

Выделение макротаксонов байкальских
эндемичных амфипод методами
конструктивной морфологии:
возвращаясь к «зависшей» проблеме ^{©SD}



В.В. Тахтеев

Иркутский государственный университет



Байкал: 354 вида и подвида
амфипод автохтонного генезиса

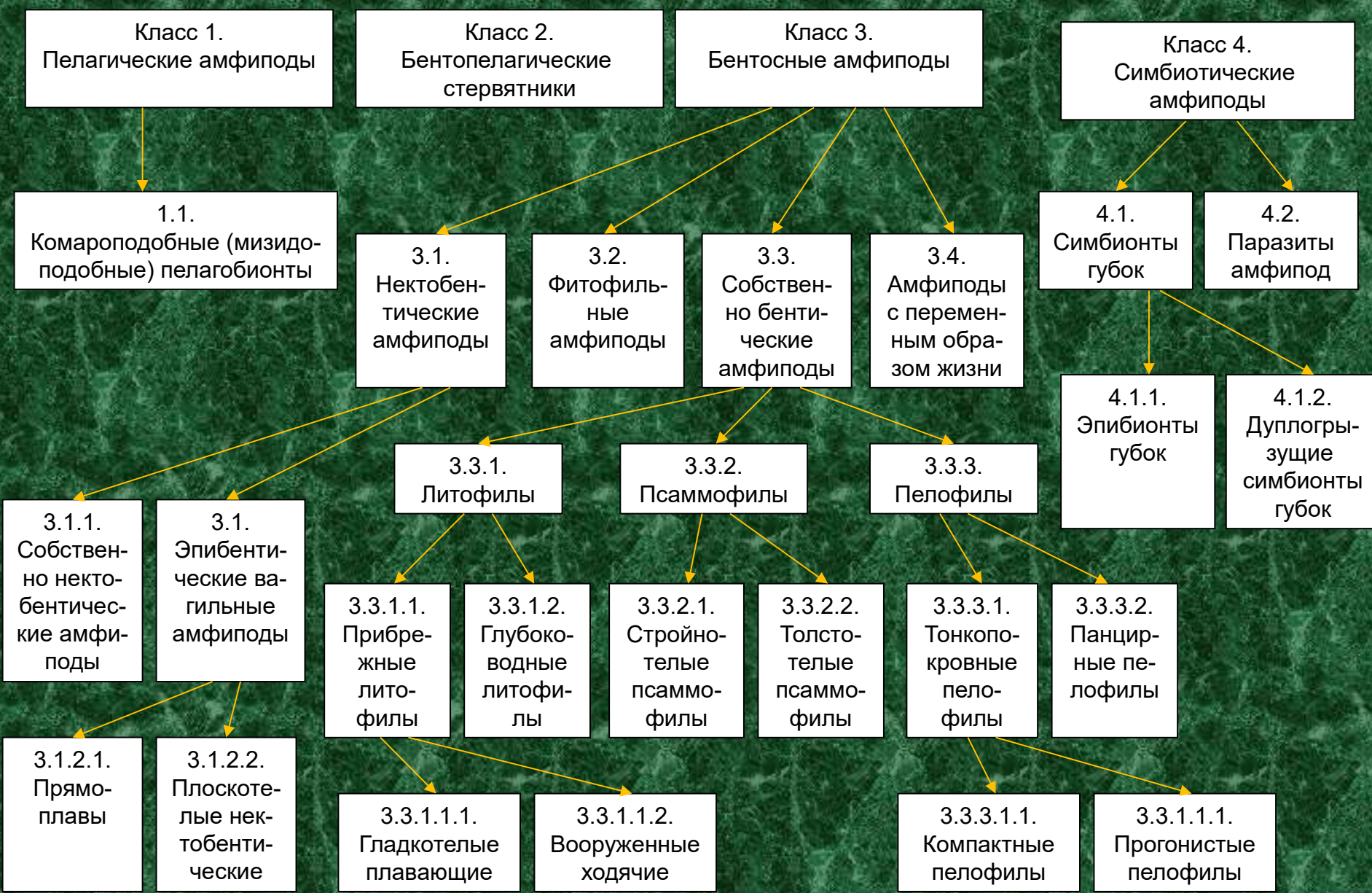


Brandtia parasitica



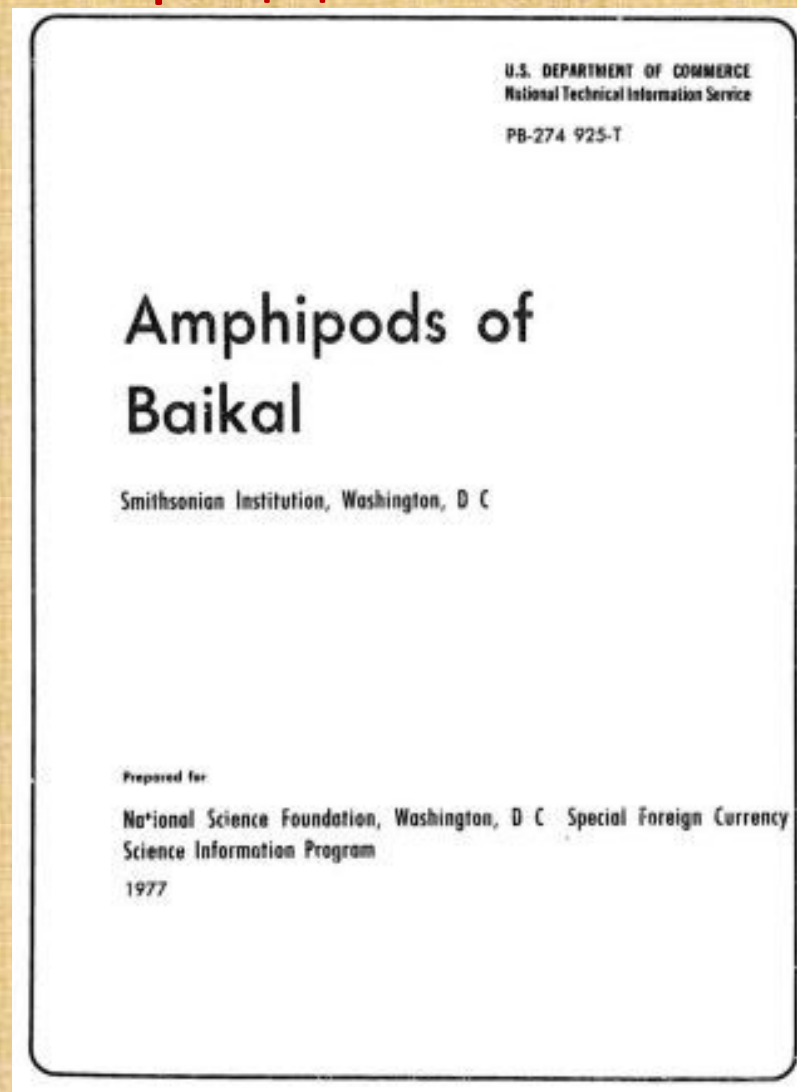
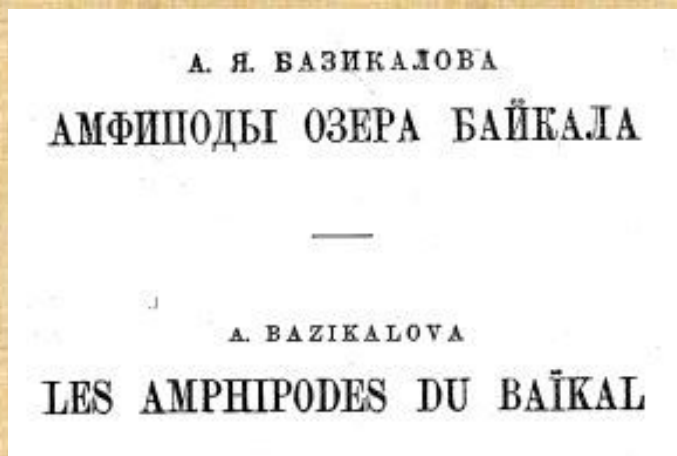
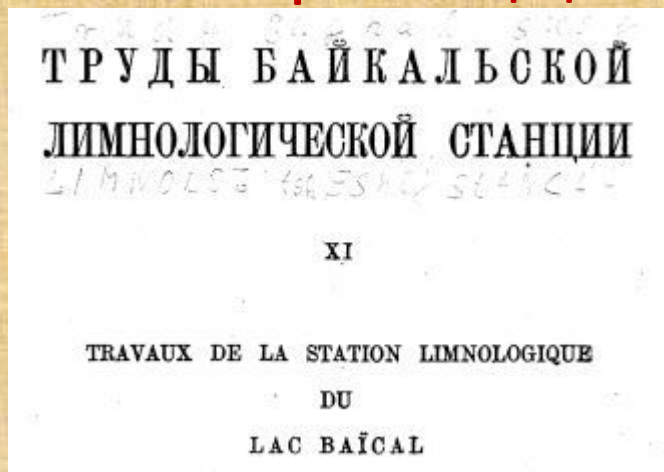
Acanthogammarus reichertii

- В Байкале сосредоточено:
- 4,3 % всей мировой фауны амфипод;
- 28,5 % всех известных пресноводных амфипод;
- 45,3 % амфипод поверхностных континентальных вод;
- 61,0% амфипод континентальных вод России.



СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ БАЙКАЛЬСКИХ БОКОПЛАВОВ

Старый добрый определитель



Базикалова А.Я. Амфиподы озера Байкала // Тр. Байкальской лимнологической станции. – 1945. – Т. 11. – С. 1–440.



В.В. Тахтеев

ОЧЕРКИ О БОКОПЛАВАХ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Систематическая
Сравнительная Экология
Эволюция



В. В. Тахтеев, С. И. Дидоренко



ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ
БОКОПЛАВОВ
ОЗЕРА БАЙКАЛ

2015

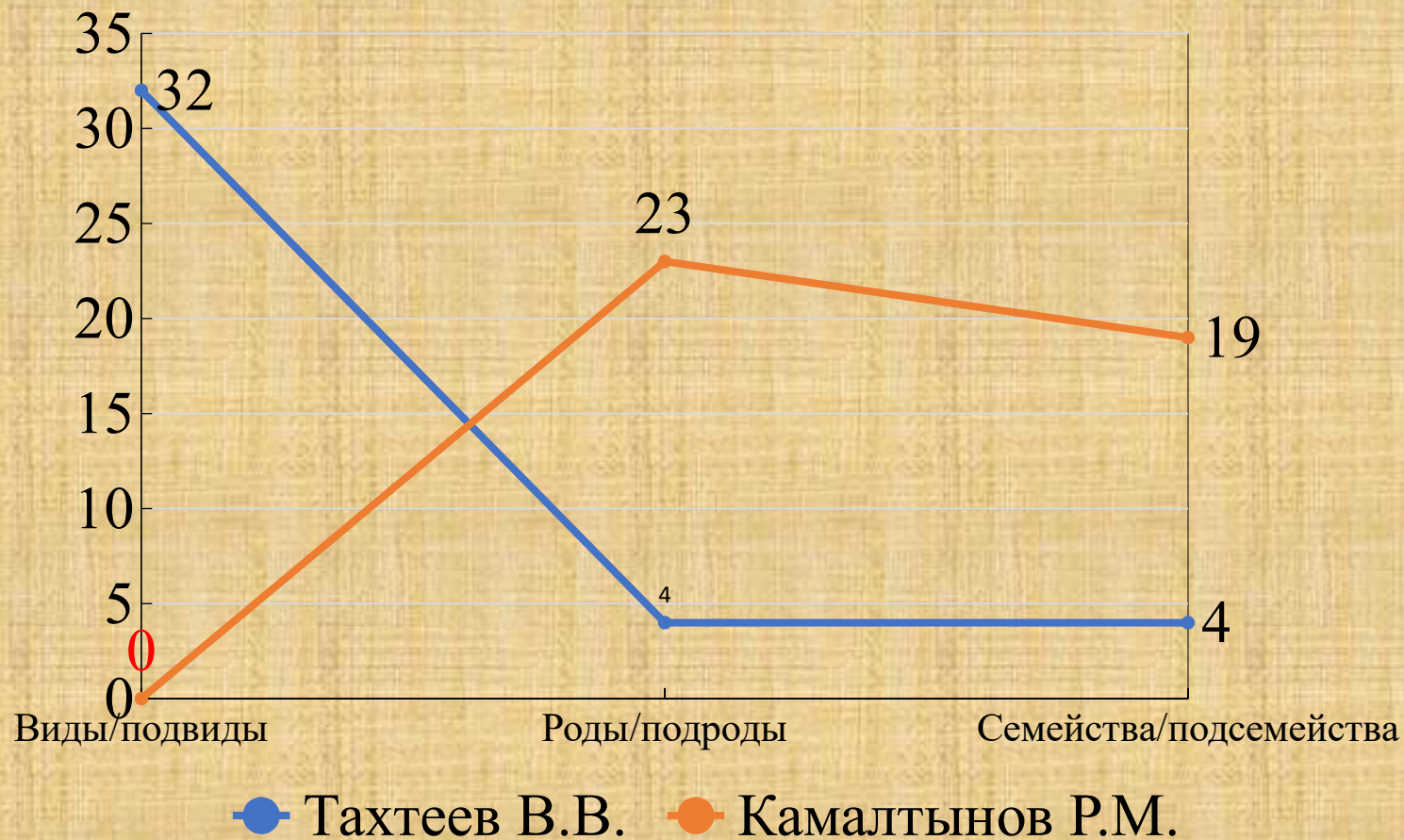
Основные работы

Р.М. Камалтынова

- Kamaltynov R.M. On the higher classification of Lake Baikal amphipods // *Crustaceana*. – 1999. – Vol. 72, No. 8. – P. 933–944. *
- Камалтынов Р.М. Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна, Т. I: Озеро Байкал, кн. 1. – Новосибирск: Наука, 2001 (2002). – С. 572–831.
- Камалтынов Р.М. Высшие ракообразные (Amphipoda: Gammaroidea) Ангары и Енисея // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. II, кн. 1. – Новосибирск: Наука, 2009 (2010). – С. 297–329.

* Диагнозы вмещаемых таксонов противоречат диагнозам вмещающих...

Новые названия таксонов разного ранга, установленных для амфипод оз. Байкал двумя авторами



- Без учёта замещающих названий; описания видов – полные, по собственным материалам.

Рост числа таксонов ранга семейства, выделяемых Р.М. Камалтыновым (1995–2009)

Публикация	Общее количество семейств и подсемейств (в скобках; без учета номинативных)
Камалтынов, 1995	2 (5 или 6)
Kamaltynov, 1999	4 (7)
Камалтынов, 2001	7 (8)
Камалтынов, 2009	10 (13)

Международное англоязычное сообщество по-прежнему предано таксономическому творчеству Р.М. Камалтынова...

www.marinespecies.org/aphia.php?p=sourcedetails&id=201196

WoRMS source details

Home	Name Takhteev V.V., Berezina N.A., Sidorov D.A. (2015). Checklist of the Amphipoda (Crustacea) from continental waters of Russia, with data on alien species. <i>Arthropoda Selecta</i> . 24(3): 335–370.
About	SourceID 201196
Search taxa	Authors Takhteev V.V., Berezina N.A., Sidorov D.A.
Taxon tree	Year 2015
Literature	Title Checklist of the Amphipoda (Crustacea) from continental waters of Russia, with data on alien species
Distribution	Journal Arthropoda Selecta
Specimens	Suffix 24(3): 335–370
IDKeys	Type Publication
Match taxa	Full text Available for editors [request]
Editors	Abstract A checklist of the amphipod fauna from continental water bodies, streams and subterranean waters of the Russian Federation is provided (based on data for the end of 2013). Species are divided into 11 ecological and biogeographic groups: Holarctic, West Palearctic, Baltic Sea Estuarine, Siberia-Pacific Coast (East Palearctic), Amphi-Pacific, Caucasus, Central Asiatic and Baikalian, and three groups of escapees (emigrants) from the Baikalian, Ponto-Caspian and Arctic Oceans. Twenty-six families, 110 genera and 581 species and subspecies are reported. Species that constitute the autochthonous complex of Lake Baikal comprise 61% of the fauna (276 species, and 78 subspecies). The current taxonomic and the nomenclatural problems of amphipods from the Baikalian and Caspian groups are discussed. A separate list of alien species (or invaders) for continental waters of Russia is provided.
Statistics	Geographical terms Caspian, Black, Azov Seas and their rivers Lake Baikal
Users	Bibliographical term Fauna and Flora, Faunistic inventories, Checklists, Catalogues
Webservice	Taxonomic term Amphipoda
Photogallery	Taxa (156) <ul style="list-style-type: none">✓ <i>Abyssogammarus gracilis</i> Sowinsky, 1915 (additional source)✓ <i>Abyssogammarus gracilis minor</i> Bazikalova, 1945 <u>accepted as</u> ✓ <i>Abyssogammarus minor</i> Bazikalova, 1945 (additional source)✓ <i>Abyssogammarus sarmatus</i> (Dybowsky, 1874) (additional source)✓ <i>Abyssogammarus sarmatus echinatus</i> Bazikalova, 1935 <u>accepted as</u> ✓ <i>Abyssogammarus echinatus</i> Bazikalova, 1935 (additional source)✓ <i>Abyssogammarus swartschewskii</i> Sowinsky, 1915 <u>accepted as</u> ✓ <i>Laxmannia swartschewskii</i> (Sowinsky, 1915) (additional source)✓ <i>Amurocrangonyx</i> Sidorov & Holsinger, 2007 (additional source)✓ <i>Amurocrangonyx arsenjevi</i> (Derzhavin, 1927) (additional source)✓ <i>Bazikalovia obsoleta</i> (Bazikalova, 1945) <u>accepted as</u> ✓ <i>Eulimnogammarus obsoletus</i> Bazikalova, 1945 (basis of record)✓ <i>Bazikalovia simpliciformis</i> (Bazikalova, 1975) <u>accepted as</u> ✓ <i>Eulimnogammarus simpliciformis</i> Bazikalova, 1975 (basis of record)✓ <i>Brandtia</i> (Brandtia) Spence Bate, 1862 <u>accepted as</u> ✓ <i>Brandtia</i> Spence Bate, 1862 (additional source)✓ <i>Brandtia</i> (<i>Dorogostaiskia</i>) Kamal'tynov, 2002 <u>accepted as</u> ✓ <i>Dorogostaiskia</i> Kamal'tynov, 2002 (new combination reference)

- Страница из базы данных World Register of Marine Species, редакция 2015–2016 гг.

Сколько в реальности в Байкале семейств и подсемейств?

Автор	Число семейств	Число подсемейств (без учёта номинативных)
В.К. Совинский (1915)	2	0
А.Я. Базикалова (1945, 1962, 1975)	1	0
Е.Л. Bousfield (1977)	4	0
Barnard & Barnard, 1983	1	10 групп без определённого статуса
В.В. Тахтеев (2000)	6	1
Р.М. Камалтынов (2001, 2009)	10	13
Takhteev et al. (2015)	7	3

Динамика возрастания числа групп ранга семейства за последнее столетие

Что, кроме субъективного желания «сказать что-нибудь новое» в систематике, ПРИВОДИТ К ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ИНФЛЯЦИИ?



- Попытка дискретно очертить каждую группу, составить диагнозы в виде правил без исключений.
- Признак таксономической инфляции – дисбаланс в числе новых видов и новых таксонов более высокого ранга (когда семейств описывается больше, чем видов).

На наш взгляд, правильный подход был намечен Е.Л. Боусфилдом

- Он выделил 4 группы ранга семейства, кардинально различающихся по габитусу тела и его вооружению.
- Из них 2 имели выраженную экологическую специализацию.



Gammaridae



Acanthogammaridae

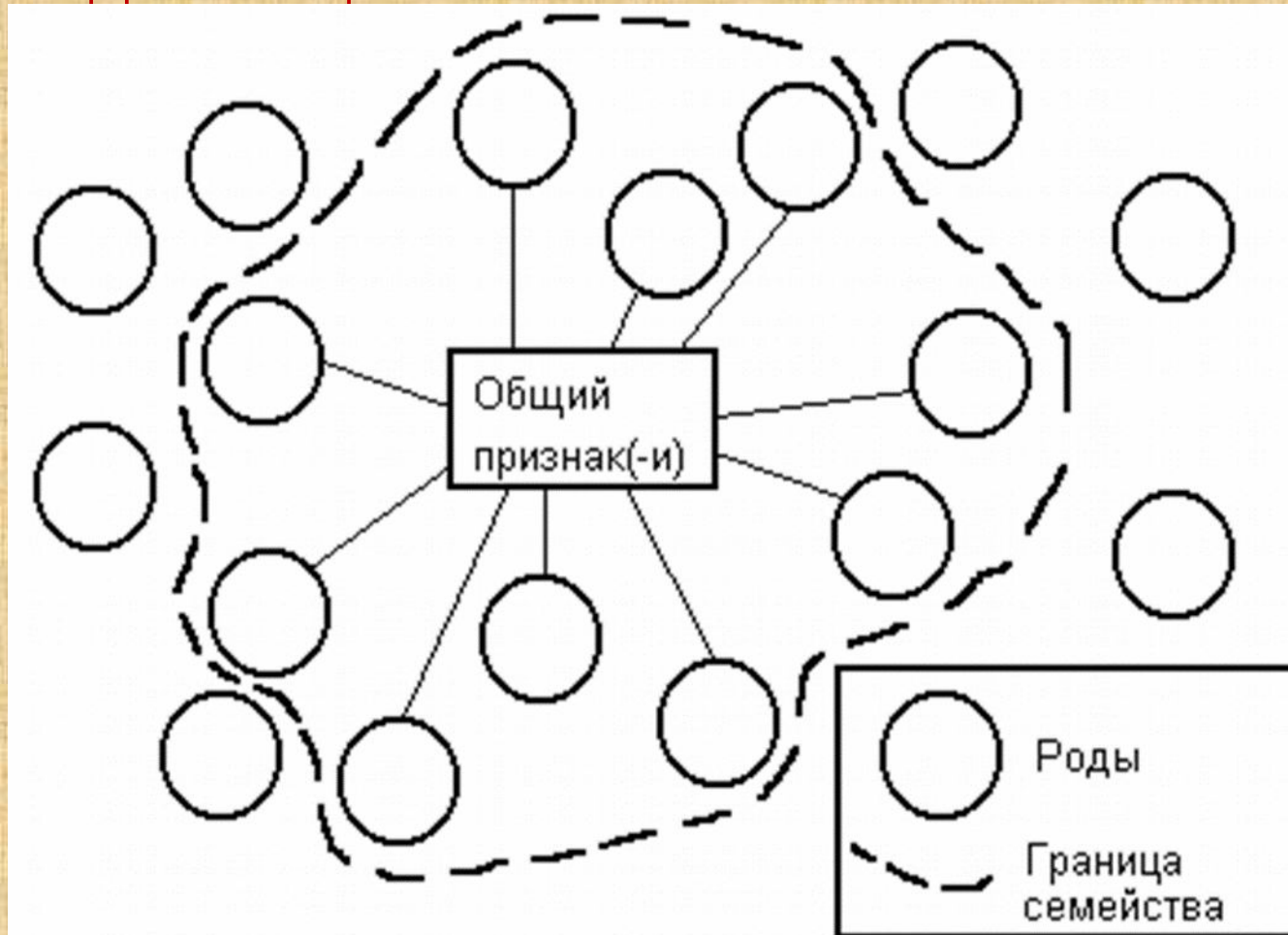


Macrohectopodidae



Pachyschisis – Iphiginella

Выделение таксона интенциональным путём:
выявление как минимум одного признака,
объединяющего *всех* членов нового таксона.



Такое выделение было бы идеальным, но в полиморфных группах оно возможно далеко не всегда...

При классификации полиморфных и активно эволюционирующих групп нередко невозможно выделить хотя бы один общий признак таксона ранга выше вида.

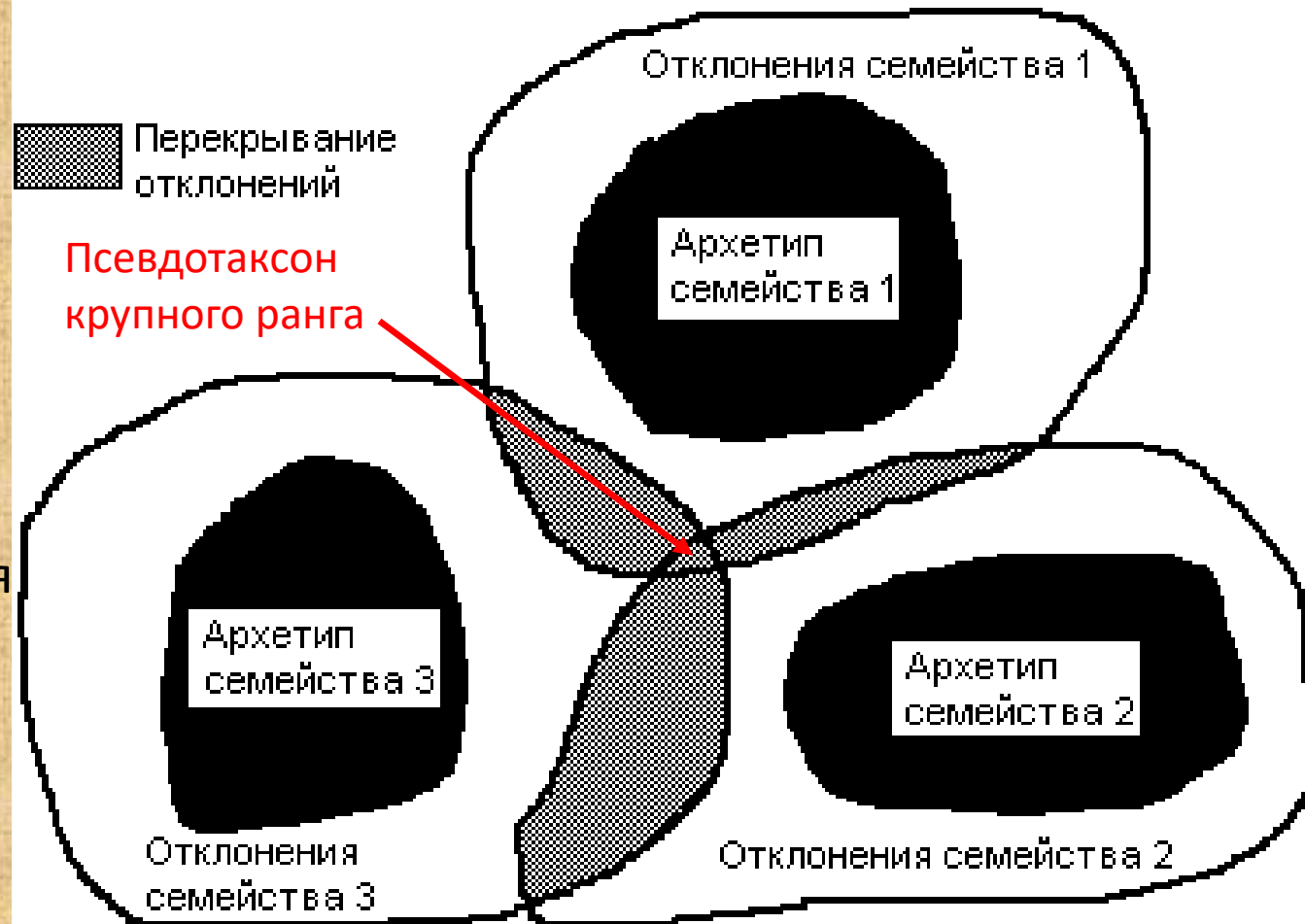
Однако новые таксоны могут быть установлены *экстенциональным* путём.

Подобно членам одной семьи, такие таксоны характеризуются совокупностью признаков, создающих собирательный образ – **архетип**.

У таксона интенционала диагнозу архетипа соответствуют все вмещаемые им таксоны, у таксона экстенционала – лишь часть из них, входящая в его ядро.

Архетип составляет **ядро** таксона; отклонения (или *стилистические признаки*, по Г.Ю. Любарскому) – его **периферию**. Ядрам таксонов даются диагнозы, которые не должны пересекаться

Стилистические признаки могут перекрываться, и таксономисты-дробители могут присваивать этим зонам перекрывания высокие ранги (красная стрелка).

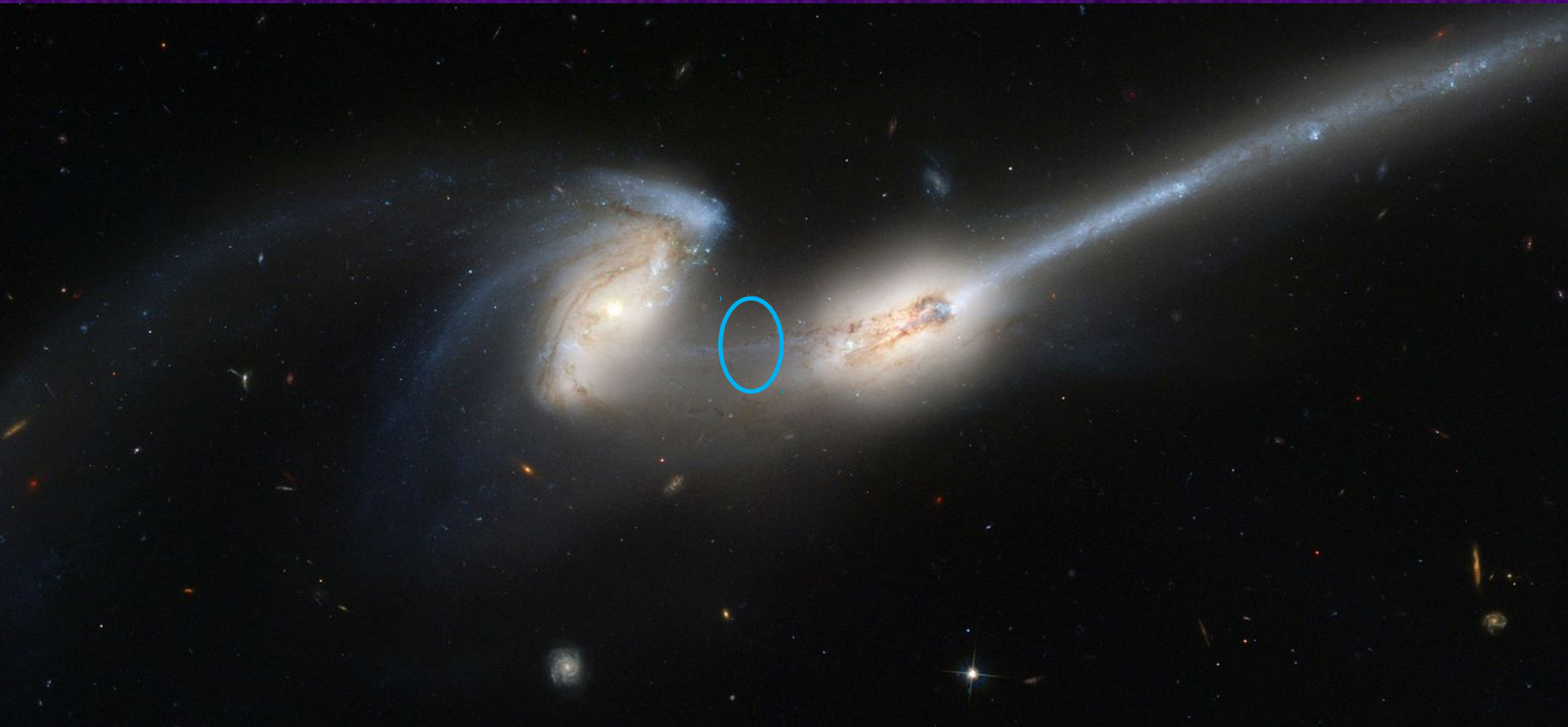


Пример неучёта ядра и периферии:
«семейство» *Baikalogammaridae*



Baikalogammarus pullus (Dybowsky, 1874,
представитель монотипического рода

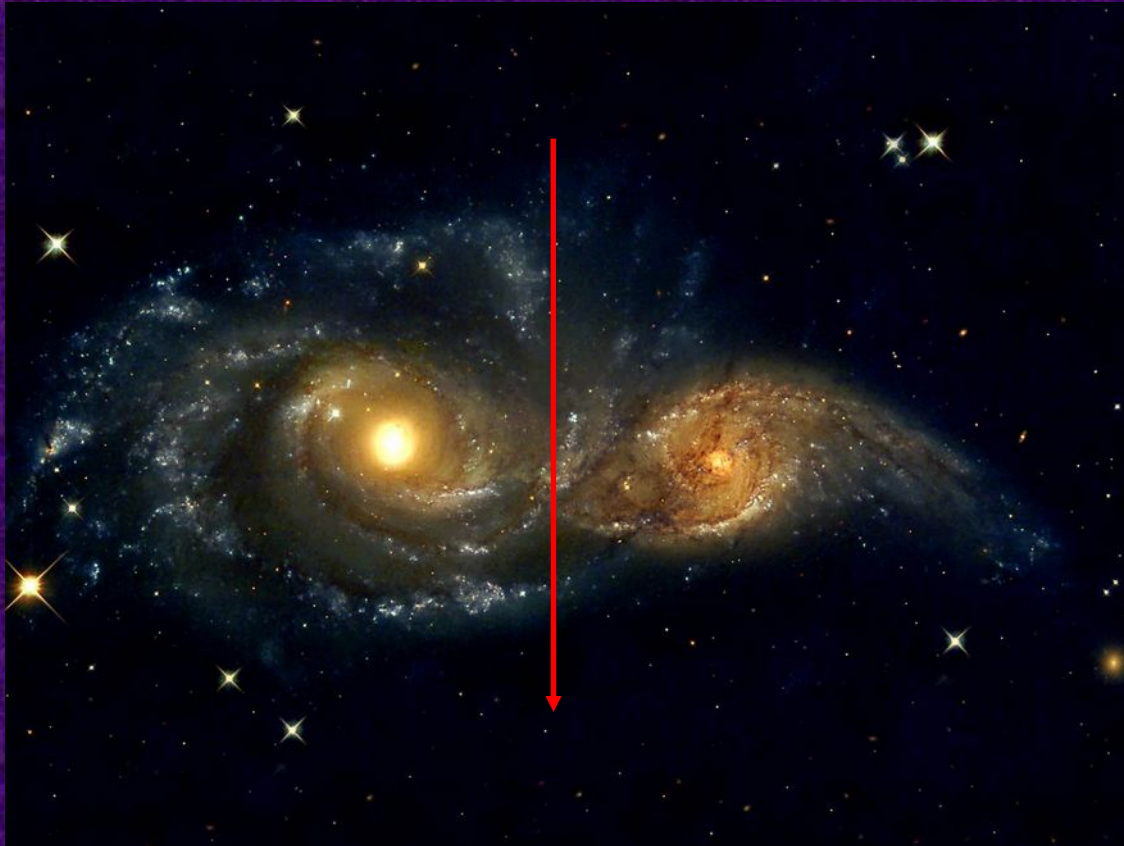
Аналогия: звёзды-изгои в межгалактическом пространстве



Причиной появления межгалактических звезд является столкновение галактик . Они «не знают», к какой крупной силе тяготеть...

И еще аналогия из области астрофизики...

- Открывать новые галактики – громадное счастье учёного.
- Но нельзя описывать новые галактики путём дробления «старых». Хотя эволюционно такое может происходить...



Делить нужно по ядрам, а не по блуждающим звёздам.

Возвращаемся к систематике...

Архетип – собирательный диагноз крупного таксона

- *Архетип таксона ранга семейства (и часто рода) – это совокупность главных наиболее ярко выраженных и хорошо различимых морфологических особенностей, свойственная прежде всего ядру таксона, и дискретно отличающаяся от других таких же совокупностей.*

Вариант системы байкальских амфипод на основании архетипического подхода (Takhteev et al., 2015)

- Семейство **Gammaridae** Leach, 1814
- Семейство **Micruropodidae** Kamal'tynov, 1999
- Семейство **Acanthogammaridae** Garjajew, 1901
 - подсемейство Acanthogammarinae Garjajew, 1901
 - подсемейство Garjajewiinae Tachteew, 2000
 - подсемейство Nyalellopsinae Kamal'tynov, 1999
- Семейство **Pallaseidae** Tachteew, 2000
 - подсемейство Pallaseinae Tachteew, 1995
 - подсемейство Parapallaseinae Kamal'tynov, 1999
- Семейство **Carinogammaridae** Tachteew, 2000
- Семейство **Macrohectopodidae** Sowinsky, 1915
- Семейство **Pachyschesiidae** Tachteew, 1998
- Роды **Incerta Sedis**: *Polyacanthisca*, *Macropereiopus*, *Lobogammarus*, *Bazikalovia*.

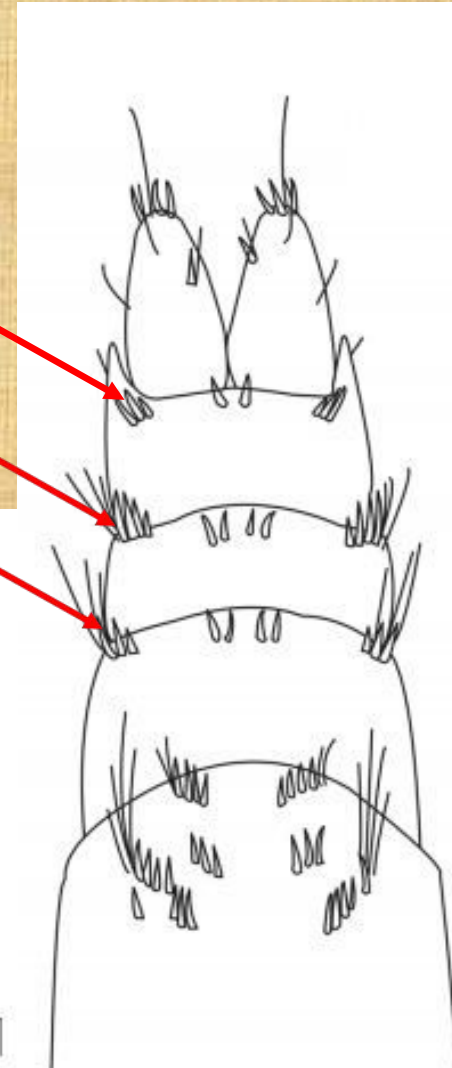
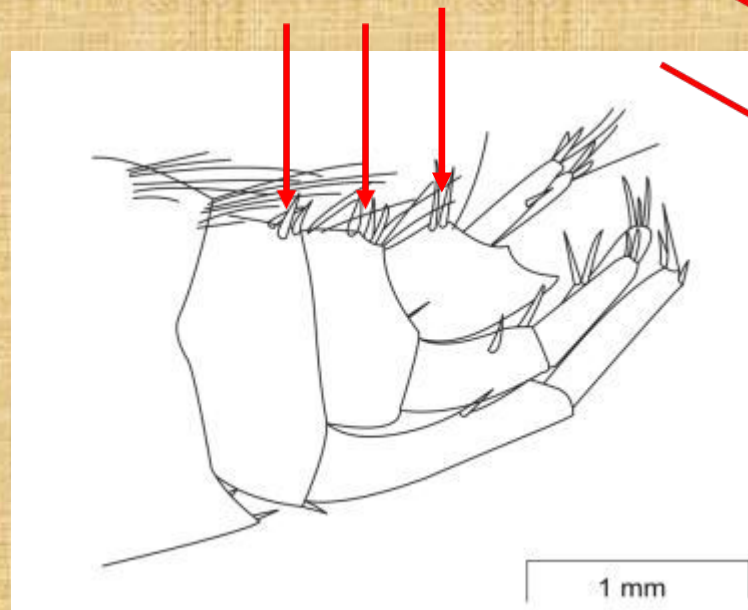
Сем. Gammaridae

Leach, 1814

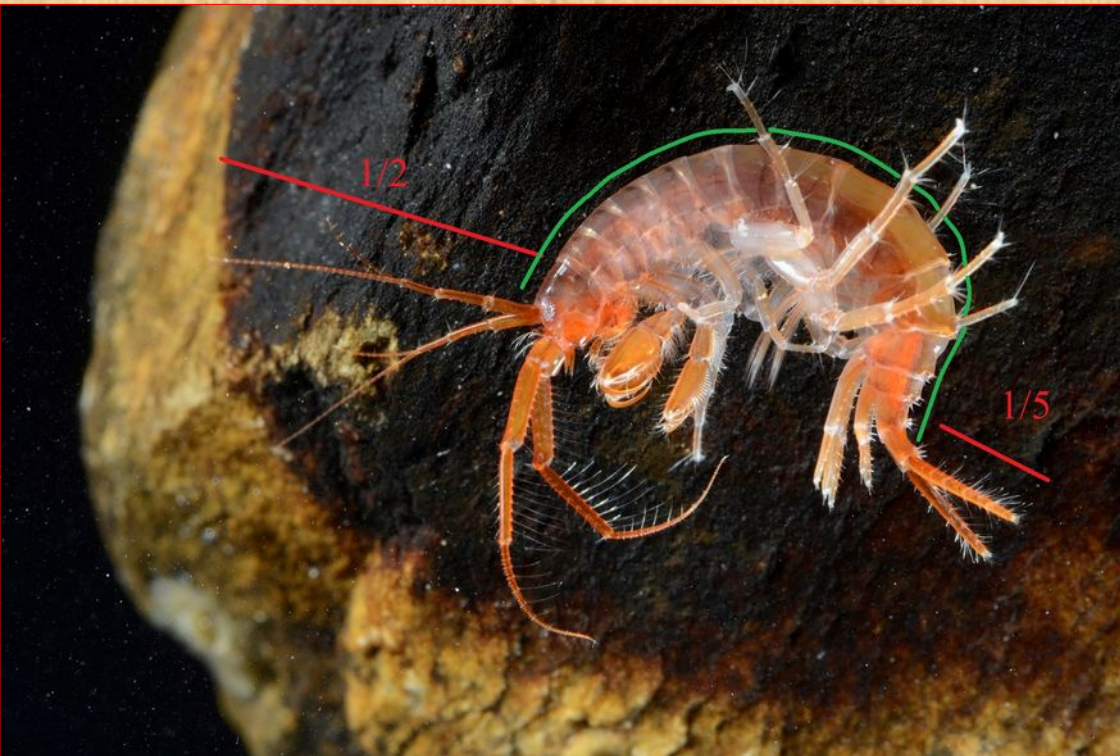


Eulimnogammarus verrucosus

ДИАГНОЗ АРХЕТИПА.
Тело гладкое, стройное,
суженное с боков, изогнутое
вдоль срединной линии
спины, *совершенно без*
кутикулярного вооружения.
Не менее трех последних
сегментов тела (уросома)
несут шипы по заднему
краю, собранные в парные
группы.



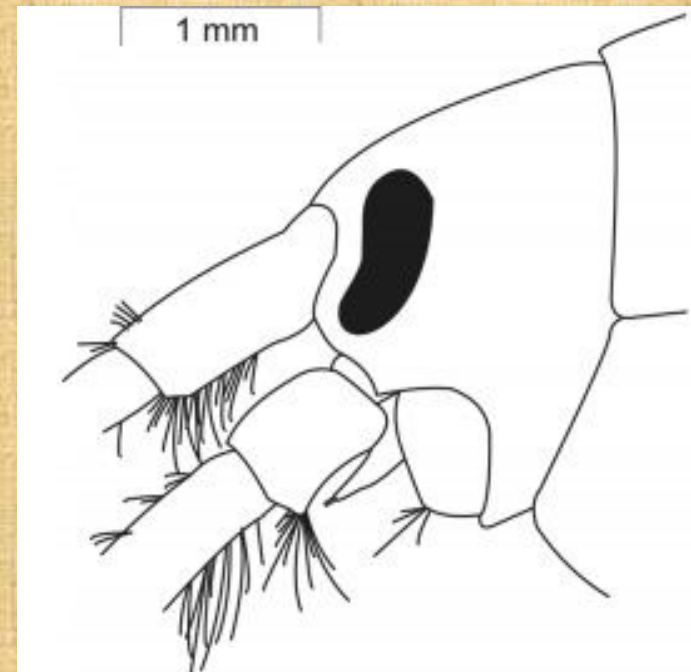
Семейство Gammaridae



Corophiomorphus gracilicornis

Глаза пигментированные,
плоские (не выпуклые),
овальные или изогнутые,
их *высота* всегда
превышает ширину.

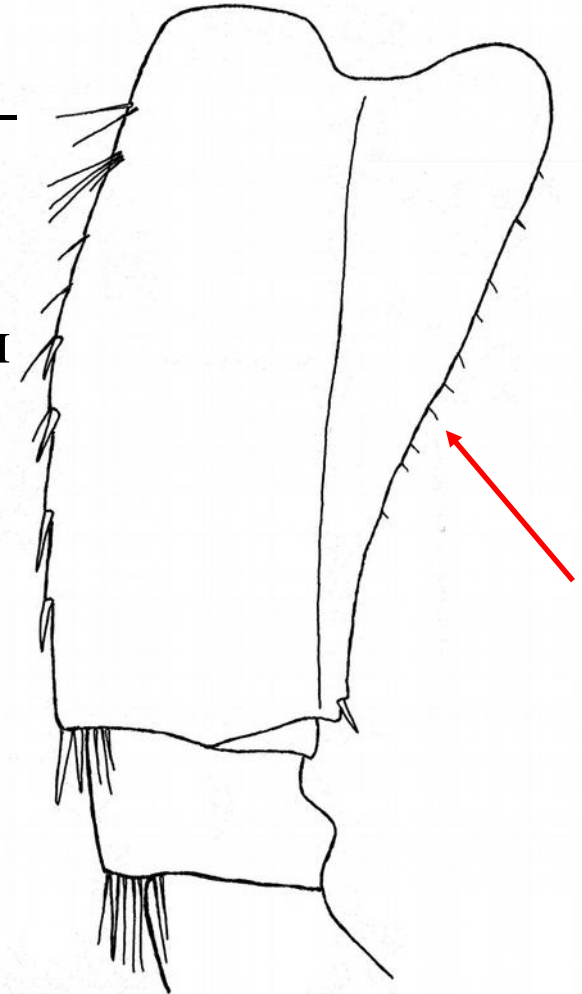
ДИАГНОЗ АРХЕТИПА.
Антенны 1 не короче $1/2$
длины тела (у
байкальских
представителей).
Уроподы 3 не короче $1/6$
длины тела.



Семейство Gammaridae

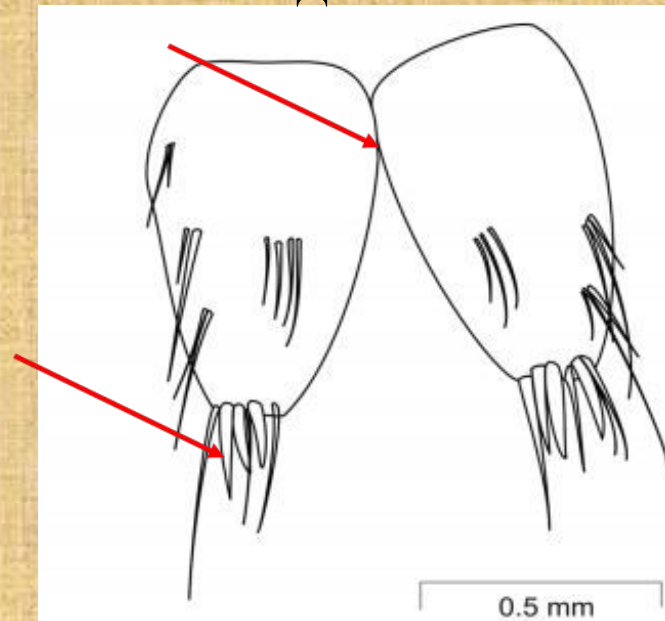
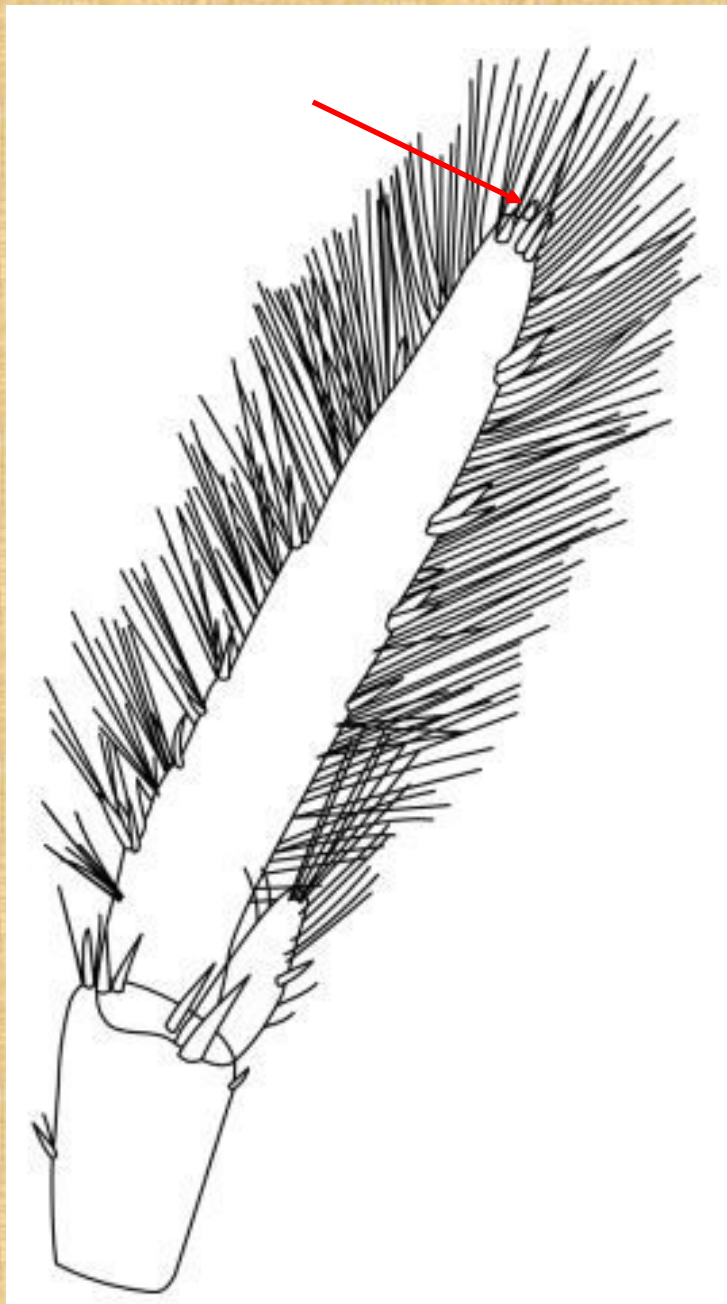
ДИАГНОЗ АРХЕТИПА.

Придаточный жгутик антенны 1 не менее чем из 2 члеников. Базиподиты переоподов 5–7 с более-менее развитым, суживающимся книзу задним краем, несущим только очень короткие щетинки.

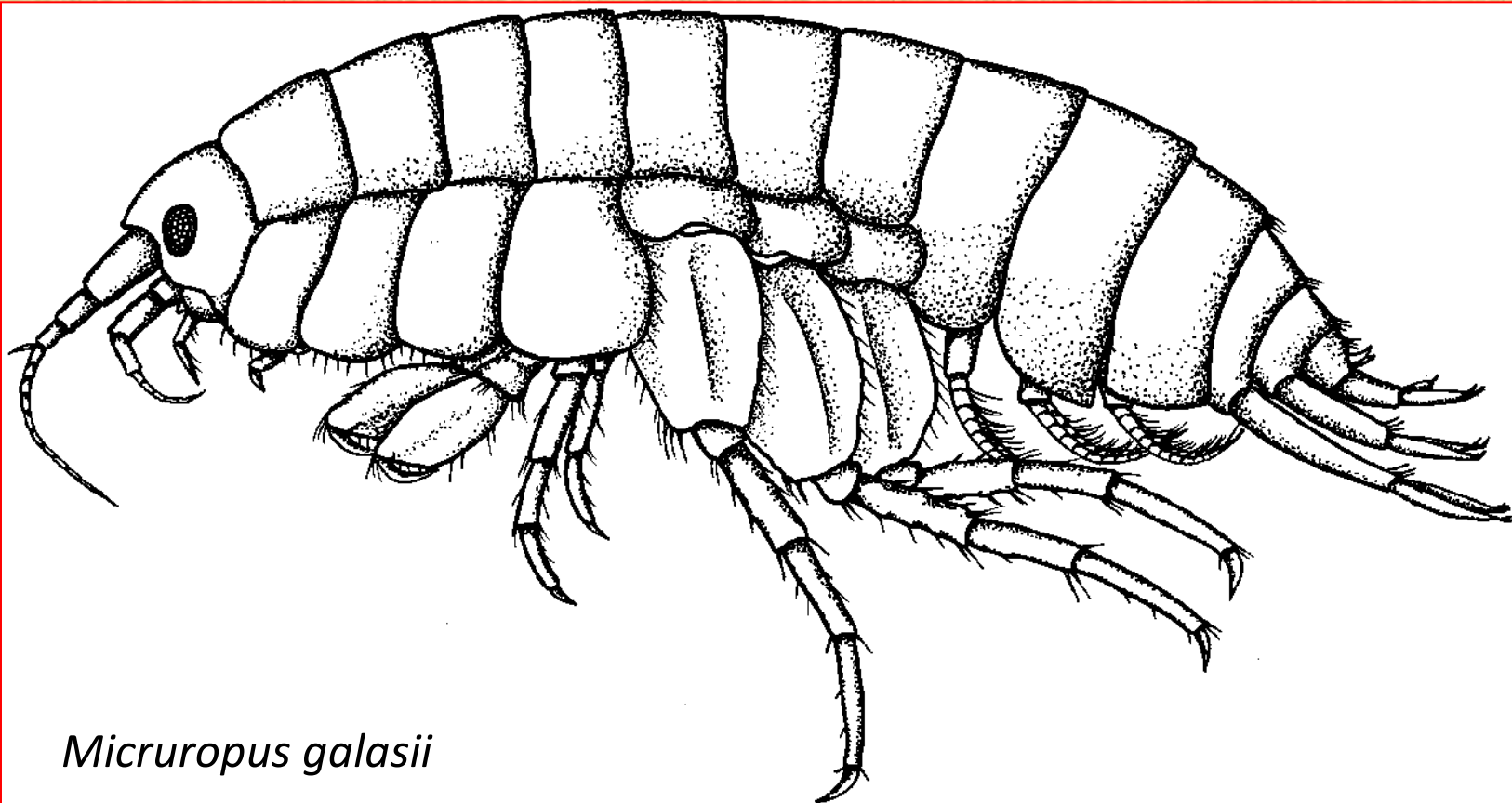


Семейство Gammaridae

ДИАГНОЗ АРХЕТИПА. Уроподы 3 развиты нормально, не укорочены; наружная ветвь со вторым члеником, не менее чем на треть длиннее внутренней, с обильными щетинками. Тельсон глубоко расщеплен (до или почти до основания), ветви дистально сужены, имеют не менее одного апикального шипа каждая.



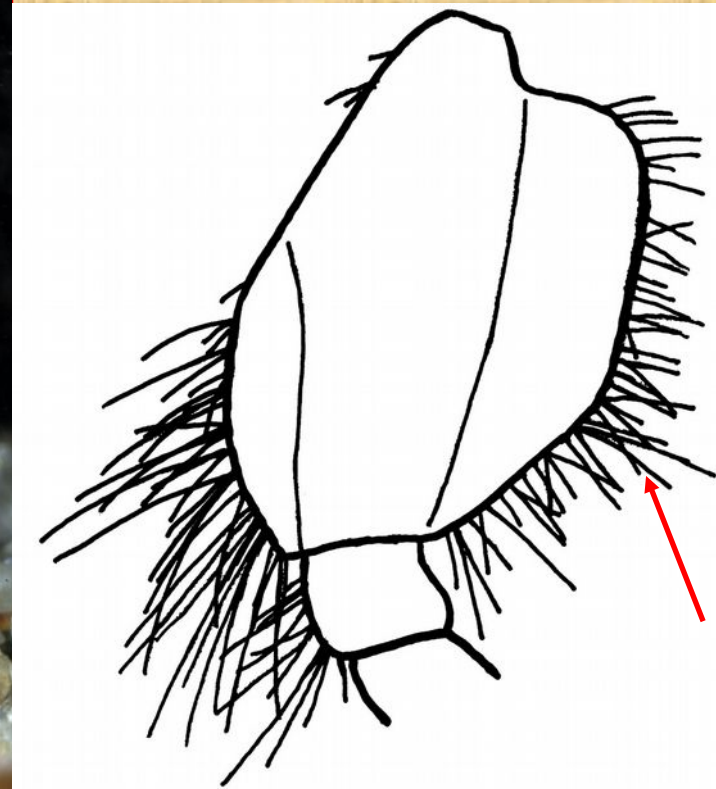
Семейство Micruropodidae Kamal'tynov, 1999



Micruropus galasii

ДИАГНОЗ АРХЕТИПА. Мелкие животные (≤ 10 мм) с компактным недлинным гладким телом, без кутикулярных выростов и возвышений. Шипы на сегментах метасомы всегда отсутствуют. Глаза чаще всего темные. Антенны 1 не менее чем вдвое короче тела; придаточный жгутик одночленистый. Ротовые части и гнатоподы слабые, ладони не крупные. Большинство придатков тела с обильными щетинками.

Семейство Micrurpodidae – короткохвостые



ДИАГНОЗ АРХЕТИПА. Базиподиты переоподов 5–7 более или менее расширенные, усажены длинными щетинками по заднему краю. Уроподы 3 не длиннее $1/8$ длины тела, наружная ветвь существенно короче внутренней, усажены шипами и (чаще всего) немногочисленными щетинками. Тельсон короткий, разделен до основания или почти до основания.

Основные работы автора

- Tachteew V.V. The gammarid genus *Poekilogammarus* Stebbing, 1899, in Lake Baikal, Siberia (Crustacea Amphipoda Gammaridea) // *Arthropoda Selecta*. – 1995. – Vol. 4, No. 1. – P. 7–64.
- Takhteev V.V. The gammarid genus *Plesiogammarus* Stebbing, 1899, in Lake Baikal, Siberia (Crustacea Amphipoda Gammaridea) // *Arthropoda Selecta*. – 1997. – Vol. 6, No. 1/2. – P. 31–54.
- Тахтеев В.В. Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция). – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. – 355 с.
- Takhteev V.V., Berezina N.A., Sidorov D.A. Checklist of the Amphipoda (Crustacea) from continental waters of Russia, with data on alien species // *Arthropoda Selecta*. – 2015. – Vol. 24, No. 3. – P. 335–370.



Acanthogammarus victorii. «Рыбный день».



Propachygammarus maximus («величайший»).

ДИАГНОЗ АРХЕТИПА. Крупные и средних размеров животные. Покровы тела плотные. Имеется кутикулярное вооружение в виде зубцов, килей, обширных вздутий. Боковые ряды возвышений развиты значительно слабее срединного или отсутствуют. Тело расширенное. Кальцеолы на антеннах отсутствуют. Гнатоподы с крупными миндалевидными ладонями. Переоподы 5-7 длинные, со стройными базиподитами, задние края последних без щетинок. Эпимеральные пластинки с тупыми или закругленными нижне-задними углами.

Подсемейство Acanthogammarinae Garjajew, 1901

ДИАГНОЗ АРХЕТИПА. Крупные и средних размеров животные.

Покровы тела плотные.

Кутикулярное вооружение сильно развито в виде срединного и краевых рядов. Тело сильно расширенное.

Глаза мелкие или средних размеров, выпуклые, темные, почковидные. Антенны 1

около половины длины тела, 1 пара длиннее 2. Переоподы 5–7 длинные, со стройными базиподитами, задние края последних без щетинок.

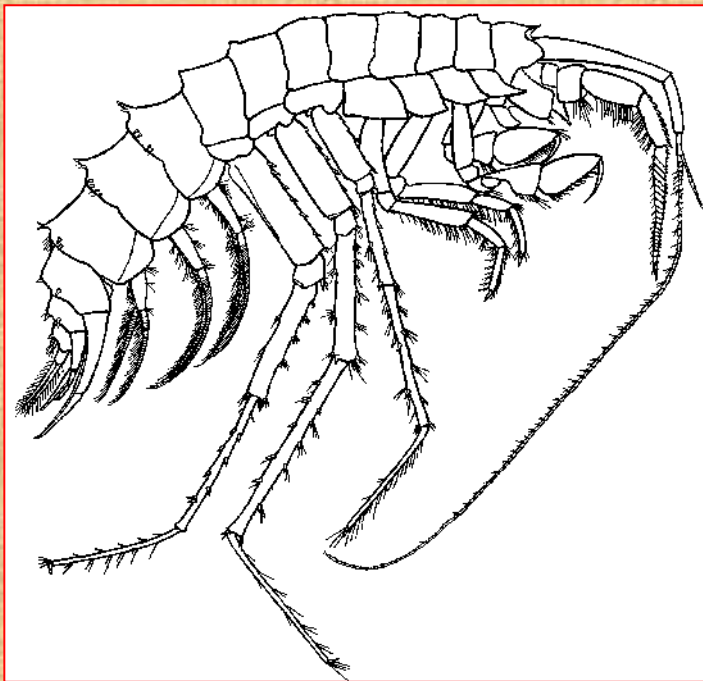
Эпимеральные пластинки с тупыми или закругленными ниже-задними углами.

Эпимеральные пластинки с тупыми или закругленными ниже-задними углами.



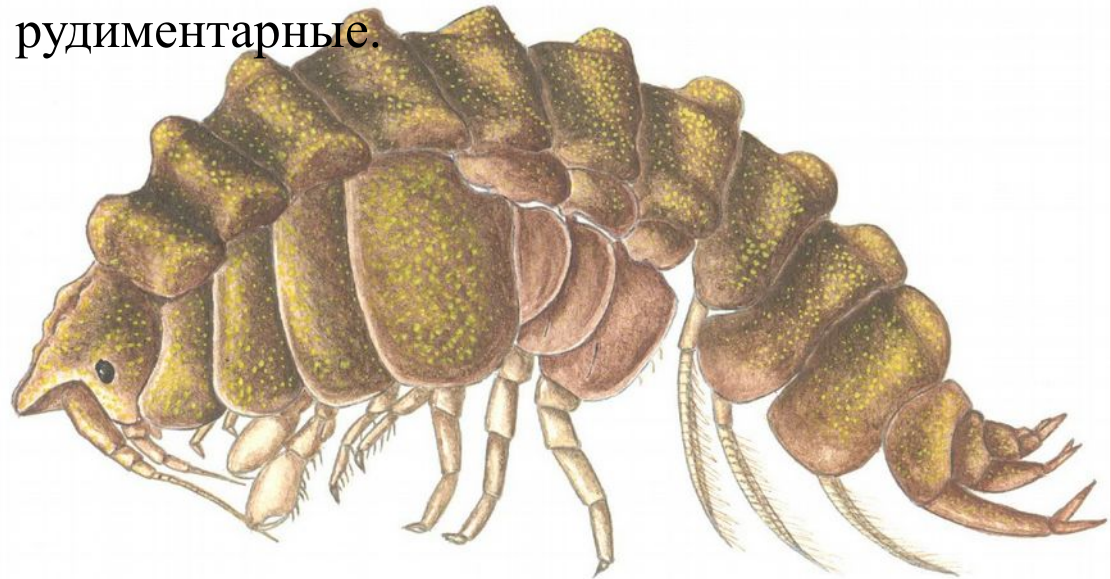
Подсемейство *Garajewiinae* Tachteew, 2000

ДИАГНОЗ АРХЕТИПА. Крупные животные. Тело удлиненное, слегка расширенное в передней части. Срединный ряд возвышений в виде килей с сидящими на них шипами. Боковые ряды отсутствуют, краевые в виде неясных вздутий. Голова без выростов на боковой поверхности. Глаза белые или розовые у живых особей, обесцвеченные у фиксированных. Антенны 1 длинные или очень длинные, не короче $1/2$ длины тела, базальный членик их стебля длинный, суженный дистально. Коксы 1-4 короткие, 4 пара без вооружения. Базиподиты переоподов 5-7 узкие (стержневидные), «крыловидный» задний край не выражен или развит очень слабо; когти слабые. В уropодах 3 ветви с густыми щетинками, наружная лишь немного длиннее внутренней или равна ей по длине. Тельсон недлинный.

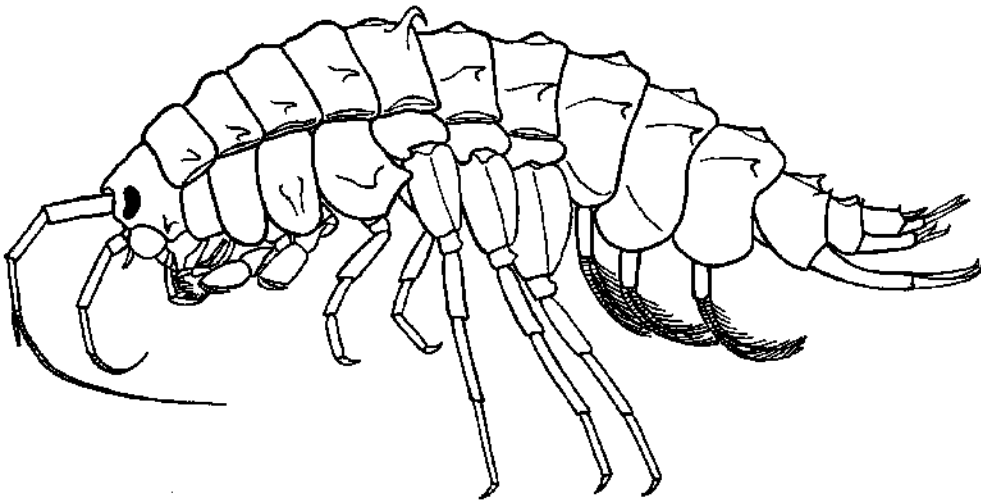


Подсемейство Hyalellopsinae Kamal'tynov, 1999

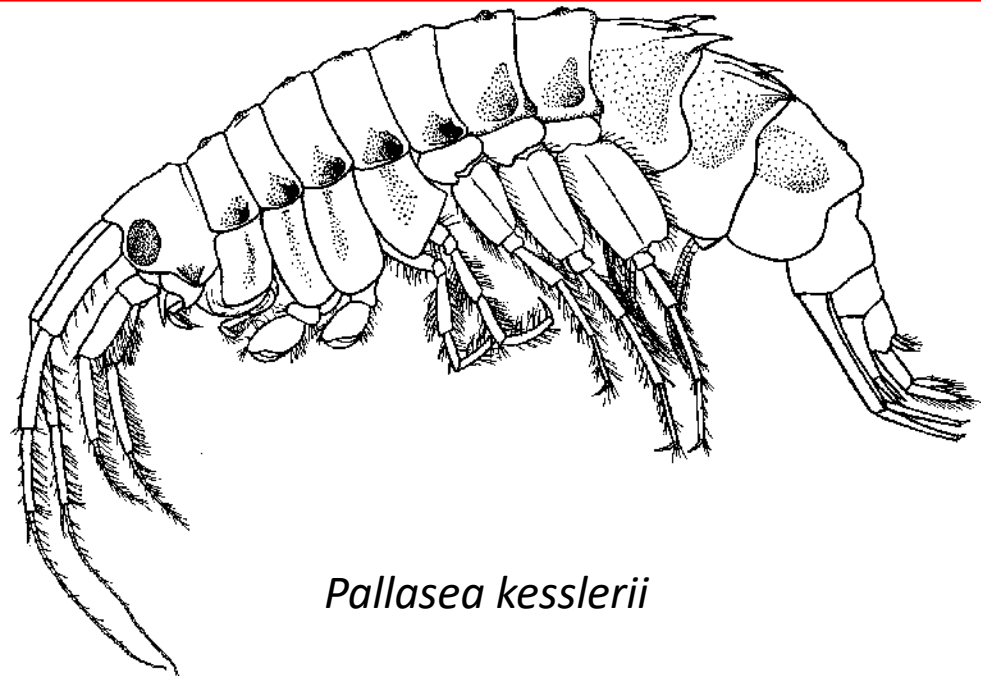
ДИАГНОЗ АРХЕТИПА. Рачки мелких или средних размеров. Тело сильно расширено, с очень плотной кутикулой, чаще со слабым вооружением, реже гладкое. Глаза выпуклые. Антенны короткие, существенно короче $1/2$ длины тела. Придаточный жгутик антенны 1 из 1–4 члеников. Коксальные пластинки очень широкие. Переоподы короткие, со значительно расширенными базиподитами. Уроподы 1 и 2 развиты довольно слабо, в большинстве случаев только с шипами. Уроподы 3 сильно укороченные или рудиментарные.



Семейство Pallaseidae Tachteew, 2000



Pallasea cancellus



Pallasea kesslerii

ДИАГНОЗ АРХЕТИПА. Рачки средних размеров или несколько крупнее их. Срединный ряд возвышений отсутствует или развит слабо, всегда значительно слабее боковых и (или) краевых рядов. Глаза всегда пигментированные, выпуклые, округлые или продолговатые. Антенны 1 составляют около $1/2$ длины тела или более и примерно вдвое длиннее антенн 2. Кальцеолы всегда отсутствуют. Базиподиты переоподов 5–7 умеренно широкие, суживаются книзу. Эпимеральные пластинки широкие. Уроподы 3 развиты хорошо, наружная ветвь всегда длинная, с хорошо развитыми щетинками.

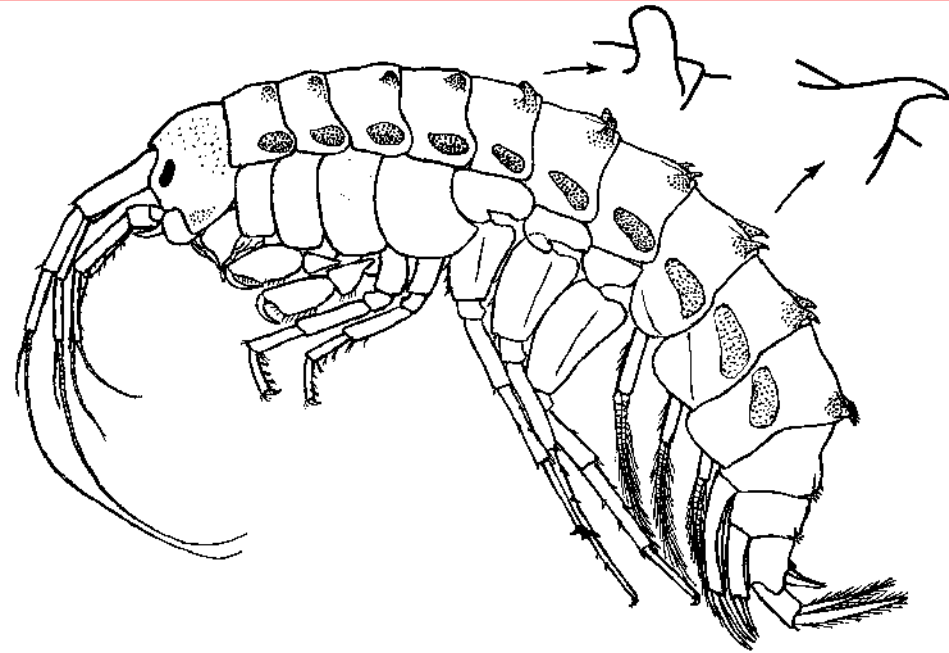
Подсемейство Pallaseinae Tachteew, 2000



АРХЕТИП. Рачки средних размеров или несколько крупнее их. Срединный ряд возвышений в виде бугорков, боковые и/или краевые ряды в виде зубцов или хорошо заметных килей, *направлены назад либо назад и в стороны*. Глаза темные, округлые или яйцевидные, значительно выпуклые. Коксы довольно высокие, с плавно округленными углами. Ладони гнатоподов у самца крупнее, чем у самки. Переоподы средней длины. Базиподиты переоподов 5–7 умеренно широкие, задний край снизу не расширен. Эпимеральные пластинки широкие, часто с тонкими шипиками вдоль нижнего края. Уроподы 2 значительно короче 1. Уроподы 3 развиты хорошо, уплощенные дорсовентрально, их ветви длинные, чаще всего равной или почти равной длины, с более-менее обильными перистыми щетинками.



Подсемейство Parapallaseinae Kamal'tynov, 1999



АРХЕТИП. Крупные животные. Тело плотное, сдавленное с боков, с прочной кутикулой. Сегменты мезосомы или их часть с боковыми зубцами или киями. Голова сверху гладкая. Глаза округлые или косо поставленные. Базиподиты 5–7 сверху довольно широкие, книзу сужаются, без длинных щетинок по заднему краю. Уроподы 1 и 2 только или преимущественно с шипами. Уроподы 3 хорошо развиты, с перистыми щетинками.

Parapallasea borowskii
sitnikovae Tachteew, 2000

Parapallasea lagowskii
(Dybowsky, 1874)



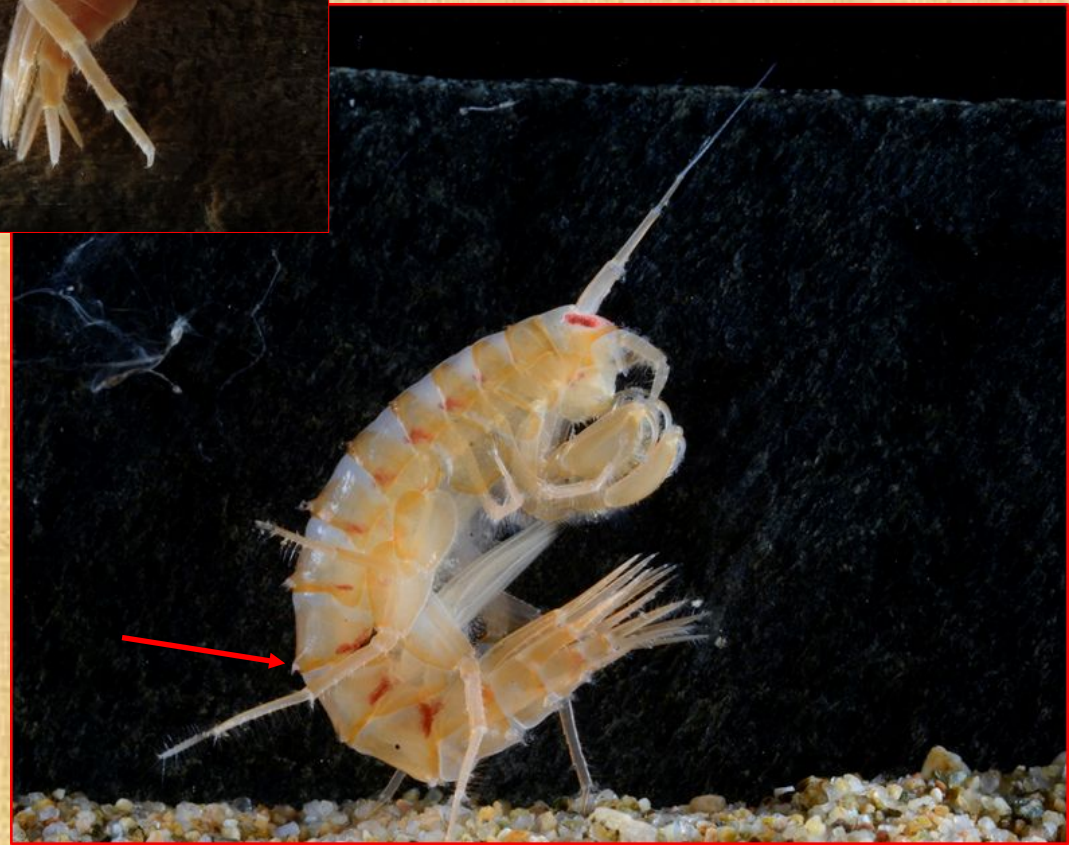
Подсемейство Parapallaseinae



Стрелками показаны боковые зубцы.

Parapallasea puzyllii puzyllii
(Dybowsky, 1874)

Ceratogammarus cornutus
(Sowinsky, 1915)



Семейство Carinogammaridae Tachteew, 2000



Carinogammarus cinnamomeus (Dybowsky, 1874)



Echiuropus macronychus Sowinsky, 1915

ДИАГНОЗ АРХЕТИПА. Животные мелких и средних размеров. Тело слегка расширено в передней части. Имеется *срединный ряд возвышений* в виде слабых продольных килей или бугорков на всех или части сегментов, боковые ряды отсутствуют, краевые в виде слабых вздутий или отсутствуют. Голова гладкая, с широкими, плавно округленными межантеннальными лопастями. Глаза пигментированные. Коксальные пластинки крупные, высокие, с плавно округленными углами. Базиподиты переоподов 5–7 всегда с более-менее развитым задним (“крыловидным”) краем. Эпимеральные пластинки широкие, с хорошо выраженным или лишь слегка скругленным нижне-задним углом. Уроподы 1 и 2 только с шипами. *Уроподы 3 короткие*, не более 1/8 от длины тела.

Семейство Carinogammaridae



*Echiuropus
rhodophthalmus
microphthalmus*
(Dybowsky, 1874)

Стрелкой показаны
слабые срединные кили.

Gmelinoides fasciatus
(Stebbing, 1899)



Семейство
Macrohectopodidae
Sowinsky, 1915

Единственное
принимаемое нами
монотипическое
семейство, в котором был
реализован полный выход
в пелагиаль.

Macrohectopus branickii
(Dybowski, 1874)



Уникальное явление для водных экосистем: облигатный паразитизм
амфипод на амфиподах

- Семейство Pachyschesidae, род *Pachyschesis*: 16 описанных видов.
- Из них 14 строго специфичны к виду хозяина.

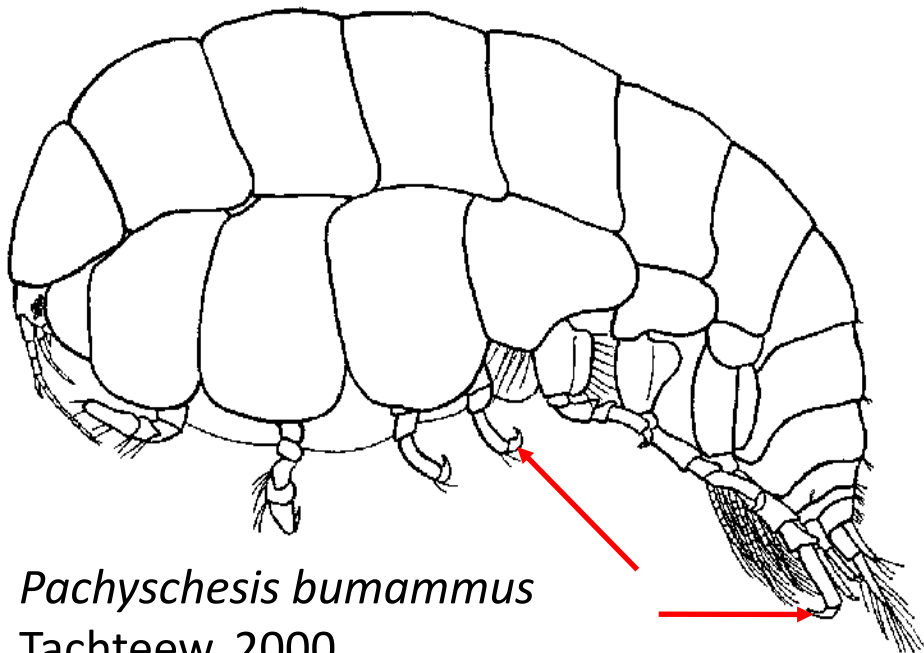
Pachyschesis lamakini Tachteew, 2000



Семейство Pachyschesidae Tachteew, 1998



Pachyschesis bazikalovae G. Karaman, 1976



Pachyschesis bumammus
Tachteew, 2000

ДИАГНОЗ АРХЕТИПА. Небольшие паразитические формы. Самцы значительно мельче самок или карликовые. Взрослые самки со вздувшейся мезосомой и выдающимся объемным марсупиумом. Тело без вооружения, уросома без шипов. Глаза красные или розовые. Антенны короткие, 1 пара более чем вдвое короче длины тела. Кальцеолы отсутствуют. Ротовые части слабые. Коксы 5–7 с округленными углами, в 5 паре передняя половина высокая, значительно выше задней, с округлой лопастью. Переоподы образуют прикрепительный аппарат, увеличиваются в длине от 5 к 7 паре; базиподиты с щетинками, мероподиты расширены, проподиты образуют подобие подклешни, с граничными шипами; когти крепкие, короткие. Эпимеральные пластинки с пучками щетинок. Уроподы с длинными простыми щетинками. Тельсон с щетинками.

СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ!



Великолепные
прижизненные фотографии
амфипод выполнены членом
Союза фотохудожников
России С.И. Дидоренко