

ПРОБ 68

ПРОБ 98

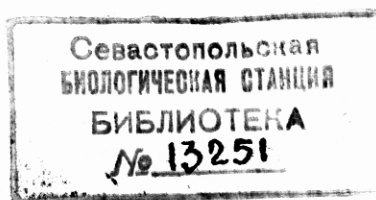
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

СЕВАСТОПОЛЬСКАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОБ 2010

ТРУДЫ
СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ
СТАНЦИИ

Том X



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА • 1958

М. А. ДОЛГОПОЛЬСКАЯ

CLADOCERA ЧЕРНОГО МОРЯ

Ветвистоусые рачки (*Cladocera*) представляют собою один из двух подотрядов листоногих раков (*Phyllopoda*). От другого подотряда — настоящих листоногих (*Euphyllopoda*), живущих только в пересыхающих или пересоленных водоемах, они легко отличаются малыми размерами (до 1 мм, только *Leptodora* 10 мм) и почти нерасчлененным телом с 4—6 парами грудных ножек.

Морские *Cladocera* — категория не систематическая, а экологическая. Она включает в себе те формы ветвистоусых рачков, которые свойственны морям и океанам и противопоставляются тем ветвистоусым, которые населяют пресные или солоноватые воды. Морские *Cladocera* могут встречаться в довольно сильно опресненной воде, но ни одна солоноватоводная, а тем более пресноводная форма не встречается в морях с нормальной соленостью и даже собственно Черного моря по солености недоступно ни для солоноватоводных форм, ни тем более для пресноводных. Таким образом, категория «морские *Cladocera*» есть категория вполне определенная и признана многими авторами (Gibitz, 1922; Rammner, 1931, и др.).

Группа морских *Cladocera* не богата видами; из всех морей и океанов известно только 7 видов и все они указываются для нашего Черного моря. Несмотря на небольшое количество видов, морские *Cladocera* являются весьма существенной частью черноморского планктона, хотя при оценке их кормового значения необходимо учитывать, что оно ограничено только летними месяцами.

Подотряд ветвистоусых раков (*Cladocera*) состоит из 4 триб: *Ctenopoda*, *Anomopoda*, *Onychopoda* и *Harporoda*¹. В число морских *Cladocera* входят представители только наиболее примитивных *Ctenopoda* и более высокоорганизованных — *Onychopoda*. Наиболее дифференцированные *Anomopoda* не имеют морских представителей. *Ctenopoda* представлены в море только одним видом *Penilia avirostris* Dana (сем. *Sididae*, широко распространенное в пресных водах); *Onychopoda* (состоящие из одного семейства *Polyphemidae*) представлены в море 6 видами, объединенными в 2 рода: *Podon* и *Evadne*.

Данный определитель касается только *Cladocera*, живущих в собственно Черном море, и не включает ветвистоусых раков Азовского моря и лиманов. Включив эти районы, мы должны были бы включить в определитель почти все пресноводные формы, что не входит в наши задачи.

¹ Первые 2 трибы объединены Сарсом в группу *Calypptomera*, вторые — в группу *Gymnomera*.

ВНЕШНЯЯ МОРФОЛОГИЯ

Общий облик (рис. 1). Тело неясно сегментировано, однако головной и туловищный отделы хорошо отграничиваются, так как панцирь не прикрывает головы. Кроме того, заметно отличается задний конец тела (*postabdomen*).

Голова загнута вниз так сильно, что глаза и вторые антенны лежат впереди первых. У *Penilia* голова снабжена двумя острыми клювами, ко-

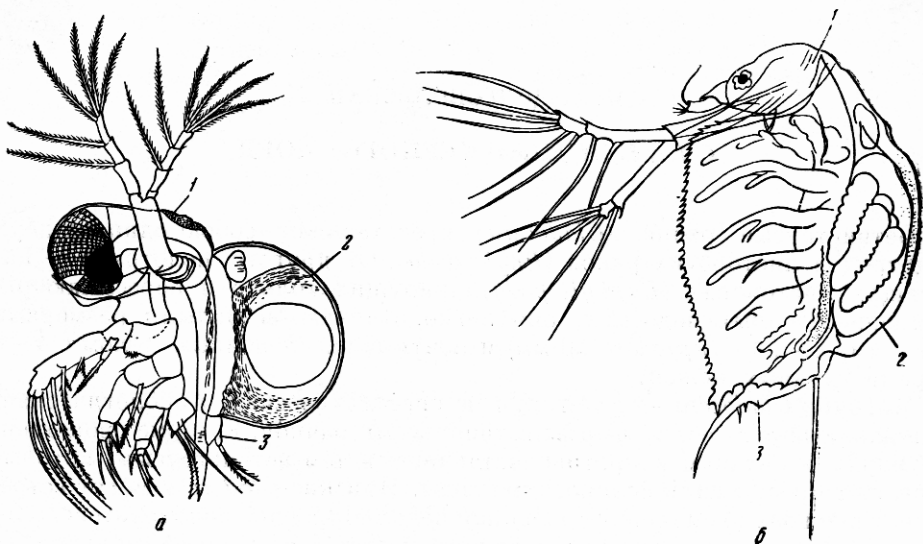


Рис. 1 Общий вид.

а — *Podon*; б — *Penilia*; 1 — головной отдел; 2 — туловищный отдел; 3 — постабдомен.

торые при рассматривании сбоку сливаются и создают впечатление одного. У *Podon* и *Evadne* голова более или менее закруглена.

Панцирь у *Penilia* представляет складку покровов последнего максиллярного сегмента головы, разросшуюся назад и охватывающую тело с боков. Панцирь прикрывает все тело и конечности, оставляя свободной голову. Из под него выступают только самые концы ножек. Между панцирем и поверхностью спинки помещается незамкнутая выводковая камера, открытая сзади, в которой вынашиваются яйца. Поверхность панциря украшена тонкой скульптурой, представляющей собой отпечаток клеток кутикулярного эпителия.

У *Polyphemidae* панцирь редуцирован, не прикрывает ножек и задней части тела, а выводковая камера находится под хитиновым покровом в субкутикулярном слое и открывается наружу специальным отверстием. Таким образом, развитие происходит внутри материнского организма. Выводковая камера в зависимости от наполнения яйцами то растягивается, то спадается и тогда принимает вид небольшого придатка на спине.

Раммнер (Rammner, 1931) схематически изобразил отличия *Penilia* (группа *Calypotera*) и *Polyphemidae* (группа *Gymnotera* — рис. 2).

Первые антенны, или антеннулы, развиты несравненно слабее, чем вторые, и являются по преимуществу носителями органов чувств. Они снабжены органами чувства (химического) — эстетасками и осязательной щетинкой. Антеннулы самцов сильнее развиты, чем антеннулы самок. о ним обычно и отличают самцов и самок.

Вторые антенны, или просто антенны, служат органами движения, двуветвисты, состоят из основной части — протоподита, или стелька, и двух ветвей: наружной — экзоподита, и внутренней — эндоподита, вооруженных плавательными перистыми щетинками. У *Penilia*, как у парящего фильтровальщика, антенны длиннее и имеют большую поверхность. Кроме того, *Penilia* часто распластывает створки своего панциря, снабженного по краям шипиками, и тогда приобретает медузоидный облик.

У *Polyphemidae* (активных хищников) антенны короче. Тело их короткое, шаровидной или яйцевидной формы, почти лишено всяких приспособлений для парения, но хорошо приспособлено для движения, однако не скоростного (как у форм, вытянутых по оси движения). Такая форма тела допускает быстрые изменения направления, верткость, маневренность. Это наталкивает нас на мысль, что *Polyphemidae* способны активно преследовать добычу.

Ротовые конечности. Для всех вообще ветвистоусых характерны мандибулы не симметричные, без щупика. У представленных в Черном море двух групп *Cladocera* форма мандибул заметно отличается, по-видимому, в связи с различным способом питания. Мандибулы хищных *Polyphemidae* узкие и тонкие, с более длинными и узкими зубьями на конце, приспособленными для разрывания более крупной пищи (рис. 3,а). У *Penilia* (*Stenopoda*), питающейся мелкими отцеживаемыми частицами, конец сравнительно широкой мандибулы покрыт мелкими зубчиками, удобными для перетирания мелкой пищи (рис. 3,б).

Максиллы сильно редуцированы: у *Penilia* максиллы I — в виде нерасчлененных пластинок, максиллы II очень слабо развиты. У *Polyphemidae* и те и другие имеют вид маленьких бородавочек.

Торакальные конечности. Поскольку локомоторную функцию в основном выполняют вторые антенны, торакальные ножки служат главным образом для схватывания пищи и поэтому строение их зависит от способа питания.

Penilia имеют 6 пар фильтрующих ножек. Эти ножки лопастные, с только намечающейся членистостью, богато снабжены перистыми фильтрующими щетинками, которые покрывают поверхность ножки, вплоть до максиллярного отростка. Ножки имеют очень тонкий хитиновый покров и приобретают некоторую упругость только благодаря наполнению их жидкостью тела, за что и получили название тургорных ножек¹.

Penilia — фильтратор, выцеживающий пищу из воды через гребешки перистых щетинок на ножках.

У хищников *Polyphemidae* ножки значительно тверже, лишены фильтрующих щетинок и снабжены коготковидными шипиками, приспособленными для схватывания пищи. Ножки имеют плотный скелет с сочленениями, двуветвистые, с двучленистым протоподитом, трехчленистым эндоподитом и одночленистым экзоподитом. Базальный членик протоподита

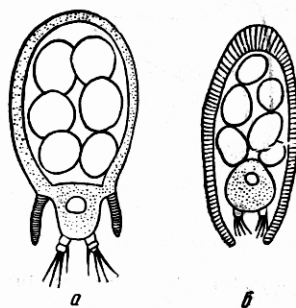


Рис. 2. Схема поперечного разреза:

а — *Calypotmera* и б — *Gymnotera* (по Раммнеру, 1931).

¹ Трудностью поддержания в морской воде необходимого тургора, обеспечивающего работу фильтрующих ножек, видимо, объясняется слабое распространение *Calypotmera* в морях.

снабжен хорошо выраженным у второй и третьей пары ножек максиллярным отростком, помогающим удерживать и размельчать пойманную пищу. Ножки несут коготковидные щетинки. Одна из щетинок первой пары ног самца превращена в своеобразный крючок. Активный способ перемещения и добычи пищи у *Polyphemidae* связан с более высокой, чем у *Penilia*, организацией зрительного аппарата.

Постабдомен не несет конечностей. У *Penilia* он относительно длинный, имеет на спинной стороне две длинные «плавательные» перистые

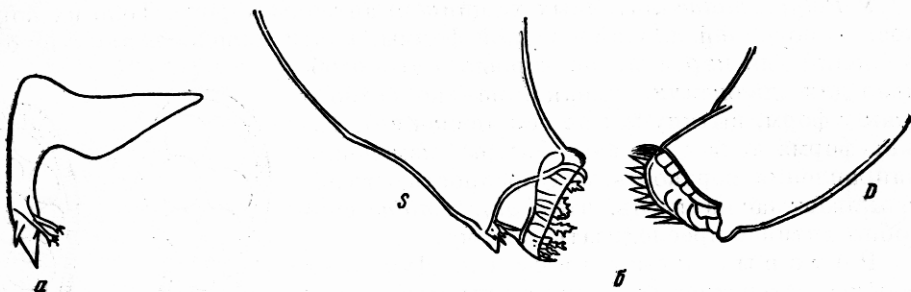


Рис. 3. Мандибулы.

а — *Podon intermedius*, по Лиллиеборгу (Lilljeborg, 1901), б — *Penilia*, по Штейнеру (Steuer, 1933).

щетинки, которые некоторыми исследователями принимаются за чувствительные. Заканчивается постабдомен парой фуркальных коготков почти такой же длины, как и сам постабдомен. У *Penilia* подгибающийся под створки постабдомен вместе с фуркальными коготками служит для прочистки фильтрующих щетинок грудных ножек. У *Polyphemidae*, у которых нет фильтрующих щетинок, постабдомен сильно редуцирован, причем у наших *Polyphemidae* фуркальные коготки, утратив функцию прочесывания фильтрующих щетинок, сохраняются в виде двух коротких, с широким основанием зубцов, а «плавательные» щетинки могут быть развиты в различной степени.

АНАТОМИЯ

Наружный покров состоит из хитинового слоя, выделяемого лежащим под ним однослойным гиподермисом. Сетчатая скульптура раковины является отпечатком выделяющего ее эпителия. Она особенно хорошо заметна на панцире *Penilia*, *Evadne tergestina* и мало заметна у *Podon* и других *Evadne*. Субкутикулярный эпителий выделяет хитиновую кутикулу, которая периодически (при линьках) сменяется. У медленно плавающей *Penilia* кутикула тонкая, прозрачная. У *Polyphemidae* — активных хищников — кутикула прочнее.

Из мускулов особого внимания заслуживают мускулы вторых антенн — основного органа движения, прикрепляющиеся в затылочной области. Их различное расположение может быть использовано в качестве признака для распознавания видов рода *Evadne*. Весьма интересны также 3 пары глазных мускулов: поднимающие (леваторы), опускающие (депрессоры) и поворачивающие (ротаторы).

Пищеварительный канал начинается небольшим расширением у основания наружной губы, которая хорошо развита у всех вообще ветвистоусых. У *Penilia* она имеет вид изогнутого языковидного образования. У *Polyphemidae* это вогнутая пластинка, охватывающая весь

комплекс ротовых частей, приспособленный для схватывания живой добычи. Узкий, резко переходящий в расширенную среднюю кишку пищевод направляется вверх к затылочной области. Средняя кишка имеет небольшое расширение (желудок), а затем у *Penilia* прямо направляется к заднему концу тела, где, перейдя в очень короткую заднюю кишку, открывается немного впереди фуркальных коготков. У *Polyphemidae* в связи с укорочением брюшной поверхности кишка поворачивает прямо вниз, образуя перед тем пару рудиментарных выростов, в виде едва намеченных выпячиваний. Анальное отверстие лежит между фуркальными коготками.

Органы выделения у *Cladocera* представлены рудиментами антеннальных нефридиев и парой максиллярных желез, состоящих из концевого целомического мешочка, нефростома, или выделительной воронки, мочевого канала и мочевого пузырька, и открывается у основания рудиментарной второй максиллы. У большинства *Cladocera* извитой каналец располагается между двумя листками панциря; у *Polyphemidae*, у которых панцирь редуцирован, сильно вытянутый мочевой каналец располагается в полости тела.

Органы кровообращения состоят только из одного сердца мешочковидной формы с одной парой входных боковых отверстий — остий. У *Polyphemidae* имеется след аорты. Кровь движется в лакунах между тканями.

Дыхание совершается поверхностью тела. Жаберные придатки — эпиподиты — имеются только у *Calypptomera*, однако у *Penilia* Бенинг (Behning, 1927) их не отметил, но Штейер (Steuer, 1933) их изображает.

Затылочный орган, расположенный у *Podon* и *Evadne* в затылочной области, описан Лейкартом (Leuckart, 1859), а затем Раммнером (1930) как орган прикрепления. Дейдар (Dejdar, 1931) считает его органом дыхания. Раммнер (1933) находил *Evadne spinifera* в Саргассовом море прикрепленными этим органом к водорослям.

Нервная система состоит из пары надглоточных ганглиев (с хорошо обособленными зрительными лопастями), соединенных окологлоточными комиссурами с подглоточными ганглиями, за которыми следует с трудом распознаваемая у *Calypptomera* брюшная цепочка из пары мандибулярных ганглиев и четырех пар торакальных ганглиев с отходящими от них нервами грудных ножек.

Органы чувств. Широко распространенный у ветвистоусых непарный науплисовый глаз у разбираемых здесь представителей отсутствует. Сложные парные глаза, как у всех *Cladocera*, слиты в один глаз, состоящий из пятиклеточных глазков (омматидиев) и заключенный в полностью замкнутую камеру. Степень развития глаз стоит в связи с образом жизни: у фильтратора *Penilia* количество составляющих его омматидиев равно 28, у активных хищников *Polyphemidae*—80 (*Evadne*) и 100 (*Podon*), причем глаз занимает примерно около трети всей длины тела и дифференцирован на 2 отдела. Верхний, или дорзальный, отдел состоит из 57 омматидиев; остальные омматидии входят в нижний, или вентральный, отдел. У *Polyphemidae* можно допустить наличие сетчатого, или мозаичного, изображения и оценки расстояния. Более высокое, чем у *Penilia*, развитие зрительного аппарата у *Polyphemidae*, несомненно, связано с активным способом перемещения и добычи пищи.

Органы чувства (химического) — эстетаски — состоят из прозрачной тонкой трубочки, вдоль которой проходит нервное волокно. Количество эстетасков для семейства постоянно: у сем. *Sididae* их 9, за исключением *Penilia*; у которой Бенинг (1927) насчитал 4, а Штейер (1933а)—7; у *Polyphemidae*—5. У обоих упомянутых семейств количество эстетасков у самок и

самцов одинаково. Кроме того, на антеннулах имеется по одной особой щетинке, которой приписывают роль органа осязания. Две «плавательные» щетинки на спинной стороне абдоминальной части, по-видимому, также играют роль органов осязания.

Органы размножения. Парные яичники, располагающиеся вдоль кишки, переходят в короткие яйцеводы, открывающиеся на спинной стороне в выводковую камеру. Семенники в общем такой же формы, как и яичники, но открываются на брюшной стороне как у *Penilia*, так и у *Polyphemidae* непосредственно за последней парой ножек.

Вторичные половые признаки. Самцы меньше самок, имеют на первой паре торакальных ножек своеобразные крючки; у самцов *Penilia* первые антенны очень длинные, достигают заднего конца тела.

Самки имеют выводковую камеру; первые антенны обычной для самок других *Cladocera* длины.

Размножение. Размножаются морские *Cladocera*, как и пресноводные, с метагенезом, т. е. с чередованием партеногенетических поколений и поколения двуполого. Из зимних яиц развиваются партеногенетические самки, которые после ряда таких же партеногенетических поколений дают поколение двуполое, состоящее из самцов и самок. Таким образом, ветвистоусые раки размножаются яйцами двух сортов: партеногенетическими, так называемыми «летними», или субитанными, яйцами, развивающимися без оплодотворения, и яйцами «зимними», или латентными. Партеногенетические яйца прозрачны, бедны питательным веществом, оболочку имеют тонкую, развиваются очень быстро. В начале партеногенетического цикла эти яйца дают несколько генераций партеногенетических самок, при этом зародыши, еще лежащие в выводковых камерах материнской особи, уже содержат в своих камерах зародышей второго поколения, а последние, в свою очередь, так же и третьего (см. рис. 5). Таким образом, у морских ветвистоусых так же, как и у пресноводных, имеется типичный педогенез, т. е. детское размножение. Каждая самка может давать несколько пометов таких педогенетически размножающихся самок. При этом плодовитость — число зародышей в выводковой сумке, а также и размеры к концу партеногенетического цикла снижаются.

Причины появления самцов пока точно не установлены. Первоначально думали, что появление их связано с падением температур, отсюда термины «зимние яйца», «зимние» самки. Потом, когда появились противоречащие факты, появление самцов стали приписывать выработанной в ходе эволюции и закрепленной наследственно цикличности размножения. Однако в дальнейшем оказалось, что у дафний в искусственных условиях можно получить десятки поколений партеногенетически размножающихся самок, без появления самцов.

Размеры *Cladocera* к концу партеногенетического периода уменьшаются.

Оплодотворенные «зимние» яйца снабжены большим запасом желтка, толстой скорлупкой, непрозрачны, темно-коричневого, почти черного цвета, развиваются вне выводковой камеры после некоторого промежутка покоя.

Плодовитость. Количество «летних» яиц у разных видов различно и подвержено локальным вариациям (максимум 20 указан для *E. nordmanni* в районе Нагасаки, при температуре 18—20°). Колебания количества яиц связывают с температурой (Rammner, 1933) и с соленостью; в немецком море *E. nordmanni* имеют от 7 до 8 зародышей, а в Балтийском 2—3 (Rammner, 1930). Ченг (Cheng, 1947) находит прямую зависимость между размером и плодовитостью. Плодовитость *E. nordmanni* при размерах от 300 до 400 μ в среднем равна 2,7, при размерах 500—600 μ

плодовитость в среднем равна 4,2. Число «зимних» яиц у всех морских *Cladocera* обычно 1, редко 2. Весной из них выходят молодые особи и бесполом размножением популяция снова восстанавливается до ее летней численности.

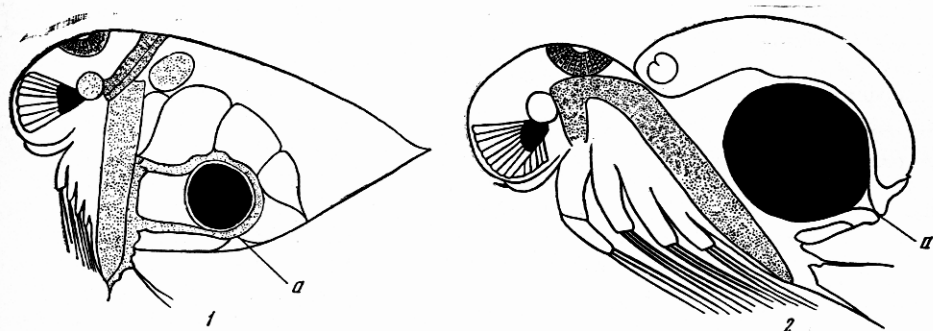


Рис. 4. Самки *Evadne nordmanni* (1) и *Podon leuckarti* (2) с зимними яйцами [по Кутнер (Kuttner, 1911)].
а — отверстие для оплодотворения зимнего яйца.

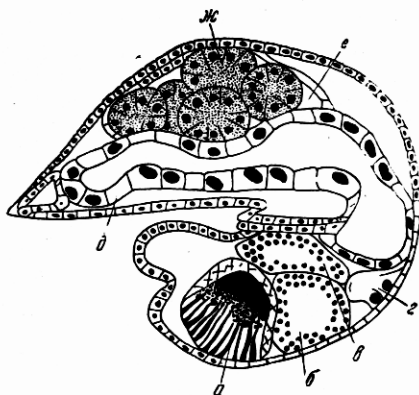


Рис. 5. Продольный разрез через эмбрион *Evadne nordmanni* [по Кутнер (Kuttner, 1911)].
а — глаз; б — зрительный ганглий; в — мозг; г — затылочный орган; д — пищеварительный тракт; е — выводковая камера с пятью зародышами; ж — зародыши.

Оплодотворение. Яйца оплодотворяются в выводковой камере или в яичниках. У *Polyphemidae*, при совершенно закрытой выводковой камере, «зимние», т. е. подлежащие оплодотворению, самки имеют для этого специальное отверстие (рис. 4).

Развитие. Как «летние», так и «зимние» яйца развиваются без метаморфоза. Еще в зародышевом состоянии они приобретают общий облик взрослой формы (рис. 5).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФИЛОГЕНИЯ

Историю развития морских ветвистоусых раков можно представить себе таким образом: жившие в море предки *Phyllopoda* расселились в континентальные, в частности пресные воды, где они широко распространились и дали здесь начало группе малосегментных предков *Cladocera*.

Морские *Euphylloroda*, по-видимому, не приспособившись к каким-то новым условиям, возможно к появлению рыб, вымерли так же, как и почти все пресноводные, уцелев только в таких исключительных водоемах, как высыхающие и пересоленные, недоступные для их врагов.

Развившись в пресной воде из малосегментных эуфиллопод, предки *Cladocera* эволюционировали здесь в богато дифференцированный подотряд, состоящий из 4 триб, ряда семейств, родов и видов. От этой богато дифференцированной группы пресноводных предков и произошли морские ветвистоусые раки, вторично вселившиеся в море из пресной воды. Вселение это в ходе эволюции, по-видимому, было по меньшей мере 2 раза, и происхождение их нельзя поэтому считать монофилетическим. Начало морским *Cladocera* дали представители двух пресноводных семейств: *Sididae* (*Penilia*) и *Polyphemidae* (*Podon* и *Evadne*). Мы не можем считать *Penilia* примитивной формой, от которой могли бы произойти другие пресноводные *Sididae*, а затем и все пресноводные *Cladocera*. Большинство авторов (Sudler, 1899; Behning, 1912, 1927) на основании развития, а Штейер (1933а) на основании эстетасков на первой антенне считают *Penilia* более специализированной планктонной формой, чем пресноводные *Sididae*; поэтому *Penilia* мы производим от пресноводных *Sididae*, а не от каких-то неизвестных нам морских предков.

Морские *Polyphemidae* теснейшим образом связаны с пресноводным родом *Polyphemus*, от которого они отличаются рудиментацией максиллярного отростка и редукцией щетинок на экзоподитах грудных ножек.

Из двух морских родов семейства *Polyphemidae* — *Podon* и *Evadne*, род *Podon* и по внешнему облику и по количеству щетинок (Gibitz, 1922) и по строению глаз (Miltz, 1899) ближе к исходному пресноводному роду *Polyphemus*, чем *Evadne*.

Эволюция морских *Polyphemidae* шла в направлении уменьшения количества щетинок, возможно, в связи с лучшими условиями пловучести в морской воде. Филогенетический ряд *Polyphemus* — *Podon* — *Evadne* выводили Мильтц (Miltz, 1899), Бенинг (1912), Гибитц (1922). Приведенная концепция филогенеза морских *Polyphemidae* может быть изображена следующей схемой.

<i>Evadne nordmanni</i>	
2.2.1.1.	(6)
<i>Evadne spinifera</i>	
2.2.2.1.	(7)
<i>Evadne tergestina</i>	
2.3.3.1.	(9)
<i>Podon leuckarti</i>	
1.1.1.2.	(5)
<i>Podon intermedius</i>	
2.1.1.2.	(6)
<i>Podon polyphemoides</i>	
3.3.3.2.	(11)
<i>Polyphemus pediculus</i>	
5.5.5.3.	(18)

Другого, прямо противоположного, мнения придерживается Ишрейт (Ischreyt, 1935), выводящий пресноводных *Polyphemidae* от морских. В таком случае пришлось бы допустить сначала упрощение фильтрующей ножки предка *Polyphemidae* до типа *Podon* и *Evadne*, а потом обратное увеличение количества щетинок (приближение к исходному фильтрующему типу), которое мы наблюдаем у *Polyphemus*, а, как известно, такой обрат-

ный ход эволюции отмечался очень редко и притом большей частью недостаточно обоснованно.

Ряд других обстоятельств, на которых мы не можем останавливаться, делает для нас представление Ишрейта об эволюции *Polyphemidae* менее вероятным, чем приведенное выше.

Основы классификации

Еще Сарс (Sars, 1897), изучая каспийских *Polyphemidae*, обратил внимание, что признаки, предложенные Мюллером (Müller, 1867) для разли-

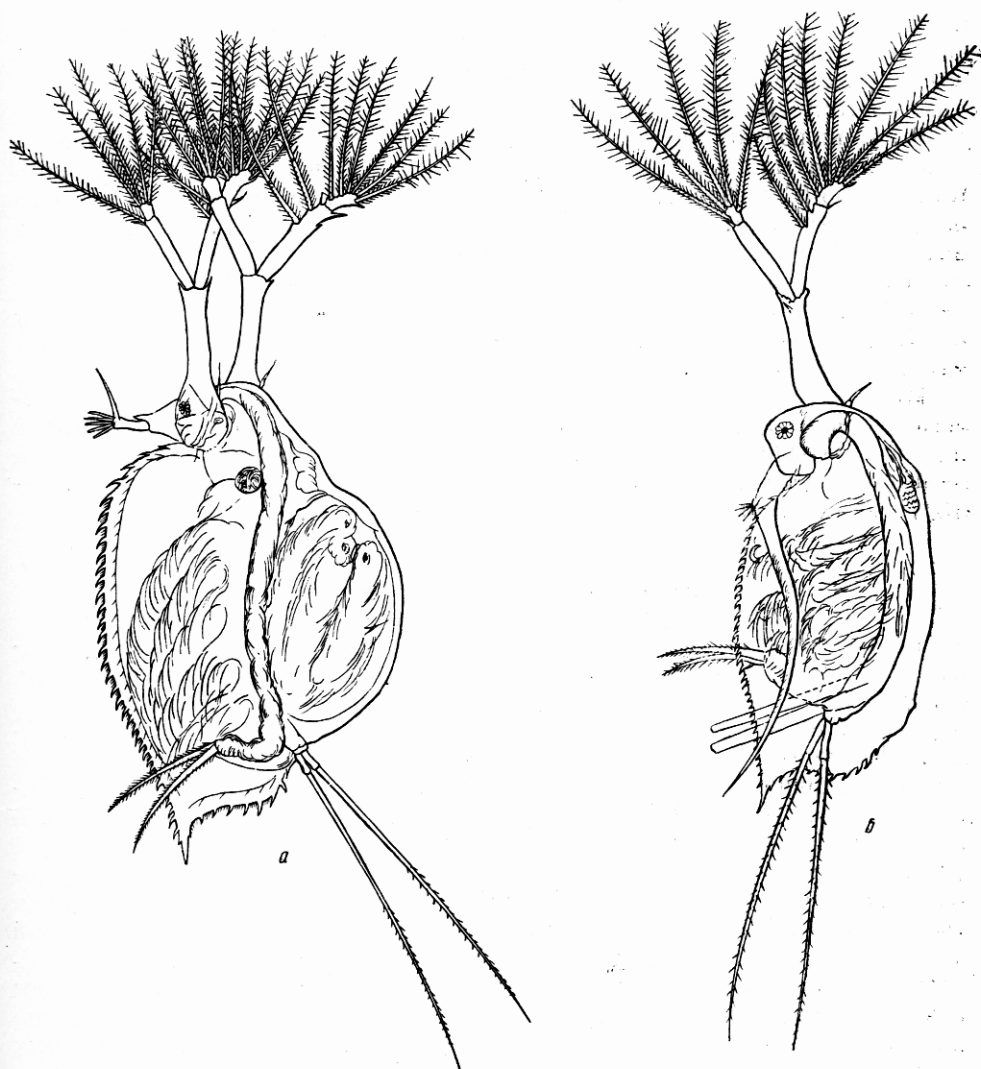


Рис. 6. *Penilia avirostris* Dana, общий вид.

а — самка; б — самец.

чения двух родов *Podon* и *Evadne* (форма выводковой камеры, треугольная у *Evadne* и округлая у *Podon*, затылочная выемка у *Podon* и отсут-

ствие ее у *Evadne*), не приложимы к каспийским формам, среди которых имеются виды с треугольной формой выводковой камеры и одновременно с затылочной вырезкой. Поэтому он счел целесообразным соединить оба эти рода под одним общим названием *Evadne* Lovén (1836), как имеющим приоритет перед *Podon* Lilljeborg (1853). Этот же взгляд был повторен Сарсом в 1902 г. В 1927 г. мы также находим у него только один род *Evadne*¹.

Однако Лиллиеборг (Lilljeborg, 1901) различает оба рода, опираясь на такие признаки как некоторая подвижность головы у *Podon*, отделенной от туловища глубокой затылочной выемкой (вырезкой), а также большая и толстая губа без отростка, в то время как у *Evadne* голова неподвижна и без всякой вырезки переходит в туловище, а верхняя губа имеет большой отросток, при рассматривании сбоку, ромбической формы. Но рассматривание отростка на верхней губе представляет некоторые неудобства, поэтому Лиллиеборг (1901), а за ним и другие, например Раммнер (1930), не включают этот признак в определители морских *Polyphemidae*, у которых затылочная вырезка считалась надежным родовым признаком. Капориакко (Caporiacco, 1938) указывает, что у *Evadne tergestina* и форма выводковой камеры и затылочная вырезка варьируют так, что некоторые особи более похожи на *Podon*, чем на других представителей рода *Evadne*. Мы не находим возможным принять предложение Капориакко восстановить для *Evadne tergestina* родовое название *Pseudevadne*, установленное Клаусом (Claus, 1877), от которого последний отказался, не дав характеристики этого рода.

Мы не встречали подобных вариаций *Evadne tergestina*, но чтобы избежать ошибок, предлагаем включить в определительную таблицу, кроме признака затылочной вырезки, также наличие на экзоподитах четвертой пары ног 2 щетинок у рода *Podon* или 1 у рода *Evadne*. Что касается *Penilia*, то отличить ее от *Polyphemidae* не трудно.

Географическое распространение

Наши сведения о географическом распространении *Cladocera* за последние 20 лет значительно расширились главным образом за счет советских исследований в районе северных морей и Тихого океана. Но все же о громадных областях Тихого и Индийского океанов мы имеем очень мало данных. Морские *Cladocera* вообще имеют очень широкое географическое распространение от Белого моря, входа в Карское море и выхода Берингова пролива в Северный Ледовитый океан до Нового Южного Уэльса и Новой Зеландии в южном полушарии (Dakin a. Colefax, 1933; Степанов, 1937; Rammner, 1939; Яшнов, 1948, и др.). Наиболее далеко на север заходят *Podon leuckarti*, *Evadne nordmanni*, *Podon intermedius*, в то время как *Penilia* только недавно (Cattley a. Harding, 1949) была найдена в южной части Немецкого моря. Такие формы, как *Evadne nordmanni*, *Evadne spinifera*, *Podon polyphemoides*, *Podon leuckarti*, могли бы быть причислены к биполярным или точнее к бореально-нотальным, если бы экваториальные области можно было считать достаточно изученными для негативных утверждений.

Podon intermedius отмечен только в бореальной области Атлантического океана, а *Evadne tergestina* известна только для теплых вод.

¹ Некоторые авторы (Krämer, 1895; Brady, 1914; Calman, 1917) не считали форму тела *Evadne tergestina* достаточно характерным признаком.

Все известные (Gibitz, 1922; Steuer, 19336; Rammner, 1931, 1933; Dakin a. Colefax, 1933, и др.) 7 видов морских *Cladocera*: *Penilia avirostris* Dana, *Podon leuckarti* Sars, *Podon intermedius* Lill., *Podon polyphemoides* Lill., *Evadne nordmanni* Lov., *Evadne spinifera* P. E. Müll., *Evadne tergestina* Claus найдены в Черном море, которое характеризуется, с одной стороны, пониженной соленостью (16—17‰), а с другой — значительными колебаниями температуры, от близкой к тропическим до северной бореальной. Очевидно, соленость собственно Черного моря приемлема для них, а летняя высокая температура делает его доступным даже для наиболее теплолюбивых из них. Зимнее же понижение температуры не является для них препятствием, благодаря «зимним» яйцам, переживающим неблагоприятный период.

Таким образом, мы не имеем основания предполагать, что средние годовые температуры лимитируют распространение *Cladocera*, как это думали Кальман (Calman, 1917) и Капориакко (1938), определившие изотерму 18° северной границей распространения *Penilia*.

Судя по наличию «зимних» яиц, опускающихся на дно, все морские *Cladocera* — неритические формы, хотя *Evadne spinifera* была найдена посредине Атлантического океана среди саргассовых водорослей.

Экономическое значение

Cladocera как основной организм кормового зоопланктона (Кусморская, 1950) в летний период играют огромную роль в питании планктоноядных рыб и многих видов мальков и личинок, составляя наиболее важную часть их пищевого рациона (Bigelow, 1924).

По данным М. М. Брискиной (1954), в пищевом спектре барабули длиной 1—3 см *Evadne spinifera* и *Penilia avirostris* составляли соответственно 64 и 3%, а у экземпляров длиной 3—5 см 2 и 41% (по весу).

Таблица для определения черноморских *Cladocera*

- 1 (2). Раковина покрывает грудь и конечности. Шесть пар одинаковых ножек с жаберными придатками (*Ctenopoda*, *Sididae*) *Penilia avirostris* Dana
- 2 (1). Раковина только в виде выводковой камеры; 4 лишённые жабер ноги (*Onychopoda*) *Polyphemidae* 3
- 3 (4). Голова и тело разделены глубокой выемкой. Выводковая камера большей частью округлая; экзоподит последней пары ног с двумя щетинками . . . 5
- 4 (3). Голова большей частью без ясного отчленения и переходит в удлинённо-овальную или конусообразную выводковую камеру; экзоподит последней пары ног с одной щетинкой. *Evadn* . 9
- 5 (6). Четырёхчленистый экзоподит II антенны с 6 плавательными щетинками. Число щетинок на экзоподитах I—IV пар ног 1. 1. 1. 2. *Podon leuckarti* Sars.
- 6 (5). Четырёхчленистый экзоподит II антенны с 7 плавательными щетинками 7
- 7 (8) Число щетинок на экзоподитах I—IV пары ног 2. 1. 1. 2. *Podon intermedius* Lill.
- 8 (7). Число щетинок на экзоподитах I—IV пары ног 3. 3. 3. 2. *Podon polyphemoides* Lill.
- 9 (10). Оба мускула плавательной антенны соприкасаются. Число щетинок на ножках 2.2.1.1. *Evadne nordmanni* Lov.
- 10 (9). Оба мускула плавательной антенны расходящиеся 11
- 11 (12). Число щетинок на экзоподитах 2. 2. 2. 1 *Evadne spinifera* P. E. Müller.
- 12 (11) Число щетинок на экзоподитах 2.3.3.1 *Evadne tergestina* Claus.

Примечание к определителю. Форма выводковой камеры и затылочная вырезка у *Evadne tergestina* могут варьировать. Для проверки определения *Polyphemidae* можно пользоваться следующей упрощённой таблицей.

Таблица 1

Число щетинок на экзоподитах ног у представителей
сем. *Polyphemidae*

Вид	Число щетинок на экзоподитах I—IV пар ног			
	I	II	III	IV
<i>Podon leuckarti</i> . . .	1	1	1	2
<i>Podon intermedius</i> . .	2	1	1	2
<i>Podon polyphemoides</i>	3	3	3	2
<i>Evadne nordmanni</i> . .	2	2	1	1
<i>Evadne spinifera</i> . .	2	2	2	1
<i>Evadne tergestina</i> . .	2	3	3	1

***Penilia avirostris* Dana, 1849 (рис. 6)**

Penilia avirostris Dana, 1849, p. 47, 1852, pl. 1269—70; pl. 89, fig. 20—26; Calman, 1917; Lochhead, 1936, pp. 335—357, fig. I—II; 1954, p. 103; Caroniasco, 1938, pp. 1—11; Ghazzawi, 1938, p. 2, fig. 2; Долгопольская, 1940, стр. 78; Галаджиев, 1948, стр. 193; Cattley a. Harding, 1949, pp. 238—9; Boschma, 1949; Fuller, 1950, p. 734; Кусморская, 1950, стр. 177—214; Ключарев, 1952, стр. 81; Deevey, 1952, p. 66; Бродский, 1955.

Penilia orientalis Dana, 1849, 1852; Marucawa, 1921.

Penilia schmackeri Richard D., 1895, pp. 279—289, 352, pl. XV—XVI, XX—XXV; Hansen, 1899, p. 4, taf. 1, fig. 1, 1в; Sudler, 1899; Зернов, 1908, стр. 500—502; 1915а, стр. 230; Leder, 1915, pp. 350—360, fig. 1—4; Gibitz, 1921, p. 368; Caroli, 1923, p. 96—99; Zagorowsky, 1925, p. 156; Никитин, 1926, стр. 123; Рубинштейн, 1926, стр. 1—60; Behning, 1927, pp. 345—350 abb. 1—12; Rammner, 1923, pp. 118—120; Steuer, 1933, pp. 6—27, fig. 1—17; 1933а, pp. 80—83; Тарац, 1933, стр. 65; Dakin a. Colefas, 1933, p. 211; Issel, 1934, p. 18; Вълкановъ, 1936, стр. 313; Косякина, 1937, стр. 81; Motoda a. Anracu, 1952, p. 17—20.

Penilia schmackeri (avirostris) Richard D., 1905, p. 1—10.

Penilia pacifica Krämer, 1895, p. 222, pl. XXIII, fig. 1—5.

Penilia sp. Richard J., 1895; Конопльов, 1937, Бродский, 1941, стр. 163.

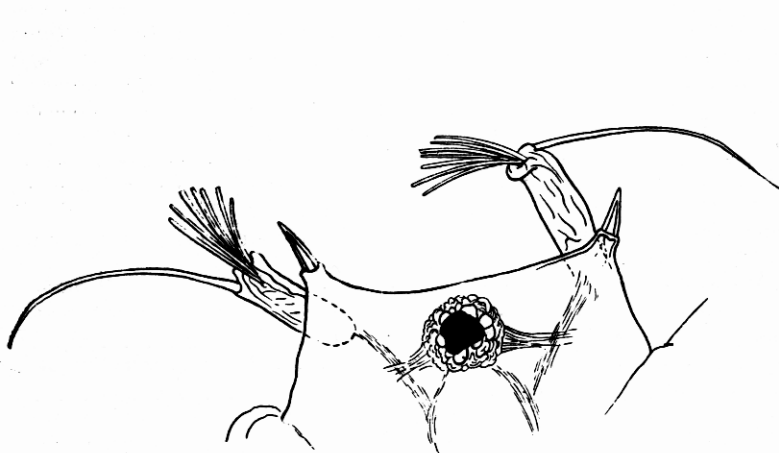


Рис. 7. Голова и первые антенны самки *Penilia*; вид со спинной стороны.



Рис. 8. Первые антенны самца *Penilia*.

Penilia avirostris была описана и изображена Дана (Dana, 1852—1855) по экземплярам, собранным 24.XII—1838 г. в порту Рио-де-Жанейро.

Род *Penilia* состоял из нескольких видов. Еще Ришар (Richard, 1905) высказал предположение, что его *Penilia schmackeri* идентична *P. avirostris*. Кальман (1917) все виды *Penilia* объединил в один *Penilia avirostris*. Штейер (1933а) в своем тщательном исследовании подтвердил точку зрения Кальмана. Этой точки зрения будем придерживаться и мы.

Тело чечевицеобразной формы, более или менее сплющенное.

Голова самки сильно загнута вниз и вытянута в 2 широко расставленных выроста, видимые при рассматривании сбоку как один клюв, что и послужило основанием для названия этого вида *avirostris* (птицеклювая). Голова самца округлая, не имеет ростральных выростов.

Первые антенны, или антеннулы (рис. 7, 8), у самок слабые, в виде одного палочковидного членика, с расширением на конце. У основания этого вздутия расположена 1 длинная (чувствительная) щетинка, а на конце его пучок эстетасков (по Ледеру, 1915 и Бенингу, 1927, их 4; по Штейеру, 1933 — 7). У черноморских экземпляров мы обнаружили 7 эстетасков как у самца, так и у самки. Такую редукцию числа эстетасков по сравнению с другими *Sididae*, у которых их насчитывается 9, Штейер считает одним из признаков специализации этой формы. Эстетаски являются, по-видимому, рецепторами свойств приносящего тока воды и располагаются, как у самцов, так и у самок, у места входа тока воды в межстворковую полость.

Антеннулы самца сильно отличаются от антеннул самок. Они длинные (достигают конца панциря) и состоят из короткой основной части, с пучком эстетасков на боковой стороне дистального конца и длинного, тонкого, серповидно изогнутого, заостряющегося к концу отростка. Вдоль всего края вогнутой поверхности, вплоть до самого конца антенны, сидят расположенные многорядно мельчайшие шиповидные бугорки, придающие шероховатый вид поверхности в этой части.

Вторые антенны (рис. 9) двуветвистые, имеют у основания протоподита шиповидную щетинку (не отмеченную Бенингом). Обе ветви двучленистые: наружная ветвь имеет 2-й членик в 2,5 раза короче 1-го; второй членик внутренней ветви в 4 раза короче 1-го. Обе ветви несут длинные плавательные щетинки. На наружной ветви таких щетинок 8, причем 6 из них располагаются на дистальном членике, а две — на проксимальном; на внутренней ветви имеется только 4 плавательные щетинки на дистальном членике и 1 у его основания — на проксимальном членике.

Вторые антенны — основной орган движения *Penilia*. Большую часть времени рачок, не двигаясь, парит в толще воды. Плавает *Penilia* аритмично, толчками, в результате внезапных взмахов вторых антенн.

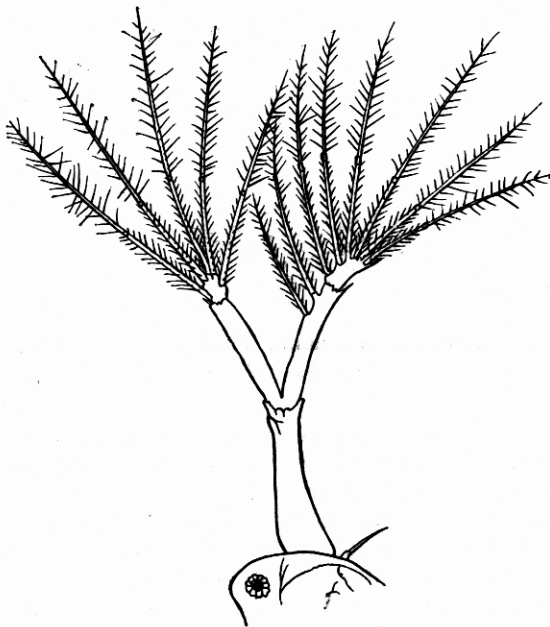


Рис. 9. Вторые антенны самца *Penilia*.

М а н д и б у л ы несимметричные, короткие, с широкой жевательной поверхностью, усаженной бугорками и широкими зубчиками на правой и своеобразными ветвисто отростчатыми зубчиками на левой челюсти.

М а к с и л л а п е р в а я, или м а к с и л л у л а (рис. 10), представляет собой пластинку с 4 двучленистыми щетинками и одной толстой, тупой — рудиментарной, нерасчлененной. Этот признак приближает нашу форму скорее к более высоко стоящим *Daphnidae* (имеющим 3 разветвленные щетинки и 1 рудиментарную), чем к другим *Sididae*, имеющим от 11 (у *Limnosida frontosa* Sars) до 18—20 щетинок (*Sida cristalina* Müller). Это позволяет считать других *Sididae* более примитивными, чем *Penilia*, что является одним из оснований выводить морскую форму *Penilia avirostris* от пресноводных *Sididae*, а не наоборот.

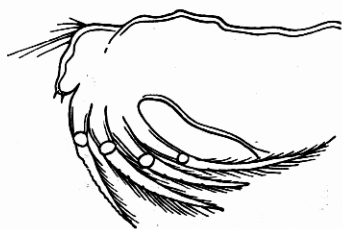


Рис. 10. Максилла *Penilia*
(по Штейеру, 1933).



Рис. 11. Задний конец панциря
Penilia.

П а н ц и р ь. Передний край панциря закругленно переходит в почти прямой брюшной, образующий сильно выступающее острие панциря при переходе в вогнутый задний край (рис. 11). По всему краю панциря более или менее равномерно (на переднем несколько реже) сидят шиповидные зубчики: у самок на заднем крае 9—10, на брюшном и переднем до 38, у самцов их 10—11 на заднем крае и больше 40 на переднем. Между этими шипами край панциря покрыт очень тонкими короткими щетинками, число которых равно 4—5 на брюшном и до 15 на заднем крае. У самцов на переднем крае эти щетинки отсутствуют, а зубчики имеют у основания по маленькому треугольному шипику.

Г р у д н ы х н о ж е к (рис. 12) 6 пар. Ножки тургорные, но на них имеются 3 едва заметные перетяжки, как бы зачатки сочленений, разделяющих ножку на 4 членика (первый — проксимальный, много длиннее каждого из трех последующих). Эту четырехчленистость ножек впервые отметил Заддах (Zaddach)¹ для *Sida*. Бенинг (1912) указал ее для других сидид, но в своем описании *Penilia* (1927) об этом не упоминает; только его рисунок первой ножки дает некоторый намек на одну перетяжку. В более поздних описаниях (Steuer, 1933; Lochhead, 1936) мы находим указания на четырехчленистость. Ножки *Penilia* фильтрующие, мало дифференцированные, только шестая заметно отличается меньшими размерами, расширенной формой и меньшим числом более редких щетинок. На всех ножках хорошо различаются, хотя и неясно разграничены: 1) стебелек, или протоподит, несущий максиллярный отросток; 2) эндит (или эндоподит), окаймленный густым гребнем фильтрующих, тонко перистых щетинок, и 3) экзит (или экзоподит) со значительно меньшим числом более редких щетинок. Третья и четвертая пары ножек снабжены мало заметной жаберной лопастью (или эпиподитом), не отмеченной Бенингом в 1927 г., но

¹ Цит. по Бенингу (Behning, 1912).

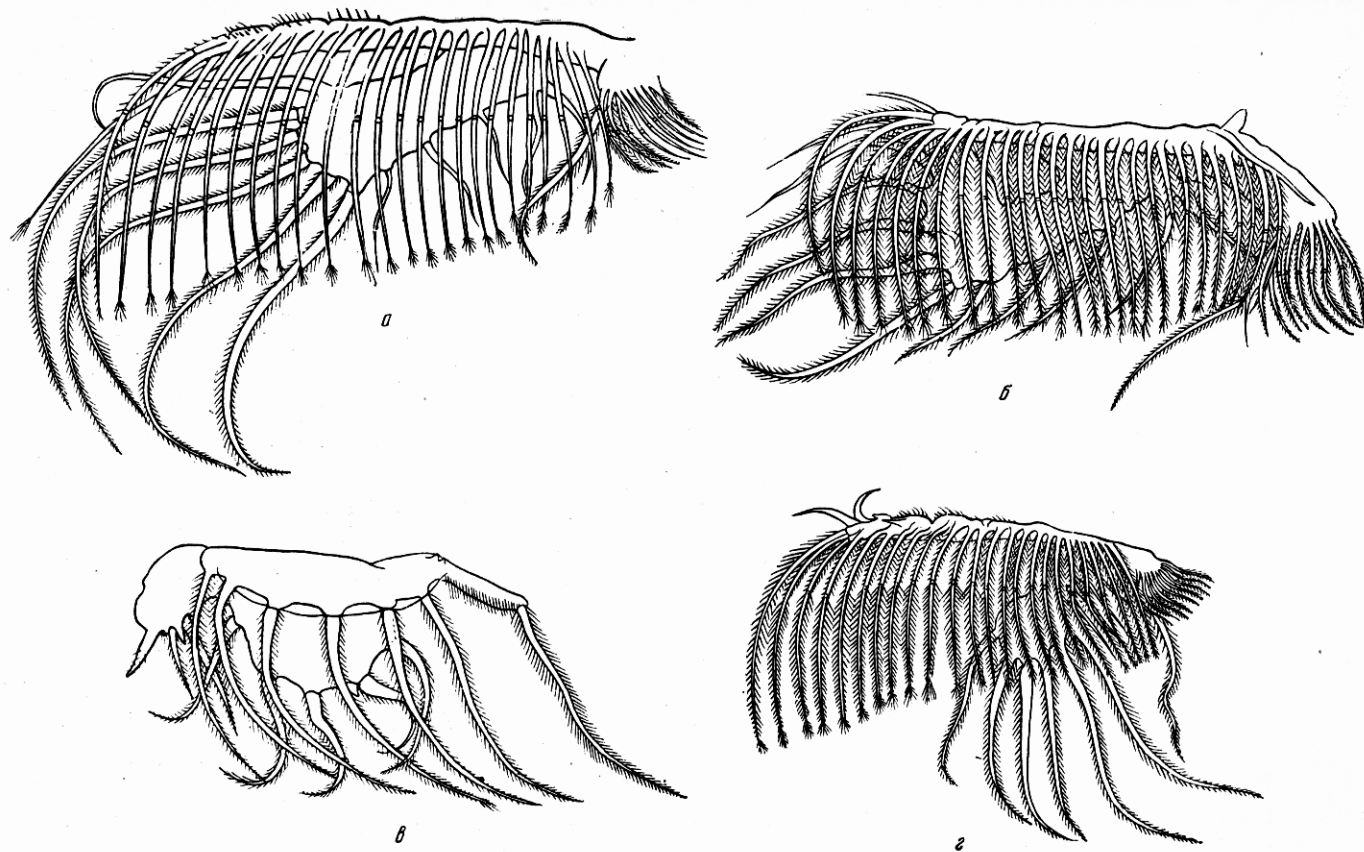


Рис. 12. Грудные конечности *Penilia*.

а — нога 1-й пары, ♀; б — нога 2-й пары, ♀; в — нога 6-й пары, ♀; г — нога 1-й пары ♂.

указанной Штейером в 1933 г. и найденной нами. Число и расположение щетинок на грудных ножках у *P. avirostris* представлено в табл. 2.

Таблица 2

Расположение и число щетинок на I—VI парах грудных ног у *Penilia avirostris*

Грудная ножка	Максиллярный отросток	Эндоподит	Эндоподит	Экзоподит (наружный край)	Экзоподит (концевая лопасть)	Экзоподит в целом
I	1+1+9+3 *	—	23—25	2+3	5+1	11
II	1+1+9	—	24—25	2+3	6	11
III	1+1+9 (10)	+	21—24	2+3	6	11
IV	1+1+9 (10)	+	16—20	2+3	6	11
V	1+1+8	—	14—16	4	5	9
VI	2 (3) **	—	6+1	1	4	5

* Штейер (1933а) последние 3 щетинки не обнаружил; мы также не смогли их обнаружить.

** Лочхед (Lochhead, 1936) указывает не 2, а 3 щетинки. У наших экземпляров, кроме двух неравных щетинок, имеется третья — шиповидная, на конце оперенная, и один шиповидный бугорок.

Грудные ножки являются главным органом захвата пищи, образуя в своей совокупности ряд насасывающих и фильтрующих камер, в которых из окружающей воды выцеживается наннопланктон и мелкий детрит, направляемый максиллярными отростками по брюшному желобку между ножками в рот. Ножки находятся в непрерывном метакронном движении. Ножки самца отличаются только загнутой крючком щетинкой на дистальном конце второго «членика» первой пары.

Постабдомен относительно узкий и длинный. Фуркальные коготки тонкие и длинные, почти такой же длины, как и самый постабдомен, с вогнутой стороны мелко зазубрены или покрыты маленькими волосками, а у основания несут по 2 шипика, из которых проксимальный меньше, а дистальный больше. Плавательные хвостовые щетинки очень длинные, значительно выступают за концы фуркальных коготков, двучленистые, с коротким первым члеником; место прикрепления их на постабдомене едва выступает; у самок дистальная половина усажена мельчайшими шипиками, у самцов они по всей длине тонко оперены.

Самец был впервые описан Рипаром (1895), а затем Штейером (1933) из Адриатики.

Самцы отличаются от самок следующими признаками.

1. Округлой формой головы, лишенной рострума.
2. Необычайной длиной шиповидных первых антенн, достигающих заднего конца тела. Интересно отметить, что эстетаски у самцов сидят не как обычно — на конце антенны, а недалеко от основания, у того места, где приносящий ток воды входит в подпанцирное пространство.
3. Изогнутой крючком щетинкой на дистальном конце первой ножки.
4. Двумя удлинённой формы пенисами на заднем конце.

Число эмбрионов у партеногенетических самок из района Севастополя колебалось от 2 до 10, что в общем совпадает с данными Штейера (1933а), который, однако, допускает возможное максимальное число 12. Лочхед (Lochhead, 1954) указывает даже 13.

О к р а с к а. Животные очень прозрачны. У самок имеются скопления желто-коричневых пигментных клеток в области максиллярных желез, второй антенны, кишечника, края панциря, что придает им несколько пятнистый вид. У самцов пигментные пятна не обнаружены.

Р а з м е р ы. Длина взрослых самок 0,8—1 мм, ширина 0,4—0,5 мм, длина самцов 0,65—0,80 мм.

Р а с п р о с т р а н е н и е в Черном море. *Penilia avirostris* широко распространена в Черном море. Впервые она была обнаружена здесь С. А. Зерновым в 1908 г., а затем ее находили Загоровский (Zagorowsky, 1925), Д. Л. Рубинштейн (1926), В. Н. Никитин (1926), Бенинг (1927), А. Вълкановъ (1936), Е. Г. Косякина (1937—1940), М. А. Долгопольская (1940), М. А. Галаджиев (1948), А. П. Кусморская (1950) и К. В. Ключарев (1952).

Penilia — сезонная, теплолюбивая форма. Отмечалась в планктоне района Карадага с начала августа до середины ноября при температуре от 15 до 25° (Долгопольская, 1940). К этому же сезону (август — сентябрь) относятся находки ее Никитиным на всех станциях по меридиану Сарыч-Инеболи, Косякиной (сентябрь — октябрь) в районе Новороссийска, Кусморской (июль — сентябрь). Галаджиев отмечает присутствие *Penilia* в планктоне Каркинитского залива со второй половины мая до начала декабря (но также при температуре от 14 до 25°), однако уже в октябре в виде единичных и редких находок. Особей с «зимними» яйцами наблюдали в сентябре и начале ноября (район Карадага, Долгопольская, 1940). Интересно отметить, что в южном полушарии *Penilia* отмечена также в теплое время года. Например в Южной Зеландии — с ноября по май Dakin a. Colefax, 1933) и с декабря по апрель (Fuller, 1950).

Совершенно не встречена *Penilia* Никитиным (1939) в планктоне Батумской бухты, вероятно, в связи с присутствием нефтяной пленки на поверхности воды в бухте.

Наибольшая частота встречаемости приходится на август — сентябрь. В это время *Penilia* становится самой многочисленной формой планктона. Летом в период массового развития количество ее достигает 77 мг в 1 м³ воды в западной части Черного моря и 63 мг — в восточной. Особенно большую роль в планктоне *Penilia* играет в мелководном северо-западном районе, где количество ее достигает 188 мг в 1 м³ воды (Кусморская, 1950).

Penilia — основной организм кормового зоопланктона. Значение ее очень велико: в летний период она составляет примерно 50% кормового зоопланктона.

Зернов (1913) указывает на большое непостоянство в появлении *Penilia* из года в год в районе Севастополя. Точно так же ранее не указанная для Неаполитанского залива *Penilia* впервые была найдена там в 1922 г. и достигла к концу лета такого количества, что составляла основную массу поверхностного зоопланктона (Caroli, 1923). В дальнейшем, со слов Дорна (Dorn, см. Cattley a. Harding, 1949), она ежегодно появлялась здесь каждое лето в огромном количестве.

Внезапное появление *Penilia* в новых местообитаниях, возможно, объясняется заносом свежеевыметанных, еще не успевших погрузиться «зимних» яиц, подхваченных вместе с брызгами ветром и занесенных на берег, откуда они могут разноситься на ногах птиц (Lochhead, 1954).

В Черном море *Penilia* встречается главным образом в самых поверхностных слоях и только на некоторых станциях (Никитин, 1926) обнаружена в незначительном количестве в вертикальном лове 25—0 м. Кусморская (1950) указывает, что в сентябре 1949 г. в северо-западной части

Черного моря *Penilia* была массовой формой двух верхних горизонтов (10—0 и 25—10).

Опытами, поставленными Лочхедом (1954), не удалось обнаружить у *Penilia* реакции на свет или давление, которой можно было бы объяснить ее распространение в поверхностных слоях. Рубинштейн (1926) пишет, что самцы *Penilia*, по-видимому, положительно фототаксичны, преобладают у поверхности, самки днем предпочитают глубину (5 м). Благодаря различию своих реакций представители обоих полов оказываются количественно почти отделенными друг от друга, по крайней мере днем.

Также не совпадают с мнением Лочхеда о приуроченности *Penilia* исключительно к поверхностным слоям данные В. Тагаца (1933) и Кикучи (Kikuchi, 1930), которые указывают, что *Penilia* поднимается к поверхности в дневные часы. Таким образом, причина приуроченности *Penilia* к поверхностным слоям не яснее причин, связывающих ее с прибрежными водами. Выяснение отношения ее к свету также требует дальнейших исследований.

Еще Гансен (Hansen, 1899) считал *Penilia* формой, живущей вблизи берегов теплых и южных морей. Наиболее отдаленное от берега местонахождение *Penilia* было отмечено Марукава (Marukawa, 1921) в 230—310 км от берегов Японии. Причина, ограничивающая распространение *Penilia* прибрежными водами умеренной глубины, до сих пор не ясна. Лочхед (1936) первоначально предполагал, что причина эта кроется в недостатке в открытом море тонкого детрита и мелких организмов (менее 5 μ), которыми *Penilia* питается. Позже он (1954) указал, что другие животные, нуждающиеся в такой же тонкой пище, с успехом населяют открытый океан.

Допуская вполне вероятное предположение, что «зимние» яйца *Penilia* опускаются на дно, ограниченность распространения этого рачка прибрежными водами умеренных глубин можно считать закономерным явлением. Однако приуроченность *Penilia* к береговым водам также и в тропических областях, где в течение круглого года возможно допустить для этого рачка размножение партеногенетическими яйцами (без опускающихся «зимних» яиц), оставляет пока этот вопрос открытым.

Нахождение *Cladocera* в открытых частях Черного моря, связанное, как предполагает Никитин (1926), ссылаясь на Грана (Gran, 1902), со стоком поверхностных вод от берегов, не может опровергать их приуроченности к берегам. При этом следует иметь в виду, что «зимние» яйца наших *Cladocera*, вынесенные в центральные районы моря, опускаясь в глубинные слои, обречены на гибель в сероводородной зоне Черного моря.

Penilia — широко эвригалинная форма. Диапазон солености ее местонахождений лежит между пресной водой (Kämer, 1895) и соленостью 43,8‰ в Суэцком заливе и даже 49,0‰ на одной станции в Суэцком канале (Gurney, 1927). Однако нахождение ее в пресной (Kämer) или даже слабо соленой воде можно, вероятно, считать результатом случайного заноса. Нам представляется более вероятным предел солености 10,0‰, указываемый Ледером (Leder, 1915); однако *Penilia* не живут даже в Азовском море, где средняя соленость 11,2‰, хотя нередко выносятся течением из Черного моря в предприливное пространство Азовского моря¹. В районе Одессы, где соленость постоянно колеблется под влиянием почти пресного Днепровско-Бугского лимана, можно думать, *Penilia* часто отмирают с последующим возобновлением популяции за счет приноса из Черного моря.

¹ Можно предположить, что после зарегулирования рек Дона и Кубани *Penilia* может стать постоянным жителем Азовского моря.

Границей распространения *Penilia avirostris* к полюсам, по мнению Кальмана (1917), служит средняя годовая поверхностная изотерма $18^{\circ},0$, а по Фуллеру (Fuller, 1950) $17^{\circ},0$. Однако уже давно было известно (Зернов, 1908), что *Penilia* встречается в Черном море, где средняя годовая температура колеблется от $11^{\circ},0$ у Одессы до $17^{\circ},9$ у Батуми (Зенкевич, 1947).

В последнее время границей распространения организмов принимают изотермы не средних годовых температур поверхностных вод, а летних

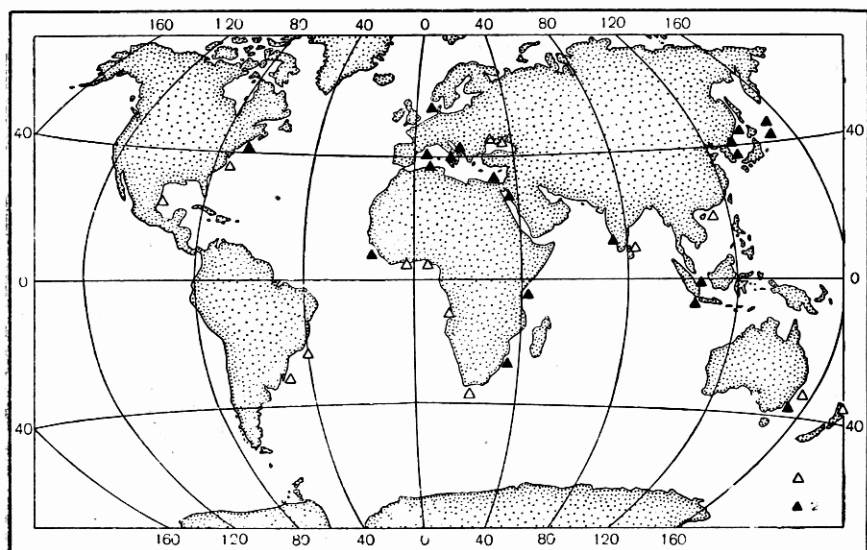


Рис. 13. Географическое распространение *Penilia avirostris*.

1 — по данным Раммнера (1933); 2 — дополнено.

минимальных, обеспечивающих нормальное размножение. Для организмов, имеющих «зимние» яйца, минимальные температуры воды вряд ли могут играть большую роль. Так Лочхед (1954) приводит ряд мест, где «зимние» яйца *Penilia* выносят температуры ниже 0° . По его заключению, ограничивающей распространение *Penilia* является главным образом летняя температура не ниже 21° . Таким образом, препятствием для заселения *Penilia* Азовского моря, где летняя температура продолжительное время стоит выше $21^{\circ},0$, служат не температурные условия, а вероятнее всего соленость.

Вместе с тем в свете новейших данных о токсичности сине-зеленых водорослей для зоопланктона (Брагинский, 1955) можно в порядке постановки вопроса предположить, что ежегодное массовое развитие токсической водоросли *Microcystis* в Азовском море является тем барьером, который может препятствовать заселению его *Penilia*.

Географическое распространение (рис. 13). *Penilia avirostris* — типичная тепловодная, эвригалинная форма с широким распространением; известна из различных мест Мирового океана. Она встречается в береговых водах всех тропических областей и в теплых зонах умеренного пояса, но редко заходит дальше 40° как южной, так и северной широты. Исключения составляло нахождение ее в Адриатике (Leder, 1915) и в Черном море (Зернов, 1908). Однако в последнее время она была обнаружена и в южной части Северного моря, у берегов Голландии

(Boschma, 1949) и на $52^{\circ} 22'$ с. ш. у берегов Англии (Cattley a. Harding, 1949)¹; у восточных берегов Атлантического океана найдена также у Фритауна (Steuer, 1933), в Гвинейском заливе и у мыса Доброй Надежды. По западному побережью Атлантического океана (Deevey, 1952) была найдена между Нью-Йорком и Бостоном (Block Island Sound); у Норфолка; в Мексиканском заливе (Веракрус), в районе Рио-де-Жанейро и южнее до 32° ю. ш. В Средиземном море: к северо-востоку от Испании; у берегов

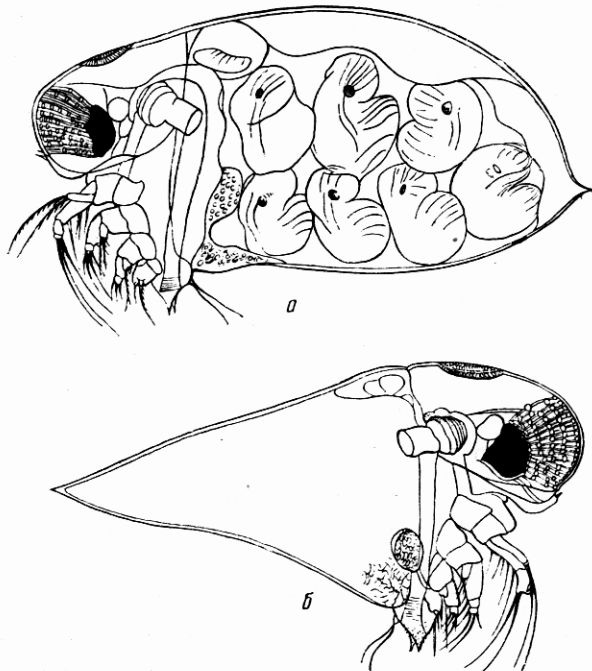


Рис. 14. *Evadne nordmanni* Lov., общий вид.
а — самка; б — самец (по Лиллиеборгу, 1901).

Алжира (Сарориассо, 1938); у берегов Египта (Ghazzawi, 1938); у Неаполя (Сарориассо, 1938); в Адриатическом море (Leder, 1915); в Индийском океане: в Красном море (Суэц); в районе Дурбана (Сарориассо, 1938); у Занзибара (Steuer, 1933); у Цейлона; в проливе Банка (Steuer, 1933); в Зондском проливе (Дана, 1849); в Тихом океане: в северо-западной части Японского моря (Бродский, 1944); у северных берегов Японии (Matukawa, 1921, Motoda и Anraku, 1952); у Гонконга (Richard, 1895); у восточного побережья Австралии и у Новой Зеландии (Dakin a. Colefax, 1933; Krämer, 1895).

Evadne nordmanni Lov., 1836

Evadne nordmanni Lovén, 1836, p. I, tab. I—II, fig. 1—16; Lovén, 1838; pp. 143—146, tab. V; Müller, 1867, pp. 222, taf. VI, fig. 8—10; Sars, 1890, p. 14; Norduist, 1891, p. 119; Караваев, 1894, табл. V, рис. 8—13; Krämer, 1894, p. 222; Stenroos, 1895, p. 40; Вагнер, 1897; Aurivillius, 1898, p. 121; 1899, p. 46, 70; Hansen, 1899, fig. 9; Линко, 1900; Lilljeborg, 1901, pp. 641—647, tab. LXXXVI, fig. 4—17; Gran, 1902;

¹ Интересно отметить, что *Penilia*, по-видимому, свойственно внезапное появление в новых ареалах. Также внезапно она появилась в северо-западной части Черного моря в 1908 г., а затем в 1909 г. была обнаружена в значительном количестве в Севастопольской бухте, где, несмотря на многолетние и частые наблюдения за планктоном, ранее там не отмечалась (Зернов, 1908).

Kuttner, 1911, pp. 85, 89; Behning, 1912, p. 10; Лебедев, 1916, стр. 133; Juday, 1920, p. 8e; Marukawa, 1921; Gibitz, 1921; Anselmi, 1922; Jorgensen, 1923, p. 133; 1933, pp. 179—221; Zagorowsky, 1925, p. 157; Виркетис, 1926, стр. 20; Никитин, 1926, стр. 119; 1939; Рубинштейн, 1926; Rammner, 1930, p. 5, fig. 9—10; 1931, p. 620; 1933, p. 117; 1939, p. 3, fig. in text 5 a—b; Runnström 1932; p. 34; Suda, Hidaka a oth., 1932; Dakin a. Colefax, 1933; p. 199; Тарац, 1933, стр. 65; Jamada, 1933; Ischreyt, 1934, p. 225, abb. 14, 22, 27, 28; Ischreyt, 1935; pp. 320—322; Степанова, 1937, стр. 187; Конопльов, 1937; Caporiacco (di) 1938, pp. 1—11, fig. I; Мантейфель, 1939, стр. 279; Wiborg, 1940; pp. 70—71; Pouchet et Guerne, 1940; p. 212; Бродский, 1941, стр. 163; Cheng, 1947, p. 550; Япнов, 1948, стр. 175—176; Галаджиев, 1948, стр. 192; Kielhorn, 1952; Deevey, 1952, p. 66; Gundersen, 1953, p. 27.

Evadne nordmanni var. *jaltensis* Чернявский, 1868, стр. 41.

Evadne spinosa Krämer 1894, p. 222.

Голова непосредственно, без затылочного углубления переходит в туловище овальной формы, иногда с остро вытянутым задним концом.

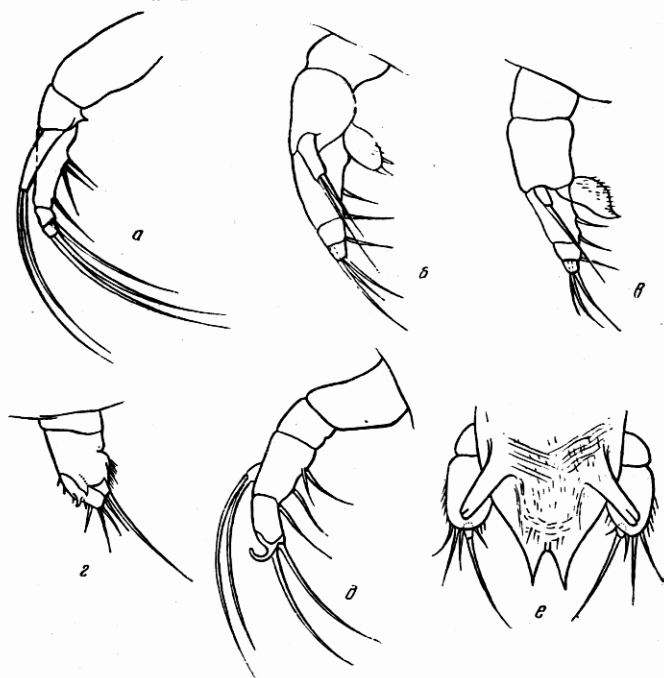


Рис. 15. Конечности *Evadne nordmanni*.

a — нога 1-й пары, ♀; б — нога 2-й пары, ♀; в — нога 3-й пары, ♀; г — нога 4-й пары, ♀; д — нога 1-й пары, ♂; е — хвостовой отдел самца, ноги 4-й пары и пенис (по Лиллиеборгу, 1901).

Мускулы второй антенны параллельные, соприкасаются, направлены косо назад.

Вторые антенны состоят из очень длинного стебелька и двух ветвей, из которых одна трех-, другая четырехчленистая. Длина члеников трехчленистой ветви убывает от первого к третьему; число плавательных щетинок на них соответственно 1.1.4. Первый членик четырехчленистой ветви очень маленький; длина члеников от второго к четвертому постепенно уменьшается; количество щетинок на члениках соответственно 0.1.1.4.

Грудные ножки (рис. 15). Размеры и дифференцированность грудных ножек уменьшаются от первой пары к четвертой, что идет главным образом за счет уменьшения эндоподита; если эндоподиты первых

трех пар ножек длиннее экзоподитов, то у ножек четвертой пары экзоподит почти такой же, как и эндоподит. Отношение длины первой пары ножек к длине всего тела составляет примерно 1 : 4. Длина первого членика эндоподита первой пары ножек составляет около $\frac{3}{4}$ длины всего эндоподита. Общее число щетинок на эндоподите первой пары ножек равно 7, на второй 6—7, на третьей 6—7.

Максиллярный отросток, сидящий на внутренней стороне протоподита, на ножках первой пары рудиментарный в виде шипообразного выступа. На второй и третьей парах ножек он имеет более или менее конусообразную форму, заканчиваясь острым зубом, ниже которого расположен небольшой шипик и дальше тонкие, пучками расположенные волоски. Максиллярный отросток четвертой пары ножек рудиментарный, редуцированный до маленького зубовидного бугорка.

Экзоподиты всех ножек одночленистые. На ножках первой пары они примерно в 2—2,5 раза больше, чем на ножках второй и на конце несут две одинаковые, необычайно длинные щетинки, концы которых почти достигают концов щетинок эндоподита, а на задней стороне несколько (5) волосков. Экзоподит второй пары ножек примерно вдвое длиннее экзоподита третьей пары, снабжен двумя щетинками, из которых одна вдвое длиннее другой. Экзоподиты ножек третьей и четвертой пары несут по одной, почти одинаковой длинной щетинке, а на ножках третьей пары имеется еще и маленький шипик у основания этой щетинки.

Фуркальные зубы, или абдоминальные выросты, небольшие, узкие, заканчиваются острым углом, слегка отогнуты назад, на нижней стороне несут волоски.

Хвостовые, или плавательные, щетинки очень тонкие, почти вдвое длиннее фуркальных зубов, отходят от маленького, едва выступающего над поверхностью бугорка.

Окраска. Хитиновый покров стекловидно прозрачный, без видимой структуры и пигмента.

Размеры. Средняя длина тела 0,50 мм. Самец отличается более заостряющимся задним концом тела, меньшими размерами и крючкова-тым выростом на последнем членике эндоподита первой пары ног.

Распространение в Черном море. *Evadne nordmanni*, описанная впервые В. Чернявским (1868) для района Ялты (var. *jaltensis*), в дальнейшем отмечалась в Черном море В. Караваевым (1894) для Керченского пролива, В. Лебедевым (1916) и Н. Загоровским (1925) для Одесского залива, М. А. Галаджиевым (1948) для Каркинитского залива и отчасти южного берега Крыма, где она встречалась очень редко и найдена в единичных экземплярах только на 3 станциях, и В. Н. Никитиным (1926), указывающим ее для всего пространства от берегов Крыма до берега Анатолии и Кавказа. Заслуживает внимания тот факт, что *Evadne nordmanni* ни разу не была обнаружена при длительных, круглогодичных, стационарных наблюдениях за планктоном в районе Новороссийска (Юсякина 1936, 1937, 1940) и Карадага (Долгопольская 1940; Ключарев 1952). Наряду с *Evadne spinifera* там многочисленна и обычна *Evadne tergestina*, не встреченная в экспедиционных материалах Никитина, но на присутствие которой в планктоне района Одессы указывают Загоровский (1925), Лебедев (1916), Галаджиев (1948).

Из черноморских *Cladocera* рода *Evadne* *E. nordmanni* встречается в течение наиболее длительного периода. Никитин (1926) отмечает ее нахождение с половины мая до конца ноября и даже начала декабря, при температуре выше 10°; ни разу *E. nordmanni* не была отмечена в зимних и зимне-весенних ловах.

Особи с «зимними» яйцами встречались в первой половине ноября при температуре 14—15°.

Б. П. Мантейфель (1939) наблюдал единичные особи *E. nordmanni* в прибрежных водах Западного Мурмана даже в апреле, хотя массового развития она там достигает только в июле — августе, а образование покоящихся яиц происходит в сентябре. В норвежских водах, где *E. nordmanni* самая обычная форма, Виборг (Wiborg, 1940) также находил ее в апреле в умеренном количестве, отмечая при этом, что апрельские

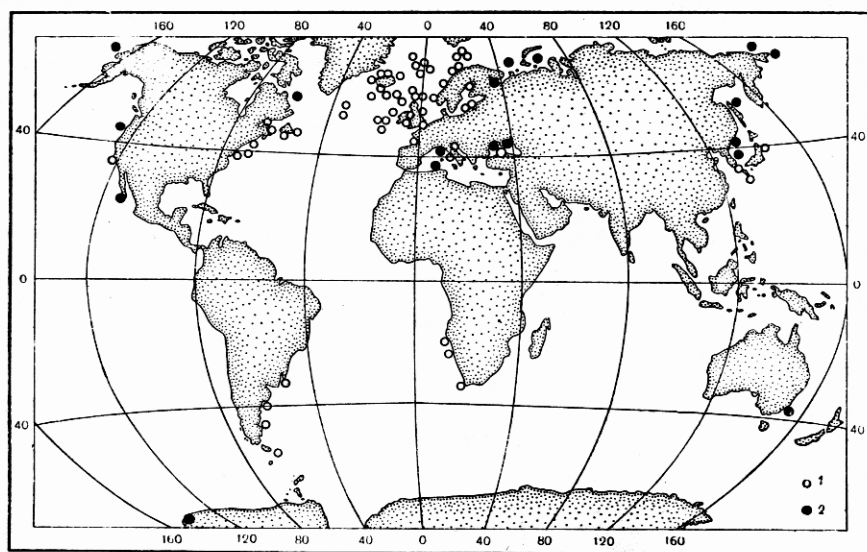


Рис. 16. Географическое распространение *Evadne nordmanni*.

1 — по данным Раммнера (1933); 2 — дополнено.

индивидуумы были длиннее, чем в другое время года и имели не менее 12 эмбрионов. В мае число эмбрионов уменьшилось до 3—4 экз. Гибитц (1922) указывает, что в северных морях некоторое количество *Evadne nordmanni* переносят зимние условия без стадии покоя. Байджелов (Bigelow, 1924) считает, что почти вся популяция производителей осенью продуцирует «зимние» яйца и затем отмирает, и только очень немногие из них выживают и продолжают размножаться партеногенетически в течение зимы.

Температурные пределы для этого вида очень широкие: по Ауривиллиусу (Aurivillius, 1898), от 0,5 до 21°, но чаще всего между 5,0 и 21°. Принимая во внимание верхний температурный предел черноморских *Evadne*, получим амплитуду от 0,5 до 25°. Также велик и диапазон солености, при которой этот вид встречается: от 1,53 до 35,4‰ (Jorgensen, 1933).

E. nordmanni, по мнению многих исследователей, принадлежит к эпипелагическим формам. Раммнер (1930) указывает, однако, что этот вид связан с поверхностью только в штилевую погоду и уходит в более глубокие слои при малейшем волнении. Гран (Gran, 1902) считает *E. nordmanni* береговой формой и объясняет ее присутствие в открытом море относом от берега поверхностных вод весной и летом.

В Черном море *E. nordmanni* указывается Никитиным (1926) преимущественно для верхних слоев, однако на некоторых станциях в августе

отдельные экземпляры были встречены и в горизонтальных ловах на глубине 25 м. Нахождение *E. nordmanni* в открытых водах Черного моря Никитин так же, как и Гран, склонен считать результатом относа их как стонными, так и круговыми течениями.

Географическое распространение (рис. 16). *Evadne nordmanni* космополитная, эвритермная и эвригалинная форма, по-видимому, амфибореальная, но более холодолюбивая, чем *E. spinifera*. *E. nordmanni* встречается: в Северном Ледовитом океане: в Баренцевом и Карском морях (Яшнов, 1948); в Белом море у Соловецких островов (Линко, 1900;

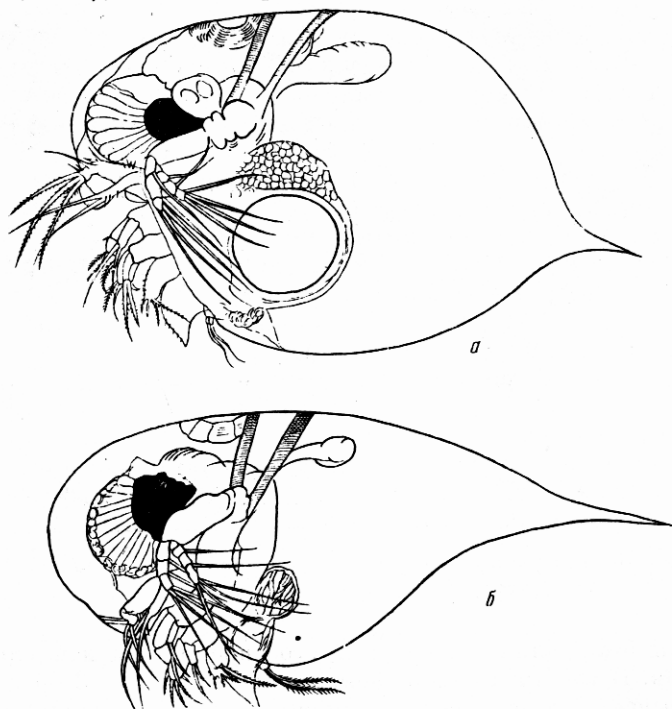


Рис. 17. *Evadne spinifera* P. E. Mull., общий вид.

а — самка; б — самец.

Виркетис, 1926), в Чукотском море до 65°, 5 с. ш. (Степанов, 1937, Juday, 1920); в Атлантическом океане: в Гренландском море (район Ян Майена), у берегов Исландии, между Исландией и Ньюфаундлендом, у берегов Ньюфаундленда, в заливе Святого Лаврентия и южнее — до 40° с. ш.; вдоль Южно-американского побережья — от 30° ю. ш. до мыса Горн и южнее; в Норвежском и Северном морях, в Балтийском море, вплоть до северной части Ботнического залива; у берегов Англии; в Бискайском заливе; вдоль побережья юго-западной части Африки; у Кейптауна; в Средиземном море; в Лигурийском (Anselmi, 1922); Тирренском и Адриатическом морях, у берегов Алжира; в Черном море, в Керченском проливе (Караваев, 1894); в Тихом океане: в водах Аляски (Juday, 1920), у Ванкувера и южнее Калифорнии; в Беринговом море (Степанов, 1937), в южной части Охотского моря, в бухте Патрокл (Тагац, 1933); у северной оконечности острова Хонсю; южнее острова Кюсю; в Японском море (Suda, Hidaka и др., 1932; Бродский, 1941), в Корейском заливе; у берегов Нового Южного Уэльса (Dakin и Colefax, 1933). В Индийском океане не обнаружена.

Evadne spinifera P. E. Müller, 1867 (рис. 17)

Evadne spinifera Müller, 1867, p. 225, tab. VI, fig. 11—13; Claus, 1877, tab. VI, fig. 21; Sars, 1890, p. 53; Барнер, 1897; Aurivillius, 1898, p. 44; Hansen, 1899, p. 10; Lilljeborg, 1901, pp. 647—649, tab. LXXXVI, fig. 18; tab. LXXXVII, fig. 1—3; Зернов, 1904, стр. 13; Behning, 1912, p. 10; Лебедев, 1916, стр. 133; Marukawa, 1921; Gibitz, 1922; Karte-tabl. VI; Anselmi, 1922, Zagorowsky, 1925, p. 158; Никитин, 1926, стр. 120; Rammner, 1930, p. 5, fig. 11—12; Rammner, 1931, p. 620; 1933, p. 120; 1939, p. 3, fig. in text 1—6; Dakin a. Colefax, 1933, p. 199; Jorgensen, 1933, pp. 179, 198; Косякина, 1936, 1937, стр. 80; Конопльов, 1937; Сарогіассо (di), 1938; Никитин, 1939, стр. 68; Wiborg, 1940, p. 71; Косякина, 1940; Долгопольская, 1940, стр. 80; Бродский, 1941, стр. 163; Галаджиев, 1948, стр. 192; Кусморская, 1950, стр. 185; Ключарев, 1952, стр. 81.

Голова непосредственно, без затылочного углубления переходит в конусообразной или овальной формы панцирь, заканчивающийся длинным, шиповидным отростком, который варьирует в довольно больших пределах. Вариации шиповидного отростка могут быть сходны с таковым

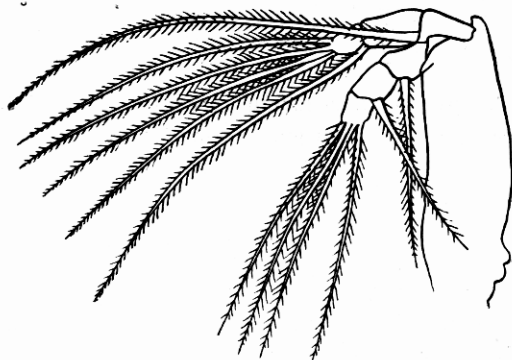


Рис. 18. Вторые антенны самки *Evadne spinifera*.

у *E. nordmanni*, так что для различения этих видов всегда необходимо учитывать число щетинок на экзоподитах. Мускулы вторых антенн расходящиеся, не соприкасающиеся.

Вторые антенны (рис. 18) двуветвистые; одна ветвь четырехчленистая, с очень маленьким первым члеником, другая — трехчленистая; на обеих ветвях по 6 щетинок: на четырехчленистой 0.1.1.4 и на трехчленистой 1.1.4. Теме́нный орган расположен позади глаза, у самого мускула вторых антенн.

Грудные ножки (рис. 19 и 20), постепенно убывающие в размерах от первой к третьей паре, имеют эндоподиты, вооруженные 7 щетинками, из которых 4 конечные, самые мощные, серповидно изогнуты и покрыты короткими шипиками. Особенно длинны щетинки у первой пары ножек, соответственно уменьшаясь к четвертой паре, где они совсем небольшие, почти в 2,5 раза меньше единственной щетинки рудиментарного экзоподита.

Одночленистые, небольшие экзоподиты ножек 3 первых пар, постепенно уменьшаясь от первой к третьей паре, несут по две конечных, неравных щетинки, из которых большая почти достигает, а у первой пары даже превышает длину конечных щетинок эндоподитов; единственная щетинка экзоподита четвертой пары ног в полтора раза длиннее большей щетинки экзоподита третьей пары и почти равна таковой второй пары. Формула щетинок экзоподитов *E. spinifera*: 2.2.2.1.

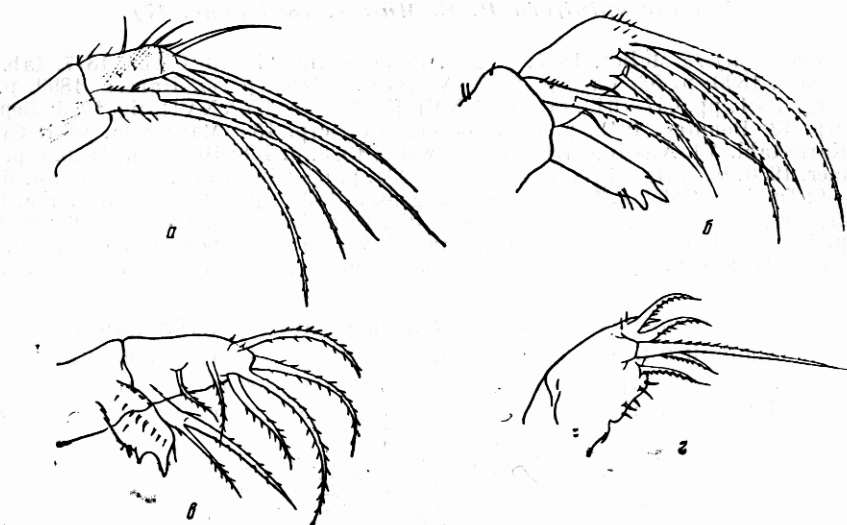


Рис. 19. Грудные конечности самки *Evadne spinifera*.

а — нога 1-й пары; б — нога 2-й пары; в — нога 3-й пары; г — нога 4-й пары.

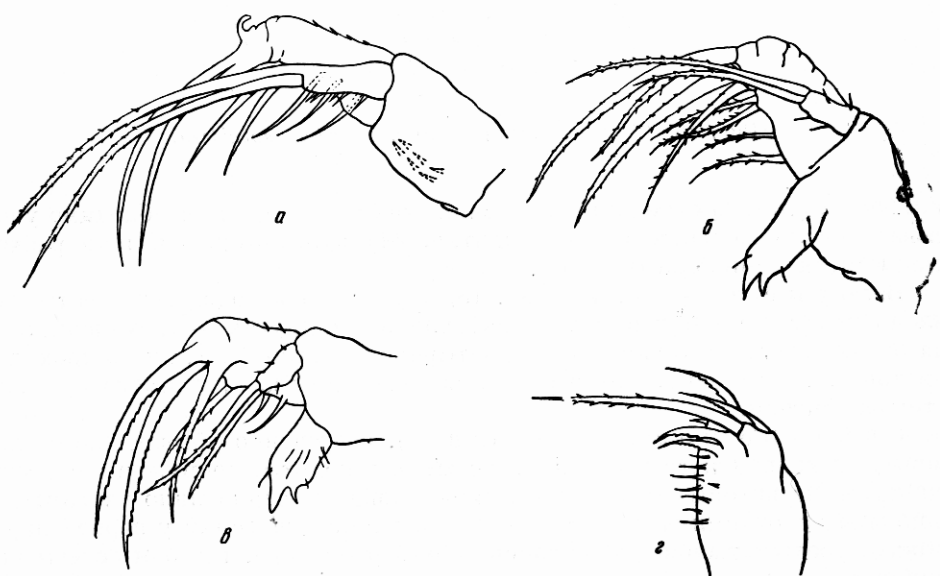


Рис. 20. Грудные конечности самца *Evadne spinifera*.

а — нога 1-й пары; б — нога 2-й пары; в — нога 3-й пары; г — нога 4-й пары.

Максиллярные отростки в виде конусовидного выроста на внутренней стороне протоподита второй и третьей пары ног заканчиваются 2 почти равными острыми зубами и 3 волосовидными короткими щетинками. Оба зуба максиллярного отростка второй и третьей пары ножек более сближены и тонкие волоски всего отростка более скудны, чем у других видов рода *Evadne*.

Фуркальные зубы, или абдоминальные, выросты (рис. 21), небольшие, сравнительно широкие у основания, резко суживаются к свободному концу; у самок передний край очень тонко зазубрен.

Хвостовые, или плавательные, щетинки очень тонкие, в полтора-два раза превышают длину абдоминальных выростов, отходят от маленького, слабо выступающего бугорка; у самцов они густо опушены очень тонкими длинными волосками.

Окраска. Хитиновый покров стекловидно прозрачный, без заметной структуры и пигмента; иногда имеет легкий, голубоватый оттенок.

Размеры. Длина взрослых самок 1,3—1,4 мм, высота 0,6—0,8 мм, самцов 1,15—1,3 мм. Самец отличается меньшими размерами, более длинным, оттянутым и заостряющимся задним концом, крючковатым выростом на последнем членике эндоподита первой пары ног.

Число эмбрионов, по данным Лиллиеборга, 6—7.

Распространение в Черном море. *E. spinifera* для Черного моря впервые указана Н. А. Гребницким в 1873 г., а затем отмечалась всеми исследователями черноморского планктона. Это сезонная, теплолюбивая форма, встречающаяся в течение длительного, хотя и более короткого, чем у *E. nordmanni* периода: конец мая (14°,9) — начало ноября (14°). Частота встречаемости ее в черноморском планктоне резко возрастает к июлю (72,7%) и достигает 100% в августе (район Карадага с 1929 по 1933 г.; Долгопольская, 1940). В это же время она становится и массовой формой, встречаясь иногда в громадном количестве в разных районах Черного моря, кроме Батумской бухты, где, как пишет В. Н. Никитин (1939), *Cladocera* никакой роли в планктоне не играют.

E. spinifera встречается как в прибрежных, так и в открытых частях моря почти исключительно в поверхностных слоях, не опускаясь ниже 15—20 м.

А. П. Кусморская (1950) указывает, что *E. spinifera* и *E. tergestina* в июле в открытых водах Черного моря над значительными глубинами в слое 10—0 м составляют 50% всей биомассы планктона. По К. В. Ключареву (1952), среднее число экземпляров *E. spinifera* в 1938—1939 гг. в 1 м³ воды в прибрежном участке района Карадага с общей глубиной 25 м составляло 74 особи, а средняя биомасса их равнялась 0,74 мг/м³ (при 39% встречаемости); в несколько более отдаленном от берега пункте, над глубиной 50 м число их равнялось всего 18 экз. в 1 м³, при почти такой же частоте встречаемости 37%¹.

По данным М. А. Галаджиева (1948), *E. spinifera* в Каркинитском заливе встречается в 59,4—62,5% случаев, при относительно значительном количестве и в 100% случаев слое 10—0 м в открытом море района южного берега Крыма, при небольшом количестве экземпляров.



Рис. 21. Абдоминальные выросты самки *Evadne spinifera*.

¹ Не ясно, как высчитывался в данном случае процент встречаемости: если по общегодовому улову, то это цифры значительные, учитывая сезонность попадания.

Наблюдаемая значительная неравномерность в горизонтальном распределении, возможно, обуславливается действием ветров, аккумулирующих планктон поверхностных слоев.

Находки *E. spinifera* в открытых частях Атлантического океана и в Саргассовом море дают некоторым авторам основание считать ее формой открытого моря; однако Раммнер (Rammner, 1933) полагает, что попадание ее в середине океана может быть вызвано массовым заносом течениями прибрежных вод, особенно если этот вид в данное время встречается в массовом количестве. Факт образования *E. spinifera* «зимних» яиц показывает, что этот вид может быть обитателем только береговых вод.

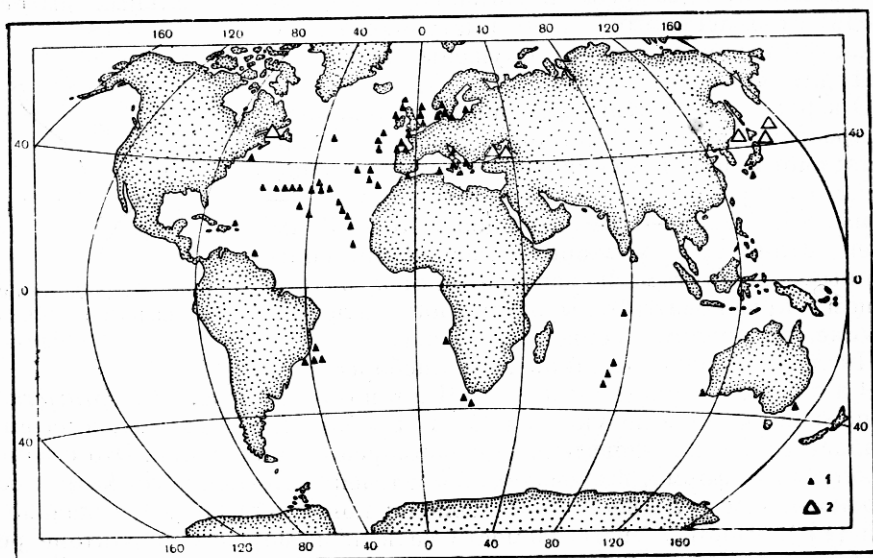


Рис. 22. Географическое распространение *Evadne spinifera*.

1 — по данным Раммнера (1933); 2 — дополнено.

В отличие от *E. nordmanni*, распространение *E. spinifera* ограничено главным образом умеренными и теплыми областями, причем количество их возрастает по направлению к югу, однако, как указывает Раммнер (1933), они избегают экватора. Наиболее низкая температура, при которой они отмечались, $12^{\circ},3$ в проливе Скагеррак (Aurivillius, 1898). В отличие от *E. nordmanni*, *E. spinifera* характеризуется также значительной стеногалинностью. В условиях Керченского пролива и предпроливного пространства Азовского моря *E. spinifera* встречается при солености не ниже $12,67\%$ (Долгопольская, 1935).

В черноморском планктоне особи с «зимними» яйцами встречались в августе (Долгопольская, 1940) и в октябре (Никитин, 1926).

Географическое распространение (рис. 22). *Evadne spinifera*, по мнению Капориакко (1938), космополитная, термофильная, не эвригалинная форма открытого моря. *E. spinifera* встречается вдоль западного побережья Атлантического океана, несколько севернее 40° с. ш. (Rammner, 1933); в заливе Святого Лаврентия (Сарогіассо, 1938); у о-ва Гаити и южнее, у Гвианского берега; в Бразильском течении на 25° ю. ш. и 36° з. д. (Rammner, 1933) и даже до $28^{\circ}8'$ ю. ш. (в материалах Шотландской экспедиции); вдоль восточного берега Атлантического океана, благодаря Гольфстриму, распространяется значительно дальше на север.

до 63° с. ш.; около берегов Англии; в Северном море; в Балтийском море до о-ва Готланда; в Бискайском заливе (Сарогіассо, 1938); в Гибралтаре; у островов Азорских, Канарских и Зеленого мыса; в Саргассовом море и в открытом океане; у берегов Африки южнее Гвинейского залива; у Кейптауна; в Средиземном море у берегов Алжира; в Лигурийском море, около

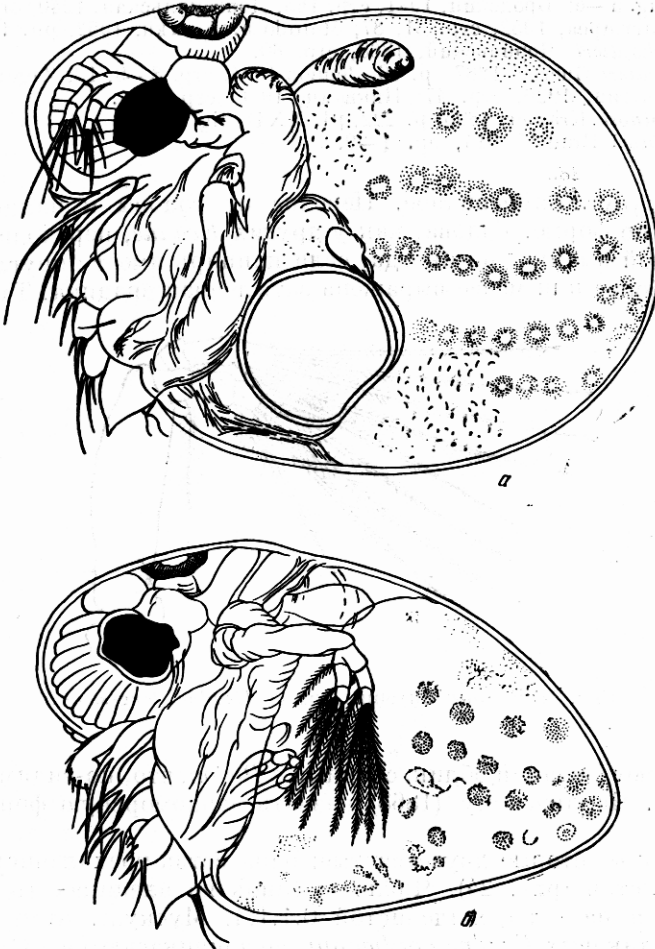


Рис. 23. *Evadne tergestina* Clas, общий вид.

а — самка; б — самец.

Генуи (Anselmi, 1922); в Тирренском, Ионическом, Адриатическом морях; в Черном море; в Индийском океане: в открытом океане и у юго-западного берега Австралии; в Тихом океане: в северо-западной части Японского моря (Бродский, 1941); вдоль побережья острова Кюсю и у восточного побережья Австралии.

Многочисленные находки *E. spinifera* в Саргассовом море, а также на ряде станций в открытом океане между Бермудскими и западно-африканскими островами дают повод относить ее к формам открытого океана. Отсутствие *E. spinifera* в экваториальных водах Южной Америки и в Гвинейском заливе позволяет считать ее биполярной формой.

Evadne tergestina Claus, 1877 (рис. 23)

Evadne tergestina Claus, 1877, tabl. V, fig. 15, 16; Hansen, 1899, p. 11; Juday, 1907, p. 158; Лебедев, 1916; Gibitz, 1922, p. 368; Anselmi, 1922; Früchtl, 1923, p. 449; Rammer, 1931, p. 620, 1933, p. 114—117; Foxon, 1932, p. 395; Dakin a. Colefax, 1933, p. 200; Steuer, 1933, p. 17; Косякина, 1936, 1937, стр. 80, рис. 28—29, 1940; Saporiasco (di), 1938, p. 6—9, fig. a—e; Бродский, 1941, стр. 163, Долгопольская, 1940, стр. 80; Галаджиев, 1948; Ключарев, 1952, стр. 81, 87; Motodo a. Anraku, 1952, pp. 17—20.

Pleopsis schoedleri Чернявский, 1868, стр. 60.

Podon schoedleri Guerne, 1887, p. 16; Зернов 1904, стр. 8—9, 13; Zagorowsky, 1925, p. 157; Рубинштейн, 1926, стр. 47; Никитин, 1926, стр. 124.

Evadne aspinosa Krämer, 1895, p. 222, pl. XXII, fig. 1—4.

Evadne gibsoni Brady 1914, pp. 1—9.

Тело округло-яйцевидное. Переход от головы к панцирю может варьировать по форме. Голова, как у других *Evadne*, переходит в спинку без затылочной выемки, но иногда, если панцирь имеет округлую форму, может быть более или менее выражена затылочная впадина. Такие *Evadne*

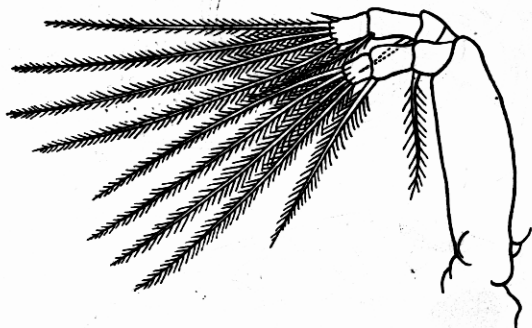


Рис. 24. Вторые антенны самца *Evadne tergestina*.

tergestina имеют внешний облик, сходный с *Podon*, что, по-видимому, и дало основание В. Чернявскому (1868) назвать черноморскую форму *Pleopsis schoedleri*.

Антенны вторые двуветвистые: одна ветвь трехчленистая, другая четырехчленистая (рис. 24). Число щетинок на члениках трехчленистой ветви 1.1.4, а на четырехчленистой 0.1.1.4. Мускулы второй антенны, в отличие от таковых *Evadne nordmanni*, не соприкасаются. [Следует отметить, что Е. Г. Косякина (1937) считает их соприкасающимися]. Теменной орган расположен на самой высокой части головного отдела.

Грудные ножки (рис. 25 и 26) резко уменьшаются в размерах от первой к последней паре главным образом за счет уменьшения размеров эндоподитов, а у последней пары — экзоподита, редуцированного в небольшой бугорок. Эндоподиты первых 3 пар грудных ножек снабжены 3 конечными сильными щетинками, причем у самки на ножках первой пары 1 из этих щетинок приблизительно соответствует конечным щетинкам эндоподитов второй и третьей пары, а 2 другие — вдвое длиннее. У самца на геникулирующей ножке первой пары конечные щетинки экзоподита не такие длинные, как у самки.

Одночленистые экзоподиты ножек первой — четвертой пары почти вдвое короче эндоподитов и несут редко и мелко зубчатые конечные щетинки. Формула щетинок 2.3.3.1. По длине щетинки неодинаковые:

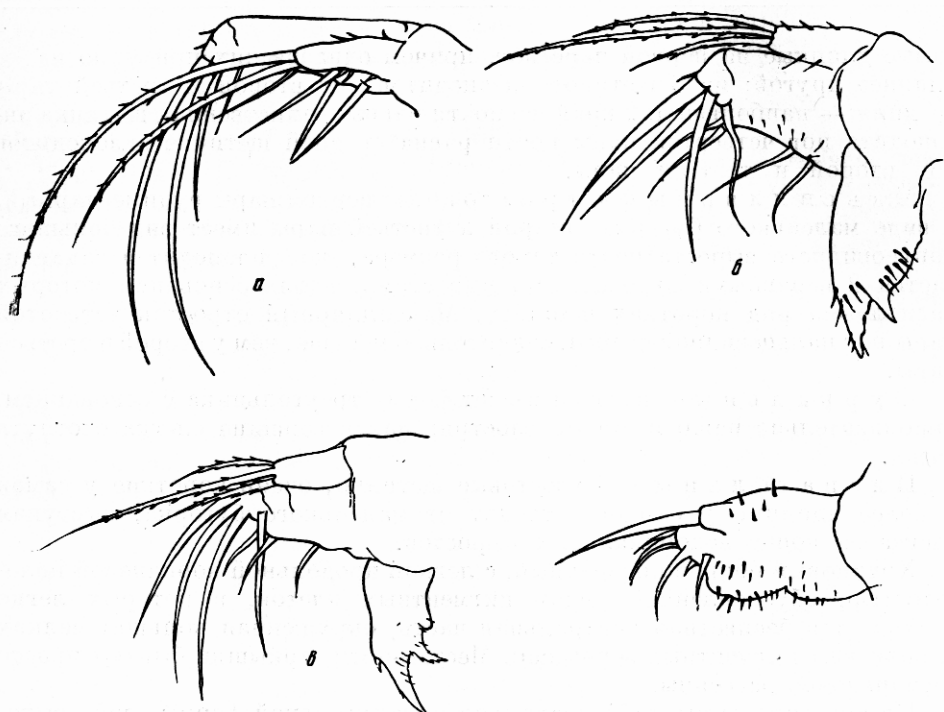


Рис. 25. Грудные конечности самки *Evadne tergestina*.

а — нога 1-й пары; б — нога 2-й пары; в — нога 3-й пары; г — нога 4-й пары.



Рис. 26. Грудные конечности самца *Evadne tergestina*.

а — общий вид; б — нога 1-й пары; в — нога 2-й пары; г — нога 4-й пары.

самые длинные на первой паре ног, причем одна из них примерно на $\frac{1}{4}$ длиннее другой; из 3 щетинок экзоподитов ног второй и третьей пары средняя — наибольшая, 2 крайние почти равны; единственная щетинка экзоподита ног четвертой пары почти равна средней щетинке экзоподитов ног второй и третьей пары.

Максиллярный отросток ног первой пары рудиментарный, в виде маленького бугорка, второй и третьей пары имеет вид большого конусовидного выроста почти такого размера, как эндоподит и заканчивается 2 неравными зубовидными выростами, вдоль основания которых расположен ряд коротких шипиков. Максиллярный отросток четвертой пары ног пальцевидной формы, значительно меньше, чем у второй и третьей пары.

Фуркальные коготки имеют форму треугольника с основанием, приблизительно равным высоте; заостряющаяся вершина слегка отогнута назад.

Плавательные — хвостовые щетинки, очень короткие у самок и более длинные у самцов, отходят от маленького бугорка, выступающего слегка за конец абдоминальных выростов.

Хитиновый покров прозрачный, с легкой продольной коричневой полосатостью, обусловленной рядом пигментных клеток, в которых легко различается бесцветная центральная часть, окруженная кольцом мелких коричневых пигментных зернышек. Местами эти зернышки бывают просто беспорядочно рассеяны.

Клетки гиподермы либо правильно шестиугольной формы, либо вытянутые в зависимости от пола и формы панциря, растянутости его развивающимися зародышами, а также, возможно, от степени подготовленности к линьке.

Самцы отличаются от самок менее округлым задним концом тела, превращенной в своеобразный крючок конечной щетинкой эндоподита первой пары ног и несколько более длинными хвостовыми щетинками.

Размеры: самки — до 1 мм; самцы — до 0,8 мм.

Распространение в Черном море. *E. tergestina* для Черного моря впервые указана В. Чернявским (1868), описавшим ее как новый вид *Pleopsis schoedleri*. С. А. Зернов (1904) в списке видов зоопланктона района Севастополя в период июль — октябрь (максимум в августе) указывает *Podon schoedleri*. В. Лебедев (1916) уже называет встречающуюся в Одесском заливе форму — *Evadne tergestina*. Н. Загоровский (1925), находивший ее с июня по октябрь у берегов Севастополя и Одессы, Д. Л. Рубинштейн (1926), постоянно встречавший ее в летнем планктоне Одесского залива, и Г. У. Конопльов (1937) называют ее *Podon schoedleri*. В работах последующих авторов эта форма фигурирует под названием *Evadne tergestina*.

E. tergestina сезонная, летне-осенняя форма. Появление ее в черноморском планктоне (район Карадага) наблюдается с середины июня; в июле, с возрастанием частоты встречаемости возрастает и число экземпляров и, наконец, в августе она становится массовой формой при частоте встречаемости 75%; в сентябре она многочисленна, в октябре встречаемость ее равна 100%. Однако с середины ноября она уже полностью исчезает из планктона (Долгопольская, 1940)¹. В эти же сроки *Evadne tergestina* отмечалась в районе Новороссийска Е. Г. Косякиной (1937). М. А. Галаджиев (1948) указывает ежегодное (в июне — сентябре) присутствие *E. tergestina* в районе Севастополя и нахождение ее в небольшом

¹ Интересно отметить, что 2.XII в вертикальном улове 24—0 м в районе Карадага был обнаружен один крупный экземпляр *E. tergestina*.

количестве в августе и сентябре на многих станциях в Каркинитском заливе. Среднее число экземпляров *E. tergestina* в районе Карадага в 1938—1939 гг. составляло 42 экз. в 1 м³ (пункт I, общая глубина 25 м) при встречаемости 66% и 16 экз. в 1 м³ (пункт II, общая глубина 50 м) при встречаемости 62% (Ключарев, 1952).

Присутствие *E. tergestina* в черноморском планктоне отмечено пока исключительно для неритической области. В многочисленных экспедиционных материалах по всей акватории Черного моря (Никитин, 1926) она не была обнаружена, между тем Раммнер (1931) указывает, что этот вид

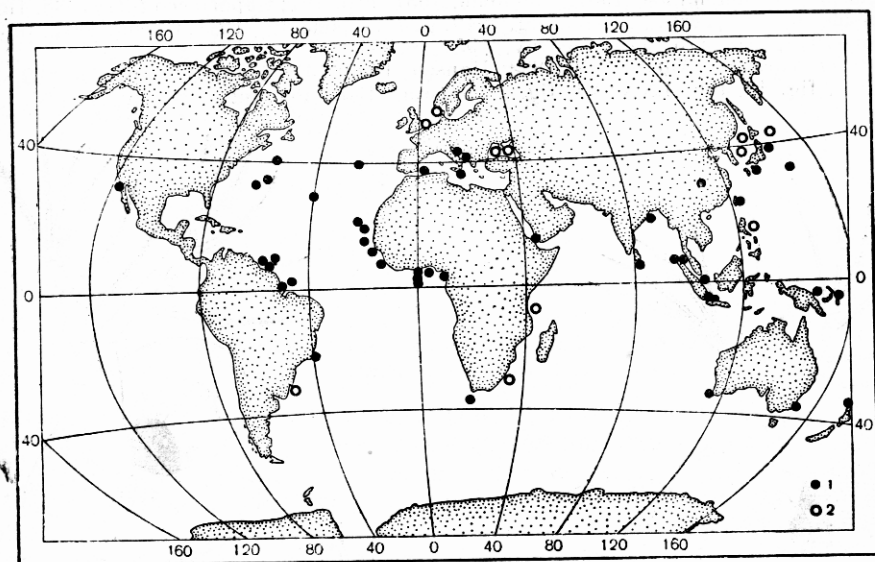


Рис. 27. Географическое распространение *Evadne tergestina*.

1 — по данным Раммнера (1933); 2 — дополнено.

встречается как у берегов, так и в открытом море. Нахождение ее в Черном море приурочено главным образом к поверхностным слоям, не ниже 15—20 м.

Среди черноморских представителей рода *Evadne* *E. tergestina* наиболее стеногалинный вид, не встреченный при солености ниже 16,28‰. Раммнер (1933) указывает, что *E. tergestina* живет в водоемах с соленостью от 21 до 36‰.

Особи с «зимними» яйцами наблюдались в конце сентября и начале ноября (Зернов, 1904; Долгопольская, 1940).

Географическое распространение (рис. 27). *Evadne tergestina* — тепловодная космополитная форма, все находки которой располагаются между 40° с. ш. и 40° ю. ш. *E. tergestina* была найдена вдоль западных берегов Атлантического океана от 40° с. ш. (на линии Ньюфаундленд — Бермудские острова), у Гвианского побережья, около Амазонки и у Рио-де-Жанейро; вдоль восточного берега Атлантического океана от 40° с. ш., у Азорских островов до мыса Доброй Надежды; в западной части Средиземного моря; в Черном море; в Индийском океане: в бухте Дюрбан (Южная Африка), в Баб-эль-Мандебском проливе, около о-ва Цейлон; в Бенгальском заливе; в Малакском и Зондском проливах; вдоль побережья Австралии (Фримантл); в Тихом океане: в северо-западной части Японского моря (Бродский, 1941), у берегов Японии, около

о-ва Тайвань, в водах Новой Гвинеи (острова Ару), Большого Барьерного рифа, Сиднея, Аукленда (Новая Зеландия), Южной Калифорнии.

Podon leuckarti G. O. Sars, 1862 (пуч. 28)

Pleopis leuckarti Sars G. O. 1862, p. 45;

Podon leuckarti Kuttner, 1911, p. 85, 92; Лебедев, 1916; Juday, 1920, p. 8—e; Gitz, 1922; Zagorowsky, 1925, p. 157; Виркетис, 1926, стр. 21; Рубинштейн, 1926; Rammner, 1930, p. 4, fig. 7—8; 1931, p. 620; 1933, p. 119; 1939, p. 2 fig. 4, a—c; Runnström, 1932, p. 34; Suda, Hidaka a. oth., 1932; Jorgensen, 1933, p. 182; Jamada, 1933; Тагац, 1933, стр. 65; Ischreyt, 1934, p. 254 abb. 13, 21, 26, 28; 1935, p. 320—322; Вълкановъ, 1936, стр. 313; Конопльов, 1937; Степанов, 1937, стр. 187; Carriacasso (di), 1938, fig. I; Мантейфель, 1939, стр. 279; Wiborg, 1940, p. 71; Бродский, 1941; Cheng, 1947, p. 550; Яшнов, 1948, стр. 175, 176; Deevey, 1952, p. 66.

Podon leuckarti Aurivillius, 1898; Hansen, 1899; Lilljeborg, 1901, p. 636—639, tab. LXXXV, fig. 12, tab. LXXXVI, fig. 1—3; Gran, 1902; Behning, 1912, p. 11.

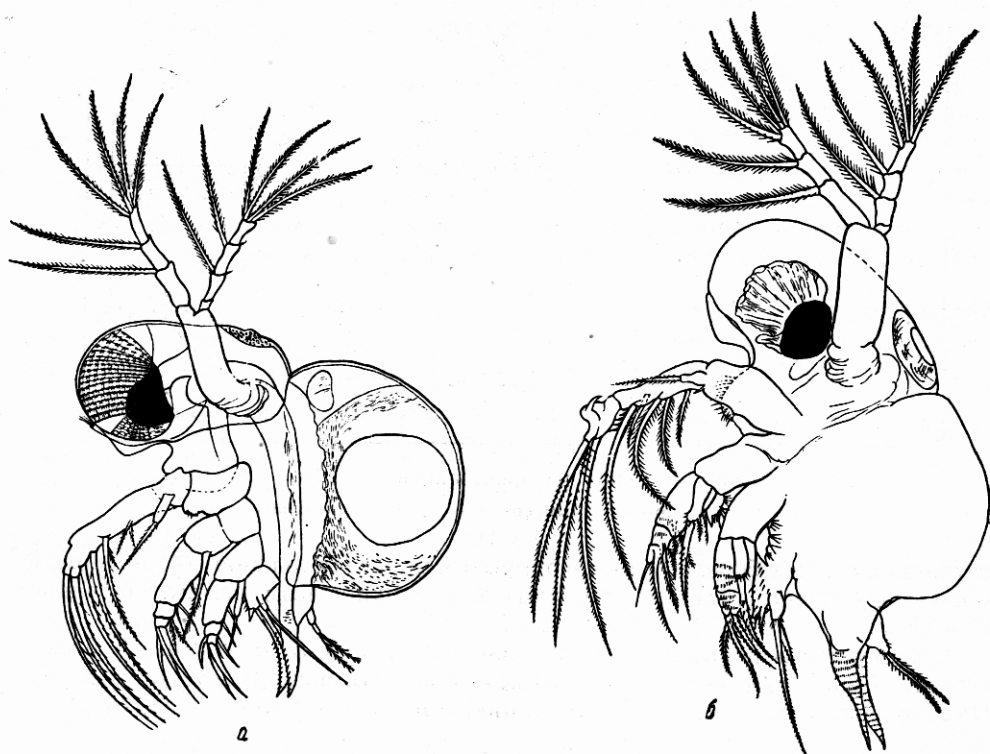


Рис. 28. *Podon leuckarti* G. O. Sars, общий вид.

а — самка (по Лиллиеборгу, 1901); б — самец.

Голова большая, впереди правильно округлой формы, отделена от туловища глубокой затылочной впадиной.

Антенны относительно длинные, двуветвистые. Трехчленистая ветвь с удлинненным первым члеником несколько превышает длину четырехчленистой ветви, у которой первый членик совсем маленький, остальные 3 примерно равные. Число щетинок на отдельных члениках трехчленистой ветви 1.1.4, на четырехчленистой 0.1.1.4.

Грудные ножки (рис. 29). Степень дифференцированности и размеры грудных ножек убывают от ножек первой пары к четвертой, причем исключительно за счет уменьшения эндоподитов, которые у первых 3 пар значительно больше экзоподитов. Наибольшее сходство обнару-

живают ноги второй и третьей пары; у четвертой пары обе ветви рудиментарны и почти равны. Эндоподиты первых 3 пар ног пятичленистые, четвертой — только трехчленистый. Эндоподиты первой пары ног несут 9—10 щетинок, второй пары 10—11 и третьей 8—10 щетинок.

Максиллярный отросток, расположенный на внутренней стороне второго членика протоподита у ног первой пары, представляет небольшой, но заметный выступ с заострением. На второй паре ног он значительно более развит, зубовидно вытянут и заканчивается 2 острыми

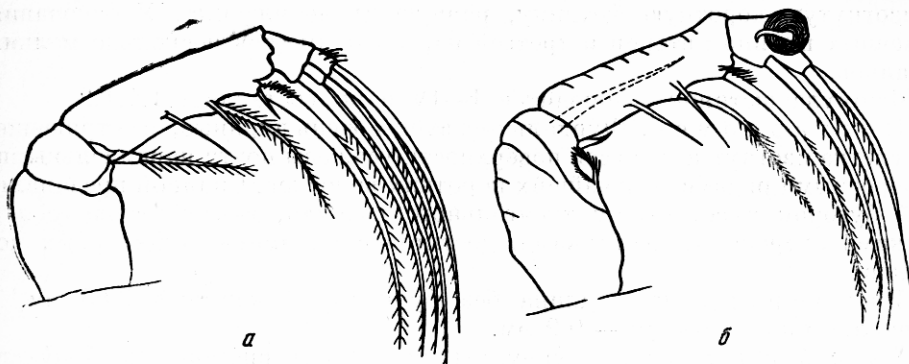


Рис. 29. Грудные конечности самца *Podon leuckarti*.
а — нога 1-й пары; б — нога 2-й пары.

вершинками, между которыми расположена 1 тонкая маленькая щетинка и 2 коротких шипика; на заднем крае верхней поверхности ближе к свободному концу отростка расположена группа шиповидных коротких щетинок, а поодаль от нее пучок тонких волосков (рис. 30). Максиллярный отросток ножек третьей пары несколько шире, свободный край его неровный, косо срезан и заканчивается одним большим зубцом. На неровностях свободного края вблизи большого зубца сидит группа мелких шипиков и дальше 2 пучка шиповидных щетинок. Нижняя поверхность отростка несет в средней части 2 шипика, на заднем крае верхней поверх-

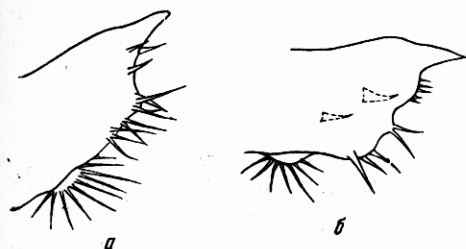


Рис. 30. *Podon leuckarti*. Максиллярный отросток.
а — 2-й пары ног; б — 3-й пары ног.

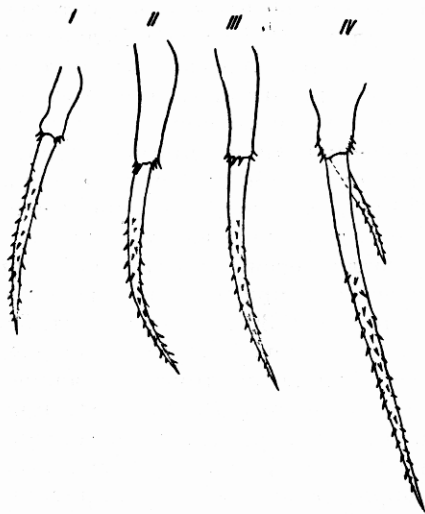


Рис. 31. *Podon leuckarti*. Экзоподиты 1-й (I), 2-й (II), 3-й (III) и 4-й (IV) ног самца.

ности имеется пучок тонких волосков. На ногах четвертой пары максиллярный отросток представлен широкой лопастью с 1 большим и несколькими мелкими зубчиками и пучками волосков.

Экзоподиты всех ножек состоят из 1 только членика (рис. 31). Экзоподиты ножек первой пары значительно уже и короче приблизительно одинаковых экзоподитов ножек второй и третьей пары. Экзоподит на ножках четвертой пары несколько расширен, но примерно в 2 раза короче экзоподита ножек третьей пары. Все экзоподиты несут по 1 конечной шиповидной оперенной щетинке. У первых трех пар длина конечной щетинки приблизительно в 2 раза превышает длину членика, у ножек четвертой пары она в 6 раз длиннее членика и, кроме того, у основания имеет еще 1 изогнутую короткую щетинку, равную длине членика. У основания конечных щетинок второй и третьей пары ног имеется несколько мелких шпиков.

Формула щетинок экзоподитов I—IV пары составляет 1.1.1.2.

П о с т а б д о м е н. Фуркальные зубы очень длинные, заостряющиеся, слегка изогнутые, по всей поверхности усажены почти параллельными, поперечными рядами мельчайших коротких волосков. Спинной преданальный бугорок имеет форму треугольного выроста, заканчивающегося 2 тонкими оперенными щетинками, достигающими длины фуркальных коготков.

Р а з м е р ы: самки — длина без фуркальных коготков 0,65 мм, с фуркальными коготками — 0,9 мм.

Podon leuckarti впервые упоминается среди черноморских *Cladocera* Лебедевым (1916), обнаружившим его в планктоне Одесского залива, причем всего только 1 раз, в июне при очень низкой температуре ($5^{\circ}, 7$). Ссылаясь на находку Лебедева, с некоторой оговоркой включает этот вид в список черноморских *Cladocera* Н. Загоровский (1925). Для Одесского залива он отмечен также Конопловым (1937). Упоминают о нем и Рубинштейн (1926), говоря о вертикальном распределении клядоцера в Одесской бухте, и Вьлкановъ (1936), отмечая его в числе ветвистоусых раков Варненского озера и называя при этом новым видом для черноморской фауны (вероятно, имея в виду только берега Болгарии). Нами единичные экземпляры *P. leuckarti* были встречены в планктонных пробах из Варненского залива, любезно предоставленных нам проф. Вьлкановым. Никаких опубликованных материалов о нахождении *Podon leuckarti* в других районах Черного моря мы не встречали. Таким образом, нельзя не обратить внимания на приуроченность этого вида исключительно к северо-западному району Черного моря.

Ограничивающие распространение многих видов условия температуры и солености в данном случае, по-видимому, не играют роли. Данный вид отличается значительной эвритермностью и эвригалинностью. Он встречается при температуре от точки замерзания морской воды до 21° (Rammpner, 1930), живет в Балтийском море при солености местами меньше $4^{\circ}/_{\text{‰}}$ и в морях с нормальной океанической соленостью.

В отличие от других клядоцера, единичные находки в Черном море холодолюбивого *P. leuckarti* приурочены главным образом к периоду низких температур, к весеннему периоду (апрель — май, Коноплов; январь — май, Долгопольская; июнь, но при температуре $5^{\circ}, 7$, Лебедев). В морях более высоких широт он встречается с поздней весны до начала осени. Так, в планктоне Скагеррака он отмечался с мая до начала сентября (Aurivillius, 1898), у Норвежских берегов — в июне (Gran, 1902), у берегов Аляски в июле (Juday, 1920), у восточного берега Северной Америки, между 40 и 43° с. ш., в мае и июне (Deevey, 1952).

Обитая преимущественно в прибрежных водах, *Podon leuckarti*, заходит на север дальше других представителей этого рода. Встречается в Баренцевом и Белом морях и проникает также в Карское море (Яшнов,

1948). По мнению ряда исследователей, он относится к обитателям поверхностных вод (Cheng, 1947; Яшнов, 1948), изредка попадаясь и в горизонтах 5—10—25 м. Отмеченный в Черном море единичными экземплярами и притом, как упоминалось, только в северо-западной части его, *Podon leuckarti* в большом количестве указан для прибрежных вод Баренцева и Белого морей (Яшнов, 1948). По данным Дэви (Deevey, 1952), для западных берегов Северной Америки *P. leuckarti* особенно многочислен в мае и июне, когда он составляет 17% общего числа всех организмов планктона. Особей с «зимними» яйцами Дэви наблюдал ежегодно в июне.

Средняя плодовитость 2,6 (Cheng, 1947).

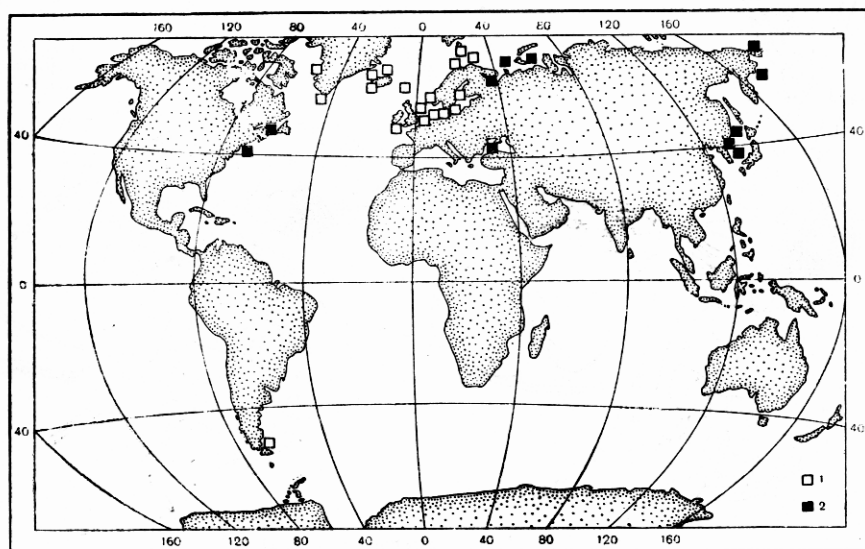


Рис. 32. Географическое распространение *Podon leuckarti*.

1 — по данным Раммнера (1933); 2 — дополнено.

Географическое распространение (рис. 23). *Podon leuckarti* неритическая эвригалинная, одна из наиболее криофильных форм Атлантического океана, с бореально-нотальным распространением. *P. leuckarti* найден в Северном Ледовитом океане, в Баренцевом и Белом морях (Виркетис, 1926), заходит в Карское море (Яшнов, 1948); в южной части Чукотского моря встречается до $67^{\circ},5$ (Степанов, 1937), вдоль западного побережья Атлантического океана в Баффиновом заливе, у берегов Исландии, у южной оконечности Гренландии, в заливе Святого Лаврентия; в южном полушарии у Магелланова пролива; вдоль восточного побережья Атлантического океана у берегов Норвегии до 73° с. ш.; в Северном море, в Балтийском море до Аландских островов; у берегов Англии около Плимута (Ашштейн, 1910); в Средиземном¹ и Черном морях; в Тихом океане: в Беринговом море (Степанов, 1937), в северо-западной части Японского моря (Бродский, 1941.)

P. leuckarti не обнаружен ни у берегов Африки, ни в Индийском океане.

¹ Указание Ауривиллиуса (1898), Лиллиеборга (1901), Раммнера (1930) о нахождении *P. leuckarti* в Средиземном море в дальнейшем, видимо, не подтверждается (см. карту распространения этого вида у Гиббца (1922), Раммнера (1933) и др.). В последнем случае можно считать, что распространение *P. leuckarti* ограничено исключительно северными водами и Черное море — самое южное его местонахождение.

Podon intermedius Lill., 1855 (puc. 33)

Podon intermedius Lilljeborg, 1853, 1901, pp. 627—633, tabl. LXXXIV, fig. 8—16; Claus, 1877, taf. VII, fig. 23; Guerne, 1887, p. 9; Stenroos, 1895, p. 40; Aurivillius, 1898, p. 122; Hansen, 1899, p. 8; Зернов, 1904, p. 8—9, 13; Behning, 1912, p. 11; Gibitz, 1922, Karte IV; Anselmi, 1922; Zagorowsky, 1925, p. 157; Рубинштейн, 1926; Никитин, 1926, стр. 122; Rammner, 1930, p. 3, fig. 3, 4, 1931, p. 620; 1933, p. 119, 1939, p. 3, fig. 2 a—c; Runnström, 1932, p. 34; Jorgensen, 1933, p. 179; Spooner, 1933, p. 404; Ischreyt, 1934, p. 252, abb. 11, 19, 24, 28; 1935, pp. 320—322; Коноплов, 1937; Caporiacco (di), 1938; Wiborg, 1940, p. 71; Долгопольская, 1940, стр. 79; Pouchet et Guerne, 1940, p. 213; Cheng, 1947, p. 550; Галаджиев, 1948, стр. 192; Ключарев, 1952, стр. 81; Deevey, 1952, pp. 65—164.



Рис. 33. *Podon intermedius* Lill.
а — самка; б — самец (по Лиллжобргу, 1901).

Голова круглая, глубокой затылочной впадиной резко отграничена от остальной части тела также округлой формы.

Антенны длинные, двуветвистые: одна ветвь трехчленистая, другая четырехчленистая. Длина члеников трехчленистой антенны убывает от первого к третьему; число щетинок на них составляет соответственно 1.1.4. Четырехчленистая ветвь с очень коротким первым члеником; длина члеников от II до IV убывает; формула щетинок на отдельных члениках четырехчленистой ветви I—IV пары ножек 0.1.2.4.

Грудные ножки (рис. 34). Размеры и дифференцированность грудных ножек уменьшаются от первой пары к четвертой, причем главным образом за счет уменьшения эндоподита. Таким образом, если на ножках первых 3 пар эндоподиты значительно больше экзоподитов, то на четвертой они приблизительно одинаковых размеров. Ножки второй и третьей пары наиболее сходны, ножки первой и четвертой пар отличаются от них. Длина ножек первой пары составляет около $1/3$ общей длины тела. Первый членик эндоподита ног этой пары в 3 раза длиннее второго. Общее число щетинок на эндоподите первой пары ног 10—11, на второй 8—9 и третьей 8—9 (Ischreyt, 1935).

Максиллярный отросток первой пары ног рудиментарный и имеет вид небольшого вытянутого бугорка с несколькими щетинками; у второй — четвертой пары ног он хорошо заметен, конусовидной формы, заканчивается двумя неравными острыми зубцами и одной короткой

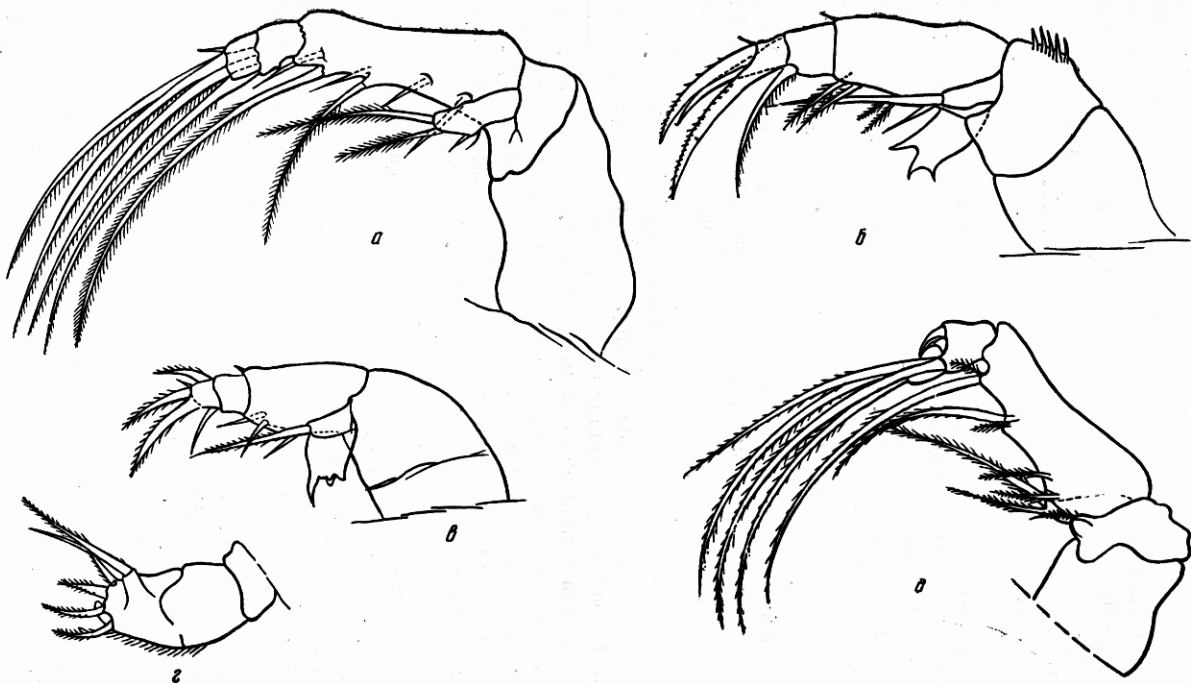


Рис. 34. Грудные конечности *Podon intermedius*.

Ноги самки: а — 1-й пары; б — 2-й пары; в — 3-й пары; г — 4-й пары. Ноги самца: д — 1-й пары (по Лиллиеборгу, 1901).

щетинок. Экзоподиты одночленистые, снабжены длинными, перистыми конечными щетинками и на ножках первой — третьей пары несколькими (от 2 до 4) маленькими, едва заметными шипообразными щетинками. Экзоподит первой пары ног несет 2 конечных щетинки, из которых 1 приблизительно в полтора раза больше другой; экзоподиты ножек второй и третьей пары несут по 1 длинной щетинке; на экзоподите четвертой пары ножек 2 щетинки, из которых одна длинная, другая в 3—4 раза короче.

Формула щетинок экзоподитов составляет 2.1.1.2.

П о с т а б д о м е н. Фуркальные зубцы длинные и узкие, спереди тонко и мелко зазубрены. Спинной преданальный бугорок в виде большого пальцевидного выроста, несет 2 очень длинные тонко оперенные щетинки, далеко выступающие (особенно у самки) за концы фуркальных зубцов. У основания щетинок мелкие шипики.

Р а з м е р ы. Самки около 1 мм. Самцы значительно меньше самок главным образом за счет отсутствия выводковой камеры, в связи с чем голова кажется относительно больше, чем у самки. Фуркальные зубцы длиннее, чем у самок.

Р а с п р о с т р а н е н и е в Ч е р н о м м о р е. *Podon intermedius* Lill. впервые указан для Черного моря Зерновым (1904) как редкая форма, обнаруженная в октябре и ноябре в планктоне района Севастополя. Загоровский (1925) указывает *P. intermedius* в списке *Cladocera* Черного моря. Никитин (1926) отмечает присутствие отдельных экземпляров *P. intermedius* в планктоне с октября до конца ноября. Долгопольская (1940) отмечает, что в районе Карадага этот вид встречается в течение более длительного периода — с начала сентября до конца декабря. Наибольшая частота встречаемости здесь наблюдалась в октябре и ноябре (66,0%); как правило, он попадался единичными экземплярами и только однажды, в начале октября, и затем в середине декабря отмечен как частая форма в пробе. Для этого же района Ключарев указывает, что *P. intermedius* встречался в 18% случаев¹, в среднем 1 экз. на 1 м³.

P. intermedius в Черном море — типичная сезонная форма, ограниченная исключительно осенним периодом и температурами от 20 до 10°. В планктоне Скагеррака она появляется в начале июля и держится до начала октября при температуре от 5,8 до 23° (Aurivillius, 1898). Рунштрем (Runnström, 1932) отмечает ее появление в некоторых фиордах в июне или июле. Для берегов Франции и Великобритании она указана во второй половине июля (Hansen, 1899). В южных морях, например в Адриатике, она встречается и в зимние месяцы. Дэви (Deevey, 1952) пишет, что у берегов Сев. Америки, в Block Island Sound (между Нью-Йорком и Бостоном) *P. intermedius* наиболее важная форма, постоянно присутствующая в течение лета и осени, причем иногда, как например, в сентябре 1944 г. она может составлять 25% улова.

Находки *P. intermedius* сосредоточены главным образом в неритической области. В Черном море он не встречен в удаленных от берегов центральных частях открытого моря. Однако, по мнению Гибитца (1922), он не так тесно связан с прибрежными районами.

В вертикальном распределении наблюдается приуроченность в основном к поверхностному, иногда к верхнему 25-метровому слою. По мнению Спунера (Spooner, 1933), *P. intermedius* положительно фототаксичен. Рубинштейн (1926) указывает на резко выраженное у этого вида стремление вглубь (имея в виду глубину всего 4,5—5,5 м), где по сравнению с поверхностными слоями он обнаружен в 93,4% случаев; он считает это результа-

¹ По-видимому, подразумевается средне-годовая встречаемость.

том отрицательного фототаксиса. Возможно, что такое распределение могло возникнуть в результате неустойчивого солевого режима в пункте наблюдений, в Одесском заливе, где иногда происходит заполнение опресненной водой поверхностных слоев и соответствующее изменение стратификации планктона, возможно связанное с изменением фототаксиса под влиянием опреснения. *P. intermedius* живет почти в пресной воде Финского залива ($S\ 0,73\text{‰}$) и выдерживает солености Средиземного моря $37\text{--}39\text{‰}$.

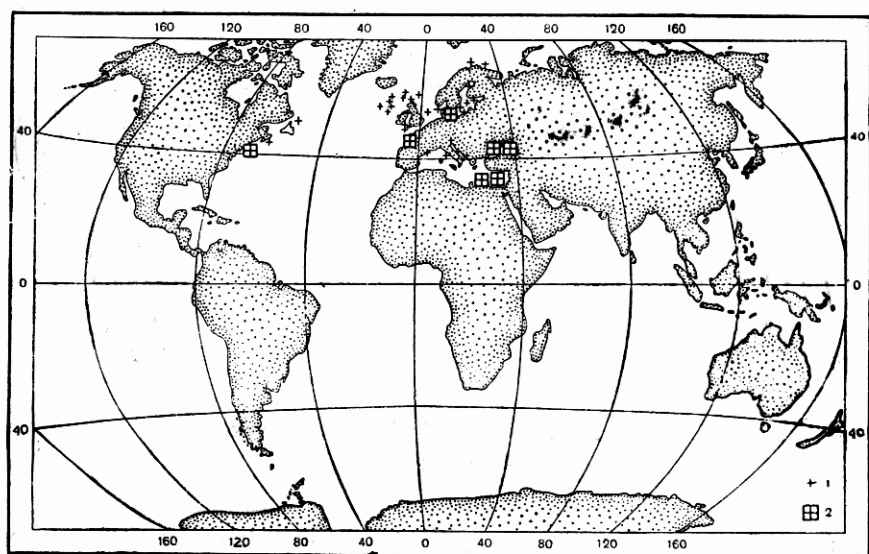


Рис. 35. Географическое распространение *Podon intermedius*.

1 — по данным Раммнера (1933); 2 — дополнено.

Географическое распространение (рис. 35). *Podon intermedius* широко эвригалинная, криофильная форма. Найден в Северном Ледовитом океане, в Баренцевом и Белом морях; около западных берегов Атлантического океана обнаружен только в заливе Святого Лаврентия, у Галифакса; вдоль всех европейских берегов Атлантического океана, в Норвежском море; около Фарерских островов, в Северном море; в Балтийском море (в заливах Финском и Ботническом); у берегов Англии (Плимут); в Бискайском заливе; в Средиземном море, в Лионском заливе; Лигурийском море у Генуи (Anselmi, 1922), в Тирренском море (Неаполь); в Адриатическом море у Триеста (Carogiasco, 1938); у берегов Египта (Ghazzawi, 1938); в Черном море.

В Тихом и Индийском океанах *P. intermedius* не обнаружен.

Podon polyhemoides Leuck., 1859 (рис. 36)

Evadne polyphemoides Leuckart, 1859; Guerne, 1887, pp. 10—11, pl. VI, fig. 7—8; *Podon polyphemoides* Krämer, 1895, p. 221, pl. XXI, fig. 1—8; Aurivillius, 1898, fig. 123, 1899, p. 70; Линко, 1900; Lilljeborg, 1901, pp. 633—636, tabl. LXXXV, fig. 7—11; Зернов, 1902, стр. 20; 1904, стр. 8—9, 13; Gran, 1902; Behning, 1912, p. 12; Лебедева, 1916, Marukawa, 1921, p. 1—15; Anselmi, 1922; Lint, 1922, p. 289, fig. 1; Gibitz, 1922, p. 368; Zagorowsky, 1925, p. 156; Никитин, 1926, стр. 121; 1939; Рубинштейн, 1926; Pesta, 1926, p. 612; Rammner, 1930, p. 4, fig. 5—6, 1931, p. 619, 1933, p. 119, 1939, p. 3, fig. 3 a—c; Runnström, 1932, p. 34; Dakin a. Colefax, 1933, p. 200; Jorgensen, 1933, p. 179; Ischreyt, 1934, p. 253, abb. 12, 20, 25, 28; 1935, pp. 320—322; Вълкановъ, 1936, стр. 313; Косякина, 1937, стр. 80, 1940; Ghazzawi,

1938; Долгопольская, 1940, стр. 79; Wiborg, 1940, p. 71; Бродский, 1941, стр. 163; Cheng, 1947, p. 551; Галаджиев, 1948, стр. 191; Ключарев, 1952, стр. 81.
Podon Mecznikowi Чернявский, 1868, стр. 59; Караваев, 1894, табл. V, рис. 14 — 19.

Голова в передней части почти шаровидная, ясно отделена глубокой затылочной впадиной от остальной части тела, также округлой, почти шаровидной, особенно у половозрелых самок; у самцов и молодых самок форма тела приближается к треугольной.

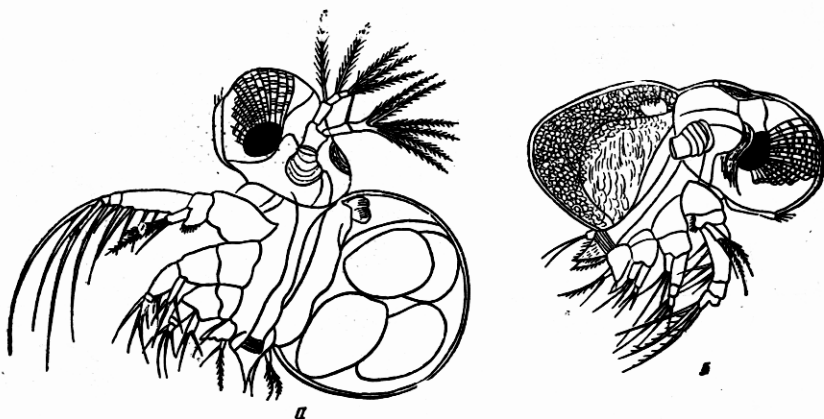


Рис. 36. *Podon polyphemoides* Leuck.
 а — самка; б — самец (по Лиллиеборгу, 1901).

Антенны относительно короткие, двуветвистые, одна ветвь трех-, другая четырехчленистая, с очень маленьким первым члеником. Размеры



Рис. 37. Грудные конечности *Podon polyphemoides*.
 а — нога 1-й пары ♀; б — нога 1-й пары ♂.

члеников обеих ветвей убывают к свободному концу. Число плавательных щетинок на трехчленистой ветви равно 1.1.4, на четырехчленистой 0.1.2.4.

Грудные ножки. Дифференцировка и относительные размеры грудных ножек убывают от первой к четвертой, причем в первую очередь за счет уменьшения эндоподитов. Длина ножек первой пары составляет приблизительно $\frac{1}{4}$ всей длины тела. Первый членик эндоподита ножек первой пары составляет около $\frac{3}{4}$ всей его длины (рис. 37). Общее число щетинок на эндоподите ног первой пары 9—10, на ножках второй пары

9—10, третьей 8—10. Ножки второй и третьей пары очень сходны между собой. Первая и четвертая представляют собой крайние элементы ряда. Эндоподиты ног 3 первых пар больше экзоподитов; эндоподит четвертой пары настолько мал, что концы его щетинок не достигают концов щетинок экзоподита.

Максиллярный отросток первой пары ног, расположенный на внутренней стороне второго членика протоподита, представляет собой закругленный выступ, снабженный несколькими короткими щетинками и сильным шипом. На второй паре ног максиллярный отросток вытянут в длину (длина приблизительно в 2—2,5 раза превосходит ширину) и заканчивается 2 конической формы зубцами, из которых ниже-передний несколько длиннее задневерхнего, более толстого.

Экзоподиты всех ножек представляют собою маленькие одночленистые придатки. Экзоподиты ножек первых 3 пар несут по 3 конечных щетинки, из которых средняя, самая длинная почти вдвое длиннее крайних, приблизительно равных. Экзоподит четвертой пары раза в 2 меньше предшествующих и несет только 2 неравных щетинки.

Постабдомен. Фуркальные зубцы короткие, на широких основаниях, иногда несут совсем тоненькие короткиеволоски (чаще на нижней стороне). На заднем крае тела, немного впереди анального отверстия, на спинной стороне, находится небольшой бугорок с 2 чувствительными щетинками.

Размеры. Из трех видов рода *Podon*, встречающихся в Черном море, *Podon polyphemoides* имеет наименьшие размеры от 0,450 до 0,260 мм, в среднем 0,33 м. Средние размеры экземпляров из Плимута 0,39 мм (Cheng, 1947). Для Балтики указываются средние размеры 0,468 мм.

Экземпляры с «зимними» яйцами встречались с начала сентября до начала декабря (Долгопольская, 1940).

Распространение в Черном море. *Podon polyphemoides* Leuck. впервые в Черном море найден в районе Ялты Чернявским (1868), описавшим его как новый вид *Podon Mecznikowi* Czern. Под этим же названием отмечает его Караваев (1894) для планктона Керченского пролива. Зернов (1902) в списке видов зоопланктона Азовского моря хотя также указывает *P. mecznikowi*, однако упоминает о том, что в работе Гансена (Hansen, 1899) этот вид мог войти в синоним *P. polyphemoides* Leuck., и в 1908 г. уже указывает эту форму, как *Podon polyphemoides*.

Среди черноморских *Cladocera* *P. polyphemoides* самая обычная, широко распространенная, преимущественно поверхностная эврибионтная форма, с почти круглогодичным попаданием. Единичные находки его отмечены даже в декабре и марте (район Карадага и Керченского пролива, Долгопольская, 1940). Галаджиев (1948) пишет, что на основании многолетних наблюдений можно утверждать, что *Podon polyphemoides* в Черном море является зимующей формой и в некоторых районах, в очень небольших количествах встречается даже в самый холодный период (январь — март), при температурах, доходящих до 7—8°, причем в этот период *P. polyphemoides* держится преимущественно в горизонтах от 10 до 20—30 м. Косыкина (1937) хотя и называет *P. polyphemoides* тепловодным видом, но указывает его нахождение с января по декабрь при температурах от 6 до 25°, преимущественно в поверхностных слоях. В 1940 г. она отмечает, что в августе максимум *P. polyphemoides* наблюдался в нижнем слое. Аналогичные указания на некоторое количественное преобладание *P. polyphemoides* в августовских ловах на глубине 10 м и более в районе Каркинитского залива по сравнению с поверхностными сборами находим и у Галаджиева (1948).

Ключарев (1952) относит *Podon polyphemoides* к числу массовых форм. Встречаемость его в районе Карадага, в пунктах с общей глубиной 25 и 50 м соответственно равна 74 и 90%; среднее число экземпляров в первом случае 1500 в 1 м³, во втором 53 в 1 м³.

Таким образом, мы видим, что в период наиболее низких зимних температур и в период наиболее высоких августовских поверхностных температур воды *P. polyphemoides* сосредоточивается в более отдаленных от

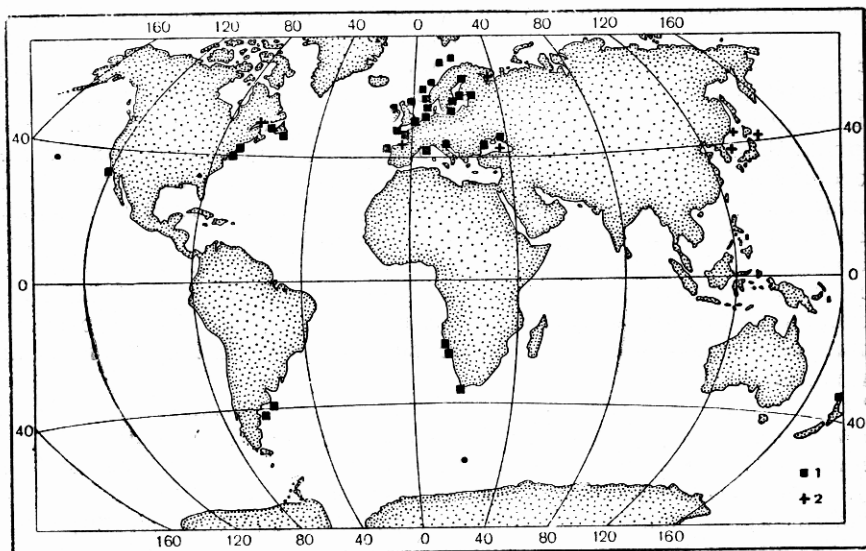


Рис. 38. Географическое распространение *Podon polyphemoides*.

1 — по данным Раммнера (1933); 2 — дополнено.

поверхности слоев, с умеренными температурами. К сожалению, мы не имеем данных о его суточных вертикальных перемещениях, которые могли бы так или иначе облегчить объяснение этих фактов. Несмотря на свойственную *P. polyphemoides* большую эврибионтность, он все же уходит из мест с менее устойчивыми условиями, особенно в тех случаях, если эти условия близки к его экологическим пределам. Трудно объяснить чем вызвано отсутствие его между 40° с. и ю. ш. В Черном море иногда он встречался в массе при летних температурах 25—26°. На севере он доходит до 70°23' с. ш., на юге до 35° ю. ш.

Раммнер (1933) относит *Podon polyphemoides* к холодноводным биполярным формам, с ареалом, разделенным громадными промежуточными, не заселенными областями.

По имеющимся у нас литературным данным, нижней границей распространения черноморского *Podon polyphemoides* можно принять глубину 25 м, где он изредка попадался отдельными экземплярами в горизонтальных ловах (Никитин, 1926). Гундерсен (Gundersen, 1953) пишет, что в некоторых фиордах западной Норвегии большая часть *Cladocera* в конце августа располагается ниже 50 м. Для фиордов Норвегии Ранштрем (1932) приводит *Podon polyphemoides* как многочисленную форму поверхностных и верхних 100-метровых слоев.

Большая приспособленность вида к условиям солёности дает ему возможность жить в условиях нормальной морской солёности и проникать в почти пресную воду. Широко распространенной по всему Черному морю

P. polyphemoides проник в Азовское море, вплоть до входа в Таганрогский залив. В Азовском море он не встречен при температуре ниже 13°,8. Возможно, условия пониженной солености несколько повышают его температурный минимум.

Географическое распространение (рис. 38). *Podop polyphemoides* — космополитная, эврибионтная, резко выраженная перитическая, бореально-потальная форма, не найденная между 40° с. ш. и 40° ю. ш. *P. polyphemoides* обнаружен в Северном Ледовитом океане, в Белом море в районе Соловецких островов (Линко, 1900); вдоль западного побережья Атлантического океана от берегов Ньюфаундленда и залива Святого Лаврентия до 40° с. ш., у берегов Южной Америки в районе 40° ю. ш., вдоль восточного побережья Атлантического океана — в Гольфстриме до 68° с. ш. (Hansen, 1899), вдоль берегов Норвегии; у берегов Англии; в Северном море; в Балтийском море и в Финском и Ботническом заливах; в Бискайском заливе до северо-западной оконечности Пиренейского полуострова; в Средиземном море вдоль берегов Франции; в Адриатическом море; в Черном и Азовском морях (включая и западную часть Таганрогского залива); у побережья юго-западной Африки; в районе мыса Доброй Надежды; в Тихом океане у Калифорнийского берега, у берегов Новой Зеландии (у Окленда); у северных берегов Японии (Marukawa, 1921); в северо-западной части Японского моря (Бродский, 1941).

ЛИТЕРАТУРА

- Брагинский Л. П. О токсичности сине-зеленых водорослей. Природа, 1955, № 1, стр. 117.
- Брискина М. М. Типы питания промысловых рыб Черного моря (ставриды, скумбрии, барабули, черноморской пикши, кефали). Тр. ВНИРО, 1954, т. XXVIII.
- Бродский К. А. Обзор, количественное распределение и состав беспозвоночных с. з. части Японского моря. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. VII, в. 2.
- Бродский К. А. Планктон северо-западной части Кури-Сию и прикурильских вод Тихого океана. Тр. Ин-та океанол., 1955, т. XVIII.
- Вагнер Н. П. Беспозвоночные Белого моря. Отчеты Соловецкой станции за 1897 г. 1898.
- Виркетис М. А. Зоопланктон Белого моря. Иссл. морей СССР, 1926, в. 3.
- Вълкановъ А. Бележки върху напътъ бракични води. 2. Годишникъ на Софийския Ун-т. физ.-мат. факултетъ, 1936, т. XXXII, кн. 3.
- Галаджиев М. А. Сравнительный состав, распределение и количественные соотношения планктона Каркинитского залива и открытого моря в районе южного берега Крыма. Тр. Севастопольск. биол. ст., 1948, т. VI.
- Гребницкий Н. А. Предварительное сообщение о сродстве фауны Черного моря. Зап. Новороссийск. об-ва естествоисп. 1873, т. II.
- Долгопольская М. А. Опыт применения биологического анализа планктона для определения гидрологического режима Керченского пролива. Рукопись АзЧерн.НИРО, 1935.
- Долгопольская М. А. Зоопланктон Азовского моря. Рукопись АзЧер.НИРО, 1937.
- Долгопольская М. А. Зоопланктон Черного моря в районе Карадага. Тр. Карадагск. биол. ст., 1940, в. VI.
- Загоровский Н. К обнаружению *Leptodora kindtii* в Черном море. Н.-и. кафедра в Одессе, 1924.
- Загоровский Н. Очерки по черноморскому планктону. Тр. 1-го Гидробиол. съезда, 1925.
- Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. М., 1927.
- Зернов С. А. Результаты зоологической экскурсии по Азовскому морю на пароходе «Ледоколъ донских гирль», вып. 2. Планктон Азовского моря и его лимановъ. Ежегодн. зоол. музея АН СССР, 1902, т. VI.
- Зернов С. А. К вопросу о годичной смене планктона в Черном море. Тр. Особ. зоол. лаб. и Севастопольск. биол. ст., 1904, т. VII.
- Зернов С. А. *Penilia schmackeri* Rich. (*Cladocera*) в Черном море, в Каркинитском заливе. Ежегодн. зоол. музея АН СССР, 1908, т. XIII.

- З е р н о в С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. Зап. АН СССР, 1913, т. 32, № 1.
- К а р а в а е в В. Материалы к фауне пелагических ракообразных Черного моря. Зап. Киевск. об-ва естествоисп., 1894, т. XIII, в. 1, 2.
- К л ю ч а р е в К. В. Материалы для количественной характеристики зоопланктона Черного моря у Карадага. Тр. Карадагск. биол. ст., 1952, в. 12.
- К о н о п л о в Г. У. Сезонні зміни зоопланктону Одеської затоки. Тр. Одеськ. ун-та., 1937, т. 2.
- К о с я к и н а Е. Г. Вертикальное распределение зоопланктона в Новороссийской бухте. Тр. Новороссийск. биол. ст. им. В. М. Арнольди, 1936, т. II, в. 1.
- К о с я к и н а Е. Г. Сезонная смена зоопланктона Новороссийской бухты. Тр. Новороссийск. биол. ст., 1937, т. I, в. 6.
- К о с я к и н а Е. Г. Количественное изучение зоопланктона Новороссийской бухты. Тр. Новороссийск. биол. ст., 1940, т. II, в. 3.
- К у д е л и н Н. К вопросу о проникновении морской фауны в пресные воды. Зап. Новороссийск. об-ва естествоисп., 1914, т. XXXIX.
- К у с м о р с к а я А. П. О зоопланктоне Черного моря. Тр. АзЧерНИРО, 1950, в. 14.
- Л е б е д е в В. Наблюдения над составом и сменой поверхностного планктона Одесского залива. Зап. об-ва сельск. хоз-ва южн. России. Одесса, 1916, т. LXXXVII, кн. 1.
- Л и н к о А. К. Cladocera Соловецкого острова и Белого моря. Т. Имп. СПб., об-ва естествоисп., 1900, т. XXX, в. 4.
- М а н т е й ф е л ь Б. П. Зоопланктон прибрежных вод западного Мурмана. Тр. ВНИРО, 1939, т. IV. Никитин В. Н. Вертикальное распределение планктона в Черном море. I. Соперода Cladocera. Тр. Особ. зоол. лаб. и Севастопольск. биол. ст., 1926, сер. II, № 9.
- Н и к и т и н В. Н. Планктон Батумской бухты и его годичные сезонные изменения. Сб., посвященный научной деятельности Н. М. Книповича (1885—1939), 1939.
- Р у б и н ш т е й н Д. Л. Непериодические миграции планктонных организмов в Одесском заливе. Русск. зоол. журн., 1926, т. VI, в. 1.
- С т е п а н о в В. С. Биологические показатели течений в Северной части Берингова и южной части Чукотского морей. Иссл. морей СССР, 1937, в. 25.
- Т а г а ц В. Некоторые данные по зоопланктону бухты Патрокл (зал. Петра Великого) за лето 1926 г. Иссл. морей СССР, Госуд. гидр. ин-т, 1933, в. 19.
- Ч е р н я в с к и й В. Материалы для сравнительной зоогеографии Понта. Тр. I съезда русск. естествоисп. в СПб. СПб., 1868.
- Я ш н о в В. А. Подкласс Entomostraca — низшие ракообразные. Определитель фауны и флоры северных морей СССР. М., 1948.
- A n s e l m i Indagini ecologiche sui Cladoceri nel Mare di Quarto (Con due tabelle). R. Comitato Talassografico Italiano: 1922, Memoria XCII.
- A u r i v i l l i u s C. W. Vergleichende Tiergeographische Untersuchungen über die Plankton Fauna des Skagerraks in dem Jahren 1893—1897. Kongl. Svenska Vet. Akad. Handl., 1898, Bd. 30, № 3.
- A u r i v i l l i u s C. W. Animalisches Plankton aus dem Meere zwischen Jan Mayen, Spitzbergen, K. Karls Land und der Nordkuste Norwegens. Kongl. Svenska Vet., Akad. Handl., 1899. Bd. 32, № 6, pp. 1—71.
- B e h n i n g A. Studien über die vergleichende Morphologie sowie über temporale und Lokalvariation der Phyllopoden-Extremitäten. Int. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr. Biol. Suppl., 1912. Ser. IV, Hft. 1, pp. 1—70.
- B e h n i n g A. Ueber Penilia schmackeri Rich. aus dem Schwarzen Meer. Сб. в честь проф. Н. М. Книповича. М., 1927, стр. 345—350.
- B i g e l o w H. B. Plankton of the Offshore waters of the Gulf of Maine. Bull. of Bureau of Fisheries. 1924, v. XL, part. II.
- B o s c h m a H. Penilia avirostris Dana in het Kustgebiet van Nederland. De Levende Nature, 1949, v. 52, № 8.
- B r a d y G. S. On some pelagic entomostraca collected by Mr J. Y. Gibson in Durban Bay. Ann. Durban Mus. 1914, v. I, pp. 1—9.
- C a l m a n W. T. Stomatopoda, Cumacea, Phyllocarida and Cladocera. Brit. Antarctic (Terra Nowa) Exped. 1910, Nat. Hist. Rep. Zool. III, 1917.
- C a p o r i a c c o, di, L. Cladocères marins recueillis pendant les croisières du prince Albert de Monaco. Bull. Inst. Ocean. Monaco, 1938, № 740.
- C a r o l i E. n. Sulla presenza di Penilia schmackeri Richard nel Golfo di Napoli. Bollettino della Societa dei Naturalisti in Napoli, 1923, v. XXXV (ser. II, v. XV) Anno XXXVII.
- C a t t l e y J. G. a. H a r d i n g J. R. Penilia and cladoceran normally found off tropical and sub-tropical coasts, recorded in North sea Plancton. Nature, 1949, v. 164, № 4162.
- C h e n g C. On the fertility of marine Cladocera with not on the formation of the restin

- egg in *Evadne nordmanni* Loven and *Podon intermedius* Lill. Journ. Mar. Biol. Ass. Cambr., 1947, v. 26, № 4.
- Chichkoff. Contribution a l'étude de la faune de la Mer Noire. Animaux récoltés sur les côtes Bulgares. Arch. Zool. Exped. V, ser. X, 1912—1913 (Notes et Rev., 1912, № 2).
- Claus C. Ueber *Evadne mediterranea* u. s. w., Würzburg. naturw. Zschr., 1862, Teil III.
- Claus C. Zur Kenntnis des Baues und der Organisation der Polyphemiden. Denkschr. d. Akad. d. Wissen., Math.-nat. Kl., Wien, 1877, Bd. 37.
- Dakin W. J. a. Colefax A. The marine plankton of the Australian coastal waters of New South Wales. I. The chief planktonic form and their seasonal distribution. Proc. Linn. Soc. New South Wales, 1933, V. LVIII, part. 3—4.
- Dakin W. J. a. Colefax A. The plankton of Australian coastal waters of New South Wales. pp. 1—251, pl. 4, fig. 301. Monogr. Univ. Dept. of Zoology, Sydney, 1940, № 1.
- Dana J. D. Conspectus Crustaceorum in orbis terrarum circumnavigatione C. Wilkes e classe Reipublicae foederata duce collectorum. Proc. Am. Acad. Arts a. Sci., 1849, v. 2, № 47.
- Dana J. D. Crustacea in United States exploring expedition during the years 1838 — 1842, Text. 1852, v. XIII, Atlas 1855.
- Deevey G. B. A survey of the zooplankton of Block Island Sound, 1943—1946. Bull. Bingham Oceanogr. Collection, 1952, v. XIII, Art. 3.
- Dejdar E. Bau und Funktion des sog. «Haftorgans» bei mariner Cladoceren. Z. Morph. Oecol. der Tiere, 1931, v. 21.
- Foxon B. A. Report on Stomatopod Larvae, Cumacea and Cladocera Great Barrier reef exped., 1932, v. IV, № 11.
- Früchtl F. Cladocera und Copepoda der Aru-Inseln. Abhandl. der Senckerberg. Naturforsch. Gesellschaft, 1923, Bd. XXXVII, Heft IV.
- Fuller A. S. Temperature requirements of *Penilia avirostris* Dana in the hauraki gulf New Zealand. Nature, 1950, v. 165.
- Gibitz A. Verbreitung und Abstammung mariner Cladoceren. Verh. d. zool.-bot. Gesellsch. in Wien, 1922, Bd. LXXI.
- Ghazzawi F. M. Plankton of the egyptian waters: two cladocera from the plankton. Min. Com. a. Industr. Hydrobiol. Fish, Notes et Mem., Cairo, 1938, v. 31.
- Gran H. Das Plankton des Norwegischen Nordmeeres. Rep. on Norweg. Fishery and Marine. Investig., 1902, v. II, № 5.
- Guérne J. Sur les genres *Ectinosoma* Boeck et *Podon* Lilljeborg, á propos de deux Entomostracés (*Ectinosoma atlanticum* G. S. Brady et *Robertson* et *Podon minutes* G. O. Sars) trouvés à la corogne dans l'estomac des sardines. Bull. de la Soc. Zool. France, 1887, t. 12.
- Gundersen K. R. Zooplankton investigations in some fjord in Western Norway during 1950—1951. Fisker. skrifter. Rep. Norweg. Fish. and Mar. Investig., 1953, v. X, № 6.
- Gurney R. Report of the Copepoda a. Cladocera of the plankton of the Cambridge expedition to the Suez Canal, 1924. Trans. Zool. Soc. London, 1927, v. XXII, № 2.
- Hansen H. I. Die Cladoceren und Cirripeden der Plankton-Expedition. Ergeb. d. Plankt.-Exped. d. Humboldt. Stift. 1899, Bd. II.
- Hutchins L. W. The bases for temperature Zonation in geographical distribution (In Symposium on marine ecology). Ecol. Mon., 1947, 17, p. 325—335.
- Ischreyt G. Eine Beitrag zur vergleichende Morphologie und Systematik der Polyphemiden. Zschr. wiss. Zool., 1934, Bd. 146, Heft. 2.
- Ischreyt G. Ein Beitrag zur Morphologie von *Podon* und *Evadne*. Arch. f. Hydrobiol. 1935, Bd. XXVIII, Hft. 2.
- Issel R. Ciclo annuale dei microplankton di superficie nel Golfo di Napoli (Golfo in terno). Publ. Staz. Zool. Napoli, 1934, v. XIV, № 1.
- Jamada T. On the distribution of the temperate plankton in the western part of the Korean Strait. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. Tokyo, 1933, v. I, № 8.
- Jorgensen O. M. Crustacea. 4. Plankton Investigations, 1921—1922. Dove Marine Laboratory. Rep. N. S., 1923, v. XIII.
- Jorgensen O. M. On the Marine Cladocera from the northumbrian plankton. Journ. Mar. Biol. Ass. Plymouth., 1933, v. XIX, № 1.
- Juday G. Cladocera of the san Diego Region. Univ. Calif. Publ. Zool. III, 1907.
- Juday G. The Cladoceren of the Canadian Arctic Expedition, 1913—1918. Rep. of the Canad Arctic Exped. 1913—1918, 1920, v. VII, part. H.
- Kajdiz B. Temporale Verteilung der Cladoceren und Ostracoden im Triester Golf in den Jahre 1902—03. Sitzber. K. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl., 1912, v. CXXI.

- Kielhorn W. V. The biology of the surface zone zooplankton of a boreo-arctic Atlantic ocean area. Journ. Fish. Res. Board of Canada, 1952, v. IX, № 5.
- Kikuchi R. A comparasion of the diurnal migration of plankton in eight japanese lakes. Mem. Coll. of Sci., Kyoto Imper. Univ., 1930, Ser. B, v. V, № 1.
- Kokubo S. a. Tamura T. A quantitative investigation of the plankton of Aomori Bay, as studied comparatively by pump and net collection. Sci. Rep. of the Tôhoku Imperial Univ., Fourth Ser., Biol., 1931, v. VI, № 3, Sendai (in English).
- Kr  mer A. Pelagic Copepods and Cladocera. Transact. a. Proceed. New Zealand Inst., 1894, v. 27.
- Kr  mer A. On the most frequent Copepodes and Cladoceres in the Hauraki Gulf. Transact. a. Proceed. New Zealand Inst., 1895, v. 27.
- Kuttner Olga. Mitteilungen   ber marine Cladoceren. Sitzber. der Geselsch. Naturforschender Freunde, 1911, № 2.
- Kuttner Olga.   ber Vererbung und Regeneration angeborener Mi  bildungen bei Cladoceren. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen von Prof. w. Roux, 1913. Bd. XXXVI, Hft. 4.
- Leder H. Ueber Penilia schmackeri Rich. in der Adria. Zool. Anz., 1915, Bd. XLV.
- Leuckart R. Ueber das Vorkommen eines saugnapfartigen Haftapparates bei den Daphniiden und verwandten Krebsen. Arch. f. Naturgesch., 1859, Bd. 25.
- Lilljeborg W. De Crustaceis ex ordinibus tribus: Cladocera, Ostracoda et Copepoda in Scania occurrentibus, 1853.
- Lilljeborg W. Cladocera Sueciae. Nowa Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis, 1901, v. 19.
- Lint G. M., de. Cladoceren en Copepoden. Flora en fauna Zuiderzee, 1922.
- Lochhead J. H. On the feeding mechanism of a ctenopod cladoceran Penilia avirostris Dana. Proc. Zool. Soc., London, 1936.
- Lochhead J. H. On the distribution of a marine Cladoceran, Penilia avirostris Dana (Crustacea, Brachiopoda), with a note on its reported bioluminescence. Biol. Bull. 1954, v. 107, № 1.
- Lov  n S. Evadne nordmanni, ett hittills ok  ndt Entomostracon Kongl. Wet. Akad. Hadl. f.   r 1835, 1836.
- Lov  n S. Evadne nordmanni, en bisher unbekanntes Entomostracon. Arch. f. Naturg., 1838, Bd. 1.
- Marukawa H. Plankton list and some new species of Copepoda from the northern waters of Japan. Bull. de l'Inst. O  anogr. Monaco, 1921, v. 18 (384).
- Miltz O. Das Auge der Polyphemiden. Zoologica, 1899, v. 28.
- Motoda S. a. Anraku M. Observations on the plankton of Funka-Bay, Hokkaido. I. Vertical distribution of plankton at the mouth of bay in August 1950. Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab., 1952, № 5.
- M  ller P. E. Danmarks Cladocera. Naturhist. Tidsskrift, 1867, v. 5.
- Nordquist. Bidrag till k  nedommen om Bottniska Wikens och norra   stersj  ns evertebratfauna. Meddel. af Societas pro Fauna et Flora Fennica, 1891, v. 17.
- Pesta O. Wissenschaftliche Forschungsergebnisse aus dem Gebiete der unteren Donau des Schwarzen Meeres. III Carcinologische Mitteilungen. Arch. Hydrob. 1926, Bd. XVI, № 4.
- Poppo S. A. Ein neuer Podon aus China nebst Bemerkungen zur Synonymie der bisher bekannten Podon-Arten. Abhandl. naturwiss. Verein in Bremen, 1888, Bd. 9.
- Pouchet G. et. Guerne J. Sur la faune p  lagique de la mer Baltique et du Golfe de la Finlande. Res. Camp. Sci. Monaco 1940, Fasc. 103.
- Rammner W. Phyllopoda. Die Tierwelt der Nord-und Ostsee, 1930, Lief. XVIII, Teil Xa.
- Rammner W. Mitteilungen   ber marine Cladocera. Biol. Zentralbl., 1931, Bd. 51, Hft 11.
- Rammner W. Die Cladoceren der «Meteor» Expedition. Wiss. Ergebn. Deutsch. atlant. «Meteor» Exped. 1925—1927. 1933, v. XII.
- Rammner W. Cladocera. Fishes d'identification du zooplankton, Sheet 3. Conseil. Perman. Int. pour l'explorat. de la Mer. Copenhagen, 1939.
- Richard D. Sur des instruments destin  s    la r  colte et    l'examen pr  liminaire du plankton microscopique et sur la pr  sence du genre Penilia dans la M  diterran  e. Bull. du Mus. O  anogr. de Monaco, 1905, № 52.
- Richard J. Revision des Cladoc  res. Ann. d. Sc. Natur. Zool. et Pal  ontol. 7  me Ser., 1895, t. XVIII, et. 8  me S  r. 1896, t. II.
- Runstr  m S. Eine Uebersicht   ber das Zooplankton des Herdla und Hjeltefjordes. Bergen Mus.   rbok, Naturwid. Rekke, 1932, Hft. 2.
- Rylov W. M. Zur Kenntnis der Copepoden und Cladoceren Fauna der Insel Sachalin. Zool. Anz., 1932, v. 99, № 3/4.

- Sars G. O. Om de i Omegnen af Christiania forekommende Cladocerer Forhald. i Vidensk: s Selskabet i Christiania, 1862.
- Sars G. O. Beretning om en i Sommeren 1862 foretagen zoologisk Reise i Christianias og Trondhjems Stifter Nyt Magazin for Naturvidenskaberne 1863, Bind 12.
- Sars G. O. Oversigt af Norges Crustaceer (Brachiopoda, Ostracoda, Cirripedia); Forhandl: i Vidensk: s Selskab i Christiania, 1890, № 1.
- Sars G. O. Pelagic Entomostraca of the Caspian sea. Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, 1897, т. II.
- Sars G. O. On the Polyphemidae of the Caspian sea. Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, 1902, т. VII.
- Sars G. O. Notes on the crustacean fauna of the Caspian sea. Сб. в честь проф. Н. М. Книповича, 1927.
- Schweiger L. Adriatische Cladoceren und Planktonostracoden. Sitzber. Akad. Wiss. Wien Math.-naturw., Kl. 1912, Bd. 121, Abt. 1.
- Spooner S. M. Reaction of marine plankton animals to light. Journ. Mar. Biol. Ass., 1933, v. XIX, № 1.
- Stenroos K. E. Die Cladoceren der Umgebung von Helsingfors. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica, 1895, v. XI, № 2.
- Steuer A. Die «Arten» der Cladoceren Gattung Penilia Dana. Mitteil. Zool. Mus. Berlin 1933a, Bd. 19.
- Steuer A. Zur Fauna des Canal di Leme bei Rovigno. Thalassia, 1933b, v. 1, № 4.
- Suda K., Hidaka a. oth. The zooplankton in the principal part of the Japan sea. Journ. Oceanogr. Imp. Mar. Observ. 1932, v. IV, № 1.
- Sudler M. The development of Penilia schmackeri Richard. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 1899, v. 29.
- Ueno M. Phylloped Crustacea of Manchoukuo. Bull. Biogeogr. Soc. Jap. Tokyo, 1940, v. X, № 5.
- Wiborg K. The Production of Zooplankton in the Oslo Fjord in 1933—1934. Hvalrådets skrifter, 1940, № 21.
- Zagorowsky N. A. Studi sul plankton del Mar Nero. I. Materiali per lo studio dei Cladocera del mar Nero. Atti della Soc. Ligustica di Sci.e Lettere, 1925, v. IV.