

УДК 595.341:591.498

doi: 10.26907/2542-064X.2020.4.629-647

ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА *Canthocamptidae* (*Copepoda*, *Harpacticoida*) НА ОСНОВЕ СТРОЕНИЯ АНТЕНН И РОТОВЫХ КОНЕЧНОСТЕЙ

А.А. Новиков¹, Е.Н. Абрамова², Р.М. Сабиров¹

¹Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, 420008, Россия

²Усть-Ленский государственный природный заповедник, пос. Тикси, 678400, Россия

Аннотация

Изучено плезиоморфное строение окологротовых конечностей и антенн гипотетического общего предка всех *Canthocamptidae*. Эти конечности характеризуются большим количеством щетинок и групп шипиков. Впервые проведен сравнительный анализ представителей не только по членистости и вооружению конечностей, но и по вооружению малозаметных групп и рядов шипов; данные внесены в матрицу из 131 признака. Сравнение в программе RAUP 4.0 позволяет разделить 41 изученный вид на несколько основных клад: *Cletocamptus*, *Hemimesochrinae*, *Mesochra* + *Heteropsyllus*, *Itunella* + *Taurocletodes*, *Canthocamptinae* + *Morariinae*. Основная часть результатов совпадает с имеющимися немногочисленными молекулярно-генетическими данными. Внутри последней клады хорошо выделяются сестринские рода *Canthocamptus* и *Bryocamptus*. По результатам исследования некоторые рода немонафилетичны и должны быть разделены: *Cletocamptus*, *Mesochra*, возможно *Attheyella*, *Bryocamptus*, *Moraria*.

Ключевые слова: *Canthocamptidae*, кладистика, филогения, пресноводные *Copepoda*, *Attheyella*, *Mesochra*, *Cletocamptus*

Введение

Семейство *Canthocamptidae* является вторым по числу видов среди *Copepoda*, в настоящее время оно насчитывает около 1000 видов и подвидов [1] с четырьмя подсемействами: *Canthocamptinae*, *Morariinae*, *Eracltophaninae* и *Hemimesochrinae*. Основная часть видов относится к подсемействам *Canthocamptinae* и *Morariinae*, обитающим преимущественно в пресноводной среде. Большую часть морских и солоноватоводных родов на данный момент невозможно отнести к тому или иному подсемейству. Особенный интерес среди них вызывает ряд родов, положение которых в системе *Harpacticoida* довольно неопределенное. Таковыми являются *Heteropsyllus*, *Cletocamptus*, *Itunella* и другие. Так, род *Heteropsyllus* П.Н. Корневым и Е.С. Чертопруд в результате кладистического анализа был отнесен к новому монотипическому семейству *Heteropsyllidae* Kornev & Chertoprud, 2008 [2]. Другие рода, такие как *Pareactophanes* и *Cletocamptus*, иногда относили к близкому кантокамптидам семейству *Cletodidae* [3].

Представители семейства распространены в самых разнообразных водоемах и являются одним из наиболее значимых компонентов мейобентосных сообществ

озер и рек. Это также одна из наиболее успешных групп, освоивших грунтовые воды и подземные местообитания [4]. Высокое видовое богатство и всесветное распространение представителей семейства говорят об очень давней колонизации ими пресных вод, что также подтверждается палеонтологическими находками фрагментов антенн из пресноводных диамитовых отложений карбона [5]. По всей видимости, из-за большого количества видов и родов, обитающих в самых разных биотопах по всему земному шару, довольно сложно собрать необходимое количество материала для анализа, поэтому *Canthocamptidae* очень редко подвергается каким-либо филогенетическим исследованиям и ревизиям.

Ближайшими к *Canthocamptidae* семействами являются *Ancorabolidae*, *Cylindropsyllidae* и *Cletodidae* [2], которые вместе образуют монофилетическую кладу, характеризующуюся прежде всего сходством в строении антенн, максиллипед и диморфизмом эндоподитов плавательных ног.

Как и все копеподы, представители *Canthocamptidae* имеют стандартной набор конечностей: антеннулы, антенны, мандибулы, максиллулы, максиллы, максиллипеды, четыре пары хорошо развитых плавательных ног и две пары редуцированных. Как правило, в таксономии используются только последние шесть пар конечностей, а околоротовые упускаются из вида, за исключением экзоподита второй антенны и пальпы мандибулы [6].

Из всех конечностей цефалосомы значительному половому диморфизму подвержены только антеннулы, однако у самцов эту конечность сравнить очень трудно в связи сильной модификацией отдельных элементов и неточными описаниями.

Целью настоящего исследования явилось изучение филогенетических отношений в семействе *Canthocamptidae* по данным строения антенн и ротовых конечностей путем обобщения литературных и собственных оригинальных данных.

Материалы и методы

Было изучено 11 пресноводных представителей, собранных в трех районах: озеро Вуртсъярв (Эстония), минеральный ручей Пымвашор в Большеземельской тундре (Ненецкий автономный округ, северо-восток европейской части России) и дельта реки Лены (Северо-Восточная Сибирь) (см. табл. 1). Все собранные образцы были зафиксированы в формалине.

Исследовали, как правило, по две самки и одному самцу каждого вида из одной популяции. Для создания постоянных препаратов рачков расчленили и каждую пару конечностей параллельно выкладывали под отдельное покровное стекло для изучения с фронтальной и каудальной сторон. Изучали все околоротовые конечности, за исключением антеннул самцов из-за трудностей с литературным материалом.

Были проанализированы также литературные данные по 30 видам из наиболее качественных описаний и первоописаний последних лет (см. табл. 1).

Из морских представителей изучены *Mesopsyllus curvisetus* (Kornev & Chertoprud, 2008) и *Heteropsyllus* sp. из моря Лаптевых. К сожалению, в этом материале имелись только по два самца данных видов, поэтому включить их в анализ не представляется возможным.

Табл. 1

Список видов, использованных в ходе анализа филогенетических отношений в семействе Canthocamptidae

Вид	Сокращение	Источник	Район сбора материала
<i>Attheyella (Attheyella) crassa</i> (Sars G.O., 1863)	At.crassa	Оригинальные данные	оз. Выртсъярв
<i>A. (A.) namkungi</i> Kim H.S., Soh & Lee, 2005	At.namkungi	[10]	–
<i>A. (A.) tahoensis</i> Bang, Baguley & Moon, 2015	At.tahoensis	[11]	–
<i>A. (Neomrazekiella) nordenskioldii</i> (Lilljeborg, 1902)	At.nordensk.	Оригинальные данные	дельта р. Лены
<i>Bathycamptus eckmani</i> Huys & Thistle, 1989	Bat.eckmani	[12]	–
<i>Bryocamptus (Arcticocamptus) krochini</i> (Borutzky, 1951)	Br.krochini	Оригинальные данные	дельта р. Лены
<i>B. (Bryocamptus) jejuensis</i> Lee & Chang, 2016	Br.jejuensis	[13]	–
<i>B. (B.)</i> sp.	Br.pseudomin.	Оригинальные данные	дельта р. Лены
<i>B. (B.) pygmaeus</i> (Sars G.O., 1863)	Br.pygmaeus	Оригинальные данные	руч. Пымвашор
<i>Canthocamptus glacialis</i> Lilljeborg, 1902	Can.galcialis	Оригинальные данные	дельта р. Лены
<i>C.</i> sp.	Can.waldemar.	Оригинальные данные	дельта р. Лены
<i>C. odaeensis</i> Chang & Ishida, 2001	Can.odaeensis	[14]	–
<i>C. staphylinus</i> (Jurine, 1820)	Can.stapilin.	Оригинальные данные	оз. Выртсъярв
<i>Cletocamptus albuquerquensis</i> (Herrick, 1894)	Clet.albuqer.	[15]	–
<i>C. cecsurirensis</i> Gómez, Scheihing & Labarca, 2007	Clet.cecsurir.	[16]	–
<i>C. dominicanus</i> Kiefer, 1934	Clet.dominic.	[15]	–
<i>C. koreanus</i> Chang, 2013	Clet.koreanus	[17]	–
<i>C. merbokensis</i> Gee, 1999	Clet.merbok.	[18]	–
<i>C. tainoi</i> Gómez, Gerber & Fuentes-Reinés, 2017	Clet.tainoi	[15]	–
<i>Heteropsyllus celticus</i> Nam & Lee, 2006	Het.celticus	[19]	–
<i>H. coreanus</i> Nam & Lee, 2006	Het.coreanus	[19]	–
<i>Isthmiocaris laurae</i> Bruch, Glatzel & Veit-Köhler, 2011	Ist.laurae	[20]	–
<i>I. longitelson</i> George & Schminke, 2003	Ist.longitel.	[21]	–
<i>Itunella arenaria</i> Lee & Chang, 2008	It.arenaria	[22]	–
<i>Mesochra bisetosa</i> Lee & Chang, 2008	Mesoch.biset.	[22]	–
<i>M. freyri</i> Gomez & Steinarsdóttir, 2007	Mes.freyri	[23]	–
<i>M. ingolfsson</i> Gomez & Steinarsdóttir, 2007	Mesoch.ingol.	[23]	–
<i>M. pacifica</i> Gómez-Noguera & Fiers, 1997	Mes.pacifica	[24]	–
<i>M. pseudoparva</i> Gómez-Noguera & Fiers, 1997	Mes.pseudopar	[24]	–
<i>M. snoppa</i> Gomez & Steinarsdóttir, 2007	Mes.snoppa	[23]	–
<i>Mesopsyllus dimorphus</i> Mu & Huys, 2017	Mesops.dimor.	[25]	–
<i>Moraria catracha</i> Fiers & Jocque, 2013	Mor.catracha	[26]	–
<i>M. duthiei</i> (Scott T. & Scott A., 1896)	Mor.duthiei	Оригинальные данные	дельта р. Лены
<i>M. insularis</i> Fefilova, 2008	Mor.insularis	Оригинальные данные	дельта р. Лены

<i>Morariopsis grygieri</i> Karanovic & Abe, 2010	Morsis.gryg.	[27]	–
<i>Pesceus schmeili</i> (Mrázek, 1893)	Pesc.schmeili	Оригиналь- ные данные	дельта р. Лены
<i>Pindamoraria boraceiae</i> Reid & Rocha, 2003	Pind.borac.	[28]	–
<i>Stygepactophanes occitanus</i> Galassi & Fiers, 2019	Styg.occitanus	[29]	–
<i>Taurocletodes tumenae</i> Karaytug & Huys, 2004	Taur.tumenae	[30]	–
<i>Enhydrosoma parapropinquum</i> Gómez, 2003	Enh.paraprop.	[31]	–
<i>Paracrenhydrosoma kiai</i> Song, Dahms, Lee, Ryu & Khim, 2014	Paracren.kiai	[32]	–

Сравнение конечностей проанализированных видов позволило выделить 131 бинарный признак: 0 – плезиоморфия, 1 – апоморфия. В качестве признаков использовали не только сегментацию и щетинки на конечностях, но и группы и ряды небольших шипов, которые в настоящий момент редко используются в таксономических исследованиях среди Harpacticoida, но применяются для выделения и описания видов у Cyclopoidea [7, 8].

Далее нами были разработаны схемы плезиоморфных конечностей гипотетического общего предка Canthosamptidae, исходя из того, что для эволюции конечностей копепод характерен принцип олигомеризации [9].

Рисунки сделаны в программе CorelDraw X7. Полученные данные сравнивали в программе PAUP 4.0, для анализа использовали методы “heuristic search” и “neighbor joining”, подсчет дистанций с помощью парсимонии. В качестве внешней группы использовали представителей семейства Cletodidae (*Enhydrosoma parapropinquum* Gómez, 2003 и *Paracrenhydrosoma kiai* Sung, Dahms, Lee, Ryu & Khim, 2014). Его представители в отличие от других близких к кантокамптидам семейств имеют относительно небольшую степень редукции всех конечностей. Все признаки были перевзвешены согласно RC-индексу для исключения наиболее вероятных гомоплазий.

В статье использованы следующие сокращения: А – аллобазис, а – апикальные щетинки на эндоподите антенн, аср – акротек, ае – эстетаск, Ар – артрит, В – базис (базиподит), С – кокса (коксоподит), cl – коготь, d – зубовидные щетинки на артрите максиллулы, Еп – эндит, g – группа шипов, Gn – гнатобаза, N1-N2 – сегменты эндоподита, р – пора, Рс – прекокса, s – щетинка, X1-X2 – сегменты экзоподита. Использована общепринятая терминология в строении конечностей [9].

Результаты и их обсуждение

Строение антенн и околоротовых конечностей у общего предка. Общий предок Canthosamptidae имел стандартный для копепод набор конечностей цефалосомы антеннулы, антенны, мандибулы, максиллулы, максиллы, максиллипеды и первая пара плавательных ног. Он обладал всеми плезиоморфными признаками, характерными для представителей семейства, то есть наибольшим числом члеников и придатков. Далее мы представляем описание плезиоморфных конечностей.

Антеннула самки (антенна 1) (рис. 1, а) восьмичленистая. Первый сегмент несет два ряда шипиков, на втором и третьем сегментах имеется по одному ряду. Четвертый членик на отростке несет эстетаск, в основании слитый с щетинкой.

В апикальной части восьмого сегмента находится акротек, представляющий собой эстетаск и две щетинки, слитые в основании. Формула вооружения плезиоморфной антеннулы: 1 – одна щетинка, 2 – девять щетинок, 3 – шесть щетинок, 4 – одна свободная щетинка и сросшиеся в основании щетинка и эстетаск, 5 – одна щетинка, 6 – четыре щетинки, 7 – две щетинки, 8 – шесть щетинок + акротек. Десятая щетинка на втором сегменте указана только для одного вида *Cletocamptus cecsurirensis*, возможно, это неточность в описании.

Антеннулу самца невозможно было проанализировать по литературным данным, так как далеко не все авторы приводят формулу орнаментации, а также часто упускают мелкие и модифицированные щетинки. Так, в работе [33] для плезиоморфной антеннулы самца *Podogenonta* (таксон, включающий множество семейств *Haracticoida*, в том числе и *Canthocamptidae*) указано очевидно неполное количество щетинок. На сегменте VI указано шесть щетинок + эстетаск, в то время как на гомологичном сегменте *Canthocamptus glacialis* по нашим данным находится восемь щетинок и эстетаск.

Антенна (антенна 2) (рис. 1, б) состоит из шести сегментов: коксы, слившихся в аллобазис базиса и первого сегмента эндоподита, второго сегмента эндоподита и двухчленистого экзоподита, представленного небольшим отростком. Кокса на своей поверхности несет две группы шипов. Аллобазис почти не имеет следов деления, несет две щетинки, в основании которых имеются группы длинных шипиков. В основании экзоподита также имеется группа небольших шипиков. Второй сегмент эндоподита в средней части имеет два мощных вооруженных шипа и одну тонкую щетинку. На его поверхности расположены две группы мощных шипиков. В апикальной части второго сегмента эндоподита имеется два длинных шипа, три геникулирующие щетинки и одна тонкая небольшая щетинка. В основании апикальных щетинок и шипов начинается ряд шипиков, переходящий с внешней на внутреннюю сторону, дальше он прерывается и продолжается в виде еще одной группы подобных шипов.

Мандибула (рис. 2, б) представляет собой крупную коксу с гнатобазой и щупик, состоящий из базиподита и одночленистых экзо- и эндоподита. В основании коксы имеется ряд длинных щетинок. Гнатобаза с несколькими мощными зубами, несколькими многоконечными выростами и одной щетинкой. Базис несет две внутренние щетинки и три группы шипов. Экзоподит сильно редуцирован до небольшого отростка с щетинкой. Эндоподит несет одну группу шипов, одну щетинку на внутренней стороне и четыре щетинки в апикальной части.

Максилла (рис. 1, в) состоит из крупной синкоксы, аллобазиса и эндоподита. Экзоподит полностью редуцирован. На синкоксе расположено пять групп шипов, две из которых на внешней стороне представлены щетинками. Синкокса имеет три эндита. Первый эндит маленький с одной мощной щетинкой. Второй – крупнее, с тремя щетинками и группой шипов в их основании. Третий эндит также с тремя щетинками и группой шипов в их основании. Аллобазис с мощным когтем. Носит две щетинки, в основании одной из них имеется группа шипиков. На аллобазисе также имеется трубчатая пора. У одного вида (*Moraria insularis*) на аллобазисе трубчатая пора сильно вытянута и напоминает щетинку.

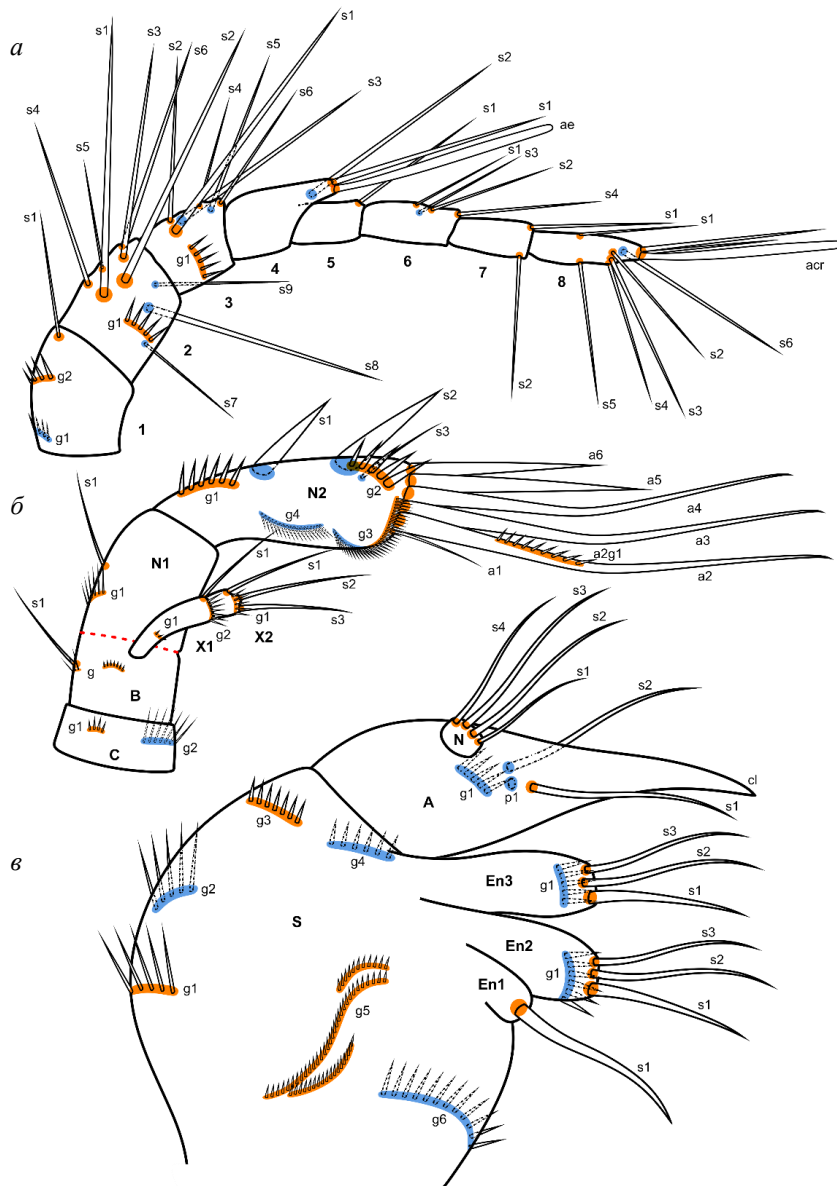


Рис. 1. Конечности общего предка *Canthosamptidae*: *a* – антеннула самки; *б* – антенна; *в* – максилла. Оранжевым цветом выделены шипы и щетинки, основание которых находится на фронтальной стороне, синим – на каудальной. Сокращения расшифрованы в разд. «Материалы и методы»

Максиллипеда (рис. 2, *в*) субхелатная, вооружена мощным когтем на эндоподите. Синкокса с одной щетинкой и несколькими группами шипов, которые иногда трудно различить. Базис удлинённый с двумя параллельными рядами шипов и тремя рядами шипиков на внешней стороне. Эндоподит несет коготь и две щетинки. Единственный вид, обладающий половым диморфизмом в строении данной пары конечностей, – *Pindamoraria boraceiae*. Самец этого вида имеет сильно преобразованный коготь максиллипеды и не имеет щетинки на синкоксе [28].

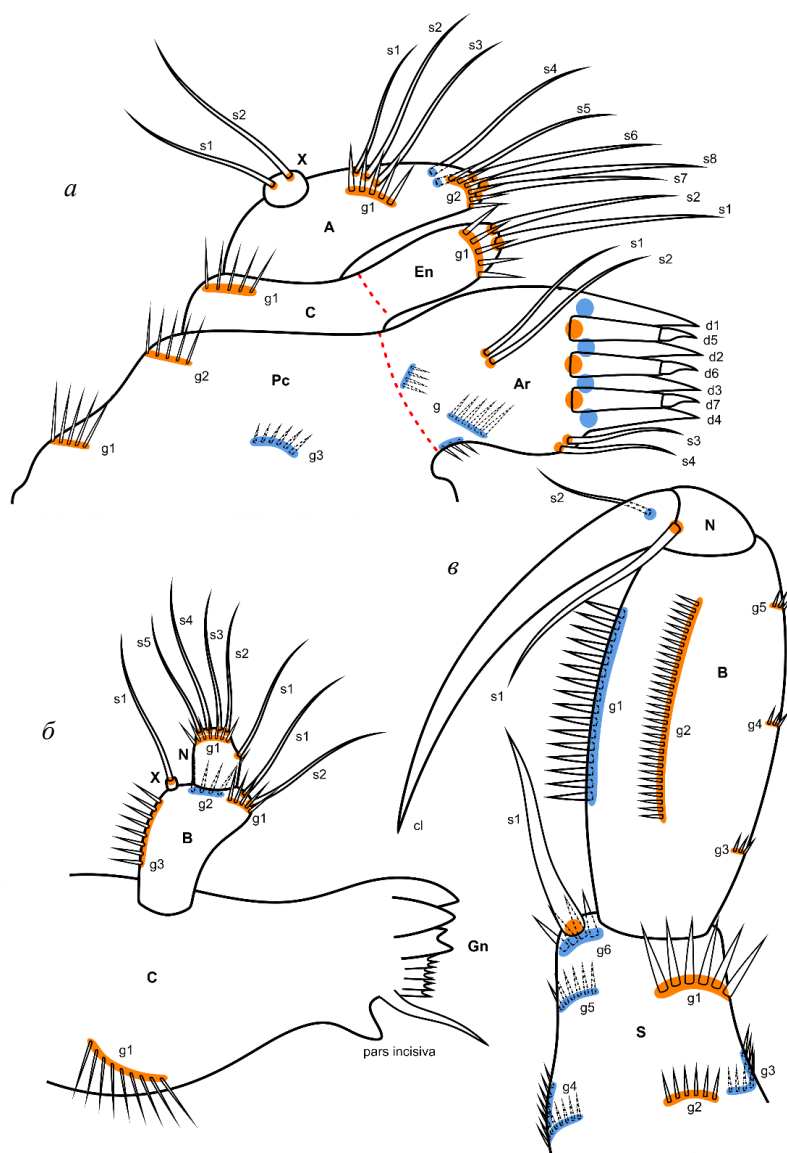


Рис. 2. Конечности общего предка Canthocamptidae: *a* – максиллула; *б* – мандибула; *в* – максиллипеда. Оранжевым цветом выделены шипы и щетинки, основание которых находится на фронтальной стороне, синим – на каудальной. Сокращения расшифрованы в разд. «Материалы и методы»

Признаки для построения матрицы

Антеннула

1. Первая группа шипов на первом сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
2. Вторая группа шипов на первом сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
3. Первая группа шипов на втором сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
4. Первая группа шипов на третьем сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
5. Щетинка на первом сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
6. Одна щетинка из группы 1 – 6 на втором сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
7. Вторая щетинка из группы 1 – 6 на втором сегменте: имеется (0), отсутствует (1).

8. Одна щетинка из группы 7 – 9 на втором сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
9. Щетинка 10 на втором сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
10. Щетинка 3 на третьем сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
11. Щетинка 4 на третьем сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
12. Щетинка 5 на третьем сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
13. Щетинка 6 на третьем сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
14. Одна из проксимальных щетинок на шестом сегменте: есть (0), нет (1).
15. Вторая из проксимальных щетинок на шестом сегменте: есть (0), нет (1).
16. Третья из проксимальных щетинок на шестом сегменте: есть (0), нет (1).
17. Фронтальная щетинка на седьмом сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
18. Каудальная щетинка на седьмом сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
19. Фронтальная щетинка на восьмом сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
20. Щетинка 2 на восьмом сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
21. Щетинка 4 на восьмом сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
22. Щетинка 6 на восьмом сегменте: имеется (0), отсутствует (1).
23. Третий и четвертый сегменты свободны (0), сливаются (1).
24. Шестой и седьмой сегменты свободны (0), сливаются (1).
25. Седьмой и восьмой сегменты свободны (0), сливаются (1).

Антенна

26. Первая группа шипов на коксе: имеется (0), отсутствует (1).
27. Вторая группа шипов на коксе: имеется (0), отсутствует (1).
28. Группы шипов на базисной части аллобазиса: имеются (0), отсутствуют (1).
29. Группа шипов в основании дистальной щетинки аллобазиса: есть (0), нет (1).
30. Группа крупных шипов в дистальной части эндоподита: есть (0), нет (1).
31. Группа тонких шипов в основании апикальных щетинок эндоподита: есть (0), нет (1).
32. Группа тонких шипов средней части эндоподита: есть (0), нет (1).
33. Группа шипов в средней части первого сегмента экзоподита: есть (0), нет (1).
34. Группа шипов в дистальной части первого сегмента экзоподита: есть (0), нет (1).
35. Группа шипов в дистальной части второго сегмента экзоподита: есть (0), нет (1).
36. Проксимальная щетинка аллобазиса: имеется (0), отсутствует (1).
37. Дистальная щетинка аллобазиса: имеется (0), отсутствует (1).
38. Щетинка эндоподита, находящаяся за крупным шипом: есть (0), нет (1).
39. Первая апикальная щетинка эндоподита: имеется (0), отсутствует (1).
40. Крупные шипы на верхней стороне второй апикальной щетинки эндоподита: имеются (0), отсутствуют (1).
41. Щетинка первого сегмента экзоподита: имеется (0), отсутствует (1).
42. Внутренняя щетинка второго сегмента экзоподита: имеется (0), отсутствует (1).
43. Одна из апикальных щетинок второго сегмента экзоподита: есть (0), нет (1).
44. Первый и второй сегменты экзоподита: свободны (0), сливаются (1).

Мандибула

45. Группа длинных шипиков на коксе: имеется (0), отсутствует (1).
46. Группа шипов 1 на базиподите: имеется (0), отсутствует (1).
47. Группа шипов 2 на базиподите: имеется (0), отсутствует (1).
48. Группа шипов 3 на базиподите: имеется (0), отсутствует (1).
49. Группа шипов в основании апикальных щетинок эндоподита: есть (0), нет (1).
50. Одна из щетинок базиподита: имеется (0), отсутствует (1).
51. Вторая из щетинок базиподита: имеется (0), отсутствует (1).
52. Проксимальная щетинка эндоподита: имеется (0), отсутствует (1).
53. Одна из апикальных щетинок эндоподита: имеется (0), отсутствует (1).
54. Вторая из апикальных щетинок эндоподита: имеется (0), отсутствует (1).

55. Щетинка экзоподита: имеется (0), отсутствует (1).
56. Базиподит: свободный (0), сливается с коксоподитом (1).
57. Базиподит и эндоподит: свободны (0), сливаются (1).
58. Базиподит и экзоподит свободны (0), сливаются (1).
59. Внутренняя часть базиподита: не преобразована (0), преобразована в своеобразный эндит (1).
60. Мандибулярный щупик: нормально развит (0), преобразован в бугорок на поверхности коксоподита (1).

Максиллула

61. Группа шипов 1 на прекоксе: имеется (0), отсутствует (1).
62. Группа шипов 2 на прекоксе: имеется (0), отсутствует (1).
63. Группа шипов 3 на прекоксе: имеется (0), отсутствует (1).
64. Ряды и группы шипов на артрите прекоксы: имеются (0), отсутствуют (1).
65. Группа длинных шипов на коксе: имеется (0), отсутствует (1).
66. Группа шипов на эндите коксоподита: имеется (0), отсутствует (1).
67. Группа шипов в средней части аллобазиса: имеется (0), отсутствует (1).
68. Группа шипов в дистальной части аллобазиса: имеется (0), отсутствует (1).
69. Одна из щетинок на поверхности артрита прекоксы: имеется (0), отсутствует (1).
70. Вторая щетинка на поверхности артрита прекоксы: имеется (0), отсутствует (1).
71. Одна из щетинок на краю артрита прекоксы: имеется (0), отсутствует (1).
72. Преобразованная щетинка 5 артрита прекоксы: имеется (0), отсутствует (1).
73. Преобразованная щетинка 6 артрита прекоксы: имеется (0), отсутствует (1).
74. Преобразованная щетинка 7 артрита прекоксы: имеется (0), отсутствует (1).
75. Щетинка эндита коксы: имеется (0), отсутствует (1).
76. Одна из проксимальных щетинок аллобазиса: имеется (0), отсутствует (1).
77. Вторая из проксимальных щетинок аллобазиса: имеется (0), отсутствует (1).
78. Третья из проксимальных щетинок аллобазиса: имеется (0), отсутствует (1).
79. Одна из средней группы щетинок аллобазиса: имеется (0), отсутствует (1).
80. Вторая из средней группы щетинок аллобазиса: имеется (0), отсутствует (1).
81. Одна из дистальных щетинок: имеется (0), отсутствует (1).
82. Вторая из дистальных щетинок: имеется (0), отсутствует (1).
83. Одна из щетинок экзоподита: имеется (0), отсутствует (1).
84. Вторая щетинка экзоподита: имеется (0), отсутствует (1).
85. Коксоподит: свободный (0), срастается с прекоксой (1).
86. Эндит коксоподита: свободный (0), срастается с артритом прекоксы (1).
87. Коксоподит и аллобазис: свободны (0), срastaются (1).
88. Аллобазис и экзоподит: свободны (0), срastaются (1).
89. Одна из щетинок эндита коксы: щетинковидная (0), преобразована в коготь (1).
90. Одна из дистальных щетинок аллобазиса: щетинковидная (0), в виде когтя (1).

Максилла

91. Группа шипов 1 синкоксы: имеется (0), отсутствует (1).
92. Группа шипов 2 синкоксы: имеется (0), отсутствует (1).
93. Группа шипов 3 синкоксы: имеется (0), отсутствует (1).
94. Группа шипов 4 синкоксы: имеется (0), отсутствует (1).
95. Группа шипов 5 синкоксы: имеется (0), отсутствует (1).
96. Группа шипов 6 синкоксы: имеется (0), отсутствует (1).
97. Группа шипов на втором эндите: имеется (0), отсутствует (1).
98. Группа шипов на третьем эндите: имеется (0), отсутствует (1).
99. Группа шипов на аллобазисе: имеется (0), отсутствует (1).
100. Щетинка первого эндита: имеется (0), отсутствует (1).

101. Одна из щетинок второго эндита: имеется (0), отсутствует (1).
102. Одна из щетинок третьего эндита: имеется (0), отсутствует (1).
103. Щетинка аллобазиса 1: имеется (0), отсутствует (1).
104. Щетинка аллобазиса 2: имеется (0), отсутствует (1).
105. Щетинка аллобазиса 3: имеется (0), отсутствует (1).
106. Одна из щетинок эндоподита: имеется (0), отсутствует (1).
107. Вторая из щетинок эндоподита: имеется (0), отсутствует (1).
108. Третья из щетинок эндоподита: имеется (0), отсутствует (1).
109. Первый эндит синкоксы: имеется (0), отсутствует (1).
110. Аллобазис и эндоподит: свободны (0), сливаются (1).
111. Одна из щетинок третьего эндита синкоксы: нормально развита (0), преобразована в толстый короткий треугольный отросток (1)

Максиллипеда

112. Группа шипов 1 синкоксы: имеется (0), отсутствует (1).
113. Группа шипов 2 синкоксы: имеется (0), отсутствует (1).
114. Группа шипов 3 синкоксы: имеется (0), отсутствует (1).
115. Группа шипов 4 синкоксы: имеется (0), отсутствует (1).
116. Группа шипов 5 синкоксы: имеется (0), отсутствует (1).
117. Группа шипов 6 синкоксы: имеется (0), отсутствует (1).
118. Группа шипов 1 базиподита: имеется (0), отсутствует (1).
119. Группа шипов 2 базиподита: имеется (0), отсутствует (1).
120. Группа шипов 3 базиподита: имеется (0), отсутствует (1).
121. Группа шипов 4 базиподита: имеется (0), отсутствует (1).
122. Группа шипов 5 базиподита: имеется (0), отсутствует (1).
123. Дополнительный ряд крупных шипов на базиподите: отсутствует (0), имеется (1).
124. Вооружение когтя эндоподита: имеется (0), отсутствует (1).
125. Щетинка синкоксы: имеется (0), отсутствует (1).
126. Щетинка 1 эндоподита у самцов: имеется (0), отсутствует (1).
127. Щетинка 1 эндоподита у самок: имеется (0), отсутствует (1).
128. Щетинка 2 эндоподита: имеется (0), отсутствует (1).
129. Максиллипеда сильно видоизменена, несет много крупных шипов (1)
130. Коготь эндоподита у самцов преобразован в толстый отросток (1)
131. Коготь эндоподита нормального строения (0), щетинковидный (1).

Филогенетическое дерево и его анализ. Получившееся филогенетическое дерево (рис. 3) наглядно группирует представителей одного рода в клады, однако ряд родов не обладает монофилией. Отчасти это может быть связано с проблемами самого анализа. В качестве такого примера – отсутствие монофилии в пресноводных родах.

Первая проблема – недостаточная точность некоторых описаний (*C. odaeensis*) [14]. Довольно серьезная трудность при изучении филогении семейства заключается в том, что наиболее примитивными чертами обладают представители пресноводных родов, такие как *Canthocamptus* и *Attheyella*, хотя безусловно общий предок кантокамптид хоть и занимал схожую экологическую нишу, но все же обитал в морских или солоноватых водах. Это сильно затрудняет анализ из-за отсутствия примитивной внешней группы. Представители же близких кантокамптидам семейств, такие как *Cylindropsillidae* и *Ancorabolidae*, очерчены гораздо лучше и обладают уже довольно большим количеством апоморфий, в частности в редукации всех конечностей [2].

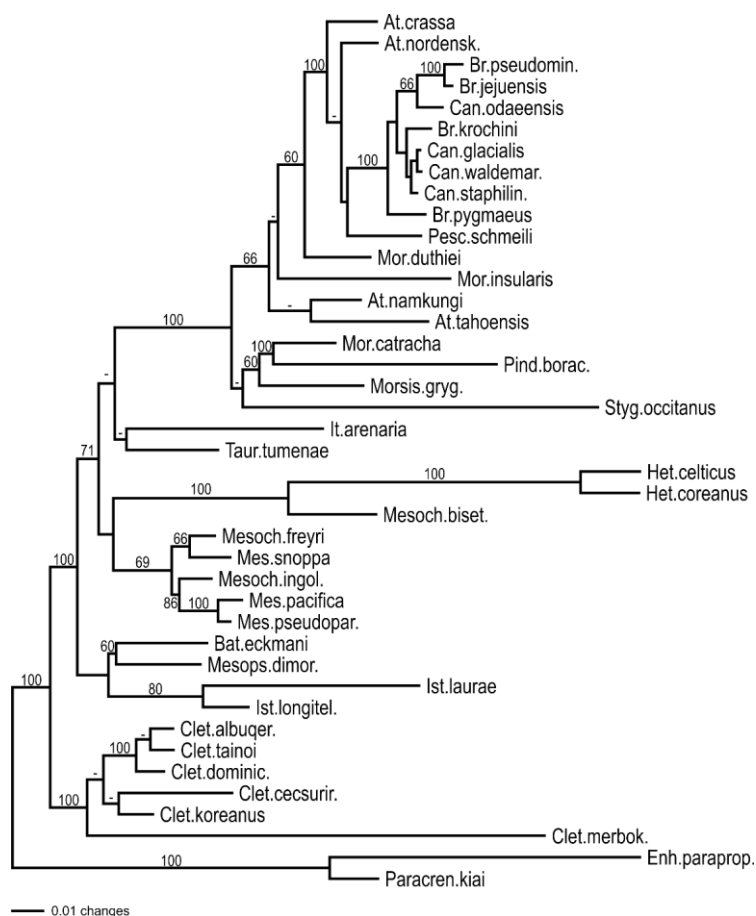


Рис. 3. NJ-клатограмма, построенная в RAUP 4.0 на основе перевзвешенных значений. Внешняя группа *Enhydrosoma parapropinquum* и *Paracrenhydrosoma kiai*. Над ветвями указаны значения Bootstrap поддержки клад, прочерком – значения менее 50%. Сокращения указаны в табл. 1

Ошибки при подсчёте возникают также из-за малого количества апоморфий среди Canthocamptinae. Так, наименьшим количеством обладают изученные нами кантокамптусы (*C. staphilinus* – 29/131, *C. n. sp.* – 31/131, *C. glacialis* – 32/131, где цифра до косой черты – количество апоморфий, а после – общее число признаков), а также наиболее примитивный вид из рода *Attheyella* (*A. nordenskioldii* – 31/131).

В целом все виды сгруппировались в несколько основных клад (рис. 4). Базальной группой здесь являются представители рода *Cletocamptus*. Они обладают большим рядом синапоморфий, хоть и не уникальных для семейства в целом. В частности, это сильная редукция вооружения антеннул, одночленистый экзоподит антенн с редукцией щетинок и часто группой очень крупных, сравнимых по размеру с щетинками, шипов. У клетокамптусов также всегда сильно редуцированы придатки мандибулы, отсутствует только одна из щетинок на поверхности артрита максилл. Однако по длине ветвей полученных деревьев можно заметить сильные различия внутри этого рода. Вид *C. merbokensis* обладает большим количеством серьезных отличий от остальных изученных видов: нет слияния базиса и коксы, а также наличие обеих щетинок на базисе мандибулы и только одной

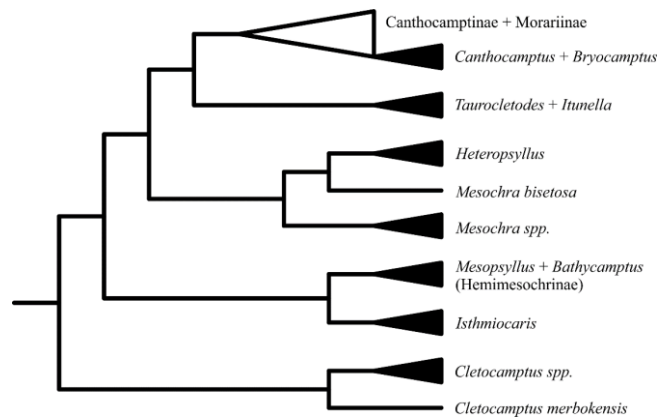


Рис. 4. Кладограмма основных монофилетических клад изученных видов. Схема построена на основе NJ-дерева. Треугольниками обозначены клады с двумя и более представителями. Клада “*Bryocamptus + Canthocamptus*” находится внутри клады Canthocamptinae. Значения поддержки ветвей указаны на рис. 3

щетинок на аллобазисе антенн, сильная редукция вооружения второго членика антеннул, на эндите коксы максиллул сохраняется одна щетинка, причем щетинки аллобазиса и коксы немодифицированы в коготь. В целом наши результаты согласуются с мнением М. Джи [18] в том, что данный род, скорее всего, должен быть выделен в отдельное семейство Cletocamptidae, сестринское кантокамптидам, а некоторые виды должны быть выделены в отдельные рода. Выделение в отдельное семейство также подтверждается апоморфиями в диморфизме третьей пары ног, где у самцов имеются уникальные придатки – аспротеки [15]. Однако для точных выводов нужно делать комплексный анализ с большим числом признаков и видов.

Образование клады “*Mesopsyllus, Bathycamptus* и *Isthmiocaris*” согласуется с предположением, выдвинутым предыдущими авторами о родстве этих родов [25]. Вероятно, эти три рода и ряд других морских родов действительно формируют монофилетическую кладу в ранге подсемейства Hemimesochrinae.

Следующая клада “*Heteropsyllus + Mesochra*” довольно спорная. Род *Heteropsyllus* на данный момент имеет неясное таксономическое положение, его представители обладают рядом примитивных черт, таких как свободный экзоподит максиллулы, наличие трех эндитов на максилле и своеобразное строение эндоподитов третьей пары ног у самцов [2]. Очень вероятно, что его положение на нашем дереве вызвано гомоплазиями. Например, слияние третьего и четвертого сегментов и седьмого и восьмого сегментов антеннулы, характерное для этой клады, по сути уникальным признаком не является и распространено во многих близких семействах.

Согласно нашим данным, род *Mesochra* является группой родов. Так, среди изученных нами видов этого рода изменчивости подвергаются следующие признаки: членистость и вооружение антеннул, морфология экзоподита антенны, членистость мандибулы, максиллулы и максиллы. Такой разброс признаков говорит о том, что вид *Mesochra bisetosa* по строению ротовых конечностей, вероятно, должен относиться к другому роду.

Клада “*Itunella + Taurocletodes*” имеет низкую поддержку, поэтому, скорее всего, немонофилетична. Однако род *Itunella* наверняка близок к пресноводным представителям, что подтверждается молекулярно-генетическими данными [34].

К сожалению, в наиболее интересующей нас кладе “*Canthocamptinae + Morariinae*” взаимоотношения между родами и видами выяснить не удалось. Во-первых, некоторые рода (*Attheyella, Elaphoidella, Bryocamptus*) на данный момент сильно раздуты и требуют ревизии. Во-вторых, во многих филогенетических линиях имеются как плезиоморфные формы, так и сильно редуцированные, причем по нашим данным редукция часто идет в одном и том же направлении у представителей совершенно разных родов. Как пример, для *Canthocamptinae* характерна редукция щетинок на базисе мандибулы, но у *Moraria duthiei* из дельты р. Лены обнаруживается сходная апоморфия, что безусловно является гомоплазией. Из нашего анализа можно предположить, что *Canthocamptus* и *Bryocamptus* – близкие рода.

Заключение

Проведенные исследования дополняют сложившееся понимание филогенетических отношений внутри сложного семейства *Canthocamptidae*. Можно полагать, что опыт анализа филогенетических отношений в данной группе на основе окологоротовых конечностей оказался весьма успешным. Большая часть полученных данных хорошо согласуется с работами других авторов. В частности, подтверждено, что *Morariinae* и *Canthocamptinae* образуют монофилетическую кладу. Большинство родов также сформировало клады, что может свидетельствовать о корректности данного методического подхода.

Эволюция окологоротовых конечностей и их придатков, очевидно, должна идти в связи с экологическими особенностями вида, но на данный момент такие связи не были выявлены. Во многом это связано с ограниченностью данных по питанию *Harpacticoida*. Очень вероятно, что большинство мелких придатков и часть щетинок почти не имеет связи с характером питания и их эволюция носит случайный характер [8]. Не была выявлена также видимая зависимость редукции окологоротовых конечностей и плавательных ног – по всей видимости, эти признаки эволюционируют независимо.

Проведенный анализ, конечно же, имеет некоторые неточности, и в будущих исследованиях необходимо расширять диапазон исследуемых морфологических признаков, привлекая для комплексного анализа также и молекулярно-генетические данные.

Литература

1. *Walter T.C., Boxshall G.* World of Copepods database. – URL: <http://www.marinespecies.org/copepoda>. – doi: 10.14284/356.
2. *Корнев П.Н., Чертопруд Е.С.* Веслоногие ракообразные отряда *Harpacticoida* Белого моря: морфология, систематика, экология. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. – 379 с.
3. *Lang K.* Monographie der Harpacticiden: V. I–II. – Lund: Håkan Ohlsson, 1948. – 1682 p.
4. *Boxshall G.A., Defaye D.* Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater // *Balian E.V., Lévêque C., Segers H., Martens K. (Eds.) Freshwater Animal Diversity*

- Assessment. Developments in Hydrobiology, V. 198. – Dordrecht: Springer, 2007. – P. 195–207. – doi: 10.1007/978-1-4020-8259-7_21.
5. *Selden P.A., Huys R., Stephenson M.H., Heward A.P., Taylor P.N.* Crustaceans from bitumen clast in Carboniferous glacial diamictite extend fossil record of copepods // *Nat. Commun.* – 2010. – V. 1. – Art. 50, P. 1–6. – doi: 10.1038/ncomms1049.
 6. *Wells J.B.J.* An annotated checklist and keys to the species of Copepoda Harpacticoida (Crustacea) // *Zootaxa.* – 2007. – V. 1568, No 1. – P. 1–872.
 7. *Lee J.M., Min G.S., Chang C.Y.* *Eucyclops serrulatus* species group (Copepoda: Cyclopoida: Cyclopidae) from Korea // *Korean J. Syst. Zool.* – 2005. – V. 21, No 2. – P. 137–156.
 8. *Holyńska M.* Phylogeny of *Mesocyclops* (Copepoda: Cyclopidae) inferred from morphological characters // *Zool. J. Linn. Soc.* – 2006. – V. 147, No 1. – P. 1–70. – doi: 10.1111/j.1096-3642.2006.00231.x.
 9. *Huys R., Boxshall G.A.* Copepod Evolution. – London: The Ray Soc., 1991. – 468 p.
 10. *Kim B.W., Soh H.Y., Lee W.* A new species of the genus *Attheyella* (Copepoda: Harpacticoida: Canthocamptidae) from Gosu cave in Korea // *Zool. Sci.* – 2005. – V. 22, No 11. – P. 1279–1293. – doi: 10.2108/zsj.22.1279.
 11. *Bang H.W., Baguley J.G., Moon H.* First record of harpacticoid copepods from Lake Tahoe, United States: Two new species of *Attheyella* (Harpacticoida, Canthocamptidae) // *ZooKeys.* – 2015. – No 479. – P. 1–24. – doi: 10.3897/zookeys.479.8673.
 12. *Huys R., Thistle D.* *Bathycamptus eckmani* gen. et spec. nov. (Copepoda, Harpacticoida) with a review of the taxonomic status of certain other deepwater harpacticoids // *Hydrobiologia.* – 1989. – V. 185, No 2. – P. 101–126. – doi: 10.1007/BF00010809.
 13. *Lee J., Chang C.Y.* A new species of the genus *Bryocamptus* (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) from alpine wetlands at Jeju Island, Korea // *Anim. Syst. Evol. Diversity.* – 2016. – V. 32, No 3. – P. 219–229. – doi: 10.5635/ASED.2016.32.3.024.
 14. *Chang C.Y., Ishida T.* Two new species of the *Canthocamptus mirabilis* group (Copepoda: Harpacticoida: Canthocamptidae) from South Korea // *Proc. Biol. Soc. Wash.* – 2001. – V. 114, No 3. – P. 667–679.
 15. *Gómez S., Gerber R., Fuentes-Reinés J.M.* Redescription of *Cletocamptus albuquerquensis* and *C. dominicanus* (Harpacticoida: Canthocamptidae *incertae sedis*), and description of two new species from the US Virgin Islands and Bonaire // *Zootaxa.* – 2017. – V. 4272, No 3. – P. 301–359. – doi: 10.11646/zootaxa.4272.3.1.
 16. *Gómez S., Scheihing R., Labarca P.* A new species of *Cletocamptus* (Copepoda: Harpacticoida) from Chile and some notes on *Cletocamptus axi* Mielke // *J. Nat. Hist.* – 2007. – V. 41, No 1–4. – P. 39–60. – doi: 10.1080/00222930601141476.
 17. *Chang C.Y.* A new species of *Cletocamptus* Copepoda (Harpacticoida, Canthocamptidae) from salt marshes in Korea // *Anim. Syst. Evol. Diversity.* – 2013. – V. 29, No 3. – P. 227–237. – doi: 10.5635/ASED.2013.29.3.227.
 18. *Gee J.M.* A new species of *Cletocamptus* Schrankewitsch 1875 (Copepoda; Harpacticoida) from a mangrove forest in Malaysia // *Hydrobiologia.* – 1999. – V. 412. – P. 143–153. – doi: 10.1023/A:1003825021579.
 19. *Nam E.J., Lee W.* Two new species of the genus *Heteropsyllus* (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida) from Jeju Island, Korea and Devon, England // *J. Nat. Hist.* – 2006. – V. 40, No 29–31. – P. 1719–1745. – doi: 10.1080/00222930600909428.
 20. *Bruch K., Glatzel T., Veit-Köhler G.* *Isthmiocaris laurae* sp. nov. (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida) from the Angola Basin – First deep-sea species of the genus with remarks on its copepodid development // *Meiofauna Mar.* – 2011. – V. 19. – P. 173–193.
 21. *George K.H., Schminke H.K.* *Isthmiocaris longitelson* gen. et sp. nov., a strongly derived harpacticoid (Copepoda) from the Magellan region, and its systematic affinities to certain

- “canthocamptid” taxa // J. Crustacean Biol. – 2003. – V. 23, No 1. – P. 119–130. – doi: 10.1163/20021975-99990321.
22. Lee J.M., Chang C.Y. Two canthocamptid copepods of the genera *Itunella* and *Mesochra* (Harpacticoida, Canthocamptidae) from brackish waters in South Korea // J. Nat. Hist. – 2008. – V. 42, No 25–26. – P. 1729–1747. – doi: 10.1080/00222930802130302.
 23. Gómez S., Steinarsdóttir M.B. On three new species of *Mesochra* Boeck, 1865 (Harpacticoida: Canthocamptidae) from Iceland // J. Nat. Hist. – 2007. – V. 41, No 37–40. – P. 2447–2478. – doi: 10.1080/00222930701639676.
 24. Gomez-Noguera S.E.G., Fiers F. Two new species of *Mesochra* Boeck, 1865 (Copepoda: Harpacticoida) from a coastal lagoon in Sinaloa State, Mexico // Bull. K. Belg. Inst. Natuurwet. Biologie. – 1997. – V. 67. – P. 39–56.
 25. Mu F.-h., Huys R. New *Mesopsyllus* species from the Bohai Sea, China, re-evaluation of the validity of *Vibriopsyllus* Kornev & Chertoprud, 2008 and proposal of *Sympodella* gen. n. (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) // ZooKeys. – 2017. – No 718. – P. 1–33. – doi: 10.3897/zookeys.718.13700.
 26. Fiers F., Jocque M. Leaf litter copepods from a cloud forest mountain top in Honduras (Copepoda: Cyclopidae, Canthocamptidae) // Zootaxa. – 2013. – V. 3630, No 2. – P. 270–290. – doi: 10.11646/zootaxa.3630.2.4.
 27. Karanovic T., Abe Y. First record of the harpacticoid genus *Morariopsis* (Crustacea: Copepoda: Canthocamptidae) in Japan, and its zoogeographic implications // Species Diversity. – 2010. – V. 15, No 3-4. – P. 185–208. – doi: 10.12782/specdiv.15.185.
 28. Reid J.W., Rocha C.E.F. *Pindamoraria boraceiae*, a new genus and species of freshwater Canthocamptidae (Copepoda, Harpacticoida) from Brazil // Zool. J. Linn. Soc. – 2003. – V. 139, No 1. – P. 81–92. – doi: 10.1046/j.1096-3642.2003.00068.x.
 29. Galassi D.M.P., Fiers F., Dole-Olivier M.-J., Fiasca B. Discovery of a new species of the genus *Stygepactophanes* from a groundwater-fed spring in southern France (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) // ZooKeys. – 2019. – No 812. – P. 69–91. – doi: 10.3897/zookeys.812.29764.
 30. Karaytuğ S., Huys R. Taxonomic position of and generic distinction between *Parepactophanes* Kunz, 1935 and *Taurocletodes* Kunz, 1975 (Copepoda, Canthocamptidae *incertae sedis*), with description of a new species from the Black Sea // Zool. J. Linn. Soc. – 2004. – V. 140, No 4. – P. 469–486. – doi: 10.1111/j.1096-3642.2003.00101.x.
 31. Gómez S. Three new species of *Enhydrosoma* and a new record of *Enhydrosoma lacunae* (Copepoda: Harpacticoida: Cletodidae) from the Eastern Tropical Pacific // J. Crustacean Biol. – 2003. – V. 23, No 1. – P. 94–118. – doi: 10.1163/20021975-99990320.
 32. Song S.J., Dahms H.U., Lee C.R., Ryu J., Kim J.S. A new species of *Paracrenhydrosoma* (Copepoda: Harpacticoida: Cletodidae) from a subtidal muddy bottom of southern Korea, with a key to the species of *Acrenhydrosoma*-complex // J. Marine Biol. Assoc. U. K. – 2014. – V. 94, No 5. – P. 981–991. – doi: 10.1017/S0025315414000289.
 33. Seifried S. Phylogeny of Harpacticoida (Copepoda): Revision of “Maxillipedasphalea” and Exanechentera. – Göttingen: Cuvillier Verlag, 2003. – 259 p.
 34. Yeom J., Nikitin M.A., Ivanenko V.N., Lee W. A new minute ectosymbiotic harpacticoid copepod living on the sea cucumber *Eupentacta fraudatrix* in the East/Japan Sea // PeerJ. – 2018. – V. 6. – Art. 4979, P. 1–22. – doi: 10.7717/peerj.4979.

Поступила в редакцию
30.04.2020

Новиков Александр Алексеевич, младший научный сотрудник кафедры зоологии и общей биологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: aan201097@yandex.ru

Абрамова Екатерина Николаевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник

Усть-Ленский государственный природный заповедник
ул. Академика Федорова, д. 28, пос. Тикси, Республика Саха (Якутия), 678400, Россия
E-mail: abramova-katya@mail.ru

Сабиров Рушан Мирзович, кандидат биологических наук, заведующий кафедрой зоологии и общей биологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: Rushan.Sabirov@mail.ru

ISSN 2542-064X (Print)
ISSN 2500-218X (Online)

UCHENYE ZAPISKI KAZANSKOGO UNIVERSITETA. SERIYA ESTESTVENNYE NAUKI
(Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series)

2020, vol. 162, no. 4, pp. 629–647

doi: 10.26907/2542-064X.2020.4.629-647

**Phylogeny of Canthocamptidae (Copepoda, Harpacticoida)
Based on the Morphology of Antennae and Mouthparts**

A.A. Novikov^{a*}, E.N. Abramova^{b**}, R.M. Sabirov^{a***}

^aKazan Federal University, Kazan, 420008 Russia

^bLena Delta Nature Reserve, Tiksi, 678400 Russia

E-mail: ^{*}aan201097@yandex.ru, ^{**}abramova-katya@mail.ru, ^{***}Rushan.Sabirov@mail.ru

Received April 30, 2020

Abstract

The plesiomorphic state of mouthparts and antennae, both characterized by dense setation and numerous spine groups, was described in a hypothetical common ancestor of all canthocamptids. This is the first time that canthocamptids have been subjected to a comparative analysis based on not only segmentation and ornamentation of their appendages, but also on spinular ornamentation. All data were entered into a matrix with 131 characters. Phylogenetic relationships were inferred in PAUP 4.0: a total of 41 species were divided into several major clades – *Cletocamptus*, Hemimesochrinae, *Mesochra* + *Heteropsyllus*, *Itunella* + *Taurocletodes*, Canthocamptinae + Morariinae. In general, the results obtained coincided with the available molecular genetic data. In the Canthocamptinae + Morariinae clade, *Canthocamptus* and *Bryocamptus* were supported as the sister genera. However, some genera were deemed to be non-monophyletic and, therefore, should be separated: *Cletocamptus*, *Mesochra*, possibly *Attheyella*, *Bryocamptus*, *Moraria*.

Keywords: Canthocamptidae, cladistics, phylogeny, freshwater Copepoda, *Attheyella*, *Mesochra*, *Cletocamptus*

Figure Captions

Fig. 1. Appendages of a hypothetical ancestor common to all representatives of Canthocamptidae: *a* – antennule, female; *b* – antenna; *c* – maxilla. Spines and setae on frontal and dorsal sides are shown with orange and blue colors, respectively. See Materials and Methods for abbreviations.

Fig. 2. Appendages of a hypothetical ancestor common to all representatives of Canthocamptidae: *a* – maxillule, *b* – mandible; *c* – maxilliped. Spines and setae on frontal and dorsal sides are shown with orange and blue colors, respectively. See Materials and Methods for abbreviations.

Fig. 3. NJ cladogram generated with PAUP 4.0 based on the reweighted values. *Enhydrosoma parapropinquum* and *Paracrenhydrosoma kiai* form an outer group. Numbers above branches indicate bootstrap support values. Dashes indicate values lower than 50%. See Table 1 for abbreviations.

Fig. 4. Cladogram of major monophyletic clades of the studied species. Scheme based on the NJ tree. Clades with two or more representatives are shown with triangles. *Bryocamptus* + *Canthocamptus* clade falls within Canthocamptinae clade. Bootstrap support values of the branches are given in Fig. 3.

References

1. Walter T.C., Boxshall G. World of Copepods database. Available at: <http://www.marinespecies.org/copepoda>. doi:10.14284/356.
2. Kornev P.N., Chertoprud E.C. *Veslonogie rakoobraznye otryada Harpacticoida Belogo morya: morfologiya, sistematika, ekologiya* [Copepod Crustaceans of the Order Harpacticoida of the White Sea: Morphology, Systematics, Ecology]. Moscow, T-vo. Nauchn. Izd. KMK, 2008. 379 p. (In Russian)
3. Lang K. *Monographie der Harpacticiden*. Vols. I–II. Lund, Håkan Ohlsson, 1948. 1682 p. (In Swedish)
4. Boxshall G.A., Defaye D. Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater. In: Balian E.V., Lévêque C., Segers H., Martens K. (Eds.) *Freshwater Animal Diversity Assessment. Developments in Hydrobiology*. Vol. 198. Dordrecht, Springer, 2007, pp. 195–207. doi: 10.1007/978-1-4020-8259-7_21.
5. Selden P.A., Huys R., Stephenson M.H., Heward A.P., Taylor P.N. Crustaceans from bitumen clast in Carboniferous glacial diamictite extend fossil record of copepods. *Nat. Commun.*, 2010, vol. 1, art. 50, pp. 1–6. doi: 10.1038/ncomms1049.
6. Wells J.B.J. An annotated checklist and keys to the species of Copepoda Harpacticoida (Crustacea). *Zootaxa*, 2007, vol. 1568, no. 1, pp. 1–872.
7. Lee J.M., Min G.S., Chang C.Y. *Eucyclops serrulatus* species group (Copepoda: Cyclopoida: Cyclopidae) from Korea. *Korean J. Syst. Zool.*, 2005, vol. 21, no. 2, pp. 137–156.
8. Hołyńska M. Phylogeny of *Mesocyclops* (Copepoda: Cyclopidae) inferred from morphological characters. *Zool. J. Linn. Soc.*, 2006, vol. 147, no. 1, pp. 1–70. doi: 10.1111/j.1096-3642.2006.00231.x.
9. Huys R., Boxshall G.A. *Copepod Evolution*. London, The Ray Soc., 1991. 468 p.
10. Kim B.W., Soh H.Y., Lee W. A new species of the genus *Attheyella* (Copepoda: Harpacticoida: Canthocamptidae) from Gosu cave in Korea. *Zool. Sci.*, 2005, vol. 22, no. 11, pp. 1279–1293. doi: 10.2108/zsj.22.1279.
11. Bang H.W., Baguley J.G., Moon H. First record of harpacticoid copepods from Lake Tahoe, United States: Two new species of *Attheyella* (Harpacticoida, Canthocamptidae). *ZooKeys*, 2015, no. 479, pp. 1–24. doi: 10.3897/zookeys.479.8673.
12. Huys R., Thistle D. *Bathycamptus eckmani* gen. et spec. nov. (Copepoda, Harpacticoida) with a review of the taxonomic status of certain other deepwater harpacticoids. *Hydrobiologia*, 1989, vol. 185, no. 2, pp. 101–126. doi: 10.1007/BF00010809.
13. Lee J., Chang C.Y. A new species of the genus *Bryocamptus* (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) from alpine wetlands at Jeju Island, Korea. *Anim. Syst., Evol. Diversity*, 2016, vol. 32, no. 3, pp. 219–229. doi: 10.5635/ASED.2016.32.3.024.
14. Chang C.Y., Ishida T. Two new species of the *Canthocamptus mirabilis* group (Copepoda: Harpacticoida: Canthocamptidae) from South Korea. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 2001, vol. 114, no. 3, pp. 667–679.
15. Gómez S., Gerber R., Fuentes-Reinés J.M. Redescription of *Cletocamptus albuquerqueensis* and *C. dominicanus* (Harpacticoida: Canthocamptidae *incertae sedis*), and description of two new species from the US Virgin Islands and Bonaire. *Zootaxa*, 2017, vol. 4272, no. 3, pp. 301–359. doi: 10.11646/zootaxa.4272.3.1.

16. Gómez S., Scheihing R., Labarca P. A new species of *Cletocamptus* (Copepoda: Harpacticoida) from Chile and some notes on *Cletocamptus axi* Mielke. *J. Nat. Hist.*, 2007, vol. 41, nos. 1–4, pp. 39–60. doi: 10.1080/00222930601141476.
17. Chang C.Y. A new species of *Cletocamptus* Copepoda (Harpacticoida, Canthocamptidae) from salt marshes in Korea. *Anim. Syst., Evol. Diversity*, 2013, vol. 29, no. 3, pp. 227–237. doi: 10.5635/ASED.2013.29.3.227.
18. Gee J.M. A new species of *Cletocamptus* Schmankewitsch 1875 (Copepoda; Harpacticoida) from a mangrove forest in Malaysia. *Hydrobiologia*, 1999, vol. 412, pp. 143–153. doi: 10.1023/A:1003825021579.
19. Nam E.J., Lee W. Two new species of the genus *Heteropsyllus* (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida) from Jeju Island, Korea and Devon, England. *J. Nat. Hist.*, 2006, vol. 40, nos. 29–31, pp. 1719–1745. doi: 10.1080/00222930600909428.
20. Bruch K., Glatzel T., Veit-Köhler G. *Isthmiocaris laurae* sp. nov. (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida) from the Angola Basin – First deep-sea species of the genus with remarks on its copepodid development. *Meiofauna Mar.*, 2011, vol. 19, pp. 173–193.
21. George K.H., Schminke H.K. *Isthmiocaris longitelson* gen. et sp. nov., a strongly derived harpacticoid (Copepoda) from the Magellan region, and its systematic affinities to certain “canthocamptid” taxa. *J. Crustacean Biol.*, 2003, vol. 23, no. 1, pp. 119–130. doi: 10.1163/20021975-99990321.
22. Lee J.M., Chang C.Y. Two canthocamptid copepods of the genera *Itunella* and *Mesochra* (Harpacticoida, Canthocamptidae) from brackish waters in South Korea. *J. Nat. Hist.*, 2008, vol. 42, nos. 25–26, pp. 1729–1747. doi: 10.1080/00222930802130302.
23. Gómez S., Steinarsdóttir M.B. On three new species of *Mesochra* Boeck, 1865 (Harpacticoida: Canthocamptidae) from Iceland. *J. Nat. Hist.*, 2007, vol. 41, nos. 37–40, pp. 2447–2478. doi: 10.1080/00222930701639676.
24. Gomez-Noguera S.E.G., Fiers F. Two new species of *Mesochra* Boeck, 1865 (Copepoda: Harpacticoida) from a coastal lagoon in Sinaloa State, Mexico. *Bull. K. Belg. Inst. Natuurwet. Biol.*, 1997, vol. 67, pp. 39–56.
25. Mu F.-h., Huys R. New *Mesopsyllus* species from the Bohai Sea, China, re-evaluation of the validity of *Vibriopsyllus* Kornev & Chertoprud, 2008 and proposal of *Symphodella* gen. n. (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae). *ZooKeys*, 2017, no. 718, pp. 1–33. doi: 10.3897/zookeys.718.13700.
26. Fiers F., Jocque M. Leaf litter copepods from a cloud forest mountain top in Honduras (Copepoda: Cyclopidae, Canthocamptidae). *Zootaxa*, 2013, vol. 3630, no. 2, pp. 270–290. doi: 10.11646/zootaxa.3630.2.4.
27. Karanovic T., Abe Y. First record of the harpacticoid genus *Morariopsis* (Crustacea: Copepoda: Canthocamptidae) in Japan, and its zoogeographic implications. *Species Diversity*, 2010, vol. 15, nos. 3–4, pp. 185–208. doi: 10.12782/specdiv.15.185.
28. Reid J.W., Rocha C.E.F. *Pindamoraria boraceiae*, a new genus and species of freshwater Canthocamptidae (Copepoda, Harpacticoida) from Brazil. *Zool. J. Linn. Soc.*, 2003, vol. 139, no. 1, pp. 81–92. doi: 10.1046/j.1096-3642.2003.00068.x.
29. Galassi D.M.P., Fiers F., Dole-Olivier M.-J., Fiasca B. Discovery of a new species of the genus *Stygopactophanes* from a groundwater-fed spring in southern France (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae). *ZooKeys*, 2019, no. 812, pp. 69–91. doi: 10.3897/zookeys.812.29764.
30. Karaytuğ S., Huys R. Taxonomic position of and generic distinction between *Parepactophanes* Kunz, 1935 and *Taurocletodes* Kunz, 1975 (Copepoda, Canthocamptidae *incertae sedis*), with description of a new species from the Black Sea. *Zool. J. Linn. Soc.*, 2004, vol. 140, no. 4, pp. 469–486. doi: 10.1111/j.1096-3642.2003.00101.x.
31. Gómez S. Three new species of *Enhydrosoma* and a new record of *Enhydrosoma lacunae* (Copepoda: Harpacticoida: Cletodidae) from the Eastern Tropical Pacific. *J. Crustacean Biol.*, 2003, vol. 23, no. 1, pp. 94–118. doi: 10.1163/20021975-99990320.
32. Song S.J., Dahms H.U., Lee C.R., Ryu J., Khim J.S. A new species of *Paracrenhydrosoma* (Copepoda: Harpacticoida: Cletodidae) from a subtidal muddy bottom of southern Korea, with a key to the species of *Acrenhydrosoma*-complex. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 2014, vol. 94, no. 5, pp. 981–991. doi: 10.1017/S0025315414000289.

-
33. Seifried S. *Phylogeny of Harpacticoida (Copepoda): Revision of "Maxillipedsphalea" and Exanechentera*. Göttingen, Cuvillier Verlag, 2003. 259 p.
34. Yeom J., Nikitin M.A., Ivanenko V.N., Lee W. A new minute ectosymbiotic harpacticoid copepod living on the sea cucumber *Eupentacta fraudatrix* in the East/Japan Sea. *PeerJ*, 2018, vol. 6, art. 4979, pp. 1–22. doi: 10.7717/peerj.4979.
-

Для цитирования: Новиков А.А., Абрамова Е.Н., Сабиров Р.М. Филогения семейства Canthocamptidae (Copepoda, Harpacticoida) на основе строения антенн и ротовых конечностей // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2020. – Т. 162, кн. 4. – С. 629–647. – doi: 10.26907/2542-064X.2020.4.629-647.

For citation: Novikov A.A., Abramova E.N., Sabirov R.M. Phylogeny of Canthocamptidae (Copepoda, Harpacticoida) based on the morphology of antennae and mouthparts. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennyye Nauki*, 2020, vol. 162, no. 4, pp. 629–647. doi: 10.26907/2542-064X.2020.4.629-647. (In Russian)