

Л. И. САЖИНА

РАЗВИТИЕ ЧЕРНОМОРСКИХ COPEPODA.

II. НАУПЛИАЛЬНЫЕ СТАДИИ *CALANUS HELGOLANDICUS*
(CLAUS)

Выяснение особенностей развития и размножения массовых видов копепод представляет большой интерес, так как поможет понять причины сезонных колебаний численности и биомассы планктона в целом. Для выяснения этих особенностей необходимо умение устанавливать видовую принадлежность рачков на всех этапах развития, что невозможно без знания морфологии не только взрослых, но и всех личиночных стадий. В связи с этим, продолжая начатые ранее работы (Сажина, 1959), автор обратил внимание на исследование морфологии и сроков развития науплиальных стадий *Calanus helgolandicus* — довольно многочисленного и одного из крупных представителей копепод Черного моря.

Эта задача была тем более интересной, что некоторые авторы указывали на отсутствие существенных морфологических различий у науплиусов трех видов копепод, обитающих в Черном море — *Calanus helgolandicus* Claus, *Pseudocalanus elongatus* Boeck, *Paracalanus parvus* (Claus). В частности, Гроббен (Grobben, 1881) указывал на тождественность науплиальных стадий *Calanus helgolandicus* и *Pseudocalanus elongatus*, а Оберг (Oberg, 1906) — науплиусов *Pseudocalanus elongatus* и *Paracalanus parvus*. Некоторые различия в их размерах не могут служить достаточным критерием при определении, и надежные отличительные признаки могут быть выяснены лишь при детальном морфологическом изучении.

Calanus helgolandicus принадлежит, как и *Pseudocalanus elongatus*, к числу холодолюбивых форм, обитающих в более глубоких слоях водной толщи. Он совершает суточные миграции с глубин 75—150 м до поверхности. Относительно крупные размеры делают его удобным объектом для экспериментов. Материалы, положенные в основу данной статьи, были получены в июне 1959 г. на многосуточной якорной станции в западной халистатической области Черного моря.

Постановка наблюдений на корабле, находящемся в открытом море, позволила свести до минимума различия между природными условиями обитания *Calanus* и условиями в эксперименте.

Методика, применяемая в процессе работы, была в основном описана ранее (Сажина, 1959). Для содержания половозрелых особей и старших копепоидитных стадий использовался холодильник, установленный в лаборатории. Температура воды в опытах поддерживалась около $+10^{\circ}$, что соответствовало температуре воды на нижних горизонтах — месте обитания основной массы взрослых стадий. Науплиальные и ранние копепоидитные стадии содержались в чашках объемом 200 см³ в лаборатории на

столах, защищенных от прямых солнечных лучей. Эти стадии в основной массе обитают на глубине от поверхности до 25—50 м, поэтому повышение температуры воды в опытах до 17—18° считалось приемлемым.

Экспериментальные наблюдения, как правило, начинались с отсаживания половозрелых самок. Вымет яиц в большинстве случаев происходит у них во второй половине ночи, перед рассветом. В природе самки калянуса в это время опускаются на глубину 25—50 м. Вымет яиц повторяется через 5—6 дней в течение половой активности самок. Яйца выходят одновременно из обоих половых отверстий и вначале имеют удлинненную каплевидную форму. Оплодотворенные яйца в воде мгновенно округляются. Среднее число яиц в одном помете 17—18 штук. Диаметр яйца калянуса в среднем равен 180 μ . Продолжительность инкубационного периода около суток. Процесс вылупления продолжается 6—8 мин. Вылупление науплиуса *Calanus helgolandicus* v. *ponticus* из яйца ничем не отличается от вылупления *Calanus finmarchicus* и *Calanus helgolandicus*, описанного Маршалл и Орром (Marshall a. Orr, 1953, 1954). Диаметр внутренней оболочки яйца после выхода его из внешней оболочки увеличивается в 1,5 раза. Освободившийся от внутренней оболочки, вполне сформированный науплиус хорошо двигается и быстро уплывает.

На рис. 1 представлены шесть науплиальных стадий *Calanus*. На этом последовательном ряде рисунков хорошо прослеживается изменение формы тела, появление и вооружение верхней губы, вооружение заднего конца тела, сегментация тела.

На I и II стадиях ясно видно, что верхняя губа еще слита с телом науплиуса и ротовое отверстие отсутствует. Вероятно, на первых стадиях науплиус не питается (Grobben, 1881; Marshall a. Orr, 1955). В связи с этим первые две стадии очень кратковременны: первая длится полсутки, а вторая — одни сутки. На последующих стадиях (III—IV) образуется ротовое отверстие и замыкающие его губы с характерным опушением в виде очень тонких, но крепких и острых щетинок.

Задний конец тела у науплиуса I стадии лишь слегка вытянут и не отделен от карапакса. На II стадии отделение карапакса уже закончено, но абдоминальный конец слабо вытянут и мало подвижен. На последующей стадии задний конец тела приобретает подвижность в дорзо-вентральном направлении и науплиус может совершать скачкообразные движения. На V стадии возникает членистость абдомена: он разделяется на два членика. У метанауплиуса VI стадии абдомен трехчленистый.

Вооружение заднего конца тела характерно для каждой стадии: науплиусы I и II стадий имеют по две тонких нежных щетинки (короткие на I и длинные на II стадиях). На III стадии появляются две пары коротких мощных вентральных и апикальных шипов. На IV стадии вооружение хвостового конца дополняется еще одной парой апикальных и двумя парами боковых шипов. Кроме того, задний конец тела обрамлен несколькими рядами мелких шипиков. На последующих стадиях из двух шипиков боковых рядов формируются два дополнительных шипа. Вооружение заднего конца тела V и VI стадий состоит из одной пары длинных и тонких щетинок, трех пар концевых шипов, а также мелких шипиков, расположенных рядами у оснований больших шипов. Вооружение абдомена является хорошим признаком при определении стадии науплиуса.

На рис. 2 можно видеть изменение конечностей с ростом науплиуса. Конечности ранних науплиальных стадий (I и II) приспособлены к выполнению только плавательных функций. Используя обозначения щетинок, данные Никольсом (Nichols, 1934) для *Euchaeta norvegica*, можно сказать, что вооружение придатков науплиуса *Calanus* на I и II стадиях

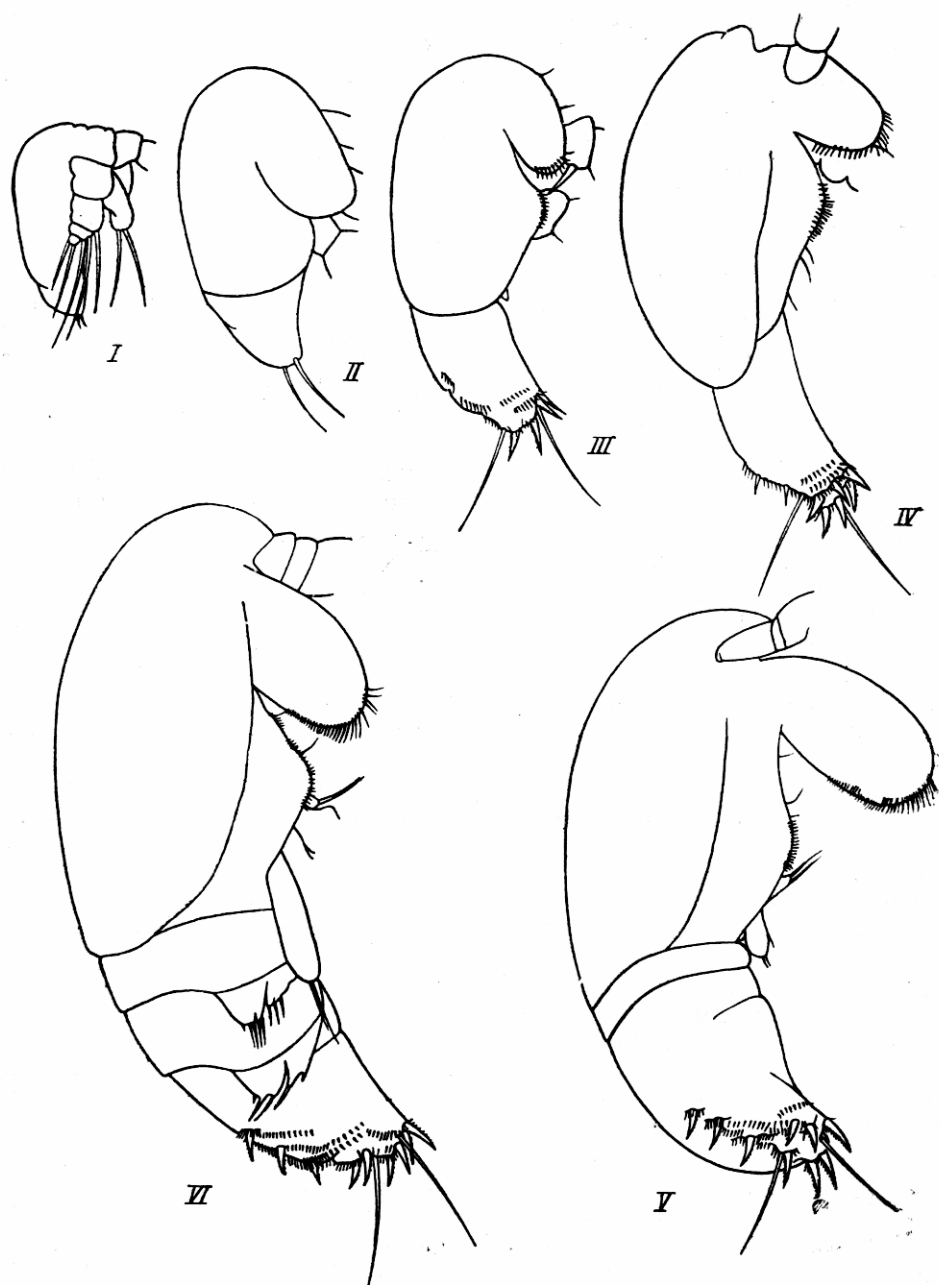


Рис. 1. Науплиальные стадии *Calanus helgolandicus*

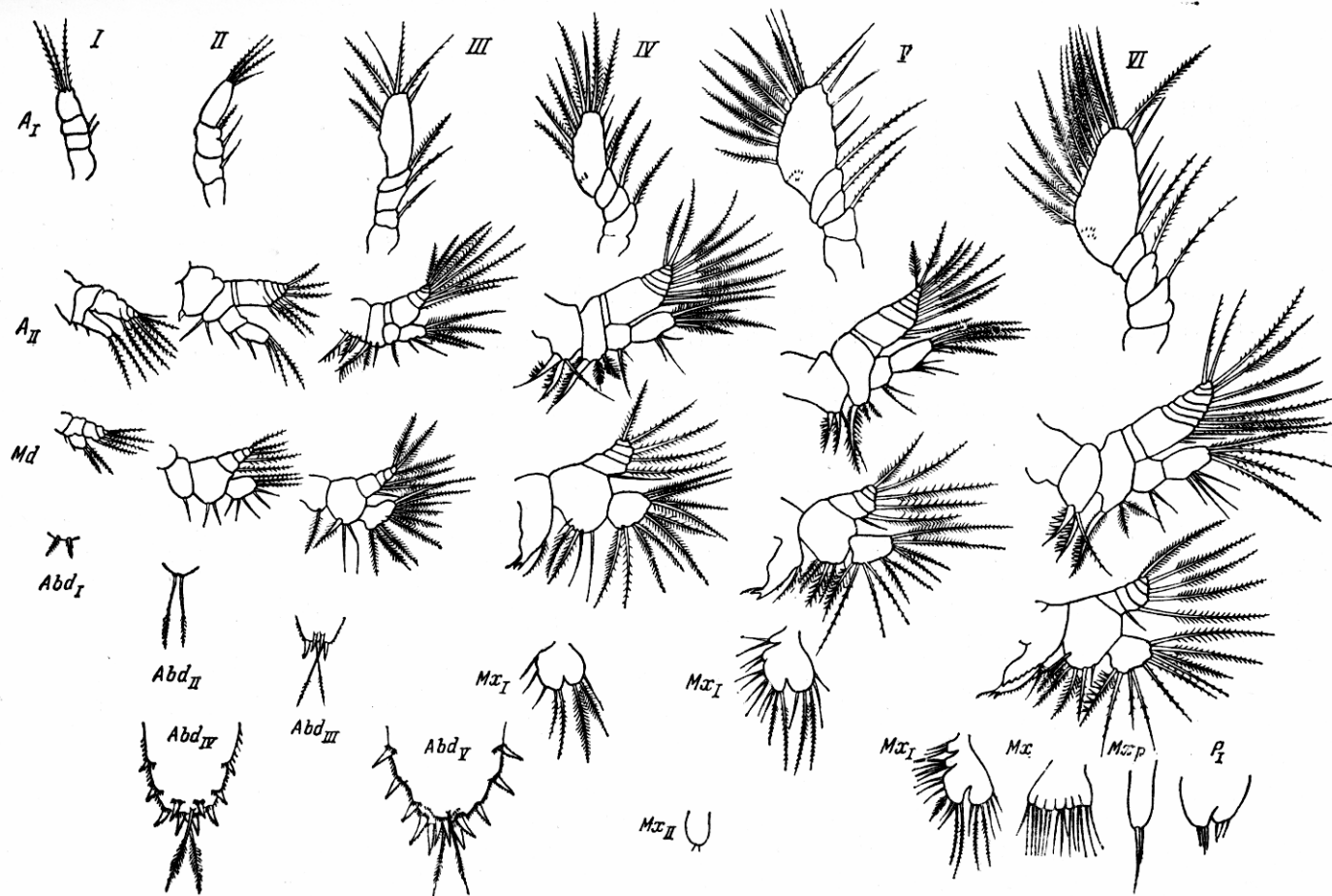


Рис. 2. Конечности и абдоминальный отдел науплиальных стадий *Calanus helgolandicus*

A_I — первая антенна; A_{II} — вторая антенна; Md — мандибула; Mx_I — первая максилла; Mx_{II} — вторая максилла; Mx_{III} — максиллипед;
 Abd_I — Abd_V — задний конец тела науплиусов I—V стадий; P_I — плавательная нога I пары

представлено щетинками типа Р. (*plumosa seta*) и U. (*unplumosa seta*). Щетинки, принимающие непосредственно участие в жевательном процессе (найденные Никольсом у копеподитных стадий и названные *spinous seta*), на I и II стадиях только появляются и имеют вид очень тонких и слабых щетинок. Окончательное формирование жевательных щетинок происходит на III стадии. Более подробно можно рассмотреть конечности VI метанауплиальной стадии.

Первая антенна (A_I). Одноветвистая, пятичленистая. Вторым, третьим и четвертым членики несут по одной щетинке, большой несколько уплощенный конечный членик несет четыре апикальных, восемь длинных боковых внутренних щетинок, хорошо оперенных (тип Р), и пять коротких боковых внешних (тип U).

Вторая антенна (A_{II}). Вторым члеником коксоподита вооружен двумя мощными шипами (тип Sp) и одной тонкой, длинной щетинкой. Базиподит несет длинный, слегка изогнутый шип и две мелкие, хорошо опушенные щетинки. Экзоподит восьмичленистый: первый членик без щетинок, второй членик несет четыре щетинки различной длины, третий — седьмой — по одной четко оперенной щетинке, а конечный — восьмой — снабжен тремя щетинками. Эндоподит двухчленистый. Первый членик несет две боковые щетинки, второй — четыре апикальные и группу (четыре) боковых щетинок.

Мандибула (Md). Кокса мандибулы представляет хитиновую пластинку с просвечивающейся внутри хорошо сформированной коксой мандибулы I копеподитной стадии. Базиподит одночленистый и несет группу (пять) тонких и длинных шипов (тип Sp) и одну маленькую щетинку. Экзоподит пятичленистый. Вооружение члеников распределяется так: первый — четвертый несут по одной щетинке, конечный, пятый, — две. Эндоподит одночленистый несет шесть щетинок в верхушечной своей части и две пары длинных и изогнутых шипов на внешнебоковой.

Первая максилла (Mx_I). Сильно расчленена и несет ряд щетинок как на верхушках лопастей, так и на внутренних частях.

Вторая максилла (Mx_{II})¹. Расчленена на семь лопастей. Каждая лопасть несет две-три щетинки.

Последняя метанауплиальная стадия характеризуется наличием одной пары максиллипед (Mxp) в виде удлинненного выроста, с одной длинной и одной короткой щетинками и двумя парами двухлопастных плавательных ног.

На рис. 3 представлены ротовые конечности рачка I копеподитной стадии (кроме A_I). При сопоставлении рис. 2 и 3 видно, какие изменения претерпевают конечности при переходе из науплиальной стадии в копеподитную. Если у младших науплиальных стадий жевательная функция A_{II} очень существенна, то у I копеподитной стадии A_{II} в большей степени играет роль плавательной конечности. Это изменение функции A_{II} влечет за собой изменение морфологии конечности, которое заключается в удлинении и большем оперении конечных щетинок экзо- и эндоподита. У других конечностей (Md и Mx) выполнение жевательной функции ведет к увеличению числа крепких и острых шипов, расположенных по жевательному краю.

Средняя длина науплиальных стадий *Calanus helgolandicus* представлена в табл. 1 в сравнении с данными М. Лебур (Lebour, 1916) для *Calanus finmarchicus*.

¹ 5-ю ротовую конечность правильнее считать Mx_{II} , а не Mxp .

Таблица 1

Длина наупинальных стадий *Calanus helgolandicus* и *Calanus finmarchicus* (в мм)

Вид	Стадии	I	II	III	IV	V	VI
<i>Calanus helgolandicus</i>	Длина тела	0,17	0,23	0,28	0,39	0,46	0,56
	Длина карапакса . .	—	—	0,22	0,28	0,35	0,37
<i>Calanus finmarchicus</i>	Длина тела	0,21	0,27	0,42	0,48	0,51	0,60 (по Никольскому, 1934)

Ниже представлена продолжительность стадий развития *Calanus helgolandicus* в условиях эксперимента:

Стадии Яйца (выметанные)	Время развития (сутки)
Науплиусы	1
I	1/2
II	1
III	3—8
IV	3
V	3
VI	3
Копеподиты I	3

Наиболее продолжительна III науплиальная стадия. Вероятно, на этой стадии науплиус лучше всего способен переживать неблагоприятные условия. Общая продолжительность всех шести науплиальных стадий равна 13—18 суткам. Л. А. Чаянова (1950) отмечала, что время развития науплиусов *C. helgolandicus* от I до VI стадии при температуре 17—20° равно 15 дням.

Полностью подтвердить экспериментальные данные о сроках развития науплиусов наблюдениями в природе пока не представляется возможным. Удалось выяснить только продолжительность III и IV науплиальных стадий по изменению соотношения их количеств в море в течение нескольких дней исследования.

Таблица 2

Средняя численность яиц и науплиусов *Calanus helgolandicus* под 1 м² в слое воды 0—150 м (в тыс. экз.)

Дата	Яйца	Науплиусы			
		I—II	III	IV	V—VI
6/VI	15	8	20	9	0,5
9/VI	22	8	5	13	3

Как видно из табл. 2, 6 июня в планктоне численно преобладали науплиусы III стадии; 9 июня максимум численности переместился на IV стадию. Численность V и VI стадий также возросла в 6 раз. По-видимому, значительное количество науплиусов III стадии по прошествии трех суток перешло

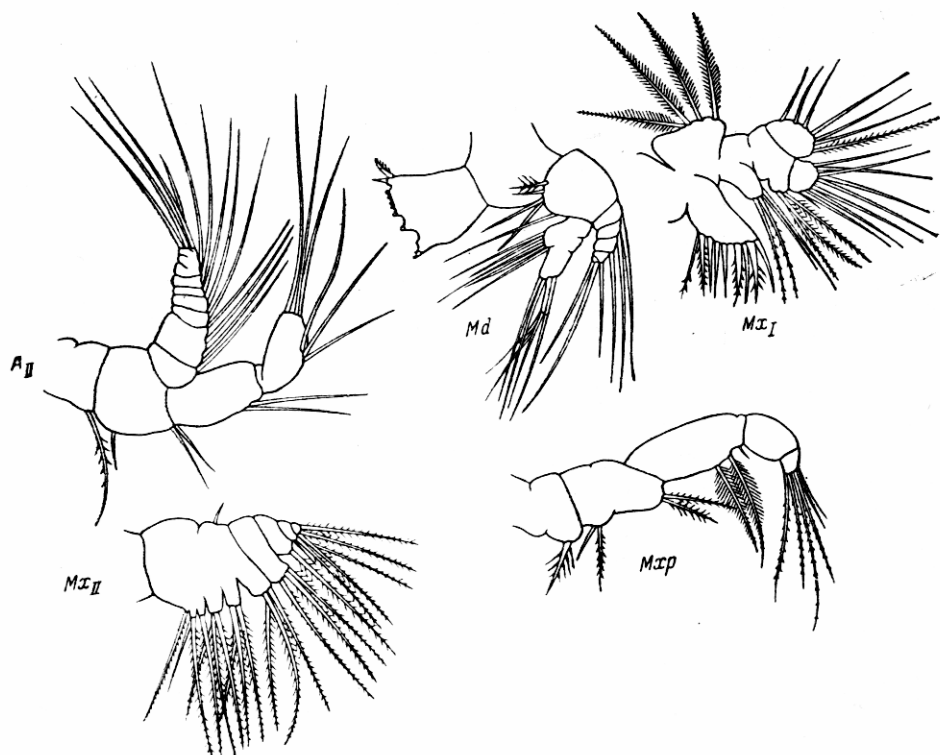


Рис. 3. Ротовые конечности I копепоидной стадии *Calanus helgolandicus*
 AII — вторая антенна; Md — мандибула; MxI — первая максилла; MxII — вторая максилла; Mxp — максиллипод

в IV. Следовательно, в море продолжительность III науплиальной стадии может быть равна трем суткам, что в общем согласуется с экспериментальными данными и позволяет считать полученные нами сроки развития и других стадий рачков близкими к действительным срокам их развития при подобных температурах.

ЛИТЕРАТУРА

- Сажина Л. И. 1959. Развитие черноморских Copepoda I. Науплиальные стадии *Acartia clausi* Giesbr., *Centropages krøyeri* Giesbr., *Oithona minuta* Kritcz. — Труды Севаст. биол. станции, т. XIII.
- Чаянова Л. А. 1950. Размножение и развитие пелагических Copepoda Черного моря. — Труды Карадаг. биол. станции, вып. 10.
- Grobbe C. 1881. Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis* (Goodsir). — Arbeit. aus dem Zool. der Univ. Wien., v. 3, part 3.
- Lebour M. V. 1916. Stages in the life history of *Calanus finmarchicus* (Gunnerus) experimentally read by Mr. L. R. Grawshey in the Plymouth laboratory. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., v. 11, N 1.
- Marshall S. M. a. Orr A. P. 1953. *Calanus finmarchicus*: egg production and egg development in Tromsø Sound in spring. — Acta Boreales, A, 5.
- Marshall S. M. a. Orr A. P. 1954. Hatching in *Calanus finmarchicus* and some other Copepods. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., v. 33, N 2.
- Marshall S. M. a. Orr A. P. 1955. Biology of marine Copepod, *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Edinb. — London.
- Nicholls A. G. 1934. The development stages of *Euchaeta norvegica* Boeck. — Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 54.
- Oberg M. 1906. Die Metamorphose der Plankton Copepoda der Kieler Bucht. — Wiss. Meeresuntersuch., v. 9.