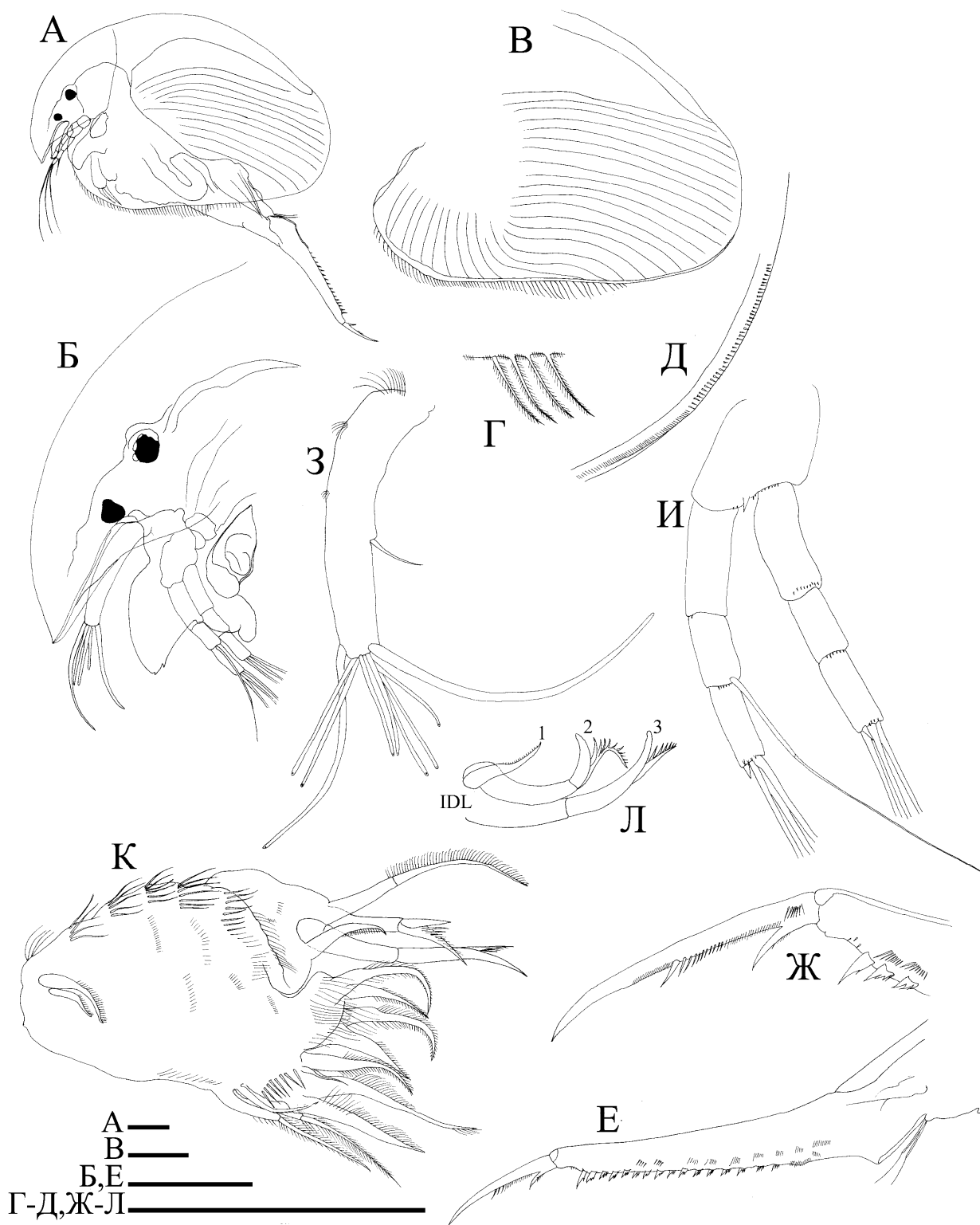


Рис. 30. *Camtocercus uncinatus* Smirnov, 1971 из озера Альбите, Хабаровский край, РФ: А, Взрослая партеногенетическая самка, вид сбоку; Б, Голова; В-Г, Створка; Д, Задне-нижний угол створки; Е-Ж, Постабдомен; З, Антенна I; И, Антенна II; К-Л, Торакопод I. Масштабные линейки 0.1 мм.

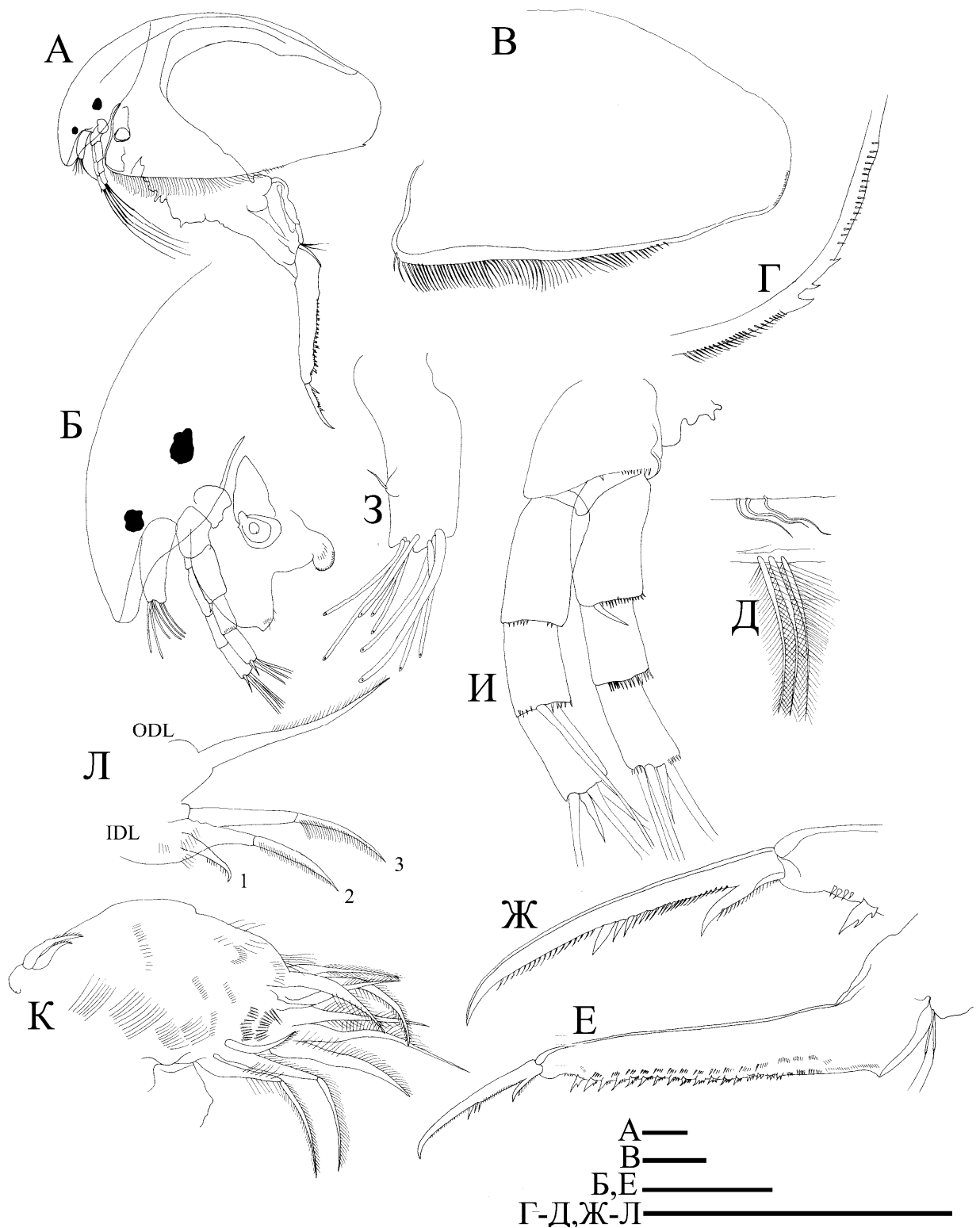


Рис. 31. *Camptocercus lilljeborgi* Smirnov, 1971 из озера Альбите, Хабаровский край, РФ: А, Взрослая партеногенетическая самка, вид сбоку; Б, Голова; В, Д, Створка; Г, Задне-нижний угол створки; Е-Ж, Постабдомен; З, Антенна I; И, Антенна II; К-Л, Торакопод I. Масштабные линейки 0.1 мм.

Постабдоминальный коготок длинный, с немного загнутым концом, базальный шип короткий и немного загнутый, длиной 0.17 длины коготка. На коготке от основания до середины идёт ряд зубцов, увеличивающихся по размеру дистально (Рис. 31Ж). Длина антенны I (Рис. 31З) в 3–4 раза больше ширины, она несёт три группы мелких сетул на передней стороне. Среди девяти терминальных эстетасков - два очень длинных, самый крупный такой же длины, как сама антенна. Чувствительная щетинка короткая, длиной в одну пятую длины антенны I, располагается в дистальной части антенны. Антенна II (Рис. 31И) короткая, антенальная формула как у предыдущего вида. Апикальные щетинки почти равны по длине между собой, апикальные шипы очень короткие, шип на проксимальном членике экзоподита тоже очень короткий. Внешняя дистальная доля торакопода I (Рис. 31К–Л) вооружена длинными сетулами и длинной щетинкой. Внутренняя дистальная доля с тремя щетинками, щетинка 1 крупная, хорошо развита, длина составляет одну треть от длины щетинки на внешней доле. Щетинки 2 и 3 толстые, загнутые, крюкообразной формы, с короткими сетулами в дистальной части.

Род *Kurzia* Dybowski et Grochowski, 1894

Для фауны Европейской России известен только один вид рода, *Kurzia latissima* Kurz, 1875. Этот вид относится к широко распространённому евразийскому фаунистическому комплексу. *K. latissima* ранее была отмечена в Китае (Chiang, Du, 1979), поэтому мы ожидали её встретить и на юге Дальнего Востока. Мы обнаружили этот вид в озере Ханка. В этом озере *K. latissima* – это обычный таксон. Также мы впервые встретили её в бассейне озера Болонь (Garibian et al., 2019). Мы не обнаружили *Kurzia longirostris* Daday, 1898, которая считается представителем южного теплолюбивого фаунистического комплекса. Ранее этот вид был отмечен в южной части Корейского полуострова.

***Kurzia latissima* Kurz, 1875**

Партеногенетическая самка. Длина 0.57–0.75 мм. Тело овальное, высокое, спинной край размеренно изогнутый от кончика рострума до слабо выраженного задне-спинного угла. Задний край выпуклый, задне-нижний угол округлый, брюшной край с выпуклостью спереди до середины (Рис. 32А). Тело сжато латерально, имеется медиальный киль на карапаксе, но он отсутствует на голове. Рострум относительно короткий, глазок в два раза меньше глаза (Рис. 32Б).

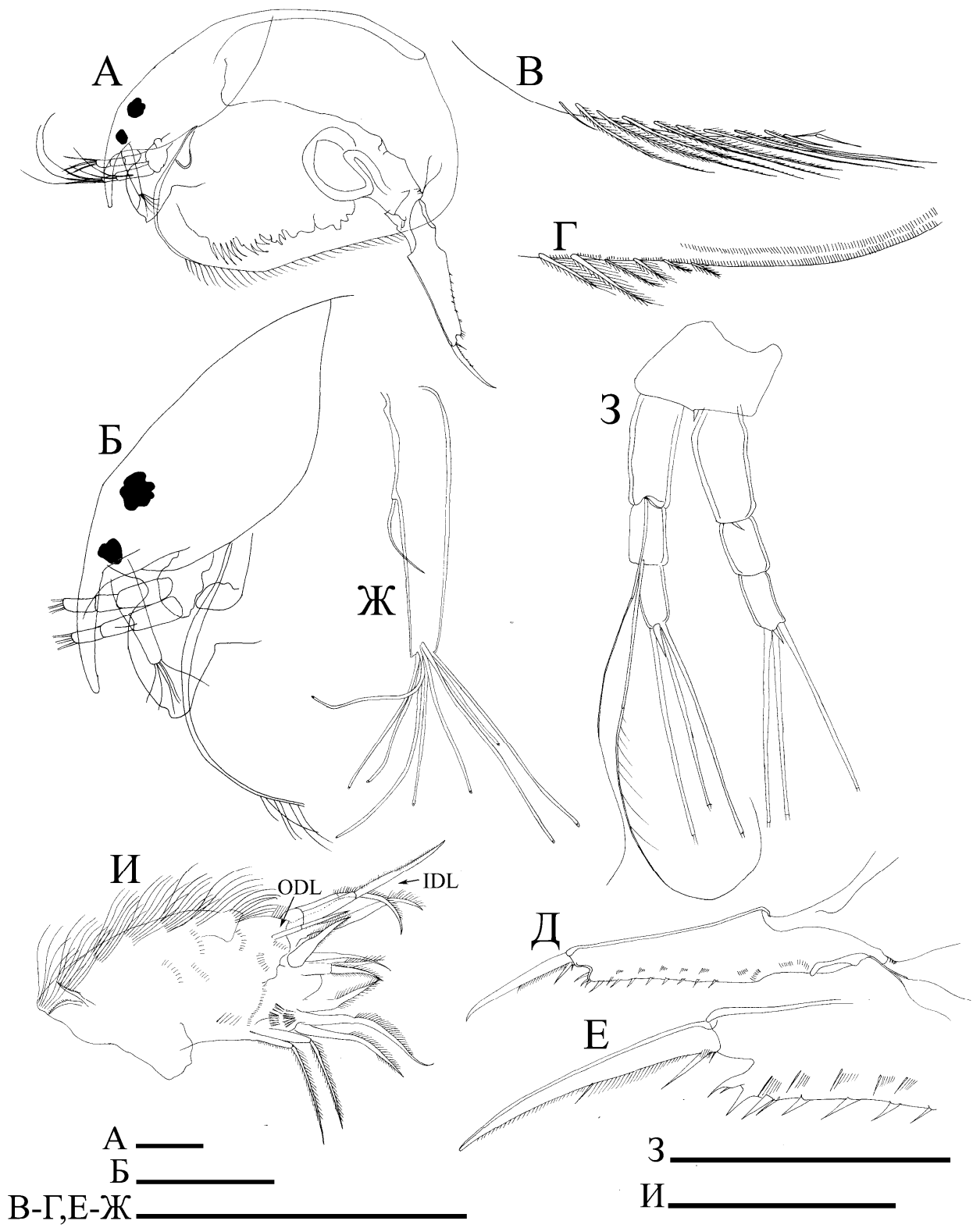


Рис. 32. *Kurzia latissima* Kurz, 1875 из реки Симми рядом с кордоном Вахтар, бассейн озера Болонь, Хабаровский край, РФ: А, Взрослая партеногенетическая самка, вид сбоку; Б, Голова; В-Г, Створка; Д-Е, Постабдомен; Ж, Антенна I; З, Антенна II; И, Торакопод I. Масштабные линейки 0.1 мм.

Три главные головные поры соединены перемычкой, задняя пора вытянута в поперечном направлении, латеральные поры маленькие. Лабрум с большим и треугольным лабральным килем (Рис. 32Б). Щетинки на брюшном и заднем краях створок разного размера (Рис. 32В–Г). Постабдомен удлинённый, с вогнутым постанальным краем, дорсо-дистальный угол постабдомена выражен, несет около 11–12 маргинальных зубцов (Рис. 32Д). Постабдоминальный коготок длинный, немного изогнутый, с единственным базальным шипом (по длине составляет две высоты когтя), коготок несёт 5–6 тонких шипиков (Рис. 32Е). Антенна I вытянутая, чувствительная щетинка расположена в её проксимальной части, несёт девять эстетасков разной длины, три самых длинных доходят до кончика рострума (Рис. 32Ж). Антенна II короткая, антенная формула: щетинки 0–0–3/1–1–3, шипы 1–0–1/0–0–1 (Рис. 32З). На внешней дистальной доле торакопода I (Рис. 32И) имеется щетинка, покрытая сетулами дистально, на внутренней дистальной доле имеется три щетинки, в дистальной части они несут ряды сетул, уменьшающихся в размере при приближении к кончику.

Род *Nicsmirnovius* Chiambeng et Dumont 1999

Представители рода *Nicsmirnovius*, являются преимущественно реофильными животными (Van Damme et al., 2003), но их можно найти в некоторых озерах, например, вид указан для озера Тай Ху (Tai Hu) в окрестностях Шанхая (Ji et al., 2015). При этом некоторые реофильные виды часто можно встретить в прибойной зоне озер. В ходе анализа проб из прибойной зоны озера Ханка, мы смогли обнаружить *Nicsmirnovius eximius*, ранее этот вид не был отмечен для фауны России (Гарибян, 2017). *N. eximius* ранее был обнаружен в Южном и Северном Китае, Малайзии, Таиланде, Вьетнаме и Лаосе (Kiser, 1948; Chiang, Du, 1979; Van Damme et al., 2003; Kotov, Sanoamung, 2004; Korovchinsky, 2013; Kotov et al., 2013; Sinev, Korovchinsky, 2013; Ji et al., 2015). В Северном Китае *N. eximius* был найден в Провинции Тяньцзинь (Tianjin), на широте Северной Кореи. Однако до сих пор он не отмечен ни в Корее, ни в Японии. На сегодняшний день *N. eximius* следует относить к южному теплолюбивому комплексу, согласно Котову (2016).

***Nicsmirnovius eximius* Kiser, 1948**

Партеногенетическая самка. Длина 0.23–0.35 мм. Тело высокое, овальное (Рис. 33А). Голова небольшая, рострум короткий. Глаз больше глазка в несколько раз. Головной щит с тремя главными головными порами, примерно одинакового размера (Рис. 33Б), латеральные головные поры снабжены так называемыми “космариями” (по Van Damme et

al., 2003). Лабрум не несёт никаких дополнительных структур (Рис. 33В). Задне-нижний угол створки с тремя скругленными выступами, верхне-задний угол тупой и сглаженный. На нижней стороне створка несёт ряд щетинок, не достигающих до заднего края (Рис. 33Г). Постабдомен (Рис. 33Д–Е) квадратный в его дистальной части. Дистальный край постабдомена прямой, спинной и брюшной края в его постанальной части параллельны друг другу. Постабдомен несёт 7–9 композитных зубцов (по терминологии: Sinev, 2016) на боковых сторонах постабдомена 9–10 латеральных групп сетул. Постабдоминальный коготок относительно длинный и прямой, снабжен базальным шипом, который почти в 2.5 раза короче когтя. Антенна I (Рис. 33З) округлая, короткая, ее длина в 2 раза превышает толщину, на конце несёт семь коротких и два длинных эстетаска. Антенна II (Рис. 33Ж) несёт массивный базальный членик с базальным шипиком. Антенальная формула: щетинки 0–0–3/0–1–3, шипы 0–0–1/1–0–1. Терминальный шип экзоподита гораздо длиннее терминального шипа эндоподита. Торакопод I (Рис. 34А–Б) с внутренней дистальной долей с тремя щетинками, щетинка 1 хитинизирована и имеет крюковидную форму, щетинки 2 и 3 вооружены крупными сетулами. На эндоподите торакопода II (Рис. 34В) восемь скребущих щетинок, экзоподит удлинён и несёт ряд сетул. Торакоподы III и V (Рис. 34Г–Д, И) обладают строением, типичным для Chydorinae. Торакопод IV (Рис. 34Е, З) на экзоподите несёт шесть щетинок, две из которых имеют особое строение, свойственное для всего рода: они расширяются на конце в виде ложки и несут терминально по одной жёсткой сетуле (Рис. 34Ж), Внутренняя часть торакопода с четырьмя передними и тремя задними щетинками, две из которых редуцированы.

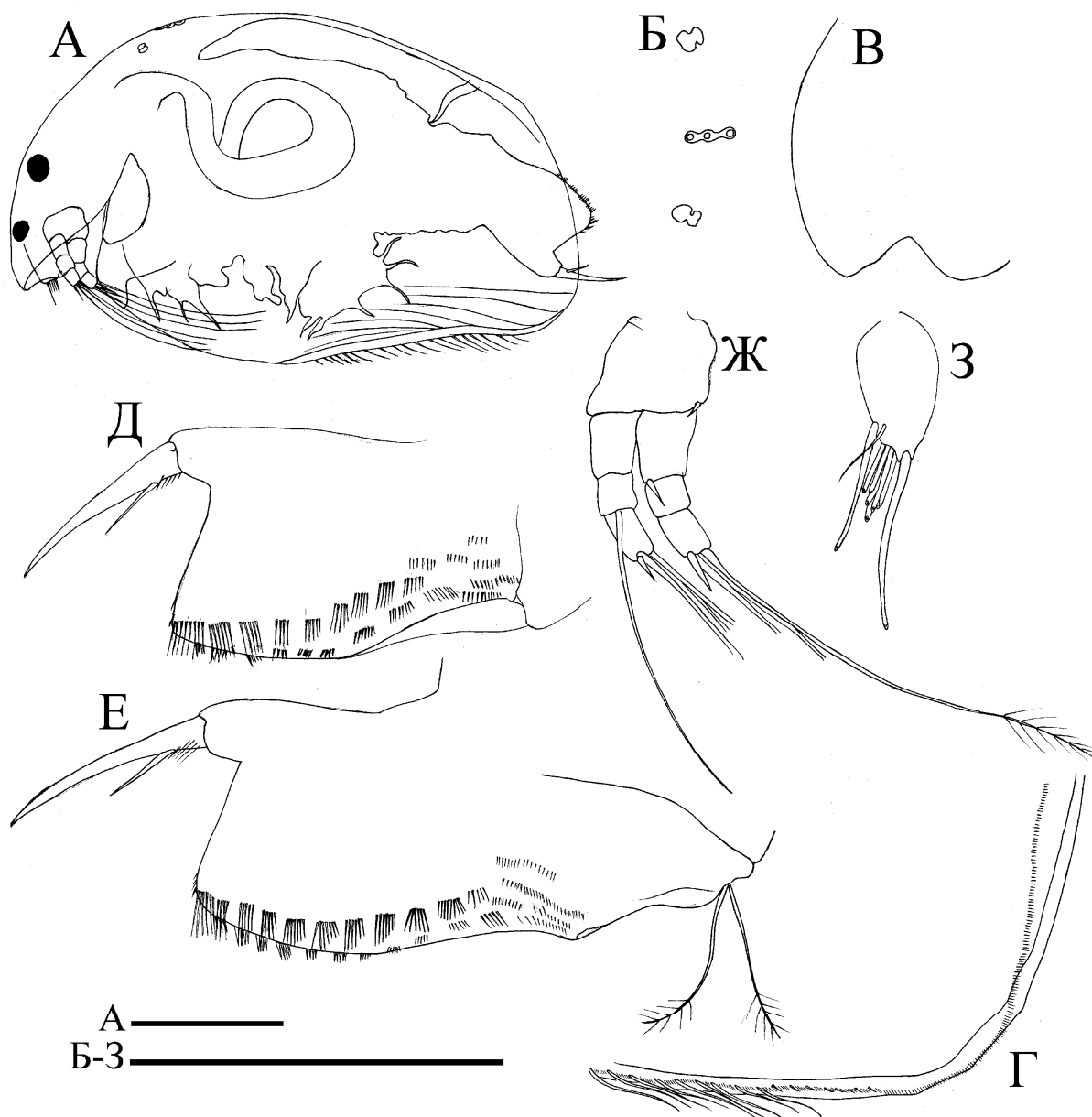


Рис. 33. *Nicsmirnovius eximius* Kiser, 1948 из озера Ханка, Приморский край, РФ: А, Взрослая партеногенетическая самка, вид сбоку; Б, Головные поры; В, Лабрум; Г, Задне-нижний край створки; Д-Е, Постабдомен; Ж, Антенна I; З, Антенна II. Масштабные линейки 0.1 мм.

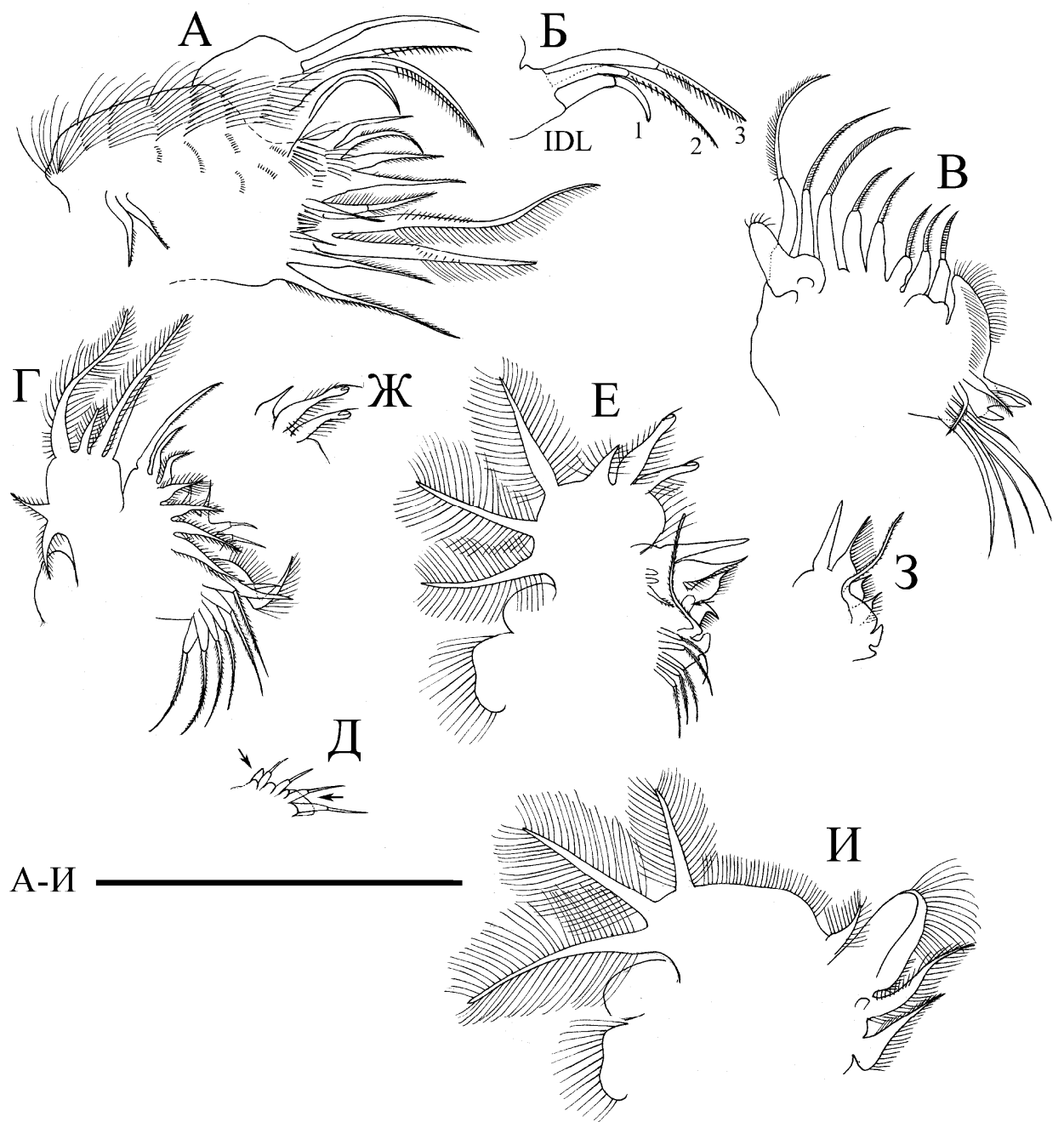


Рис. 34. *Nicsmirnovius eximius* Kiser, 1948 из озера Ханка, Приморский край, РФ: А–Б, Торакопод I; В, Торакопод II; Г–Д, Торакопод III; Е–З, Торакопод IV; И, Торакопод V. Масштабные линейки 0.1 мм.

ГЛАВА 4. АНАЛИЗ ФАУНЫ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ РЕГИОНА

Оценка полноты выявления ветвистоусых ракообразных для облаков проб проб и региона в целом

Почти во всех случаях проведения анализа полноты выявления таксонов, модель Chao1 оказывалась наилучшей, лишь в одном случае лучшей оказалась другая модель – Bootstrap.

На Рисунке 35 представлены эмпирическая рандомизированная кривая сборщика и модельная кривая (Chao1) для всех определений из всех проб с Дальнего Востока РФ, включая таксоны, определенные только до рода, но без учета “пустых” проб. Обе кривые близки к выходу на плато, при этом итоговое разнообразие оценивается моделью как 168 “видов” при обнаруженных 143 видах.

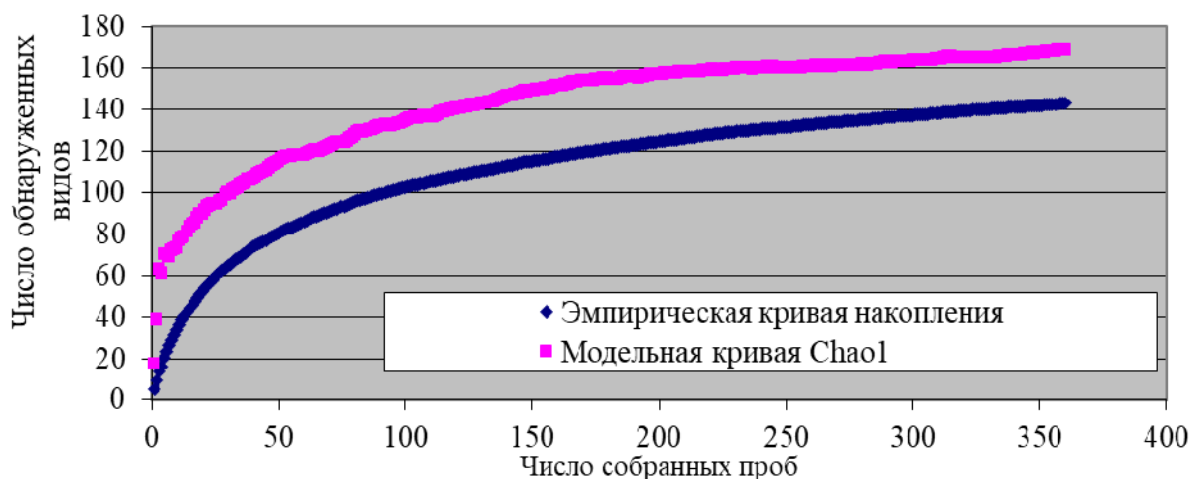


Рис. 35. Рандомизированная кривая сборщика и кривая накопления таксонов кладоцер по мере увеличения числа проб, построенная по модели Chao1 для юга Дальнего Востока РФ (в анализ включены и таксоны, определённые только до уровня рода).

Из следующего анализа были исключены определения до уровня рода, что значительно улучшило сходимость модельной и эмпирической кривой. Модельная кривая (Chao1) практически вышла на плато на отметке 121 вид, при обнаруженных 110 видах (Рис. 36).

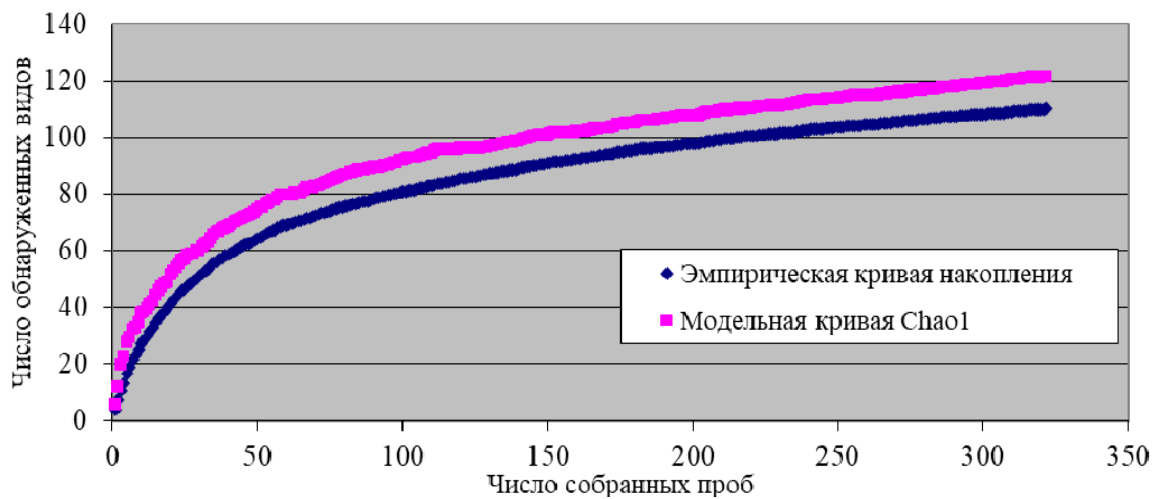


Рис. 36. Рандомизированная кривая сборщика и кривая накопления таксонов кладоцер по мере увеличения числа проб, построенная по модели Chao1 для юга Дальнего Востока РФ (в анализ не включены таксоны, определённые только до рода).

На следующем этапе анализа мы исследовали полноту выявления таксонов для каждого отдельного облака точек, выделенного выше. Поскольку наблюдалось лишь незначительное изменение вида кривых при добавлении или, наоборот, при удалении таксонов, определённых до рода, было принято решение включить в анализ все такие таксоны, а также и пустые пробы.

Для облака точек “Зея” модельная кривая практически вышла на плато на отметке 74 вида, при обнаруженном 61 таксоне (Рис. 37), для облака точек “Чукчагир” предсказанное число видов было 55 при найденных 46 видах (Рис. 38), для облака точек “Болонь” оценочное число было 95 видов при найденных 77 (Рис. 39), для облака точек “Амур” - 101 (оценочное) и 93 (эмпирическое) (Рис. 40), для облака точек “Ханка” (Рис.41) модельная кривая Chao1 практически вышла на плато на отметке 101 вид, при 93 эмпирически выявленных таксонах (для этого региона наблюдалось максимальное сближение эмпирических и модельных результатов по сравнению с предыдущими регионами), для облака точек “Приморский край” (Рис. 42) модельная кривая (Bootstrap) даже не приблизилась к плато, предсказанное число видов было 76, при обнаруженных 63 видах.

Для облака точек “Северная часть Южной Кореи” (Рис. 43) модельная кривая вышла на плато, предсказав существование 73 видов, однако нами было обнаружено лишь 62. Для облака точек “Южная часть Южной Кореи” (Рис. 44) число предсказанных видов составило 72, а найденных 69, при этом обе кривые были близки к выходу на плато. Для

облака точек “Чеджу” (Рис. 45) при предсказанных 59 видах было обнаружено лишь 43, но и модельная кривая была далека от выхода на плато.

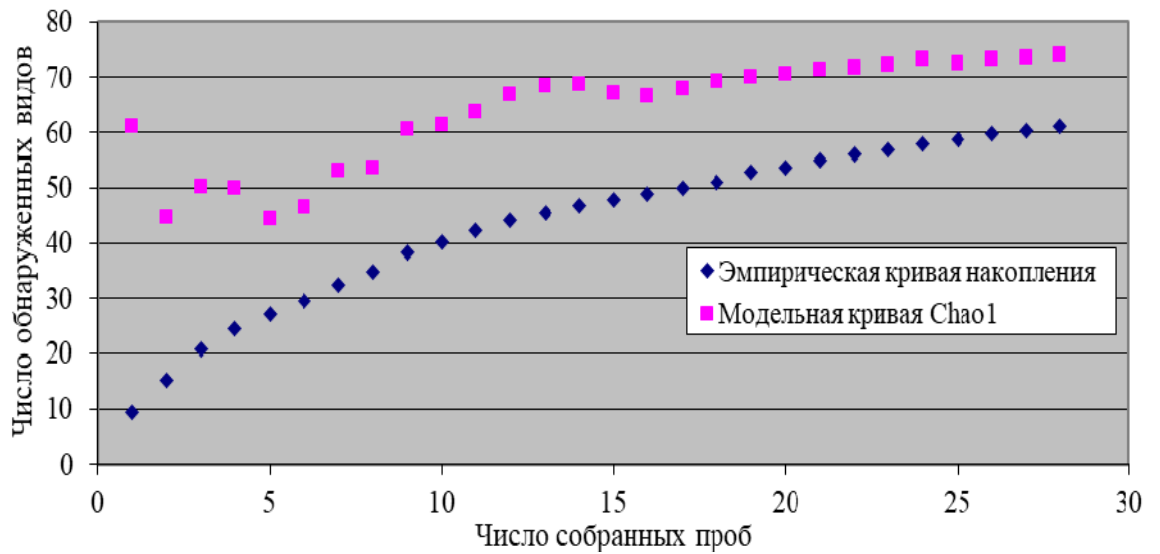


Рис. 37. Рандомизированная кривая сборщика и кривая накопления таксонов кладоцер по мере увеличения числа проб, построенная по модели Chao1 для облака точек “Зея”.

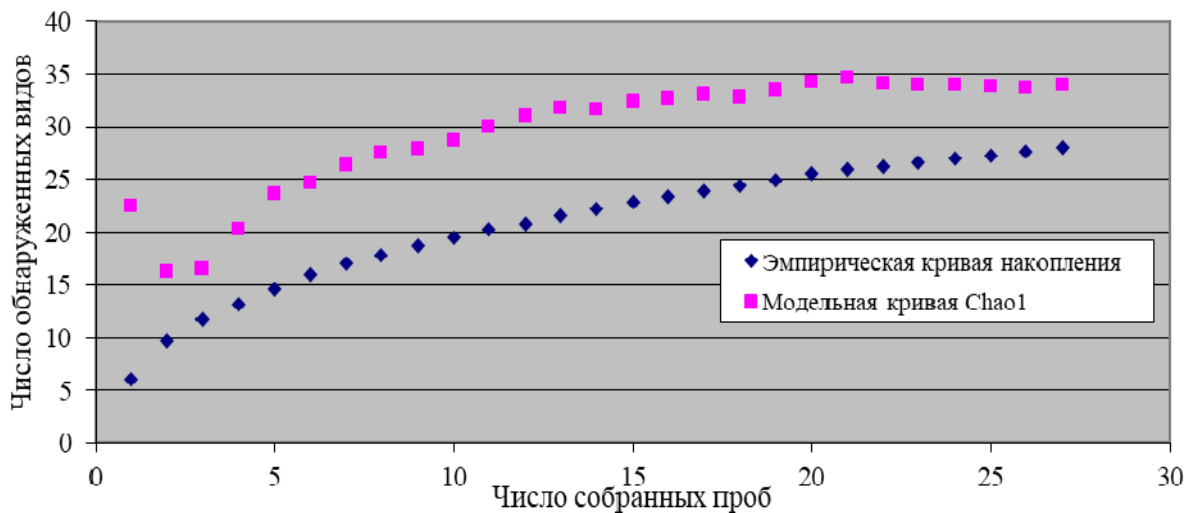


Рис. 38. Рандомизированная кривая сборщика и кривая накопления таксонов кладоцер по мере увеличения числа проб, построенная по модели Chao1 для облака точек “Чукчагир”.

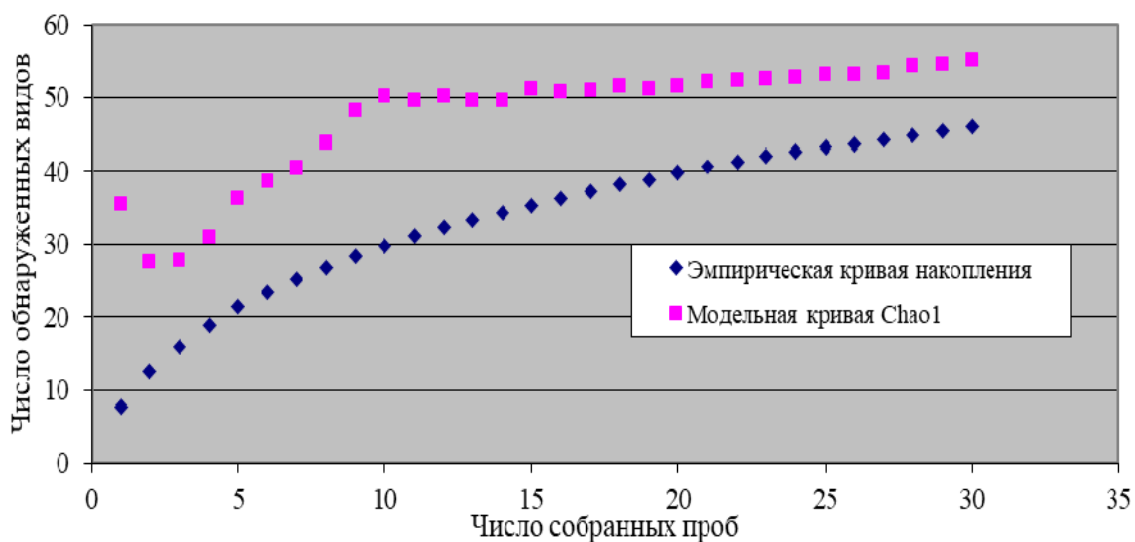


Рис. 39. Рандомизированная кривая сборщика и кривая накопления таксонов кладоцер по мере увеличения числа проб, построенная по модели Chao1 для облака точек “Болонь”.

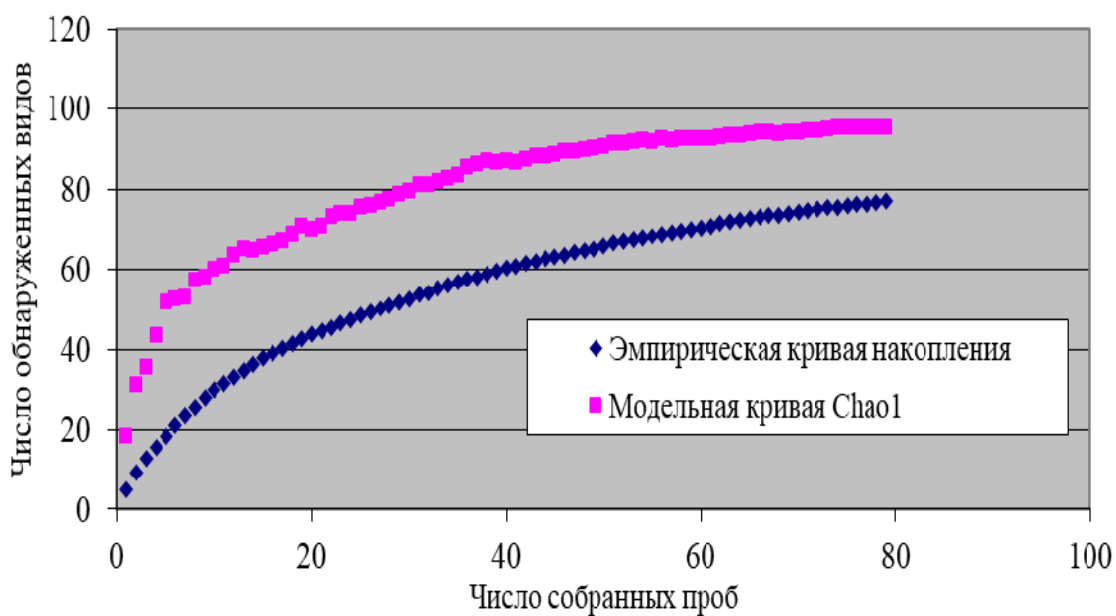


Рис. 40. Рандомизированная кривая сборщика и кривая накопления таксонов кладоцер по мере увеличения числа изученных проб, построенная по модели Chao1 для облака точек “Амур”.

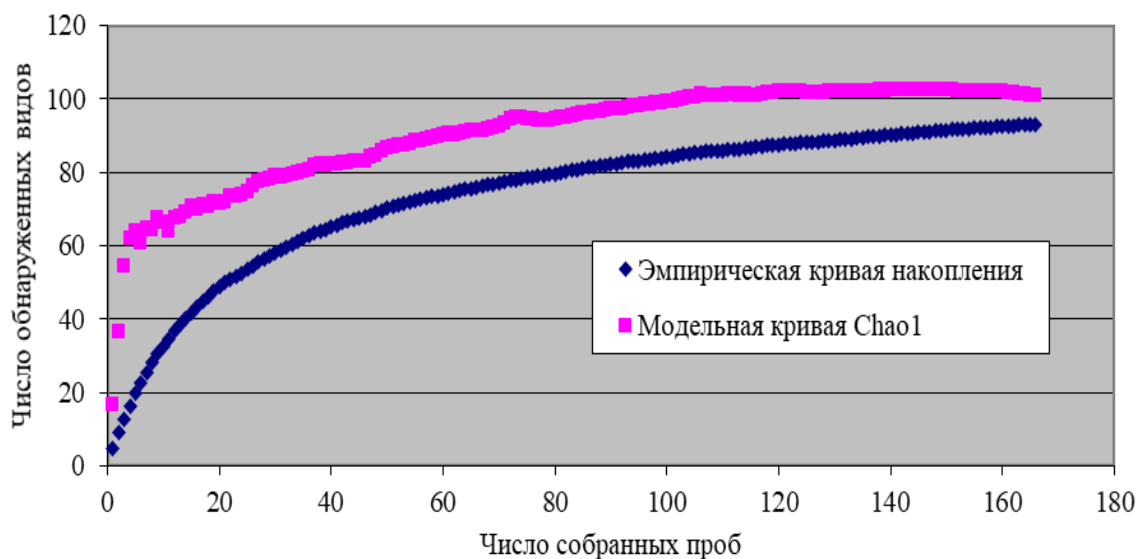


Рис. 41. Рандомизированная кривая сборщика и кривая накопления таксонов кладоцер по мере увеличения числа проб, построенная по модели Chao1 для облака точек “Ханка”.

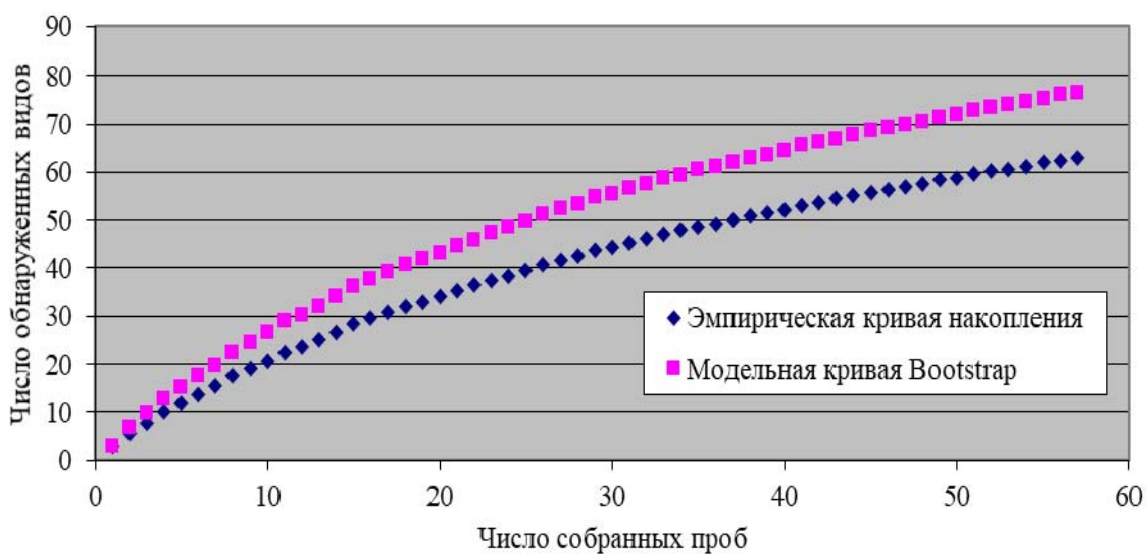


Рис. 42. Рандомизированная кривая сборщика и кривая накопления таксонов кладоцер по мере увеличения числа проб, построенная по модели Bootstrap для облака точек “Юг Приморского края”.

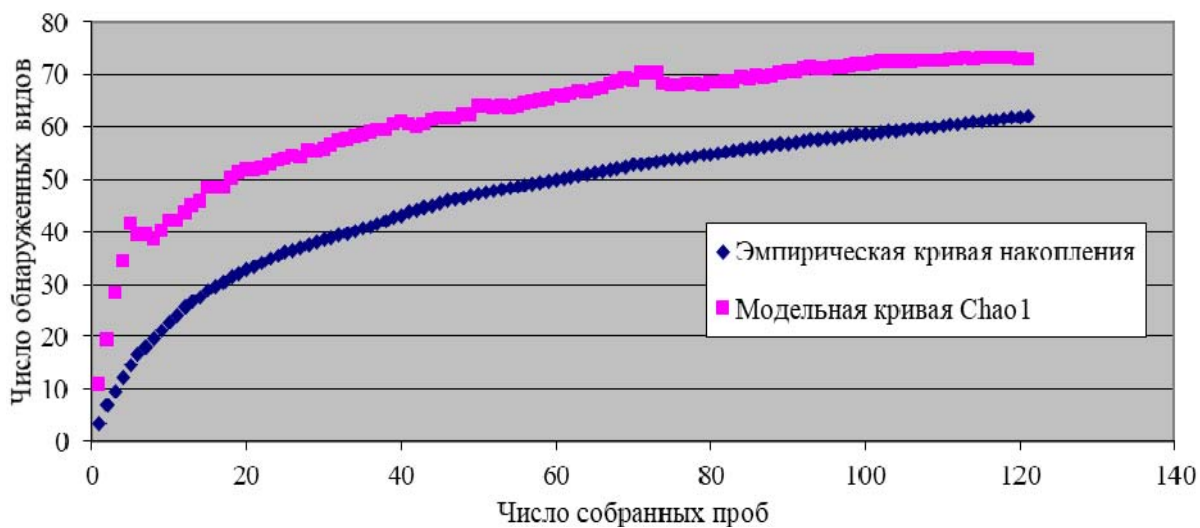


Рис. 43. Рандомизированная кривая сборщика и кривая накопления таксонов кладоцер по мере увеличения числа проб, построенная по модели Chao1 для облака точек “Северная часть Южной Кореи”.

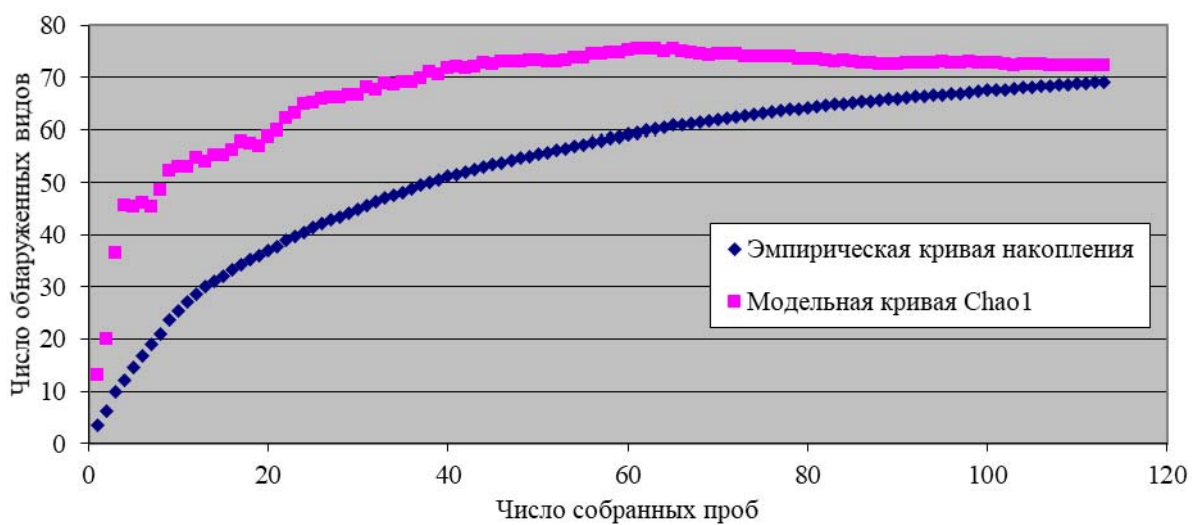


Рис. 44. Рандомизированная кривая сборщика и кривая накопления таксонов кладоцер по мере увеличения числа проб, построенная по модели Chao1 для облака точек “Южная часть Южной Кореи”.

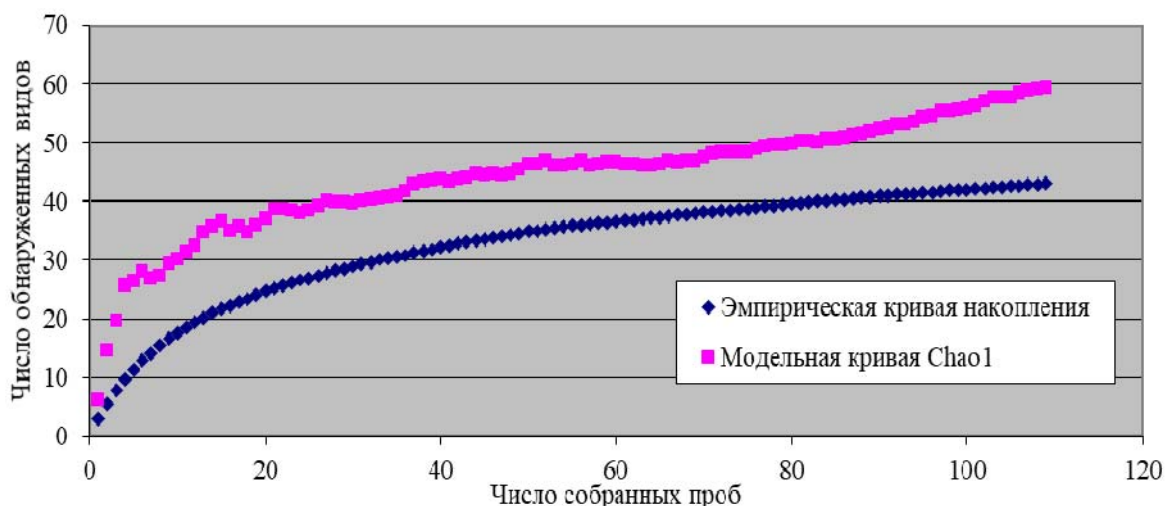


Рис. 45. Рандомизированная кривая сборщика и кривая накопления таксонов кладоцер по мере увеличения числа проб, построенная по модели Chao1 для облака точек “Чеджу”.

К сожалению, только для регионов взятия проб “Ханка” и “Южная часть Южной Кореи” можно говорить об адекватности изученности и полноте выявления видового состава ветвистоусых ракообразных. Для прочих регионов нами выявлен серьёзный “недолгов”. Понятно, что в наших последующих рассуждениях не следует концентрировать внимание на различиях между отдельными, даже соседними, регионами, поскольку зачастую такие различия мнимые: они могут быть объяснены неполнотой выявленных списков. Однако подобное обстоятельство не может помешать нам проанализировать состав фауны кладоцер в целом и общие тенденции её изменения при движении с севера на юг статистическими методами, которые, по определению, работают с неполными выборками, что и будет сделано ниже.

Фаунистический анализ ветвистоусых ракообразных юга Дальнего Востока РФ

Cladocera юга Дальнего Востока РФ представлены четырьмя отрядами, двенадцатью семействами и 39 родами (Таблица 5). Наиболее разнообразны такие семейства как Chydoridae (33.70%), Daphniidae (23.91%), Sididae (13.04%) и Macrothricidae (8.70%). Они же и самые часто встречаемые в пробах таксоны, за исключением Macrothricidae, которые в пробах встречаются гораздо реже по сравнению с Bosminidae и Polyphemidae (Рис.46).

Остальные семейства вносят малый вклад в разнообразие ветвистоусых ракообразных (Таблица 5), их представленность составляет 1-5% от общего числа видов. Помимо этого, они крайне редко встречаются в пробах (Рис. 46). Высокое разнообразие Chydoridae характерно для тропических стран (Kotov et al., 2013b; Van Damme et al., 2013).

С другой стороны, высокое разнообразие Daphniidae характерно для умеренных широт (Fernando et al., 1987; Vijverberg et al., 2014). Скорее всего, высокая представленность как хидорид, так и дафнид связана с тем, что регион находится в зоне умеренного муссонного климата. Для такого климата характерно жаркое лето и холодная зима, то есть, сочетание признаков климата тропических (летом) и умеренных (осенью и весной) широт.

Таблица 5. Состав фауны клadoцер юга Дальнего Востока РФ (по числу таксонов).

Отряды	Семейства	Число родов	Число видов	Доля видов в составе фауны(%)
Anomopoda	Bosminidae	2	3	3,26%
	Chydoridae	19	32	34,78%
	Daphniidae	4	22	23,91%
	Eurycercidae	1	1	1,09%
	Ilyocryptidae	1	4	4,35%
	Macrothricidae	4	8	8,70%
	Moinidae	1	4	4,35%
	Ophryoxidae	1	2	2,17%
	Ctenopoda	Holopediidae	1	1
Sididae		4	12	13,04%
Nauplopoda	Leptodoridae	1	2	2,17%
Onychopoda	Polyphemidae	1	1	1,09%
	Всего	40	92	100,00%

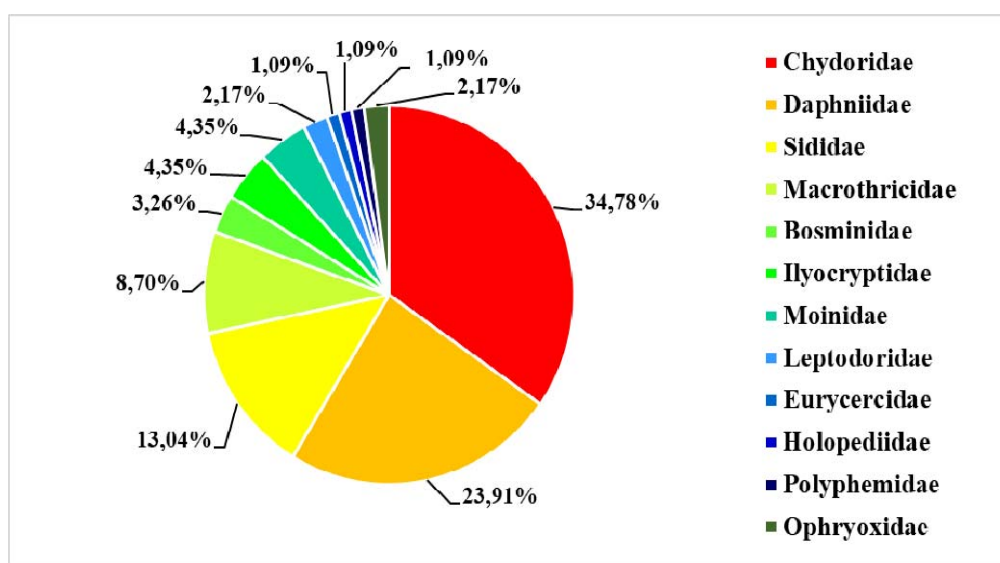


Рис. 46. Встречаемость отдельных семейств на юге Дальнего Востока РФ (по общему числу находок во всех пробах).

Кладоцеры юга Дальнего Востока РФ также имеют специфическое распределение по экологическим группам (Рис. 47): в регионе почти в равной степени представлены представители планктона и бентосно-фитофильного комплекса, они составляют 41.11% и 56.67% от общего числа видов соответственно. Такие группы, как нейстон и планкто-бентос, представлены бедно. К последней относится только *Chydorus sphaericus*, однако его стоит выделять в отдельную группу, поскольку этот вид является доминантным и широко представлен во всех изученных нами регионах юга Дальнего Востока РФ. К нейстону относится единственный род *Scapholeberis*, представленный на юге Дальнего Востока РФ только двумя видами. Нижний край створок у *Scapholeberis* специально модифицирован (Dumont, Pensaert, 1983) для прикрепления к поверхностной пленке воды, на нижней стороне которой обитают представители рода.

Бентосно-фитофильный комплекс главным образом представлен видами семейства Chydoridae, считающимся самым разнообразным среди кладоцер (Смирнов, 1971). Их тип питания связан напрямую с морфологией конечностей, которые приспособлены для соскребания частиц пищи с различных субстратов (Fryer, 1968). В большинстве случаев они питаются растительной пищей, но есть и представители уникальных трофических групп, например трупоед *Pseudochydorus globosus* и хищник *Anchistropus emarginatus*.

Разнообразие планктонных видов в регионе также велико. Основными планктонными таксонами являются представители родов *Diaphanosoma* и *Daphnia*, весьма многочисленные на юге Дальнего Востока РФ. Помимо широко распространенных палеарктических видов, в регионе обитают дальневосточные эндемичные таксоны, характерные только для Дальнего Востока: *Diaphanosoma amurensis*; *D. chankensis*; *D. transamurensis*; *Daphnia sinevi*.

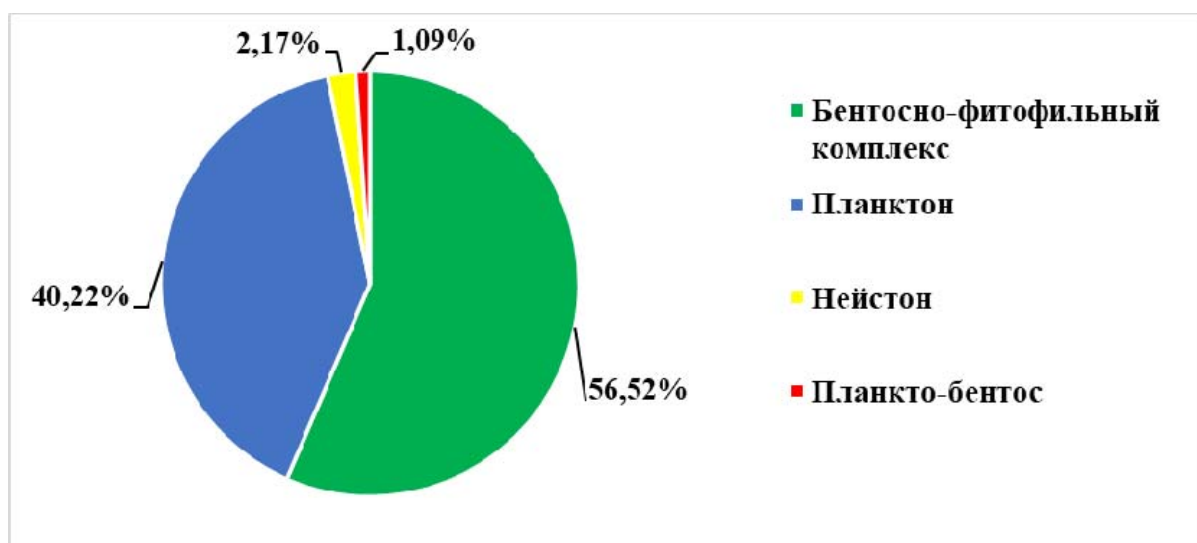


Рис. 47. Вклад в разнообразие основных экологических групп кладоцер в разнообразии фауны юга Дальнего Востока РФ.

Следуя подходу А.А. Котова (2016), вся совокупность выявленных видов была разбита на ряд фаунистических комплексов:

- (1) ШЕ – Широко распространённый евроазиатский фаунистический комплекс;
- (2) ЭВ – Эндемичный восточно-азиатский фаунистический комплекс;
- (3) ВА – Восточноазиатско-американский (“Берингийский”) фаунистический комплекс;
- (4) ЮТ – Южный тропический комплекс.

Помимо них ряд таксонов попал в три искусственные группы:

- (5) ШР – Неревизованные широко распространённые виды;
- (6) ? – таксоны кладоцер, о распространении которых имеется достаточная информация, но которые в настоящее время затруднительно отнести к какому-либо фаунистическому комплексу, упомянутому выше.

(7) ВС – виды-вселенцы. Единственный такой вид, *Alona ossiani herricki* Sinev, 2013 был найден в северной части Корейского полуострова и острове Чеджу – это вселенец из Северной Америки, занесённый по всей видимости американскими военными во время Корейской войны (Kotov et al., 2017).

Общий состав фауны ветвистоусых ракообразных юга Дальнего Востока РФ по этим комплексам представлен на Рис. 48. К сожалению, для достаточно большого числа видов кладоцер, чью принадлежность к какому-либо фаунистическому комплексу определить невозможно, поскольку для этого требуются отдельные исследования, в том числе с масштабным применением генетических методов. Среди видов, которые можно уверенно отнести к тому или иному комплексу, по частоте встречаемости ожидаемо преобладают представители ШЕ и ШР, в то время как представители ЭВ явно уступают им в числе. Достаточно неожиданным является тот факт, что представителей ЮТ выявлено также достаточно много – более 10%. На юге Дальнего Востока РФ можно встретить и представителей “берингийской” фауны.

Находка представителей каждого комплекса во всех исследованных регионах не является неожиданной. К сожалению, значительная доля выявленных таксонов принадлежит к ШР (неревизованные широко распространённые виды). Но при этом не стоит смешивать эти таксоны с представителями широко распространённого евроазиатского комплекса, таксоны которого находятся от атлантического до тихоокеанского побережья, но отсутствуют в Северной Америке (хотя могут появиться

там в результате антропогенных заносов). Также и обнаружение таксонов ВА (восточноазиатского-американского, или “берингийского” фаунистического комплекса, распространённого от Камчатки до Японии, не стало удивительным. Ранее уже было отмечено, что в Приморье и прилегающих территориях (Bekker et al., 2012, 2014; Климовский и др., 2015) встречаются специфические и редкие клadoцеры в более западной части Евразии. То же самое относится и к ЮТ (южному теплолюбивому комплексу), представители которого явно проникли на ДВ РФ с юга.

К важным результатам нашей работы относится обнаружение таксонов ЭВ (эндемичного восточноазиатского фаунистического комплекса) во всех изученных регионах. Иначе говоря, все регионы взятия проб лежат в зоне эндемизма ветвистоусых ракообразных, существование которой предсказано Н.М. Коровчинским (Korovchinsky, 2006). Ещё раз отметим, что её точные границы неизвестны – понятно только, что подобные эндемики отсутствуют в Якутии, Монголии и южном Китае.

Таким образом, фаунистический состав клadoцер Дальнего Востока РФ достаточно разнообразен и представлен несколькими группами, различающимися по современному ареалу и происхождению. Отдельную группу представляют эндемики, обсуждение происхождения которых будет дано ниже.

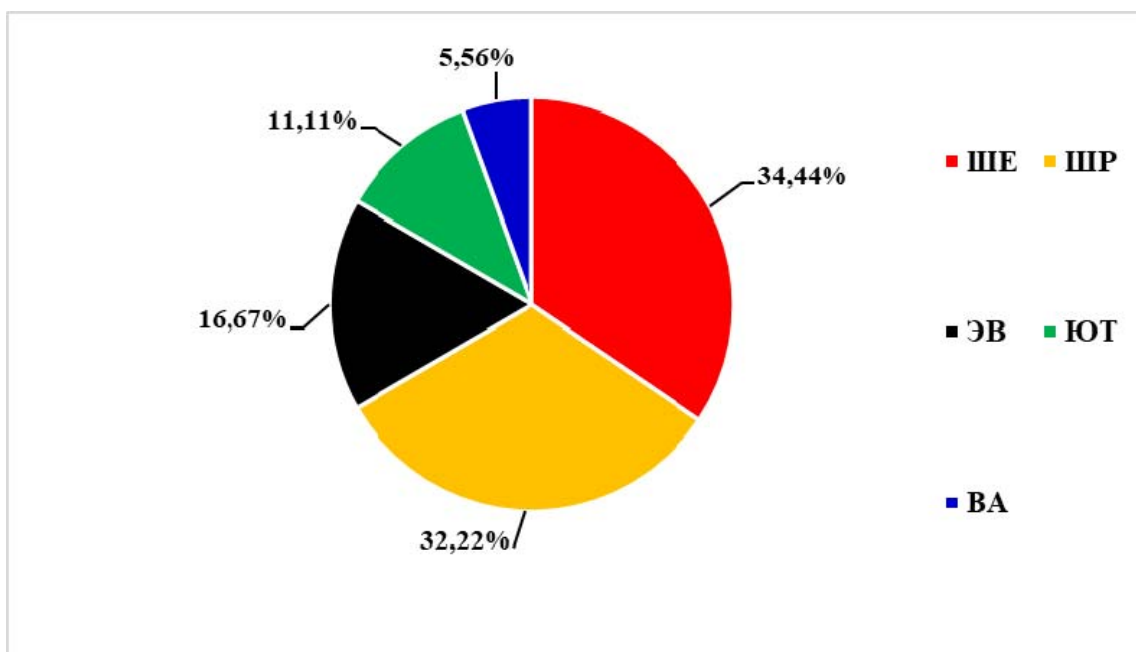


Рис. 48. Состав фауны клadoцер юга Дальнего Востока РФ по фаунистическим комплексам: ШЕ – широко распространённый евроазиатский фаунистический комплекс; ЭВ – эндемичный восточноазиатский фаунистический комплекс; ВА – восточноазиатский-американский фаунистический комплекс; ЮТ – южный тропический комплекс; ШР – неревизованные широко распространённые виды.

Фаунистический анализ ветвистоусых ракообразных Южной Кореи

В отличие от юга Дальнего Востока РФ, в Южной Корее кладоцеры представлены двумя отрядами, восемью семействами и 29 родами (Таблица 6). Тут отсутствуют представители отряда Опушорода. Отряд Аноморода также представлен гораздо беднее, поскольку отсутствуют представители семейств Eurycercidae и Ophryoxidae. Как и на Дальнем Востоке РФ, наибольшее разнообразие в общий пул вносят Chydoridae (45.07%) и Daphniidae (22.54%), а также Moinidae (8.45%). В отличие от юга Дальнего Востока РФ, Sididae (4.23%) и Macrothricidae (4.23%) вносят гораздо меньший вклад в биоразнообразие, а остальные семейства представлены крайне скудно (Рис. 49).

Таблица 6. Состав фауны кладоцер Южной Кореи (по числу таксонов).

Отряды	Семейства	Число родов	Число видов	Доля видов в составе фауны (%)
Аноморода	Bosminidae	2	3	4.23%
	Chydoridae	17	32	45.07%
	Daphniidae	4	16	22.54%
	Pyocryptidae	1	4	5.63%
	Macrothricidae	1	3	4.23%
	Moinidae	1	6	8.45%
	Стенорода	Holopediidae	1	4
	Sididae	2	3	4.23%
	Всего	29	71	100.00%

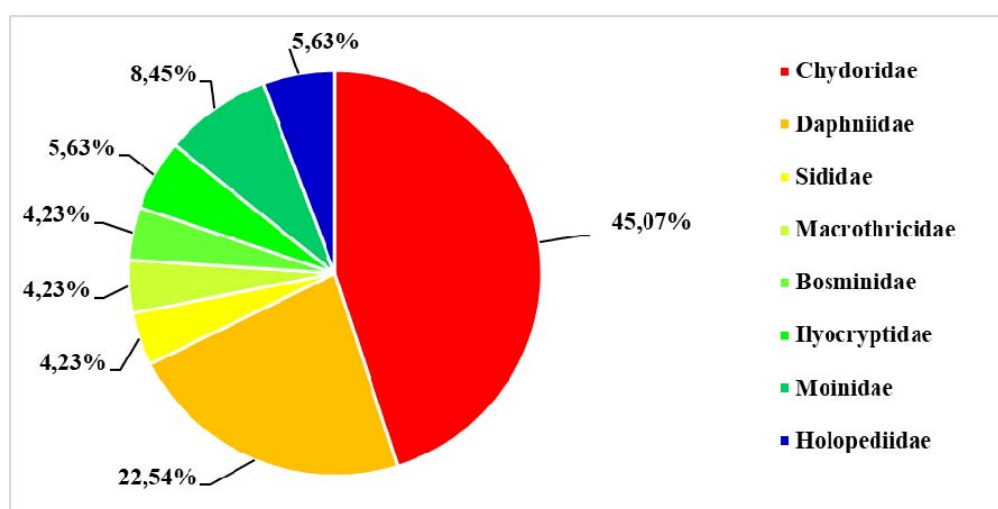


Рис. 49. Встречаемость отдельных семейств в Южной Корее (по общему числу находок во всех пробах).

Распределение видов по экологическим группам в водоёмах Южной Кореи сходно с распределением, характерным для Дальнего Востока РФ (Рис. 50). При этом число представителей ШЕ здесь меньше почти на 10%, а число ЮТ, наоборот, на 10% больше, чем на юге Дальнего Востока РФ (Рис. 51).

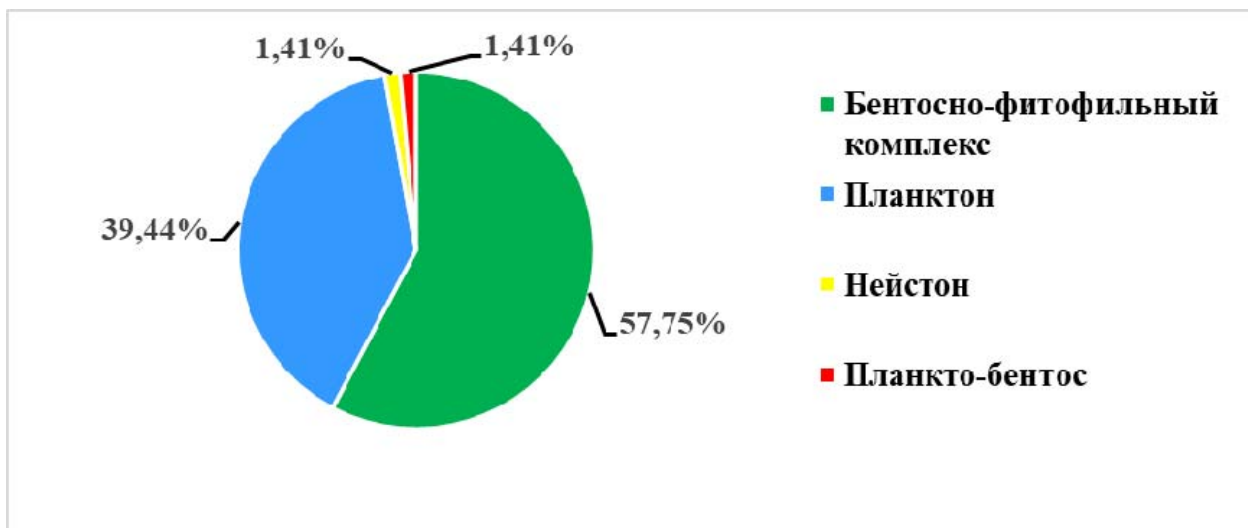


Рис. 50. Вклад основных экологических групп кладоцер в их общее разнообразие в водоёмах Южной Кореи.

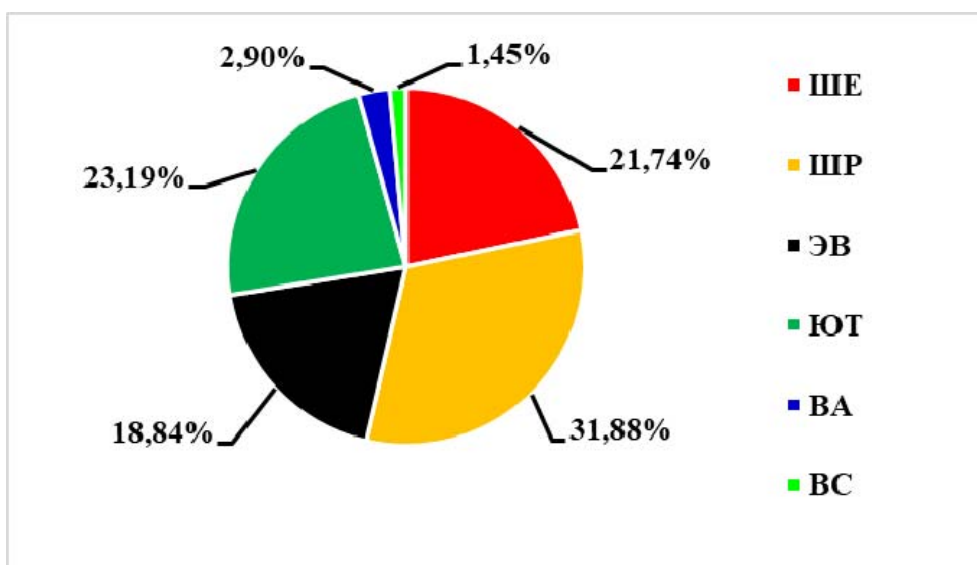


Рис. 51. Состав фауны кладоцер Южной Кореи по фаунистическим комплексам: ШЕ – широко распространённый евроазиатский фаунистический комплекс; ЭВ – эндемичный восточноазиатский фаунистический комплекс; ВА – восточноазиатский-американский фаунистический комплекс; ЮТ – южный тропический комплекс; ШР – неревизованные широко распространённые виды.

ГЛАВА 5. ШИРОТНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ РЕГИОНА

Среднее число видов в пробе

На Рис. 52 отображено среднее число видов в пробе в зависимости от широты региона сбора проб. С продвижением с юга на север видовое богатство значительно возрастает ($R^2 = 0.65$, $F_{1,7} = 13.08$, $p = 0.009$), но не меняется в зависимости от долготы ($R^2 = 0.14$, $F_{1,7} = 1.16$, $p = 0.3$). Возможно, это связано с тем, что регионы отбора проб 7-9 расположены на полуострове (Корейском) и острове (Чеджу), а последние обычно несколько обеднены видами.

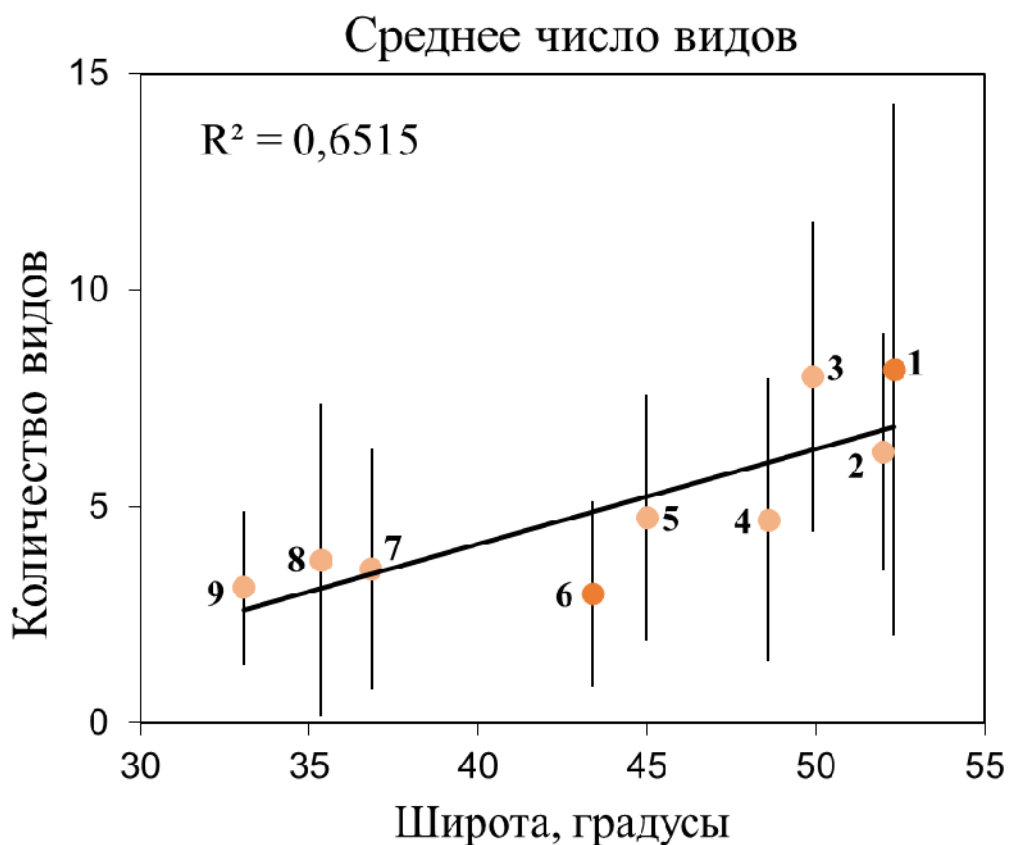


Рис. 52. Изменение среднего числа видов в пробе в зависимости от средней широты исследованного региона. Номера регионов соответствуют обозначениям в Табл. 3 и на Рис. 3.

Частоты встречаемости семейств и родов

По различным регионам взятия проб частота встречаемости различных семейств изменяется (Рис. 53). Однако практически не удаётся указать на “более северные” или “более южные” семейства. Отметим что, как и ожидалось, представители семейства

Chydoridae встречены с большой и относительно одинаковой частотой (в среднем от 40–50%) во всех регионах.

Семейство Sididae во всех регионах встречается с похожей частотой (от 8–13%), а на острове Чеджу его встречаемость резко падает до 1%. Скорее всего, такое падение связано с относительной аридностью климата острова Чеджу. В то же время, встречаемость Daphniidae в водоёмах этого острова – около 40%, что гораздо выше, чем в любом другом регионе. Возможно, это объясняется наличием большого числа относительно небольших водоёмов, где дафниды представлены гораздо обильнее, чем сидиды.

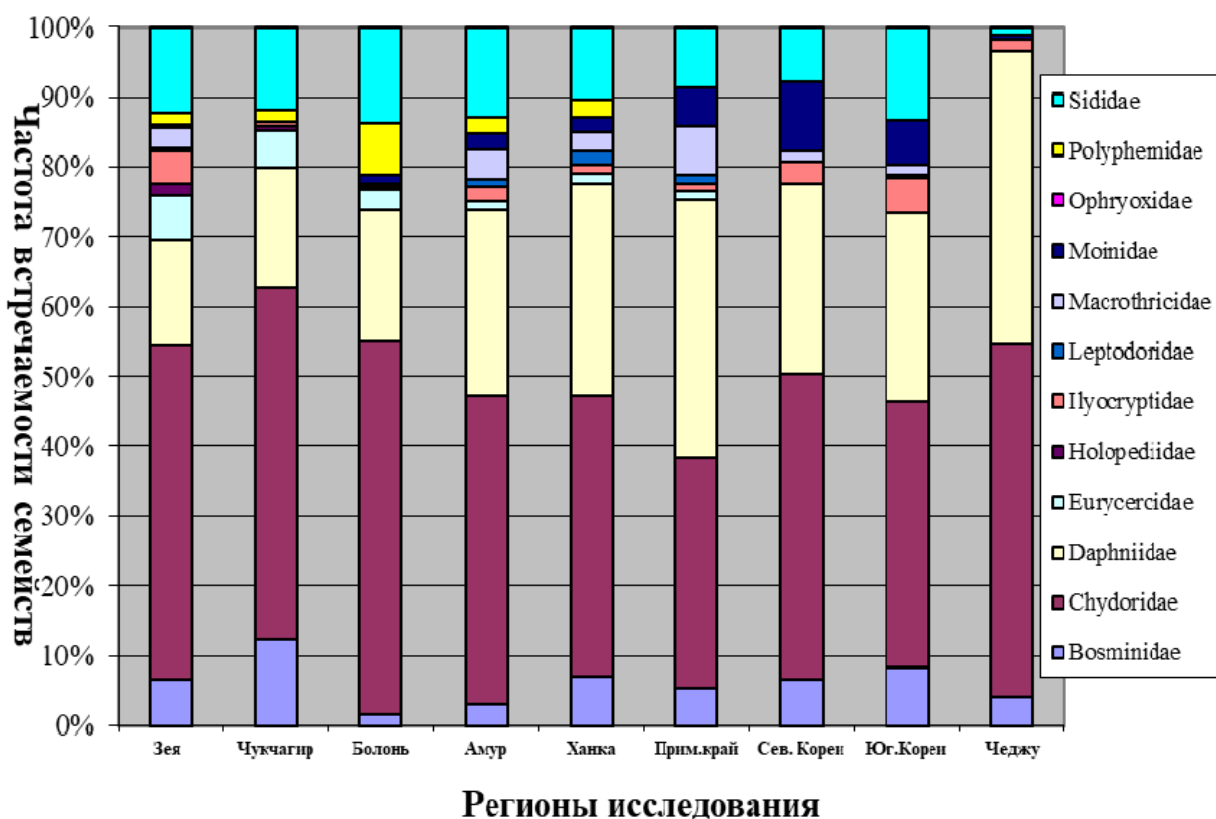


Рис. 53. Доля представителей разных семейств клadoцер в отдельных регионах.

Для прочих семейств не выявляется каких-либо зависимостей частоты их встречаемости от широты. Так, у Bosminidae частоты встречаемости в среднем схожи во всех регионах (5-8%), однако в регионах “Болонь” и “Амур” они резко падают до 2% и 3% соответственно. Семейства Macrothricidae и Leptodoridae полностью отсутствуют в регионах “Болонь”, “Чукчагир” и “Чеджу”, а в “Приморском крае” частота встречаемости Macrothricidae резко увеличивается (до 7%). Семейство Leptodoridae пропадает в “Северной части Кореи”, но при этом присутствует в “Южной части Кореи”, с частотой встречаемости, схожей с “Зеей” (0.4%). Частота встречаемости семейства Ilyocryptidae

относительно высока в “Зее” (5%), но резко падает в других регионах юга Дальнего Востока, а затем вновь возрастает в Корее. Скорее всего, распределение частот встречаемости семейств по регионам относительно случайно.

Можно признать “северными” следующие семейства

(1) Holopredidae, которое встречено только в относительно северных регионах – “Зея”, “Чукчагир” и “Болонь”;

(2) Eurycercidae, которое встретилось во всех регионах юга Дальнего Востока РФ с частотой 1–5% и полностью отсутствует в Корее и на острове Чеджу;

(3) Polyphemidae, представители которого встречаются от региона “Зея” до региона “Ханка”, но абсолютно отсутствуют в Южной Корее и на острове Чеджу.

Это хорошо согласуется с литературными данными (Rivier, 1998; Bekker et al., 2012; Korovchinsky, 2018).

В целом, данный паттерн подтверждает заключение, что на широтной трансекте от района нижнего течения Амура до корейского острова Чеджу наблюдается ярко выраженный фаунистический градиент.

Гораздо более сложные паттерны выявлены при рассмотрении встречаемости родов (Рис. 54). Тем не менее, можно выделить определённые индикаторные роды, демонстрирующие изменение их доли в широтном распространении. У таких родов как *Sida* и *Acroperus* частота встречаемости в северных регионах юга Дальнего Востока РФ гораздо выше, чем таковая в южных. Роды *Scapholeberis* и *Simocephalus* наименее представлены в самых северных регионах, а в остальных регионах частота их встречаемости более-менее одинаковая.

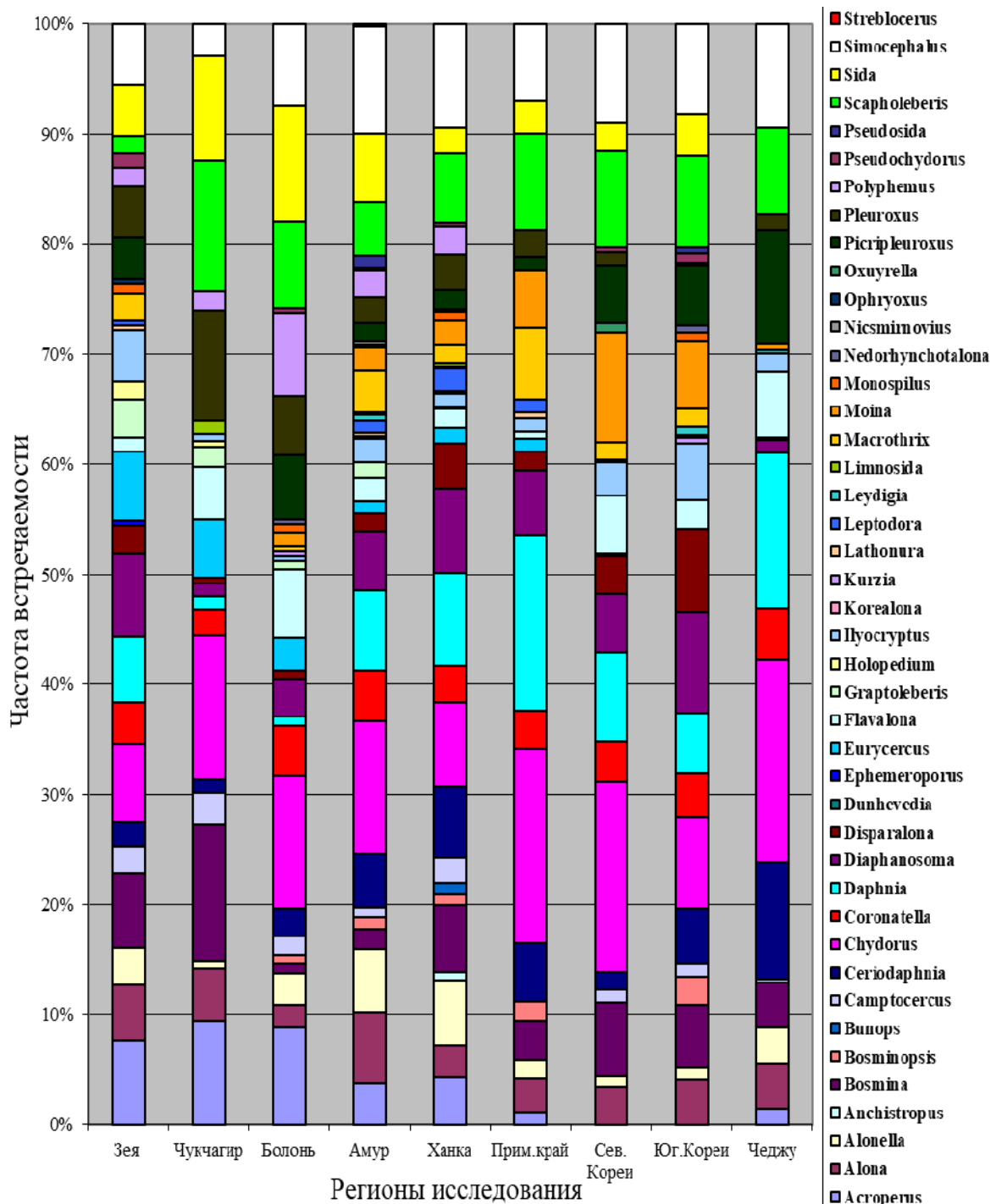


Рис. 54. Доля представителей разных родов кладоцер в отдельных регионах.

Частота встречаемости видов в пробах

Широтная дифференциация фауны юга Дальнего Востока РФ и Кореи хорошо выявляется по преобладающим (по встречаемости) видам (Рис. 55–63). В каждом регионе взятия проб нам удалось выделить небольшой набор доминантных видов.

Для облака точек “Зея” и остальных регионов взятия проб юга Дальнего Востока РФ основным доминантным (по встречаемости) видом является *Chydorus sphaericus* (Рис. 53–58). Помимо этого, он преобладает по встречаемости в регионе “Северная часть Южной

Кореи” (Рис. 58). Это неудивительно, поскольку *C. sphaericus* считается одним из наиболее обычных доминирующих видов кладоцер для Евразии (Floessner, 1972).

Еще два интересных вида, домирирующих по встречаемости в регионе “Зея” – *Eurycercus macracanthus* и *Diaphanosoma amurensis* (Рис. 53). *E. macracanthus* - также представитель широко распространённого евроазиатского комплекса. В нашем материале он преобладал только в регионе “Зея”, а в более южных регионах юга Дальнего Востока был представлен бедно, выпадая из доминирующего комплекса. Третий доминант – *D. amurensis* – представитель эндемичного восточноазиатского фаунистического комплекса (ЭВ), обитающий от среднего течения реки Зея в Амурской области до юга Приморского края (Коровчинский, Шевелева, 2009). Вид *D. amurensis* преобладал по частоте встречаемости только в регионе “Зея”. Из-за недостаточной выборки, мы не смогли выявить доминантов из региона “Чукчагир”. В регионах “Болонь” и “Амур” явным доминантом был только *C. sphaericus* (Рис. 53-55).

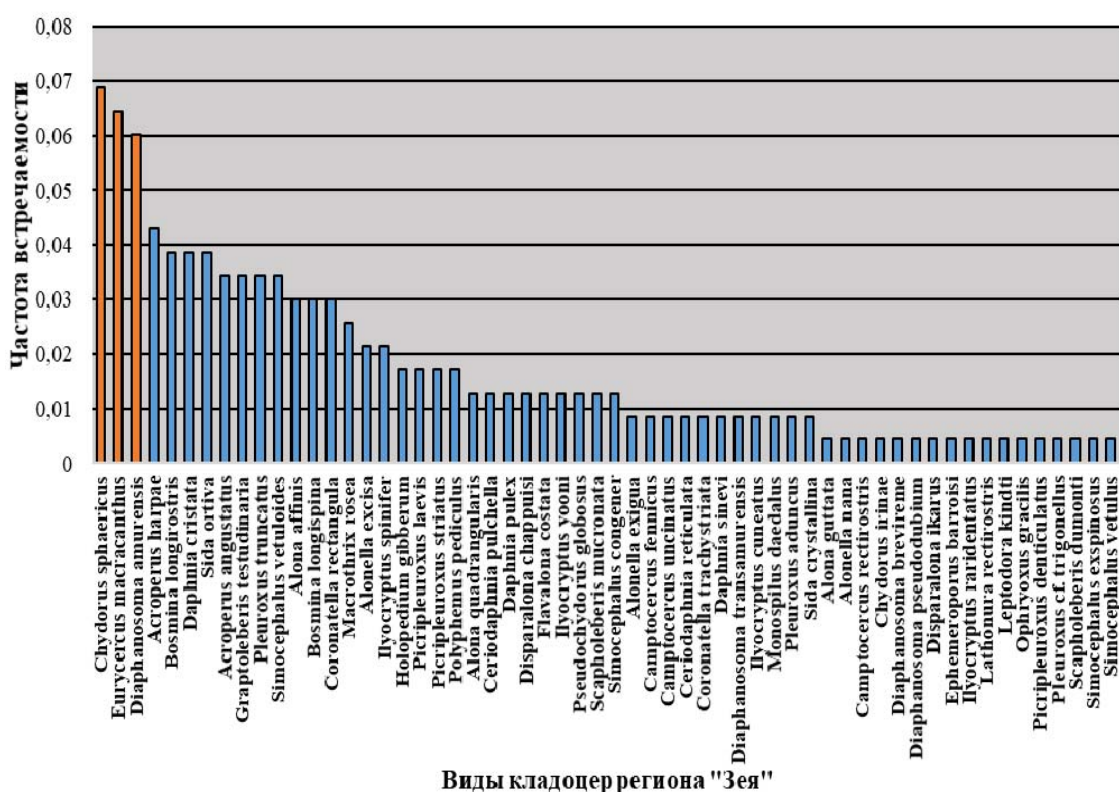


Рис. 55. Встречаемость разных видов кладоцер в регионе “Зея”. Преобладающие по встречаемости виды отмечены оранжевым цветом.

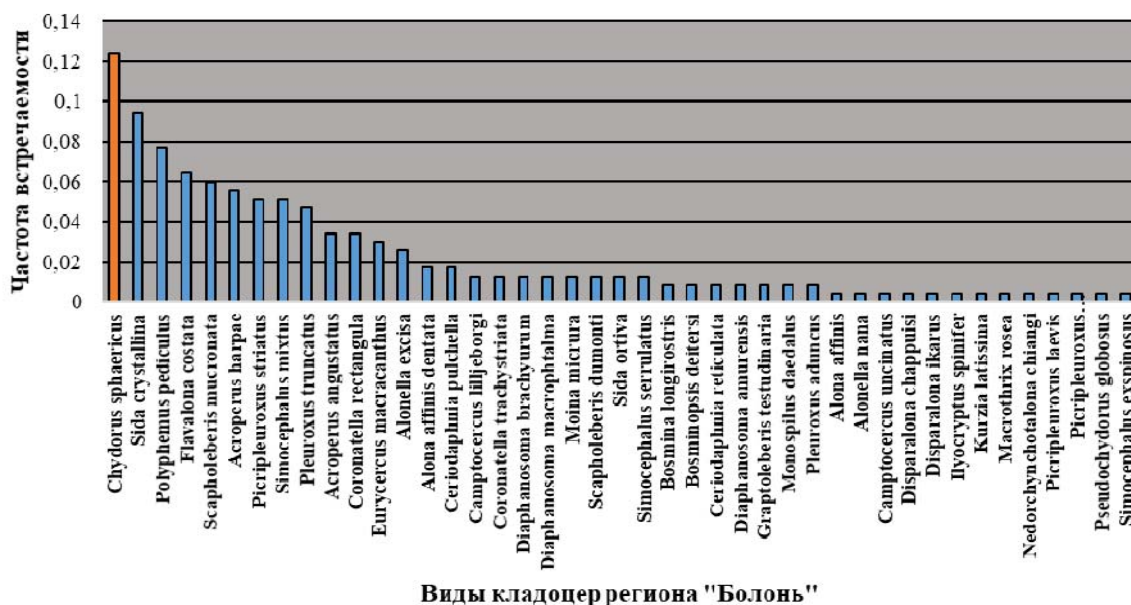


Рис. 56. Встречаемость разных видов кладоцер в регионе “Болонь”. Преобладающие по встречаемости виды отмечены оранжевым цветом.

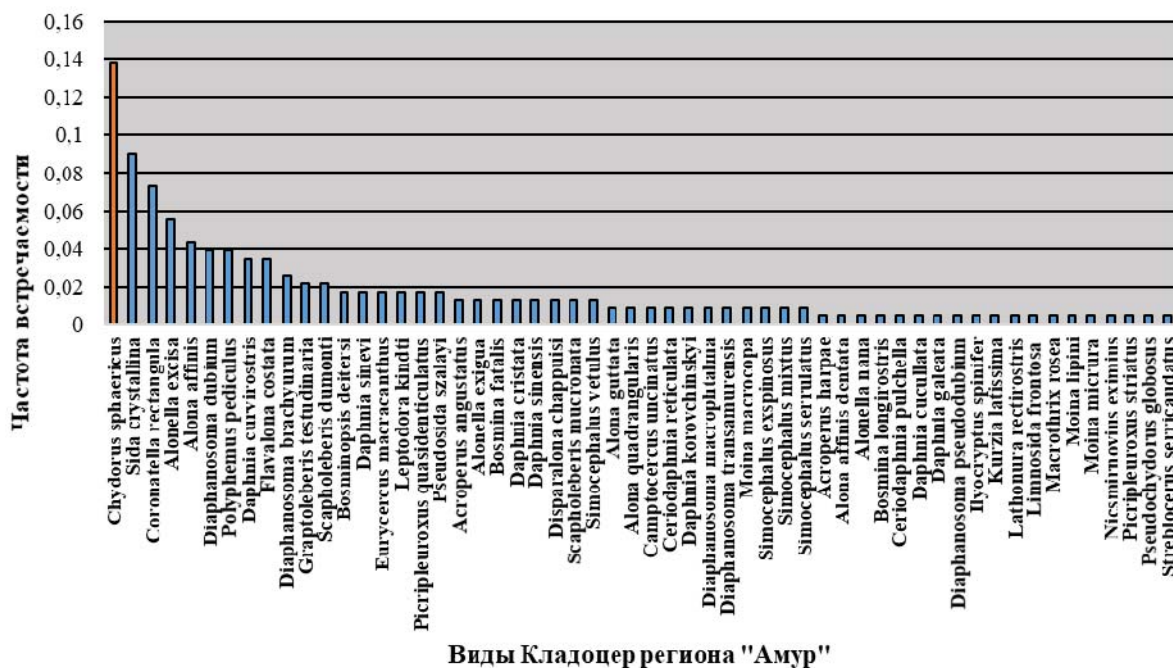


Рис. 57. Встречаемость разных видов кладоцер в регионе “Амур”. Преобладающие по встречаемости виды отмечены оранжевым цветом.

В регионе “Ханка” вторым доминантом после *C. sphaericus* является другой представитель широко распространённого евроазиатского фаунистического комплекса - *Alonella excisa*. Но в регионе “Приморский край” (Рис. 59) вторым доминантом стала уже

Daphnia sinevi, представитель эндемичного восточноазиатского фаунистического комплекса. Последним регионом преобладания по встречаемости *S. sphaericus* стал север Южной Кореи (Рис. 60). При этом в южной части Южной Кореи (Рис. 61) уже преобладает *Disparalona chappuisi*, представитель южного теплолюбивого комплекса (ЮТ). Также в южной части Кореи часты находки *Bosmina longirostris* (ШЕ) и *Diaphanosoma dubium* (ЮТ).

Особенная ситуация с преобладанием видов складывается в регионе “Чеджу” (Рис. 57): преобладание какого-то вида там вообще не выражено.

При движении с севера на юг наблюдается переход структуры доминирования кладоцер по встречаемости от ситуации с 2–3 хорошо выраженными доминантами к таковой без выраженных доминантов. Первая ситуация характерна для обитателей умеренных широт, а вторая – для организмов субтропических и тропических широт. Таким образом, нами выявлен явный широтный градиент в структуре доминирования по встречаемости, что подтверждает статус исследованного региона как переходного между двумя биогеографическими зонами.

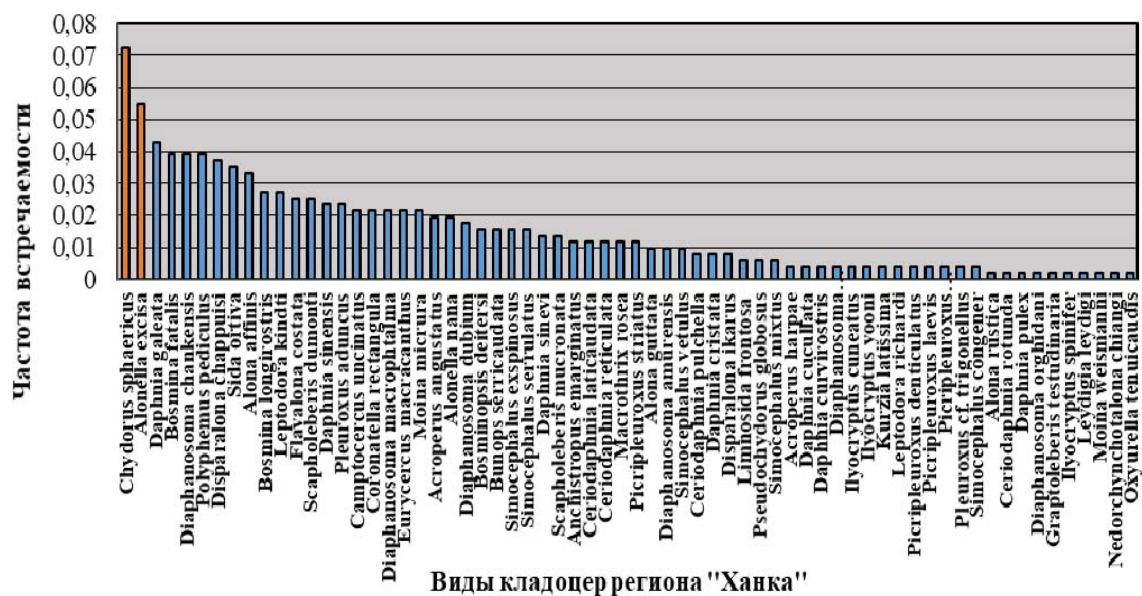


Рис. 58. Встречаемость разных видов кладоцер в регионе “Ханка”. Преобладающие по встречаемости виды отмечены оранжевым цветом.

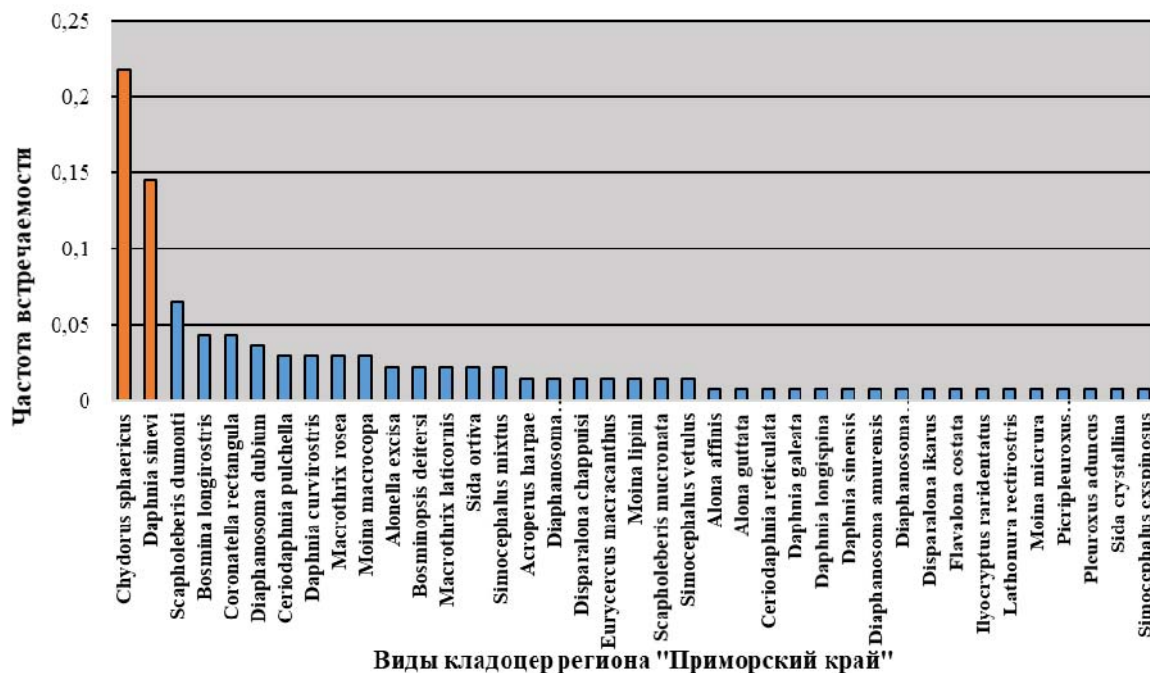


Рис. 59. Встречаемость разных видов клadoцер в регионе “Приморский край”. Преобладающие по встречаемости виды отмечены оранжевым цветом.

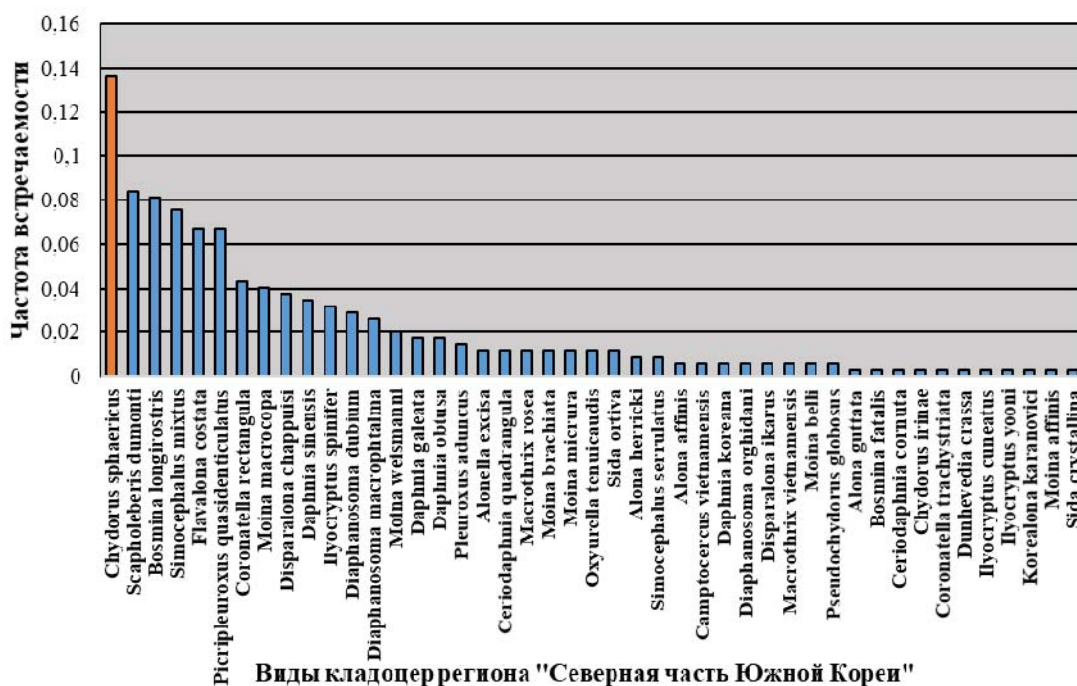


Рис. 60. Встречаемость разных видов клadoцер в регионе “Северная часть Южной Кореи”. Преобладающие по встречаемости виды отмечены оранжевым цветом.



Рис. 61. Встречаемость разных видов клadoцер в регионе “Южная часть Южной Кореи”. Преобладающие по встречаемости виды отмечены оранжевым цветом.

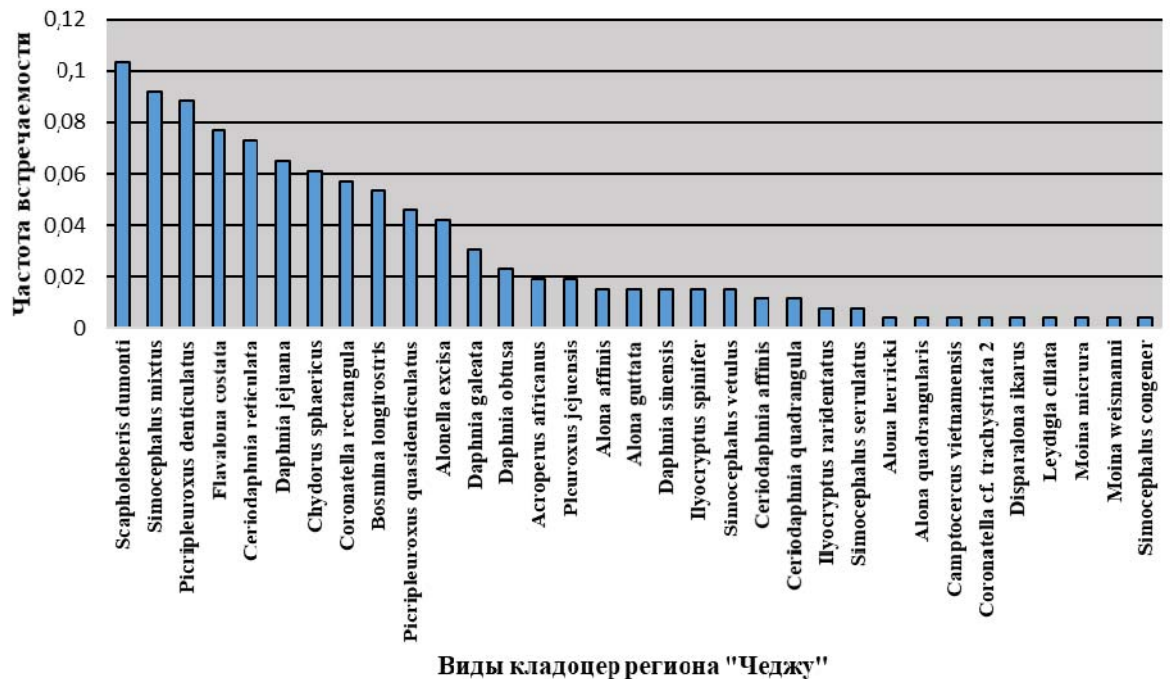


Рис. 62. Встречаемость разных видов клadoцер в регионе “Чеджу”.

Распределение фаунистических комплексов по отдельным регионам взятия проб

В результате обработки проб мы получили представление о присутствии таксонов кладоцер в выделенных облаках точек, относящихся к нескольким регионам (Рис. 63). Предварительный анализ этих данных показывает, что, чем южнее расположен регион, тем больше в нем отмечается представителей ЮТ комплекса. Некое небольшое отклонение от данного правила заметно для региона “Чукчагир”, где частота присутствия ЮТ комплекса ниже, чем в регионе “Зея”. Тем не менее, тенденция к увеличению частоты присутствия ЮТ при движении на юг прослеживается весьма явно, при этом в регионах “Юг Южной Кореи” и “Чеджу” частоты почти идентичны. Частота встречаемости представителей ШЕ комплекса, напротив, падает при продвижении на север. Также следует отметить, что имеется явная негативная связь между долей ЮТ и ШЕ комплексов. При этом доля представителей ЭВ комплекса приблизительно одинакова – 10–20%.

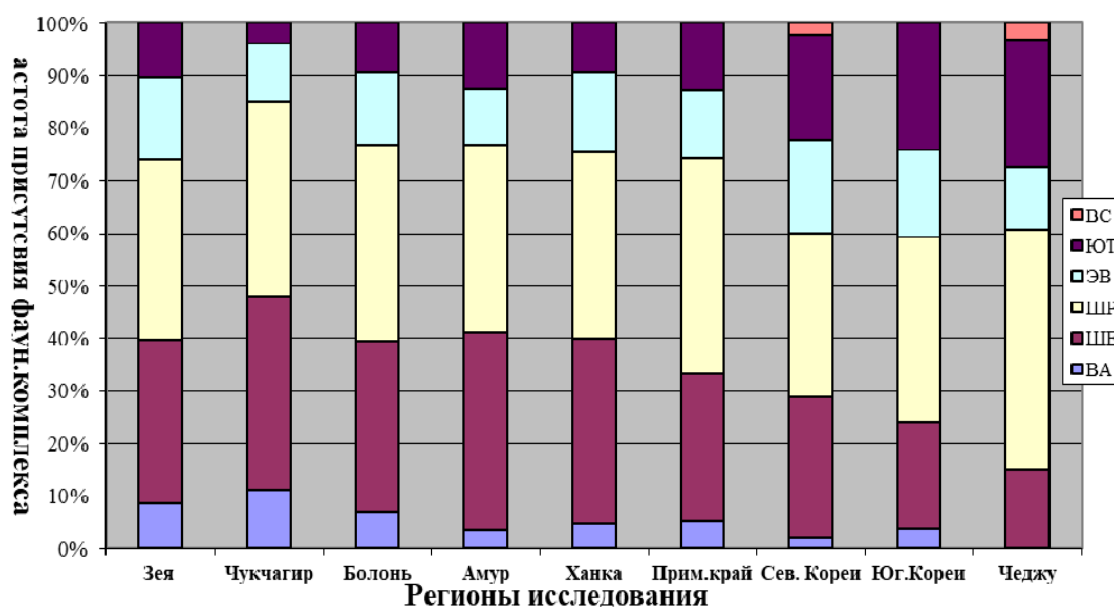


Рис. 63. Доля таксонов, относящихся к различным фаунистическим комплексам (по числу выявленных таксонов) в отдельных регионах: ШЕ – Широко распространённый евроазиатский фаунистический комплекс; ШР – Неревизованные широко распространённые виды; ЭВ – Эндемичный восточноазиатский фаунистический комплекс; ВА – Восточноазиатский-американский фаунистический комплекс; ЮТ – Южный тропический комплекс; ВС – Вселенец.

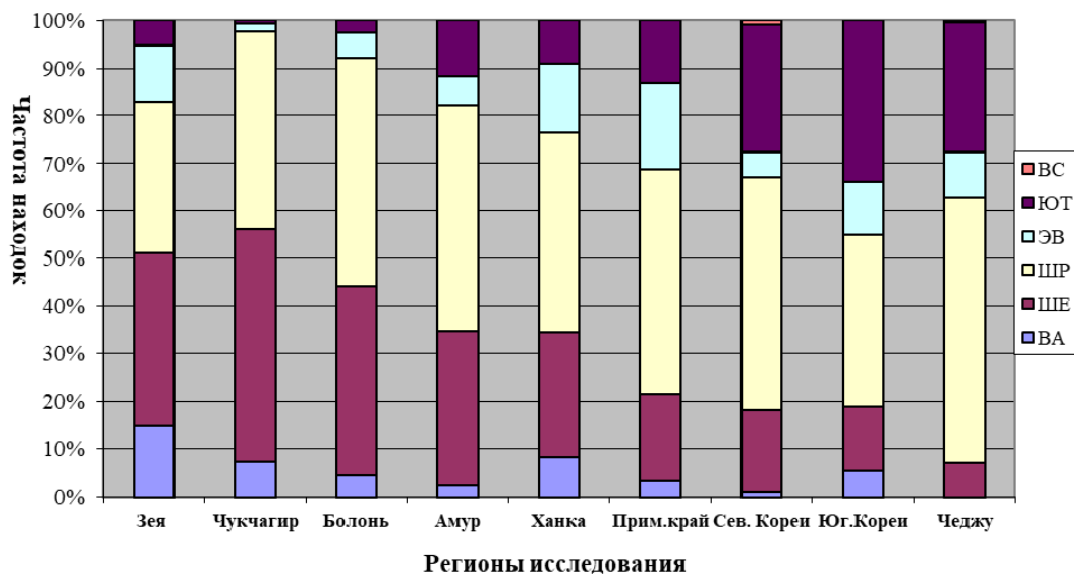


Рис. 64. Доля таксонов, относящихся к различным фаунистическим комплексам (по общему числу находок) в каждом регионе: ШЕ – Широко распространённый евроазиатский фаунистический комплекс; ШР – Неревизованные широко распространённые виды; ЭВ – Эндемичный восточноазиатский фаунистический комплекс; ВА – Восточноазиатский-американский фаунистический комплекс; ЮТ – Южный тропический комплекс; ВС – Вселенец.

Тенденция к увеличению частоты присутствия ЮТ комплекса и уменьшению ШЕ комплекса может быть прослежена и для общего числа находок представителей каждого фаунистического комплекса в каждом регионе (Рис. 59). Данная тенденция даже более ярко выражена, чем для числа таксонов. Действительно, представители ЮТ в более северных регионах встречаются с очень малой частотой, а представители ШЕ – крайне обычны. В более южных регионах, наоборот, преобладают представители ЮТ, а представители ШЕ – редки.

Ожидаемо, частота ВС очень низкая, поскольку к нему относятся слишком мало таксонов из общего пула. В регионе “Зейя” наблюдается резкое увеличение частоты встречаемости ВА, где к нему относится более 10% находок, в то время как в остальных регионах она заметно меньше.

Таким образом, фауна ветвистоусых ракообразных “на глаз” отличается в северной и южной части исследованной территории. Однако очевидно, что наши предварительные заключения должны быть подкреплены результатами аккуратного статистического анализа. Для достоверных выводов о связи встречаемости фаунистических комплексов в регионах с их географическим положением, нами проведён регрессионный анализ, где в

качестве зависимой переменной была использована встречаемость комплекса в облаке точек в зависимости от его широты, долготы и их сочетания.

На Рис. 65 показана зависимость встречаемости представителей ЮТ, ШЕ и ЭВ комплексов (прочие комплексы не были включены в анализ) от средней широты региона сбора проб, убедительно подтверждающая выявленную выше тенденцию к снижению доли ЮТ, увеличению доли ШЕ и неизменности доли ЮТ при увеличении широты (то есть при движении с юга на север).

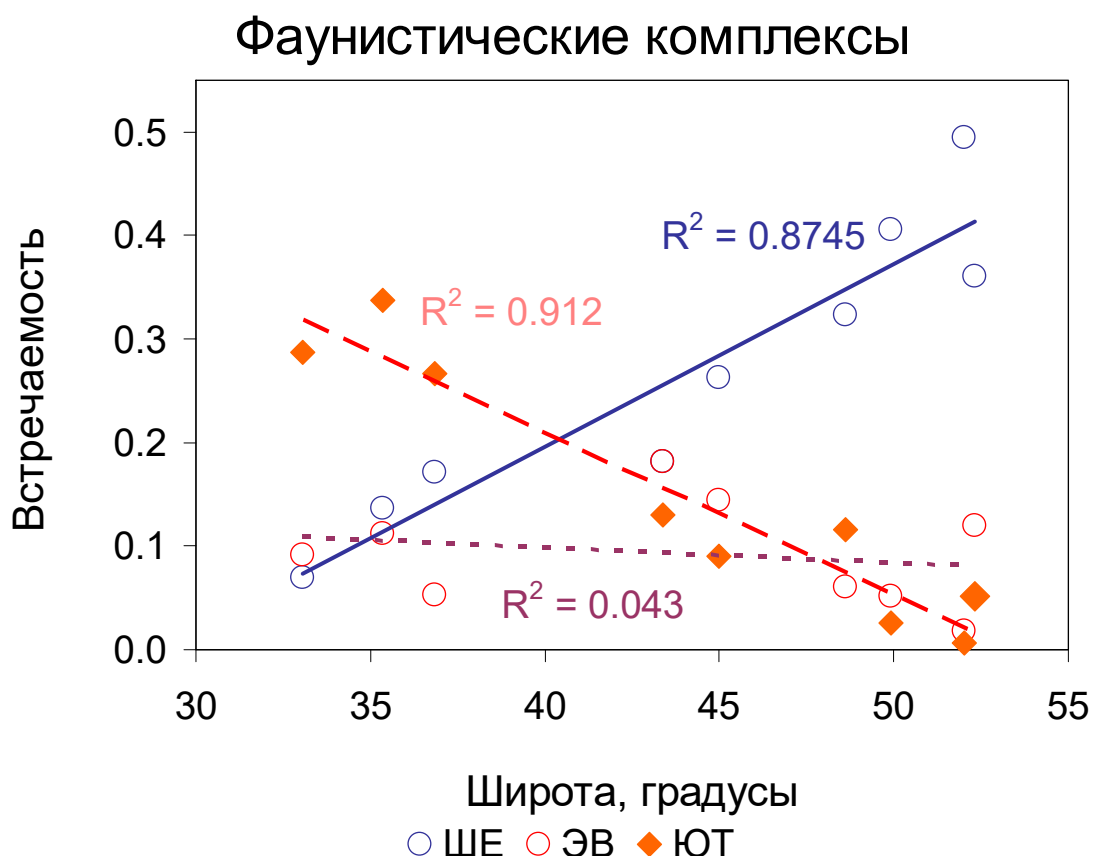


Рис. 65. Зависимости доли представителей фаунистического комплекса в каждом из девяти регионов взятия проб от географической широты региона.

Однако, поскольку наши облака точек располагаются по диагонали, а не строго по широте, то перед нами встала необходимость строго доказать, что именно широта, а не долгота влияет на географическую изменчивость. Результаты регрессионного анализа для полной модели (влияние долготы и широты на совокупность всех зависимых переменных, т.е. на встречаемость представителей всех трех фаунистических комплексов) (Таблица 7) показывают, что состав фаунистических комплексов зависит от широты, но не от долготы. При этом широта оказывает значимое влияние на долю представителей ШЕ и ЮТ, но не

ЭВ: встречаемость ШЕ с широтой увеличивается, а встречаемость ЮТ наоборот уменьшается (Таблица 8).

Таблица 7. Полная модель влияния широты и долготы на долю эндемичного восточноазиатского (ЭВ), широко распространенного евроазиатского (ШЕ) и южного теплолюбивого (ЮТ) комплексов в отдельных регионах. Жирным шрифтом показаны значимые эффекты.

Эффект	Wilks lambda	$F_{4,3}$	p	Размер эффекта
Долгота	0.43	1.00	0.5	0.57
Широта	0.07	9.77	0.046	0.93

Таблица 8. Влияние широты и долготы на обилие видов, а также встречаемость эндемичного восточноазиатского (ЭВ), широко распространённого евроазиатского (ШЕ) и южного теплолюбивого (ЮТ) комплексов по отдельности. Жирным шрифтом показаны значимые эффекты.

Эффект	Среднее число видов ($F_{1,6}, p$)	ШЕ	ЭВ	ЮТ
Долгота	1.6, 0.3	1.0, 0.4	0.5, 0.5	0.9, 0.4
Широта	12.8, 0.01	18.0, 0.005	0.01, 0.9	28.3, 0.002

Кластерный анализ таксоценозов

Кластерный анализ является эффективным методом определения сходства между сообществами по бинарным данным о присутствии отдельных видов. Результаты кластеризации исследованных нами таксоценозов приведены на Рис. 66. Весь пул таксоценозов распадается на два больших (А, В) и три малых (С, D, E) кластера (Рис. 67). Таксоценозы наиболее обширного кластера А распространены преимущественно в более северных районах и полностью отсутствуют на юге Корейского полуострова (к

сожалению, все пробы с острова Чеджу были бедны видами и не попали в наш анализ). Наоборот, таксоценозы кластера В по большей части встречаются в Корее и редки на юге Дальнего Востока. Наконец, таксоценозы из кластеров С, D и E встречаются в единственном облаке точек, в бассейне озера Ханка (Рис. 68), где при этом встречаются и таксоценозы типов А и В. Таким образом, разнообразие таксоценозов в бассейне озера Ханка, превосходит суммарное разнообразие таксоценозов всех остальных водоёмов. Несомненно, это связано с большим разнообразием экологических ниш в бассейне этого самого крупного водного объекта на исследованной территории.

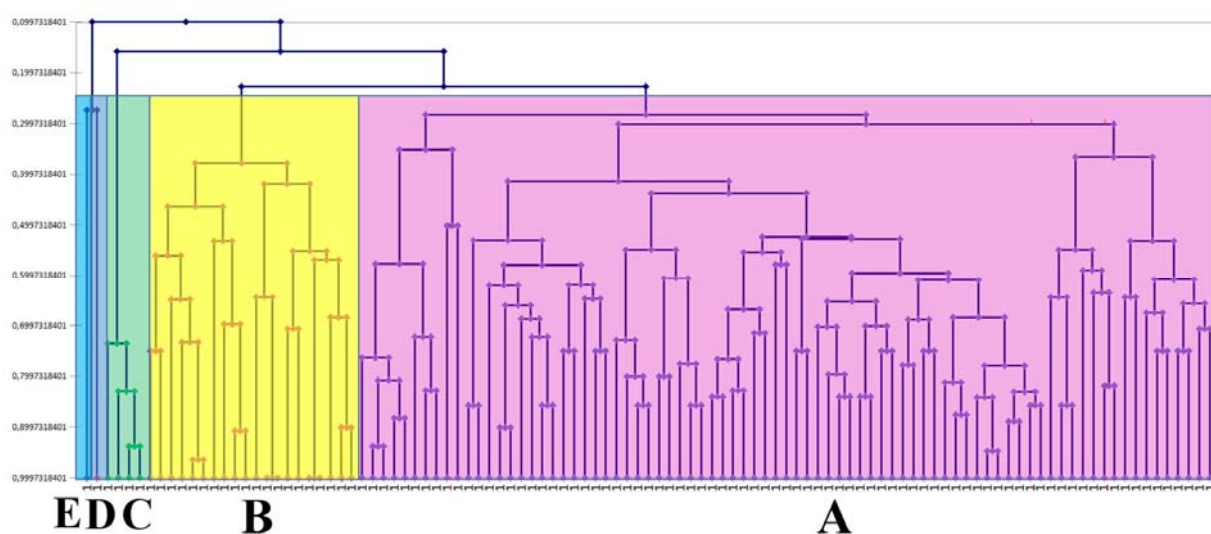


Рис. 66. Кластеры сообществ юга Дальнего Востока РФ и Кореи.

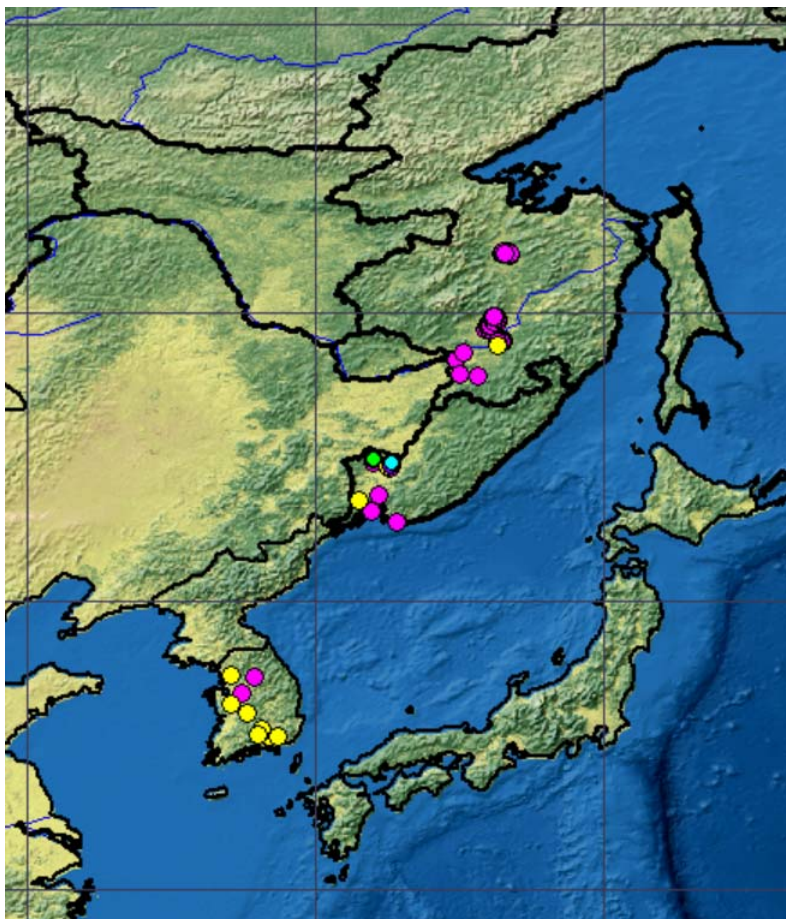


Рис. 67. Положение водоёмов, в которых выявлены таксоценозы, относящиеся к пяти основным кластерам.

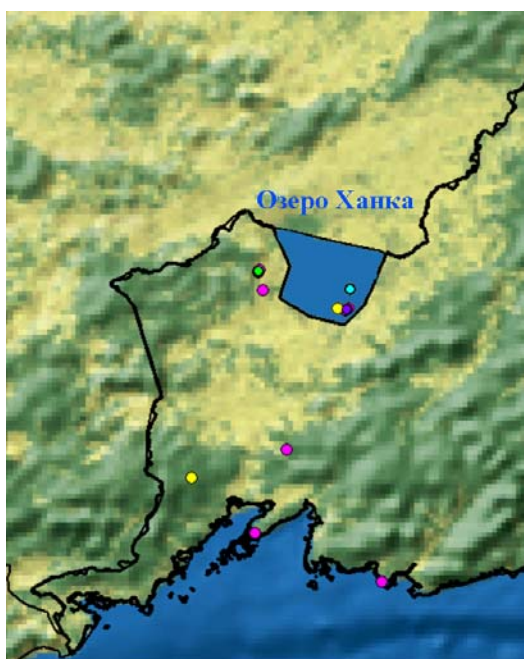


Рис. 68. Расположение проб, в которых найдены таксоценозы, относящиеся к разным кластерам, в регионе отбора проб “Ханка”.

Как было описано выше, два основных кластера имеют явное “северное” и “южное” распространение в регионе. Чтобы понять, какие виды являются преобладающими (по встречаемости) в таксоценозах типа А и В, мы повторили анализ доминирования по простой схеме, уже описанной выше, но уже исключительно для проб с таксоценозами типа А и В (Рис. 70–71). В таксоценозах кластера А преобладают виды в основном из числа широко распространённых палеарктических видов. В таксоценозах кластера В преобладают теплолюбивые виды. В изученном регионе при движении с севера на юг происходит не только смена видов бореального генезиса (ШЕ) на виды тропического-субтропического генезиса (ЮТ), но и смена таксоценозов бореального типа на таковые тропического-субтропического типа. Это хорошо согласуется и с нашими данными по структуре преобладания по встречаемости: по мере движения на юг происходит переход от бореальной ситуации с ярко выраженными видами-доминантами, встречающимися в большинстве водоемов, к характерной для тропиков ситуации, когда таковых выделить не удастся. Таким образом, нами выявлен явный широтный градиент как в фауне, так и структуре таксоценозов кладоцер юга Дальнего Востока и Кореи.

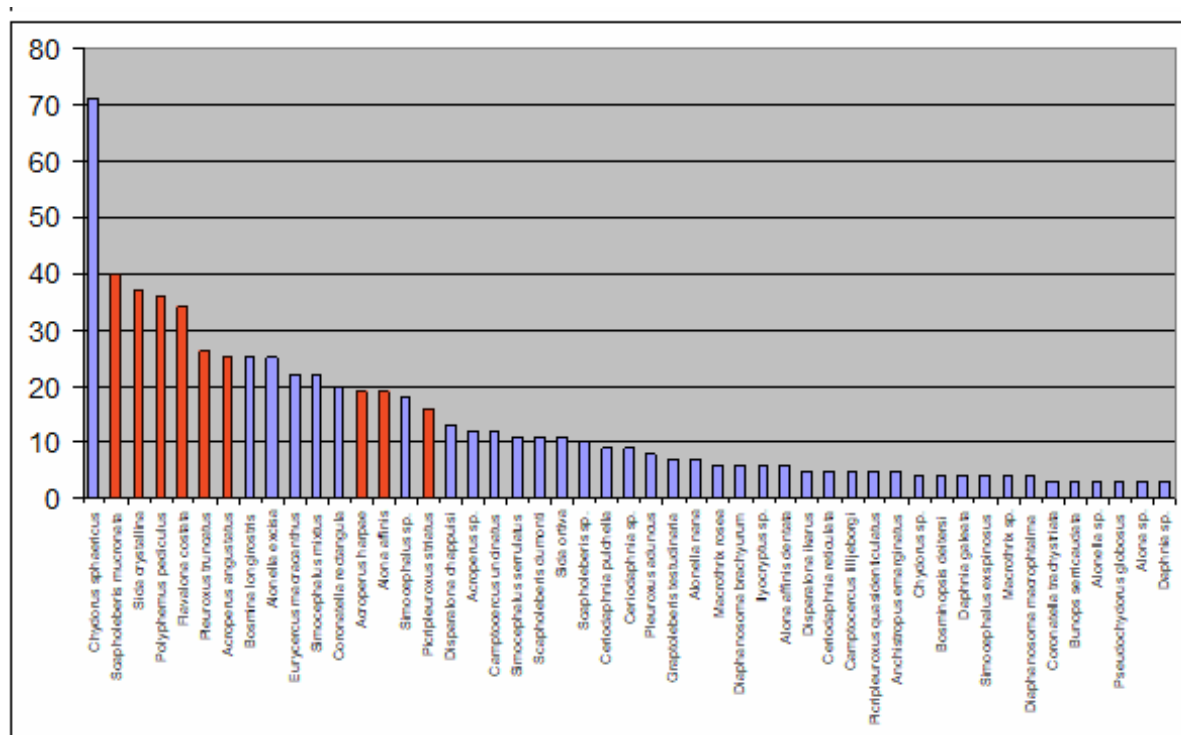


Рис. 70. Частота встречаемости различных таксонов в таксоценозах кластера А. Для удобства восприятия из диаграммы удалены таксоны, встреченные два и менее раз. Красным цветом на диаграмме обозначены таксоны ШЕ.

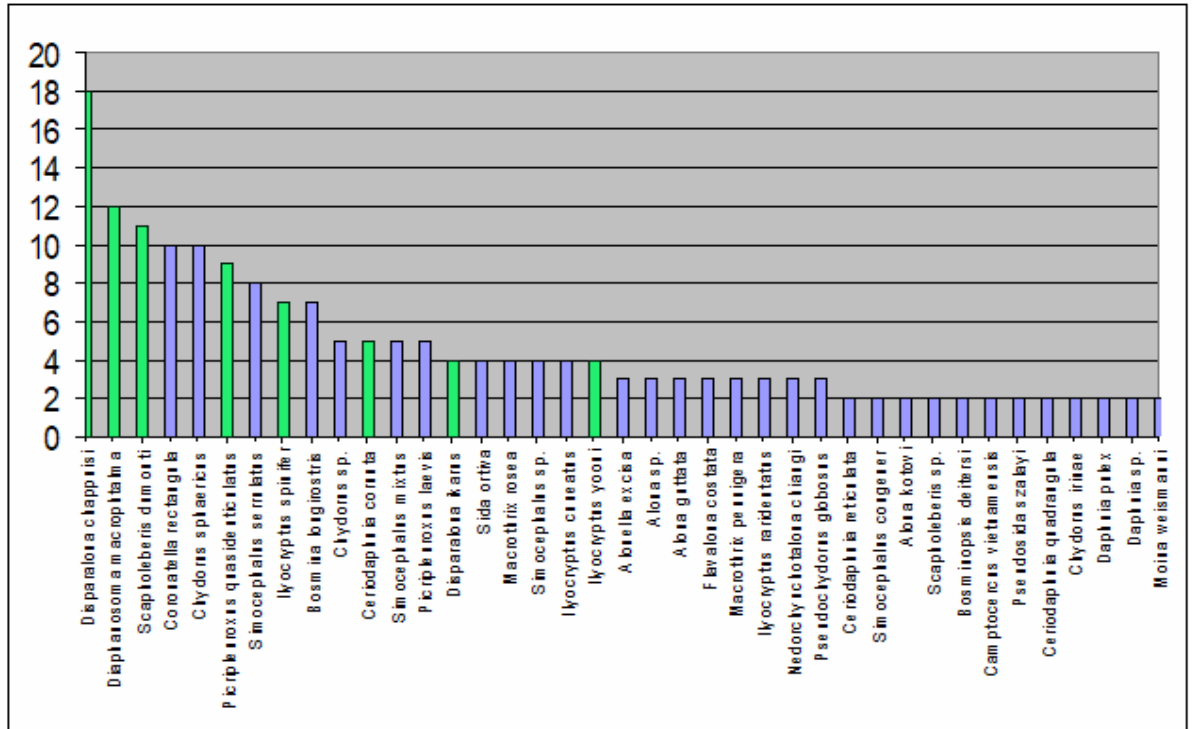


Рис. 71. Частота встречаемости таксонов в таксоценозах кластера В. Для удобства восприятия из диаграммы удалены таксоны, встреченные только один раз. Зеленым цветом отмечены таксоны ЮТ.

ГЛАВА 6. ЭНДЕМИЗМ ФАУНЫ РЕГИОНА

Дальний Восток как особая зона эндемизма на примере группы видов *Daphnia curvirostris*

Одним из следствий применения Н.М. Коровчинским теории “оттеснённых реликтов” к биогеографии пресноводных беспозвоночных, в частности кладоцер, является предположение о существовании зоны (зон?) эндемизма в субтропиках и прилегающих к ним регионах умеренных широт обоих полушарий планеты. Данное предположение подтверждается наличием таких зон в Южной Австралии (Smirnov, Timms, 1983; Смирнов, 1989) и Южной Африке (Smirnov, 2008; Van Damme et al., 2013). На западе Евразии довольно хорошо известна Средиземноморская зона эндемизма (Alonso, 1985, 1991, 1996), относительно хорошо изученная, поскольку большая её часть находится в Европе – регионе, в котором зародилась биологическая наука, и где были начаты исследования кладоцер.

Относительно недавно обнаружено, что на Дальнем Востоке также обитает много эндемичных видов микроскопических ракообразных, в первую очередь кладоцер. Данное заключение по кладоцерам хорошо согласуется с предыдущими выводами советских ихтиологов, придававших большое внимание эндемизму рыб в бассейне реки Амур (Никольский, 1956; Берг, 1962). В прошлом Дальневосточный регион РФ рассматривался как место большой концентрации эндемиков других беспозвоночных (Старобогатов, 1970). Однако до нашего исследования были относительно хорошо изучены только ветвистоусые ракообразные двух регионов: бассейна р. Зея (Котов и др., 2011а-в) и южной части Южной Кореи (Kotov et al., 2013; Jeong et al., 2014), в то время как прочие регионы были изучены слабо, в частности уровень определения таксонов не сильно отличался от уровня прошлого века. Имелось некоторое количество работ с констатацией эндемичности того или иного вида в регионе (Kotov et al., 2006а-б; Korovchinsky, Sheveleva, 2009; Jeong et al., 2012, 2013, 2017; Korovchinsky, Dubovskaya, 2014), но единая картина их распространения оставалась неизвестной.

К настоящему моменту можно было только заключить, что данные виды не встречаются сильно севернее изученного района: в Центральной Якутии (Котов и др., 2013), сильно западнее: в западной и центральной Монголии (Alonso, 2010; Alonso et al., 2019), и сильно южнее: в тропическом Китае и Юго-Восточной Азии (Sinev, Korovchinsky, 2013; Sinev et al., 2015; Sinev, 2016).

К сожалению, протяжённость зоны кладоцерного эндемизма неизвестна (при этом существует высокая вероятность, что она совпадает с протяжённостью зоны эндемизма у

всех пресноводных беспозвоночных). К настоящему мы можем подтвердить, что эта зона эндемизма не север простирается как минимум до верховьев Амура, на запад как минимум до бассейна Зеи, и на юг как минимум до острова Чеджу и юга Японского архипелага. При этом имеются сложности в понимании эволюции кладоцер этого региона, в частности, вследствие сложной геологической истории. Острова, которые сейчас отделены от континента (например Японский архипелаг), неоднократно соединялись и разъединялись с материком, другие поднимались в результате вулканической деятельности (остров Чеджу), но при этом территория, на которой они расположены, когда-то тоже была частью единой суши, объединявшей современные континентальные области, район современного Жёлтого моря и Японскую Арку. Примечательно то, что Дальний Восток давно не подвергался сплошному оледенению. Он был рефугиумом для пресноводной фауны в период массовой аридизации прочих территорий и массового вымирания множества видов в Евразии.

Разобраться в истории формирования зоны кладоцерного эндемизма было целью работ по изучению группы видов *Daphnia curvirostris*.

Генетическими методами была показана чёткая дифференциация между евроазиатскими и дальневосточными группами популяций *D. curvirostris*. Более того, на основании анализа последовательностей отдельных генов и реконструированной мультилокусной филогении было продемонстрировано существование многочисленных независимых филогенетических линий *D. curvirostris*, в том числе формирующих ранее не описанные виды (Рис. 72, 73).

По результатам анализа можно выделить несколько групп видов в пределах комплекса *D. curvirostris* s. lat.:

(1) Группа видов *D. curvirostris*, находки которой на карте отмечены красными значками, включает суб-кладу “А” (*D. curvirostris* s.str.), широко распространённую в Северной Палеарктике от Европы до Якутии; суб-кладу “В”, найденную в Якутии, Хабаровском крае, Приморье и на Сахалине; суб-кладу “С”, найденную на Аляске, в Канаде и на Чукотке.

(2) *D. hrbaceki*, находки которой на карте помечены черным кружком, с единственной суб-кладой “D”, найдена в единственном водоеме Центральной Европы.

(3) *D. tanakai*, находки которой на карте помечены фиолетовыми кружками, представлена единственной суб-кладой “Е”, найденной в нескольких озерах Японии.

(4) Группа видов *D. sinevi*, находки которой на карте помечены синими значками, является эндемиком Дальнего Востока, она включает суб-кладу “F” – эндемик Сахалина;

суб-кладу “G”, найденную в единственном водоеме в Приморье, и суб-кладу “H” (*D. sinevi* s.str.) – наиболее широко распространённый вид на Дальнем Востоке РФ.

(5) Ранее неизвестная группа видов, эндемичная для Дальнего Востока, включающая четыре региональные суб-клады: “I” из двух водоёмов Хабаровского Края (*Daphnia* sp. nov. 1), “J” из единственного озера в Японии, “K” из единственного водоёма континентальной Кореи (*Daphnia* sp. nov. 2), и “L”, обычной на острове Чеджу (*Daphnia* sp. nov. 3).

Отметим, что окончательное заключение о независимости данных видов было сделано по результатам нашего морфологического анализа. Мы не вдаёмся глубоко в методику генетического анализа, который проводился не нами. Применение метода “расслабленных молекулярных часов” (“relaxed molecular clock”) (Рис. 74) для оценки приблизительного времени расхождения филогенетических линий приводит к констатации позднемезозойской дифференциации двух основных стволов (группа видов *D. curvirostris* vs. прочих), палеогенового разделения групп видов *D. sinevi* и *D. sp. nov.* И неогеновой дифференциации видов внутри каждой группы.

Как генетические, так и морфологические данные свидетельствуют о глубокой географической подразделённости клад (видов) данного комплекса на Дальнем Востоке. Так, на островах Сахалин, Чеджу, а также в Японии обитают изолированные группы гаплотипов. При этом количество замен, на которое отличаются группы гаплотипов Дальнего Востока, гораздо (в разы) выше, чем таковое между популяциями всей остальной Северной Евразии, что хорошо согласуется с древним возрастом дифференциации всех клад внутри комплекса. Несомненно, мы имеем дело с преплейстоценовой дифференциацией как основных клад, так и отдельных видов (суб-клад). Данный комплекс видов является замечательным примером древнего аллопатрического видообразования, в том числе, вследствие географической изоляции в течение длительного времени.

При этом сценарий формирования группы видов *D. curvirostris* по времени эволюционных процессов хорошо укладывается в представления об “оттеснённых реликтах” в версии Н.М. Коровчинского (2006). Согласно палеобиоценотическим исследованиям считается, что в период с начала Мезозоя и до примерно середины третичного периода на всей Земле существовал в целом достаточно тёплый климат без выраженной зональности, в связи с чем и распространение различных обитателей континентальных водоёмов по планете было относительно равномерным. В конце палеоцена начала формироваться климатическая зональность.

Это вызвало масштабные изменения фауны и флоры.

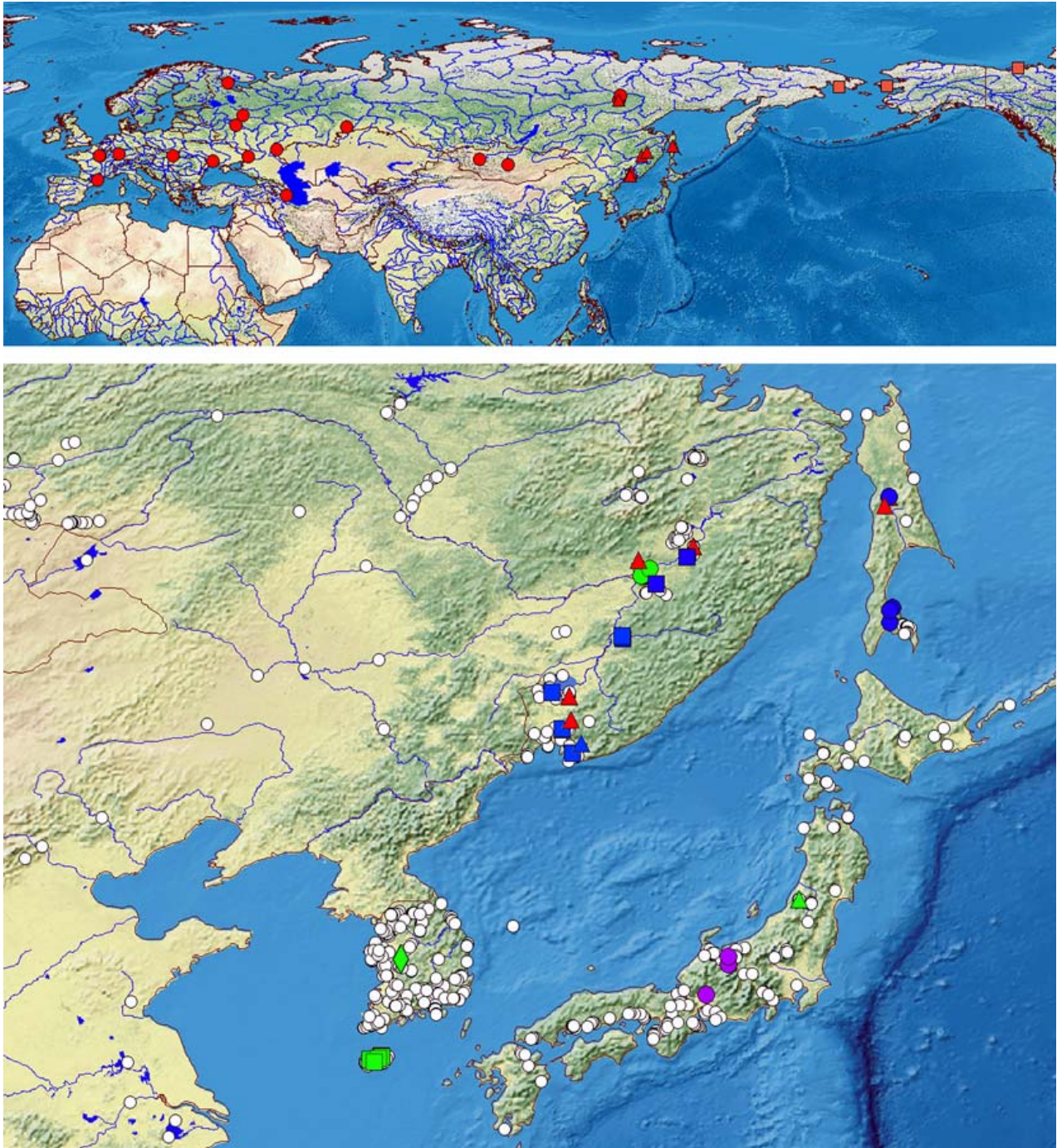


Рис. 72. Распространение филогрупп (= видов) комплекса *Daphnia curvirostris* в Голарктике. Верхний рисунок: популяции группы видов *Daphnia curvirostris* (суб-клады А-С). Нижний рисунок: распространение видов на Дальнем Востоке. Значки те же, что и на рис. Б. Белые кружки – места обитания, из которых были изучены пробы, в которых обнаружены какие-либо виды рода *Daphnia*. Визуализация проведена в программе DIVA-GIS7.5.0 (<https://www.diva-gis.org>) с использованием GIS-слоёв в свободном доступе с сайта <http://www.natureearthdata.com> (по: Kotov et al., 2020).

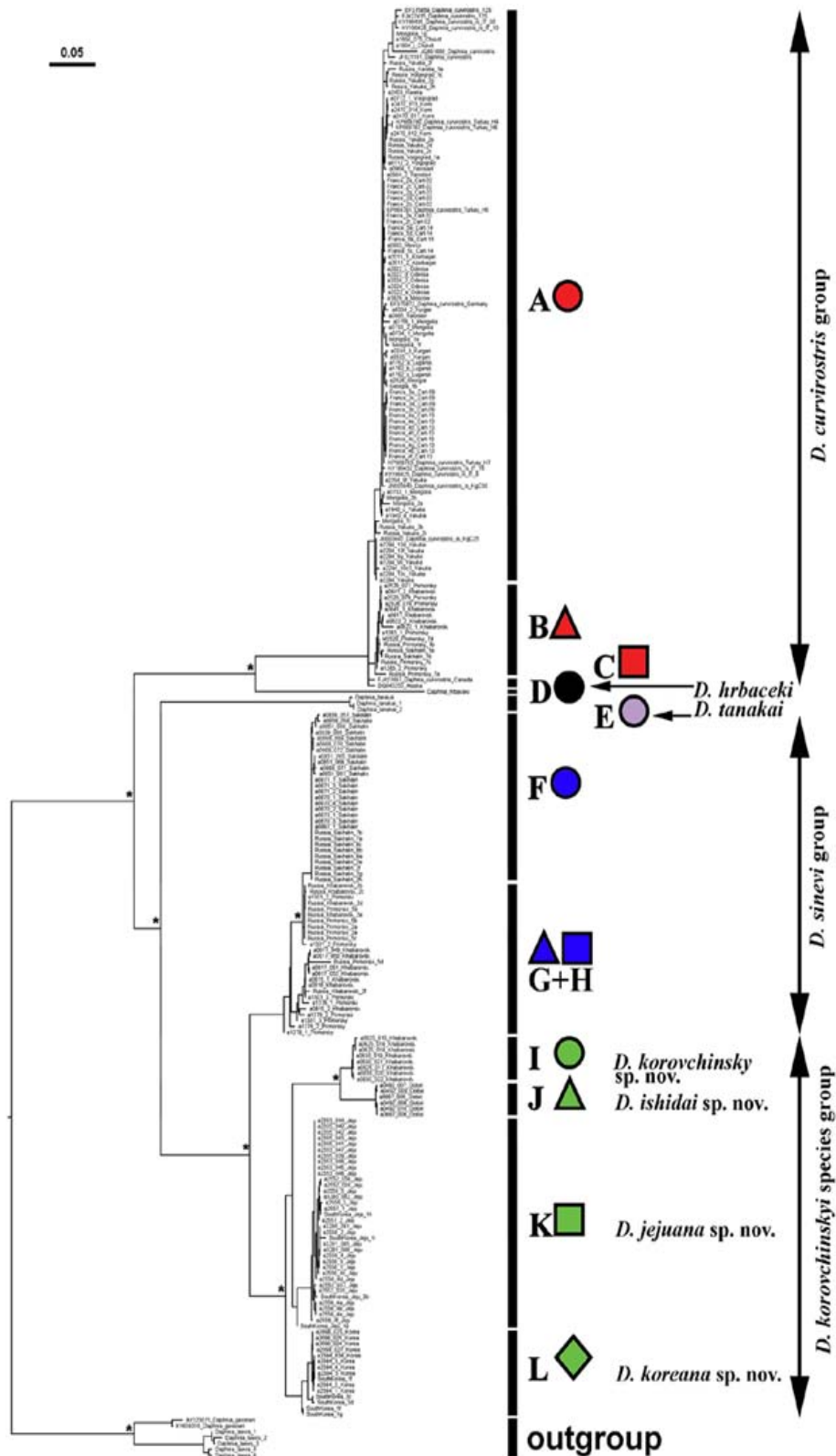


Рис. 73. Филогенетическое дерево, реконструированное методом максимального правдоподобия, по последовательностям митохондриальных генов COI, 12S и ND2 и ядерного гена HSP90 с использованием алгоритма W-IQ-TREE, ветви с поддержкой более 0.75 помечены звёздочками (по: Kotov et al., 2020).

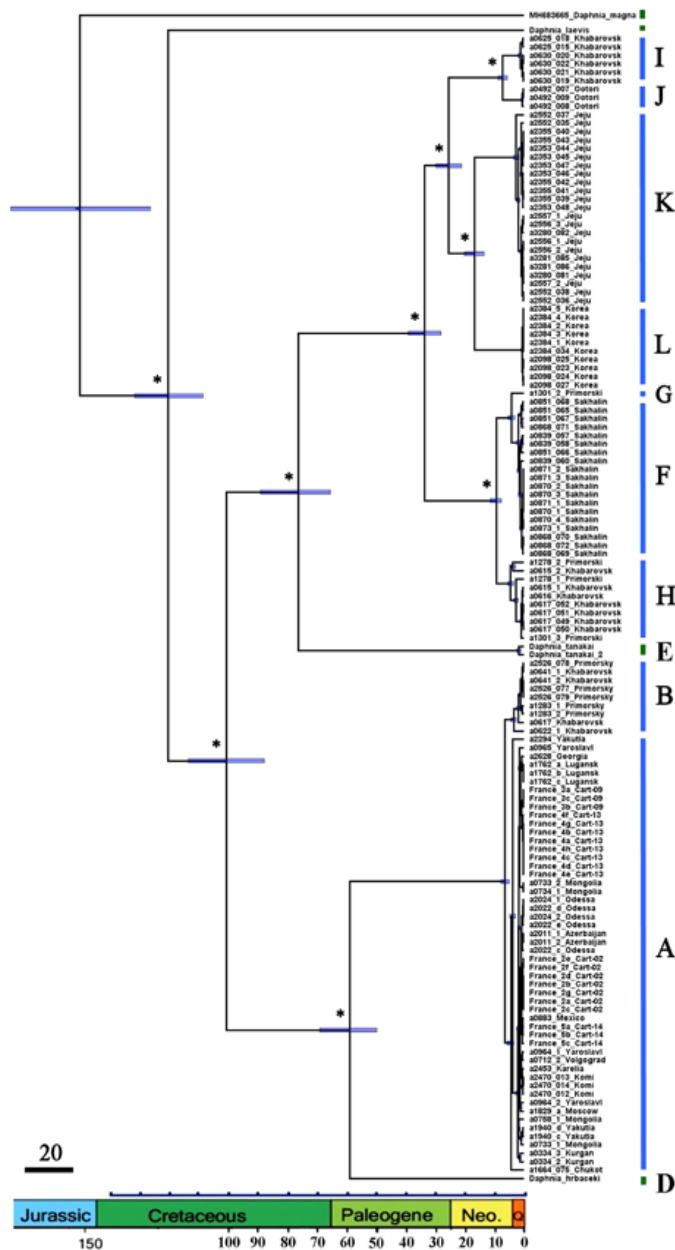


Рис. 74. Филогенетический анализ последовательностей митохондриальных генов с использованием подхода “расслабленных молекулярных часов” и калибровкой по ископаемым находкам *Daphnia* (Kotov, Taylor, 2011). Синие линии показывают 95% -ые интервалы вероятности оценки. Шкала в миллионах лет. Ветви, с поддержкой более 0.95 помечены звездочкой (по: Kotov et al., 2020).

В новых климатических условиях происходили коренные изменения ареалов различных таксонов и их вымирание, что, безусловно, касалось и кладоцер. У многих

видов произошло сужение ареалов обитания до субтропиков и прилегающих районов умеренной зоны, где в настоящее время обитает значительное число эндемичных видов (тепло-умеренные и субтропические области разных континентов). В дальнейшем в этих зонах кладоцеры не подвергались сильному влиянию плейстоценовых оледенений – в целом эти районы были мало затронуты горообразованием и изменениями климата (Коровчинский, 2004). В настоящее время именно на данных территориях существуют зоны эндемизма кладоцер.

Нами найдено, что дальневосточная зона эндемизма представляет собой крайне сложную систему, она содержит в своем составе несколько под-зон, для которых нужно проводить новые исследования, комбинирующие морфологические и генетические методы, в результате которых можно не только найти новые для науки виды, но и уточнить географическую приуроченность каждого таксона в масштабах мировой фауны.

Принимая во внимание наши результаты по комплексу видов *D. curvirostris* с Дальнего Востока, мы можем говорить о внутренней структурированности этой зоны эндемизма. Действительно, таковыми зонами являются:

- (1) континентальная часть Дальнего Востока, в которой встречаются *Daphnia sinevi* Kotov, Ishida et Taylor, 2006 и *Daphnia* sp. nov. 1;
- (2) Сахалин с неописанным видом из группы *Daphnia sinevi*;
- (3) Япония, в которой встречается *D. tanakai* Ishida, Kotov, Taylor, 2006 и *D.* sp. nov. 4;
- (4) континентальная Южная Корея – *D.* sp. nov. 2 и
- (5) остров Чеджу, с *D.* sp. nov. 3 соответственно.

Скорее всего, в каждой из этих зон происходила независимая эволюция не только в пределах группы видов *D. curvirostris*, но и в пределах прочих групп видов и таксонов кладоцер и других пресноводных беспозвоночных.

Сравнение зон эндемизма на Дальнем Востоке и в Средиземноморье

В нашей работе мы уделяем особое внимание специфичности дальневосточного фаунистического комплекса, в состав которого входят эндемики, распространённые только на этой территории. В Евразии отмечены две крупные зоны эндемизма кладоцер, которые попадают в средиземноморскую и восточноазиатскую зоны (области) на многих схемах зоогеографического районирования. О существовании первой зоны в Средиземноморье было известно уже давно (Alonso, 1996), она включает Пиренейский, и Апеннинский и Балканский полуострова, многочисленные крупные (Сицилия, Сардиния, Корсика, Крит, Кипр) и мелкие острова, а также север Африки. Вторая зона эндемизма –

Дальний Восток: Северо-Восточный и Восточный Китай, Япония, Корея (включая остров Чеджу, на котором в последнее время было описано много эндемиков) и юг Дальнего Востока России.

Интересно сравнить эти зоны по составу эндемиков, поскольку они находятся на одном материке и приблизительно на одной широте. Предположительно, в обеих зонах происходили сходные эволюционные процессы. Эндемичные кладоцеры, по всей видимости, являются реликтами третичного времени – остатками прошлых фаун. Однако некоторые виды могли дифференцироваться и относительно недавно.

В целом, в обоих регионах найдено 45 эндемичных видов ветвистоусых ракообразных, из них 23 – на Дальнем Востоке и 22 – в Средиземноморье.

Отметим, что среди эндемиков каждой зоны разные таксоны распределены неравномерно, среди них можно указать специфичные таксоны той или иной подзоны. Так, среди средиземноморских эндемиков имеются испанские и балканские, которые, соответственно, встречаются только в Испании и на Балканах (Таблица 9). Аналогична ситуация и на Дальнем Востоке, где имеются эндемики российского Приморья, Японии, континентальной Кореи и острова Чеджу (Таблица 10). Отметим, что Дальний Восток России более богат отрядами, поскольку только там встречаются представители отряда Harporoda (*Leptodora richardi* Korovchinsky, 2009). С другой стороны, представители отрядов Anomopoda и Stenopoda в двух зонах эндемизма были обнаружены в идентичных пропорциях: в Средиземноморье отряд Anomopoda представлен 21, и отряд Stenopoda 1 видовым таксоном, а на Дальнем Востоке их 20 и 3 соответственно.

В Средиземноморье среди эндемиков абсолютно не представлены семейства Macrothricidae, Bosminidae, Pycnocryptidae, Moinidae, Ophryoxidae, Leptodoridae. Таким образом, фауна эндемиков Дальнего Востока гораздо разнообразнее, если рассматривать её на уровне семейств: на Дальнем Востоке эндемики относятся к 9 семействам, в то время как в Средиземноморье – только к трём. При этом эндемичных представителей семейства Chydoridae в Средиземноморье в два раза больше (18 против 9).

Отличия наблюдаются, если рассматривать родовое разнообразие эндемиков: на Дальнем Востоке 15 родов, а в Средиземноморье только 11. Общность фауны эндемичных родов крайне мала, одновременно в обеих зонах встречаются эндемики только четырех родов: *Diaphanosoma*, *Daphnia*, *Chydorus* и *Pleuroxus*. В обеих зонах присутствуют эндемичные роды: в Средиземноморье это род *Brancelia* Van Damme, Sinev, 2011, относящийся к эндемикам Балкан, представители которого встречаются в пещерных водах, а также род *Estatheroporus* Alonso, 1990 с единственным представителем *Estatheroporus gauthieri* Alonso, 1990, обитающим в нескольких водоёмах Западной

Испании и на острове Сардиния. На Дальнем Востоке встречаются два эндемичных рода: *Korealona* Jeong et al., 2017 из подземных вод Южной Кореи и *Nedorhynchotalona* Kotov, Sinev, 2011, последний род встречается на Дальнем Востоке РФ и в Южной Корее.

Для сравнения качественного состава эндемиков разных зон мы выделили три группы по широте их ареалов:

(1) Локальные эндемики, обитающие лишь в одном или нескольких водоемах, такие как *Daphnia* n.sp., встреченная лишь в двух лужах в Хабаровском крае;

(2) Узкие эндемики, обитающие на определённой ограниченной территории внутри зоны, как, например, *Daphnia hispanica* – эндемик Пиренейского полуострова,

(3) относительно широко распространённые эндемики, встреченные широко или повсеместно в той или иной зоне эндемизма.

Обе зоны весьма сходны по числу относительно широко распространенных видов – их 7 в Средиземноморье и 6 на Дальнем Востоке. Узкие эндемики чаще встречаются на Дальнем Востоке – 12 видов против 7 видов в Средиземноморье. По числу локальных эндемиков, наоборот, лидирует Средиземноморье с 8 видами, против 5 на Дальнем Востоке.

Эндемичные кладоцеры Дальнего Востока обитают в различных водоёмах, большинство из них можно встретить в озерах и реках, как на Дальнем Востоке РФ, так и в Корее. Среди них *Leptodora richardi*, *Ilyocryptus yooni*, *Disparalona ikarus* встречаются на Дальнем Востоке РФ, в Корее и Японии. На Дальнем Востоке одним из мест массового присутствия эндемиков является озеро Ханка. Здесь же имеются и те виды, которые встречаются только во временных водоёмах, например *Daphnia sinevi*, обитающие в многочисленных лужах Приморского и Хабаровского краёв, и *Daphnia korovchinskyi*, встреченная лишь в двух лужах Хабаровского края.

Эндемичными Кореи мы считаем те виды, которые к настоящему времени встречены только там, однако имеется возможность встретить их в дальнейшем и в российской части Дальнего Востока (исключением можно считать обитателей подземных вод представителей рода *Korealona* Jeong et al., 2017). Что касается эндемиков Японии и острова Чеджу, то присутствие этих видов в континентальной части Дальнего Востока РФ представляется маловероятным.

Эндемичные виды Японии встречаются только на отдельных островах. Так *Daphnia tanakai*, *Diaphanosoma kizakiensis* и *Diaphanosoma orientalis* обитают на острове Хонсю, а *Ilyocryptus uenoi* на острове Хоккайдо.

В Средиземноморье, также как и на Дальнем Востоке, можно выделить несколько групп эндемиков:

(1) Эндемики Средиземноморья *Alona nuragica*, *Alona orellanai*, *Daphnia chevreuxi*, *Daphnia mediterranea*, *Ephemeroporus phintonicus*, *Estatheroporus gauthieri*, *Pleuroxus letourneuxi*, *Ovalona azorica*. Почти все виды имеют крайне широкое распространение от Пиренейского полуострова до Италии, Турции и северной части Африки.

(2) Эндемики Испании, *Ovalona anastasia*, *Alona orellanai*, *Alona salina*, *Chydorus pizzari*, *Daphnia hispanica*, *Ephemeroporus epiaphantoi*, *Ephemeroporus margalefi*, *Leydigia iberica*, *Leydigia korovchinskyi*. Многих из них считают эндемиками Пиренейского полуострова, большинство встречены только в одном или нескольких местообитаниях.

(3) Эндемики Балкан – обитатели подземных вод *Brancelia hercegovinae*, *Brancelia sketi*, *Brancelia stochi*, древних озёр Дойран (Dojran) и Преспа (Prespa) (*Diaphanosoma macedonicum*), озера Охрид (*Phreatalona smirnovi*, *Alona begoinae*).

В итоге, можно проследить много параллелей между фаунами эндемичных кладоцер Средиземноморья и Дальнего Востока. Их состав на Дальнем Востоке, по сравнению со Средиземноморьем, оказывается значительно разнообразнее на уровне отрядов и семейств, но при этом наблюдается сходство на родовом уровне.

Таблица 9. Виды эндемичных ветвистоусых ракообразных, обитающих в Средиземноморье: БЭ – Эндемики Балкан; ИЭ – Эндемики Испании; СЭ – Эндемики Средиземноморья. Тип обитания: У – Узкий; Л – Локальный; Р – Распространенный.

Эндемики Средиземноморья	Тип Эндемика	Тип обитания
<i>Alona begoniae</i> Sinev, Lopez-Blanco, 2018	БЭ	Л
<i>A. nuragica</i> Margaritora, 1971	СЭ	Р
<i>A. orellanai</i> Alonso, 1996	ИЭ	У
<i>A. salina</i> Alonso, 1996	ИЭ	У
<i>Brancelia hercegovinae</i> Van Damme, Sinev, 2011	БЭ	У
<i>B. sketi</i> Van Damme, Sinev, 2011	БЭ	Л
<i>B. stochi</i> Van Damme, Sinev, 2011	БЭ	Л
<i>Chydorus pizzari</i> Alonso, 1988	ИЭ	У
<i>Daphnia chevreuxi</i> Richard, 1896	СЭ	Р
<i>D. hispanica</i> Glagolev, Alonso, 1990	ИЭ	Л
<i>D. mediterranea</i> Alonso, 1985	СЭ	Р
<i>Diaphanosoma macedonicum</i> Fischer, 1850	БЭ	Л
<i>Ephemeroporus epiaphantoi</i> Alonso, 1987	ИЭ	Л

<i>E. margalefi</i> Alonso, 1987	ИЭ	У
<i>E. phintonicus</i> Frey, 1982	СЭ	Р
<i>Estatheroporus gauthieri</i> Alonso, 1990	СЭ	У
<i>Leydigia iberica</i> Kotov, Alonso, 2010	ИЭ	Л
<i>L. korovchinskyi</i> Kotov, Alonso, 2010	ИЭ	Л
<i>Ovalona anastasia</i> Sinev et al., 2012	ИЭ	Р
<i>O. azorica</i> Van Damme, Dumont, 2008	СЭ?	Р
<i>Phreatalona smirnovi</i> Van Damme, Brancelj et Dumont, 2009	БЭ	Л
<i>Pleuroxus letourneuxi</i> Baird, 1843	СЭ	Р

Таблица 10. Виды эндемичных ветвистоусых ракообразных, обитающих на Дальнем Востоке: ДВЭ - Эндемики Дальнего Востока; КЭ – Эндемики Корейского полуострова; ЧЭ – Эндемики острова Чеджу; ЯЭ – Эндемики Японии. Тип обитания: У – Узкий; Л – Локальный; Р – Распространённый.

Эндемики Дальнего Востока	Тип Эндемика	Тип обитания
<i>Bosmina fatalis</i> Burckhardt, 1924	ДВЭ	У
<i>Chydorus irinae</i> Smirnov, Sheveleva, 2010	ДВЭ	Р
<i>Coronatella trachystriata</i> Dybowski, Grochowski, 1894	ДВЭ	Р
<i>Daphnia jejuana</i> n. sp.	ЧЭ	У
<i>D. koreana</i> n. sp.	КЭ	Л
<i>D. korovchinskyi</i> n. sp.	ДВЭ	Л
<i>D. sinevi</i> Kotov, Ishida et Taylor, 2006	ДВЭ	У
<i>D. tanakai</i> Ishida, Kotov et Taylor, 2006	ЯЭ	У
<i>Diaphanosoma chankensis</i> Ueno, 1939	ДВЭ	У
<i>D. kizakiensis</i> Korovchinsky, Tanaka, 2012	ЯЭ	Л
<i>D. orientalis</i> Korovchinsky, 1986	ЯЭ	У
<i>Disparalona ikarus</i> Kotov, Sinev, 2011	ДВЭ	Р
<i>Ilyocryptus uenoi</i> Kotov, Tanaka, 2004	ЯЭ	У
<i>I. yooni</i> Jeong, Kotov, Lee, 2012	ДВЭ	Р
<i>Korealona choi</i> Jeong, Sinev, Brancelj, Chang et Kotov, 2017	КЭ	У
<i>K. karanovici</i> Jeong, Sinev, Brancelj, Chang et Kotov, 2017	КЭ	У

<i>Leptodora richardi</i> Korovchinsky, 2009	ДВЭ	Р
<i>Macrothrix pennigera</i> Shen Chia-Jui, Sung Ta-hsiang et Chen Kou-hsiao, 1961	КЭ	Л
<i>Moina chankensis</i> Uéno, 1939	ДВЭ	Л
<i>Monospilus daedalus</i> Kotov, Sinev, 2011	ДВЭ	У
<i>Nedorhynchotalona chiangi</i> Kotov, Sinev, 2011	ДВЭ	Р
<i>Ophryoxus zini</i> Sars, 1862	ДВЭ	У
<i>Pleuroxus jejuensis</i> Jeong, Kotov et Lee, 2013	ЧЭ	У

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По сравнению с работами предыдущих лет нами была наиболее полно исследована фауна ветвистоусых ракообразных юга Дальнего Востока РФ и Корейского полуострова. Хотя непараметрическая оценка биоразнообразия и указала на явный недостаток во многих выделенных облаках точек, на данный момент наш список кладоцер Дальнего Востока – наиболее полный. Кроме того, мы исследовали фаунистические комплексы, представленные на юге Дальнего Востока. К сожалению, среди выявленных нами таксонов присутствовало немало кладоцер, которых невозможно отнести к какому-либо фаунистическому комплексу в связи тем, что необходимо уточнить их реальную географическую приуроченность. Однако их наличие не помешало нам провести следующий важный этап исследования, а именно проследить изменение фауны кладоцер с бореальной фауны на субтропическую и при движении с севера на юг, а также проследить изменение разнообразия и смену доминантов. Нам удалось выделить сообщества кладоцер представленные на юге Дальнего Востока. Мы выявили два крайне обычных таксоценоза с преимущественно северным и южным распространением, а также три менее обычных таксоценоза из бассейна озера Ханка. Особое внимание было уделено эндемичным видам, обнаруженным в регионе. Нам удалось совместно с коллегами-генетиками, на примере группы видов *Daphnia curvirostris*, описать структуру древней дальневосточной зоны эндемизма у кладоцер. Наше исследование хорошо согласуется с теорией Н.М. Коровчинского об “оттеснённых реликтах” и подтверждает её. Однако исследование юга Дальнего Востока необходимо продолжать. Мы показали, что юг Дальнего Востока представляет собой переходную зону, но нам так и не известны её точные границы, также как и границы зоны эндемизма. Для прояснения этих вопросов нам потребуется сконцентрироваться на сборе проб из всех соседних регионов от Палеарктики до тропиков. Это позволит провести более полное районирование Дальнего Востока по данным видового состава кладоцер.

ВЫВОДЫ

1) Список видов ветвистоусых ракообразных юга Дальнего Востока РФ и Южной Кореи включает 143 таксона, из которых 122 таксона определено до уровня вида. Из них на юге Дальнего Востока РФ найдено 92 валидных вида, в то время как 23 таксона встречается только в Корее, не заходя на территорию РФ.

2) Во всех регионах исследованной территории обитают таксоны, относящиеся к четырём основным фаунистическим комплексам: широко распространённый евроазиатский фаунистический комплекс; эндемичный восточно-азиатский фаунистический комплекс; восточноазиатско-американский (“берингийский”) фаунистический комплекс; южный тропический комплекс.

3) На территории от нижнего течения Амура до корейского острова Чеджу (от 52 до 33° с.ш., длиной около 2500 км. по прямой) наблюдаются ярко выраженные изменения фауны, проявляющиеся в изменении преобладания таксонов по частоте встречаемости от ситуации с 2–3 хорошо выраженными доминантами к таковой без выраженных доминантов.

4) При движении с севера на юг наблюдается уменьшение доли таксонов широко распространённого евроазиатского фаунистического комплекса и увеличение доли представителей южного теплолюбивого комплекса, а также смена таксоценозов бореального типа на таковые субтропического типа.

5) Разнообразие таксоценозов в бассейне озера Ханка превосходит суммарное разнообразие таксоценозов всех остальных водоёмов региона.

6) Доля видов эндемичного дальневосточного комплекса в разных регионах остаётся практически неизменной. Все исследованные регионы лежат в пределах дальневосточной зоны эндемизма ветвистоусых ракообразных, границы которой пока не очерчены.

7) Эндемичный дальневосточный фаунистический комплекс представлен доплейстоценовыми географическими реликтами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акатова, Н.А. Зоопланктон реки Колымы и ее бассейна / Н.А. Акатова // Ученые записки ЛГУ. Серия Биология. – 1949. – Вып. 21. – С. 341–367.
2. Акимов, В.А. Защита населения и территорий Российской Федерации в условиях изменения климата / В.А. Акимов, Р.А. Дурнев, Ю.И. Соколов // Всероссийский научно-исследовательский институт по проблемам гражданской обороны и чрезвычайных ситуаций МЧС России, 2016. – 388 с.
3. Артеменко, Т.В. Условия формирования и эволюция бассейна Амура / Т.В. Артеменко, А.П. Сорокин // География и природные ресурсы. – 2009. Вып. 4. – С. 106–111.
4. Афолина, Е.Ю. Зоопланктон верхнего течения р. Аргунь / Е.Ю. Афолина // Материалы молодежного академического форума «Молодежь и наука Сибири». – Чита: Изд-во ЗабГПУ, 2005. – С. 4–5.
5. Афолина, Е.Ю. Обзор разнообразия коловраток (Rotifera) и низших ракообразных (Cladocera, Calanoida, Cyclopoida, Naupacticoidea) водоемов и водотоков Верхнего Амура / Е.Ю. Афолина // Амурский зоологический журнал. – 2013. Т. 3. – С. 248–255.
6. Афолина, Е.Ю. Видовой состав и количественное распределение планктонных беспозвоночных некоторых притоков верхнего течения реки Онон (Забайкальский край) / Е.Ю. Афолина // Труды Сохондинского заповедника. Исследования в охранной зоне. – 2014. Вып. 6. – С. 4–14.
7. Афолина, Е.Ю. Фауна рыб и планктонных беспозвоночных некоторых притоков верхнего течения реки Онон (Забайкальский край) / Е.Ю. Афолина, А.В. Афонин // Амурский зоологический журнал. – 2015. Т. 2. Вып. 1. – С. 3–13.
8. Афолина, Е.Ю. Зоопланктон реки Онон (Забайкальский край) / Е.Ю. Афолина, М.Ц. Итигилова // Вестник КрасГАУ. – 2010. Вып. 2. – С. 62–68.
9. Афолина, Е.Ю., Итигилова М.Ц. Сезонная и межгодовая динамика зоопланктона реки Онон (Забайкальский край) / Е.Ю. Афолина // Вестник КрасГАУ. – 2010. Вып. 3. – С. 89–93.
10. Афолина, Е.Ю. Состояние зоопланктонного сообщества реки Аргунь/ Е.Ю. Афолина, М.Ц. Итигилова // Охрана биоразнообразия. – 2010. Вып. 14. – С. 62–68.

11. Афолина, Е.Ю. Качественный состав коловраток и низших ракообразных бассейна р. Шилка / Е.Ю. Афолина, М.Ц. Итигилова // Записки ЗО РГО. – 2012. Вып. 131. – С. 40–51.
12. Афолина, Е.Ю. Видовой состав и пространственное распределение коловраток и ракообразных реки Аргунь (в пределах Забайкальского края) / Е.Ю. Афолина, М.Ц. Итигилова // Амурский зоологический журнал. – 2013. Т. 1. – С. 3–12.
13. Афолина, Е.Ю. Летний зоопланктон некоторых водоемов бассейна реки Аргунь / Е.Ю. Афолина, М.Ц. Итигилова // Амурский зоологический журнал. – 2015. – Т. 2. Вып. 3. – С. 206–213.
14. Афолина, Е.Ю. Зоопланктон притоков р. Аргунь при разном уровне воды / Е.Ю. Афолина, М.Ц. Итигилова // Вода: химия и экология. – 2016. Вып. 9. – С. 47–55.
15. Барabanщиков, Е.И. Зоопланктон и типизация внутренних эстуариев рек южного Приморья / Е.И. Барabanщиков // Биомониторинг и рациональное использование гидробионтов: Тезисы докладов конференции молодых ученых. – Владивосток: ТИНРО-центр. – 1997. – С. 87–88.
16. Барabanщиков, Е.И. Качественный состав зоопланктона озера Ханка / Е.И. Барabanщиков // Геохимические и эколого-биогеохимические исследования в Приамурье. – 2000. Вып. 10. Владивосток: Дальнаука. – С. 130–139.
17. Барabanщиков, Е.И. Характеристика планктонного сообщества нижней части бассейна реки Сунгача / Е.И. Барabanщиков // Рыбохозяйственная наука на пути в XXI век. Тезисы докладов Всероссийской конференции молодых ученых. Владивосток. Издательство ТИНРО-Центра. – 2001. – С. 80–82.
18. Барabanщиков, Е.И. Данные по фауне веслоногих ракообразных (Copepoda) бассейнов озера Ханка, реки Сунгачи и реки Уссури / Е.И. Барabanщиков // Материалы Всероссийской Интернет-конференции молодых учёных. Владивосток. Издательство ТИНРО-центра. – 2002. – С. 92–96.
19. Барabanщиков, Е.И. Современное распространение речных раков рода *Cambaroides* (Decapoda, Astacoidei, Cambaridae) в Приморском крае и вероятные причины колебаний их численности / Е.И. Барabanщиков // Материалы чтения памяти Владимира Яковлевича Левадина. Владивосток. Издательство ТИНРО-центра. – 2003. – Вып. 2 – С. 172–177.
20. Барabanщиков, Е.И. Динамика численности и биомассы зоопланктона открытой части оз. Ханка / Е.И. Барabanщиков, Б.П. Кожевников // Известия ТИНРО. – 1998. – Т. 123. – С. 362–374.

21. Бенинг, А.Л. Кладocerы Кавказа / А.Л. Бенинг // М.: Изд Тбилиси, – 1941. – 384 с.
22. Берг, Л.С. Разделение территории Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб / Л.С. Берг - М.: Избранные труды. Издательство АН СССР. – 1962. – Т. 5. – С. 320–360.
23. Бирштейн, Я.А. Новый вид подземного водяного ослика из бассейна Уссури / Я.А. Бирштейн, В.Я. Леванидов // Доклад АН СССР. – 1952. – Т. 84. – Вып. 5. – С. 1081–1084.
24. Богатов, В.В. Брюхоногие моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР / В.В. Богатов, М.Н. Затравкин // Определитель. Владивосток. М.: Изд ДВО АН СССР, – 1990. – 172 с.
25. Богатов, В.В. Основные итоги изучения структурно-функциональной организации пресноводных экосистем Дальнего Востока России / В.В. Богатов // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2003. – Вып. 2. – С. 5–11.
26. Бороцкая, Г.В. Современная оценка качества вод бассейна реки Амур по показателям зоопланктона / Г.В. Бороцкая, В.Н. Столбунова, С.Е. Сиротский // Биохимические и гидрологические оценки наземных и пресноводных экосистем. Издательство Дальнаука. Владивосток. –2003. – Вып. 13. – С. 131–147.
27. Боруцкий, Е.В. Донные беспозвоночные (зообентос) Амура и их роль в питании амурских рыб / Е.В. Боруцкий, О.А. Ключарева, Г.В. Никольский // Труды Амурской Ихтиологической Экспедиции. – 1952. – Т. 3. – С. 5–39.
28. Боруцкий, Е.В. Определитель Calanoida пресных вод СССР / Е.В. Боруцкий, Л.А. Степанова, М.С. Кос. – Л.: Изд. Наука, 1991. – 502 с.
29. Булдовский, А.Т. К вопросу о продуктивности дна и воды озера Ханка и отчасти его бассейна / А.Т. Булдовский // Вестник ДВФАН СССР. – 1934. – №10. – С. 53–73.
30. Воробьев, М.В. Древняя Корея / М.В. Воробьев // – М.: Изд. Восточная литература, – 1961. – 149 с.
31. Воронов, Б.А. Современное состояние водных ресурсов Дальнего Востока и их антропогенное преобразование/ Б.А. Воронов, А.Н. Махинов // Материалы Всероссийской научной конференции”100-летие Камчатской экспедиции Русского географического общества 1908-1910 гг.” Петропавловск-Камчатский: ИВиС ДВО РАН, – 2009. – С. 40–48.

32. Гарибян, П.Г. *Nicsmirnovius eximius* (Kiser, 1948) (Cladocera: Chydoridae) из Приморского края: первая находка рода для фауны России / П.Г. Гарибян // Зоологический журнал. – 2017. – Т. 96. – Вып. 11. – С. 1359–1363.
33. Горбатенко, Л.В. Водопользование в трансграничном бассейне реки Амур / Л.В. Горбатенко // География и природные ресурсы. – 2016. – Вып. 2. – С. 27–35.
34. Григорьева, Е.А. Динамика временных границ вегетационного периода в южной части Дальнего Востока / Е.А. Григорьева // Региональные проблемы. – 2009. – Вып. 12. – С. 29–33.
35. Добрынина, Н.А., К изучению разнообразия зоопланктона некоторых рек Верхнеамурского бассейна / Н.А. Добрынина // Проблемы гидробиологии континентальных вод и их малакофауна. Тезисы докладов. Санкт-Петербург. – 1996 а. – С. 20–21.
36. Добрынина, Н.А. Первые сведения о видовом разнообразии зоопланктона рек Ингода и Онон (Верхнеамурский бассейн) / Н.А. Добрынина // VII съезд Гидробиологического общества РАН. Полиграф. Казань. – 1996 б. – Т. 2. – С. 121–123.
37. Добрынина, Н.А. Зоопланктон рек Верхнеамурского бассейна / Н.А. Добрынина // Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Иркутск. – 1997. – С. 21.
38. Добрынина, Н.А. Структура и пространственное распределение зоопланктона в реках Верхнеамурского бассейна / Н.А. Добрынина // Видовая структура гидробиоценозов озер и рек горных территорий. Издательство СО РАН. Новосибирск. – 1998. – С. 154–169.
39. Еськов К. Ю. Дрейф континентов и проблемы современной биогеографии / К. Ю. // Фауногенез и филогенез. Наука. – 1984. – С. 154–169.
40. Заварзин, Д.С. Сезонная динамика зоопланктона озера Тунайча (Южный Сахалин) / Д.С. Заварзин // Труды СахНИРО. Издательство СахНИРО. Южно-Сахалинск. – 2004 а. – Т. 5. – С. 106–112.
41. Заварзин, Д.С. Состав и пространственное распределение зоопланктонных сообществ озера Тунайча (южный Сахалин) по данным летней съемки 2001 г. / Д.С. Заварзин // Труды СахНИРО. Издательство СахНИРО. Южно-Сахалинск. – 2004 б. – Т.6. – С. 331–338.
42. Заварзин, Д.С. Некоторые вопросы сезонной динамики зоопланктона озера Тунайча (южный Сахалин) на современном этапе // Чтения памяти В. Я. Леванидова. Дальнаука. Владивосток. – 2005. – Вып. 3. – С. – 95–105.

43. Заварзин, Д.С. Зоопланктон озера Сладкое (Северо-Западный Сахалин) / Д.С. Заварзин, С.Н. Сафронов // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2001. – Вып. 1. – С. 187–194.
44. Каневец, Д.Н. Озеро Ханка как рыбохозяйственная единица / Д.Н. Каневец, В.Е. Розов // Рыбное хозяйство Дальнего Востока. – 1934. – № 1–2. – С. 71–78.
45. Кашина, Г.А. Микрофлора озера Болонь в связи с питанием серебряного карпа / Г.А. Кашина // Известия ТИНРО. – 1948. – С. 187–219.
46. Климовский, А.И. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) Центральной Якутии. 1. Некоторые представители семейств Sididae, Daphniidae и Ophryoxidae / А.И. Климовский, Е.И. Беккер, Н.М. Коровчинский, А.А. Котов // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94. – Вып. 8. – С. 882–898.
47. Климовский, А.И. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) Центральной Якутии. 4. Систематико-фаунистический и зоогеографический анализ / А.И. Климовский, Е.И. Беккер, А.Ю. Синев, Н.М. Коровчинский, Н.Н. Смирнов, А.А. Котов // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94. – Вып. 12. – С. 1367–1378.
48. Климовский, А.И. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) Центральной Якутии. 3. Таксоны группы видов *Chydorus sphaericus* s. l. (Anomopoda, Chydoridae) / А.И. Климовский, А.А. Котов // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94. – Вып. 11. – С. 1257–1267.
49. Климовский, А.И. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) Центральной Якутии. 2. Некоторые представители семейств Bosminidae, Eurycercidae и Chydoridae / А.И. Климовский, А.Ю. Синев, Е.И. Беккер, А.А. Котов // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94. – Вып. 9. – С. 1009–1022.
50. Кожевников, Б.П. Состав и сезонная динамика численности и биомассы зоопланктона в пелагиали оз. Ханка / Б.П. Кожевников, Е.И. Барабанщиков // Проблемы сохранения водно-болотных угодий международного значения: озеро Ханка: Труды международной научно-практической конференции, Спасск-Дальний, заповедник “Ханкайский”. – 1995. – С. 78–79.
51. Кондратьева, Л.М. Влияние ионов тяжелых металлов на структуру бактериобентоса из различных местообитаний в реке Амур / Л.М. Кондратьева, Н.Н. Шунькова, Д.В. Андреева // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – 2011. – Вып. 5. – С. 239–246.
52. Коровчинский, Н.М. Насколько нам известен видовой состав зоопланктона "хорошо изученного" озера? / Н.М. Коровчинский // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1991. – Т. 96. – Вып. 2. – С. 17–29.

53. Коровчинский, Н.М., Современное состояние проблемы систематики ветвистоусых ракообразных. Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных / Н.М. Коровчинский // Гидрометеиздат. – 1992. – С. 4–45.
54. Коровчинский, Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография) / Н.М. Коровчинский. – М.: Товарищество научных изданий КМК, – 2004. – 410 с.
55. Коровчинский, Н.М. Фауногенез ветвистоусых ракообразных (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera) / Н.М. Коровчинский // Современные проблемы биологической эволюции. Материалы конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. Москва. – 2008.
56. Коровчинский Н.М. Один новый и один редкий вид рода *Diaphanosoma* Fischer 1850 (Crustacea, Cladocera, Sididae) из бассейна реки Амур / Н.М. Коровчинский, Н. Г. Шевелева // Зоологический журнал. – 2009. – Т. 88. – № 3. – С. 289–299.
57. Коровчинский, Н.М. Краткий очерк систематико-фаунистических исследований ракообразных внутренних водоемов России / Н.М. Коровчинский // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод. Материалы лекций и докладов Международной школы-конференции. Борок. – 2012. – С. 38–54.
58. Коровчинский, Н.М. Исследования систематического разнообразия Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) Северной Евразии - результаты последних лет. / Н.М. Коровчинский, А.А. Котов, А.Ю. Синёв, Е.И. Беккер // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод. Материалы лекций и докладов Международной школы-конференции. Борок. – 2012. – С. 55–72.
59. Котов, А.А. Cladocera (Crustacea Branchiopoda) бассейна реки Зеи (Амурская Область, Российская Федерация). 3. Систематико-фаунистический и зоогеографический анализ / А.А. Котов, Н.М. Коровчинский, А.Ю. Синев, Н.Н. Смирнов // Зоологический журнал. – 2011а. – Т. 90. – С. 402–411.
60. Котов, А.А. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) бассейна реки Зеи (Амурская Область, Российская Федерация). 1. Новые таксоны для фауны России / А.А. Котов, А.Ю. Синев, Н.М. Коровчинский, Н.Н. Смирнов, Е.И. Беккер, Н.Г. Шевелева // Зоологический журнал. – 2011б. – Т. 90. – С. 131–142.
61. Котов, А.А. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) Бассейна реки Зеи (Амурская область, Российская Федерация) / А.А. Котов, А.Ю. Синев // Зоологический журнал. – 2011в. – Т. 90. – № 3. – С. 272–284.
62. Котов, А.А. Морфология и филогения Anomopoda (Crustacea: Cladocera) / А.А. Котов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, – 2013. – 638 с.

63. Котов, А.А. Фаунистические комплексы Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) Восточной Сибири и Дальнего Востока России / А.А. Котов // Зоологический журнал. – 2016. – Т. 95. – № 7. – С. 748–768.
64. Лабай, В.С. Водоемы острова Сахалин: от лагун к озерам / В.С. Лабай, И.А. Атаманова, Д.С. Заварзин, И.В. Мотылькова, О.Н. Мухаметова, В.Д. Никитин // – М.: Серия "Естественная история Сахалина и Курильских островов". Государственное бюджетное учреждение. Южно-Сахалинск, – 2014. – 208 с.
65. Матафонов, П.В. Зообентос озер бассейна Верхнего Амура / П.В. Матафонов, Н.В. Салтанова // Материалы III Международной научной конференции. Минск-Нарочь. «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация и качество воды». – 2007. – С.23.
66. Майнулова, Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауна СССР. – Л.: Наука, – 1964. – С. 34.
67. Марковцев, В.Г. Причины низкой рыбопродуктивности озера Ханка и пути её увеличения / В.Г. Марковцев // Рыбное хозяйство, – 1979, – Вып. 1. – С. 17–18.
68. Микулич, Л.В. Опыт количественного учета бентоса и планктона части русла Амура и некоторых пойменных водоемов / Л.В. Микулич // Известия ТИНРО. – 1948. – Т. 27. – С. 139–164.
69. Мордухай-Болтовской, Ф.Д., Ривьер, И.К. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. – Л.: Наука, – 1987. – 180 с.
70. Мухетдинова, В.В. Экологическая политика Южной Кореи на основе реализации концепции “Зеленого Роста” / В.В. Мухетдинова, М.А. Гурьева // Сборник научных трудов «Математические методы и модели в управлении». – Тюмень: Изд-во Тюменский индустриальный университет, – 2015. – 291 – 295.
71. Никольский, Г.В., Рыбы бассейна Амура / Г.В. Никольский // Итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1945-1949. – М.: Изд. Академии Наук СССР, – 1956. – 551с.
72. Новомодный, Г.В. Рыбы Амура: богатство и кризис/Г.В. Новомодный, С.Ф. Золотухин, П.О. Шаров // – М.: Изд. Апельсин, – 2004. – 30 с.
73. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Том 1. Зоопланктон / В.Р. Алексеев, С.Я. Цалолихин (ред.). – М.: Товарищество научных изданий КМК, – 2010. – 495 с.
74. Потиха, Е.В. Эколога-Фаунистическая Характеристика Ручейников (Trichoptera) Сихо-Алинского биосферного заповедника (Приморский край, юг Дальнего

Востока) / Е.В. Потиха // Ручейники (Trichoptera) России и сопредельных территорий: Материалы Всероссийского научного семинара (с международным участием), посвященный 85-летию известного трихоптеролога Инны Ивановны Корнуховой. Издательство ИПЦ СОГУ. – 2018. – С. 70–79.

75. Прозорова, Л.А. Особенности распространения пресноводной малакофауны на Дальнем Востоке России и его биогеографическое районирование / Л.А. Прозорова // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток. Издательство Дальнаука. – 2001. – Вып. 1. – С. 112–125.

76. Прозорова, Л.А. Охраняемые моллюски пресных вод юга Дальнего Востока и вопросы соотношения федеральной и региональных Красных книг / Л.А. Прозорова // Вестник ДВО РАН. – 2008. – Вып. 1. – С. 158–163.

77. Прозорова, Л.А. Состав и биогеографическая характеристика пресноводных брюхоногих моллюсков Приморского края / Л.А. Прозорова // Зоологический журнал. – 1991. – Т. 70. – Вып. 9. – С. 54–63.

78. Рылов, В.М. Свободноживущие веслоногие ракообразные (Eucorperoda). М.: – 1922, – 136 с.

79. Рылов, В.М. Некоторые данные по гидрологии и планктону озер низовьев р. Сыр-Дарьи / В.М. Рылов // Записки Государственного гидробиологического института. – 1933. – Т. 10. – С. 389–401.

80. Селедец, В.П. Типы экологических ниш видов растений и перспективы фитоиндикации на Дальнем Востоке России / В.П. Селедец // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98. – Вып. 1. – С. 25–40.

81. Сидоров, Д.А. Фауна водяных осликов (Crustacea, Isopoda, Asellidae) пресных вод Дальнего Востока и сопредельных территорий / Д.А. Сидоров // Материалы чтения памяти Владимира Яковлевича Левадина. Владивосток. Издательство ТИНРО-центра. – 2005. – Вып. 3 – С. 255–274.

82. Синев, А. Ю. Ключ для определения ветвистоусых ракообразных рода *Alona* (Anomopoda, Chydoridae) Европейской части России и Сибири / А. Ю. Синев // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81. – Вып. 8. – С. 926–939.

83. Синев, А.Ю. Морфология, систематика и зоогеография ветвистоусых ракообразных подсемейства Aloninae (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae). дис...д.б.н., Биологический факультет МГУ. М., – 2017. – 428 с.

84. Смирнов, Н.Н. Chydoridae фауны мира / Н.Н. Смирнов // Фауна СССР. Ракообразные. – 1971. – Т. 1. – Вып. 2. – С. 1–531 .

85. Смирнов, Н.Н. Macrothricidae и Moinidae фауны мира / Н.Н. Смирнов // Фауна СССР. Ракообразные. – 1976. – Т. 1. – Вып. 3. – С. 1–237.
86. Смирнов, Н.Н. Тропические Cladocera. 2. Новые виды семейств Chydoridae, Macrothricidae и Moinidae тропической Австралии / Н.Н. Смирнов // Зоологический журнал. – 1989. – Т. 68. – № 7. – С. 51–58.
87. Смирнов, Н.Н. Систематика Cladocera: современное состояние и перспективы развития / Н.Н. Смирнов, Н.М. Коровчинский, А.А. Котов, А.Ю. Синев // В кн.: Смирнов Н.Н., Коровчинский Н.М., Крылов А.В. (ред.), Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология. Материалы Всероссийской школы-конференции. Нижний Новгород: Вектор ТиС. – 2007. – С. 5–73.
88. Смирнов, Н.Н. *Chydorus irinae* sp. n. (Anomopoda, Chydoridae, Chydorinae) из р. Томь (Бассейн Амура, Россия) / Н.Н. Смирнов, Н.Г. Шевелева // Зоологический журнал. – 2010. – Т. 89. – Вып. 5. – С. 635–638.
89. Сорокин, А.П. Эволюция бассейна Амура в мезозое-кайнозое и ее отражение в современной динамике рельефа / А.П. Сорокин, А.Н. Махиров, Б.А. Воронов, А.Т. Сорокина, Т.В. Артеменко // Вестник ДВО РАН. – 2010. – Вып. 3. – С. 72–80.
90. Старобогатов, Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара / Я.И. Старобогатов // – М.: Изд. Наука, – 1970. – 372 с.
91. Старобогатов, Я.И. Состав семейства Physidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes) Сибири и Дальнего Востока СССР (с замечаниями о европейских физидах) / Я.И. Старобогатов, Л.А. Прозорова, М.Н. Затравкин // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1989. – Т. 94. – Вып. 1. – С. 62–76.
92. Стрелецкая, Э.А. Зоопланктон старично-термокарстовых озер бассейна Колымы / Э.А. Стрелецкая // Вестник Московского Университета. – 1972. – Вып. 3: – С. 12–19.
93. Стрелецкая, Э.А. К вопросу о систематическом положении некоторых пресноводных ракообразных бассейна р. Колымы / Э.А. Стрелецкая // – М.: Контримавичус В.Л. (ред.), Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР, Владивосток. – 1975. – С. 60–138.
94. Стрелецкая, Э.А. Список коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных водоемов бассейнов рек Колымы и Анадырь / Э.А. Стрелецкая // – М.: Контримавичус В.Л. (ред.), "Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР", Владивосток. – 1975. – С. 32–59.

95. Стрелецкая, Э.А. Обзор фауны коловраток (Rotatoria), ветвистоусых (Cladocera) и веслоногих ракообразных (Copepoda) бассейна реки Анадырь/ Э.А. Стрелецкая // Сибирский экологический журнал. – 2010. – Т. 17. – Вып. 4. – С. 649–662.
96. Тесленко, В.А. Обзор фауны веснянок (Plecoptera) и районирование водотоков Дальнего Востока России / В.А. Тесленко // Евразийский энтомологический журнал. – 2007. – Т. 6. – Вып. 2. – С.157–180.
97. Тесленко, В.А. Веснянки (Insecta: Plecoptera) бассейна р. Амур / В.А. Тесленко // Комплексные исследования природной среды в бассейне р. Амур: материалы межрегиональной научной конференции. ДВО РАН. Хабаровск. – 2009. – С. 269–273.
98. Тесленко, В.А. Фауна веснянок (Insecta, Plecoptera) Еврейской автономной области / В.А. Тесленко // Евразийский энтомологический журнал. – 2012. – Т.11. – Вып. 1. – С. 29–36.
99. Тиунова, Т.М. Современное состояние изученности поденок (Ephemeroptera) Дальнего Востока России и сопредельных территорий / Т.М. Тиунова // Евразийский энтомологический журнал. – 2007. – Т.6. – Вып. 2. – С. 181–194.
100. Федотов, В.И. География России. Почвенно-климатические условия, сельское хозяйство и отрасли пищевой и легкой промышленности / В.И. Федотов // Вестник Воронежского государственного университета. – 2015. – Вып. 3. – С. 86–111.
101. Хахина, Г.А. Микрофлора озера Болонь в связи с вопросами питания толстолоба / Г.А. Хахина // Известия ТИНРО. – 1948. – С. 187–219.
102. Чернышева, Э.Р. Материалы по зоопланктону озера Тунайча/ Э.Р. Чернышева // Отчет о НИР. Южно-Сахалинск: СахТИНРО. Арх. – 1978. – Вып. 4074. – С. 4.
103. Чернова, О.А. Подёнки (Ephemeroptera) бассейна реки Амура и прилежащих вод и их роль в питании амурских рыб / О.А. Чернова // Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945– 1949 гг. – М.: Изд. МОИП, – 1952. – Т.3. – С. 229–360.
104. Чернова, О.А. Отряд Ephemeroptera — подёнки / О.А. Чернова, Н.Ю. Клюге, Н.Д. Синиченкова, В.В. Белов // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т.1. Перепончатокрылые, древнекрылые, с неполным превращением. – Л.: Изд. Наука, – 1986. – С. 99–142.
105. Яворская, Н. М. Зообентос реки Анастасьевка (Нижнее Приамурье) Экологические проблемы бассейнов крупных рек-4 / Н. М. Яворская // Тезисы докладов Международной конференции. Тольятти. – 2008. – С. 203.
106. Abell, R. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation / R. Abell, M.L. Thieme, C. Revenga, M. Bryer, M.

Kottelat, N. Bogutskaya, B. Coad, N. Mandrak, S. C. Balderas, W. Bussing, M. L. J. Stiassny, P. Skelton, G. R. Allen., P. Unmack, A. Naseka, N. Rebecca., N. Sindorf., J. Robertson., E. Armijo., J. V. Higgins., T. J. Heibel., E. Wikramanayake., D. Olson., H. L. Lópes., R. E. Reis., J. G. Lundberg., M. H. Sabaj Péres., P. Petry // *BioScience*. – 2008. – № 58. – P. 403–414.

107. Adamowicz, S.J. The scale of divergence: A phylogenetic appraisal of intercontinental allopatric speciation in a passively dispersed freshwater zooplankton genus / S.J. Adamowicz, A. Petrusek, J.K. Colbourne, P.D.N. Hebert, J.D.S. Witt // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2009. – Vol. 50. – P. 423–436.

108. Agnarsson, I. Taxonomy in a changing world: Seeking solutions for a science in crisis / I. Agnarsson, M. Kuntner // *Systematic Biology*. – 2007. – Vol. 56. – P. 531–539.

109. Alonso, M. *Daphnia (Ctenodaphnia) mediterranea*: a new species of hyperhaline waters, long confused with *D. (C.) dolichocephala* Sars, 1895 / M. Alonso // *Hydrobiologia*. – 1985. – V. 128. – P. 217–228.

110. Alonso, M. Review of Iberian Cladocera with remarks on ecology and biogeography / M. Alonso // *Hydrobiologia*. – 1991. – № 225. – P. 37–43.

111. Alonso, M. Branchiopoda and Copepoda (Crustacea) in Mongolian saline lakes. / M. Alonso // *Mongolian Journal of Biological Sciences*. – 2010.–Vol. 8. – №1. – P. 9–16.

112. Alonso, M. Crustacea, Branchiopoda / M. Alonso // *Fauna Iberica*. – 1996. – Vol. 7. – P. 1– 486.

113. Alonso, M. Contribution to the Lake Algal Flora and Microcrustacean Fauna of the Great Lakes Depression, Mongolia / M. Alonso, S. Nergui, A. Garcia-Murcia, S. Pla-Rabes // *Mongolian Journal of Biological Sciences*. – 2019. – Vol. 17. – №1. – P. 41–56.

114. Baird, W. The natural history of the British Entomostraca. VI / W. Baird // *Annals and Magazine of Natural History*. – 1843. – Vol. 11. – № 68. – P. 81–95.

115. Bae, Y.J. Phylogenetic systematics of the Potamanthidae (Ephemeroptera) / Y.J. Bae, W.P. McCafferty // *Transactions of the American Entomological Society*. – 1991. – Vol. 11. – № 3/4. – P. 145.

116. Bae, Y.J. Catalogue of the Ephemeroptera of Korea / Y.J. Bae, I.B. Yoon, D.J. Chun // *Entomological Research Bulletin*. – 1994. – Vol. 20. – P.31–50.

117. Bae, Y.J. Human impacts on stream ecosystems and freshwater arthropods in Korea / Y.J. Bae, B.H. Lee // *Korean Journal of Entomology*. – 2001. – Vol. 31. – P. 63–76.

118. Behning, A.L. Studien über die vergleichende Morphologie sowie über temporale und Lokalvariationen der Phyllopodenextremitäten / A.L. Behning // *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. – 1912. – Vol. 4. – P. 1–70.

119. Bekker, E.I. Phylogeography of *Daphnia magna* Straus (Crustacea: Cladocera) in Northern Eurasia: Evidence for a deep longitudinal split between mitochondrial lineages / E.I. Bekker, D.P. Karabanov, Y.R. Galimov, C.R. Haag, T.V. Neretina, A.A. Kotov // PLoS ONE – 2018. – Vol. 13. – № 3. – P. 1–20.
120. Bekker, E.I. DNA barcoding reveals high cryptic diversity in the North Eurasian *Moina* Species (Crustacea: Cladocera) / E.I. Bekker, D.P. Karabanov, Y.R. Galimov, A.A. Kotov // PLoS ONE. – 2016. – Vol. 11. – № 8. – P. 1–19.
121. Bekker, E.I. A revision of the subgenus *Eurycercus* (*Eurycercus*) Baird, 1843 emend. nov. (Cladocera: Eurycercidae) in the Holarctic with the description of a new species from Alaska / E.I. Bekker, A.A. Kotov, D.J. Taylor // Zootaxa. – 2012. – Vol. 3206. – P. 1–40.
122. Belyaeva, M. Cryptic species within the *Chydorus sphaericus* species complex (Crustacea: Cladocera) revealed by molecular markers and sexual stage morphology / M. Belyaeva, D. Taylor // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2009. – Vol. 50. – P. 534–546.
123. Bozkurt, A. Zooplankton composition and water quality of lake Golbasi (Hatay – Turkey) / A. Bozkurt, Y. Tepe // Fresenius Environmental Bulletin. – 2011. – Vol.20. – № 1. – P. 166–174.
124. Brooks, J.L. Turbulence as an environmental determinant of relative growth in *Daphnia* / J.L. Brooks // Proceeding of the National Academy of Sciences. – 1947. – Vol. 33. – P. 141–148.
125. Bur, M.T. First record of European Cladoceran, *Buthotrephes Cederstroemi* in lakes Erie and Huron / M.T. Bur, D.M. Klarer, K.A. Krieger // Journal of Great Lakes Research. – 1986, – Vol. 12, – P. 144–146.
126. Chang, C.Y. Illustrated encyclopedia of fauna and flora of Korea, Inland-water copepod / Ministry of Education – Science and Engineering, – 2009. – Vol. 42. – 687 p.
127. Chao, A. A new statistical approach for assessing compositional similarity based on incidence and abundance data / A. Chao, R.K. Chazdon, T.-J. Shen // Ecology Letters. – 2005. – Vol. 8. – P. 148–159.
128. Chatterjee, T. An annotated checklist of Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) from India / T. Chatterjee, A.A. Kotov, K. Van Damme, S.V.A. Chandrasekha, S. Padhye // Zootaxa. – 2013. – Vol. 3667. – P. 60.
129. Chen, H. Distribution of *Diaphanosoma dubium* and *D. orghidani* in reservoirs of Guangdong Province, southern China / H. Chen, D. Cheng, L. Xu, Q. Lin, B.P. Han // Journal of Lake Sciences. – 2011. – Vol. 23. – № 5. – P. 801–805.

130. Chertoprud, E.S. Fauna of Cladocera and Copepoda from Xinjiang Uyghur Autonomous Region (China) / E.S. Chertoprud, A.Y. Sinev, I. Dimante-Deimantovica // *Zootaxa*. – 2017. – Vol. 4258. – № 6. – P. 561–573.
131. Chiang, S.C., Du, N.S. Freshwater Cladocera. Fauna Sinica. Crustacea / Science Press – Academia sinica. Peking, – 1979. – 297 p.
132. Cho, K.S. Comparison of limnological conditions and plankton communities in the Uiam Lake consisting of the two different river systems / K.S. Cho, T. Mizuno // *Korean Journal of Limnology*. – 1977. – Vol. 10. – P. 73–86.
133. Cho, K.S. The comparative study of limnological conditions and plankton fauna of brackish water in the East Coast of Korea / K.S. Cho, S.U. Hong, K. H. Ra. // *Korean Journal of Limnology*. – 1975. – Vol. 8. – № 3. – P. 25–38. (in Korean with English abstract).
134. Colbourne, J.K. The systematics of Australian *Daphnia* and *Daphniopsis* (Crustacea: Cladocera): a shared phylogenetic history transformed by habitat-specific rates of evolution / J.K. Colbourne, C.C. Wilson, P.D.N. Hebert // *Biological journal of the Linnean Society*. – 2006. – Vol. 89. – P. 469–488.
135. Costa F.O. Biological identifications through DNA barcodes: the case of the Crustacea / F.O. Costa, J.R. deWaard, J. Boutillier, S. Ratnasingham, R.T. Dooh, M. Hajibabaei, P.D.N. Hebert // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 2007. – Vol. 64. – P. 272–295.
136. Daday, E. von. Mikroskopische Süßwasserthiere aus Ceylon / E. von. Daday // *Természetráji Füzetek*. Budapest. – 1898. – Vol. 21. – P. 1–123.
137. Daday, E. von. Uj-Guineai Entomotrakák és Hydrachnidák / E. von. Daday // *Mathematikai és Természettudományi Értesítő*, Budapest. – 1900. – Vol. 18. – №1. – P. 1–24.
138. Daday, E. von. Mikroskopische Süßwasserthiere (Édesvízi mikroazkópi Állatok) / E. von. Daday // *Zoologische Ergebnisse der dritten asiatischen Forschungsreise des Grafen Eugen Zichy, redigiert von Dr. G. Horváth*, Budapest-Leipzig. – 1901. – Vol. 2. – P. 375–470.
139. Daday, E. von. Mikroskopische Süßwasserthiere aus Patagonien, gesammelt von Dr. Filippo Sylvestri / E. von. Daday // *Természetráji Füzetek*, Budapest. – 1902. – Vol. 25. — P. 201–310.
140. Daday, E. von. Mikroskopische Süßwasserthiere aus Turkestan. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik / E. von. Daday // *Geographie und Biologie der Tiere*. – 1903. – Vol. 19. – P. 469–553.
141. Daday, E. von. Untersuchungen über die Süßwasser Mikrofauna Paraguays / E. von. Daday // *Zoologica*. – 1905. – Series. 18. – Vol. 44 – № 3/6. – P. 1–374.

142. Daday, E. von. Untersuchungen über die Süßwasser-Mikrofauna Deutsch-Ost-Afrikas / E. von. Daday // *Zoologica*. – 1910. – Vol. 59. – № 1/5. – P. 1–316.
143. Dodson, S.I. Cladocera and other Branchiopoda / S.I. Dodson, D.G. Frey // *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. – 1991. – Vol. 20, P. 748–754.
144. Du, Nan-shan. Cladocera of China – Peking / Science Press – Academia Sinica, – 1973. – 93 p.
145. Dumont, H.J. A revision of the Scapholeberinae (Crustacea: Cladocera) / H.J. Dumont, J. Pensaert // *Hydrobiologia*. – 1983. – Vol. 100. – P. 3–45.
146. Dumont, H.J. On the diversity of the Cladocera in the tropics / H.J. Dumont // *Hydrobiologia*. – 1994. – Vol. 272. – № 1–3. – P. 27–38.
147. Dumont, H.J. Biodiversity: a resource with a monetary value? / H.J. Dumont // *Hydrobiologia*. – 2005. – Vol. 542. – P. 11–14.
148. Dumont, H. J., Negrea, S. V. Introduction to the class Branchiopoda. In: Dumont, H. J., Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 19 / Backhuys Publishers – Leiden, – 2002. – 398 p.
149. Dumont, H.J. A reclassification of the anomopod families Macrothricidae and Chydoridae, with the creation of a new suborder, the Radopoda (Crustacea: Branchiopoda) / H. J. Dumont, M. Silva-Briano // *Hydrobiologia*. – 1998. – Vol. 384. – P. 119–149.
150. Dziuba, M.K. Cladocera and Copepoda of the Shallow Eutrophic Lake in Natura 2000 Area in Western Poland / M.K. Dziuba, S. Cerbin, L. Wejnerowski // *Pakistan Journal of Zoology*. – 2013. – Vol. 45, – № 3, – P. 653–659.
151. Ebert, D. A genome for the environment / D. Ebert // *Science*. – Vol. 331. – P. 539–540.
152. Elias-Gutierrez, M. The freshwater Cladocera (Orders Ctenopoda and Anomopoda) of Mexico, with comments on selected taxa / M. Elias-Gutierrez, J. Ciros-Perez, E. Suarez-Morales, M. Silva-Briano // *Crustaceana*. – 1999. – Vol. 72. – № 2. – P. 171–186.
153. Elias-Gutierrez, M. Guia ilustrada de microcrustaceos (Cladocera y Copepoda) dulceacucolas Mexicanos / M. Elias-Gutierrez, E. Suarez-Morales, M. Gutierrez-Aguirre // *Cladocera de Mexico*. – 2008, – Vol. 1. – P. 3–109.
154. Elias-Gutierrez, M. An annotated checklist of the Cladocera of Cuba / M. Elias-Gutierrez, C. Varela // *Crustaceana*. – 2009. – V. 82. – № 11. – P. 1353–1364.
155. Flössner, D. Krebstiere, Crustacea (Kiemen- und Blattfüßer, Branchiopoda, Fischläuse, Branchiura) / D. Flössner // *Die Tierwelt Deutschlands*. – 1972. – Vol. 60. – P. 1–499.

156. Ermolaeva, N. I. Regional indicator significance of zooplanktonic organisms in water bodies of Southern Western Siberia / N. I. Ermolaeva, S. Ya. Dvurechenskaya // Russian Journal of Ecology. – 2013. – Vol. 44, – № 6, – P. 526–530.
157. Forró, L. Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater / L. Forró, N.M. Korovchinsky, A. Petrusek // Hydrobiologia. – 2008. – Vol. 595. – P. 177–184.
158. Frédéric, M.B. Jacques A global – scale test for monsoon indices used in paleoclimatic reconstruction / M.B. Jacques Frédéric, Su Tao, Huang Yong-Jiang, Wang Li, Zhou Zhe-Kun // Paleoworld. – 2013. – Vol. 22. – P. 93–100.
159. Frey, D.G. Honecombing of carapace in Chydorid Cladocera: the elusive male of *Chydorus faviformis* / D.G. Frey // Journal of Crustacea Biology – 1982. – Vol. 2. – P. 469–476.
160. Frey, D.G. The North American *Chydorus faviformis* (Cladocera, Chydoridae) and the honeycombers taxa of other continents / D.G. Frey // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. – 1987. – Series B. – Vol. 315. – № 1175, – P. 353 – 402.
161. Frey, D.G. A New Species of the *Chydorus sphaericus* group (Cladocera, Chydoridae) from West Montana / D.G. Frey // Internationale Revue gesamten Hydrobiologie – 1985, – V. 70. – № 1, – P. 3–20.
162. Frey, D.G. The penetration of cladocerans into saline waters / D.G. Frey // Hydrobiologia. – 1993. – Vol. 267. – P. 233–248.
163. Frey, D.G. Comparative morphology and biology of three species of *Eurycercus* (Chydoridae, Cladocera), with a description of *Eurycercus macrocanthus* sp. nov. / D.G. Frey // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. – 1973. – Vol. 58. – № 2. – P. 221–267.
164. Frey, D.G., Contrasting strategies of gamogenesis in northern and southern populations of Cladocera / D.G. Frey // Ecology. – 1982. – Vol. 63. – P. 223–241.
165. Frey, D.G. Questions concerning cosmopolitanism in Cladocera / D.G. Frey // Archiv für Hydrobiologie. – 1982. – Vol. 93. – № 4. – P. 484–502.
166. Frey, D.G. A new species of the *Chydorus sphaericus* group (Cladocera, Chydoridae) from Western Montana. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. – 1985. – Vol. 70. – №1. – P. 3–20.
167. Frey, D.G. The non-cosmopolitanism of chydorid Cladocera: implications for biogeography and evolution / D.G. Frey // Crustacean biogeography. – 1987. – Crustacean Issues 4. – P. 237–256.
168. Frey, D.G., The taxonomy and biogeography of the Cladocera / D.G. Frey // Hydrobiologia. – 1987. – Vol. 145. – P. 5–17.

169. Frey, D.G., Changing attitudes toward chydorid anomopods since 1769 / D.G. Frey // *Hydrobiologia*. – 1995. – Vol. 307. – P. 43–55.
170. Fryer, G. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): A study in comparative functional morphology and ecology / G. Fryer // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. – 1968. – Series B. – Vol. 254, – № 795. – P. 221–382.
171. Garibian, P.G. Cladocera and Copepoda (Crustacea: Branchiopoda) of the Lake Bolon and its basin (Far East of Russia) / P.G. Garibian, E.S. Chertoprud, A.Yu. Sinev, N.M. Korovchinsky, A.A. Kotov // *Arthropoda Selecta*. – 2019. – Vol. 28. – № 1. – P. 37–63.
172. Garibian, P.G. A new case of West-East differentiation of the freshwater fauna in Northern Eurasia: the *Pleuroxus trigonellus* species group (Crustacea: Cladocera: Chydoridae) / P.G. Garibian, A.N. Neretina, A.I. Klimovsky, A.A. Kotov // *Zootaxa*. – 2018. – Vol. 4532. – № 4. – P. 451–482.
173. Goulden, C.E. The systematics and evolution of the Moinidae / C.E. Goulden // *Transactions of the American Philosophical Society Held at Philadelphia, new series*. – Vol. 58. – № 6. – P. 1–101.
174. Graviria-Melo, S. Checklist and distribution of cladocerans and leptodorans (Crustacea: Branchiopoda) from Austria / S. Graviria-Melo, L. Forro, C.D. Jersabek, R. Schabetsberger // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. – 2005. – Vol. 106. – P. 145–216.
175. Green, J. The genus *Daphnia* in Cameroon, West Africa / J. Green, G. W. Kling // *Hydrobiologia*. – 1988. – Vol. 160. – P. 257–261.
176. Guerne, J. de Voyage de la Goëlette Melita aux Canaries et au Sénégal 1899-1890. Cladocères et Copépodes d'eau douce des environs de Rufisque / J. de Guerne, J. Richard // *Mémoires de la Société Zoologique de France*. – 1892. – Vol. 5. – P. 526–538.
177. Hann, B. J. Invertebrate associations with submersed aquatic plants in a prairie wetland / B. J. Hann // *UFS (Delta Marsh) Annual Report*. – 1995, – Vol. 30. – P. 78–84.
178. Hann, B. J. Occurrence and distribution of littoral Chydoridae (Crustacea, Cladocera) in Ontario, Canada, and taxonomic notes on some species / B. J. Hann // *Canadian Journal of Zoology*. – 1981. – Vol. 59. – P. 1466–1474.
179. Haney, R. A. Testing paleolimnological predictions with molecular data: the origins of Holarctic *Eubosmina* / R.A. Haney, D.J. Taylor // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2003. – Vol. 16. – P. 871–882.

180. Hebert, P. D. N., Genotypic characteristics of cyclic parthenogens and their obligately asexual derivatives / P. D. N. Hebert // *The Evolution of Sex and its Consequences*. S. J. Stearns, Birkauer Verlag. – 1987. – P. 175–195.
181. Henry, J.P. Presense d'Asellides stygobies (Crustacea, Isopoda, Aselloidea) dans la region du Primorie, Sibirie sud-orientale / J.P. Henry, G. Magniez // *SPB Academic Publishing bv* – 1993. – Vol. 62. – № 3. – P. 179–191.
182. Hollwedel, W. Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) from Pantanal (Brazil) / W. Hollwedel, A.A. Kotov, G.-O. Brandorff // *Arthropoda Selecta*. – 2003. – Vol. 12. – № 2. – P. 67–93.
183. Hong, H. S. (A) ecological study on Cladocera in Lake Naju. Master's thesis, Chonnam National University Graduate School of Education, Gwangju, Korea, 1992. – 56 pp.
184. Hong, S. U. Studies on the chemical conditions and plankton in the Hwajin-po lake / S. U. Hong, K. S. Cho, K. H. Ra. // *Korean Journal of Limnology*. – 1969. – Vol. 2. – P. 35–42. (in Korean with English abstract).
185. Huang, X. Confirmation through genetic analysis of the existence of many local phyloclades of the genus *Simocephalus* (Crustacea, Cladocera) in China / X. Huang, X. Shi, A.A. Kotov, F. Gu // *PLoS ONE*. – 2014. – Vol. 9. – №11. – P. 1–10.
186. Hudec, I. Anomopoda, Ctenopoda, Haplopoda, Onychopoda (Crustacea: Branchiopoda) / *Fauna Slovenska III – Bratislava: VEDA*, – 2010. – 496 p.
187. Hyun-Woo, K. Past History of Freshwater Zooplankton Research in South Korea and Korean Society of Limnology and Future Directions / K. Hyun-Woo, H.-G. Jeong, J. Y. Choi, S.-K. Kim, K.-S. Jeong, G.-H. L. Hye-Ji and K.-H. Chang. // *Korean Journal of Ecology and Environment*. – 2018. – Vol. 51. – № 1. – P. 40–59.
188. Illyova, M. Ecological integrity of river-floodplain system-assessment by planktonic crustaceans surveys (Branchiata: Branchiopoda) / M. Illyova // *XVI Konferencia CLS a SLS*. – 2012. – P. 50–53.
189. Ishida S. A new divergent lineage of *Daphnia* (Cladocera: Anomopoda) and its morphological and genetical differentiation from *Daphnia curvirostris* Eylmann, 1887 / S. Ishida, A.A. Kotov, D.J. Taylor // *Zoological Journal of the Linnean Society* – 2006. – Vol. 146. – № 3. – P. 385–405.
190. Ishiwata, S.I. A Checklist of Japanese Ephemeroptera // Bae Y.J. (ed.): *The 21st Century and Aquatic Entomology in East Asia* / S.I. Ishiwata // *Proceedings of the 1st Symposium AESEA. Korean Society of Aquatic Entomology. Korea*. – 2001. – P.55–84.

191. Jacobs, J. Cyclomorphosis in *Daphnia galeata mendolae* Birge, a case of environmentally controlled allometry / J. Jacobs // Archiv fur Hydrobiologie – 1961. – Vol. 58. – P. 7–71.
192. Jeffery N.W., Elías-Gutiérrez M., Adamowicz S.J., 2011. Species Diversity and Phylogeographical Affinities of the Branchiopoda (Crustacea) of Churchill, Manitoba, Canada / N.W. Jeffery, M. Elías-Gutiérrez, S.J. Adamowicz // PLoS ONE. – 2011. – Vol. 6. – № 5. – P. 1–9.
193. Jensen, T. C. Cladoceran assemblages of surface sediments and contemporary samples – are they similar? / T. C. Jensen // Norwegian Institute for Nature Research. – 2007. – Vol. 21. – № 349.
194. Jeong, H.G. Diversity of freshwater Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) in the South Korea / Ph.D. Thesis, Dept. of Life Science, Hanyang University, – 2013. – 249 p.
195. Jeong, H.G. A new species of the genus *Pleuroxus* Baird (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) from Jeju Island, South Korea / H.G. Jeong, A.A. Kotov, W. Lee // Zootaxa. – 2013. – Vol. 3666. – P. 31–40.
196. Jeong, H.G. Checklist of the freshwater Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of South Korea / H.G. Jeong, A.A. Kotov, W. Lee // Proceedings of the Biological Society of Washington. – 2014. – Vol. 127. – №1. – P. 216–228.
197. Jeong, H.G. Diversity of freshwater Cladoceran species (Crustacea: Branchiopoda) in South Korea / H.G. Jeong, A.A. Kotov, W. Lee, R. Jeong, S. Cheon // Journal of Ecology and Environment. – 2015. – Vol. 38. – № 3. – P. 361–366.
198. Jeong, H.G. A new blind groundwater-dwelling genus of the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) from the Korean Peninsula / H.G. Jeong, A.Y. Sinev, A. Brancelj, K.H. Chang, A.A. Kotov // Zootaxa. – 2007. – Vol. 4341. – P. 451–474.
199. Jeong H.J. A new species of the genus *Ilyocryptus* Sars, 1862 (Cladocera: Anomopoda: Ilyocryptidae) from the East Asian Palaearctic / H.J. Jeong, A.A. Kotov, W. Lee // Zootaxa. – 2012. – Vol. 3475. – P. 36–44.
200. Ji, G.H. Annotated Checklist of Chinese Cladocera (Crustacea: Branchiopoda). Part II. Order Anomopoda (families Macrotrichidae, Eurycercidae and Chydoridae) / G.H. Ji, X.F. Xiang, S.Z. Chen, G.L. Yu, A.A. Kotov, H.J. Dumont // Zootaxa. – 2015. – Vol. 4044. – № 2. – P. 241–269.
201. Juracka, P.J. Neckteeth formation in two species of the *Daphnia curvirostris* complex (Crustacea: Cladocera) / P.J. Juracka, C. Laforsch, A. Petrusek // Journal of Limnology. – 2011. – Vol. 70. – № 2. – P. 359–368.

202. Kang, S. W. The zooplankters of Uiam Lake / S. W. Kang // Korean Journal of Limnology. – 1969. – Vol. 2. – P. 39–44. (in Korean with English abstract).
203. Kawai, T. Re- examination of type material of *Cambaroide similis* (Koelbel, 1892) (Decapoda: Cambaridae) with a lectotype designation, re-description, and evaluation of geographical variation / T. Kawai, G.S. Min // Proceeding of Biological Society of Washington. – 2005. – Vol. 118. – № 4. – P. 777–793.
204. Kawai, T.. Reassessment of *Cambaroide dauricus* and *C. schrencki* (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) / T. Kawai, Y. Machino, Hyun Sook Ko // Korean Journal of Biological Sciences. – 2003. – Vol. 7. – P. 191–196.
205. Kim, E. B. Plankters of Mt. Hanla / E. B. Kim // Korean Journal of Limnology. – 1968. – Vol. 1. – P. 49–50.
206. Kiss, A. The effects of *Najas marina* on the zooplankton species composition and water chemistry in small, shallow lake (Feher-to, Ferto Hansag National Park, Hungary) / A. Kiss // Opuscula Zoologica Budapest. – 2004. – Vol. 35. – P. 41–52.
207. Korovchinsky, N.M. On the history of studies on cladoceran taxonomy and morphology, with emphasis on early work and causes of insufficient knowledge of the diversity of group / N.M. Korovchinsky // Hydrobiologia. – 1997. – Vol. 360. – P. 1–11.
208. Korovchinsky, N.M. How many species of Cladocera are there? / N.M. Korovchinsky // Hydrobiologia. – 1996. – Vol. 321. – № 3. – P. 191–204.
209. Korovchinsky N.M. Redescription of *Diaphanosoma chankensis* Ueno, 1939, with first record beyond Lake Khanka, Russian Far East/ China (Branchiopoda: Ctenopoda: Sididae) / N.M. Korovchinsky // Arthropoda Selecta. – 1998. – Vol. 7 – № 2. – P. 95–101.
210. Korovchinsky, N.M. Species richness of pelagic Cladocera of large lakes in the eastern hemisphere / N.M. Korovchinsky // Hydrobiologia. – 2000. – Vol. 434. – P. 41–54.
211. Korovchinsky, N.M. Trends in Cladocera and Copepoda taxonomy / N.M. Korovchinsky // Arthropoda Selecta. – 2000. – Vol. 9. – № 3. – P. 153–158.
212. Korovchinsky, N.M. The Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) as a relict group / N.M. Korovchinsky // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2006. – Vol. 147. – № 1. – P. 109–124.
213. Korovchinsky, N.M. The genus *Leptodora* Lilljeborg (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera) is not monotypic: description of new species from the Amur River basin (Far East of Russia) / N.M. Korovchinsky // Zootaxa. – 2009. – Vol. 2120. – P. 39–52.
214. Korovchinsky, N.M. A new species of the genus *Diaphanosoma* Fischer, 1850 (Crustacea: Cladocera: Sididae) from Japan / N.M. Korovchinsky // Limnology. – 2012. – Vol.14. – №1. – P. 13–18.

215. Korovchinsky, N.M., Redescription of *Bythotrephes longimanus* Leydig, 1860 and *B. cederströmii* Schödler, 1877 (Crustacea: Cladocera: Onychopoda), with notes on the morphology and systematics of the genus *Bythotrephes* Leydig, 1860. / N.M. Korovchinsky // Zootaxa. – 2015. – Vol. 3955. – № 1. – P. 1–44.
216. Korovchinsky, N.M., Redescription of *Bythotrephes arcticus* Lilljeborg, 1901 (Crustacea: Cladocera: Onychopoda) and confirmation of an independent species status of the distant Transcaucasian populations of the genus *Bythotrephes* Leydig / N.M. Korovchinsky // Zootaxa. – 2016. – Vol. 4138. – № 2. – P. 247–270.
217. Korovchinsky, N.M., Cladocera: Ctenopoda: Families Sididae, Holopediidae & Pseudopenilidae (Branchiopoda: Cladocera) / Identification Guides to the Plankton and Benthos of Inland waters. Weikersheim: Margraf Publishers GmbH, – 2018. – 204 p.
218. Korovchinsky, N.M. Morphological assessment of the North Eurasian interspecific hybrid forms of the genus *Bythotrephes* Leydig, 1860 (Crustacea: Cladocera: Cercopagididae) / N.M. Korovchinsky // Zootaxa. – 2019. – Vol. 4550. – № 3. – P. 340–356.
219. Korovchinsky, N.M. New records of *Diaphanosoma pseudodubium* Korovchinsky (Crustacea: Cladocera: Sididae) from Eastern Siberia, with description of males of this species / N.M. Korovchinsky, O.P. Dubovskaya // Arthropoda Selecta. – 2014. – Vol. 23. – №4. – P. 355–361.
220. Korovchinsky, N.M. A cladoceran similar to the American *Diaphanosoma brevireme* Sars, 1901 (Crustacea: Cladocera: Sididae) found in the Russian Far East / N.M. Korovchinsky, N.G. Sheveleva // Arthropoda Selecta. – 2011. – Vol. 20. – №3. – P. 145–148.
221. Kotov, A. A. *Ilyocryptus uenoi* sp. nov. (Anomopoda, Cladocera, Branchiopoda) from Japan / A. A. Kotov, S. Tanaka // Hydrobiologia. – 2004. – Vol. 518. – №1–3. – P. 111–121.
222. Kotov, A.A. Finding of *Pleuroxus smirnovi* sp. nov. from the Pamir Region Revealed Today's Imperfect State of Systematics and Biogeography of the Chydorinae (Cladocera: Chydoridae) / A.A. Kotov // International Review of Hydrobiology. – 2008. – Vol. 93. – № 2. – P. 200–209.
223. Kotov, A.A. A revision of *Leydigia* Kurz, 1875 (Anomopoda, Cladocera, Branchiopoda), and subgeneric differentiation within the genus / A.A. Kotov // Zootaxa. – 2009. – Vol. 2082. – P. 1–68.
224. Kotov, A.A. A critical review of the current taxonomy of the genus *Daphnia* O. F. Müller, 1785 / A.A. Kotov // Zootaxa. – 2015. – Vol. 3911. – № 2. – P. 184–200.
225. Kotov, A.A. Two new species of *Leydigia* Kurz, 1875 (Chydoridae, Cladocera) from Spain / A.A. Kotov, M. Alonso // Zootaxa. – 2010. – Vol. 2673. – P. 39–55.

226. Kotov, A.A. Revision of the genus *Bosmina* Baird, 1845 (Cladocera: Bosminidae), based on evidence from male morphological characters and molecular phylogenies / A.A. Kotov, S. Ishida, D.J. Taylor // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2009. – Vol. 156. – № 1. – P. 1–56.
227. Kotov, A.A. Phylogeography of the *Chydorus sphaericus* Group (Cladocera: Chydoridae) in the Northern Palearctic / A.A. Kotov, D.P. Karabanov, E.I. Bekker, T.V. Neretina, D.J. Taylor // Plos One. – 2016. – P. 1–20.
228. Kotov, A.A. Separation of *Pleuroxus pamirensis* (Werestschagin, 1923) from *P. annandalei* (Daday, 1908) (Cladocera: Chydoridae) / A.A. Kotov, N.G. Sheveleva // Zootaxa. – 2008. – Vol. 1775. – P. 25–38.
229. Kotov, A.A. Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of the south-east of the Korean Peninsula, with twenty new records for Korea / A.A. Kotov, H.J. Jeong, W. Lee // Zootaxa. – 2012. – Zootaxa. – Vol. 3368. – P. 50–90.
230. Kotov, A.A. Recent progress in studies of the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of South Korea, with seven new records for the Korean Peninsula / A.A. Kotov, A.Y. Sinev, P.G. Garibian, A.N. Neretina, H.G. Jeong, W. Lee, G. Sik-Min // Journal of Species Research – 2017. – Vol. 6 (Special Edition). – P. 227–246.
231. Kotov, A. A. Analysis of the *Ilyocryptus spinifer* s. lat. species group (Anomopoda, Branchiopoda), with description of a new species / A. A. Kotov, H. J. Dumont // Hydrobiologia. – 2000. – Vol. 428. – №1 – 3. – P. 85–113.
232. Kotov A., Forró L., Korovchinsky N.M., Petrusek A., 2013. Cladocera: World checklist of freshwater Cladocera species. FADA. <http://fada.biodiversity.be/> (version Jan 2013).
233. Kotov, A. A., Štifter, P. Cladocera: family Ilyocryptidae (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda). In Dumont, H. J., Guides to the identification of the microinvertebrates of the Continental Waters of the world / Kenobi Production, Backhuys Publisher, – 2006. – Vol. 22. – 177 p.
234. Kotov, A.A. *Ilyocryptus uenoi* sp. nov. (Anomopoda, Cladocera, Branchiopoda) from Japan / A.A. Kotov, S. Tanaka // Hydrobiologia. – 2004. – Vol. 518 – № 1-3. – P. 111–121.
235. Kotov, A. A. A new species in the *Daphnia curvirostris* (Crustacea: Cladocera) complex from the eastern Palearctic with molecular phylogenetic evidence for the independent origin of neckteeth / A. A. Kotov, S. Ishida, D. J. Taylor // Journal of Plankton Research. – 2006. – Vol. 28. – № 11. – P. 1067–1079.
236. Kotov, A.A. Recent progress in studies of the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of South Korea, with seven new records for the Korean Peninsula / A.A. Kotov,

A.Y. Sinev, P.G. Garibian, A.N. Neretina, H.G. Jeong, W. Lee, G. Sik-Min // Journal of Species Research – 2017. – Vol. 6 (Special Edition). – P. 227–246.

237. Krell, F.T. Why impact factors don't work for taxonomy / F.T. Krell // Nature. – 2002. – Vol. 415. – P. 957.

238. Lilljeborg, W., Cladocera Sueciae / W. Lilljeborg // Uppsala: Akademischen Buhdruckerei, 1901. – Vol. 19. – 701 p.

239. Linnaeus, C. Fauna Suecica / 2nd Ed. – Stockholm: Stockholmiae, 1761. – 578 p.

240. Liu, P. Species and hybrids in the genus *Diaphanosoma* Fischer, 1850 (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera) / P. Liu, L. Xu, S. L. Xu, A. Martínez, H. Chen, D. Cheng, H.J. Dumont, B.P. Han, D. Fontaneto // Molecular phylogenetics and evolution. – 2017. – Vol. 118. – P. 369–378.

241. Louette, G. Analysis of the inland cladocerans of Flanders (Belgium) inferring changes over the past 70 years / G. Louette, T. D. Bie, J. Vandekerckhove, S. Declerck, L.D. Meester // Belgian Journal of Zoology. – 2007. – Vol. 137. – № 1. – P. 117–123.

242. Ma, X. *Daphnia galeata* and *D. dentifera* are geographically and ecologically separated whereas their hybrids occur in intermediate habitats: survey of 44 Chinese lakes / X. Ma, W. Hu, P. Smilauer, M. Yin, J. Wolinska // Molecular Ecology. – 2018. – Vol. 28. – № 4. – P. 785–802.

243. Ma, X. Diversity of the *Daphnia longispina* species complex in Chinese lakes: a DNA taxonomy approach / X. Ma, A. Petrussek, J. Wolinska, S. Giessler, Y. Zhong, Z. Yang, W. Hu, M. Yin, // Journal of Plankton Research. – 2015. – Vol. 37. – № 1. – P. 55–65.

244. Ma, X. The phenotypic plasticity in Chinese populations of *Daphnia similoides sinensis*: recurvate helmeted forms are associated with the presence of predators / X. Ma, J. Wolinska, A. Petrussek, G. Giesler, W. Hu, M. Yin // Journal of Plankton Research. – 2016. – Vol. 38. – № 4. – P. 855–864.

245. Magniez, G. Présence d'un Asellide épigé originaire d'Extrême-Orient en Californie / G. Magniez, J. Toft // Bulletins mensuels Société Linnéenne Lyon. – 2000. – Vol. 69. – № 6. – P. 127–132.

246. Marszal, L. Feeding activity of spined loach *Cobitis* sp. in Lake Lucien, Poland / L. Marszal, M. Grzybkowska, M. Przybylski, M. Valladolid // Folia biologica. – 2003. – V. 51. – P. 159–165.

247. Mayer, C. Genome-wide analysis of tandem repeats in *Daphnia pulex* – a comparative approach / C. Mayer, F. Leese, R. Tollrian // BMC Genomics. – 2010. – Vol. 11. – № 277. – P. 1–28.

248. Michael, R.G. On the resurrection of the Cladoceran species *Chydorus reticulatus* Daday, 1898 (Chydoridae, Cladocera) and its relationship to *Chydorus ventricosus* Daday, 1898 / R.G. Michael, B.J. Hann // *Hydrobiologia*. – 1979. – Vol. 65. – P. 225–232.
249. Millette, K.L. Pleistocene-driven diversification in freshwater zooplankton: Genetic patterns of refugial isolation and postglacial recolonization in *Leptodora kindtii* (Crustacea, Cladocera) / K.L. Millette, S. Xu, J.D.S. Witt, M. E. Cristescu // *Limnology and Oceanography*. – 2011. – Vol. 56. – № 5. – P. 1725–1736.
250. Mizuno, T. Paleolimnological study from the present status of the Lake Hwajinpo and Yeong-rang / T. Mizuno, K. S. Cho // *Korean Journal of Limnology*. – 1980. – Vol. 13. – P. 17–22.
251. Montoliu-Elena, L. Who is *Moina micrura*? An example of how barcodes can help to clarify highly confused species / L. Montoliu-Elena, M. Elias-Gutierrez, M.R. Miracle Sole, V. Korinek // *Genome*. – 2015. – Vol. 58. – № 5. – P. 215–215.
252. Montoliu-Elena, L. *Moina macrocopa* (Straus, 1820): a species complex of a common Cladocera, highlighted by morphology and DNA barcodes / L. Montoliu-Elena, M. Elias-Gutierrez, M. Silva-Briano // *Limnetica*. – 2019. – Vol. 38. – №1. – P. 253–277.
253. Mora, C. How many species are there on Earth and in the ocean? / C. Mora, D. P. Tittensor, S. Adl, A. G. Simpson, B. Worm // *PLoS biology*. – 2011. – Vol. 9. – № 8.
254. Mordukhai-Boltovskoi, Ph. D. On the Taxonomy of the Polyphemidae / Ph. D. Mordukhai-Boltovskoi // *Crustaceana*. – 1968. – Vol. 14. – № 2. – P. 197–209.
255. Morse, J. C. Freshwater biomonitoring with macroinvertebrates in East Asia / J. C. Morse, Y. J. Bae, G. Munkhjargal, N. Sangpradub, K. Tanida, T. S. Vshivkova, B. Wang, L. Yang, C. M. Yule. // *Frontiers in Ecology Environment*. – 2007. – Vol. 5. – №1. – P. 33–42.
256. Müller, O.F. Entomostraca seu Insecta Testacea, quae in aquis Daniae et Norvegiae reperit, descripsit et iconibus illustravit / Lipsiae et Havniae. – 1785. – 135 p.
257. Müller, O.F. Zoologiae Danicae Prodomus, seu Animalium Daniae et Norvegiae Indigenarum characters, nomina et synonyma impirimis population / Havniae. – 1776. – 274 p.
258. Neretina, A.N. Diversity of the subgenus *Disparalona* (*Mixopleuroxus*) Hudec, 2010 (Crustacea: Cladocera) in the New and Old World / A.N. Neretina, P.G. Garibian, A.Y. Sinev, A.A. Kotov // *Journal of Natural History*. – 2018. – Vol. 52. – № 3 – 4. – P. 155–205.
259. Neretina, A.N. A record of *Disparalona hamata* (Birge, 1879) (Cladocera: Chydoridae) in phytotelmata of *Tillandsia agascalentensis* Gardner, 1984 (Poales: Bromeliaceae) / A.N. Neretina, P.G. Garibian, M. Romero, D.M. Mondragón, M. Silva-Briano // *Zootaxa*. – 2019. – Vol. 4567 – №2. – P. 347–357.

260. Ni, Y. New lineages and old species: lineage diversity and regional distribution of *Moina* (Crustacea: Cladocera) in China / Y. Ni, X. Ma, W. Hu, D. Blair, M. Yin // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2019. – Vol. 134. – P. 87–98.
261. Nilssen, J.P. Restoring *Daphnia lacustris* G.O. Sars, 1862 (Crustacea, Anomopoda): a cryptic species in the *Daphnia longispina* group / J.P. Nilssen, A. Hobaek, A. Petrussek, M. Skage // *Hydrobiologia*. – 2007. – Vol. 594. – P. 5–17.
262. Orlova-Bienkowskaja M.Ya. Daphniidae: genus *Simocephalus*. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the World 17 / Leyden: Backhuys, 2001. – 130 p.
263. Perbiche-Neves, G. Distinct responses of Copepoda and Cladocera diversity to climatic, environmental, and geographic filters in the La Plata River basin / G. Perbiche-Neves, V.S. Saito, N.R. Simões, J.A. Debastiani-Júnior, D. Augusto de Oliveira Naliato, M.G. Nogueira // *Hydrobiologia*. – 2018.
264. Petrussek, A. Large intercontinental differentiation of *Moina micrura* (Crustacea: Anomopoda): one less cosmopolitan cladoceran? / A. Petrussek, M. Černý, E. Audenaert // *Hydrobiologia*. – 2004. – Vol. 526. – P. 73–81.
265. Popova, E.V. Revision of the Old World *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *similis* group (Cladocera: Daphniidae) / E.V. Popova, A. Petrussek, V. Kořinek, J. Mergeay, E.I. Bekker, D.P. Karabanov, Y.R. Galimov, T.V. Neretina, D.J. Taylor, A.A. Kotov // *Zootaxa*. – 2016. – Vol. 4161. – № 1. – P. 1–40.
266. Popova, E.Y. Latitudinal patterns in the diversity of two subgenera of the genus *Daphnia* O.F. Müller (Crustacea: Cladocera: Daphniidae) / E.Y. Popova, A.A. Kotov // *Zootaxa*. – 2013. – Vol. 3736. – 159–174.
267. Raghunathan, M.B. Checklist of Indian Cladocera (Crustacea) / M.B. Raghunathan, R. Suresn Kumar // *Zoos'Print Journal*. – 2002. – Vol. 18. – № 8. – P. 1180–1182.
268. Rajapaksa, R. The Cladocera of Sri Lanka (Ceylon), with remarks on some species / R. Rajapaksa, C.H. Fernando // *Hydrobiologia*. – 1982. – Vol. 94. – P. 49–69.
269. Richard, J. Entomostracés d'eau douce de Sumatra et de Celebes / J. Richard // *Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Ost-indien, herausgegeben von Dr. Max Weber* (Brill: Leiden). – 1891. – Vol. 2. – P. 118–128.
270. Richard, J., *Grimaldina brazzai*, *Guernella raphaelis*, *Moinodaphnia mocquerysi*, cladocères nouveaux du Congo / J. Richard // *Mémoires de la Société zoologique de France*. – 1892. – Vol. 5. – P. 213–226.

271. Rivier, I.K. The predatory Cladocera (Onychopoda: Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae) and Leptodorida of the world. Backhuys Publishing, Leiden, The Netherlands, – 1998. – 213 p.
272. Rogers, D.C., Kotov, A.A., Sinev, A.Y., Glagolev, S.M., Korovchinsky, N.M., Smirnov, N.N., Bekker, E.I., 2019. Chapter 16.2. Arthropoda: Class Branchiopoda.: Keys to Palaearctic Fauna. London etc / Academic Press, – 2019. – Vol. 4. – P. 643–724.
273. Rumes, B. Distribution and faunal richness of Cladocera in western Uganda crater lakes / B. Rumes, H. Eggermont, D. Verschuren // *Hydrobiologia*. – 2011. – Vol. 676. – P. 39–46.
274. Samchyshyna, L. Patterns in the distribution of Arctic freshwater zooplankton related to glaciations history / L. Samchyshyna, L. A. Hansson, K. Christoffersen // *Polar Biology*. – 2008. – Vol. 31. – P. 1427–1435.
275. Sars, G.O. On freshwater crustaceans occurring in the vicinity of Christiania / University of Bergen, – 1861 (published in 1993). – 199 p.
276. Sars, G.O. On fresh-water Entomostraca from the neighbourhood of Sydney, partly raised from dried mud / G.O. Sars // *Archiv for Mathematik og Naturvidenskab Christiania*. – 1896. – Vol. 18. – № 3. – P. 1–81.
277. Sars, G.O. On some Australian Cladocera raised from dried mud / G.O. Sars // *Forhandlinger i Videnskabs – Selskabet Christiania*. – 1885. – P. 1–46.
278. Sars, G.O. Additional notes on Australian Cladocera, raised from dried mud / G.O. Sars // *Forhandlinger i Videnskabs – Selskabet Christiania*. – 1888. – Vol. 7. – P. 1–74.
279. Sars, G.O. On the crustacean fauna of Central Asia. Part II. Cladocera // *Ezhagodnik zoologicheskogo Muzeja Imperatorskoi Akademii Nauk*. – 1903, – Vol. 8. – P. 157–194.
280. Sars, G.O. The fresh-water Entomostraca of the Cape Province (Union of SouthAfrica). Part 1: Cladocera / G.O. Sars // *Annals of the South African Museum*. – 1916. – Vol. 15. – P. 303–351.
281. Sato, T. Potamoplankton of the River Hang-gang in early winter / T. Sato // *Japanese Journal of Limnology*. – 1939. – Vol. 10. – 128–130.
282. Schwenk, K. Ecology and genetics of interspecific hybridization in *Daphnia* / K. Schwenk, P. Spaak // *Evolutionary Ecology of Freshwater Animals*. – 1997. – P. 199–229.
283. Sharma, P. Molecular approach to identify sibling species of the *Ceriodaphnia cornuta* complex (Cladocera: Daphniidae) from Australia with notes on the continental endemism of this group / P. Sharma, A.A. Kotov // *Zootaxa*. – 2013. – Vol. 3702. – 79–89.

284. Sharma, B. K., Sharma S. Faunal diversity of Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) in wetlands of Majuli (the largest river island), Assam, nothest India / B. K. Sharma, S. Sharma // *Opuscula Zoologica Budapest*. – 2014. – Vol. 45. – № 1. – P. 83–94.
285. Sigwart, J. D. Measuring Biodiversity and Extinction – Present and Past / J. D. Sigwart, K. D. Bennett, S. M. Edie, L. Mander, B. Okamura, K. Padian, N. W. Yeung // *Integrative and comparative biology*. – 2018. – Vol. 58. – № 6. – P. 1111–1117.
286. Sinev, A.Y. A new and a rare species of *Chydorus* Leach, 1816 (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda) from Cat Tien National Park, Vietnam / A.Y. Sinev // *Zootaxa*. – 2014. – Vol. 3861. – P. 127–144
287. Sinev, A.Y. Discrimination between two sibling species of *Acroperus* (Baird, 1843) from the Palearctic (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) / A.Y. Sinev // *Zootaxa*. – 2009. – Vol. 2176. – P. 1–21.
288. Sinev, A.Y. Review of the *affinis*-group of *Alona* Baird, 1843, with the description of a new species from Australia (Anomopoda Chydoridae) / A.Y. Sinev // *Arthropoda Selecta*. – 1997. – Vol. 6. – № 3 – 4. – P. 47–58.
289. Sinev A.Y. Redescription of the rheophilous cladocera *Camptocercus vietnamensis* Than, 1980 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) / A.Y. Sinev // *Zootaxa*. – 2011. – Vol. 2934. – P. 53–60.
290. Sinev A.Y. A comparative morphological analysis of four species of *Camptocercus* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) / A.Y. Sinev // *Zootaxa*. – 2014. – Vol. 3895 – № 2. – P. 183–207.
291. Sinev, A.Y. Morphology and phylogenetic position of three species of genus *Camptocercus* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) / A.Y. Sinev // *Zootaxa*. – 2015. – Vol. 4040. – № 2. – P. 169–186.
292. Sinev A.Y., Key for identification of Cladocera of the subfamily Aloninae (Anomopoda: Chydoridae) from South-East Asia / A.Y. Sinev // *Zootaxa*. – 2016. – Vol. 4200. – № 4. – P. 451–486.
293. Sinev, A.Y. Genus *Camptocercus* (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) in North America / A.Y. Sinev // *Zootaxa*. – 2018. – Vol. 4459. – № 3. – P. 583.
294. Sinev, A.Y. Cladocera of Hainan Island, China/ A.Y. Sinev, Y. Gu, B.P. Han // *Zootaxa*. – 2015. – Vol. 4006. – № 3. – P. 569–585.
295. Sinev, A.Y. Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of Cat Tien National Park, South Vietnam / A.Y. Sinev, N.N. Korovchinsky // *Journal of Limnology* – 2013. – Vol. 72. – № s 2. – P. 125–141.

296. Sinev, A.Y. Revision of the Holarctic genus *Rhynchotalona* Norman, 1903 (Cladocera: Chydoridae) / A.Y. Sinev, A.A. Kotov // *Zootaxa*. – 2014. – Vol. 3841. – P. 188–210.
297. Sinev, A.Y. Notes on *Pleuroxus (Picripleuroxus) quasidenticulatus* (Smirnov, 1996) (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) from South-East Asia and the East of Russia / A.Y. Sinev, L. Sanoamuang // *Invertebrate Zoology*. – 2013. – Vol. 10. – № 2. – P. 269–280.
298. Sinev, A.Y. A comparative morphological analysis of four species of *Camptocercus* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) / A.Y. Sinev // *Zootaxa*. – 2014. – Vol. 3895. – P. 183–207.
299. Sinev, A.Y. The West Mediterranean *Alona azorica* Frenzel & Alonso, 1988 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) is composed of two species. / A.Y. Sinev, M. Alonso, M.R. Miracle, M Sahuquillo // *Zootaxa*. – 2012. – Vol. 3276. – P. 51–68.
300. Sinev, A.Y. A new species of *Pseudochydorus* Fryer, 1968 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) from South-East Asia // A.Y. Sinev, P.G. Garibian, Y. Gu // *Zootaxa*. – 2016. – Vol. 4079. – P. 129–139.
301. Sinev, A.Y. Cladocera of Hainan Island, China / A.Y. Sinev, Y. Gu, BP. Han // *Zootaxa*. – 2015. – Vol. 4006. – P. 569–585.
302. Sinev, A.Y. Revision of the *costata*-group of *Alona* s. lato (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) confirms its generic status / A.Y. Sinev, H.J. Dumont // *European Journal of Taxonomy*. – 2016. – Vol. 223. – P. 1–38.
303. Smirnov, N.N. The Macrothricidae of the world / N.N. Smirnov // *Guides to the identification of the microinvertebrates of the Continental Waters of the world*. – 1992. – Vol. 1. – P. 1–143.
304. Smirnov, N.N. Cladocera: the Chydorinae and Sayciinae (Chydoridae) of the world / N.N. Smirnov // *Guides to the identification of the microinvertebrates of the Continental Waters of the world*. – 1996. – Vol. 11. – P. 1–197.
305. Smirnov, N.N. Partial revision of the aduncus-like species of *Pleuroxus* Baird, 1843 (Chydoridae, Cladocera) from the southern hemisphere with comments of subgeneric differentiation within the genus / N.N. Smirnov, A.A. Kotov, J. Coronel // *Journal of Natural History*. – 2006. – Vol. 40. – № 27. – P. 1617–1639.
306. Smirnov, N.N. Check-list of the South-African Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) / N.N. Smirnov // *Zootaxa*. – 2008. – Vol. 1788. – P. 47–56.
307. Smirnov, N.N. A revision of the genus *Camptocercus* (Anomopoda, Chydoridae, Aloninae) / N.N. Smirnov // *Hydrobiologia*. – 1998. – Vol. 386. – P. 63–83.

308. Smirnov N.N. *Pleuroxus aduncus* (Jurine, 1820) and its geographic distribution, an addition to unraveling of “the *Pleuroxus aduncus* problem” / N.N. Smirnov // *Arthropoda Selecta*. – 2014. – Vol. 23. – P. 253–258.
309. Smirnov N.N., Glagolev S.M., Korovchinsky N.M., Kotov A.A., Orlova-Bienkowskaja M.Ya., Rivier I.K., Cladocera. Guides to the identification of the freshwater invertebrates of Russia and surrounding territories, – 1995. – Vol. 2. – 146 p.
310. Smirnov N.N., Kotov A.A., Coronel J. Partial revision of the *aduncus*-like species of *Pleuroxus* Baird, 1843 (Chydoridae, Cladocera) from the southern hemisphere with comments of subgeneric differentiation within the genus // *Journal of Natural History*. – 2006. – Vol. 40. – P. 1617–1639.
311. Smirnov N.N., Timms B.V. A revision of the Australian Cladocera (Crustacea) / *Records of the Australian museum. Supplement*, –1983. – 135 p.
312. Smirnov, N.N. Cladocera: the Chydorinae and Sayciinae (Chydoridae) of the world / N.N. Smirnov // *Guides to the identification of the microivertebrates of the Continental Waters of the world*. – 1996. – Vol. 11. – P. 1–197.
313. Starobogatov, Ya. I. Taxonomy and distribution of crayfishes of Asia and East Europe / Ya. I. Starobogatov // *Arthropoda Selecta*. – 1995. – Vol. 4. – № 3 – 4. – P. 3–25.
314. Stenderup, J.T. Molecular phylogeny of the Branchiopoda (Crustacea)–Multiple approaches suggest a ‘diplostracan’ ancestry of the Notostraca / J.T. Stenderup, J. Olesen, H. Glenner // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2006. – Vol. 41. – P. 182–194.
315. Stingelin, T. Cladoceren aus den Gebirge von Kolumbien // *Memoirs Societe Neuchateloise Science Naturel*. – 1913. – Vol. 5. – P. 600–638.
316. Stork, N. E. (2018). How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on Earth? / N. E Stork // *Annual review of entomology*. – 2018. – Vol. 63. – P. 31–45.
317. Su, R. Zooplankton fauna (Rotifera, Cladocera, Copepoda) of Inner Mongolia, China. End-of-Course Report of the International Training Course "Freshwater Zooplankton: a tool in lake management"/ University of Ghent, – 1996. – 14 p.
318. Tanaka, M. Study on the plankton from Lake Utonai-numa, Hokkaido / M. Tanaka, S. Fujita // *Yokkachi University Journal of Environmental and Information Sciences*. – 2002. – Vol. 6. – P. 1–25.
319. Taylor, D.J. The systematic of Holarctic bosminids and a revision that reconciles molecular and morphological evolution / D.J. Taylor, C.R. Ishikane, R.A. Haney // *Limnology and Oceanography*. – 2002. – Vol. – № 5. – P. 1486–1495.

320. Timm, T. Freshwater Oligochaeta of some urban water-courses in the Russian Far East / T. Timm // *International Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. – 1997. – Vol. 82. – P. 437–467.
321. Tiunova, T.M. First record of mayfly genus *Behningia* Lestage, 1929 (Ephemeroptera, Behningiidae) from Primorye. Short Communication / T.M. Tiunova // *Far Eastern Entomologist*. – 1997. – Vol. 47. – P. 20.
322. Uéno, M. Plankton of the four large lakes of Manchoukuo / M. Uéno // *Report of the limnology survey of Kwantung and Manchoukuo*. – 1940. – P. 552–568.
323. Uéno, M. Introductory account of the biological survey of inland waters of northern Tyosen (Korea) / M. Uéno // *Japanese Journal of Limnology*. – 1942. – Vol. 11. – P. 96–107. (in Japanese).
324. Uéno, M. *Daphnia* of Hokkaido and their habitat-lakes / M. Uéno // *Konan Women's College Research*. – 1972. – Vol. 8. – P. 65–102.
325. Van Damme, K. Separation of *Anthalona* gen.n. from *Alona* Baird, 1843 (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda): morphology and evolution of scraping stenothermic alonines / K. Van Damme, A.Y. Sinev, H.J. Dumont // *Zootaxa*. – 2011. – Vol. 2875. – P. 1–64.
326. Van Damme, K. Endemism in the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of Southern Africa / K. Van Damme, E.I. Bekker, A.A. Kotov // *Journal of Limnology*. – 2013. – Vol. 72. – № 3. – 440–463.
327. Van Damme, K. Limb morphology of the carnivorous anomopods *Anchistropus emaginatus* Sars, 1862 and *Pseudochydorus globosus* (Baird, 1843) (Crustacea: Branchiopoda: Anomopoda) / K. Van Damme, H.J. Dumont // *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*. – 2007. – Vol. 43. – № 4. – P. 271–284.
328. Van Damme, K. Further division of *Alona* Baird, 1843: separation and position of *Coronatella* Dybowski & Grochowski and *Ovalona* gen.n. (Crustacea: Cladocera) / K. Van Damme, H.J. Dumont // *Zootaxa*. – 2008. – Vol. 1960. – P. 1–44.
329. Van Damme, K. Notes on chydorid endemism in continental Africa: *Matralona* gen. n., a monotypic Alonine from the Fouta Djallon Plateau (Guinea, West Africa) (Crustacea: Cladocera: Anomopoda) / K. Van Damme, H.J. Dumont // *Zootaxa*. – 2009. – Vol. 2051. – P. 26–40.
330. Van Damme, K. Cladocera of the Lençóis Maranhenses (NE - Brazil): faunal composition and a reappraisal of Sars' Method / K. Van Damme, H.J. Dumont // *Brazilian Journal of Biology*. – 2010. – Vol. 70. – № (3, suppl.). – 755–779.

331. Van Damme, K. The Afromontane Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of the Rwenzori (Uganda - D. R. Congo): taxonomy, ecology and biogeography / K. Van Damme, H. Eggermont // *Hydrobiologia*. – 2011. – Vol. 676. – P. 57–100.
332. Van Damme, K. The fossil record of the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda): Evidence and hypotheses / K. Van Damme, A.A. Kotov // *Earth-Science Reviews* – 2016. – Vol. 163. – P. 162–189.
333. Van Damme, K. A checklist of names in *Alona* Baird 1843 (Crustacea: Cladocera: Chydoridae) and their current status: an analysis of the taxonomy of a lump genus / K. Van Damme, A.A. Kotov, H.J. Dumont // *Zootaxa*. – 2010. – Vol. 2330. – P. 1–63.
334. Van Damme, K. A new genus of cave-dwelling microcrustaceans from the Dinaric Region (south-east Europe): adaptation of true stygobitic Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) / K. Van Damme, A.Y. Sinev // *Zoological Journal of the Linnean Society*. – 2011. – Vol. 161. – P. 31–52.
335. Van Damme, K. Corrigendum. Gondwanotrichidae nom. nov. pro Nototrichidae Van Damme, Shiel, Dumont, 2007 / K. Van Damme, R.J. Shiel, H.J. Dumont // *Zoologica Scripta*. – 2007. – Vol. 36. – P. 623.
336. Van Damme, K. *Notothrix halsei* gen. n., sp. n., representative of a new family of freshwater cladocerans (Branchiopoda, Anomopoda) from SW Australia, with a discussion of ancestral traits and a preliminary molecular phylogeny of the order / K. Van Damme, R.J. Shiel, H.J. Dumont // *Zoologica Scripta*. – 2007. – Vol. 36. – P. 465–487.
337. Walter, D.E. Keys and the Crisis in Taxonomy: Extinction or Reinvention / D.E. Walter, S. Winterton // *Annual Review of Entomology*. – 2007. – Vol. 52. – P. 193–208.
338. Wei, W. Genetic Structure of *Daphnia galeata* populations in Eastern China / W. Wei, S. Gießler, J. Wolinska, X. Ma, Z. Yang, W. Hu, M. Yin // *PLoS ONE*. – 2015. – Vol. 10. – № 3.
339. Weigand, H., Beermann, A. J., Čiampor, F., Costa, F. O., Csabai, Z., Duarte, S., Strand, M. (2019). DNA barcode reference libraries for the monitoring of aquatic biota in Europe: Gap-analysis and recommendations for future work. *BioRxiv*, 576553.
340. Wesenberg-Lund, C. *Biologie der Süßwassertiere* / C. Wesenberg-Lund // *Wirbellose Tiere*, Wien: – 1939. – P. 1–817.
341. Wikipedia. https://ru.wikipedia.org/wiki/Дальний_Восток.
342. Wolf, H.G. Inter-specific hybridization underlies phenotypic variability in *Daphnia* populations / H.G. Wolf, M.A. Mort // *Oecologia*. – 1986. – Vol. 68. – P. 507–511.

343. Woltereck, R. Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sog «Schwebefortsätze» pelagischer Cladoceren / R. Woltereck // Zoologica. – 1913. – Vol. 26. – 475–550.
344. WWF. Freshwater Ecoregions. www.feow.org
345. Xiang X.F., Ji G.H., Chen S.Z., Yu G.L., Xu L., Han B.P., Kotov A.A., Dumont H.J., 2014. Check-List of Chinese Cladocera (Crustacea: Branchiopoda). Part 1. Haplopoda, Ctenopoda, Onychopoda and Anomopoda (families Daphniidae, Moinidae, Bosminidae, Ilyocryptidae) / X.F. Xiang, G.H. Ji, S.Z. Chen, G.L. Yu, L. Xu, B.P. Han, A.A. Kotov, H.J. Dumont // Zootaxa. – 2015. – Vol. 3904. – № 1. – P. 001–027.
346. Xu, L. Biogeography and evolution of the Holarctic zooplankton genus *Leptodora* (Crustacea: Branchiopoda: Haplopoda) / L. Xu, B.P. Han, K. Van Damme, A. Vierstraete, J.R. Vanfleteren, H.J. Dumont // Journal of Biogeography. – 2011. – Vol. 38. – № 2. – P. 359–370.
347. Xu, S. The non-cosmopolitanism paradigm of freshwater zooplankton: insights from the global phylogeography of the predatory cladoceran *Polyphemus pediculus* (Crustacea, Onychopoda) / S. Xu, P.D.N. Hebert, A.A. Kotov, M.E. Cristescu // Molecular Ecology. – 2009. – Vol. 18. – № 24. – P. 5161–5179.
348. Yamamoto, K. The plankton of Lake Husenko of northern Korea / K. Yamamoto // Japanese Journal of Limnology. – 1942 [1941]. – Vol. 11. – № 3. – P. 108–116. (in Japanese).
349. Yamamoto, T. The plankton of Tenti and Santien of Mt. Hakuto / K. Yamamoto // Japanese Journal of Limnology. – 1944. – Vol. 13. – P. 167–170. (in Japanese).
350. Yoo, H. B. Zooplankton fauna of Lake Sochonji and Chonji on the top of Mt. Paektu / H. B. Yoo // The Korean Journal of Ecology. – 1998. – Vol. 21. – № 5-2. – P. 565–573. (in Korean with English abstract).
351. Yoon, S.M. Arthropoda: Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata, Ctenopoda, Anomopoda, Haplopoda Branchiopods / S.M. Yoon // Invertebrate fauna of Korea. – 2010. – Vol. 21. – № 2. – P. 1–156.
352. Yoon, S.M. A systematic study on the freshwater Cladocera from Korea / S. M. Yoon, H. S. Kim // Korean Journal of Systematic Zoology. – 1987. – Vol. 3. – P. 175–207. (in Korean).
353. Yoon, S.M. A taxonomic study of genus *Moina* (Branchiopoda, Cladocera, Moinidae) of Korea / S.M. Yoon, W. Kim. // Korean Journal of Systematic Zoology. – 1992. – Vol. 8. – P. 89–105.
354. Yoon, S. M. Redescription of two chydorid species of genus *Leydigia* Kurz, 1875 (Branchiopoda, Anomopoda, Chydoridae) from Korea / S.M. Yoon, W. Kim. // Korean Journal of Zoology. – 1993. – Vol. 36. – P. 380–390.

355. Yoon, S. M. *Alona quadrangularis* (O. F. Müller, 1785) (Branchiopoda, Anomopoda, Chydoridae) in Korea / S.M. Yoon, W. Kim // Korean Journal of Systematic Zoology. – 1995. – Vol. 11. – P. 265–274.
356. Yoon, S. M. Description of *Bosmina longirostris* (O.F. Müller) (Branchiopoda, Anomopoda, Bosminidae) in Korea, with notes on its ecology / S.M. Yoon, W. Kim // Korean Journal of Biological Sciences. – 1997. – Vol. 1. – P. 435–445.
357. Yoon, S. M. Taxonomic review of the genus *Diaphanosoma* (Branchiopoda, Ctenopoda, Sididae), with a redescription of *Diaphanosoma dubium* in Korea / S.M. Yoon, W. Kim // Korean Journal of Systematic Zoology. – 2000. – Vol. 16. – P. 113–124.
358. Zuykova, E.I. Identification of the *Daphnia* species (Crustacea: Cladocera) in the lakes of the Ob and Yenisei River basins: morphological and molecular phylogenetic approaches / E.I. Zuykova, N.A. Bochkarev, A.V. Katokhin // Hydrobiologia. – 2013. – Vol. 715 – № 1. – P. 135–150.
359. Zuykova, E.I. Unexpected endemism in the *Daphnia longispina* complex (Crustacea: Cladocera) in Southern Siberia / E.I. Zuykova, N.A. Bochkarev, D.J. Taylor, A.A. Kotov // PLoS ONE. – 2019. – Vol. 14. – № 9.
360. Zuykova, E.I. Contrasting phylogeographic patterns and demographic history in closely related species of *Daphnia longispina* group (Crustacea: Cladocera) with focus on North-Eastern Eurasia / E.I. Zuykova, E.P. Simonov, N.A. Bochkarev, S.A. Abramov, N.G. Sheveleva, A.A. Kotov // PLoS ONE. – 2018a. – Vol. 13. – № 11.
361. Zuykova, E.I. Resolution of the *Daphnia umbra* problem (Crustacea: Cladocera) using an integrated taxonomic approach / E.I. Zuykova, E.P. Simonov, N.A. Bochkarev, D.J. Taylor, A.A. Kotov // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2018b. – Vol. 184. – № 4. – P. 969–998.