



О морфологической радиации Cladocera (Crustacea)

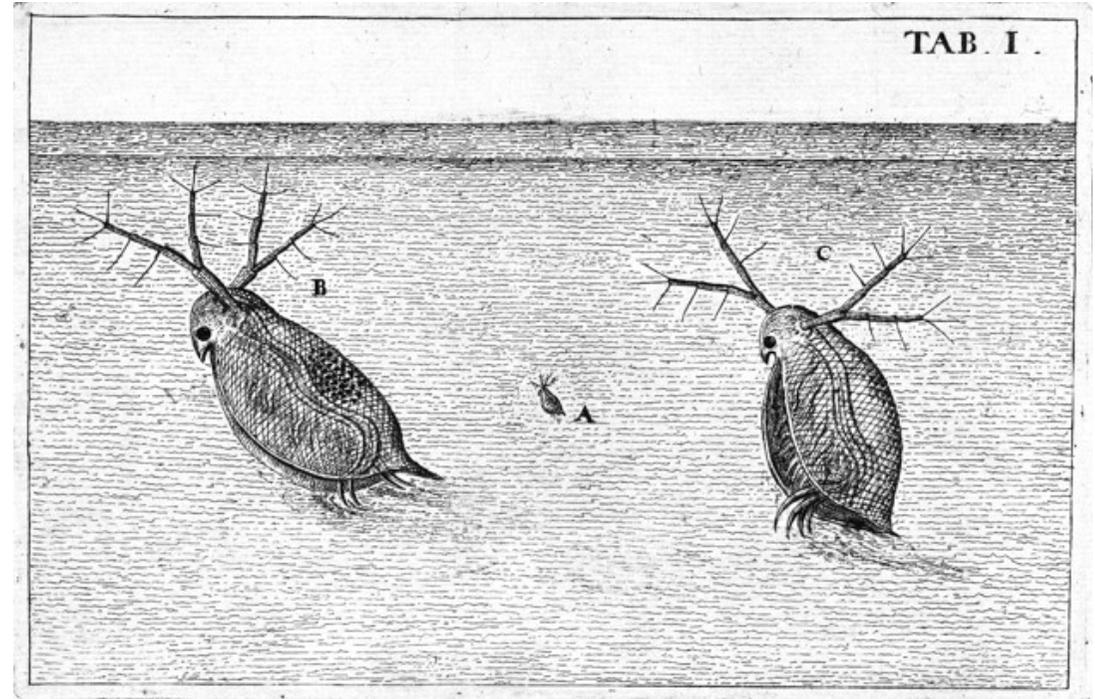


Н.Н. Смирнов, А.А. Котов

**Институт проблем экологии и эволюции РАН
Лаборатория экологии водных сообществ и
инвазий**



Давно изучаются....



Jacob Christian Schäffer
1718–1790

Cladocera – модельный объект современных биологических наук

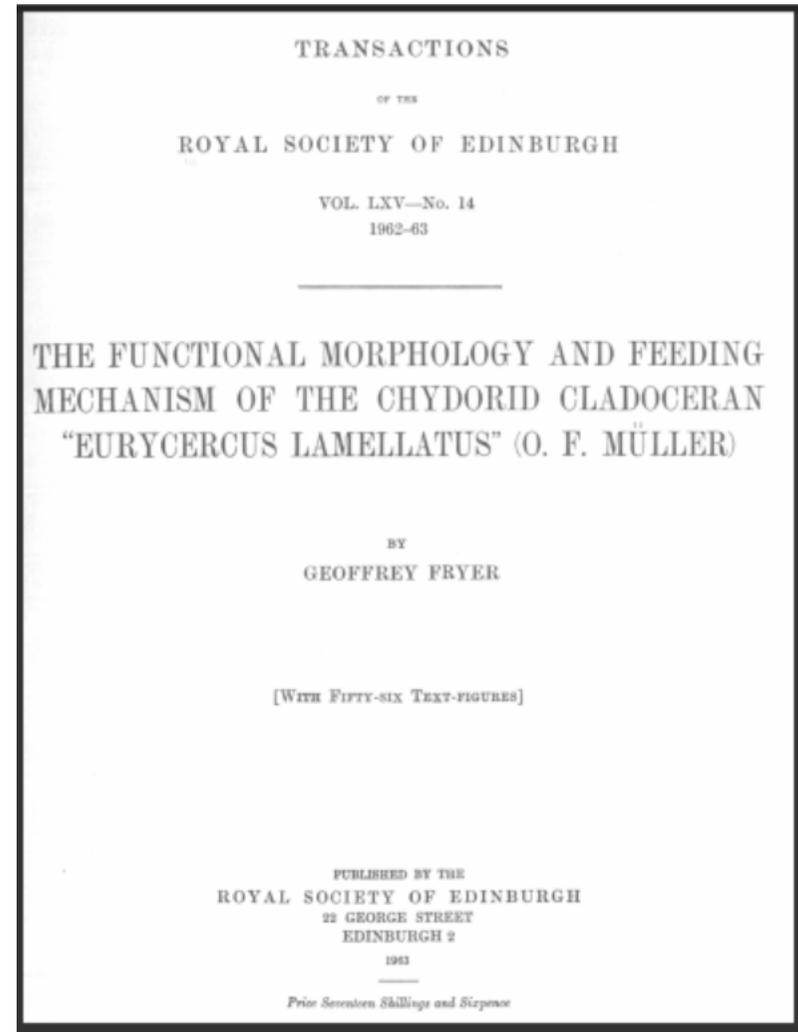


Адаптивная радиация на примере Cladocera



Geoffrey Fryer

In Windermere Laboratory of the Freshwater Biological Association, Cumbria, UK (6 Sep 1971)



Смещение понятий «морфологическая радиация» и «адаптивная радиация»

"Speciation and adaptation are usually synchronous processes but there are cases when speciation may have preceded adaptive changes"

"... adaptive changes may have occurred only after the chance events that led to speciation were complete"
(Fryer, 1976, P. 171)



**Введение термина
«адаптивная радиация»
и начало смешения
двух понятий**

**Henry Fairfield Osborn, Sr.
1857-1935**

Osborn, H. F. (1902). The law of adaptive radiation. *The American Naturalist*, 36(425), 353-363.



* "иррадиация" =
адаптивная радиация
* "инадаптивная
эволюция", как случай
"поспешного" и
"бесплодного" прогресса

**Ковалевский, Владимир Онуфриевич
1842-1883**

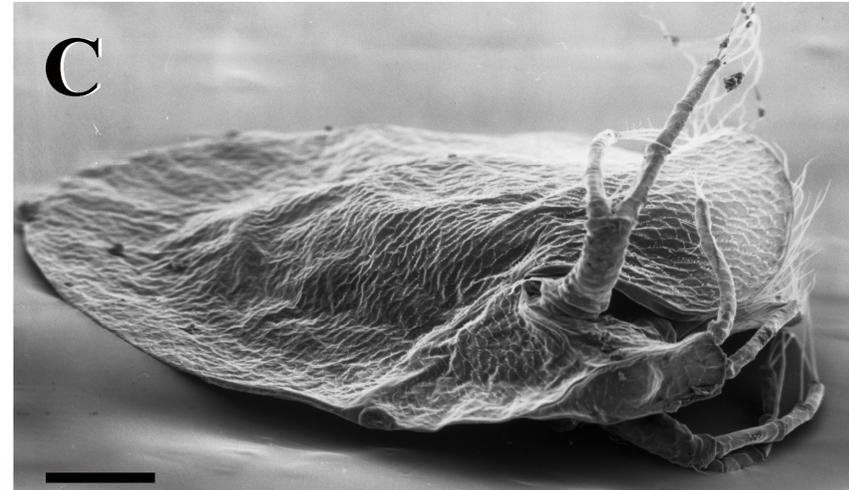
Ковалевский, В. О. (1875). Остеология двух ископаемых видов из группы копытных. *Изв. Об-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии*, 16(1), 1-59.

Морфологическая радиация происходит на основе неопределённо большого числа особей и в течение неопределённо длительного времени.

Морфологическая радиация даёт как полезные, так бесполезные формы и даже уродства (Мейен, 1987).

При анализе последних важно понимать, что "аномалия и норма - характеристики отдельных признаков, а не целого организма" (Роров, 2000).

адаптивная радиация – это процесс приспособления к определенным условиям среды, которые могут значительно меняться со временем.



Arthropoda Selecta 8 (1): 35–41

© ARTHROPODA SELECTA. 1999

Morpho-functional grounds of life mode of "Cladocera".
X. Specialized "Cladocera" (Phyllopoda: Crustacea)
as victims of morphological radiation

Морфо-функциональные основы образа жизни ветвистоусых
ракообразных. X. Специализированные "Cladocera"
(Phyllopoda: Crustacea) как жертвы морфологической радиации

N.N. Smirnov
Н.Н. Смирнов

"Lake Glubokoe" Hydrobiological Station, Institute for Problems of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky
prospekt 33, Moscow 117071 Russia.

e-mail: nik.smi@g23.rcfcom.ru

Гидробиологическая станция "Глубокое озеро", Институт проблем экологии и эволюции, Российской Академии наук, Ленинский
проспект 33, Москва 117071 Россия

KEY WORDS: morphological radiation, adaptive radiation, speciation, Anomopoda, Ctenopoda.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: морфологическая радиация, адаптивная радиация, видообразование, Аномопода, Стенопода.

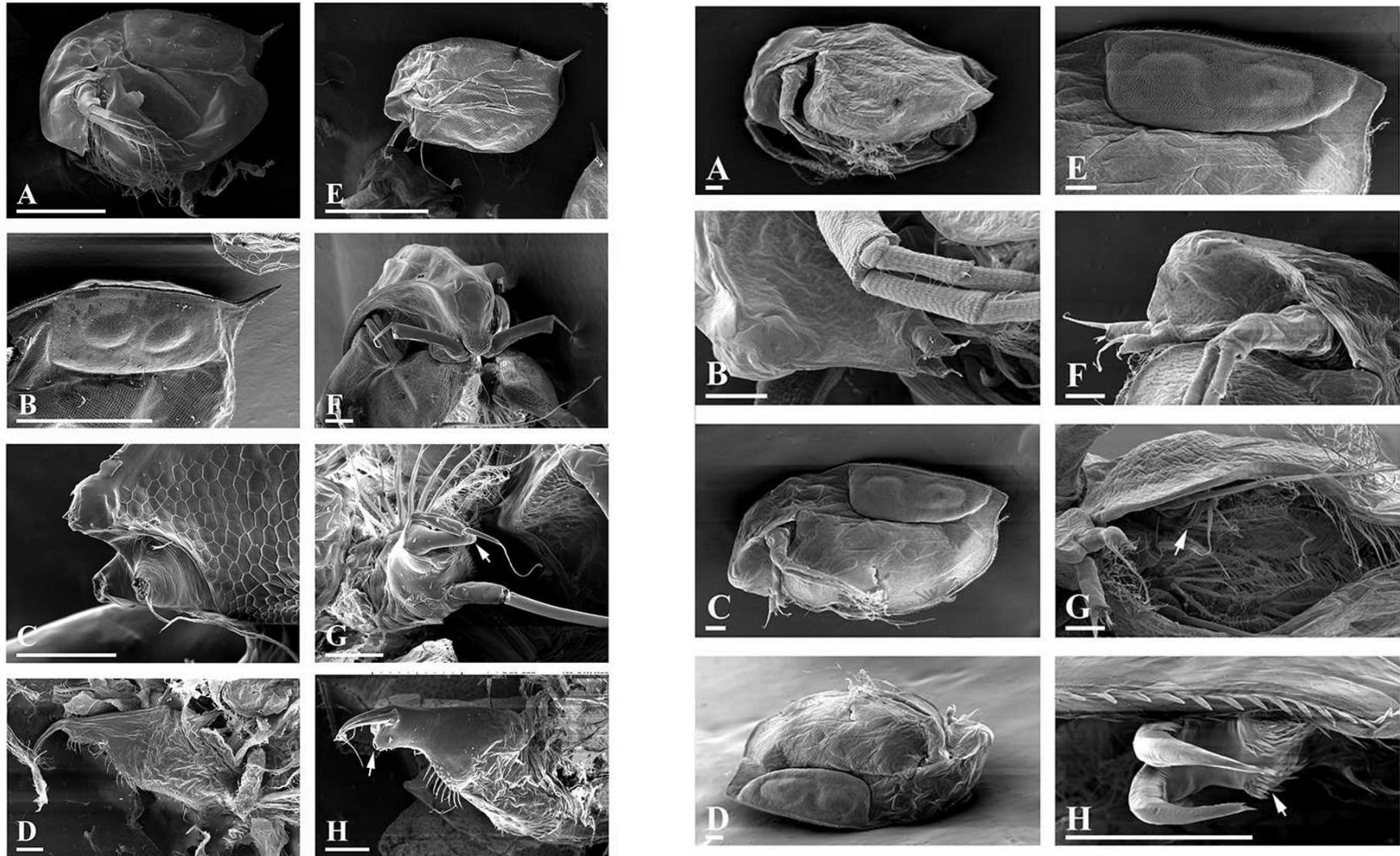
ABSTRACT: The notion is developed that morphological radiation precedes adaptive radiation. In the Cladocera, every structure undergoes morphological radiation from a primitive state to reduction or specialization, thus forming morphological series frequently parallel in different taxa. Some forms produced by morphological radiation are exploited as adaptations. Extreme (specialized) forms are never dominant of

The following observations are based on about forty years of collecting and investigation of cladoceran morphology, of their abundance and distribution in nature, as well as on the data obtained by other authors. "Cladocera" is used here as an ecological term, combining the species of the orders Anomopoda and Ctenopoda [excluding Polyphemoidea and *Leptodora* (Focke, 1844)] that inhabit littoral and/or pelagic environments.

Vincorps – пример кладоцеры, над которой поиздевалась морфологическая радиация

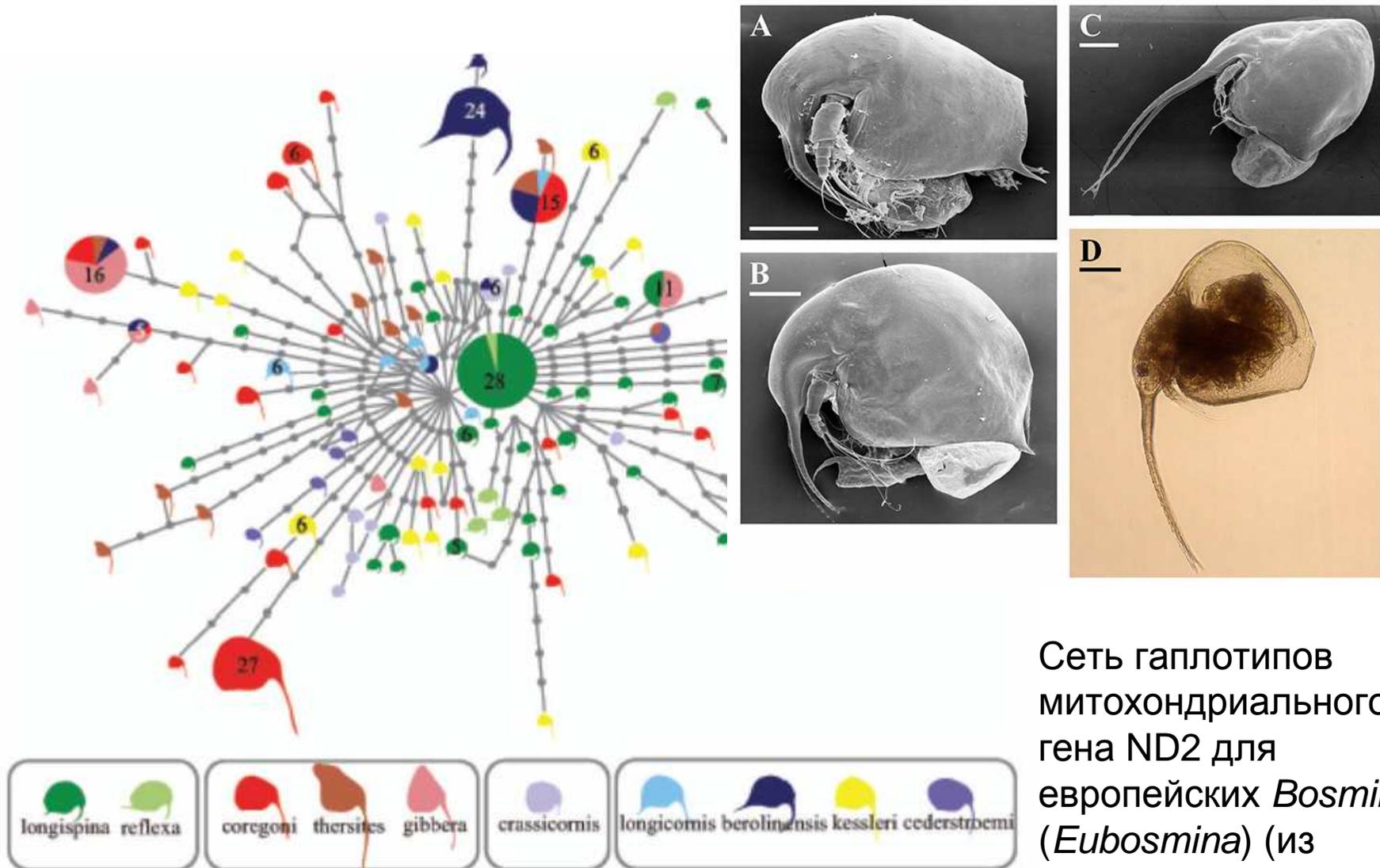
- * "кульминации" (Ковалевский, 1875)
- * "жертвы морфологической радиации" (Smirnov, 1999)
- * никогда не достигают больших численностей, обитают в ограниченных биотопах
- * легко вымрут при изменении условий

Уродства. Гинандроморфы у *Daphnia magna*



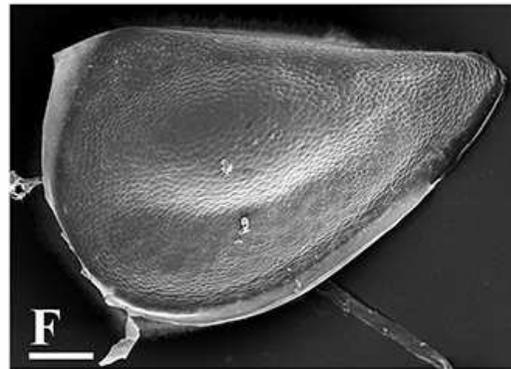
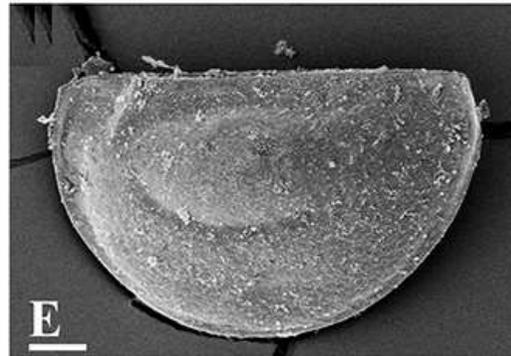
Daphnia magna находится на стадии перехода от средового к генетическому определению пола (женской гетерогаметности с W хромосомой) (Reisser et al. 2017)

Совершенно разные темпы морфологической эволюции



Сеть гаплотипов
митохондриального
гена ND2 для
европейских *Bosmina*
(*Eubosmina*) (из
Faustová et al. 2011)

Морфологический стазис у большинства кладоцер



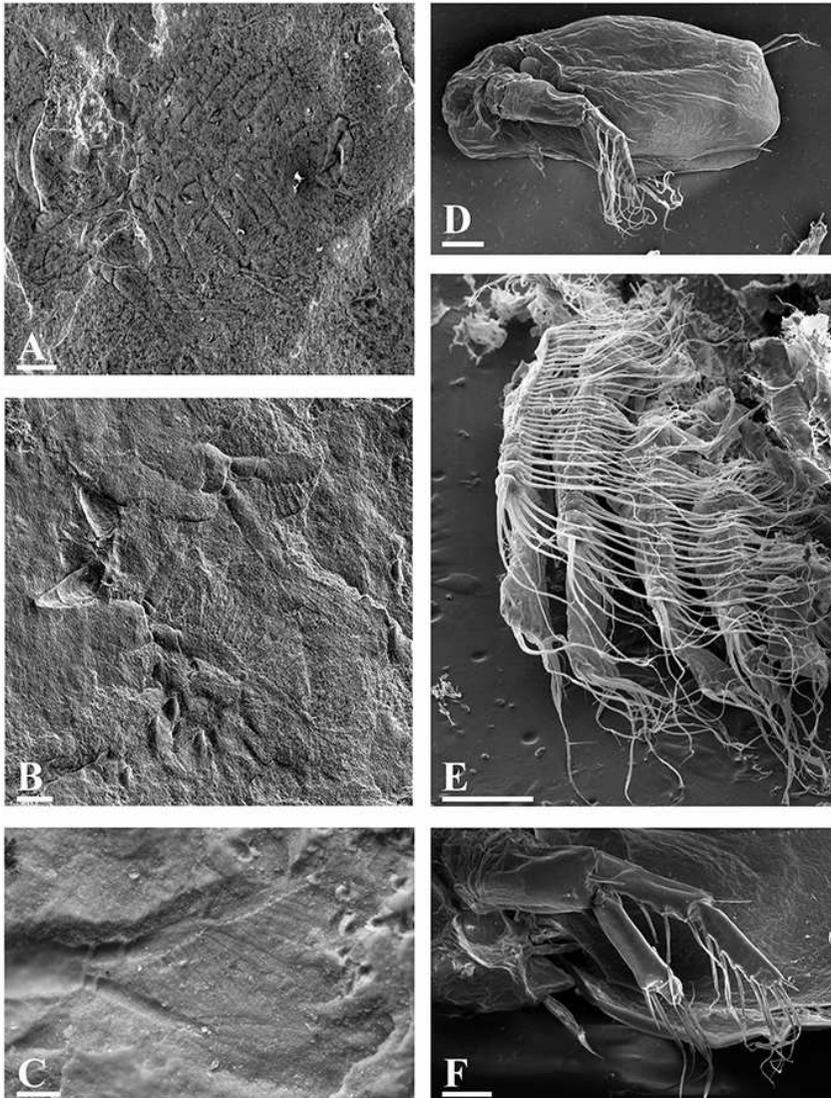
* ветвистоусые ракообразные – это очень древняя группа

* ошибочность представлений об уменьшении размера кладоцер в ходе их эволюции (например, Kerfoot, Lynch, 1987)

Эфиппиумы ископаемых Daphniidae их Хотонта, граница юры и мела, около 145 млн.л.н. (слева) и современные (справа) эфиппиумы Daphniidae (Cladocera: Anomopoda).

A – *Daphnia (Ctenodaphnia)* sp., B – *Ceriodaphnia* sp.; C – *Simocephalus* sp.; D – *Daphnia (Ctenodaphnia) similis*, Израиль; E – *Ceriodaphnia* sp., Тасмания; F – *Simocephalus cf. vetulus*, ЮАР. Шкала: 0.1 mm.

Морфологический стазис у большинства кладоцер



* Кладоцероморфы изначально обособились как группа мелкоразмерных ракообразных – это результат морфологической радиации бранхиопод, причем эта морфологическая радиация явно предшествовала адаптации к различным "современным" биотопам в континентальных водоемах.

Ископаемые представители семейства (Cladocera: Stenopoda) из Усть-Балея, ранняя юра, около 175 млн.л.н. (слева, A-C) и современные Sididae на примере *Sida crystallina* (справа, D-F).



Реконструкция биоты мезозойского озера (по: Van Damme, Kotov, 2016)

Жизненные формы планктона и обитателя зарослевой зоны сформировались задолго до формирования планктона и литорали современного типа

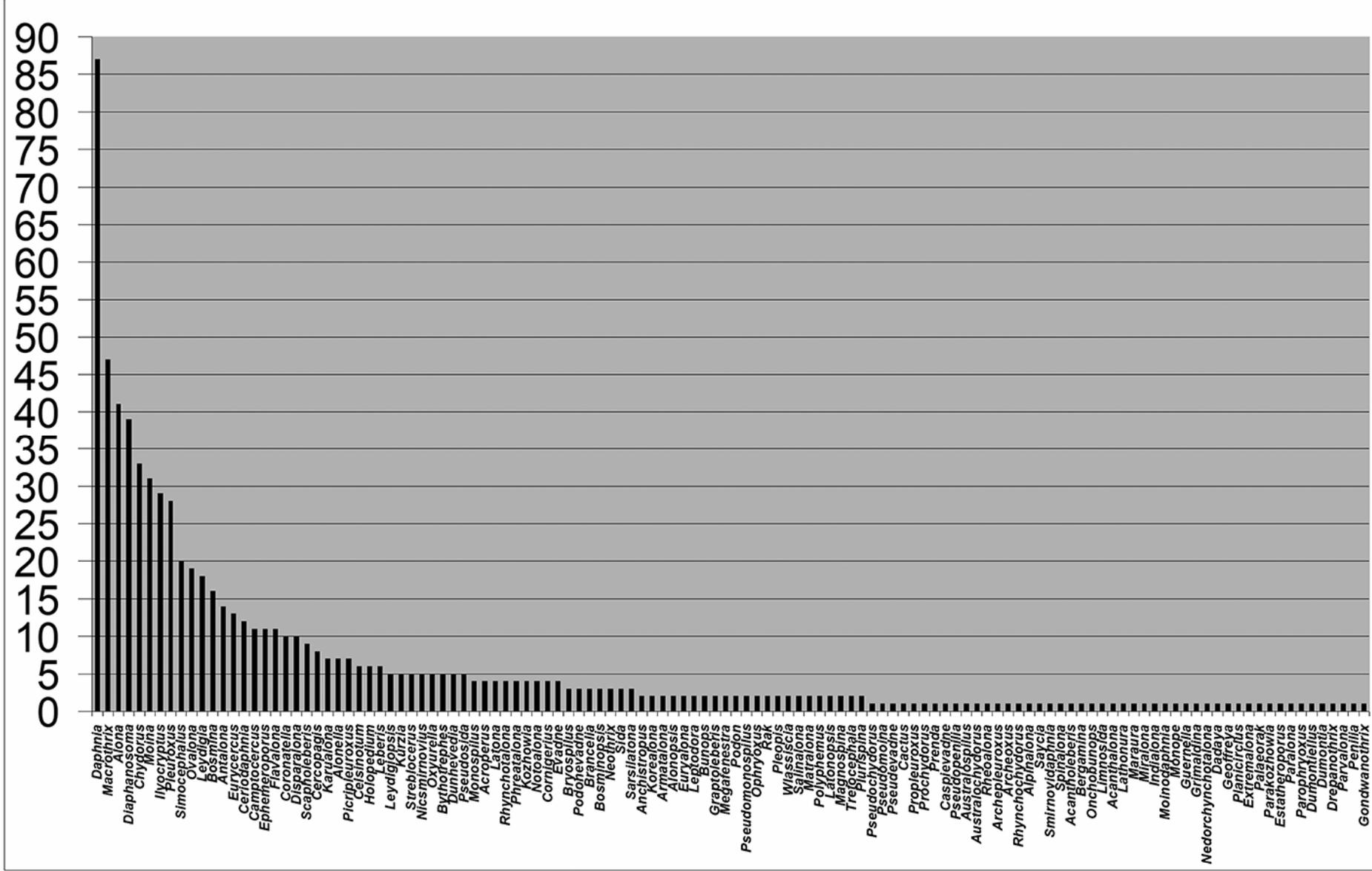


Род *Daphnia* –
триассовая
дифференциация?
(Lehman et al., 1995)

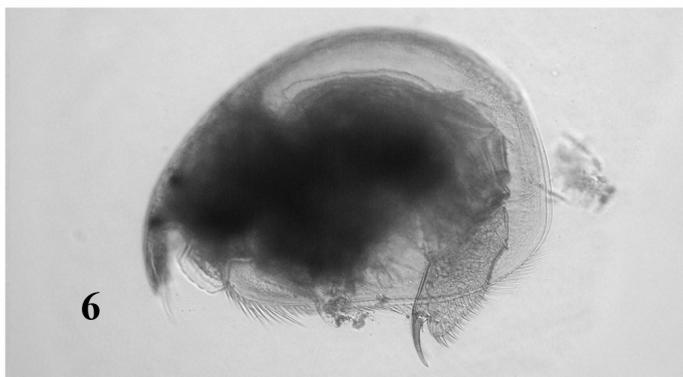
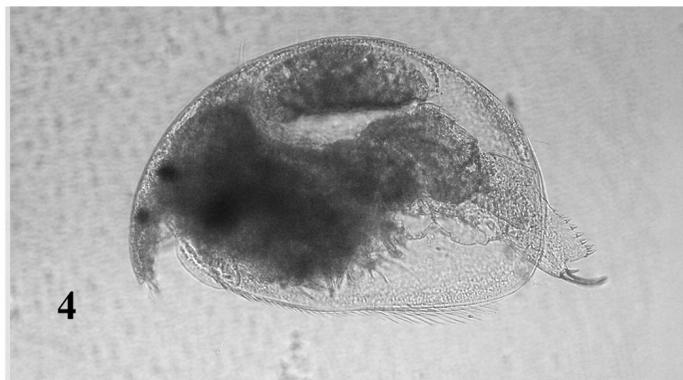
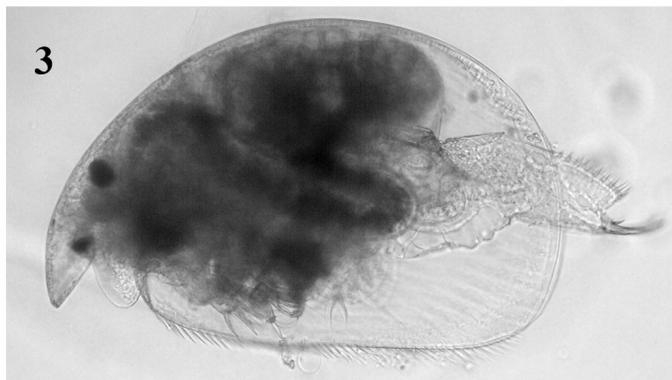


Подсемейства и группы родов
Chydoridae –
среднепалеозойская
дифференциация? (Sacherová,
Hebert, 2003)

Число видов в 122 валидных родах Cladocera (ориг.)



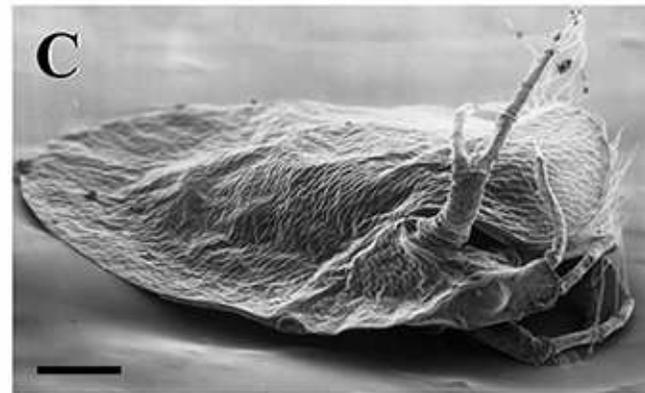
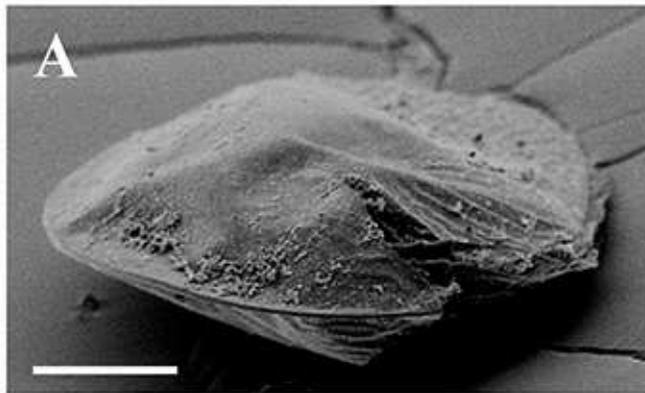
Множество «одинаковых» видов



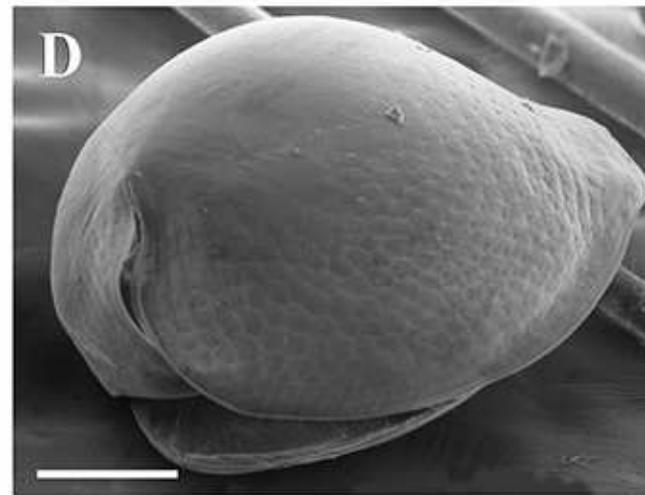
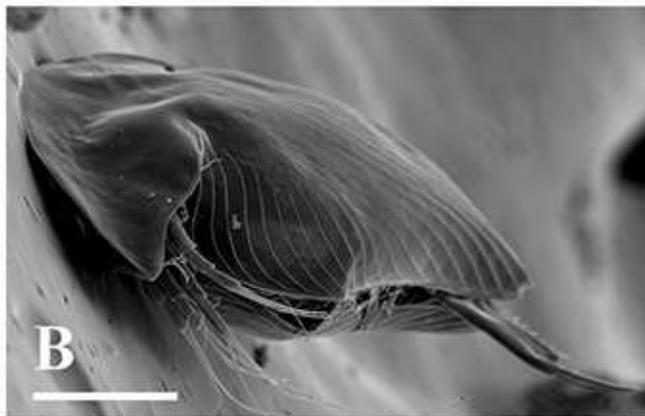
“design limitations”
(Wake, 1991)

3 - *Alona costata* Sars, 1862;
4 - *Alona guttata* Sars, 1862;
5 - *Alona rustica* Scott, 1895;
6 - *Alona rectangulara* Sars, 1862;

Функционально-морфологическое объяснение сжатого с боков тела

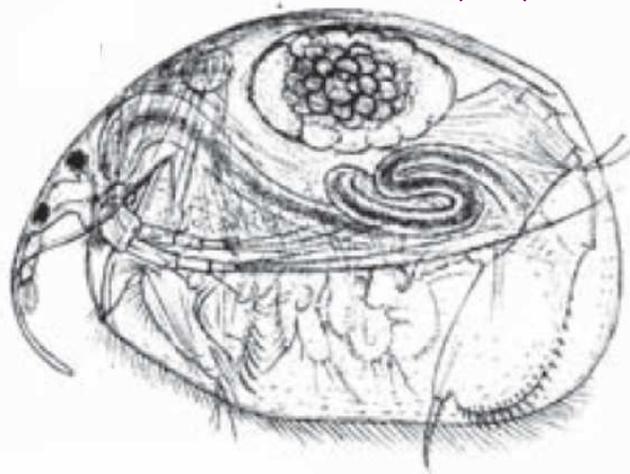
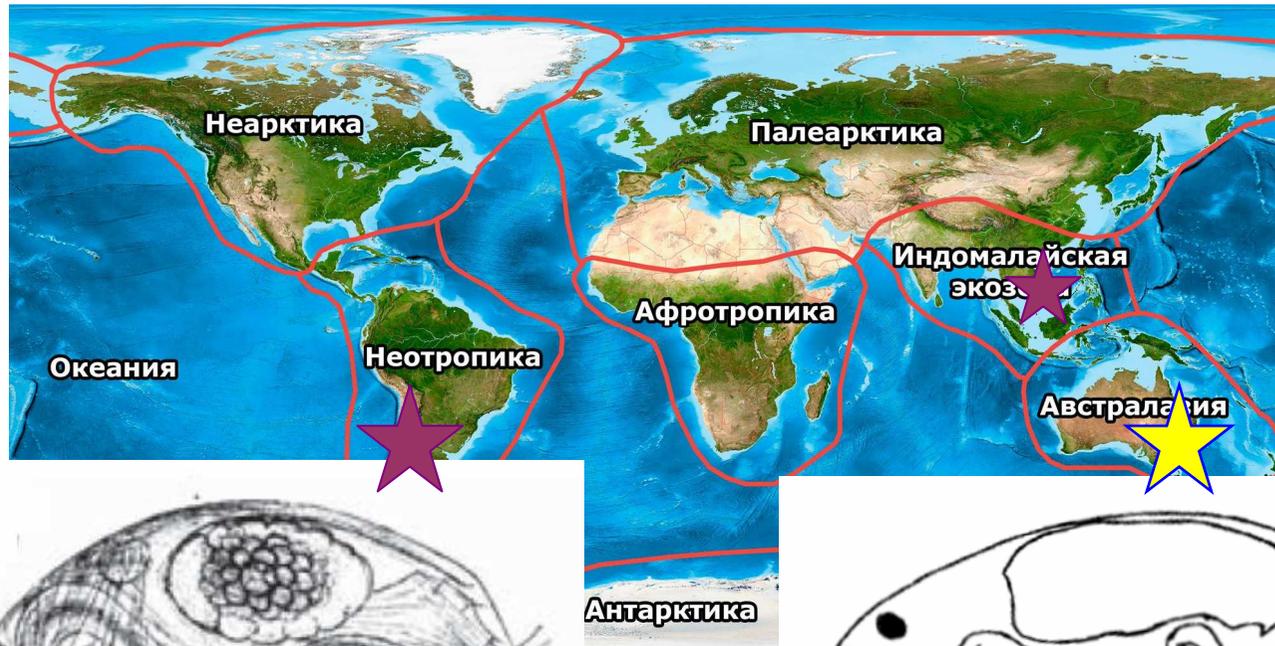


С разоблачением

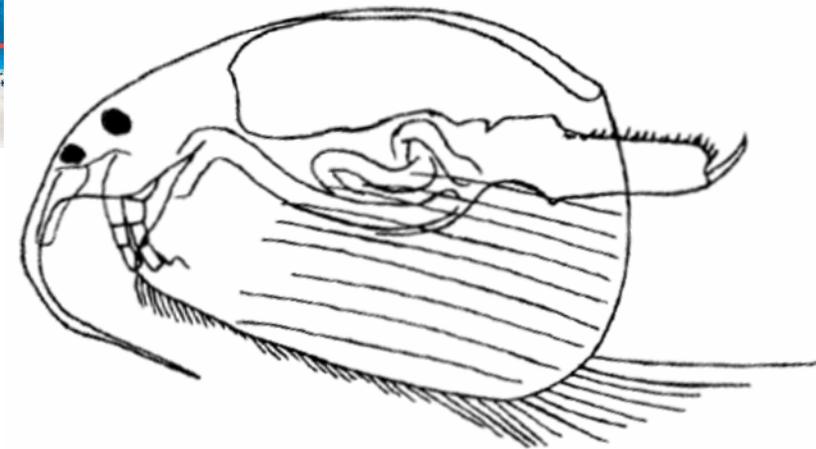


Представители отряда Anomopoda, обитающие в зарослях макрофитов. A – *Camptocercus dadayi* (Chydoridae: Aloninae); B – *Acroperus harpae* (Chydoridae: Aloninae); C - *Bunops serricaudata* (Macrothricidae); *Chydorus sphaericus* (Chydoridae: Chydorinae). Шкала: 0.1 mm.

Одинаковые жизненные формы формировались в разных биогеографических регионах

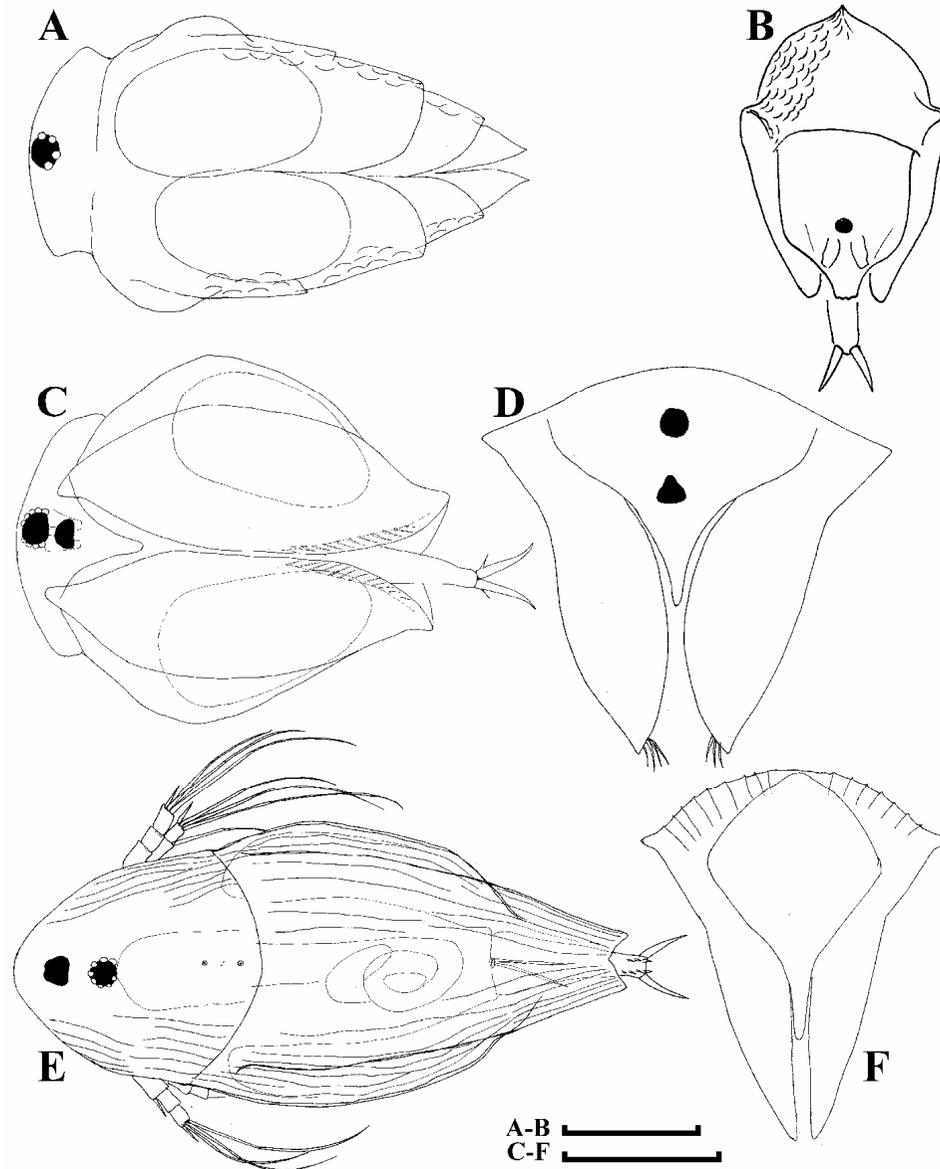


Leydigopsis (Aloninae), Южная Америка и Ориентальная зона



Rhynchochydorus (Chydorinae), Австралия

«Региональные стили»



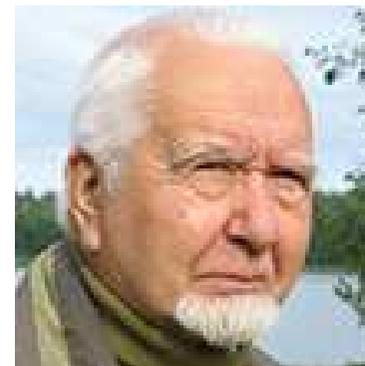
Представители подсемейств Aloninae (A-B) и Chydorinae (C-F) из бассейна Амура, несущие латеральные выросты на створках. A-B – *Monospilus daedalus*, вид со спины и спереди; C-D – *Chydorus irinae*, вид со спины и спереди; E-F – *Nedorchynchotalona chiangi*, вид со спины и спереди. Шкала: 0.1 mm.

Заключение

ветвистоусые ракообразные представляют нам явные примеры того, как адаптивная радиация подгоняет под конкретные условия морфологические преобразования, которые появились в ходе морфологической радиации как изначально неадаптивные и элиминирует промежуточные формы с неудачными сочетаниями морфологических признаков.



**Пожелаем здоровья
и всего самого
наилучшего
Николаю
Николаевичу!**



**Огромная благодарность
РФФИ за поддержку
конференции
(проект 18-34-10006 мол_г)**