

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК  
СОЮЗА СОВЕТСКИХ СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК

ПРОВ 2010

# ТРУДЫ СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ

ИМЕНИ А. О. КОВАЛЕВСКОГО

Том VII

Севастопольская  
БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ  
БИБЛИОТЕКА  
№ 4400



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР  
МОСКВА 1949 ЛЕНИНГРАД

М. А. ДОЛГОПОЛЬСКАЯ

МЕТАМОРФОЗ ЧЕРНОМОРСКИХ *DECAPODA**PAGURIDAE*

На данном этапе исследований Черного моря, когда руководящей проблемой стала проблема продуктивности, естественно возникает необходимость в изучении биологии, в частности — размножения и развития массовых видов, определяющих эту продуктивность.

С точки зрения учета продуктивности, в отношении истинно планктонных организмов, проводящих все фазы своей жизни в одном биотопе — пелагиали, мы имеем возможность одновременно изучать и производителей и продукцию. Несколько сложнее учитывать бентические формы, имеющие планктонных личинок и, таким образом, не только определяющие продукцию бентоса, но являющиеся, хотя и временно, в период размножения и на ранних стадиях их жизненного цикла, существеннейшей частью биомассы планктона.

В числе такого рода бентических организмов значительную роль, в силу громадной индивидуальной плодовитости играют *Decapoda*. Так, например, средние количества яиц, выметываемых в один раз крабом *Eriphia spinifrons* (Herbst) равнялось 134452 (Ляхов, 1947). Вряд ли истинные планктеры, не считая инфузорий и бактерий, могут дать такую большую продукцию.

Однако если фауну черноморских десятиногих можно считать более или менее известной, то в отношении личиночной фазы их жизни (отличительных признаков, морфологии развития, числа стадий, экологии и пр.) мы имеем еще очень мало данных. Таким образом, первоочередной задачей явилось изучение видовой принадлежности личиночных стадий наших черноморских десятиногих — изучение их морфологии развития. Эта работа была начата автором в 1939 г. В результате ее были получены полные серии личиночных стадий от яйца до взрослой для 25 видов черноморских десятиногих и сделаны рисунки и описания каждой стадии и ее отдельных морфологических особенностей. Об этом в мае 1940 г. был сделан доклад в Зоологическом институте АН СССР. Но почти весь материал погиб во время войны. Частично сохранившиеся записи были использованы в опубликованной в томе VI Трудов СБС работе «Материалы по фенологии личиночных стадий *Decapoda* в Севастопольской бухте», где указаны сроки пребывания в планктоне отдельных личиночных стадий 25 видов черноморских десятиногих.

Начатая заново работа позволяет опубликовать пока материалы по развитию черноморских *Paguridae*, представленных в Черном море двумя видами: *Diogenes pugilator* (Roux) и *Clibanarius misanthropus* (Risso).

Макаров в «Фауне СССР» (1938 г.) пишет: «Следует отметить полное отсутствие монографических работ по личинкам *Paguridae* (что, пожалуй,

можно отнести и ко всем *Decapoda*). Почти в каждой работе по личинкам видовые, а подчас и родовые определения даются провизорно. Вебб (Webb, 1921) отмечает, что надежно были определены только личинки *Pagurus bernhardus* и *Pagurus prideauxi*. Лебур (Lebour, 1934), давая подробное описание трех личинок *Paguridae*, затрудняется в точном отнесении их к определенному роду (возможно, *Clibanarius*). Таким образом, эта область еще очень мало изучена и ждет своих исследователей.

Положение это не изменилось и в 1942 г. Гёрней (Gurney, 1942), в определительной табличке личинок известных *Paguridae*, *Clibanarius* совсем не упоминает, а в отношении личинок *Diogenes* на стр. 261 пишет: «Определение личинок, относимых к роду *Diogenes*, не является бесспорным».

### МЕТОДИКА

Разрешение основной задачи — выяснения видовой принадлежности личиночных стадий — может идти двумя путями: либо получением первых лярвальных стадий методом выдерживания яйценосных самок до вылупления личинок, либо воспитанием личинок до получения взрослых форм, легче поддающихся определению.<sup>1</sup>

Работа, таким образом, состояла из двух основных моментов: 1) освоение методики выдерживания яйценосных самок (в этот период наиболее требовательных в отношении условий); 2) освоение методики воспитания самих личинок для получения, по возможности, полных серий всех стадий развития.

Свежедобытые яйценосные самки помещались в аквариумы в различные условия, в зависимости от экологических особенностей животного. В одних случаях применялась проточная вода, в других — не проточная, но часто сменяемая или продуваемая.

По мере созревания яиц и приближения момента вылупления личинок необходимо тщательно следить, чтобы высыпаящаяся почти одновременно масса личинок не была вынесена током воды или, в случае непроточной воды, не погибла бы от чрезмерной густоты населения. Только что вылупившиеся личинки первоначально помещались в аквариум по 20—25 штук, но в дальнейшем оказалось удобнее рассаживать их по одному экземпляру, так как свойственный им каннибализм в конце концов приводил к полной гибели или к ранению большинства личинок. Вода в аквариумах (или кристаллизаторах) ежедневно сменялась утром и вечером свежей, привезенной в стеклянной бутылке водой, взятой в некотором отдалении от берега, где нередко аккумулируется мусор, нефть и пр. Широкой пипеткой личинка захватывалась и переносилась в промежуточный сосуд с водой (ополаскивалась), после чего помещалась уже окончательно в свежую воду.

Значительные затруднения возникали с подбором пищи и кормлением личинок. Добавление к воде естественного для них корма — планктона — оказалось неудобным, так как из него надо было предварительно удалить таких хищников, как *Nauplius Cirripedia*, *Hydromedusa* и пр. и даже инфузорий, которые в таких условиях размножались чрезвычайно быстро. Кроме того, поедался планктон очень медленно, а в такой концентрации сравнительно быстро начинал разлагаться. В конечном итоге наиболее подходящим кормом оказались крошечные кусочки мидий, непосредствен-

<sup>1</sup> Наличие большой разрозненной литературы по определенным стадиям десятиногих, нередко даже без указания видовой принадлежности, отсутствие определителей, охватывающих все стадии развития, сильно затрудняют определение планктонного материала.

но подаваемые каждой личинке с кончика иголки. Кормление производилось два раза в день, перед сменой воды в аквариумах.

Наиболее выносливыми и неприхотливыми в отношении пищи оказались *Macrura* и *Anomura* по сравнению с *Brachyura*.

Получение более поздних стадий сильно затруднялось сложностью, особенно в жаркое летнее время, когда размножается большинство десятиногих, создания для них условий, близких к естественным. Высокая температура вызывает чрезвычайно быстрое размножение бактерий и инфузорий, осаждающих личинку, а развитие фитопланктонных организмов является при этом просто помехой для жизни личинки. Нежные, оперенные щетинки экзоподитов покрываются слоем оседающих микроорганизмов и становятся тяжелыми до такой степени, что личинка теряет способность движения и неминуемо гибнет. Усиленное продувание аквариумов, несмотря на вызываемое этим движение воды, которое должно было бы препятствовать оседанию микроорганизмов, не давало положительных результатов.

Наибольший процент гибели для всех видов личинок обычно совпадал с периодом линьки, которая является для них настолько серьезным процессом, что, ослабленные содержанием в искусственных условиях, они переносят его с большим трудом.

Помимо непосредственно выведенных и воспитанных в лаборатории личинок, материал пополнялся ежедневными сборами планктона в Севастопольской бухте.

Таким образом осуществлялся контроль за состоянием и поведением личинок десятиногих в природных условиях и получался материал для сравнения с десятиногими, выведенными в лаборатории.

Выловленные из планктона личинки также помещались в аквариумы для получения последующих стадий.

Более поздние личиночные и послеличиночные стадии десятиногих вообще попадают весьма редко в поверхностных уловах, и их можно получить почти исключительно либо из ночных поверхностных либо из дневных придонных уловов. (Долгопольская, 1948).

Очевидно, тенденция перехода к донному образу жизни намечается у них еще до перехода во взрослое состояние.

### *Diogenes pugilator* (Roux) 1828

Метаморфоз *D. pugilator* изучен нами на материале, полученном лабораторным выводением личинок из яйца и дальнейшим воспитанием их до взрослой формы. Сопоставление с соответствующими стадиями, взятыми из планктона, показало полную их идентичность.

Вильямсон (Williamson, 1915) пишет, что по Буве (Bouvier, 1891) и Чернявскому (1884),<sup>2</sup> причем последний ссылается на работу Бэйта (Bate, 1868), развитие *Diogenes pugilator* проходит в двух личиночных и одной послеличиночной стадии. Ни рисунков ни других указаний не дается.

Вебб (Webb, 1921) в своей работе по личинкам *Paguridae* Плимутской бухты различает четыре личиночные стадии, за которыми следует

<sup>2</sup> Изображенная у Чернявского (1884) на табл. VII, рис. А — С, личинка, названная им *Zoëa Clibanarius*, должна быть отнесена к *Zoëa Callinassa*. Помещенная на той же таблице под № 28, А — В, личинка, названная им *Zoëa Virbii* (со знаком вопроса), показывает наибольшее сходство с *Zoëa Clibanarius*.

промежуточная стадия, известная как *Glaucothoë*. Макаров (1938), рассматривая постэмбриональное развитие у *Paguridae*, различает у них шесть форм личинок, из которых пятая — характерная стадия развития *Paguridae* — *Glaucothoë*, а шестая — юношеская фаза, представляющая собой вполне типичное взрослое животное.

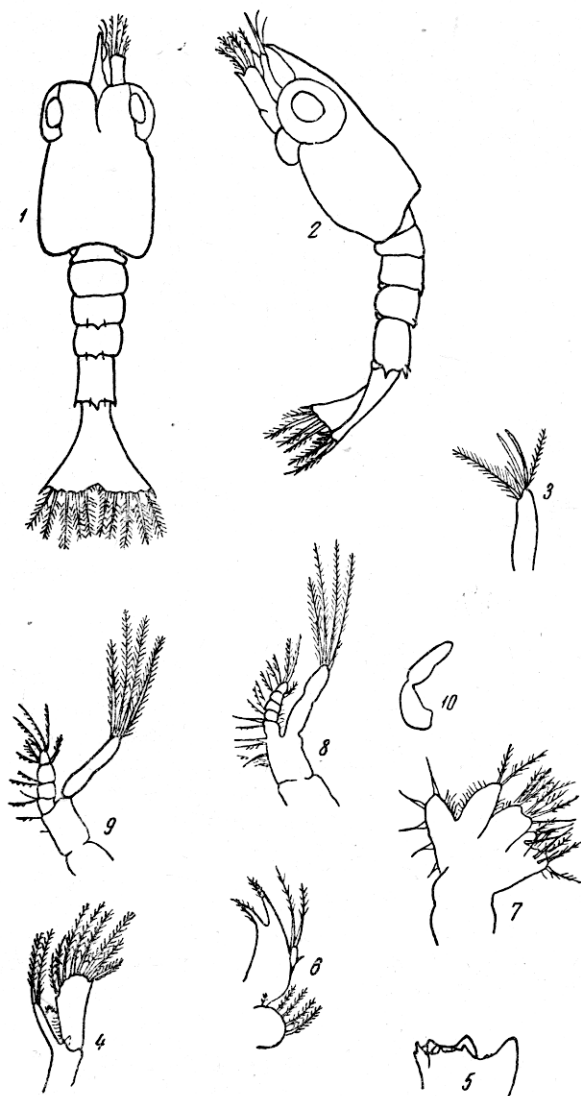


Рис. 1. *Diogenes pugilator* (Roux). I стадия

1 — общий вид сверху; 2 — общий вид сбоку; 3 — антенна первая; 4 — антенна вторая; 5 — мандибула; 6 — максилла первая; 7 — максилла вторая; 8, 9, 10 — первая, вторая, третья максиллярные ножки

Гёрней (Gurney, 1942 на стр. 257) указывает, что из многочисленных родов семейства *Paguridae* известно развитие только немногих. Имеется много данных о личинках пагурид, но не многие из них представляют ценность.

Постэмбриональное развитие черноморского *Diogenes pugilator* протекает в виде четырех личиночных стадий — Zoëa и одной послеличинной — стадии Glaucotnoë.

### Первая стадия (рис. 1)<sup>3</sup>

Глаза сидячие, неподвижные. Рострум массивный, заостряющийся, выступает за края антенн. Карапакс с гладкими ровными краями. Абдоминальных сегментов всего шесть, последний слит с тельсоном. Третий, четвертый и пятый сегменты снабжены небольшими дорзальными шипами и парой тонких волосков по сторонам последних. Волоски несет также и второй сегмент. Пятый абдоминальный сегмент имеет, кроме того, и латеральные шипы. Тельсон в виде треугольной пластинки. Задний конец ее почти ровный, за исключением небольшой выемки по середине; снабжен с каждой стороны, помимо пяти перистых шипов, из которых средний большой, а внутренние, меньше остальных, латеральным шишиком и внутрь от него расположенным тонким волоском (последние соответствуют измененным I и II шипам тельсона).

Первые антенны одночленистые, несут на конце две чувствительные щетинки (эстетаски) и три разной величины простые перистые. Одна большая перистая щетинка расположена латерально, несколько ниже остальных.

Вторые антенны состоят из наружной ветви-пластинки, округло расширенной кверху и несущей один латеральный шип, восемь больших, перистых щетинок и одну маленькую. Внутренняя ветвь узкая, несет две большие оперенные апикальные щетинки и одну маленькую латеральную. У основания ветвей имеется два неравных острых шишика.

Мандибула без пальца.

Первая максилла с дистальной частью, заканчивающейся двумя зазубренными, слегка изогнутыми шипами, и проксимальной — с четырьмя равными щетинками и одной маленькой апикальной. Пальп с двумя апикальными щетинками и одной маленькой, ниже сидящей латеральной.

Вторая максилла с экзоподитом, снабженным пятью шиповидными щетинками.

Первая и вторая пары максиллярных ног вполне развиты; экзоподиты с четырьмя щетинками, эндоподиты первой пары — пятичленистые, второй — четырехчленистые.

Третья максиллярная ножка — одноветвистая.

Средний размер — 1.37 мм.

### Вторая стадия (рис. 2)

Глаза несколько более свободные. Число и вооружение абдоминальных сегментов остается тем же. Число шипов на тельсоне возросло за счет прибавления двух срединных небольших шишиков вдвое короче остальных. Выемка тельсона слегка заметна. Никаких зачатков урлопов на этой стадии не наблюдается, хотя Макаров для *Paguridae* вообще таковые указывает.

<sup>3</sup> Личинки зарисованы при помощи рисовального аппарата, причем общий вид всех стадий сделан при одном и том же увеличении, с целью показать изменение размеров в процессе метаморфоза.

Первые антенны несут на конце одну большую чувствительную щетинку (эстетаск), одну маленькую и четыре большие перистые щетинки. Длинная перистая щетинка сидит также несколько ниже остальных, с внутренней стороны антенны, на внешней стороне ей соответствуют две маленькие нежные щетинки.

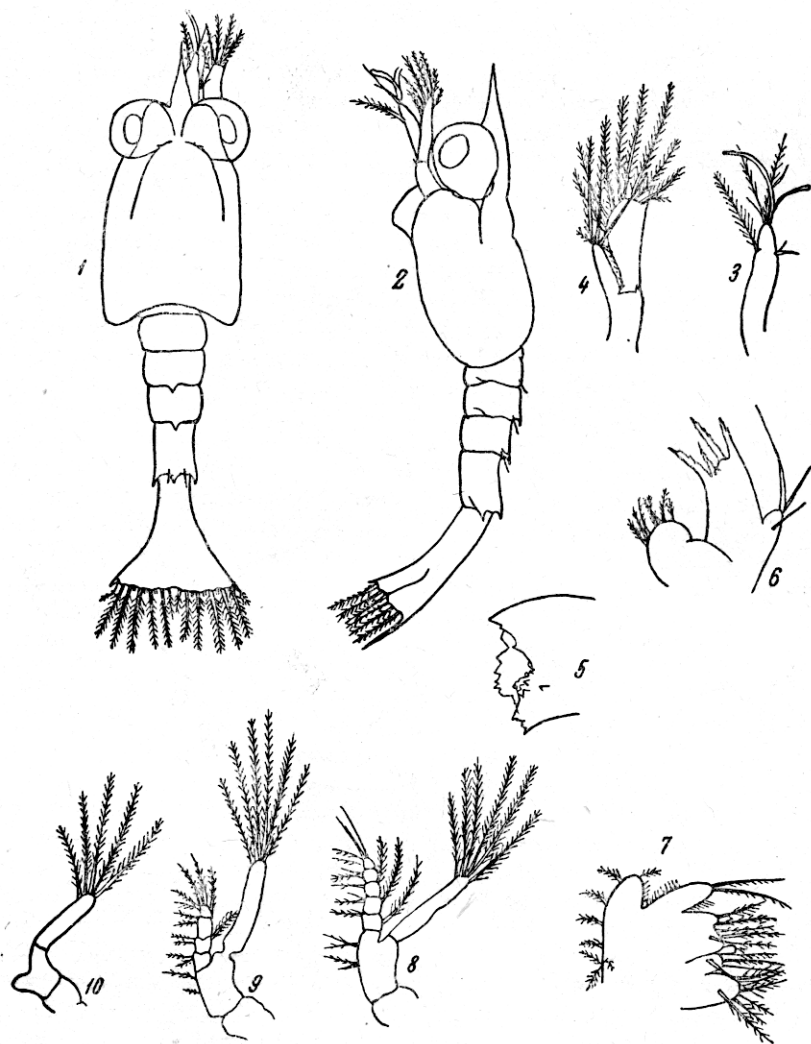


Рис. 2. *Diogenes pugilator* (Roux). II стадия

1 — общий вид сверху; 2 — общий вид сбоку; 3 — антенна первая; 4 — антенна вторая; 5 — мандибула; 6 — максилла первая; 7 — максилла вторая; 8, 9, 10 — первая, вторая, третья максиллярные ножки

Вторые антенны снабжены теперь 11 щетинками на антеннальной пластинке.

Первая максилла: дистальная часть оканчивается четырьмя зазубренными шипами; у основания второго снизу зубца имеется маленький шипик. Проксимальная часть снабжена семью оперенными изогнутыми щетинками.

Вторая максилла с семью щетинками на экзоподите.  
Первая и вторая пары максиллярных ног с экзо-

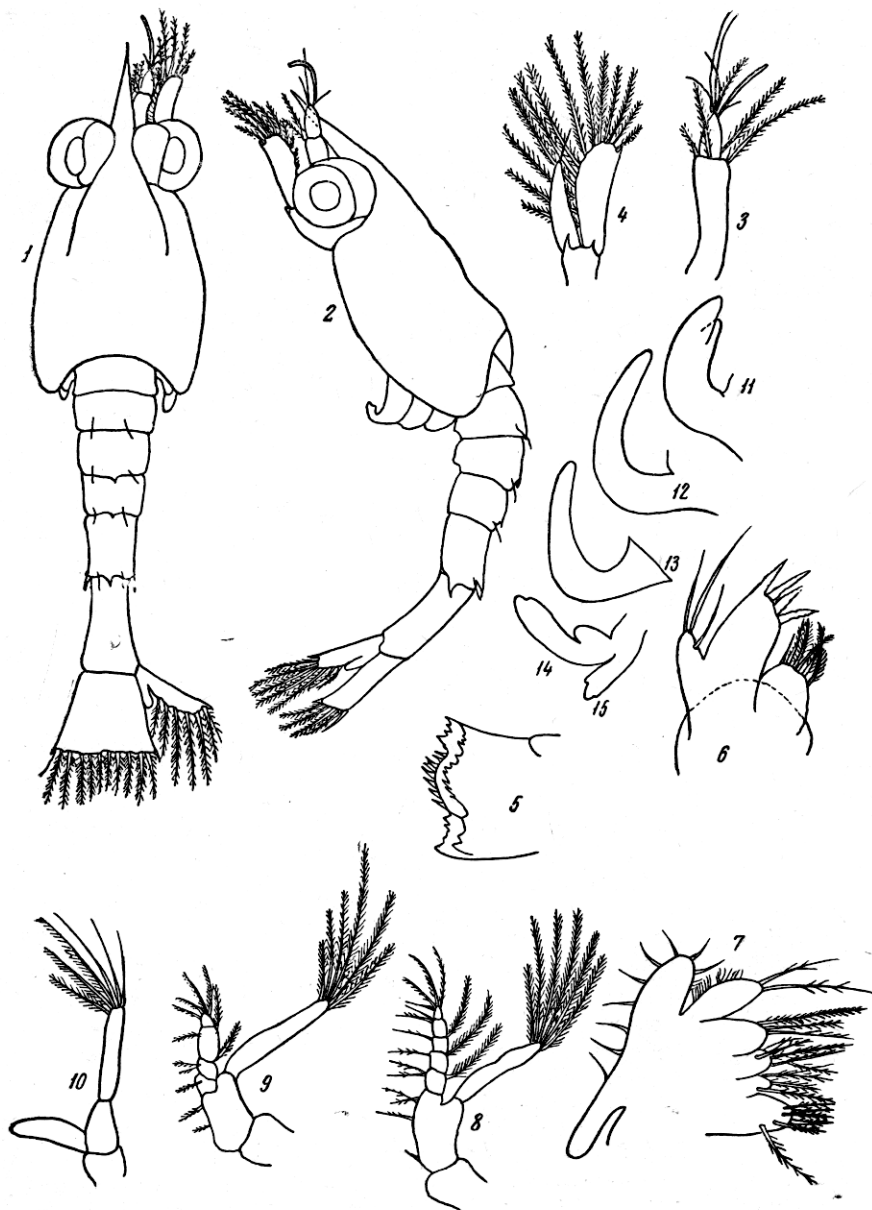


Рис. 3. *Diogenes pugilator* (Roux). III стадия

1 — общий вид сверху; 2 — общий вид сбоку; 3 — антенна первая; 4 — антенна вторая; 5 — мандибула; 6 — максилла первая; 7 — максилла вторая; 8, 9, 10 — первая, вторая, третья максиллярные ножки; 11, 12, 13, 14, 15 — зачатки I—V перерополов

подитами, несущими шесть длинных плавательных щетин; с внешней стороны эндоподитов прибавилась на первой паре одна щетинка, на второй — две.

Третья пара максиллярных ног состоит из экзоподита с пятью конечными щетинками и зачаточного, кнопковидного эндоподита.

Появились зачатки переходоподов.

Средний размер — 1.62 мм.

### Третья стадия (рис. 3)

Карапакс относительно широкий, с глубокой выемкой сзади; края гладкие. Число сегментов абдомена — семь; шестой членик отделился от тельсона; вооружение не изменилось. Хорошо развиты наружные ветви уropодов, снабженные латеральным шипом с семью перистыми щетинками. Внутренние ветви уropодов — в виде голых отростков у основания внешних. Первые антенны, помимо отделившегося конечного членика, имеют у его основания, с внутренней стороны, небольшой отросток и ряд длинных перистых щетин. Антеннальная пластинка несет двенадцать щетинок. Внутренняя ветвь второй антенны (флагеллум) почти достигает конца наружной, но несет только одну небольшую конечную щетинку.

Мандибула с зачатком пальца в виде бугорка.

Первая и вторая максилла без существенных изменений; экзоподит последней с девятью щетинками.

Экзоподиты трех пар максиллярных ног с шестью концевыми щетинками. Эндоподит третьей пары зачаточный.

Имеются зачатки всех пяти пар торакальных ног, причем без признаков членистости. Первая пара утолщенная, с раздвоенным концом, две следующие — серповидные, четвертая и пятая наименьшие и также как будто раздваиваются на конце. Плеопод нет.

Средний размер — 2.15 мм.

### Четвертая стадия (рис. 4)

Резких отличий от третьей стадии не замечается.

Внутренние ветви уropодов не отчленены от основного членика внешних и едва достигают половины длины последних; они снабжены двумя длинными концевыми щетинками; одной внутренней, несколько меньшей, и совсем маленькой наружной.

На кончике первых антенн, кроме большого эстетаска, появились две тонкие чувствительные щетинки, а несколько ниже, с внутренней стороны, — одна.

Внутренняя ветвь вторых антенн двучленистая, выступает за вершину антеннальной пластинки и несет одну конечную щетинку. Мандибулла с пальцевидным, одночленистым отростком — пальпом.

Экзоподиты всех трех пар максиллярных ног снабжены шестью плавательными щетинками. Эндоподит третьей пары четырехчленистый, но голый.

Торакальные ноги хорошо развиты; первая пара утолщенная, заканчивается клешней; две следующие — типичные ходильные ноги, а четвертая и особенно пятая — небольшие, прижаты к телу, с клешневидным кончиком.

Плеоподы одноветвистые, голые, имеются только на втором и третьем абдоминальных сегментах.

Размеры колеблются от 2.27 до 2.68 мм.

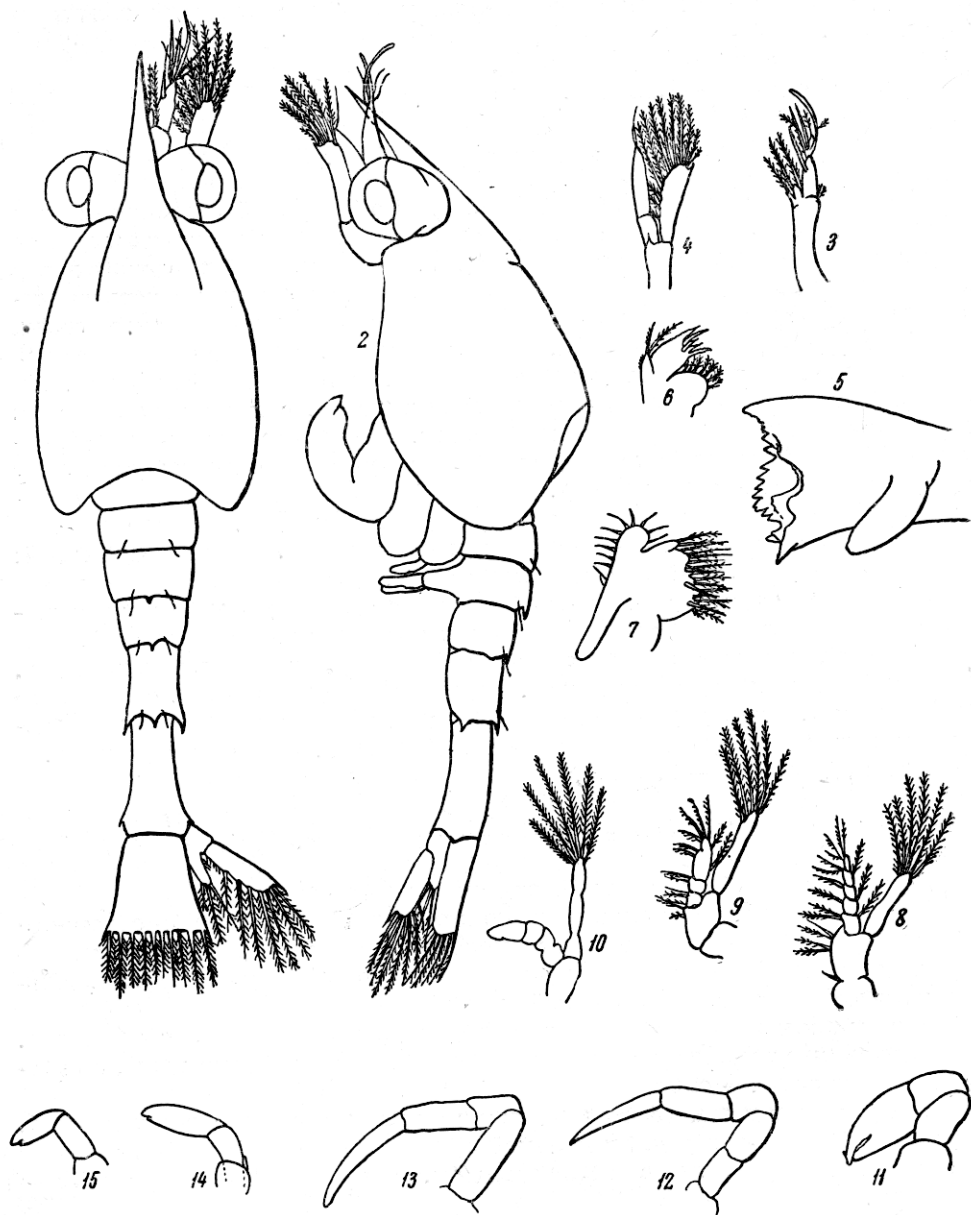


Рис. 4. *Diogenes pugilator* (Roux). IV стадия

1 — общий вид сверху; 2 — общий вид сбоку; 3 — антенна первая; 4 — антенна вторая; 5 — мандибула; 6 — максилла первая; 7 — максилла вторая; 8, 9, 10 — первая, вторая, третья максиллярные ножки; 11, 12, 13, 14, 15 — I—V перейоподы

Первая послеличиночная стадия — *Glaucothoe* (рис. 5)

Описанная выше четвертая личиночная стадия вылиняла непосредственно в послеличиночную, так называемую стадию «*Glaucothoe*», обнаруживающую черты взрослого *Diogenes*.

Асимметрия абдоминальной части взрослого уже намечается здесь и выражена в том, что правая сторона тельсона укорочена по сравнению с левой; правый уропод заметно меньше левого; помимо двух пар одноветвистых плеопод на втором и третьем абдоминальных сегментах, имеются зачатки плеопод на левой стороне четвертого и пятого сегментов.

Для семейства *Paguridae* в целом плеоподы по своему строению у самца и самки одинаковы и состоят из короткого протоподита и густо опушен-

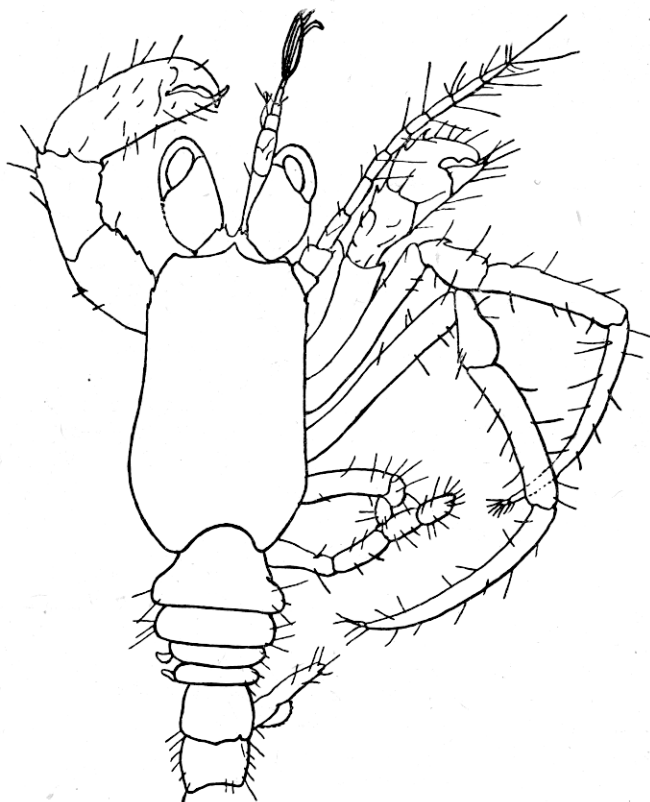


Рис. 5. *Diogenes pugilator* (Roux). Стадия Glaucothoe, общий вид

ных эндо- и экзоподитов. У раков-отшельников плеоподы являются непарными придатками и число их различно у обоих полов, а именно: самка имеет плеоподы на втором, третьем, четвертом и пятом абдоминальных сегментах, а самец только на третьем, четвертом и пятом (Макаров, 1938). Песта (Pesta, 1918) указывает наличие плеоподов у взрослых *Diogenes pugilator* только на левой стороне тех же сегментов, причем у самца все они одноветвисты, а у самок, за исключением пятого, все двуветвисты.

Гёрней (Gurney, 1942, стр. 153) пишет, что у всех *Macrura Reptantia*, *Anomura* и *Brachyura* первая пара плеопод отсутствует, но они обычно имеются и парные на втором-пятом сегментах. У *Diogenes pugilator* их имеется только два — на третьем и четвертом сегментах. У первой послеличиночной стадии этого вида всегда имеется только две пары.

Последнее вполне соответствует тому, что мы наблюдаем у наших *Diogenes* на четвертой стадии и на стадии Glaucothoe; однако Гёрней ничего

не упоминает о наличии у послеличиночной стадии двух зачатков плеопод с левой стороны, обнаруженных нами у черноморских *Diogenes pugilator*.

Видимо, при дальнейших линьках молодых *Diogenes* эти зачатки вырастают в непарные левые плеоподы четвертого и пятого сегментов взрослых *Diogenes*, как это видно по описанию Песта (1918) и Макарова (1938), приобретая при этом также свойственную самкам *Diogenes* двуветвистость второго, третьего и четвертого плеоподов как биологическое приспособление, связанное с вынашиванием яиц.

Все просмотренные нами экземпляры пятой стадии и стадии *Glaucotothoe* имели две пары одноветвистых плеопод на втором и третьем абдоминальных сегментах.

Наличие или отсутствие плеопод на втором абдоминальном сегменте взрослых *Paguridae* является показателем пола. Таким образом, признаки, определяющие пол у *Diogenes*, видимо появляются в более поздний период их жизни.

Макаров считает, что шестая юношеская фаза, следующая за *Glaucotothoe*, представляет собою уже вполне типичное взрослое животное с развитыми органами, причем по плеоподам можно определить пол животного.

*Glaucotothoe*, полученные в лаборатории после линьки из четвертой стадии, в ближайшие же часы, стремясь укрыть свое мягкое тело в каком-либо полом предмете, залезают в брошенные в аквариум раковины мелких *Hydrobia* и *Piramidellidae*, а при отсутствии таковых — в узкие, прямые, стеклянные, запаянные с одного конца трубочки, несмотря на то, что тело животного должно при этом находиться в прямом, вытянутом состоянии. После каждой линьки, по мере роста молодого *Diogenes*, в аквариум бросались несколько узеньких стеклянных трубочек большего размера, куда вскоре же переселялся *Diogenes*, испробовав иной раз несколько из них, чтобы найти наиболее подходящую. Точно так же и *Clibanarius*, лишенный раковины, залезает в узкую прямую трубочку.

Подобные наблюдения были предприняты с целью проследить, можно ли избежать закручивания abdomena, которое мы видим у *Diogenes* и *Clibanarius*, живущих в раковинах гастропод, и, таким образом, еще раз проверить известные исследования Пржибрама (Przibram, 1907), согласно которым у *Paguridae* после лишения их раковины моллюска наблюдается возврат в строении их abdomena в направлении к их макрурообразным предкам.

Наши наблюдения подтвердили позднейшие выводы Бринкмана (Brinkmann, 1926), который с полной достоверностью установил, что у лишенных домика отшельников не может быть никакого возврата или приближения к состоянию не имеющих домиков *Anomura*.

### *Clibanarius misanthropus* (Risso)

Метаморфоз этого вида изучен нами по личинкам, выведенным из яйца и пойманным в планктоне.

#### Первая стадия (рис. 6)

Тело широкое, короткое. Характерный — красный пигмент особенно развит на первой и второй стадиях, но сохраняется и на последующих.

Глаза большие, овальные, сидячие. Рострум, выступающий за края антенн, имеет вид конуса с широким основанием и резко заостряю-

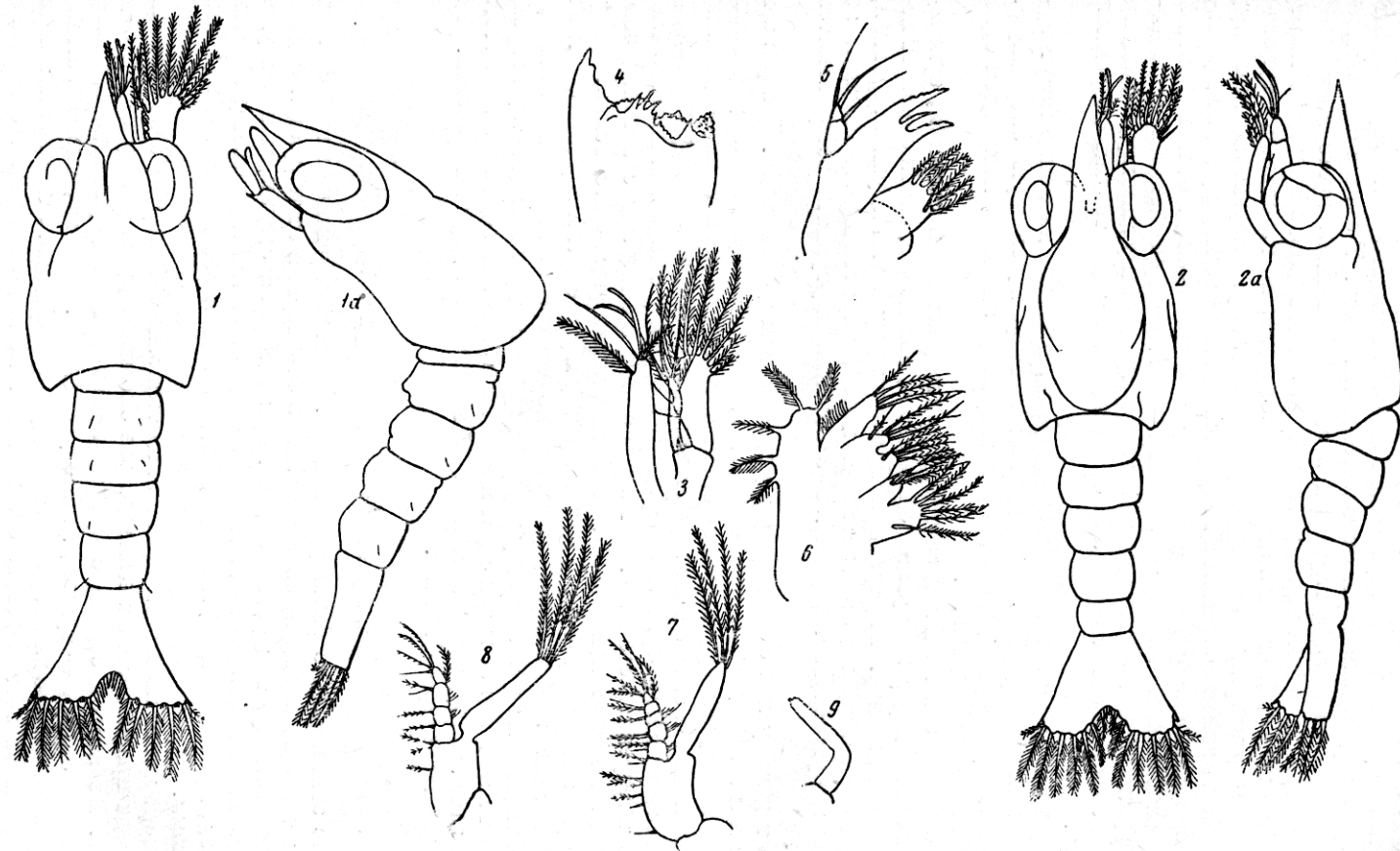


Рис. 6. *Clibanarius misanthropus* (Risso). I стадия

1, 2 — общий вид сверху; 1a, 2a — общий вид сбоку; 3 — антенны первая и вторая; 4 — мандибула; 5 — максилла первая; 6 — максилла вторая; 7, 8 — первая и вторая максиллярные ножки; 9 — зачаток третьей максиллярной ножки

щейся вершиной. К а р а п а к с широкий, короткий, с неглубокой выемкой сзади, с гладкими краями. А б д о м е н гладкий (но с парой маленьких щетинок-волосков на дорзальной стороне каждого членика), состоит из пяти хорошо отделенных от тельсона члеников. Т е л ь с о н в виде треугольной пластинки с глубокой овальной выемкой, густо покрытый длинными тонкими щетинками; задний конец его ровно срезан и несет на боковых углах, ближе к латеральной стороне, по небольшому туповатому шипику; второй шип редуцирован в тонкую перистую щетинку; следующие за ней пять крепких оперенных щетинок слегка убывают в размерах по направлению к середине тельсона, причем последняя на наружной стороне снабжена не волосками, а тонкими короткими шипиками. Заднебоковые углы тельсона несут по небольшому туповатому шипику, сидящему ближе к латеральной стороне. У основания его одна тонкая оперенная щетинка.

П е р в ы е а н т е н н ы одночленистые, прямые, на конце несут пучок чувствительных и голых щетинок и одну небольшую оперенную. На внутренней стороне, несколько ниже конца антенны, находится одна большая перистая щетинка.

В т о р ы е а н т е н н ы состоят из антеннальной пластинки, сужающейся к основанию и закругленной на свободном конце, снабженной 11 перистыми щетинками. Внутренняя ветвь вторых антенн узкая, ровная, короче пластинки, заканчивается четырьмя перистыми щетинками, из которых наружная наименьшая. У основания внутренней ветви имеется шипик.

М а н д и б у л ы с острыми режущими краями, без пальпа. П е р в а я м а к с и л л а с дистальной частью, переходящей в два зазубренных крепких шипа, между которыми сидит тонкий длинный шипик-щетинка; проксимальная часть с семью перистыми щетинками. Пальп двучленистый, с тремя щетинками: двумя апикальными и одной у основания первого членика с внутренней стороны. В т о р ы е м а к с и л л ы с экзоподитом, снабженным пятью щетинками. Проксимальная часть его голая.

П е р в а я и в т о р а я п а р ы м а к с и л л а р н ы х н о г с нечленистым экзоподитом, несущим по четыре концевые щетинки и с пятичленистым эндоподитом у первой пары и четырехчленистым у второй.

Т р е т ь я п а р а м а к с и л л а р н ы х н о г в виде одноветвистого голого зачатка (будущий экзоподит) с намеком на двухчленистость.

Средний размер — 1.92 мм.

### Вторая стадия (рис. 7)!

Тело относительно более удлиненное. Шестой абдоминальный сегмент возник путем пока еще не совсем полного отчленения от тельсона. Задний край тельсона не так ровно срезан, как в первой стадии, и несет уже, кроме латерального шипика и волосовидной щетинки, шесть перистых щетинок, причем шестая, меньшая, на дистальном конце покрыта мелкими шипиками.

Однако число конечных щетинок на тельсоне *Clibanarius*'а не постоянно. Среди просмотренных экземпляров оно колебалось между 6+6, 6+7 и 7+7. Из второй стадии с числом щетинок 6+6 нормально вывелась следующая стадия — третья, уже с урелодами. Видимо, число щетинок 7+7 не обязательно для перехода в следующую стадию. Отнести эти мелкие отклонения за счет видовых отличий нет пока достаточных оснований, тем более, что до сих пор не возникало предположений о наличии двух видов *Clibanarius* в Черном море.

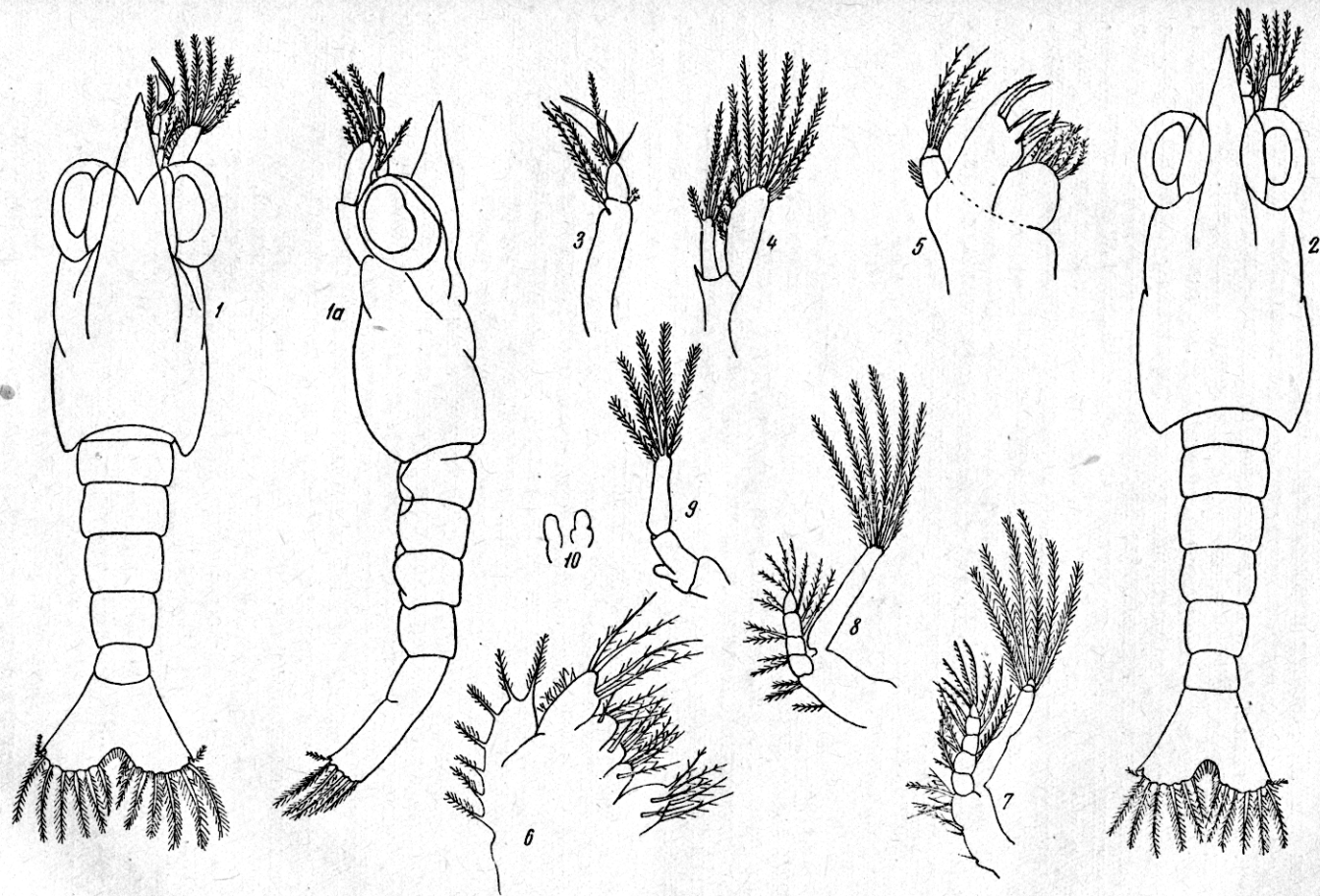


Рис. 7. *Clibanarius misanthropus* (Risso). II стадия

1, 2 — общий вид сверху; 1a — общий вид сбоку; 3 — антенна первая; 4 — антенна вторая; 5 — максилла первая; 6 — максилла вторая; 7, 8, 9 — первая, вторая, третья максиллярные ножки; 10 — зачатки переподов

По Веббу (Webb, 1921) вторая стадия *Paguridae* характеризуется 14 (7 + 7) конечными шипами на тельсоне.

Первые антенны с хорошо отчлененным концевым члеником, с пучком чувствительных и обыкновенных щетинок на свободном конце его и несколькими оперенными длинными и маленькими щетинками вокруг его основания. Такая же длинная щетинка находится несколько ниже основания конечного членика, с внутренней стороны. Вторые антенны без существенных изменений. Первые максиллы с дистальной частью, заканчивающейся четырьмя зазубренными, крепкими шипами; у основания двух внутренних из них сидят две голые шиповидные щетинки. Экзоподит второй максиллы с семью щетинками.

Первая и вторая пары максиллярных ног с экзоподитами снабжены шестью перистыми концевыми щетинками. Третья максиллярная нога с бугорчатым зачатком эндоподита и двучленистым экзоподитом с пятью конечными щетинами. Заметны две пары сосочковидных зачатков торакальных ног. Никаких зачатков уропод, на которые указывает Макаров для второй стадии пагурид, здесь не имеется.

Средний размер — 2 мм.

### Третья стадия (рис. 8)

Шестой абдоминальный сегмент полностью отделен от тельсона и несет хорошо развитые внешние ветви уроподов, снабженные восемью длинными перистыми щетинками без латеральных шипов, но с пучками коротких волосовидных щетинок по обеим сторонам. Внутренние ветви уроподов зачаточные, голые, у основания внешних уропод. Тельсон с более округлым задним краем, несущим 6 + 6 развитых щетинок, убывающих в размерах к середине тельсона. Интересно отметить, что на этой стадии в выемке тельсона прибавляются две щетинки, однако общее число щетинок остается равным 6 + 6 за счет того, что у всех просмотренных экземпляров наблюдалась редукция бывшей на предшествующих стадиях второй, развитой щетинки, на месте которой остался только след в виде маленького сосочка.

Рядом с конечным члеником первых антенн, у его основания с внутренней стороны, появился другой членик, вдвое меньшей величины.

Эндоподит вторых антенн такой же длины, как антеннальная пластинка, и несет всего одну маленькую конечную щетинку. Экзоподит второй максиллы с девятью щетинками. Экзоподиты всех трех пар максиллярных ног с шестью конечными плавательными щетинками.

Эндоподит первой пары пятичленистый, второй четырехчленистый, а третьей — в виде еще не членистого голого отростка.

Имеются зачатки всех пяти пар перейоподов, причем первый клешневидный. Плеопод еще нет.

Размеры третьей стадии весьма непостоянны и колеблются от 2.12 до 2.62 мм.

### Четвертая стадия

В имевшемся в нашем распоряжении материале в настоящее время не оказалось четвертой стадии, предшествующей стадии *Glaucothoe*.

В основном отличия ее от предшествующей — третьей стадии соответствуют таковым у *Diogenes*, но дать точное описание и рисунки, к сожалению, пока невозможно.

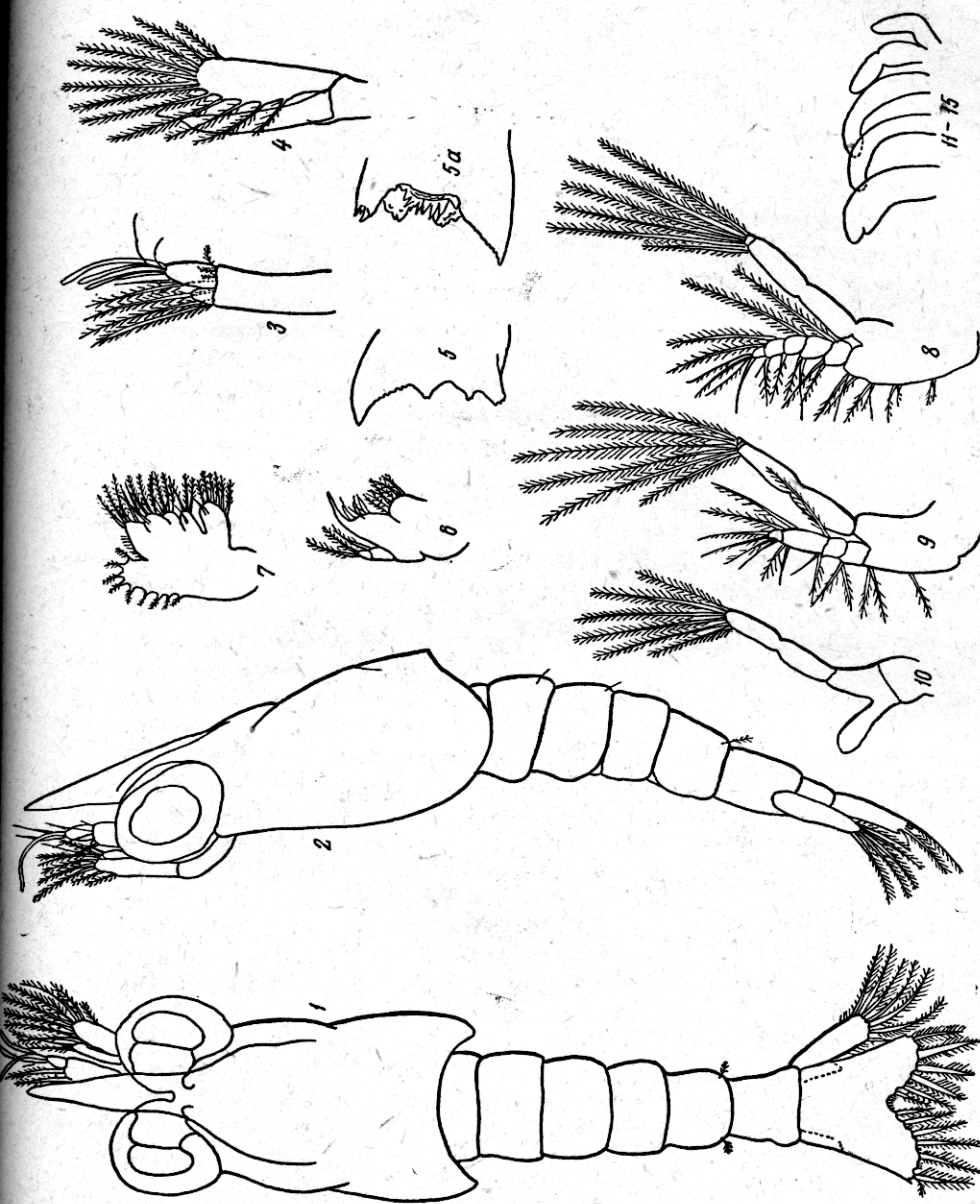


Рис. 8. *Clibanarius misanthropus* (Risso). III стадия

1 — общий вид сверху; 2 — общий вид сбоку; 3 — антенна первая; 4 — антенна вторая; 5, 5a — антенна третья; 6 — максилла первая; 7 — максилла вторая; 8, 9 и 10 — первая, вторая и третья максиллярные ноги; 11—15 — зачатки перепонков

Первая послеличиночная стадия — *Glaucothoë* (рис. 9)

По общей форме похожа на своих макрурных предков.

Карапакс без свойственного предшествующим стадиям мощного рострума, по форме близок к таковому взрослых. Антеннулы немного длиннее глаз, антенны длиннее первой пары клешненосных торакальных ног, почти равных между собою. Ходильные ноги длин-

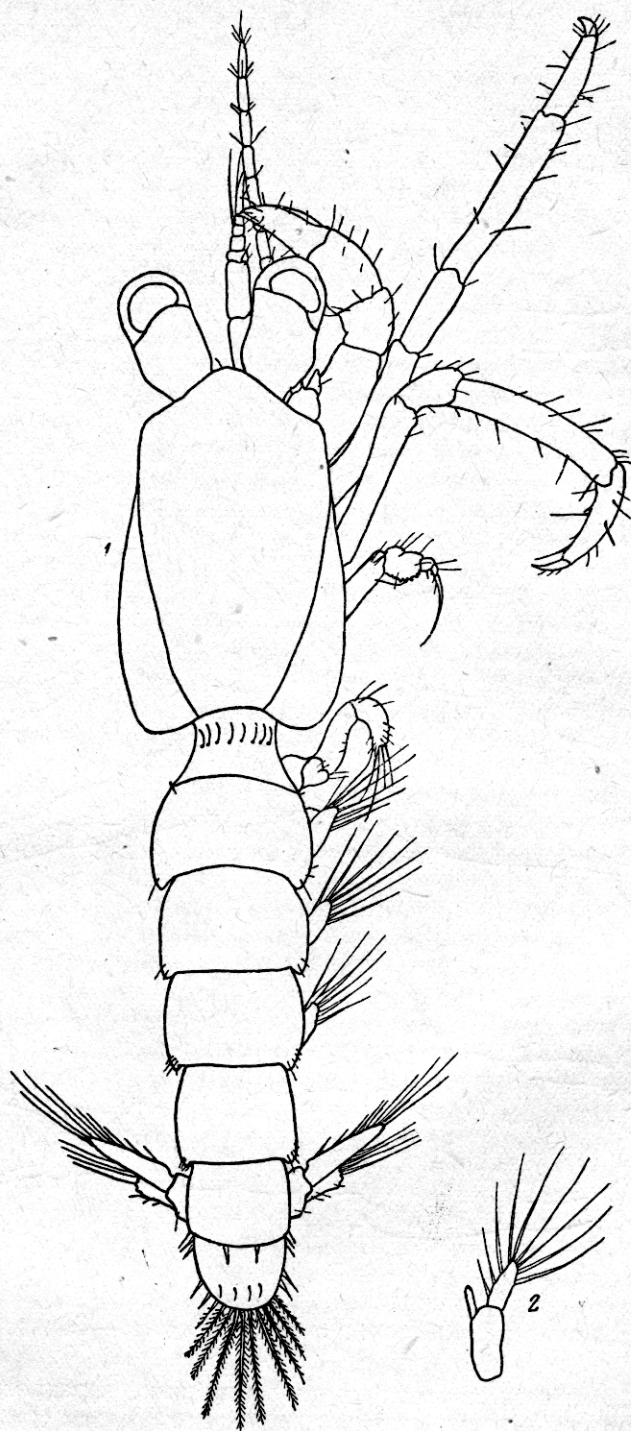


Рис. 9. *Clibanarius misanthropus* (Risso). Стадия Glaucothoe  
1 — общий вид; 2 — плеопод

ные, с коричневым коготком. Четвертый полуклешневидный и пятый клешневидный переоподы значительно меньше других.

Абдомен семичленистый, длинный, почти вдвое длиннее карапакса, несет четыре пары п л е о п о д, причем внутренняя ветвь их представляет маленький голый отросток, а наружная несет девять больших перистых щетинок.

У р о п о д ы вполне развиты, причем заметных отличий между уроподами правой и левой сторон не наблюдалось.

Т е л ь с о н в виде правильной овальной пластинки, усаженной короткими шиповидными щетинками, несет на конце 10 перистых щетинок, возрастающих в размерах от края к середине.

Эта стадия, пойманная в планктоне и помещенная в аквариум, немедленно поселилась в брошенную туда маленькую стеклянную трубочку.

Средний размер — 2.8 мм.

Личинки *Clibanarius* в планктоне Севастопольской бухты ловились с начала июня до начала октября, причем, почти как правило, только в первой личиночной стадии.

Со времени первого описания Мильн-Эдвардсом (Milne-Edwards, 1830) рода *Glaucothoe* прошло 118 лет; тем не менее, хотя уже известно, что *Glaucothoe* является только личиночной стадией, еще и сейчас обсуждается вопрос о видовой принадлежности некоторых из них; в частности, много сомнений вызывают крупные глубоководные формы, имеющие симметричное тело.

Бувье (Bouvier, 1891, 1905) считал, что крупные *Glaucothoe* — личинки, утратившие способность следовать нормальному способу развития и продолжающие линьку и рост без изменения формы — аномальные формы, избежавшие метаморфоза.

Нам кажется, это можно допустить, например, для личинок, занесенных на большие расстояния от их постоянного ареала обитания и находящихся над такими большими глубинами, где достигнуть дна и перейти к донному образу жизни для них невозможно. Таким образом, известный период они продолжают линять и расти, не превращаясь в ползающую форму.

Гёрней полагает, что они являются нормальными личинками глубоководных родов, до сих пор не известных, но пишет (1942), что никаких новых доказательств, касающихся этой проблемы, не было получено.

Что касается мелководных форм, имеющих симметричные клешни, то Бувье считает их принадлежащими, возможно, к *Clibanarius* и родственным ему формам, живущим в мелких водах.

В 1926 г. Гёрней писал, что *Glaucothoe* — стадия *Diogenes pugilator* из Суэцкого канала — имела симметричную форму.

Лебур (Lebour, 1934) указывает, что хотя плимутские пагуриды и не были обработаны, но было установлено, что здесь, несомненно, есть один симметричный экземпляр, принадлежащий, возможно, к *Diogenes pugilator*. Описываемые по материалам Expedition S. A. R. Prince Leopold of Belgium симметричные post-larvae с удлинненным абдоменом и с пагуридными конечностями типа *Glaucothoe* Лебур считает принадлежащими обычным мелководным пагуридам, очень похожим на *Glibanarius*.

Приводимые в нашей работе материалы по развитию черноморских *Diogenes pugilator* и *Clibanarius misanthropus* теперь уже несомненно устанавливают, что первая послеличиночная стадия (*Glaucothoe*) *Diogenes* уже приобретает асимметричные черты, свойственные взрослым и выраженные, как выше указывалось, в том, что первая сторона тельсона укорочена по сравнению с левой, правые уроподы заметно меньше левых и помимо

двух пар одноветвистых плеопод, на втором и третьем абдоминальных сегментах, имеются зачатки плеопод на левой стороне четвертого и пятого сегментов.

Первая послеличиночная стадия (*Glaucothoe*) *Clibanarius*'а такой асимметрии не обнаруживает; она имеет длинный abdomen, симметричный тельсон, четыре пары плеопод, почти совсем равные клешненосные ноги первой пары и уropоды.

Перечисленные отличия придают послеличиночной стадии *Clibanarius*'а более примитивный характер, приближающий их к *Thalassiniidae*-образным предкам.

В заключение в данной работе приводятся основные отличия личиночных стадий черноморских *Diogenes pugilator* и *Clibanarius misantropus*.

**Отличительные признаки личиночных стадий черноморских *Diogenes* и *Clibanarius*, общие для всех стадий**

|                        | <i>Diogenes</i>                                                         | <i>Clibanarius</i>                        |
|------------------------|-------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|
| Цвет                   | Бледный, местами рассеянный розовый пигмент                             | Мясо-красный, особенно на I и III стадиях |
| Размер                 | Относительно малый                                                      | Значительно крупнее                       |
| Рострум                | Заостренный, неширокий                                                  | Широкий конус                             |
| Антеннальная пластинка | С латеральным шипом                                                     | Без латерального шипа                     |
| Abdomen                | На III, IV и V сегментах дорзальные шипы; на V, кроме того, латеральные | Шипов нет                                 |
| Тельсон                | Треугольный, почти без выемки                                           | С глубокой выемкой                        |

**Отличительные признаки *Diogenes* и *Clibanarius* на различных личиночных стадиях**

|                   | <i>Diogenes</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    | <i>Clibanarius</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
|-------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Стадия I          | Отличаются только признаками, общими для всех личиночных стадий                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| Стадия II         | Мандибула с пальпом                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | Мандибула без пальпа                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |
| Стадия III        | Тельсон трапециевидный, задний край совсем ровный, 5 + 5 равномерно оперенных щетинок                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | Тельсон с глубокой выемкой; с каждой стороны по одной редуцированной щетинке в виде бугорка; всего щетинок 6 + 6; кроме двух крайних с каждой стороны, покрыты тонкими волосками в средней части и мелкими шипиками на обоих концах                                                                                                |
| <i>Glaucothoe</i> | Общая форма удлинённая<br>Лобный край карапакса с зубчиками<br>Перейопод I пары резко асимметричный<br>Abdomen укорочен; сегменты не убывают равномерно; средние наиболее короткие<br>Тельсон асимметричный, правая сторона укорочена, вооружен несимметрично расположенными голыми щетинками<br>Плеоподы одноветвистые только на II и III сегментах; два маленьких, зачаточных — на левой стороне IV и V сегментов<br>Уropоды асимметричные, правый меньше левого | Общая форма укороченная<br>Лобный край ровный<br>Перейопод I пары почти симметричный<br>Abdomen удлинённый; сегменты равномерно убывают к заднему концу<br>Тельсон симметричный, округлой формы, с веером перистых щетинок на конце<br>Плеоподы двуветвистые, симметричные на II, III и IV сегментах<br>Уropоды почти симметричные |

## ЛИТЕРАТУРА

- Долгопольская М. А. Материалы по фенологии личиночных стадий Decapoda в Севастопольской бухте. Тр. Севастопольской биол. станции АН СССР, 1948, т. 6.
- Ляхов С. М. К индивидуальной плодовитости черноморских Decapoda. Природа, 1947, № 3.
- Макаров В. В. Аномура. Фауна СССР. Ракообразные, 1938, т. 10, вып. 3.
- Чернявский В. Прибрежные десятиногие ракообразные Понта. Тр. Харьк. об-ва исп. прир. 1884, т. 13, приложение.
- Bate Sp. On the development of Pagurus. Ann. Nat. Hist., 1868, ser. 4, v. 2.
- Bouvier E. L. Les Glaucothoes sont-elles des Larves de Pagurus? Ann. Sc. Nat., ser. 7, Zool., 1891, v. 12.
- Bouvier E. L. Nouvelles Observations sur les Glaucothoes. Bull. Oceanogr. Monaco, 1905, № 51.
- Brinkmann A. Untersuchungen an «enthäusten» Paguriden. Bergens Museums Aarbok, 1924—1925, Naturvidensk. raekke, 1926, № 6.
- Gurney R. Decapoda Larvae. British Antarctic («Terra Nova»). Exp. 1910. Nat. Hist. Report, Zool. 1924, vol. 8. Crustacea, part 9.
- Gurney R. Report on the Larvae of Crustacea Decapoda. Zool. Results of the Cambridge Exp. to the Suez Canal. 1924. Trans. Zool. Soc. London, 1926, v. 21.
- Gurney R. Larvae of Decapoda Crustacea. Ray Society, 1942, v. 129.
- Issel R. Recherche intorno alla biologia et alla morfologia dei Crustacei Decapodi. Part I, Studi sui Paguri. Arch. Zool., 1910 v. 4, fasc. 3.
- Lebour M. Larval Crustacea (Decapoda and Stomatopoda). Exp. S. A. R. Prince Leopold of Belgium Duke of Brabant to the Extreme East (1932). Bull. Mus. Roy. d'Hist. Nat. de Belg., 1934, v. 10, N 8.
- Mayer P. Zur Entwicklungsgeschichte der Decapoden. Zs. f. Naturw., 1887, Bd. 2.
- Milne Edwards H. Description des genres Glaucothoë, Sycionis, Sergesta et Acète de l'ordre des Crustacés décapodes. Ann. Sc. Nat., 1-ère sér., 1830, t. 19.
- Pesta O. Die Decapodenfauna der Adria. Leipzig und Wien, 1918.
- Przibram H. Differenzierung des Abdomens enthäuster Einsiddlerkrebse (Paguridae). Arch. f. Entwicklungsmechanik, 1907, Bd. 25.
- Sars G. O. Bidrag till kundskaben om Decapodernes Forvandlingar, II. Eupagurus, Porcellana. Arch. Mat. Naturw., 1899, v. 13.
- Webb G. E. The larvae of Decapoda Macrura and Anomura of Plymouth. Journ. Mar. Biol. Ass. Plymouth, 1921, v. 12, N 3.
- Williamson H. C. Decapoden. I Teil (Larven). Nordisches Plankton. 1915, Lief. 18.