

УДК 595.341.5(282.256.341)

ПЕРЕОПИСАНИЕ *MORARIA (BAIKALOMORARIA) WERESTSCHAGINI* *BORUTZKY 1949 (COPEPODA, HARPACTICOIDA, CANTHOCAMPTIDAE)* ИЗ ОЗЕРА БАЙКАЛ

© 2023 г. Т. М. Алексеева^a, *, О. А. Тимошкин^a

^aЛимнологический институт СО РАН,
ул. Улан-Баторская, 3, Иркутск, 664033 Россия

*e-mail: atm171@mail.ru

Поступила в редакцию 16.04.2023 г.

После доработки 19.05.2023 г.

Принята к публикации 20.05.2023 г.

Данное сообщение является вторым из серии статей, посвященных переописанию представителей *Baikalomoraria* с применением современных методов исследования. На основе нового материала приведено иллюстрированное переописание самки и самца *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini* Borutzky 1949 — довольно редкого эндемичного вида гарпактикоид из литоральной зоны озера Байкал. Поскольку типовые серии препаратов переописываемого вида были утеряны, возникла необходимость выделить неотип. Впервые с использованием сканирующего электронного микроскопа подробно изучена морфология данного вида; также впервые приведено описание ротовых конечностей и антеннул, значительно дополнено описание плавательных ног, показано строение генитального поля; представлены данные по морфологической изменчивости конечностей. В дополнение, нами кратко описаны пятые копеподитные стадии самца и самки. Обнаружено, что пятая копеподитная стадия самки имеет длинные апикальные щетинки на каудальных ветвях, в то время как половозрелые самки характеризуются короткими щетинками, более похожими на шипы.

Ключевые слова: пресноводные Harpacticoida, морфология, эндемик, Сибирь

DOI: 10.31857/S0044513423080032, **EDN:** GMIWHG

Представители рода *Moraria* Scott T. & Scott A. 1893 населяют пресные воды Голарктики. По ряду морфологических признаков род был разделен на два подрода: *Moraria* и *Baikalomoraria* Borutzky 1931 (Боруцкий, 1931). Согласно литературным данным, для Байкала описано 23 вида байкаломорарий, что составляет около 40% от общего видового богатства представителей рода. Изначально считалось, что представители подрода эндемичны для Байкала. Однако в 1972 г. один вид, *Moraria (Baikalomoraria) tomilovi* Borutzky 1972, определенно относящийся к *Baikalomoraria*, был найден в оз. Хубсугул (Монголия) (Боруцкий, 1972). Общепринято, что Хубсугул относится к так называемой Байкальской рифтовой зоне (Попова и др., 1989), с Байкалом озеро связано общей гидрографической сетью.

Подрод *Baikalomoraria* Borutzky 1931 по некоторым морфологическим признакам разделен Боруцким (1949) на две группы. Представители первой группы имеют округлые хитиновые утолщения на вершине проксимального сегмента эндоподита P2 самца, а особи видов второй группы на указанном месте имеют массивный зуб и “бо-

лее развитые эндоподиты P3 самца” (вероятно, автор имел в виду выраженный зуб на проксимальном сегменте). Кроме того, для видов данной группы характерна более глубокая и грубая зазубренность задних краев сомитов обоих полов. Самки, по крайней мере, двух видов данной группы имеют небольшой бугорок на вентральной стороне генитального сомита, предположительно участвующий в репродукции. В дальнейшем вторая группа была названа “группа *werestschagini*” (Боруцкий, 1952). На данный момент к этой группе относятся семь видов: *Moraria (Baikalomoraria) stylata* Borutzky 1949, *M. (B.) werestschagini* Borutzky 1949, *M. (B.) magna* Borutzky 1949, *M. (B.) coronata* Borutzky 1949, *M. (B.) linevitchi* Okuneva 1981, *M. (B.) mazepovi* Okuneva 1983 и *M. (B.) utulikensis* Evstigneeva 2001 (Боруцкий, 1949; Окунева, 1981, 1983; Evstigneeva, 2001). Все они являются весьма редкими и малочисленными, при этом, согласно полученным нами сведениям, все препараты типовых серий видов данной группы утеряны.

Цель данной статьи — переописание редкого эндемичного для Байкала вида *M. (B.) werestscha-*

gini, с выделением неотипа, и описание пятых копеподитных стадий самца и самки.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал был собран в ходе экспедиционных работ в Дагарской губе, расположенной в северной котловине оз. Байкал. Методика отбора и обработки проб, приготовления и исследования тотальных препаратов, подготовки рисунков и изображений с помощью сканирующего электронного микроскопа, а также используемая при описании терминология приведены в предшествующих публикациях (Алексеева и др., 2023; Алексеева и др., в печати). Исследование препаратов проводилось на микроскопах Olympus CX21, Nikon Optiphot-2. Фотографии выполнены на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) FEI Company Quanta 200.

Тотальные препараты в жидкости Фора–Берлезе (аббревиатура ТПФБ – от “тотальные препараты в жидкости Фора–Берлезе”) с препарированными особями гарпактикоид имеют нумерацию следующего вида: № Н1/1–01–060618, где Н1 – номер особи на предметном стекле, 1 – номер препарата (предметного стекла) из пробы, 01 – номер обработанной пробы, 060618 – дата отбора пробы.

Сокращения, используемые в тексте и обозначениях на рисунках, согласно Huys, Boxshall (1991): Р1–Р6 – плавательные ножки 1–6, э – эстетаск.

Весь материал, включая неотип, хранится в лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН, г. Иркутск.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Семейство **Canthocamptidae** Brady 1880

Род ***Moraria*** Scott A. & Scott T. 1893

Подрод ***Baikalomoraria*** Borutzky 1931

Moraria (Baikalomoraria) werestschagini

Borutzky 1949

(рис. 1–17)

Материал исследования. **Неотип № 3** самка: ТПФБ № Н1/1–01–240921: озеро Байкал (северная котловина), губа Дагарская (55°39'12.1" N, 109°54'47.9" E), глубина 10 м, песок.

Дополнительный материал: 4 ♀♀: № 1–4 ♀♀: ТПФБ № Н1/2–5–01–240921; 5 ♂♂: № 1–5 ♂♂: ТПФБ № Н1/6–10–01–240921; 2 ♀♀ пятой копеподитной стадии: № 1–2 ♀♀: ТПФБ № Н1/11–12–01–240921; 2 ♂♂ пятой копеподитной стадии: № 1–2 ♂♂: ТПФБ № Н1/13–14–01–240921. Все особи собраны там же, где и неотип.

О п и с а н и е. Самка (рис. 1–7).

Тело (рис. 1а–1б). Длина от кончика рострума до дистального края каудальных ветвей составляет 680–785 мкм (среднее 725 мкм, $n = 5$). Цвет белый. Нукальный орган овальный, расположен в углублении по центру цефалосомы. Интегумент с рельефом в виде многочисленных округлых углублений сенсиллами и рядами шипиков. Рельеф хорошо выражен в основном на цефалосоме и роструме (рис. 3а–3с). Сомиты, несущие Р2 и Р3, с нукальными органами по бокам. Задние края сомитов грубо и глубоко зазубрены.

Рострум (рис. 3с–3д, 4а) размером 40–45 мкм (среднее 42 мкм, $n = 6$), треугольный, имеет продольный киль с нижней стороны и одну пару сенсилл.

Генитальный двойной сомит (рис. 2а–2с, 3f) в 1.3 раза шире своей длины, с рядами шипиков на дорсальной стороне и группами шипиков на вентральной стороне. Генитальное поле (рис. 5а) расположено в верхней части сомита. Копулятивная пóra ведет к короткому семенному протоку, семенные сосуды крупные. Рудиментарная Р6 в виде одной щетинки (вероятно, голой). На сомите имеется желто-коричневое образование под копулятивной пóрой, предположительно участвующее в репродукции (рис. 3f).

Свободные абдоминальные сомиты (рис. 2а–2с) с рядами тонких шипиков на заднем крае вентральной стороны и рядами мелких шипиков на дорсальной и латеральных сторонах. Задний край терминального сомита окаймлен шипиками. Анальная пластинка полукруглая с мелкими зубчиками. Анальное отверстие расположено терминально между каудальными ветвями, анальная бахрома глубоко надрезана, образует лопасти из щетинок.

Каудальные ветви (рис. 2а–2с, 3е) чуть длиннее терминального сомита и в два раза длиннее своей наибольшей ширины. Дорсальная сторона с продольным килем, наружная часть которого продолжается до основания апикальных щетинок, внутренняя образует мощный шип, у основания которого крепится VII щетинка. На дистальном конце ветвей у основания апикальных щетинок имеется ряд шипиков с вентральной стороны. I и II щетинки расположены в конце первой трети, III – в конце второй трети латерального края; IV щетинка короткая и голая либо несет мелкие тонкие шипики; V щетинка в виде мощного шипа; VI щетинка короткая и голая; VII щетинка на двойном цоколе.

Антеннулы (рис. 4а) 7-сегментные. Первый сегмент самый широкий, с одной щетинкой и одним рядом шипиков с передней стороны. Второй сегмент с девятью щетинками, одна из них с цоколем. Третий сегмент с шестью щетинками, две из них с цоколем. Четвертый сегмент с одной сво-

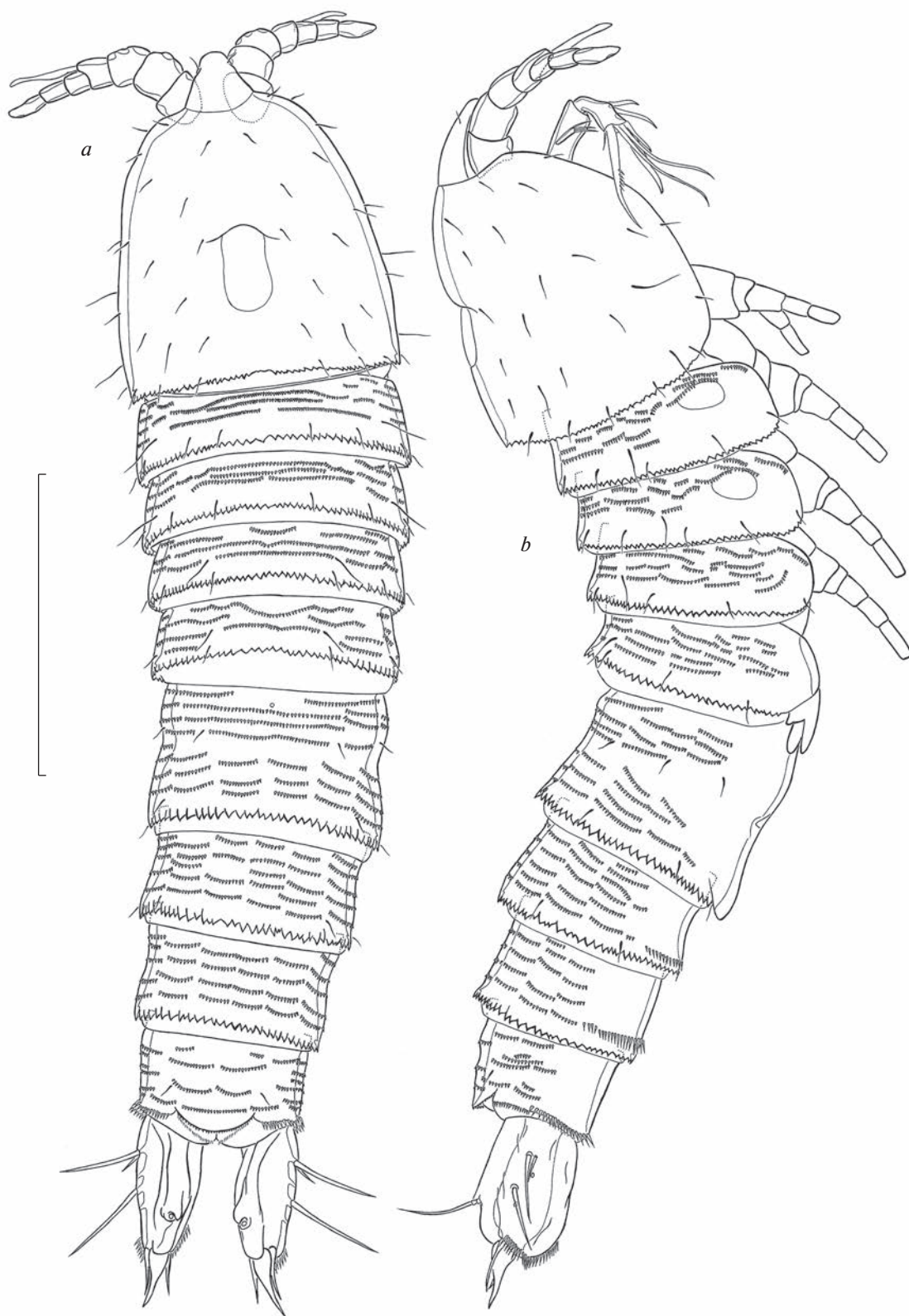


Рис. 1. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самка, внешний вид: *a* — дорсально, *b* — латерально. Масштаб 200 мкм.

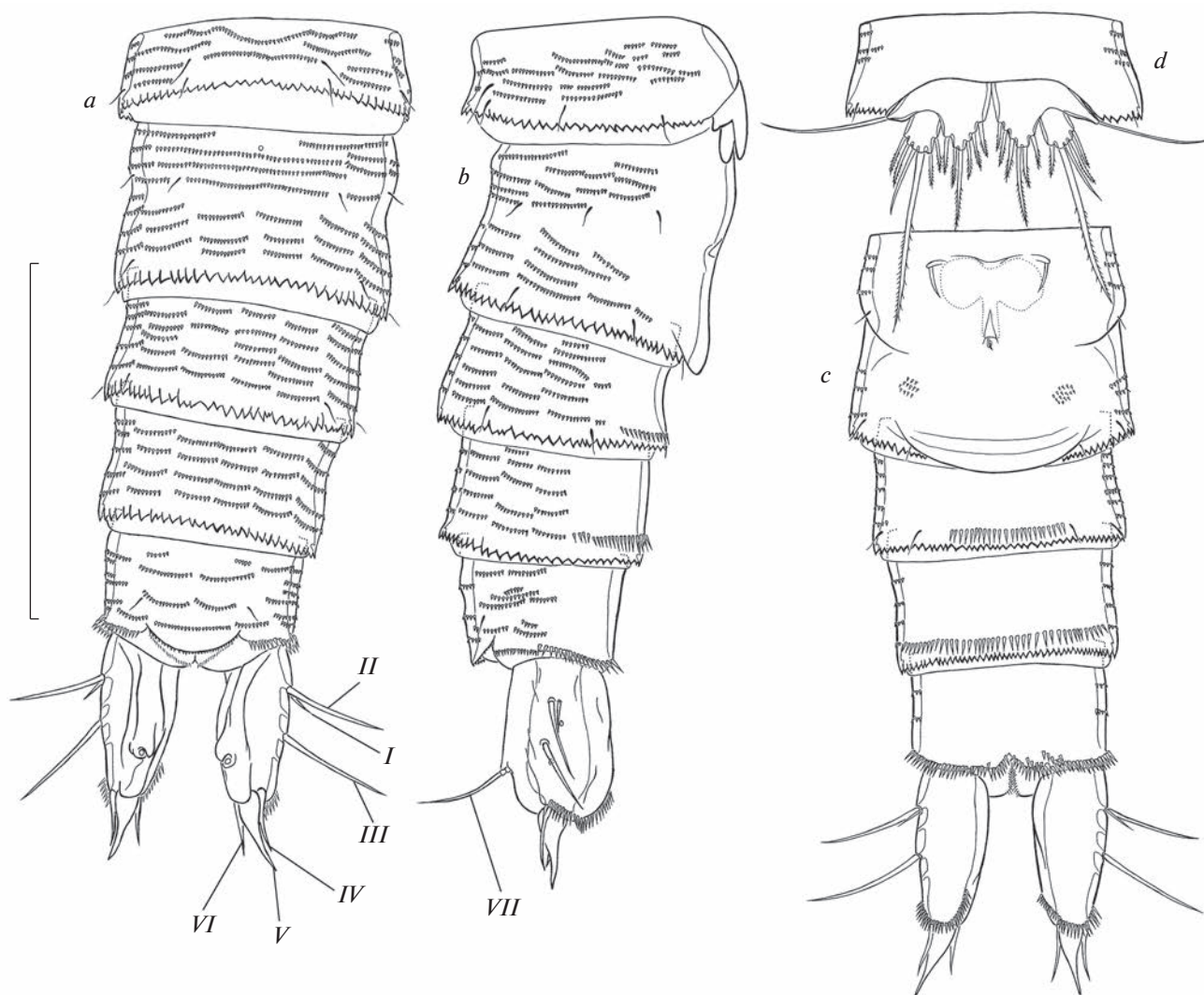


Рис. 2. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самка: *a* — abdomen с P5-несущим сомитом, дорсально; *b* — abdomen с P5-несущим сомитом, латерально; *c* — abdomen, вентрально; *d* — P5-несущий сомит, вентрально. I–VII — фуркальные щетинки. Масштаб 200 мкм.

бодной щетинкой и сросшимися в основании щетинкой и эстетаском. Пятый сегмент с одной щетинкой с цоколем. Шестой сегмент с тремя щетинками. Седьмой сегмент с семью щетинками и акротеком. Формула вооружения: 1-[1], 2-[9], 3-[6], 4-[1+(1+э)], 5-[1], 6-[3], 7-[7 + акротек]. Щетинки, имеющие цоколи в основании, присутствуют на сегментах 2-(1), 3-(2), 5-(1) и 7-(6).

Антенны (рис. 4*b*). Кокса с рядом шипиков. Аллобазис голый; абексоподальные щетинки унипиннатные. Экзоподит односегментный с тремя мелкооперенными щетинками. Свободный эндоподальный сегмент в средней части имеет два мощных шипа и два ряда шипиков, расположенных фронтально; в апикальной части два шипа, две коленчатые (геникулирующие) щетинки, од-

на оперенная и одна короткая щетинки, а также ряд шипиков.

Ламбрум (рис. 4*c–4d*) ромбовидный, на дистальном крае внешней стороны ряд длинных волосков, на внутренней стороне ряд шипиков и мелкие зубчики, расположенные как на рисунке.

Мандибулы (рис. 5*b*). Кокса крепкая, гнатобаза с хорошо развитыми округлыми раздвоенными зубами и унипиннатной щетинкой, *pars incisiva* на фронтальной стороне, на проксимальном конце коксы полукруглый ряд шипиков. Пальпа двучленистая, базис несет ряд шипиков, эндоподит с четырьмя апикальными щетинками.

Максиллулы (рис. 5*c–5d*). Прекокса с рядом шипиков на дистальном крае. Прекоксальный артрит с семью шипами (один из которых воору-

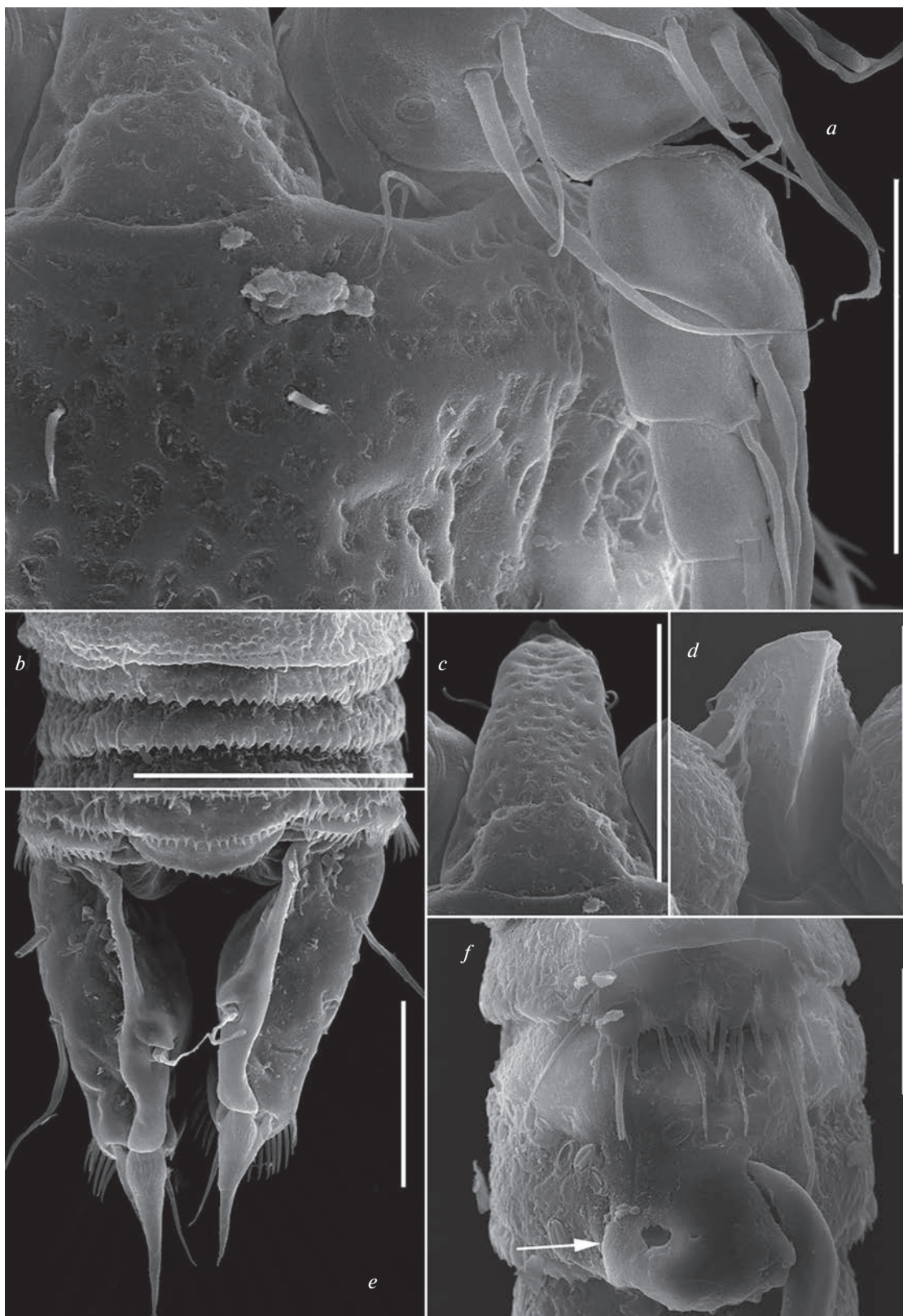


Рис. 3. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самка: *a* — цефалосома в районе рострума, дорсально; *b* — задние края сомитов с первого по третий, дорсально; *c* — рострум, дорсально; *d* — рострум, вентрально; *e* — каудальные ветви, дорсально; *f* — P5 и двойной генитальный сомит, стрелкой показан бугорок. Масштаб, мкм: *a, c, d* — 40; *b* — 100; *e, f* — 50.



Рис. 4. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самка: *a* — антеннула и рострум, дорсально; *b* — антенна, фронтально; *c* — ламбрум, внешняя сторона; *d* — ламбрум, внутренняя сторона. Масштаб 100 мкм.

жен) и одной щетинкой; на фронтальной стороне имеется две щетинки. Коксальный эндит с двумя голыми щетинками. Аллобазис с тремя щетинками (одна из которых перистая) на дистальном крае и пятью щетинками на внешнем крае.

Максиллы (рис. 5e–5f). Синкокса с двумя эндитами, которые несут по три унипиннатные щетинки; на внешнем крае два ряда шипиков. Аллобазис в виде мощного когтя с шипиками, с одной щетинкой на фронтальной стороне, одной щетинкой и пóрой на каудальной. Эндоподит маленький, несет две щетинки.

Максиллипеды (рис. 5g). Синкокса с унипиннатной щетинкой на дистальном выступе и двумя рядами шипиков. Базис с рядом шипиков на фронтальной стороне и двумя рядами маленьких

шипиков. Эндоподит несет мощный коготь и щетинку.

Р1 (рис. 6a). Интеркоксальный склерит вогнутый. Прекокса с рядом шипиков по внешнему краю. Кокса прямоугольная, с рядами шипиков по внешнему краю и на передней стороне. Базис с рядами шипиков у основания двух шипов и эндоподита и одной пóрой. Экзоподит трехсегментный, на каждом сегменте есть ряд шипиков, идущий с внешнего на передний дистальный край; проксимальный и медиальный сегменты с шипом на внешнем дистальном углу; дистальный сегмент с четырьмя элементами (один шип и три щетинки, подкрученные в дистальной части). Эндоподит двухсегментный, на каждом сегменте есть ряд шипиков, идущий с внешнего на передний дистальный край; проксимальный сегмент с од-

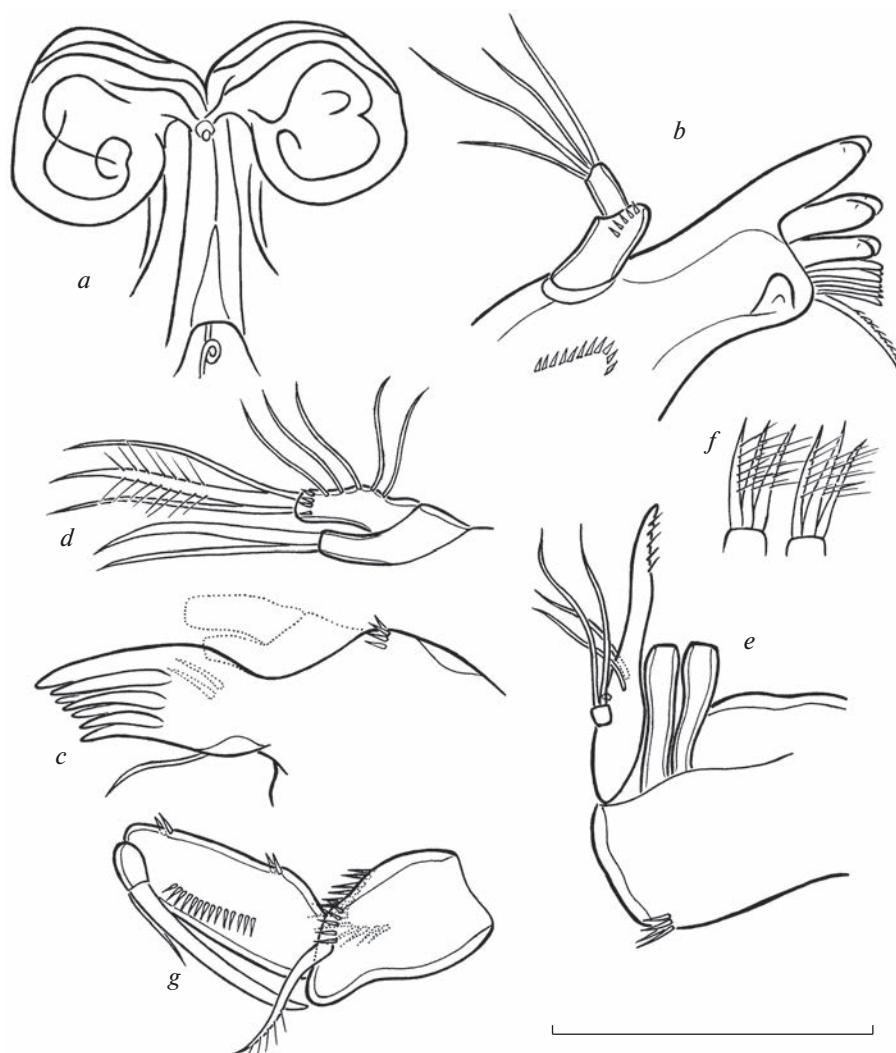


Рис. 5. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самка: *a* — генитальное поле; *b* — мандибула, фронтально; *c* — прекокса максиллулы, фронтально; *d* — кокса и аллобазис максиллулы, фронтально; *e* — максилла, каудально; *f* — щетинки на синкоксовых эндитах максиллы, каудально; *g* — максиллипод, фронтально. Масштаб 50 мкм.

ной щетинкой; дистальный сегмент с тремя элементами (короткая внутренняя и две длинные щетинки, подкрученные дистальной части).

Р2 (рис. 6*b*). Интеркоксальный склерит вогнутый. Прекокса с рядом шипиков. Кокса прямоугольная, с рядами шипиков на внешнем крае и на передней стороне. Базис с внешним шипом и двумя рядами шипиков у основания шипа и эндоподита и одной порой. Экзоподит трехсегментный, каждый сегмент с рядом шипиков, который идет от внешнего к переднему дистальному краю; проксимальный и медиальный сегменты с шипом на внешнем дистальном углу; дистальный сегмент с четырьмя элементами (два внешних шипа, апикальная и внутренняя щетинки). Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент со ще-

тинкой на внутреннем крае и рядом шипиков на внешнем крае; дистальный сегмент с рядом шипиков на внешнем крае и тремя элементами (три апикальные щетинки).

Р3 (рис. 7*a*). Интеркоксальный склерит вогнутый. Прекокса, протоподит и экзоподит как на Р2; базис с голой внешней щетинкой. Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент со щетинкой и коротким рядом шипиков на внутреннем крае и рядом шипиков на внешнем крае; дистальный сегмент с рядом шипиков на внешнем крае и четырьмя элементами (одна внутренняя и три апикальные щетинки).

Р4 (рис. 7*b*). Интеркоксальный склерит в форме полумесяца. Прекокса, протоподит и экзоподит как на Р2; базис с голой внешней щетинкой.

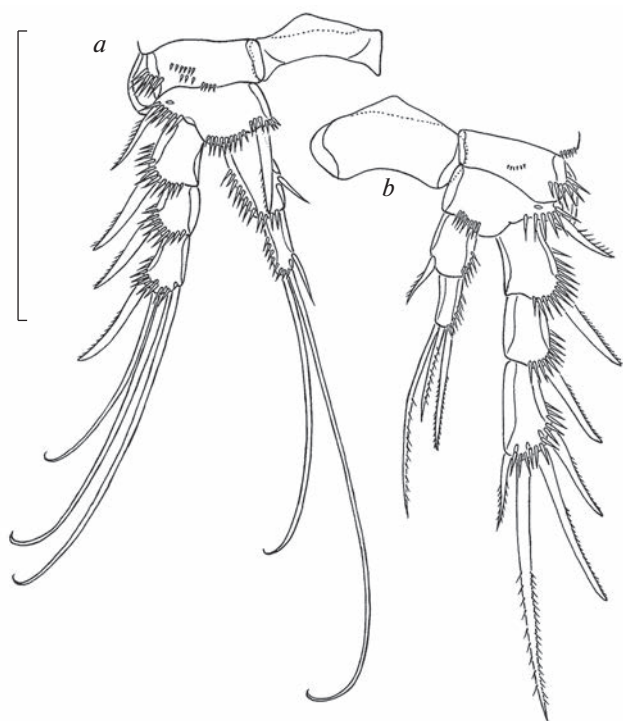


Рис. 6. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самка: *a* – P1, передняя сторона; *b* – P2, передняя сторона. Масштаб 100 мкм.

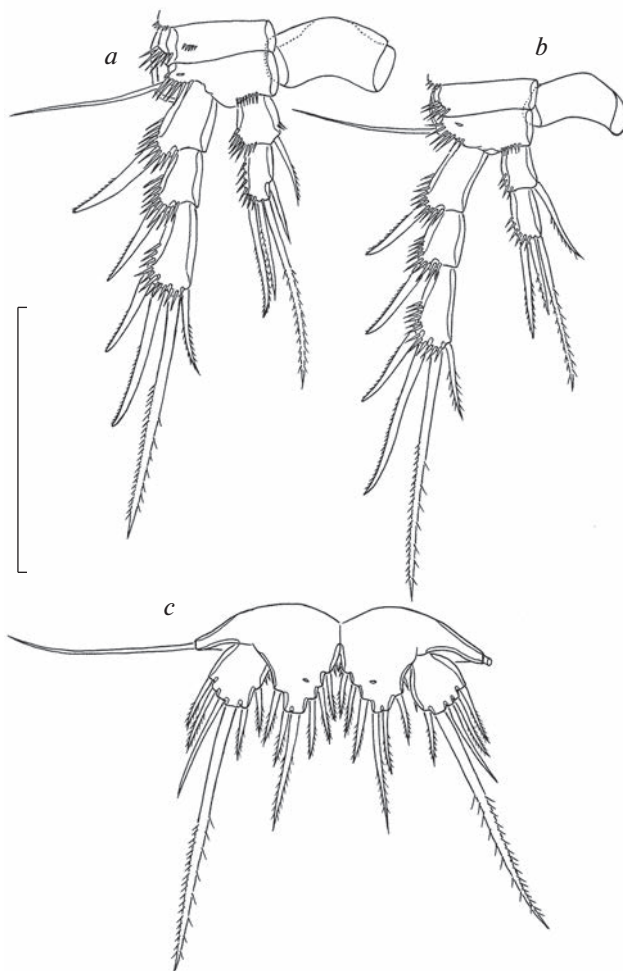


Рис. 7. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самка: *a* – P3, передняя сторона; *b* – P4, передняя сторона; *c* – P5, передняя сторона. Масштаб 100 мкм.

Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент со щетинкой на внутреннем крае и рядом шипиков на внешнем крае; дистальный сегмент с рядом шипиков на внешнем крае и тремя элементами (три апикальные щетинки).

Формула вооружения плавательных ног представлена в табл. 1.

P5 (рис. 7c). Базиэндоподит треугольный, с внешней щетинкой, одной порой и шестью щетинками; на внутреннем и внешнем краях несколько шипиков (или без них). Экзоподит круглый с пятью или шестью элементами (один или два внутренних шипа, две апикальные щетинки,

длинная из которых оперена, и один или два внешних шипа).

Самец (рис. 8–12).

Тело (рис. 8a–8b). Длина от кончика рострума до дистального края каудальных ветвей составляет 600–660 мкм (среднее 625 мкм, $n = 5$). Форма, цвет, строение интегумента как у самки.

Таблица 1. Формула вооружения плавательных ног (по: Lang, 1934) *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*

Нога	Экзоподит	Эндоподит	
		самка	самец
P1	0; 0; 3,1	1; 1,2	1; 1,2
P2	0; 0; 2,2	1; 3	1,1 зуб; 2
P3	0; 0; 2,2	1; 1,3 или 3	1,1 зуб; апофиза, 2
P4	0; 0; 2,2	1; 3	1; 3,2

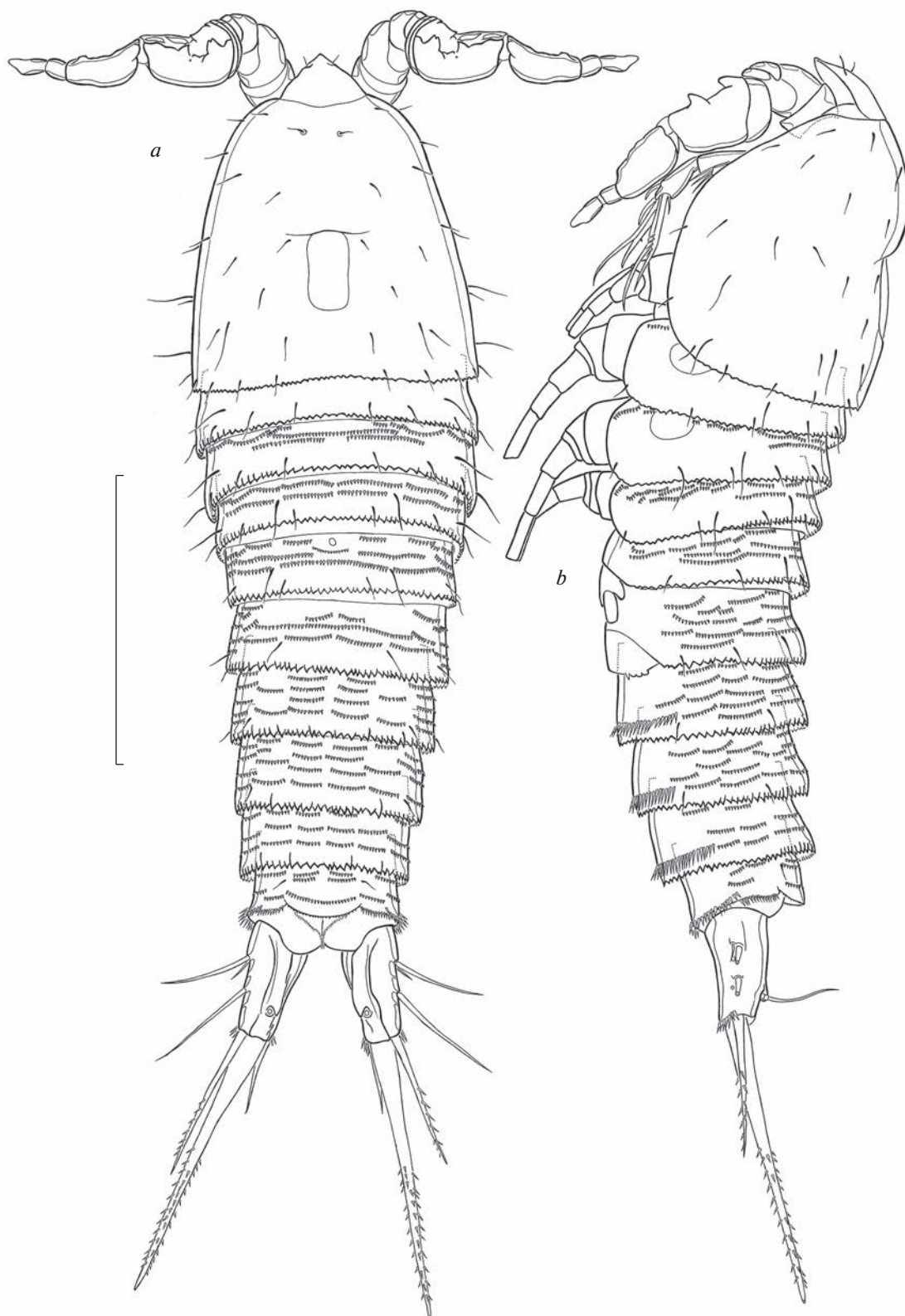


Рис. 8. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самец, внешний вид: *a* — дорсально, *b* — латерально. Масштаб 200 мкм.

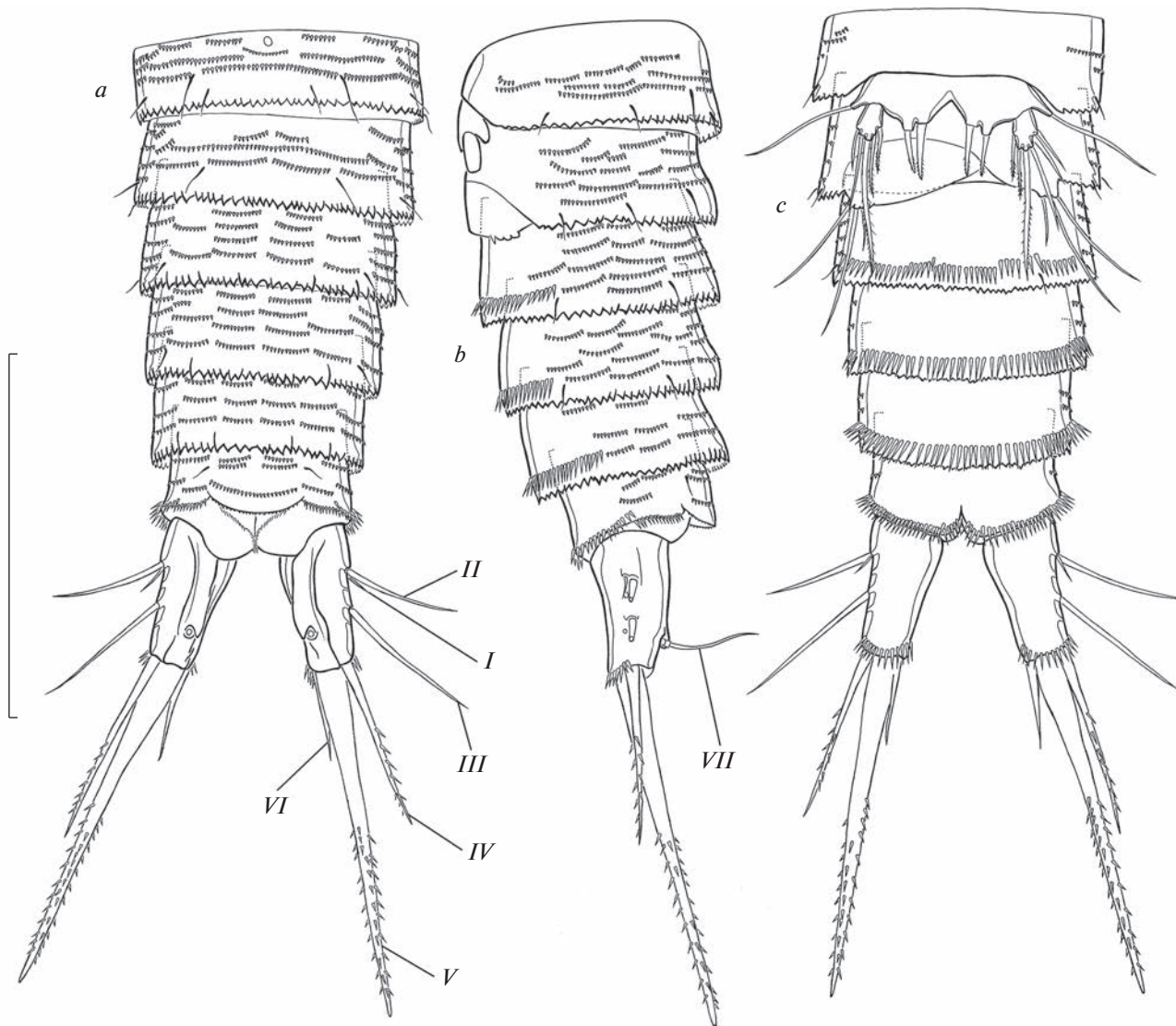


Рис. 9. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самец, abdomen с P5-несущим сомитом: а — дорсально, б — латерально, с — вентрально. I–VII — фуркальные щетинки. Масштаб 200 мкм.

Рострум (рис. 10а, 10б) размером 40–43 мкм (среднее 41 мкм, $n = 5$), треугольный, имеет продольный киль с нижней стороны и одну пару сенсилл.

Абдоминальные сомиты (рис. 9а–9с) как у самки, но несут более мощные ряды шипиков на задних краях с вентральной стороны.

Каудальные ветви (рис. 9а–9с, 12d) более стройные, чем у самки. IV щетинка чуть длиннее каудальных ветвей и вооружена шипиками. V щетинка в 2.3 раза длиннее каудальных ветвей, в виде длинного мощного шипа, вооруженного шипиками.

Антеннулы (рис. 10а–10к) 10-сегментные, гаплоцерные с геникуляцией между седьмым и восьмым сегментами. Первый сегмент с одной ще-

тинкой и рядом шипиков (рис. 10с). Второй сегмент с девятью щетинками, одна из которых с цоколем (рис. 10с). Третий сегмент с восемью щетинками, одна из них с цоколем (рис. 10d). Четвертый сегмент — небольшой, с двумя щетинками (рис. 10е). Пятый сегмент немного вздутый, с семью щетинками, из которых одна унипиннатная, две срослены с сегментом в основании (унипиннатные) (рис. 10f), и сросшимися в основании щетинкой и эстетаском. Шестой сегмент с одной длинной и одной короткой унипиннатной щетинками (рис. 10g). Седьмой сегмент с одной голой щетинкой с цоколем, одной унипиннатной щетинкой, одним зубчатым отростком; в углублении сегмента имеется три зубовидных выступа; дорсальный край сегмента с двумя зазубренными



Рис. 10. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самец, антеннула: *a* – дорсально; *b* – вентрально; *c* – первый и второй сегменты, дорсально; *d* – третий сегмент, дорсально; *e* – четвертый сегмент, дорсально; *f* – пятый сегмент, дорсально; *g* – шестой сегмент, дорсально; *h* – седьмой сегмент, дорсально; *i* – восьмой сегмент, дорсально; *j* – девятый и десятый сегменты, дорсально; *k* – восьмой, девятый и десятый сегменты, вентрально. Масштаб 100 мкм.

выступами (рис. 10*h*). Восьмой сегмент с тремя зубчатыми отростками; дорсальный край имеет зазубренную поверхность (рис. 10*i*, 10*k*). Девятый сегмент с одной щетинкой (рис. 10*j*, 10*k*). Десятый сегмент с семью щетинками, из которых шесть с цоколем, и акротексом (рис. 10*j*, 10*k*). Формула вооружения: 1-[1], 2-[9], 3-[8], 4-[2], 5-[4 + 1 унипинатная + 2 базально сросшиеся унипинатные + (1 + э)], 6-[1 + 1 унипинатная], 7-[1 + 1 унипинатная + 1 зубчатый отросток], 8-[3 зубчатых отростка], 9-[1], 10-[7 + акротекс]. Щетинки с

цоколями присутствуют на сегментах 2-(1), 3-(1), 7-(1) и 10-(6).

Антенны, губа, мандибулы, максиллулы, максиллы, максиллипеды, P1, протоподиты и экзоподиты P2–P4 как у самки.

P2 (рис. 11*a*, 12*a*). Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент широкий, с короткой щетинкой на внутреннем крае и массивным зубовидным выростом на внутреннем дистальном углу; дистальный сегмент с одной унипинатной и одной бипиннатной щетинками.

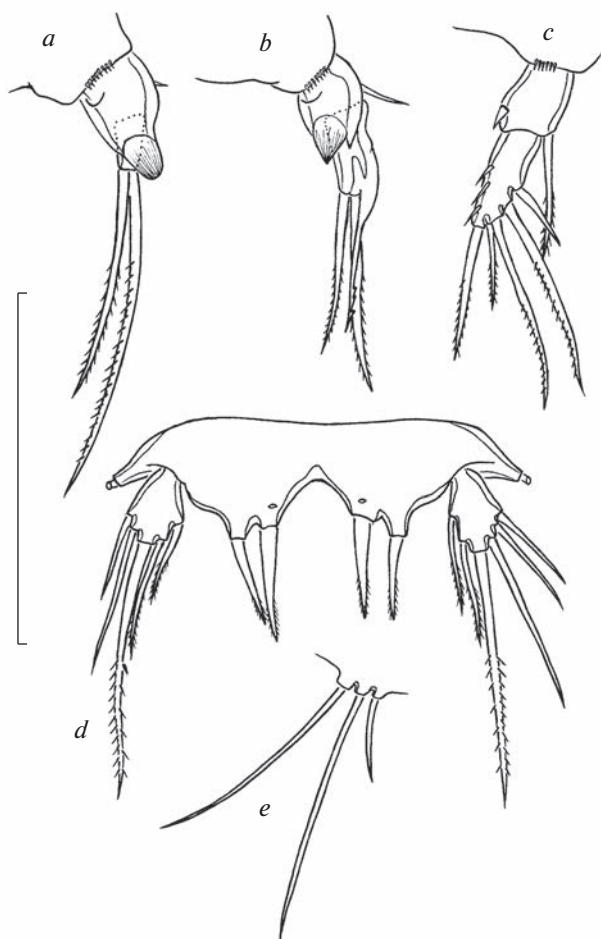


Рис. 11. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самец: *a* — эндоподит P2, передняя сторона; *b* — эндоподит P3, передняя сторона; *c* — эндоподит P4, передняя сторона; *d* — P5, передняя сторона; *e* — P6, передняя сторона. Масштаб 100 мкм.

P3 (рис. 11*b*, 12*b*). Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент со щетинкой на внутреннем крае и мощным зубовидным выростом и небольшим зубовидным выростом на дистальном углу; дистальный сегмент с зазубренной на конце апофизой, длина которой превышает длину сегмента в полтора раза, и двумя апикальными щетинками.

P4 (рис. 11*c*, 12*c*). Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент со щетинкой на внутреннем крае и одним шипиком на внешнем крае; дистальный сегмент с тремя шипиками на внешнем крае, тремя щетинками на внутреннем крае (две из них с крупными шипиками) и двумя апикальными щетинками.

P5 (рис. 11*d*) базально срослены. Базисендоподит с внешней щетинкой, двумя оперенными шипами в апикальной части и одной порой. Экзоподит почти овальный, с пятью—шестью щетинками, из которых три внутренние оперены.

P6 (рис. 11*e*) срослены с сомитом, на каждой ножке три голые щетинки. Пластика покрывает функционирующий гонопор.

Кроме половозрелых самок и самцов, в пробе были обнаружены особи пятых копеподитных стадий. Отметим, что количество рачков копеподитных стадий было сопоставимо с таковым половозрелых. В связи с этим определение ювенильных стадий, особенно поздних копеподитов, является весьма полезным для дальнейшего учета численности данного вида.

Пятая копеподитная стадия.

Самка (рис. 13–14, 16*a*). Тело состоит из девяти сомитов. Каудальные ветви как у взрослой самки, но имеют развитые и вооруженные IV и V щетинки. Антеннулы 6-сегментные. Экзоподиты P1–P4 трехсегментные, эндоподиты двухсегментные; P5 срослены базально; базисендоподит несет четыре щетинки и два шиповидных выроста; экзоподит слит с базисендоподитом, несет пять щетинок, вторая от внутреннего края из которых оперена. P6 срослена с задним краем сомита и несет два коротких шиповидных выроста и одну короткую щетинку.

Самец (рис. 15, 16*b*–16*i*). Тело состоит из девяти сомитов. Каудальные ветви как у взрослого самца. Антеннулы 7-сегментные. Экзоподиты как у пятой копеподитной стадии самки. Эндоподиты схожи с таковыми у взрослого самца, за исключением эндоподита P3, который состоит из трех сегментов. P5 и P6 имеют такое же вооружение, как у взрослого самца; экзоподит P5 слит с базисендоподитом.

Изменчивость.

Как уже упоминалось выше, этот вид относится к числу редких. Всего в нашем материале было обнаружено по 7 взрослых самок и самцов, а также четыре рачка пятой копеподитной стадии. По две особи обоего пола использованы для исследований с помощью СЭМ. Соответственно, материал для изучения изменчивости вооружения конечностей, к сожалению, был ограничен. Изменчивость этих структур изучена для 5 особей каждого пола. В связи с ограниченностью материала мы не смогли проследить, какой тип вооружения дистального конца каудальных ветвей наиболее распространен у *M. (B.) werestschagini*. По этой же причине мы воздерживаемся от комментариев о возможной таксономической значимости этого признака.

Самка. Самки данного вида имеют некоторую вариабельность в длине и форме V щетинки каудальных ветвей. Например, у самки № 3 данная щетинка вдвое короче (рис. 17*e*–17*h*). У некоторых особей (самки № 1 и № 4) IV щетинка каудальных ветвей, во-первых, имеет разную

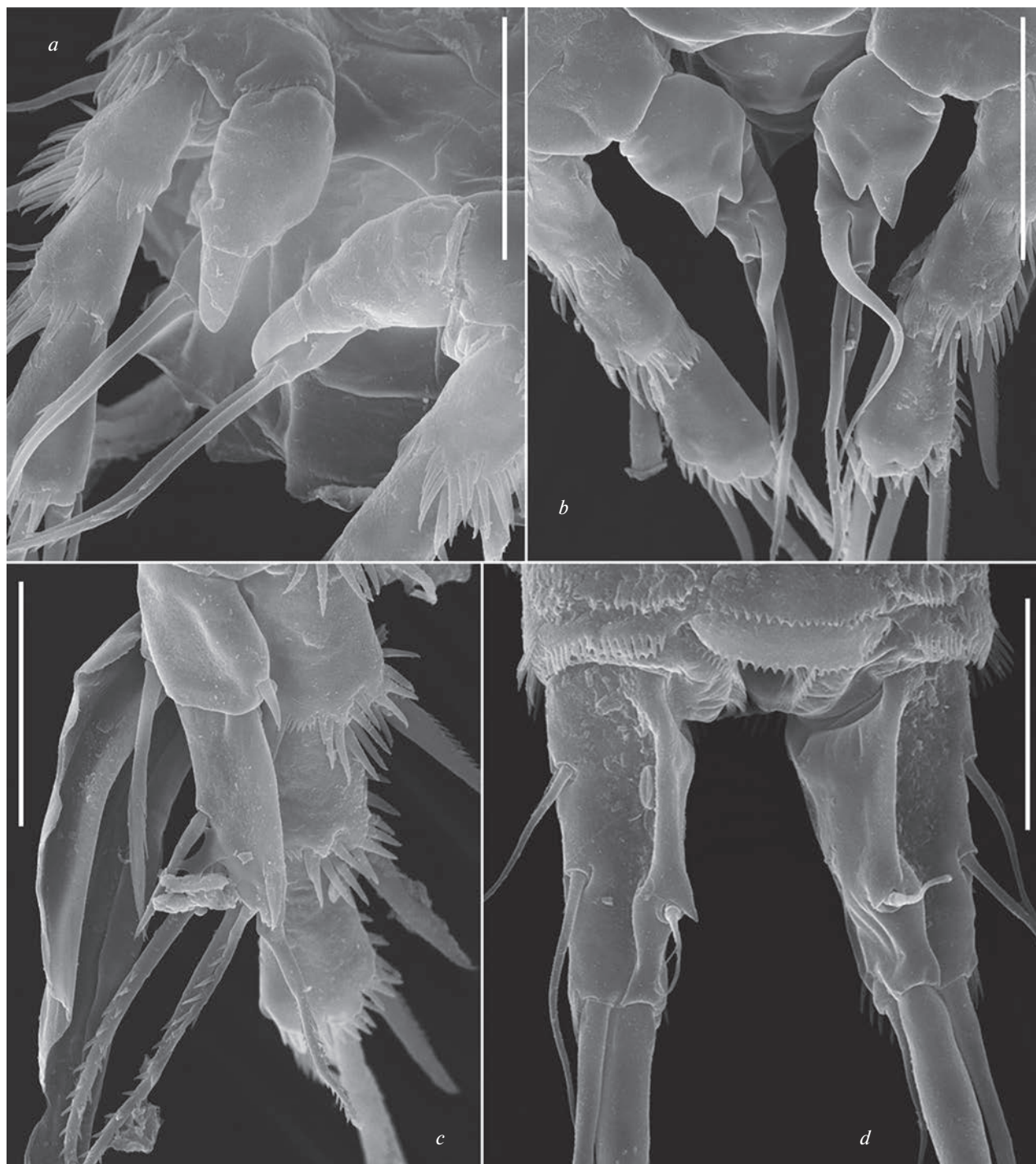


Рис. 12. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, самец: *a* — эндоподиты P2, передняя сторона; *b* — эндоподиты P3, передняя сторона; *c* — эндоподит P4, передняя сторона; *d* — каудальные ветви, дорсально. Масштаб, мкм: *a*, *b* — 40; *c* — 30; *d* — 50.

длину, во-вторых, вооружена парой шипиков (рис. 17*e–17h*).

Две самки на дистальных сегментах обоих эндоподитов P3, помимо трех апикальных, имеют дополнительную внутреннюю щетинку (рис. 7*a*,

17*i*). В то же время, самка № 2 пятой копеподитной стадии имеет латеральную щетинку только на одном из эндоподитов, остальные особи (4 самки) имеют только три апикальные щетинки на обеих ветвях.

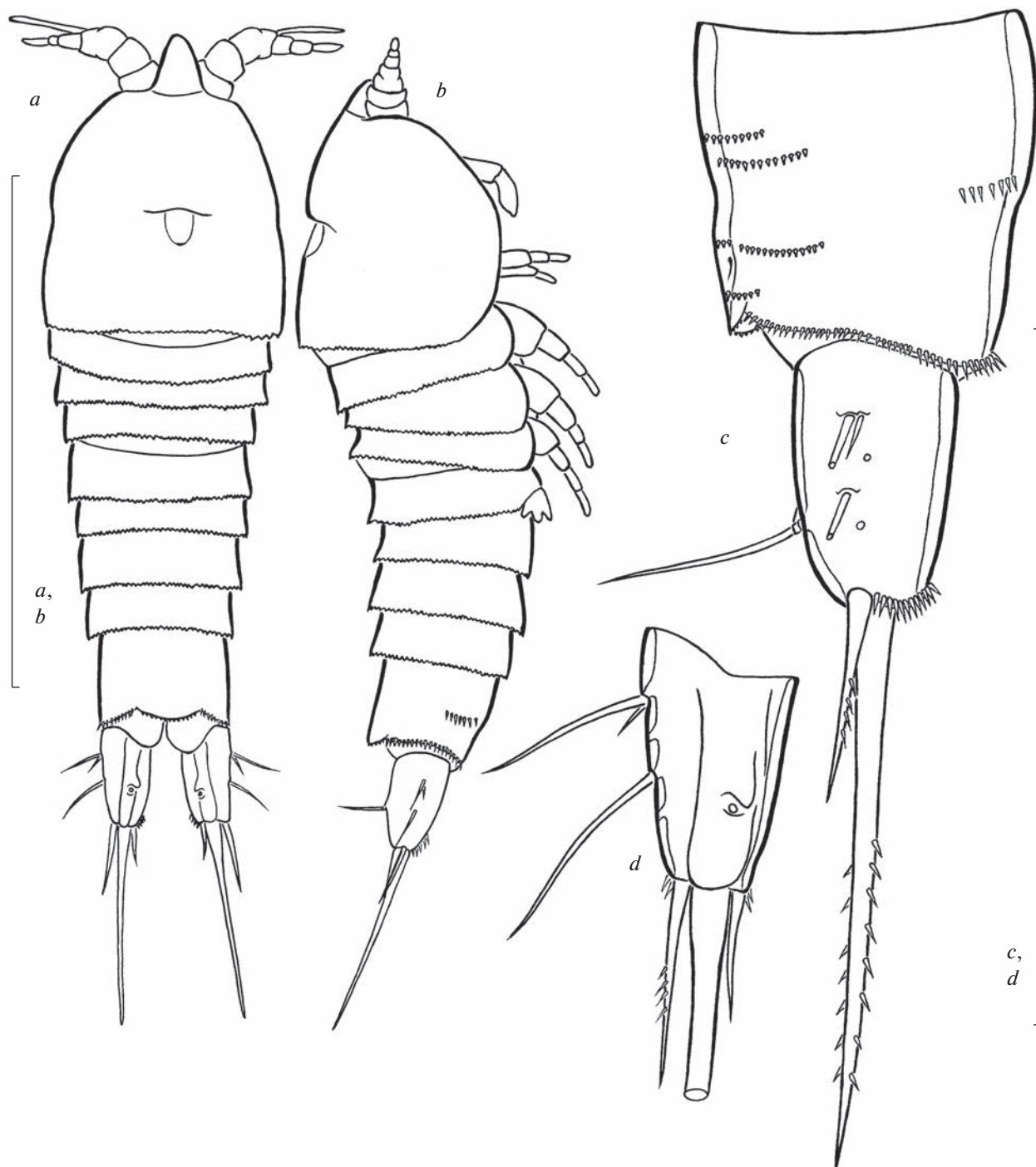


Рис. 13. *Moraria* (*Baikalomoraria*) *werestschagini*, пятая копепоидная стадия, самка (самка № 1): *a* — внешний вид, дорсально (без деталей интегумента); *b* — внешний вид, латерально (без деталей интегумента); *c* — терминальный сомит и каудальная ветвь, латерально; *d* — каудальная ветвь, дорсально. Масштаб, мкм: *a*, *b* — 400; *c*, *d* — 200.

У самки пятой копепоидной стадии № 1 на одном из эндоподитов P4 дистальный сегмент несет дополнительную внутреннюю щетинку (рис. 14*d*), остальные особи ее не имеют (рис. 7*b*, 14*e*). Самка № 2 имеет аномальное вооружение дистального сегмента одного из эндоподитов P4 в

виде одного мощного шипа (сам сегмент при этом заметно уже) (рис. 17*j*); у неотипа данный сегмент шире и несет три щетинки (рис. 7*b*). У самки № 3 наблюдается сращение проксимального и дистального сегментов одного из эндоподитов P4 (рис. 17*k*).

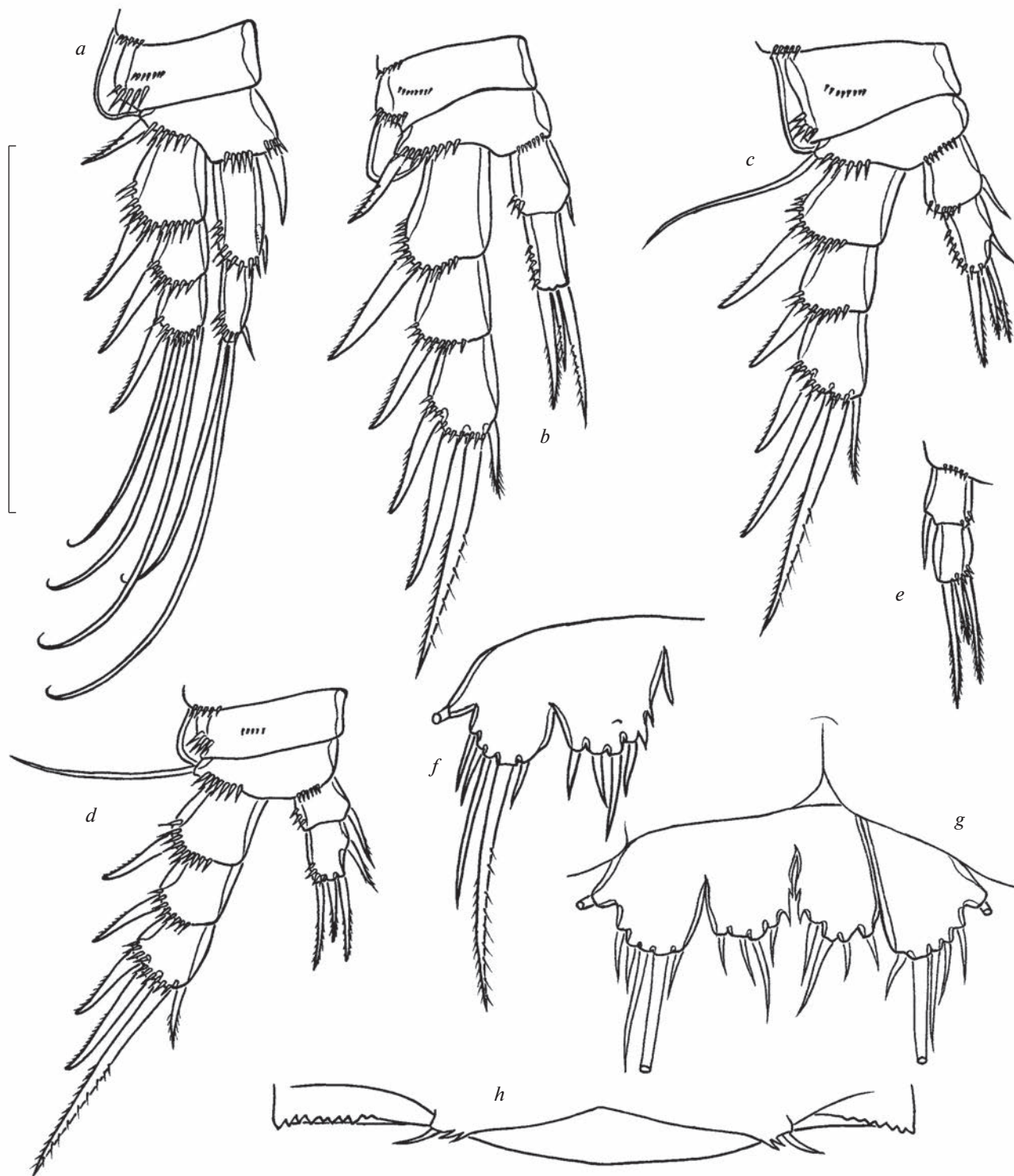


Рис. 14. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, пятая копепоидная стадия, самка: *a* – P1, передняя сторона (самка № 1); *b* – P2, передняя сторона (самка № 1); *c* – P3, передняя сторона (самка № 1); *d* – P4, передняя сторона (самка № 1); *e* – эндоподит P4 (самка № 2), передняя сторона; *f* – P5 (самка № 1), передняя сторона; *g* – P5 (самка № 2), передняя сторона; *h* – P6 на заднем крае сомита, вентрально (самка № 1). Масштаб 100 мкм.

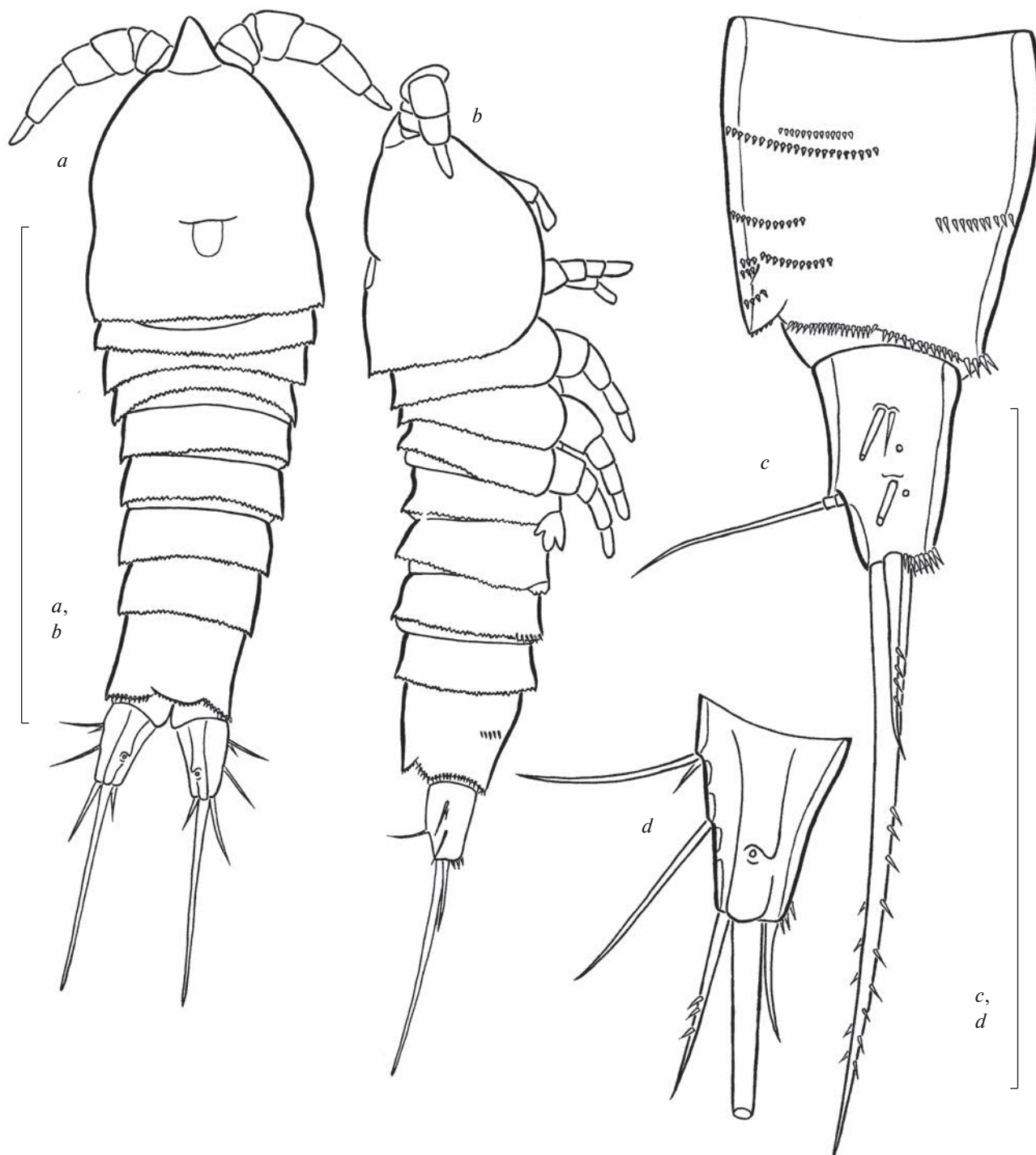


Рис. 15. *Moraria* (*Baikalomoraria*) *werestschagini*, пятая копеподитная стадия, самец № 1: *a* — внешний вид, дорсально (без деталей интегумента); *b* — внешний вид, латерально (без деталей интегумента); *c* — терминальный сомит и каудальная ветвь, латерально; *d* — каудальная ветвь, дорсально. Масштаб, мкм: *a*, *b* — 400; *c*, *d* — 200.

Для P5 самки нами замечена вариабельность количества элементов вооружения, причем зачастую это характерно для ветвей одной особи. Согласно первоописанию, базиэндоподит самок несет шесть щетинок; изученные нами самки № 1

и № 2 на одном из базиэндоподитов имеют шесть, а на другом базиэндоподите — пять щетинок (рис. 17*a*, 17*b*). Базиэндоподиты несут мелкие шипики, количество которых варьирует от одного до шести, иногда они вовсе отсутствуют. Ши-



Рис. 16. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, пятая копеподитная стадия, самка: *a* – антеннула дорсально (самка № 1). Пятая копеподитная стадия, самец: *b* – антеннула, дорсально (самец № 1); *c* – эндоподит P2, передняя сторона (самец № 1); *d* – проксимальный сегмент эндоподита P2, передняя сторона (самец № 1); *e* – эндоподит P3, передняя сторона (самец № 1); *f* – эндоподит P3, передняя сторона (самец № 2); *g* – эндоподит P4, передняя сторона (самец № 1); *h* – P5, передняя сторона (самец № 1); *i* – P6, передняя сторона (самец № 1). Масштаб 100 мкм.

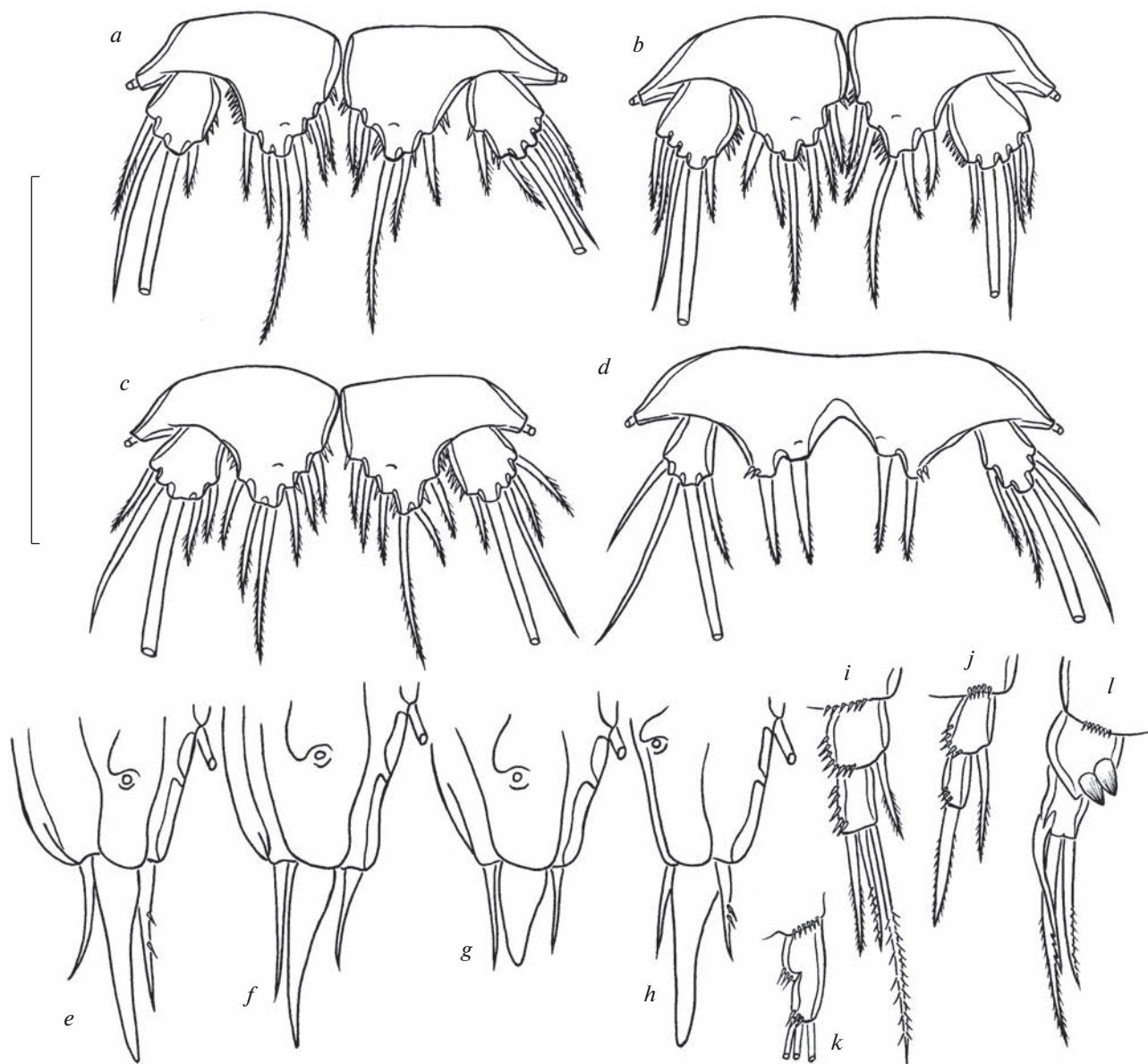


Рис. 17. *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini*, изменчивость некоторых признаков: *a* — P5 самки № 1; *b* — P5 самки № 2; *c* — P5 самки № 4; *d* — P5 самца № 4; *e* — каудальная ветвь самки № 1, дорсально; *f* — каудальная ветвь самки № 2, дорсально; *g* — каудальная ветвь самки № 3, дорсально; *h* — каудальная ветвь самки № 4, дорсально; *i* — эндоподит P3 самки № 1, передняя сторона; *j* — эндоподит P4 самки № 2, передняя сторона; *k* — эндоподит самки № 3, передняя сторона; *l* — эндоподит P3 самца № 5, передняя сторона. Масштаб 100 мкм.

пики могут быть расположены на внутреннем и внешнем краях или между щетинками (рис. 17*a*–17*c*). Согласно первоописанию (Борущкий, 1949) экзоподиты P5 несут четыре щетинки; изученные нами самки имели от четырех до шести щетинок. Причем одна-две оперенные короткие щетинки могут быть расположены на внутреннем и/или внешнем краях (рис. 17*a*). На внутреннем крае и/или между короткими внутренними щетинками могут располагаться мелкие шипики, количество которых варьирует от одного до семи (шипик

ки могут полностью отсутствовать). Самка № 2 пятой копеподитной стадии имеет деформацию P5 в виде отделенной внешней лопасти, затрагивающую P5-несущий сомит (рис. 14*g*).

С а м е ц. Вооружение эндоподитов P2 взрослых самцов стабильно. В то же время, у обоих исследованных самцов пятой копеподитной стадии количество шипиков под массивным зубовидным выростом на проксимальном сегменте варьирует от двух до трех (рис. 16*c*, 16*d*). При этом

Таблица 2. Вооружение P5 самок и самцов *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini* по первоописанию (Боруцкий, 1949) и по нашим данным

Морфологический признак	Источник	
	Боруцкий, 1949	Наши данные
Количество щетинок на экзоподите P5, самка	4	4–6
Количество щетинок на базиэндоподите P5, самка	6	5–6
Количество щетинок на экзоподите P5, самец	5	4–6

различия характерны для двух ветвей одной особи.

Строение эндоподитов P3 взрослых самцов в целом также стабильно, но у самца № 5 и самца № 1 пятой копеподитной стадии на одном из проксимальных сегментов эндоподия имеются два зубца вместо одного (рис. 16e, 17l), причем второй эндоподит обычного строения (с одним зубцом). На пятой копеподитной стадии также имеется небольшая вариация в количестве шипиков под зубцом: у самца № 1 на обоих проксимальных сегментах имеется по три шипика (рис. 16e), а у самца № 2 – по два (рис. 16f).

Эндоподиты P4 демонстрируют изменчивость мелких элементов вооружения. Проксимальные сегменты взрослых самцов № 1–4 имеют по одному внешнему шипику (рис. 11c), а у самца № 5 и обоих самцов пятой копеподитной стадии – по два (рис. 16g). Дистальные сегменты несут от одного (рис. 12c) до трех внешних шипиков (рис. 11c); у обоих самцов пятой копеподитной стадии они отсутствуют на одном из эндоподитов (на втором присутствует только один шипик) (рис. 16g).

Базиэндоподиты P5 самца № 4 имеют по два мелких шипика в основании внешних шипов (рис. 17d). Вооружение экзоподитов взрослых самцов различается. Рачки имеют одну-две голые короткие щетинки на внешнем крае и одну-две оперенные короткие щетинки на внутреннем крае, из-за чего количество щетинок (в совокупности с двумя срединными длинными щетинками) варьирует от четырех (рис. 17d) до шести (рис. 11d).

В табл. 2 приведено сравнение вооружения P5 по первоописанию (Боруцкий, 1949) с нашими данными. К сожалению, Боруцкий Е.В. не привел сведений о вооружении эндоподитов плавательных ног самок, ограничившись формулировкой “строение эндоподитов типично для рода”.

Как было показано выше, даже при анализе 14 особей *M. (B.) werestschagini* (из одного местобитания) нами была отмечена довольно высокая изменчивость вооружения конечностей. Однако вариабельность строения морфологии плавательных ног в большинстве случаев затрагивает

только одну из ветвей в паре, а вторая нога имеет другое строение (иногда идентична первоописанию). По мнению предыдущих исследователей (Окунева, 1989; Evstigneeva, 2001), для представителей *Baikalomoraria* группы *werestschagini* строение каудальных ветвей и их вооружение может использоваться как надежный диагностический признак на уровне видов.

Можно было бы предположить, что *M. (B.) werestschagini* является комплексом криптических видов, если бы у нас была возможность исследовать большее количество особей, а также если бы изменчивость одних и тех же конечностей и их вооружения была бы более или менее постоянной.

С р а в н е н и е. Судя по очень кратким первоописаниям, как правило, данным без характеристики вооружения плавательных ног, особи *M. (B.) werestschagini* наиболее сходны с *M. (B.) stylata* и *M. (B.) magna*. Однако *M. (B.) stylata* отличается отсутствием шиповидного выроста на дорсальном киле каудальных ветвей обоих полов. Также имеются различия в строении эндоподитов плавательных ног самца – у *M. (B.) stylata* на P2 зубец “более короткий”, а эндоподит P3 “более хитинизированный”, чем у *M. (B.) werestschagini*. Кроме того, на P6 самца *M. (B.) stylata* имеется только 2 щетинки (у *M. (B.) werestschagini* их 3).

Взрослые самки *M. (B.) magna* отличаются от самок *M. (B.) werestschagini* более длинными каудальными ветвями и более развитой V щетинкой, длина которой немного превышает длину самих ветвей. По данным Боруцкого (1952), на базиэндоподите P5 *M. (B.) magna* имеется 6 щетинок, из которых оперены только две внутренние, а у *M. (B.) werestschagini* оперены все 6. Экзоподит P5 у *M. (B.) magna* несет 5 щетинок, в то время как у *M. (B.) werestschagini* – 4. Однако продемонстрированная выше значительная изменчивость строения P5 у *M. (B.) werestschagini* свидетельствует о том, что использование этого признака при определении видов является ненадежным. Самцы *M. (B.) magna*, согласно первоописанию, отличаются от самцов переписываемого вида “более изогнутым и закругленным на конце шипом на эндоподите P2, более хитинизированным эндоподитом P3, более длинным, прямым и оперенным апикальным шипом эндоподита P4”.

Географическое распространение. Эндемик оз. Байкал, обнаружен в северной котловине (Боруцкий, 1949); встречается “редко и в небольшом количестве” в районе Больших Котов и Утулика-Мурино (глубина 20–100 м) (Окунева, 1976). Нами вид найден в Дагарской губе (северная котловина) (глубина 10 м). Обитает на песке, смеси песка с гравием и в иле.

Для многих гарпактикоид, в том числе для видов рода *Moraria*, вооружение P5 является диагностическим признаком на видовом уровне. Однако, по полученным нами данным в этом и предыдущем исследовании (Алексеева и др., в печати), этот признак затруднительно использовать при определении видов ввиду изменчивости вооружения экзоподитов эндемичных представителей подрода *Baikalomoraria*. Ранее нами выяснено, что для *Moraria (Baikalomoraria) longicauda* характерно наличие 5–6 щетинок на экзоподите P5 самки (по первоописанию их 5). Для *M. (B.) werestschagini* также продемонстрирована подобная изменчивость, причем в обоих случаях выявлены различия в количестве щетинок на двух ветвях экзоподитов одной особи. Однако, в целом, признаки, описанные Боруцким (1952), периодически встречаются. Мы предполагаем, что широкая изменчивость P5 особей связана с относительной эволюционной молодостью исследованных видов и продолжающимся процессом видообразования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность Е.Б. Фефиловой (Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар) за ценные советы и правки к рукописи. Мы искренне благодарны Т.Д. Евстигнеевой за многочисленные консультации, передачу редкой литературы, а также за сбор и сохранение коллекции эндемичных видов гарпактикоид озера Байкал. Мы также благодарим двух анонимных рецензентов за замечания и ценные советы. Авторы искренне благодарны сотрудникам Приборного центра “Электронная микроскопия”, входящего в состав Объединенного Центра ультрамикрoанализа ЛИН СО РАН. Мы благодарны специалисту-переводчику лаборатории биологии водных беспозвоночных ЛИН СО РАН Тимошкиной Е.М. за подготовку резюме на английском языке.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках госбюджетного проекта № 0279–2021–0007 “Комплексные исследования прибрежной зоны озера Байкал: многолетняя динамика сообществ под воздействием различных экологических факторов и биоразнообразие; причины и последствия негативных экологических процессов”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Т.М., Евстигнеева Т.Д., Шевелева Н.Г., Тимошкин О.А., 2023. Переописание *Canthocamptus latus* Borutzky 1947 (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) из озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 102. № 3. С. 266–283.
- Алексеева Т.М., Шевелева Н.Г., Тимошкин О.А., 2023. Переописание *Moraria (Baikalomoraria) longicauda* Borutzky 1952 (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) из озера Байкал // Зоологический журнал, Т. 102. № 7. С. 751–766.
- Боруцкий Е.В., 1931. Пресноводная фауна. Пресноводные и солоноватоводные Harpacticoida СССР. Вып. 3. Л.: Печатня. 246 с.
- Боруцкий Е.В., 1949. Материалы по фауне Copepoda – Harpacticoida из озера Байкал. Род *Moraria* // Доклады Академии Наук СССР. Т. 64. № 6. 873–876.
- Боруцкий Е.В., 1952. Harpacticoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 3. № 4. М.– Л.: Изд-во Академии наук СССР. 426 с.
- Боруцкий Е.В., 1972. Байкальские Harpacticoida (Copepoda) в озере Хубсугул (Монголия). // Зоологический журнал. Т. 51. № 4. С. 490–495.
- Окунева Г.Л., 1976. Гарпактициды Южного Байкала // Новые материалы по фауне и флоре Байкала. Отв. ред. О.М. Кожова. Иркутский государственный университет. Иркутск: Изд-во Иркутского университета. С. 94–116.
- Окунева Г.Л., 1981. Новый вид рода *Moraria* (Copepoda, Harpacticoida) из Среднего Байкала // Зоологический журнал. Т. 60. № 6. С. 930–933.
- Окунева Г.Л., 1983. Новые виды Copepoda, Harpacticoida в фауне озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 62. № 9. С. 1343–1352.
- Окунева Г.Л., 1989. Гарпактициды озера Байкал. Иркутск: Изд-во Иркутского университета. 152 с.
- Попова С.М., Мац В.Д., Черняева Г.П., Шимараева М.К., Кульчицкий А.А. и др., 1989. Палеолимнологические реконструкции: Байкальская рифтовая зона. Новосибирск: Наука. 111 с.
- Evstigneeva T.D., 2001. Description of *Moraria (Baikalomoraria) utulikensis* sp. n. from Lake Baikal (Harpacticoida: Canthocamptidae) // Zoosystematica Rossica. V. 10. № 1. P. 41–46.
- Huys R., Boxshall G.A., 1991. Copepod Evolution. London: The Ray Society Publ. 468 p.
- Lang K., 1934. Marine Harpacticiden von der Campbell-Insel und einigen anderen südlichen Inseln. Acta Universitatis Lundensis, New Series. V. 2. № 30. P. 1–56.

**REDESCRIPTION OF *MORARIA (BAIKALOMORARIA) WERESTSCHAGINI*
BORUTZKY 1949 (COPEPODA, HARPACTICOIDA, CANTHOCAMPTIDAE)
FROM LAKE BAIKAL**

T. M. Alekseeva¹, *, O. A. Timoshkin¹

¹*Limnological Institute, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, 664033 Russia*

**e-mail: atm171@mail.ru*

This report is the second of a series devoted to redescrptions of members of *Baikalomoraria* based on modern research methods. An illustrated redescription of the female and male of *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini* Borutzky 1949, a rare endemic harpacticoid species from the littoral zone of Lake Baikal, is presented. Since the type material of the species was lost, it became necessary to select a neotype. For the first time, the morphology of this species was studied in detail using scanning electron microscopy, and a description of the mouthparts and antennules was given. The description of the swimming legs was significantly supplemented and the structure of the genital field was shown, including data on the morphological variability of limbs. In addition, we briefly describe the fifth copepodite stages of the male and female. The fifth copepodite stage of the female was found to bear long apical setae on the caudal rami, vs adult females characterized by short setae more similar to spines.

Keywords: freshwater Harpacticoida, morphology, endemic, Siberia