

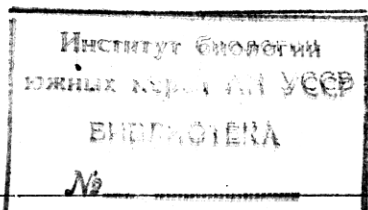
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
КАРАДАГСКАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ

ПРОБ 2010

ТРУДЫ

КАРАДАГСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ

Выпуск 11



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
КИЕВ — 1951

НАБЛЮДЕНИЯ ЗА РАЗВИТИЕМ И РАЗМНОЖЕНИЕМ *CALANIPEDA AQUAE DULCIS* KRITSCH. (COPEPODA, CALANOIDA)¹

Б. И. Гарбер

1. ВВЕДЕНИЕ

Значение вопроса

Едва ли нужно доказывать правильность и чрезвычайную своевременность предложенного акад. Т. Д. Лысенко «...критического пересмотра своего научного багажа под углом зрения развития, всеми разделами агробиологической науки; биология развития должна связать разрозненное и дать общую канву для изучения всего многообразия закономерностей растительных (как, безусловно, и животных. — Б. Г.) организмов» (Лысенко, 1936). Эти положения относятся не только к агробиологической науке, они в одинаковой степени верны и своевременны для гидробиологии и, вероятно, для многих других разделов биологии.

Верны потому, что познать явление можно только познав его развитие; потому, что причины изменений в явлении нужно искать в ходе его развития; наконец, потому, что, только имея перед собой «общую канву» развития организмов, можно определить роль условий существования в процессе этого развития

¹ Публикуемая работа Б. И. Гарбера была написана им в 1940 г. Молодой талантливый ученый-большевик, кандидат биологических наук Б. И. Гарбер работал на Карадагской биологической станции Академии наук Украинской ССР в качестве руководителя лаборатории биологии планктонных организмов до августа 1941 г., когда в связи с обстоятельствами военного времени был вынужден переехать в Среднюю Азию в г. Коканд, где неожиданно скончался в расцвете своих творческих сил. Разбираемые в работе Б. И. Гарбера вопросы биологии развития и размножения морских организмов в силу своей теоретической и практической актуальности продолжают и сейчас оставаться в центре внимания как Карадагской биологической станции, так и широких кругов советских гидробиологов (Ред.).

и в конечном итоге суметь предсказать или даже направить дальнейший ход развития.

Своевременны потому, что именно теперь, когда советская морская планктонология (как и вся гидробиология) накопила огромное количество фактов по распределению и сезонным и годичным колебаниям биомассы организмов в наших морях, с особенной остротой чувствуется необходимость связать эти факты в стройное представление о всем процессе продуцирования планктона в море. Основой для соединения этих фактов и «общей канвой» для понимания всего процесса продуцирования планктона должно послужить знание биологии развития и размножения планктонных организмов.

Особенности годового цикла развития отдельных видов организмов планктона являются биологической основой сезонных явлений (изменений) в планктоне. Поэтому знание основных особенностей развития и размножения отдельных видов, помогая уяснить приспособления этих организмов к сезонным изменениям условий существования, должно сыграть большую роль в изучении «биологических сезонов» в планктоне морей.

Одной из наиболее важных задач, которые ставит морское рыбное хозяйство перед планктологией, является умение заранее определить время массового появления того или иного кормового (для планктоноядных рыб) вида из числа планктонных организмов. Так как массовое появление данного вида вызывается прежде всего его массовым размножением, то, следовательно, биологическими особенностями, определяющими время такого массового появления вида в планктоне, будут особенности биологии развития и размножения — скорость развития, созревания, плодовитость и вообще быстрота размножения; изменения условий среды будут содействовать или препятствовать массовому появлению вида, влияя прежде всего именно на эти стороны его биологии. Следовательно, изучив особенности развития и размножения и все этапы жизненного цикла вида, мы сможем найти признаки, которые могут быть использованы в качестве биологических показателей для прогнозов массового появления вида в планктоне.

Так как состояние организмов и их популяций, предшествующее массовому появлению вида, как бы «аккумулирует» в себе влияние всего комплекса факторов окружающей среды, то биологические признаки в качестве показателей для прогнозов имеют большие преимущества над показателями, взятыми из окружающей среды, тем более, что влияние множества внешних факторов и бесконечного количества их сочетаний на развитие и размножение планктонных организмов нам пока неизвестно. Богоров (1938) для определения биологических сезонов полярного моря, имеющих большое значение для местных ледовых прогнозов, использует тоже биологический показатель — отношение фитопланктона к зоопланктону и возрастной состав популя-

ции копепод. Для прогнозов массового развития планктона может быть использован возрастной состав популяции (если предварительно изучить сроки развития отдельных стадий), соотношение полов (если мы будем знать, какое соотношение полов является оптимальным для массового размножения) и, вероятно, многие другие особенности развития и размножения.

Чтобы использовать внешние факторы в качестве показателей для прогнозов массового появления планктонных организмов, необходимо уяснить влияние этих факторов на организм, а изучение этого влияния станет более целеустремленным и эффективным, если мы будем знать, какие моменты развития и размножения являются решающими для массового появления вида, то есть моменты, на которые влияние среды необходимо установить в первую очередь.

В гидробиологии изучение влияния среды на организм до сих пор часто проводится без учета особенностей его развития и размножения. Обычно с этой целью используются данные комплексного метода океанографических исследований. На деле же этот метод часто сводится к тому, что группа специалистов из различных областей океанографии одновременно собирает материал, а когда материал обработан, полученные данные сопоставляются, и за каким-либо фактором среды (или за определенным сочетанием нескольких факторов), изменения которого совпадают или предшествуют во времени изменению в планктоне, признается решающее влияние на планктон. Известно, что последовательность двух явлений во времени сама по себе еще не обозначает причинной связи между ними, и именно такой метод подразумевал академик Т. Д. Лысенко, говоря, что «...под комплексностью в работе часто понимают механическое соединение работы людей науки различных разделов, идейно по сути в работе не связанных» (1938).

Одним из основных условий для осуществления идейной связи планктонологии с другими океанографическими науками является знание биологии развития и размножения организмов планктона. Примером научного анализа причин влияния условий существования на организм, построенного на знании биологии развития, являются блестящие работы Т. Д. Лысенко по яровизации, основанные на теории стадийности развития.

Все это говорит о том, что биология развития и размножения водных организмов должна служить необходимой биологической основой гидробиологических и, в частности, планктонологических исследований.

Изучение влияния окружающей среды на жизнь организмов, составляющих планктон, является, в конечном счете, одной из важнейших задач планктонологии, однако это изучение не может быть сколько-нибудь эффективно осуществлено для видов, биологические особенности которых, в первую очередь особенности развития и размножения, неизвестны.

Таким образом, мы видим, что изучение развития и размножения планктонных организмов может сыграть важнейшую роль как для более углубленного развития дальнейших планктологических исследований, так и для решения вопросов, связанных с рыбным хозяйством, то есть имеет большое теоретическое и практическое значение.

Несмотря на это, наши сведения о биологии развития и размножения морских планктонных организмов (сроках развития, числе генераций, скорости размножения и плодовитости и т. д.) незначительны, а большинство видов просто не изучалось. Это дает основание, выражаясь словами Т. Д. Лысенко, считать, что «бичом» гидробиологии продолжает оставаться ее «своеобразная абиологизация».

Принципы и объект исследований

Статистический анализ количественных сборов планктона, чаще всего применяемый для изучения биологии планктонных организмов, страдает большими неточностями ввиду несовершенства орудий лова, и если он дает более или менее достоверные данные о сроках развития и числе генераций для форм моно- и бициклических, то для полициклических видов, населяющих наши южные моря, даже этих данных нельзя получить указанным выше способом. Что же касается плодовитости, скорости размножения и т. д., то для изучения этих вопросов необходимо непосредственное наблюдение и эксперимент.

Исключительно большое место, занимаемое в биоэкономике морей копеподами, в особенности Calanoida, которые составляют основную и наиболее постоянную часть биомассы зоопланктона, делает пробел в наших знаниях по развитию и размножению этой группы особенно ощутимым. Это обстоятельство заставило нас избрать представителя Calanoida основным объектом наблюдений.

Рассмотрение литературы показывает, что у гидробиологов, особенно за последнее время, появился интерес к изучению продуктивности веслоногих (копепод), однако особенности развития и размножения, определяющие биотический потенциал вида более или менее полно, изучены только для некоторых пресноводных форм, тогда как для морских эти особенности (кроме числа генераций) совершенно неизвестны, если не считать отрывочных сообщений, большей частью предположительного характера.

Нам кажется несомненным, что только сочетание полевых наблюдений с непосредственными наблюдениями в лаборатории смогут полностью осветить эту важнейшую сторону биологии копепод. В таком сочетании экспериментальные работы должны дать все детали рассматриваемого вопроса, а проверка полученных результатов в природе позволит избежать ошибок, вызы-

ваемых искусственными условиями эксперимента; с другой стороны, наблюдения в природе помогут вернее наметить тематику и пути экспериментальных исследований.

В предлагаемой работе мы попытались осветить основные моменты развития и размножения на основании экспериментальных наблюдений, ища проверки и подтверждения полученных результатов в наблюдениях, которые можно было сделать над изучаемым видом в море.

Экспериментальные наблюдения проводились в апреле, мае и начале июня 1939 г. на Каспийском море, на Мангистауской рыбохозяйственной станции ВНИРО, а также летом и осенью того же года в Москве. Планктон собирался в течение этого же времени в одном пункте Тюб-Караганского залива. Объектом наблюдений служило несколько видов планктонных рачков, наиболее часто встречающихся в планктоне залива в это время.

Однако настоящая работа посвящена исключительно *Calanipeda aquae dulcis*, размножение и развитие которой удалось наблюдать полнее, чем у других видов. *Calanipeda aquae dulcis* является единственным массовым видом Calanoida, постоянно присутствующим в планктоне залива. Кроме того, она составляет главную часть зоопланктона Северного Каспия и Азовского моря, встречается и в Черном море, входя важным компонентом в пищевой рацион планктоноядных рыб этих морей. Следовательно, изучение развития и размножения *Calanipeda* необходимо для уяснения годичного цикла и динамики биомассы этого вида, так как он интенсивно размножается в течение всего весенне-летнего периода и только одним количественным методом (возрастным анализом популяции) невозможно определить даже число генераций.

В своих наблюдениях мы старались коснуться по возможности всех тех сторон развития и размножения, которые могут послужить основанием для определения биотического потенциала и для уяснения динамики биомассы вида.

*

Приносим глубокую благодарность проф. В. А. Яшнову, под внимательным руководством которого была проведена эта работа.

Пользуемся также случаем выразить искреннюю благодарность всему коллективу лаборатории гидробиологии ВНИРО и администрации Мангистауской рыбной станции за товарищескую помощь и поддержку.

II. ЛАБОРАТОРНЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ

(Искусственное выращивание)

Обзор некоторых вариантов методики выращивания

Длительное воспитание копепод в лабораторных условиях необходимо как для уяснения общей схемы развития и размножения животных, так и для перехода к следующему этапу — изучению влияния условий существования и тех изменений, которые они вносят в эти процессы. Однако во всех известных нам литературных источниках, в той или иной степени затрагивающих проблему содержания морских планктонных рачков в лабораторных условиях, нет указаний на получение кем-либо из исследователей устойчивых культур.

Более или менее удовлетворительные результаты получил Гравзай (1915).

Главнейшими условиями, обеспечивающими успех получения устойчивых культур на основании анализа упомянутых результатов и отчасти по собственным высказываниям этого исследователя, нужно считать следующие:

- 1) Сосуды возможно больших размеров.
- 2) Устранение более или менее резких колебаний солености в воде.
- 3) Устранение резких колебаний температуры.
- 4) Устранение прямого солнечного освещения.
- 5) Питание и аэрация за счет культур одноклеточных водорослей, находящихся постоянно в сосудах с копеподами; по сообщению автора, продувание не приводило к улучшению результатов, а иногда было даже явно вредным.
- 6) Наконец, видимо, является очень важным отсутствие частого вмешательства экспериментатора в культуру (погружение пипеток, мешалок, частая смена воды и добавление пищи и т. д.).

Хотя среди этих условий и отсутствуют усложняющие работу требования стерилизации воды, продувания, перемешивания и т. п., настоятельно предлагаемые другими авторами, однако уже необходимость употреблять большие сосуды, вместе с общей тенденцией «невмешательства» в культуру, делают фактически невозможным детальное изучение развития и размножения культивируемых видов.

Единственным известным нам автором, осуществившим подробное наблюдение за развитием представителя морских планктонных рачков в лабораторных условиях, является Елена Морфи (1923). Она воспитывала *Oithona nana* в течение двух поколений и описала продолжительность и морфологические особенности всех стадий развития. Из очень краткого описания методики следует, что особи этого *Cyclopoida* содержались поодиночке в мелких стеклянных чашечках 60×30 мм, вода не сменялась в течение всего опыта и лишь компенсировалось ис-

парение. В каждую чашечку помещался и еженедельно сменялся кусочек (приблизительно 1 мм²) морской водоросли. Эта водоросль служила пищей и, вероятно, источником кислорода для животных; кроме того, в чашечке развивались диатомовые и простейшие. Чашечки ежедневно просматривались под биноклем и по личным шкуркам прослеживался ход развития организма. Для эксперимента животные брались не прямо из моря, а из планктонного лова, сутки простоявшего перед этим в большой общей банке.

Отсутствие более детального описания методики Морфи не позволяет воспользоваться ею с успехом. Так, все попытки воспитывать черноморскую *Oithona nana* по методу Морфи, принятые нами в 1938 г. (а несколько ранее и Л. А. Потемкиной) на Севастопольской биологической станции, были неудачными. В то же время выращивание *O. nana* в больших колбах Эрленмейера, стоявших все время закрытыми, проходило успешнее. Однако детальное изучение развития, по понятным причинам, в последнем случае было невозможным.

Нельзя также упускать из виду, что методика, пригодная для выращивания Cyclozoidea, может оказаться непригодной для воспитания обычно более чувствительных к изменениям среды планктонных Calanoida, составляющих основную часть зоопланктона морей.

Нам кажется, что наиболее интересными и заслуживающими внимания в методике Морфи являются следующие три момента:

1) Замена культур фитопланктона, получение и поддержание которых связано с большими трудностями, периодически сменяемой донной водорослью.

2) Наблюдение за развитием по личным шкуркам.

3) Отбор для воспитания наиболее выносливых особей путем выдерживания всей пробы планктона в общем сосуде, что приводит к отмиранию ослабевших и не пригодных для опыта животных. На целесообразность последней предосторожности указывает хотя бы то, что у авторов, переносивших организмы в экспериментальные сосуды непосредственно из моря, совершенно одинаковые условия эксперимента часто давали резко различные результаты выживаемости.

Мы не будем здесь останавливаться на других методических приемах, применявшихся с большим или меньшим успехом различными авторами с целью увеличения продолжительности воспитания морских планктонных рачков в лаборатории, так как ни один из этих исследователей не получил устойчивой культуры.

В заключение этого краткого обзора считаем нужным остановиться на одном моменте, не затронутом никем из исследователей.

Известно, что нормальному развитию животных в неволе часто препятствует невозможность совершать различные движе-

ния, присущие данному виду в природе. Примером могут служить хотя бы некоторые рыбы, которым для нормального развития и нереста необходимо предварительное движение против течения и т. п. Естественный образ жизни планктонных *Sopropoda*, относящихся к типу «парителей», состоит в постоянных передвижениях по вертикали, поэтому одним из существенных условий успешного воспитания этих животных в лабораторной обстановке нужно считать выбор сосудов с достаточной высотой столба воды.

Кроме физиологического, это условие имеет и чисто физическое значение. Так нами было замечено, что животное перед линькой и во время линьки совершает резкие движения и большие скачки (обычно вверх). Когда животному не удается одним резким движением освободиться от старой шкурки, оно начинает медленно спускаться вниз, высвобождая застрявшую часть тела, и если при этом рачок упадет на дно сосуда, то чаще всего гибнет, так как в этом положении он уже не может завершить линьку; кроме того, новый нежный панцирь легко повреждается при соприкосновении с твердыми предметами, а к многочисленным щетинкам легко приклеиваются детритные частички.

На значение высоты столба воды в жизни планктонных рачков и целесообразность применения высоких сосудов указывает хотя бы тот факт, что один из лучших результатов (во время предварительных работ, проводимых нами по методике воспитания планктонных копепод в 1938 г. на Черном море) дал опыт с содержанием животных в мерном цилиндре диаметром в 4 см и высотой в 40 см.

Большое преимущество узкой цилиндрической посуды состоит также в том, что она значительно облегчает непосредственное наблюдение за животными через стенки сосуда при помощи лупы или даже просто невооруженным глазом.

В результате всего вышесказанного мы пришли к убеждению, что для того, чтобы заниматься биологией размножения и развития планктонных рачков и, следовательно, воспитывать их в лабораторных условиях, мы должны были соблюдать по крайней мере четыре основных требования:

- 1) Предоставить воспитываемым животным достаточный объем воды и возможность свободного движения, особенно движения по вертикали.

- 2) Проводя наблюдения за развитием, нужно возможно меньше тревожить подопытные организмы и не вызывать своим вмешательством вредных изменений в культурах. Это условие особенно важно при наблюдении за растущими животными, так как после каждой линьки и во время линьки морские *Calanoida* особенно нежны.

- 3) По возможности уменьшить резкие колебания условий существования в культуре и устранить соприкосновения куль-

туры с окружающей средой лаборатории (устранить проникновение в культуру из воздуха лаборатории пыли, углекислоты и других вредных влияний), а питание и дыхание животных обеспечить введением в культуру живых водорослей.

4) Отобрать наиболее устойчивые экземпляры изучаемого вида и получить указанным ниже способом устойчивую культуру, так как только в том случае, когда животные будут нормально расти и размножаться в лабораторных условиях (то есть дадут устойчивую культуру), мы сможем в какой-то степени переносить результаты лабораторных наблюдений на организмы, живущие в море.

В своих работах по воспитанию и изучению развития и размножения каспийских планктонных рачков мы и старались придерживаться перечисленных условий.

Применявшаяся методика выращивания¹

Применявшаяся нами методика состояла из следующих моментов:

1) Лаборатория, в которой производились работы, находилась внутри каменного здания рыбной станции и освещалась через коридор, окна которого выходили на север. Это сокращало до минимума влияние колебаний термических и иных факторов, имевших место за стенами лаборатории. Кроме того, таким способом устранялось прямое солнечное освещение, которое могло бы причинить как непосредственный вред самим животным, так и вызвать слишком бурное размножение водорослей, тоже весьма нежелательное.

2) Для воспитания животных и наблюдения за ними мы применяли цилиндрические стеклянные сосуды (ниже везде именуемые «цилиндрами») различных размеров (с отношением диаметра к высоте столба воды, как 1 : 3). Внизу сосуды, постепенно сужаясь, переходили в стеклянный кран или резиновую трубку с зажимом.

3) Вода для культуры бралась непосредственно из залива и профильтровывалась через бумажный фильтр или самый густой шелковый газ.

Вода менялась не чаще одного раза в один-два месяца, а также в случаях резкого ухудшения состояния воспитываемых животных. Испарение, которое в цилиндрах было крайне незначительным, компенсировалось дистиллированной водой.

¹ Разработанные Б. И. Гарбером методические приемы выращивания морских копепоид впоследствии с успехом были применены Л. А. Чайновой в практике аналогичной работы по изучению биологии развития и размножения ряда пелагических копепоид Черного моря: *Acartia clausi*, *Centropages kröyeri*, *Calanus helgolandicus*; о чем см. работу Л. А. Чайновой «Развитие и размножение пелагических копепоид Черного моря», напечатанную в «Трудах Карадагской биологической станции», в. 10, 1950.

4) Для снабжения культуры пищей, а также для аэрации, внутрь цилиндра погружались в подвешенном состоянии веточки *Cladophora* или *Enteromorpha*. Пищей для животных служили как сама водоросль и особенно продукты ее размножения, так и различные простейшие, жгутиковые и одноклеточные водоросли. Веточки водоросли сменялись 1—2 раза в месяц.

5) Животные для воспитания брались из сетевых ловов, пропущенных перед этим сутки или двое в большой стеклянной банке в лаборатории.

6) Чтобы устранить проникновение в сосуд пыли и других вредных влияний из окружающего воздуха, сосуды закрывались сверху ватным тампоном или даже притертыми пробками.

7) Регулярно (обычно ежедневно) через нижний кран из сосуда извлекалось все, что скопилось на его дне, вместе с несколькими кубическими сантиметрами воды и просматривалось под биноклем. Личинные шкурки, которые легко было отличать по разрыву их передней части, извлекались и исследовались на месте или фиксировались в препараты для дальнейшего исследования. Извлекались также разлагающиеся трупы и крупные разлагающиеся кусочки водорослей. Оставшаяся вода выливалась либо обратно в сосуд, либо вместо нее в сосуд подливалось соответствующее количество свежей воды, которая способствовала регулярному перемешиванию воды в цилиндрах. Если же в сосуд выливалась старая вода, то происходило обогащение культуры органогенными веществами, скопившимися на дне.

8) Наблюдения за животными проводились как путем учета и исследования личинных шкурок, так и, особенно за взрослыми (образование и исчезновение яйцевого мешка, копуляция и т. п.), непосредственным наблюдением через стенки сосуда.

9) При изучении размножения взрослые *Calanipeda*, которые значительно выносливее растущих, содержались также в цилиндрических стаканах (150 см³) и по мере надобности переносились из сосуда в сосуд при помощи широкой пипетки. Науплии после вылупления обычно сразу удалялись. Наблюдения за копуляцией и другими деталями размножения проводились как через стенки сосудов, так и под биноклем на предметном стекле с лункой.

Остается сказать несколько слов о конструкции цилиндров. Малые (объемом 100 см³) цилиндры были сделаны по заказу; они оканчивались внизу резиновой трубкой, на которую был надет обыкновенный зажим. В качестве более крупных цилиндров употреблялись цилиндрические делительные воронки со стеклянным краном внизу. По ходу экспериментов выяснилось, что наклон стенок к отверстию крана был слишком пологим, вследствие чего нельзя было достоверно считать, что все личинные шкурки, осевшие на дно цилиндра, извлекаются при спуске

нескольких кубических сантиметров воды. Большое неудобство представляет также обычный стеклянный кран, который при открывании разрушает шкурки (особенно науплиальные). Поэтому рост изучался как по личным шкуркам, так и по живым экземплярам.

Однако, как уже было отмечено, изучение роста и развития по одним личным шкуркам имеет несомненные преимущества. Прежде всего такой метод позволяет проводить наблюдения, не тревожа нежных, часто линяющих животных, что создает более нормальные условия для их развития. Кроме того, распознавание и описание различных морфологических особенностей, присутствующих каждой стадии развития, значительно легче проводить на пустых панцирях, так как у целого организма трудно наблюдать детали морфологических особенностей данной стадии развития благодаря образованию под прозрачным панцирем следующей стадии с ее морфологическими особенностями.

Опыты с *Calanipeda* можно разделить на два периода: первый период — когда взрослые самки с яйцевыми мешками, взятые из планктона, содержались в малых цилиндрах и наблюдения проводились за вылуплением и развитием молодежи, а также за образованием яйцевых мешков; второй период — когда в первой половине мая в полулитровые цилиндры было посажено различное число ранних копепоидитных стадий, в массе появившихся к этому времени в планктоне, и проводились наблюдения за их развитием. Когда животные созрели, проводились наблюдения за их спариванием, размножением и т. д. Эти последние организмы и их потомки оказались хорошо приспособленными к жизни в лабораторных условиях, полученная таким способом устойчивая культура *Calanipeda* была перевезена нами в Москву и, несмотря на почти полное отсутствие какого-либо ухода за ней (водоросли не заменялись свежими, периодический спуск воды не производился вовсе и т. д.), просуществовала около семи месяцев¹. Исходя из этого, нам кажется вообще весьма целесообразным начинать получение устойчивой культуры копепоид с некоторого количества ранних копепоидитных стадий. Это полезно, с одной стороны, потому, что организмы, взятые из планктона на копепоидитных стадиях, уже прошли наиболее нежный, науплиальный период развития (именно на науплиальных стадиях отмечается наибольшая смертность как в природе, так и в эксперименте); с другой стороны, мы вправе ожидать, что организмы, воспитанные в искусственных условиях, начиная с ранних копепоидитных стадий, дадут потомство, более приспособленное к условиям эксперимента.

В цилиндрах объемом 100 см³ нормально могли существовать 10—15 вылупившихся науплиев, однако, переходя в более

¹ Переезд из Мангистау в Москву занял пять суток. Животные перевезены в больших (0,5 л) цилиндрах с веточками *Cladophora* и *Enteromorpha*. Часть пути цилиндры были закрыты притертыми пробками.

взрослые стадии, *Calanipeda* требовали для нормального развития все большего и большего объема, и половозрелости в таких цилиндрах достигали обычно только 1—2 экземпляра.

Продолжительные наблюдения показали, что цилиндр объемом в 100 см³ вполне пригоден для продолжительного существования одного взрослого животного. В полулитровых цилиндрах зрелости достигало не более 20 экземпляров независимо от того, сколько и на какой стадии развития подсаживалось животных. Такой объем цилиндра оказался наиболее пригодным для содержания десяти взрослых животных (конечно, при наличии достаточного питания). Однако проводить наблюдения за размножением при наличии в сосуде значительного числа особей весьма затруднительно, поэтому для таких наблюдений организмы содержались поодиночке в небольших сосудах (как в цилиндрах описанного типа, так и в цилиндрических стаканах). Животные на ранних копепоидных стадиях, посаженные по одному в малые цилиндры, как правило, все достигали зрелости.

При соблюдении всех перечисленных условий смертности среди взрослых *Calanipeda*, особенно среди содержащихся поодиночке, почти не было. Животные погибали обычно только в тех случаях, когда прекращалось наблюдение за культурой (не отсаживалась молодь, не извлекался из цилиндра осадок, долго не сменялась вода и водоросли).

Условия проведения экспериментов

Из факторов среды в экспериментах контролировалась температура воды, которая измерялась три раза в сутки (в 8, 13 и 19 часов). Колебания температуры в течение суток не превышали 1,5—2° (лишь два раза — 22 и 26 мая — они достигли 3°), обычно же составляли лишь несколько десятых градуса. За время работы на Мангистауской рыбстанции (с 16.IV по 10.VI) максимальная суточная температура воды в лаборатории поднялась от 8,8 (17.IV) до 25,8° (10.VI). Разница между температурой воды в Тюб-Караганском заливе и в лаборатории до 20-х чисел апреля почти незаметна; к концу апреля она достигает 3°; вскоре разница еще увеличивается, но никогда не превышает 5—7°. В общем же изменения температуры воды в лаборатории и в море происходят почти параллельно (рис. 1).

Такие температурные условия не причиняли сколько-нибудь заметного вреда подопытным *Calanoida*, поэтому никаких дополнительных мер к регулированию термического режима не было принято.

При рассмотрении кривой на рис. 1 бросается в глаза различие между температурными условиями как в море, так и в лаборатории до и после середины мая.

Необходимость уделять много времени наблюдению за животными сделала невозможным всесторонний учет физико-хи-

мических условий в экспериментах и в море. Это обстоятельство нам не кажется слишком большим упущением, так как сам факт наличия (получения) устойчивых культур, то есть жизни организмов в лаборатории в течение ряда поколений, является

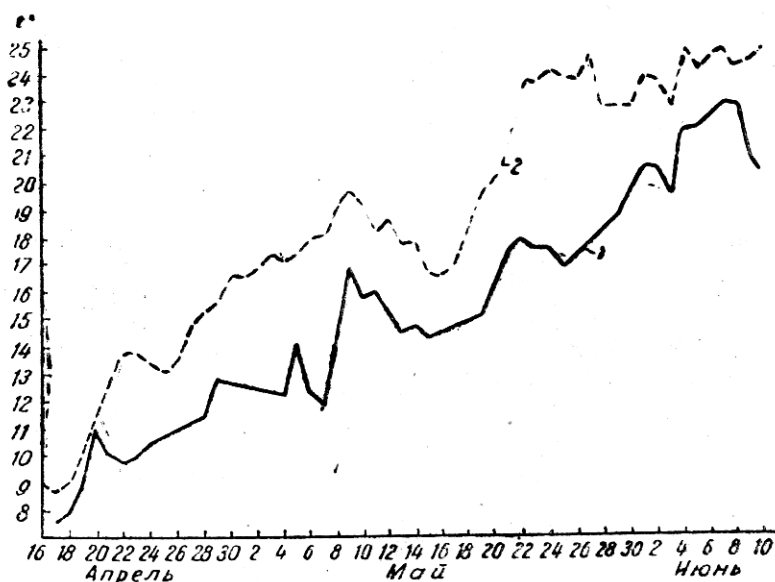


Рис. 1. Колебания температуры воды в море и в лаборатории в период опытов с *Calanipeda aquae dulcis*.

достаточным основанием для того, чтобы считать условия эксперимента не слишком далекими от естественных, а наблюдавшиеся особенности развития и размножения — близкими к таковым у особей, живущих в море.

Наличие в осадке на дне цилиндра фекалий служило каждый раз одним из указаний на то, что питание и вообще жизнедеятельность организма не нарушены. Этот признак легко поддается учету при воспитании животных в сосудах описанного типа и может считаться весьма удобным.

Морфология стадий развития

Описание стадий *Calanipeda* дается лишь в том объеме, в каком это было необходимо для того, чтобы определить их при обработке сборов планктона.

Науплиальные стадии *Calanipeda* описаны по личным шкуркам. Правильность описания проверена на большом материале из проб планктона. Как в тексте, так и в рисунках мы даем только наиболее характерные признаки каждой стадии,

хорошо заметные даже при беглом просмотре (размер, общая форма тела, число конечностей, каудальное оперение и оперение дистального членика антенны I).

У *Calanipeda aquae dulcis*, как и у других Calanoida, шесть науплиальных стадий.

Стадия I (рис. 2, 1)

Длина 0,1 мм. Тело неправильной яйцевидной формы, сильно расширено в передней части. Все три пары конечностей не имеют таких четких очертаний, как на последующих стадиях.

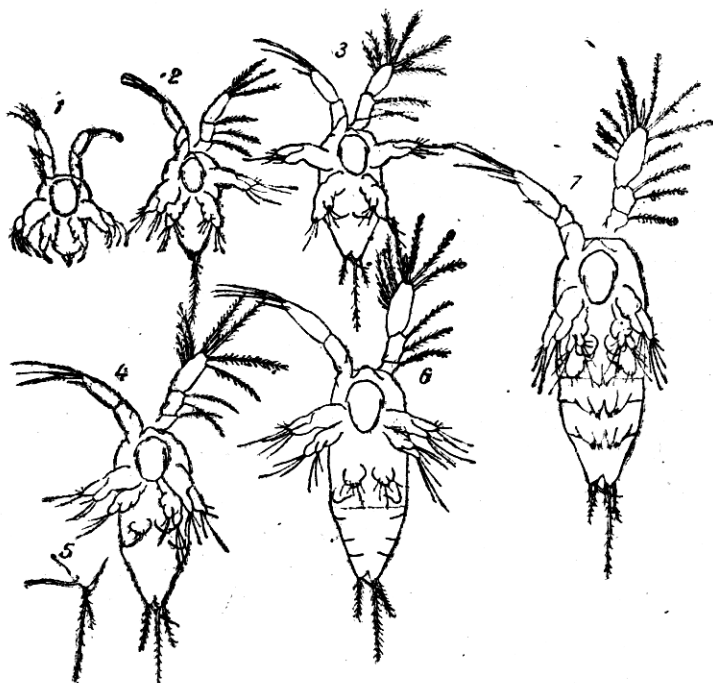


Рис. 2. Науплиальные стадии *Calanipeda aquae dulcis*: 1—стадия I; 2—стадия II; 3—стадия III; 4—стадия IV (все четыре с брюшной стороны); 5—стадия IV (каудальный конец тела, вид сбоку); 6—стадия V; 7—стадия VI (вид с брюшной стороны).

На тупом, каудальном конце тела — две голых коротких щетинки, причем правая едва заметна. На дистальном конце последнего членика антенны I — три оперенных щетинки и голый шипик. Эта стадия резко отличается по своему облику как от II, так и от всех остальных науплиальных стадий *Calanipeda*.

Стадия II (рис. 2, 2)

Длина — 0,15 мм. Тело удлинено-яйцевидной формы. Три пары конечностей (антенна I, антенна II и мандибула) хорошо

развиты; никаких следов максиллы I нет. На заостренном заднем конце тела — две щетинки: левая — мощная, прямая, оперенная — направлена назад параллельно оси тела; правая — тонкая, голая — слегка искривлена и направлена в сторону спины. Вооружение антенны I такое же, как и на I стадии, только голый шипик на дистальном конце последнего членика приобретает типичную форму сенсорного выроста, а по внешнему краю расположен ряд коротких волосков.

У *Calanoida* на этой стадии все, и в первую очередь конечности, получает соответствующую форму, так как исчезает эмбриональный отпечаток, характеризующий стадию I. Это уже типичный nauplius с нерасчлененным телом и с тремя парами конечностей, тогда как последующие метанауплиальные стадии, благодаря появлению зачатков других конечностей, являются переходными между nauplius'ом и типичной копеподой.

Стадия III (рис. 2, 3)

Длина — 0,20 мм. На расстоянии около $\frac{3}{4}$ длины тела от головы появляются зачатки первой пары максилл в виде двух малозаметных складок. При рассматривании животного с брюшка или со спины можно видеть, что обе стороны тела остаются почти параллельными до зачатков максилл и только в задней четверти тело быстро сужается. На каудальном, заметно раздвоенном конце появляются еще две небольших оперенных щетинки по бокам от прежних. В дистальной половине последнего членика антенны I появляются две оперенные щетинки по внутреннему краю и одна по наружному.

Эта стадия является первой стадией метанауплиального периода развития и приобретает зачатки органов (максилла I), функциональное значение которых становится понятным лишь с их полным развитием в копеподитный период. Морфи (1923) отмечает, что у *Oithona nana* (*Cyclopoida*) на этой стадии впервые проявляется половой диморфизм. На основании всех этих изменений в организации животного можно считать, что переход к стадии III является началом «преобразования науплиуса во взрослую форму», которое «происходит путем последовательного образования новых сегментов и пар конечностей» (Иванов, 1937).

Стадия IV (рис. 2, 4, 5)

Длина — 0,25 мм. Зачатки максилл I превращаются в хорошо заметные двухветвистые выросты с волосками. Позади максилл I появляются латерально расположенные зачатки максилл II. Форма тела та же, что и у предыдущей стадии, но сужение заднего отдела начинается соответственно за зачатками максилл II. Вооружение каудального конца остается тем же, но раздвоение усиливается, что является продолжением процесса образования фурки копепод, начавшегося на III стадии. На

внутреннем крае дистального членика антенны I появляются еще две оперенных щетинки.

Стадия V (рис. 2, 6)

Длина — 0,28 мм. Зачатки максилл II становятся хорошо заметными. Зачатков максиллярных ног обнаружить не удалось. На этой стадии хорошо заметна граница, отделяющая анальный сегмент от всех остальных, а у старших особей этой стадии сквозь прозрачный хитин анального сегмента можно различить закладывающиеся зачатки плавательных ног и несущие их сегменты. Каудальное вооружение остается неизменным; на дистальном членике антенны I появляются на внутреннем крае еще две щетинки, которые значительно меньше остальных и плохо различимы.

Стадия VI (рис. 2, 7)

Длина — 0,34 мм. Эта стадия заметно отличается от предыдущих своими размерами, а также благодаря появлению зачатков двух пар плавательных ног и несущих их сегментов тела. На обоих выростах раздвоенного каудального конца появляется еще по одной короткой оперенной щетинке. Хорошо заметны все шесть оперенных щетинок, расположенных по внутреннему краю дистального членика антенны I, а на внешней стороне его ближе к основанию появляется короткая щетинка.

Определительную таблицу науплиальных стадий *Calanipeda aquae dulcis* приводим ниже (табл. 1).

Копеподитные стадии *Calanipeda aquae dulcis* (и *Eurytemora grimmeri*) были нами описаны по фиксированным особям еще в 1938 г., и составленным рукописным определителем пользуется ряд исследователей при обработке сборов каспийского планктона. Это описание было проверено по личинным шкуркам, полученным при экспериментальных наблюдениях. Не повторяя поэтому здесь этого описания, в данной работе мы приводим только определительную таблицу копеподитных стадий *Calanipeda* (табл. 2) и рисунки этих стадий (рис. 3, 4).

Сроки развития *Calanipeda*

Указанные выше недостатки в конструкции цилиндров не дали возможности учесть длительность каждого межличиночного периода с одинаковой точностью. Из науплиальных более или менее точно удалось установить продолжительность существования I и II стадий; для копеподитных имеются данные для каждой стадии. Опыты, в которых все животные погибли, не достигнув зрелости, и поэтому развитие могло протекать ненормально, не принимались во внимание.

Наблюдения велись как за животными, выращиваемыми в общих сосудах, так и над особями, рассажеными поодиночке

Определительная таблица науплиальных стадий *Calanipeda aquae dulcis*

Признаки	Стадия I (рис. 2, 1)	Стадия II (рис. 2, 2)	Стадия III (рис. 2, 3)	Стадия IV (рис. 2, 4, 5)	Стадия V (рис. 2, 6)	Стадия VI (рис. 2, 7)
Длина	0,1 мм	0,15 мм	0,2 мм	0,25 мм	0,28 мм	0,34 мм
Вооружение дистального сегмента антенны I	Три конечных оперенных щетинки и голый шипик	Три конечных щетинки и один сенсорный вырост	Как и стадия II, но плюс одна оперенная щетинка на внешнем крае и две на внутреннем	Как и стадия III, но четыре щетинки на внутреннем крае	Как и стадия IV, но шесть щетинок на внутреннем крае, две заметны слабо	Как и стадия V, все щетинки хорошо заметны
Каудальный конец и его вооружение	Округлый; две коротких щетинки (правая едва заметна)	Заострен, длинная левая щетинка направлена назад, правая в сторону спины	Раздвоен; еще две коротких щетинки (всего четыре щетинки)	Как и у стадии III	Как и у стадии IV	Прибавляется еще две коротких щетинки
Максилла I	Нет	Нет	Зачаток плохо заметен	Зачаток хорошо заметен	Как и у стадии IV	Как и у стадии V
Максилла II	Нет	Нет	Нет	Зачаток плохо заметен	Зачаток	Зачаток
Максиллярная нога	Нет	Нет	Нет	Нет	?	Зачаток
Плавательные ноги	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Зачатки двух пар

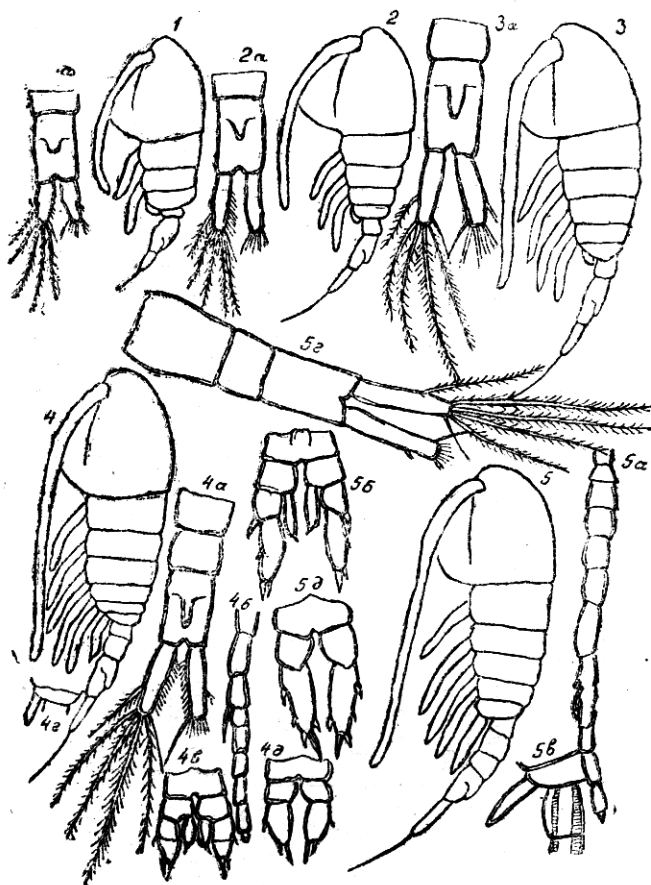


Рис. 3. Копеподитные стадии *Calanipeda aquae dulcis*: 1 — стадия I (общий вид); 1а — стадия I (абдомен); 2 — стадия II (общий вид); 2а — стадия II (абдомен); 3 — стадия III (общий вид); 3а — стадия III (абдомен); 4 — стадия IV (общий вид, самец); 4а — стадия IV (абдомен); 4б — стадия IV (часть правой антенны I самца); 4в — стадия IV (пятая пара ног самца); 4г — стадия IV (пятая пара ног самца сбоку); 4д — стадия IV (пятая пара ног самки); 5 — стадия V (общий вид); 5а — стадия V (часть правой антенны I самца); 5б — стадия V (пятая пара ног самца); 5в — стадия V (генитальный сегмент и вид пятой пары ног сбоку); 5г — стадия V (абдомен самки); 5д — стадия V (пятая пара ног самки). Общий вид всех стадий изображен схематично (сбоку).

(последнее только на копеподитных стадиях). Организмы, даже из одного выводка, воспитываемые в общем сосуде, развивались весьма неравномерно, и это относится как к науплиальному, так и к копеподитному периоду. Часто в сосудах, куда вначале

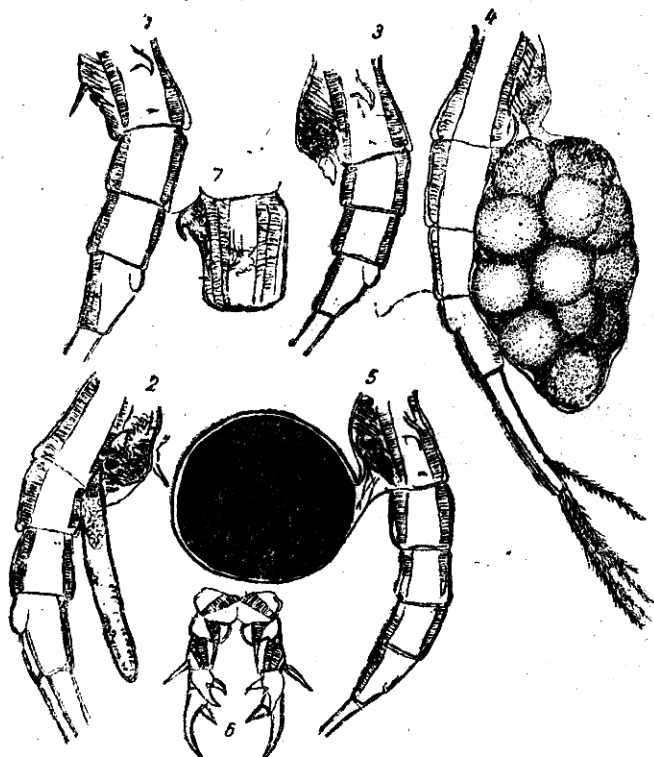


Рис. 4. Самка *Calanipeda aquae dulcis* (VI стадия): 1 — abdomen до первого оплодотворения; 2 — abdomen с прикрепленными к нему сперматофорами; 3 — abdomen самки, уже вынашивавшей яйцевые мешки; 4 — яйцевой мешок с развивающимися яйцами; 5 — резорбционный яйцевой мешок (яйца окончательно резорбированы); 6 — пятая пара ног; 7 — генитальный сегмент абдомена (вид со спины).

был посажен выводок одной самки или особи одного возраста, можно было обнаружить одновременное присутствие живых организмов четырех различных стадий. Если при этом учесть, что экземпляры, отстававшие в развитии, часто погибали и что особи, рассажённые поодиночке, на ранних копеподитных стадиях всегда достигали зрелости и развивались более равномерно, то указанную выше неравномерность развития особей, содержащихся в одном сосуде, следует объяснять тем, что пищи, кислорода и просто жизненного пространства не хватало на

Определительная таблица копепоditных стадий

Признаки	Стадия I (рис. 3, 1)	Стадия II (рис. 3, 2)	Стадия III (рис. 3, 3)
Цефалоторакс (членистость и длина в мм)	Четырехчлен- ный, длина 0,34 мм	Пятичленистый, длина 0,41 мм	Шестичлени- стый, длина 0,47 мм
Абдомен (чле- нистость и длина в мм)	Двухчленистый, длина 0,16 мм	Двухчленистый, длина 0,19 мм	Двухчленистый, длина 0,24 мм
Плавательные ноги	Две пары; третья зачаточная	Три пары; четвертая зачаточная	Четыре пары; пятая зачаточная
Заметные половые признаки	Правая антенна 1 самца	Как и у стадии I	Как и у стадии II
	Генитель- ный сегмент абдомена самки	Нет	Нет
	Строение пятой пары ног	Нет	Нет
	Нет	Нет	Зачаточное

всех и более жизнеспособные, развиваясь быстрее, оттесняли остальных.

Данные о сроках развития *Calanipeda* в различных опытах (от момента вылупления) приводятся в табл. 3.

Для пояснения данных, приведенных в табл. 3, отметим следующее:

а) выводки № 1, 2 и 5 получены от одной самки и воспитывались в малом цилиндре;

б) выводки № 6, 10 и 11 получены от нескольких самок. у которых науплии вылупились в один и тот же день и воспитывались в большом цилиндре;

Calanipeda aquae dulcis

Стадия IV (рис. 3, 4)	Стадия V (рис. 3, 5)	Стадия VI (рис. 4)
Шестичленистый, длина 0,6 и у ♂ — 0,53 мм	Шестичленистый, длина у ♀ — 0,07 и у ♂ — 0,59 мм	Шестичленистый, длина у ♀ — 0,75 и у ♂ — 0,65 мм
Трехчленистый, длина у ♀ — 0,31 и у ♂ — 0,27 мм	у ♀ — трехчленистый, длина 0,41 мм; у ♂ — четырехчлен- ный, длина 0,34 мм	у ♀ — четырехчленистый, длина 0,45 мм; у ♂ — пятичленистый, длина 0,42 мм
Пять пар	Пять пар	Пять пар
На седьмом члене от дистального конца мощный шип; граница между пятым и шестым членом почти не заметна	На седьмом члене от дистального конца один мощный шип и один зубец; граница между пятым и шестым и шестым и седьмым членами почти не заметна	Геникулирующая
Заметных признаков пола нет	Вздутие слабое, прозрачное	Вздутие значительное, темное
Неокончательные фор- мы; у ♀ — без эндоподи- тов; у ♂ с эндоподитами	Неокончательные формы, у ♀ — без эндо- подитов; у ♂ — с эндопо- дитами, причем эндо- подит правой трех- членный, а левой — двухчленный	Окончательной формы

в) выводки № 7, 8, 13 и 14 получены от одной или нескольких самок и воспитывались в цилиндрических стаканах. Ввиду невозможности в последнем случае извлекать шкурки из сосудов учтено первое появление лишь немногих стадий.

Сроки развития копепоditных стадий *Calanipeda* в условиях различных опытов приводятся в табл. 4.

В табл. 4 даны результаты выращивания копепоditных стадий как в отдельных (малых) цилиндрах, так и в общих (больших). При индивидуальном выращивании в опытах № 1—6 молодые копепоditные стадии были взяты из общего сосуда, где они воспитывались от момента вылупления, а в опытах № 7—9 из планктона. При выращивании в общих сосудах (опыты

№ 10—12) из планктона брались особи I копепоидитной стадии и различное число их было посажено в разное время в большие цилиндры. В этом случае даты приводятся по тому же принципу, что и в табл. 3.

На основании данных, приведенных в табл. 3 и 4, продолжительность отдельных межличиночных периодов рисуется следующим образом.

I науплиальная стадия живет не более суток и после вылупления *Calanipeda* очень быстро переходит во II стадию. Вылупление происходило обычно поздно вечером и часто в сосуде, где днем была самка с яйцевым мешком, на утро следующего дня науплии оказывались уже во II стадии. Таким образом, продолжительность существования I науплиальной стадии должна исчисляться часами. Это обстоятельство отмечено некоторыми авторами и для других планктонных копепод (табл. 11) и должно быть отнесено за счет «эмбрионального отпечатка», характеризующего вылупившегося науплия (отсутствие органов активного питания и др.).

На II стадию падает самый большой отрезок науплиального периода, однако это проявляется только у организмов, развивавшихся в апреле и начале мая, когда II стадия существовала 5—6 суток (выводки № 1, 2 и 5). В опытах, поставленных после середины мая, где весь науплиальный период был значительно короче, II стадия не показала таких отличий, о чем довольно ясно говорят наблюдения за выводком № 10, где науплии, вылупившиеся 21.V, достигли к 24.V уже IV науплиальной стадии, а 29.V впервые появилась I копепоидитная стадия. Если считать, что I науплиальная стадия живет несколько часов, то тогда II стадия в этом опыте не могла существовать более двух суток, то есть приблизительно столько же, сколько и остальные четыре (каждая).

Мы не имеем достаточных данных, чтобы говорить о различиях между сроками развития каждой из остальных науплиальных стадий. Если разделить общую продолжительность существования этих науплиальных стадий поровну, включая сюда же, в опытах, проводившихся после середины мая, II стадию и учтя везде, что I стадия существует не более суток, то средняя продолжительность существования III, IV, V и VI, а со второй половины мая и II науплиальных стадий окажется равной приблизительно двум суткам (несколько больше двух суток в опытах до середины мая и несколько меньше — после).

Развитие выводка № 1 (табл. 3) и результаты опыта № 11 (табл. 4) показывают, что периоды существования всех копепоидитных стадий приблизительно одинаковы, поэтому для установления средней продолжительности существования каждой стадии мы сочли возможным имеющиеся данные о продолжительности вместо нескольких стадий также поделить поровну между ними.

Сроки развития *Calanipeda aquae dulcis* от момента вылупления

Стадии	№ выводов									
	1	2	5	6	7	8	10	11	13	14
Науплиальные										
I (дата вылупления)	14.IV	27.IV	28.IV	18.V	19.V	20.V	21.V	25.V	26.V	4.VI
II	—	—	29.IV	19.V	—	—	—	26.V	—	—
III	20.IV	3.V	5.V	—	—	—	—	—	—	—
IV	—	—	—	—	—	—	24.V	—	—	—
V	—	—	—	—	—	—	26.V	—	—	—
VI	29.IV	—	—	—	—	—	—	—	—	13.VI
Копеподитные										
I	30.IV	9.V	15.V	24.V	—	27.V	29.V	—	—	—
II	2.V	13.V	—	26.V	—	—	—	—	—	—
III	3.V	—	—	—	27.V	—	—	—	—	—
IV	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
V	7.V	—	—	—	—	—	—	—	—	—
VI	10.V	—	—	—	3.VI	—	—	—	13.VI	—
Время и условия ликвидации опытов	14.V обнаружено	17.V случайно	17.V случайно	10.VI все зрелые	12.VI все зрелые	12.VI больше, зрелые	12.VI больше, зрелые	12.VI все зрелые	13.VI созрели единицы	13.VI еще нет
	2♀♀ ♀									
	VI ст.									

Даты указывают, когда в данном выводке впервые появилась соответствующая стадия. Для стадий, первый момент появления которых не был учтен достаточно точно, дата появления вообще не приводится. Приводимые внизу таблицы данные о времени и условиях ликвидации каждого опыта представляют особый интерес в тех случаях, где не удалось установить первый момент появления зрелых самок, так как позволяют хотя бы приблизительно определить общую продолжительность развития. Ликвидация опытов в большинстве случаев была вызвана отъездом автора с места работы.

Сроки развития копепоидитных стадий *Calanipeda aquae dulcis*

Таблица 4

Стадии	Индивидуальное выращивание									Выращивание в общих сосудах		
	№ опытов									№ опытов		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
I	—	—	—	—	—	—	—	—	—	27.IV	4.V	13.V
II	28.V	28.V	—	—	—	—	—	—	—	30.IV	6.V	—
III	—	—	28.V	28.V	28.V	28.V	—	—	—	—	7.V	—
IV	1.VI	1.VI	29.V	—	1.VI	1.VI	26.V	26.V	26.V	—	9.V	—
V	5.VI	—	—	1.VI	—	—	29.V	29.V	—	—	11.V	—
VI	5.VI	6.VI	1.VI	2.VI	6.VI	6.VI	1.VI	1.VI	1.VI	9.V	13.V	26.V

Продолжительность общего развития *Calanipeda aquae dulcis* в экспериментах

Таблица 5

Продолжительность в днях	Табл. 3		Табл. 4	Табл. 3	Табл. 4		Таблица 3						
	Выводок № 1	Выводок № 2	Опыт № 10	Выводок № 5	Опыт № 11	Опыт № 12	Выводок № 6	Выводок № 7	Выводок № 8	Выводок № 10	Выводок № 11	Выводок № 13	Выводок № 14
	14.IV	27.IV	27.IV	28.IV	4.V	13.V	18.V	19.V	20.V	21.V	25.V	26.V	4.VI
Науплиального периода	16	12	—	17	—	—	6	8	7	8	—	—	9
Копепоидитного периода	10	—	12	—	9	13	14	6	15	13	—	—	—
Общего развития	26	—	—	—	—	—	20	14	22	21	17	17	—

Средняя продолжительность существования копеподитных стадий следующая: I стадия — 2,6 суток; II стадия — 1,8 суток; III стадия — 2,3 суток; IV стадия — 2,5 суток; V стадия — 2,2 суток. Между сроками, полученными до и после середины мая, существенной разницы нет.

В табл. 5 приводятся сведения об общей продолжительности развития и отдельно о продолжительности науплиального и копеподитного периодов, фактически наблюдавшихся в экспериментах (без суммирования данных об отдельных стадиях).

Прежде всего бросается в глаза резкое отличие общей продолжительности развития в опытах, проведенных до и после середины мая, а также то обстоятельство, что это отличие происходит за счет изменений продолжительности науплиального периода. От 26 суток в опыте, начатом 14.IV, общая продолжительность падает до 14—17 суток в опытах, начатых 19 и 26.V, а средняя длительность науплиального периода уменьшается более чем вдвое (от 15 суток в апреле до 7 суток во второй половине мая). Сокращение науплиального периода, как мы видели выше, происходит, в свою очередь, главным образом за счет уменьшения срока существования второй науплиальной стадии.

Это ускорение сроков развития можно объяснить повышением температуры в культурах (8—18° до середины мая и 18—25° после), что должно было оказать влияние как на самих животных (*Calanipeda*, несомненно, теплолюбивы), так и на развитие всего, что могло служить им пищей, то есть мы имеем основание считать, что условия в культурах после середины мая были благоприятнее для быстрого развития, чем в предшествующий период. В последнем случае условия были далеки от оптимальных еще и потому, что в выводках № 1, 2 и 5 самка оставалась в одном сосуде с потомством.

Большой интерес представляет тот факт, что замедление развития *Calanipeda* при менее благоприятных условиях происходит, главным образом, благодаря удлинению сроков существования тоже II науплиальной стадии. Об этом же говорит следующий опыт, проведенный уже в Москве.

Первого ноября в трех одинаковых цилиндрах нами было посажено по одному выводку *Calanipeda*. В то время как в двух цилиндрах к 15 ноября организмы достигли I копеподитной стадии, в третьем цилиндре они все еще находились на II науплиальной стадии. При определении солености оказалось, что в третьем цилиндре соленость на 2% выше, чем в остальных. Когда 20 ноября один из оставшихся в живых науплиусов был пересажен из третьего цилиндра в цилиндр с нормальной соленостью, он через сутки обильно и перешел в III стадию.

Объяснение этого явления, нам кажется, нужно искать прежде всего в том, что с переходом к III стадии типичный

nauplius перестает существовать и начинается метаморфоз, превращающий личинку nauplius'a во взрослое животное. Такой переход связан с серьезными изменениями в организации животного, которые (или подготовка к которым) могут произойти в короткий срок только при вполне благоприятных условиях. Из литературных данных нам удалось найти только замечание в «Общей и сравнительной эмбриологии» Иванова (1937), что «стадия науплиуса выделяется . . . некоторой паузой перед образованием метанауплиальных ножек», причем это сказано о ракообразных, которые проходят науплиальный период развития в эмбриональном состоянии. Сведений о задержке на этой стадии (то есть перед образованием метанауплиальных ножек) в постэмбриональном развитии Calanoida в литературе, насколько нам известно, нет, однако, как уже отмечалось, детальные исследования о сроках их развития почти отсутствуют.

Размножение *Calanipeda*

Соотношение полов. При подходе к изучению биологии размножения прежде всего встает вопрос о половом составе популяции вида.

Преобладание самок над самцами среди зрелых особей морских планктонных copepod многие авторы объясняют «более быстрым отмиранием самцов, чем самок». Богоров (1939) подтверждает это положение тем фактом, что число самцов и самок среди молодых особей обычно приблизительно одинаково.

О соотношении числа самцов и самок, вылупившихся в лаборатории, и от I copepodитных стадий, взятых из моря, дает представление табл. 6.

Значительное преобладание самок в опыте № 11 можно объяснить тем, что при общем небольшом числе (30) особей, взятых из планктона, мы могли случайно захватить больше самок. Если откинуть этот случай, то в остальных опытах количество самцов равно 65, а самок 67, то есть соотношение полов практически равно единице.

Таблица 6

Соотношение полов у *Calanipeda aquae dulcis* в экспериментах

Пол	№ опытов и выводов							Итого
	Опыт 11	Опыт 12	Выводок 10	Выводок 6	Выводок 11	Выводок 8	Выводок 7	
Самцов	7	14	4	10	20	5	12	72
Самок	13	11	4	16	35	4	16	80

Процессы размножения у самок. При индивидуальном выращивании мы смогли проследить, как протекают у *Calanipeda* некоторые процессы, связанные с размножением, сразу вслед за последней линькой. Ниже мы приводим сокращенные протоколы опытов, частично освещенных в табл. 4.

Опыт № 2

- 19.V — самка вылупилась из яйца.
- 28.V — достигла VI копепоидитной стадии.
- 1.VI — достигла IV копепоидитной стадии.
- 5.VI — достигла V копепоидитной стадии; 4 часа просидела вместе с большим количеством зрелых самцов.

Опыт № 3

- 19.V — самка вылупилась из яйца.
- 28.V — достигла III копепоидитной стадии.
- 29.V — достигла IV копепоидитной стадии.
- 1.VI — 14 часов — достигла VI стадии; в теле темные яйца, подсажен самец.
- 1.VI — 18 часов самка с одним сперматофором; самец удален.
- 2.VI — самка с нормальным яйцевым мешком.
- 3.VI — 22 часа самка с яйцевым мешком.
- 4.VI — 10 часов самка без яйцевого мешка; вылупились науплии.
- 5.VI — самка с яйцевым мешком.
- 6.VI — самка без яйцевого мешка; вылупились науплии.
- 13.VI — самка с яйцевым мешком; яйца резорбированы.

Опыт № 4

- 19.V — самка вылупилась из яйца.
- 28.V — самка достигла III копепоидитной стадии.
- 1.VI — самка достигла V копепоидитной стадии; подсажено несколько самцов.
- 2.VI — самка достигла VI стадии; на личинной шкурке V стадии никаких следов сперматофора; на генитальном сегменте зрелой самки остаток пустого сперматофора; в теле видны яйца.
- 3.VI — самка с яйцевым мешком; в теле яиц не видно.
- 5.VI — самка с яйцевым мешком; в теле темные яйца.
- 6.VI — вылупились науплии; самка опять с яйцевым мешком, но яйца резорбированы.

Опыт № 7

- 13.V — животное взято из планктона.
- 26.V — самка достигла VI стадии.
- 29.V — самка достигла V стадии.
- 1.VI — самка достигла VI стадии; есть яйцевой мешок с резорбированными яйцами. Когда ее потревожили — сделала быстрое резкое движение и разорвала яйцевой мешок, из которого выпала аморфная масса резорбированных яиц. Подсажен самец.
- 2.VI — у самки в теле темные яйца; самец удален.
- 3.VI — образовался нормальный яйцевой мешок.
- 4.VI — вылупились науплии; самка без яйцевого мешка, в теле темные яйца.
- 6.VI — самка с нормальным яйцевым мешком.

13.V — животное взято из планктона.

26.V — самка достигла IV стадии.

1.VI — достигла VI стадии; появился яйцевой мешок с резорбированными яйцами. В теле яиц незаметно.

2.VI — самка без яйцевого мешка; в теле видны темные яйца.

Из этих наблюдений прежде всего следует, что у самки сразу же вслед за последней линькой в теле имеются светлые яйца, которые вскоре темнеют и вполне готовы к оплодотворению. Если оплодотворение произошло, в течение суток образуется яйцевой мешок и через 1—2 дня вылупляются науплии. Опыт № 4 наглядно показывает, что самка *Calanipeda* не может быть оплодотворена на V копеподитной стадии. Кроме описанного случая, мы неоднократно изолировали самок на V стадии из сосудов, где были зрелые самки, и ни одна из них не дала потомства. Об этом же говорит механизм копуляции у *Calanipeda*.

В тех случаях, когда самка *Calanipeda* не оплодотворена после перехода в VI стадию, она откладывает яйца и образуется яйцевой мешок, но эти яйца не развиваются, а резорбируются, превращаясь в аморфную темную массу, заполняющую яйцевой мешок (рис. 4, 5). Если яйца, заключенные в яйцевой мешок, не развиваются, а резорбируются, то в последующем тексте такой яйцевой мешок мы будем называть резорбционным.

В общей сложности более или менее регулярные наблюдения были проведены почти над 20 самками. Основные признаки, по которым велись наблюдения за скоростью размножения самок, такие: появление и характер яйцевых мешков, исчезновение яйцевых мешков и копуляция (или появление у самки сперматофора) при подсаживании самца. Все эти признаки легко можно было отмечать, ведя наблюдения за животными через стенки цилиндрических сосудов.

Наши наблюдения показали прежде всего, что самка *Calanipeda* может вынашивать не один, а много яйцевых мешков. После одного оплодотворения появлялось обычно один за другим два яйцевых мешка с оплодотворенными яйцами, из которых впоследствии вылуплялись науплии; затем, если не последовало нового оплодотворения, образуются резорбционные яйцевые мешки. Последнее обстоятельство свидетельствует, как нам кажется, о том, что, независимо от того, оплодотворена самка или нет, в ее теле продолжают созревать очередные порции яиц и, как показали наблюдения за самками № 5 и 6, особь, дававшая в течение месяца и более только резорбционные яйцевые мешки, будучи вновь оплодотворена, способна приносить потомство.

Остается совершенно неясным, сколько выводков подряд дает самка, оплодотворенная сразу несколькими самцами. Такие случаи, повидимому, довольно часты в природе, так как,

обрабатывая сетевые сборы планктона, мы неоднократно встречали самок с двумя-тремя и даже шестью сперматофорами на генитальном сегменте; однако в лаборатории нам этого ни разу получить не удалось.

О периодичности появления яйцевых мешков полнее всего дают представление наблюдения над самкой № 7. За 23 дня у этой самки появилось семь яйцевых мешков (пять нормальных и два резорбционных), то есть каждые три дня — один яйцевой мешок. В литературе сведения о периодичности пометов или появлении яйцевых мешков у морских копепоид отсутствуют.

Наблюдения показывают, что размножение идет медленнее у самок № 1—6, то есть в опытах, начатых в апреле. Это замедление вызвано, повидимому, теми же причинами, что и замедление развития в опытах, проводившихся до середины мая, так как условия (температура, пища, содержание самок вместе с пометом) в обоих случаях были одинаковы.

Если исключить наблюдение за этими шестью самками, то, пользуясь только вполне достоверными данными, получим, что средняя продолжительность инкубационного периода равна двум суткам, а продолжительность вынашивания резорбционного мешка — двум-трем суткам. Известно, что продолжительность инкубационного периода у пресноводных копепоид колеблется от 20—30 часов до 24 дней, не говоря уже о яйцах стадии покоя. Для морских планктонных копепоид некоторые авторы описывают отдельные случаи, когда им удалось содержать в лаборатории самок, взятых с яйцевыми мешками из планктона, до момента вылупления наупелив. При этом от вылупления наупелив из первого до появления второго из двух яйцевых мешков, образующихся после одного оплодотворения, проходит обычно не более суток, в то время как до образования резорбционного яйцевого мешка проходит иногда до четырех-пяти и более суток (в среднем двое-трое суток).

Таким образом, очередная порция созревших яиц как бы задерживается в теле самки, если яйца не могут быть оплодотворены. С другой стороны, многие наблюдения заставляют считать, что спаривание как бы стимулирует откладку яиц. Яйцевой мешок всегда появляется в течение первых суток после копуляции, независимо от того, как долго до этого самка была без яйцевого мешка. Этот факт доказывает, что к моменту вылупления наупелив или исчезновения резорбционного яйцевого мешка в теле самки созревает очередная порция яиц.

Мы не проводили регулярных наблюдений за состоянием яиц в теле самок, так как при этом пришлось бы слишком часто помещать самку на предметное стекло, что могло вредно отразиться на состоянии животного и нарушить нормальный ход размножения. Тем не менее время от времени такие наблюдения проводились. Наиболее общим положением является то, что перед образованием яйцевых мешков в теле самки всегда можно

видеть темные яйца, что, повидимому, соответствует созреванию яиц. Из наших опытов и из всех других наблюдений над созреванием яиц следует, что к моменту вылупления науплиев и, особенно, к моменту исчезновения яйцевого мешка в теле самки созревает новая порция яиц. Поэтому можно считать, что у самок в опытах, начатых 16.V, на созревание очередной порции яиц (для образования яйцевого мешка) уходит в среднем три дня.

Яйцовой мешок у *Calanipeda aquae dulcis* отличается большой прочностью. Еще в большей мере это относится к резорбционному мешку, так как в этом случае стенки мешка не растягиваются развивающимися яйцами и при малом размере мешка стенки его имеют значительную толщину. После того, как очередная порция яиц в теле самки созрела, она активно содействует удалению резорбционного яйцевого мешка. Этот процесс, который нам удалось несколько раз наблюдать под биноклем, состоит в том, что самка, максимально согнув abdomen, приближает его к брюшной стороне торакса и, ухватив яйцевой мешок пятой парой ног, быстро выпрямляет abdomen, отрывая, или чаще разрывая яйцевой мешок; в последнем случае содержимое мешка выпадает, а обрывки стенок некоторое время остаются висеть на abdomене. Часто можно было наблюдать, что после того, как в теле самки уже образовались хорошо заметные яйца, самка еще некоторое время продолжала носить резорбционный яйцевой мешок и, как это видно из опыта № 7, удаление резорбционного яйцевого мешка можно ускорить, потревожив самку. Возможно, что в природе таким стимулом являются попытки самца схватить самку.

Отсутствие яйцевого мешка (как нормального, так и резорбционного) является необходимым условием оплодотворения. Нам ни разу не удалось получить в экспериментах (например, самки № 6 и 7), ни наблюдать в планктоне самку с яйцевым мешком, к генитальному сегменту которой был бы прикреплен сперматофор со спермой. Так, самка № 6 на 33 день была с резорбционным мешком и самец не мог ее оплодотворить, а на следующий день самка оказалась уже без мешка и оплодотворение произошло; у самки № 7 на 23 день был искусственно удален резорбционный мешок, после чего она и была оплодотворена, тогда как до удаления мешка попытки добиться копуляции оказывались неудачными.

Описанный способ удаления резорбционного яйцевого мешка делает понятным строение пятой пары ног самки *Calanipeda* (рис. 4, б), для которой являются характерными мощные, направленные внутрь шипы. Весьма вероятно, что самка таким же способом содействует высвобождению из яйцевого мешка только что вылупившихся науплиев, однако нам ни разу не удалось наблюдать момента вылупления, хотя во многих случаях наблюдения за самками производились утром и вечером. Самки, вечером еще

бывшие с яйцевыми мешками, на утро оказывались без мешков, то есть вылупление науплиев происходило обычно ночью¹.

Относительно общей продолжительности периода плодоношения у *Calanipeda* можно судить по наблюдениям за самками № 5 и 6. Эти особи были взяты из планктона уже зрелыми и с яйцевыми мешками и на 35—40 день жизни в лаборатории были еще способны давать потомство. Таким образом, нужно считать, что период плодоношения у самок *Calanipeda* длится не менее 1—1,5 месяцев. Если считать, что у самки каждые три дня созревает новая порция яиц, то при отсутствии задержек в оплодотворении одна самка может дать за 1,5 месяца плодородия 14—15 пометов. О количестве пометов у других копепоид имеются сведения лишь относительно пресноводных *Cyclo-poida*: некоторые виды *Cyclops* дают на протяжении своей жизни (за 2—3,5 месяца) до 13 пар яйцевых мешков, при этом самка оплодотворяется только один раз.

Что касается общей продолжительности жизни самок, то в опытах, где самки сидели поодиночке в отдельных сосудах и точно наблюдались условия, необходимые для нормальной жизни животного, отмечен лишь один случай ослабления и смерти (самка № 1). Все остальные самки в возрасте 1,0—1,5 месяца (после созревания) были посажены в общий цилиндр и перевезены в Москву. В этом цилиндре они прожили еще около месяца и погибли после того, как были оставлены без всякого ухода.

Процессы размножения у самцов. Самцы, по видимому, так же как и самки, способны к копуляции вслед за последней линькой, то есть у них к этому времени уже созревает сперматофор. Такой вывод можно сделать из опыта № 8.

Опыт № 8

13.V — животное взято из планктона.

26.V — самец достиг IV стадии.

29.V — самец достиг V стадии.

1.VI — самец достиг VI стадии и оплодотворил самку (опыт № 7).

9.VI — на предметном стекле пытался оплодотворить самку и потерял сперматофор.

Регулярных наблюдений за самцами было поставлено значительно меньше, чем за самками, поэтому мы приведем сокращенные протоколы наблюдений за тремя самцами, что дает некоторое представление о скорости размножения и длительности периода половой активности у них.

¹ В море эта особенность может иметь большое значение, так как в результате вертикальных миграций, совершаемых самками, науплии, вылупившиеся ночью, оказываются в верхних слоях воды, более богатых пищей, тогда как вылупившиеся днем (в нижних слоях) должны, чтобы достичь этой зоны, подниматься вверх на большое расстояние, что для них является едва ли легкой задачей.

Самец № 1

- 13—16.V — достиг VI стадии.
16.V — к нему подсажена самка без яйцевого мешка и без сперматофора, самка была отсажена.
18.V — самка с яйцевым мешком.
22.V — самец оплодотворил самку № 12.
23.V — 14 часов — самец оплодотворил самку № 9.
23.V — 14 час. 30 мин. — подсажен самец к самке № 11, но ее не тронул.
13.VI — самец жив, в хорошем состоянии.

Самец № 4

- 14.IV — вылупился из яйца.
10.V — достиг VI стадии.
14.V — подсажен к самке № 1, продержан вместе с ней до 26.V; за это время самец несколько раз пытался оплодотворить самку, но безуспешно.
27.V — оплодотворил самку № 6.
13.VI — жив, в хорошем состоянии.

Самец № 5

- 13—16.V — достиг зрелости.
22.V — 11 час. 30 мин. — оплодотворил самку № 7.
22.V — 11 час. 30 мин. — был подсажен к самке № 12, но ее не тронул.
23.V — 11 час. — оплодотворил самку № 8.
24.V — оплодотворил самку № 11.
25.V — оплодотворил самку № 10.
28.V — оплодотворил самку № 7.
13.VI — жив, в хорошем состоянии.

Приведенные наблюдения показывают, что самец *Calanipeda* в течение суток способен оплодотворить не менее одной самки, то есть, что интервал между образованием двух, следующих один за другим, сперматофоров, занимает около суток. На это же указывает опыт, поставленный в Москве, когда самец, посаженный в сосуд с большим количеством самок 29.VII и удаленный от них 4.VIII, оплодотворил за это время пять самок. Следует также добавить, что во время копуляции самец подвешивает всегда только один сперматофор и, как это видно из наблюдений за самцами № 1 и 5, не может спариваться подряд два раза.

Из приведенных данных видно, что самец может оплодотворить по крайней мере пять самок, однако эта цифра не соответствует действительности и самец, вероятно, способен на значительно большее число спариваний, хотя бы уже потому, что период половой активности длится у него до двух месяцев. О длительности периода половой активности у самца можно судить по следующему наблюдению, произведенному в Москве: самец, около месяца просидевший в отдельном сосуде (куда он был посажен уже зрелым из общего сосуда), спаривался последовательно — 13.X, 16.X, 3.XI, между 4.XI и 9.XI и, наконец, 16.XI.

Подробных сведений о числе спариваний, на которые способны самцы других копепод, мы в литературе не встречали.

Более или менее полных сведений о продолжительности жизни самцов *Calanipeda* у нас нет, но имеющиеся данные

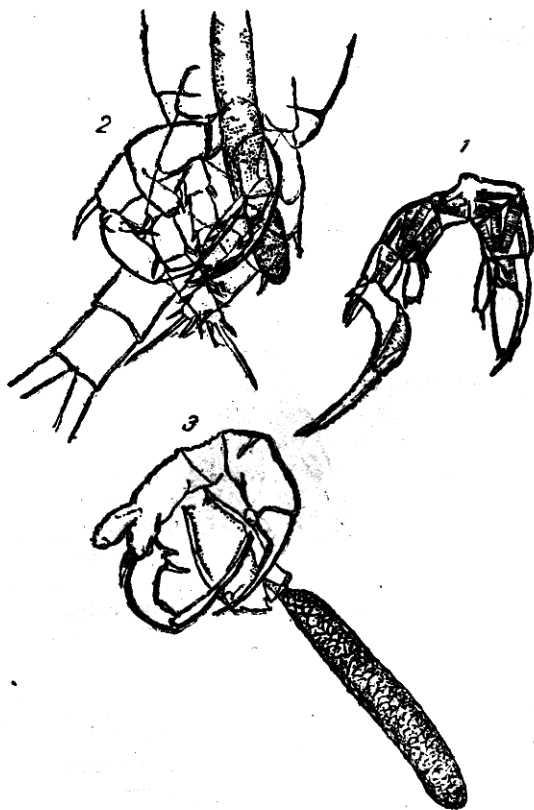


Рис. 5. Самец *Calanipeda aquae dulcis* (VI стадия): 1 — пятая пара ног; 2 — момент выхода сперматофора из генитального отверстия самца; 3 — пятая пара ног самца с зажатым в ней сперматофором.

дают основание считать, что самцы живут не меньше самок. Это вполне согласуется с отсутствием преобладания самок *Calanipeda* над самцами в планктоне.

Наконец, нужно отметить, что самцы, повидимому, так же как и самки, при отсутствии спаривания освобождаются от созревших половых продуктов. Так, в одном из цилиндров, в который 13.VI было посажено много зрелых самцов, в начале

июля на дне оказалось много сперматозоидов, наполненных спермой. Большое количество полных сперматозоидов мы также встречали в планктоне при обработке сетевых сборов. Нет оснований предполагать, что самцы теряли сперматозоиды при по-

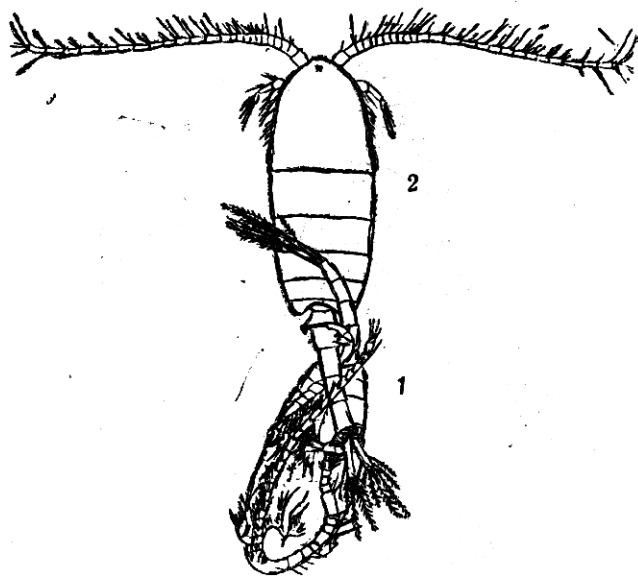


Рис. 6. Копуляция самца и самки *Calanipeda aquae dulcis*: 1—самец, 2—самка.

пытке прикрепить их к самцам же, так как мы ни разу не наблюдали подобных попыток у самцов *Calanipeda*.

У *Calanipeda* самец не способен спариваться ни с одним организмом, кроме зрелой самки этого же вида, ввиду особого устройства органов спаривания, тогда как самцы других видов копепоид, по свидетельству некоторых исследователей, прикрепляют сперматозоиды молодым особям (даже науплиям), самцам и представителям других видов. Прежде чем потерять сперматозоид, самцы *Calanipeda*, вероятно, носят его некоторое время с собой в поисках самки, поэтому в планктоне можно часто встретить самцов со сперматозоидом, зажатым в левой ноге пятой пары.

Копуляция у *Calanipeda aquae dulcis* протекает в общем так же, как у пресноводных *Calanipeda*. Самец, посаженный в один сосуд с самкой, вскоре начинает двигаться вблизи нее, описывая неправильные круги, делая резкие повороты и непрерывно двигая загнутым вниз абдоменом. Он все более и более приближается к самке и при этом у него выступает наружу спер-

матофор. Сперматофор выходит из генитального отверстия (рис. 5, 2) тупым, закрытым концом вперед, и самец зажимает его горлышко (чтобы не проводилась сперма) между выростом первого и вторым члеником экзоподита левой ноги пятой пары (рис. 5, 3); в это время серп, образованный последним члеником и шипом экзоподита правой ноги, поворачивается на 180° (в суставе между первым и вторым члениками экзоподита) и теперь обращен вовнутрь. Затем, приблизившись, самец хватается самку правой геникулирующей антенной за abdomen у самой фурки, быстро переворачивается, причем правая антенна перекручивается между десятым и двенадцатым члениками, и самец, оказавшись под брюшком самки, так что головные концы обоих направлены в разные стороны, охватывает генитальный сегмент самки серпом правой ноги пятой пары, причем шип на конце серпа заходит со спины под крючковидный вырост, находящийся на левой стороне генитального сегмента самки (рис. 6); в этот момент самец и прикрепляет сперматофор. Охватив abdomen самки пятой ногой, самец находится не прямо под брюшком самки, а несколько сдвинут направо, вследствие чего сперматофоры обычно бывают прикреплены не в центре генитального сегмента, а несколько справа, что соответствует положению генитального отверстия самки. Крючок на левом боку abdomen самки является необходимым приспособлением для копуляции, поэтому, как сказано выше, самцы *Calanipeda* способны прицеплять сперматофор только зрелым самкам.

Добавляем также, что самцу бывает трудно оплодотворить активно сопротивляющуюся самку. Ослабевшая самка легче поддается оплодотворению, поэтому перед копуляцией мы иногда искусственно ослабляли самок, заставляя их быстро двигаться. Ослаблением самки при первой копуляции объясняется, вероятно, и то, что многие самки в планктоне носят по нескольку сперматофоров.

Весь процесс копуляции у *Calanipeda* длится от 45 секунд до одной минуты; при этом сцепившиеся животные постепенно опускаются вниз. После копуляции самец двигается очень медленно и спокойно, тогда как обычное поведение самцов отличается непрерывными беспокойными движениями, повидимому, в поисках самок.

Описанное выше поведение самца перед копуляцией, вместе с тем фактом, что сперматофоры бывают прикреплены только к зрелым самкам, доказывает, что самец активно находит самку, пользуясь, вероятно, органами чувств, а не спаривается при случайном столкновении.

В заключение этой главы считаем нужным еще раз подчеркнуть, что организмы, наблюдения над которыми здесь приведены, жили и размножались в лаборатории в течение ряда поколений и, следовательно, условия эксперимента были достаточно близки к естественным условиям существования этих животных

и не препятствовали их нормальной жизнедеятельности. В таком случае полученные результаты следует считать вполне пригодными для установления основных особенностей, «общей канвы», биологии их развития и размножения.

III. НАБЛЮДЕНИЯ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Методика и материал

Сбор планктона производился в одном пункте, отмеченном буйком, в северной части Тюб-Қараганского залива, на расстоянии 300 м от западного берега. Берег в этом месте образует нечто вроде бухточки, отделенной с севера песчаной косой от открытого моря. На юге вторая коса отделяет ее от места стоянки рыбацких и транспортных судов, где вода сильно загрязнена.

Хотя близость пункта сборов к берегу и отсутствие дополнительных точек снижают качество материала, однако только при этих условиях мы могли брать пробы достаточно часто, отнимая не слишком много времени от экспериментальных наблюдений.

Глубина у буйка, как почти во всем заливе, равнялась 6 м, и планктонной сетью делались тотальные ловы от дна до поверхности; при этом употреблялась сеть Нансена из газа № 16/70. Сбор планктона производился в одно и то же время суток, перед заходом солнца (от 19 до 21 часа). Параллельно с сетевыми проводились сборы планктонособирателем Богорова (1940). Кроме того, через каждые пять-шесть дней в районе буйка брались пробы осадочного планктона и горизонтальные ловы сетью для исследований по питанию копепод, которые проводились С. И. Рахмановой. В штормовую погоду пробы брались с мостков рыбного завода в 10—15 м от линии берега (глубина 2 м). Однако при обработке оказалось, что по составу и количеству планктона эти сборы резко отличаются от проб, взятых у буйка, и их пришлось исключить из рассмотрения.

Сильные ветры, обычные весной в районе Мангишлака, и вызываемые ими сгонно-нагонные течения в заливе неизбежно приводили к частым изменениям в планктоне, особенно вблизи берега. При наличии только одной станции наши сборы часто зависели от локальных изменений условий: так, например, 20 и 21 мая в районе буйка вода была покрыта нефтью и пробы пришлось брать на 100 м дальше от берега.

Ежедневно при сборе планктона измерялась температура поверхностного слоя воды в заливе.

Обработка сетевых сборов проводилась счетным методом. Обычно подсчитывалась $\frac{1}{4}$ часть пробы (употреблялся делитель Гарбера) и лишь изредка большая или меньшая доля в зависимости от того, была ли проба слишком мала или слишком велика. Во всех пробах у копепод подсчитывались отдельно каж-

дая копепоидитная стадия и зрелые самцы и самки, а также самки с яйцевыми мешками и самцы и самки со сперматофорами (у *Calanipeda*). Подсчитывалось также число яиц в яйцевых мешках не менее чем у десяти самок *Calanipeda* из каждой пробы.

Кроме того, в большей части проб у копепод отдельно подсчитывалась каждая науплиальная стадия и у *Calanipeda* определялся пол, начиная с IV копепоидитной стадии.

С 19.IV по 10.V было собрано 45 сетевых проб. Почти все они были обработаны, однако по указанным выше причинам ряд проб пришлось исключить из рассмотрения. Ниже рассматриваются результаты обработки 34 вертикальных сетевых ловов.

Замечания об условиях среды и питания *Calanipeda aquae dulcis* в планктоне¹

Температура воды в Тюб-Караганском заливе поднялась за период с 19.IV по 10.V от 9 до 23°, причем резкое повышение произошло в первой половине мая (рис. 1).

О характере питания *Calanipeda* в заливе в это время можно судить на основании некоторых данных, сообщенных нам Рахмановой (1939). Так, из ее данных видно, что с первых чисел и особенно с середины мая в планктоне сильно увеличивается число *Exuviaella cordata*, которая имеет наиболее важное значение в питании *Calanipeda*. Кроме того, в конце апреля и начале мая начинается массовое отмирание *Rhizosolenia calcaravis*, то есть эта крупная диатомовая водоросль переходит в такое состояние, когда она может служить пищей мелким планктонным животным. Наконец, сопоставленная по данным Рахмановой приводимая ниже табл. 7 показывает, что в первой половине мая происходит резкое повышение числа питающихся особей *Calanipeda*.

Таблица 7

Число питающихся *Calanipeda aquae dulcis* в период апрель—июнь 1939 г.

	21.IV	24.IV	29.IV	5.V	11.V	19.V	24.V	29.V	7.VI
% питающихся особей . . .	36	30	40	39	85	80	78	88	91

Более интенсивное питание *Calanipeda* с середины мая вызвано, вероятно, как увеличением количества пищи, так и повы-

¹ Планктонный батометр был оснащен газом № 21 и должен был дать более полное представление о количестве науплиев и другого микропланктона, но этот материал пока еще не обработан.

шением температуры воды и, следовательно, усилением обмена. Хотя у нас и нет более подробных сведений об изменении факторов среды в заливе, все же перечисленные моменты заставляют считать, что условия для развития и размножения *Calanipeda* с середины мая становятся значительно благоприятнее, чем были до этого.

Краткий обзор зоопланктона Тюб-Караганского залива периода исследований (апрель—июнь 1939 г.)

В сетевых пробах были обнаружены следующие представители зоопланктона:

<i>Synchaeta</i> sp.	<i>Halicyclops</i> sp.
<i>Brachionus</i> sp.	<i>Heterocope caspia</i>
<i>Notholca</i>	<i>Eurytemora grimmeri</i>
<i>Asplanchna</i> sp.	<i>Calanipeda aquae dulcis</i>
<i>Evadne anonyx</i>	<i>Limnocalanus Grimaldi</i>
<i>E. producta</i>	<i>Mysis</i> sp.
<i>E. camptonyx</i>	<i>Amphipoda</i>
<i>E. trigona</i>	<i>Leander (larvae)</i>
<i>Harpacticoida</i> sp.	<i>Lamellibranchia (larvae)</i>
<i>Halicyclops sarsi</i>	Икра и мальки кильки

Limnocalanus (единичные экземпляры ранних копепоидных стадий) найден в нескольких пробах, взятых в апреле. Единичные экземпляры *Amphipoda*, *Leander (larvae)*¹, икра и молодь кильки встретились в нескольких пробах в начале июня. Все эти формы являются случайными для залива.

Evadne (Cladocera) в апреле и мае встречаются единичными экземплярами и только в июне достигают значительного числа. Личинки моллюсков и коловратки сильно возрастают в числе уже с середины мая. В конце мая и начале июня начинают попадаться молодые особи *Heterocope caspia*, которые размножаются в это время в северных районах моря и в залив попадают, повидимому, случайно.

Самой массовой формой в планктоне залива была *Calanipeda aquae dulcis*, число которой достигало 45 000 экземпляров в пробе². В больших количествах все время встречались различные *Cyclopoida* и *Harpacticoida*. В апреле было довольно много копепоидных стадий *Eurytemora grimmeri*.

Результаты подсчетов показали наличие резких колебаний числа экземпляров, что, как нам кажется, объясняется частой

¹ Эта черноморская креветка попала в Каспий несколько лет назад. В 1939 г. в Тюб-Караганском заливе у берега часто можно было видеть большие стаи взрослых *Leander*.

² Объем профильтрованной через сеть воды везде приблизительно равен 1 м³.

сменной воды в прибрежной части залива и отсутствием дополнительных станций, которые позволили бы элиминировать пятнистое распределение планктона в море. Этот недостаток материала затрудняет детальное рассмотрение особенностей развития и размножения, однако некоторые выводы сделать можно.

Развитие *Calanipeda* в планктоне

Наблюдения показали, что плотность популяции *Calanipeda* в планктоне по 10.VI в общем все время возрастает. Низкую плотность в течение более или менее длительного периода можно отметить только с 14 по 26 мая; возможно, что в это время произошли большие перемещения воды, так как при уменьшении числа *Calanipeda* сильно возросло число *Cyclopoidea* и *Harpacticoida* (при этом большое число *Calanipeda* везде составляется за счет науплиальных стадий).

На рис. 7, показывающем процентное соотношение различных копеподитных стадий, можно видеть, что с 19 по 22 апреля (и несколько позднее) преобладают зрелые особи и ранние копеподитные при отсутствии III, IV и V стадий и при значительном числе науплиальных стадий.

Это позволяет нам считать, что первое размножение *Calanipeda* началось около середины апреля. В последних числах апреля начинают попадаться III, IV и V копеподитные стадии, а к середине мая они встречаются постоянно и процент их уже довольно высок. Одновременно с конца апреля начинают встречаться отмершие особи зрелых *Calanipeda* и среди них даже самки с нормальными яйцевыми мешками.

Сильное преобладание зрелых *Calanipeda* в пробе от 11.V объясняется, по видимому, тем, что к взрослым особям старой (зимней) генерации прибавляются созревшие животные нового поколения. Дальнейшее быстрое падение процента зрелых связано, очевидно, с вытеснением из планктона особей зимней генерации и отмиранием их при повышении температуры воды в море. Во всяком случае, несомненно, что особи, появившиеся в результате первого размножения (середина апреля), то есть после размножения зимней генерации, к середине мая созревают¹. Таким образом, общая продолжительность развития *Calanipeda* в этот период равна приблизительно одному месяцу. Если учесть, что условия существования в апреле и в начале мая, как указывалось выше, не благоприятствуют быстрому раз-

¹ В доказательство этого можно также привести тот факт, что с 15.V начинают попадаться зрелые самки, еще не имевшие потомства, что легко было заметить по состоянию receptaculum seminis (рис. 4, I).

витию животных, то окажется, что результаты наблюдений над сроками развития в лаборатории и в море совпадают.

Затем процент зрелых особей постепенно увеличивается и вместе с тем происходит сильное понижение относительного числа науплиев *Calanipeda* и процента ранних копеподитных

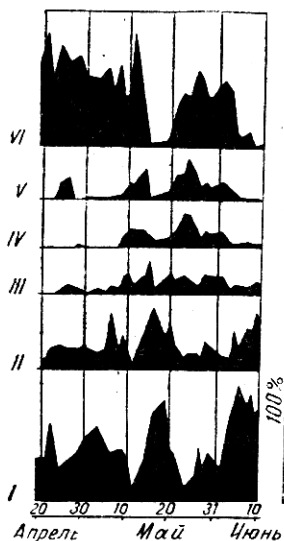


Рис. 7. Соотношение в процентах различных копеподитных стадий *Calanipeda aquae dulcis* в планктоне.

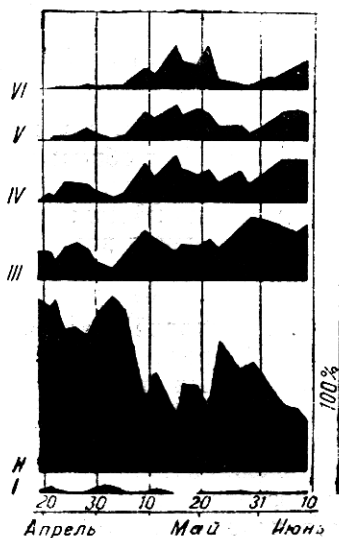


Рис. 8. Соотношение в процентах различных науплиальных стадий *Calanipeda aquae dulcis* в планктоне.

стадий, которое объясняется тем, что старые, отмирающие животные прекратили размножение, а вновь созревшие только начинают размножаться. Однако размножение особей новой генерации уже к 26.V значительно повышает число науплиев и через несколько дней доводит его до очень большой величины, что вполне согласуется с установленными при экспериментальных наблюдениях быстротой размножения и плодовитостью *Calanipeda*.

Сразу же вслед за увеличением количества науплиев начинается увеличение процента ранних копеподитных стадий, и это дает основание предполагать, что науплиальные стадии в этот период развиваются очень быстро.

Процентное соотношение различных науплиальных стадий представлено на рис. 8. Прежде всего бросается в глаза небольшой процент, который на протяжении всего периода работ составляет I науплиальная стадия.

Таким образом, представление о продолжительности существования I науплиальной стадии *Calanipeda*, полученное экспе-

риментальным путем, вполне подтверждается наблюдениями в естественных условиях.

Выводы о сроках развития II науплиальной стадии, сделанные при лабораторных наблюдениях, также совпадают с наблюдениями в море. Чтобы яснее представить себе относительную продолжительность существования II науплиальной стадии, мы вычертили кривую, изображенную на рис. 9 и показывающую изменение отношения количества II к количеству III науплиальной стадии. Из этой кривой видно, что до 9—11 мая II стадия сильно преобладает над III и, судя по рис. 8, над всеми остальными науплиальными стадиями, а затем это различие становится все менее резким и в начале июня преобладание II стадии почти незаметно.

В данном случае такая пропорция показывает прежде всего, что при неблагоприятных для развития условиях (в апреле и начале мая) II стадия существует значительно дольше III и остальных науплиальных стадий, тогда как после середины мая нет оснований говорить о какой-либо задержке развития перед переходом к метанауплиальной, третьей, стадии. Это вполне согласуется с данными, полученными при лабораторных наблюдениях и точно так же должно быть объяснено особенностями морфологии развития¹. Возможно также, что некоторое значение в преобладании II науплиальной стадии в апреле и начале мая имеет массовое отмирание организмов при неблагоприятных условиях до перехода в III стадию, то есть на II стадии, когда животные, перейдя к активному питанию, впервые начинают сильно зависеть от условий существования. Однако сколько-нибудь выделяющегося количества отмерших особей II науплиальной стадии замечено не было.

Более точных данных о сроках развития получить невозможно, ввиду указанных выше недостатков материала. Кроме того, у *Calanipeda* нельзя ожидать ясной картины последовательного чередования максимумов отдельных стадий и четко отделенных одна от другой генераций, так как одна самка способна давать несколько пометов и, по данным Кусморской (1936), размножающиеся особи находятся в планктоне в значительном числе в течение всего весенне-летнего периода.

Размножение *Calanipeda* в планктоне

Соотношение полов у *Calanipeda* в среднем за весь период исследований и на всех стадиях, на которых заметны половые признаки, равно приблизительно единице

$$(IV \frac{\text{♂♂}}{\text{♀♀}} = 0,9; V \frac{\text{♂♂}}{\text{♀♀}} = 1,1; VI \frac{\text{♂♂}}{\text{♀♀}} = 1,1).$$

¹ Предположение о том, что преобладание III науплиальной стадии связано с массовым размножением, отпадает; так, например, моменту интенсивного размножения в конце мая — начале июня соответствует незначительное преобладание II стадии.

Это вполне соответствует данным Богорова (1939). Однако эти материалы также указывают на то, что в различные месяцы соотношение полов у *Calanipeda* не одинаково. Об этом же свидетельствуют и наши данные, сведенные в табл. 8.

В табл. 8 показано отношение числа самцов к количеству самок в различные пятидневки за период исследований.

Из приведенных данных видно, что некоторое преобладание самок в апреле и первой половине мая сменяется заметным преобладанием самцов после середины мая. Подобный же вывод можно сделать из данных Кусморской, по которым в это время года у *Calanipeda* наблюдается следующее соотношение полов (число экземпляров в 1 м³) (табл. 9).

Таблица 8

Соотношение полов у *Calanipeda aquae dulcis*

Соотношение самцов и самок	С 24.IV по 28.IV	С 29.IV по 3.V	С 4.V по 8.V	С 9.I по 13.V	С 14.V по 18.V	С 19.V по 23.V	С 24.V по 28.V	С 29.V по 2.VI	С 3.VI по 6.VI
♂♂ ♀♀	0,9	0,7	0,9	0,5	2,3	2,4	2,5	2,7	2,7

Чтобы избежать случайных отклонений, которые весьма вероятны еще и потому, что „самцы держатся роями“, мы устанавливали соотношение полов по числу экземпляров не в каждой пробе, а во всех пробах за данную пятидневку.

Таблица 9

Соотношение полов у *Calanipeda aquae dulcis*

	Апрель	Май — июнь (с 26.V по 5.VI)
Самцы	41	84
Самки	60	75

Откладка яиц и плодовитость. Число самок *Calanipeda* с яйцевыми мешками было довольно велико на протяжении всего периода наблюдений.

Резорбционные яйцевые мешки, вероятно, легко отрываются у фиксированных формалином животных; кроме того, как уже отмечалось выше, потревоженные самки активно содействуют удалению резорбционного мешка, и это, возможно, происходит при взятии сетевой пробы. Тем не менее мы обнаружили в пробах планктона 14 самок с резорбционными яйцевыми мешками,

и это убеждает нас в том, что образование резорбционных мешков, наблюдавшееся у животных в лаборатории, не вызвано искусственными условиями экспериментов, а является одной из действительных особенностей биологии размножения *Calanipeda*.

Самки с резорбционными мешками отмечены только в тот пе-

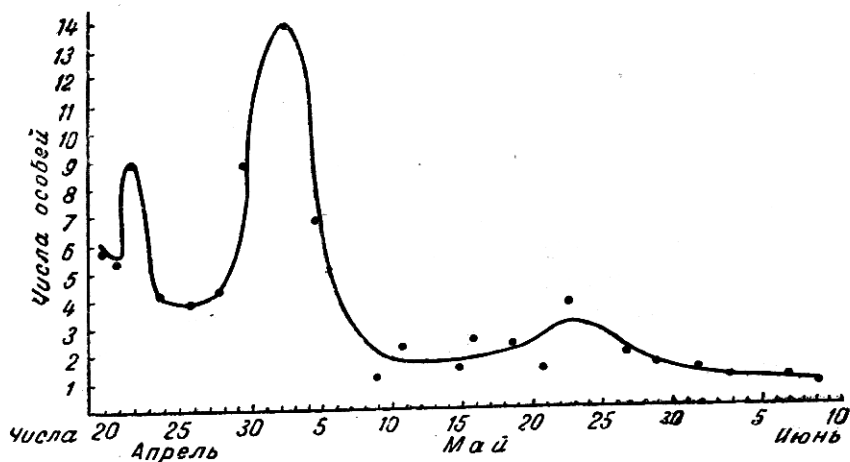


Рис. 9. Относительное количество в планктоне II и III науплиальных стадий *Calanipeda aquae dulcis*.

риод, когда число самок в планктоне преобладает над числом самцов. Это является косвенным подтверждением сделанного из экспериментальных наблюдений вывода, что образование резорбционных яйцевых мешков происходит при откладке неоплодотворенных яиц. Кроме того, это показывает важное значение в массо-

Таблица 10

Среднее число яиц в яйцевом мешке *Calanipeda aquae dulcis*

Дата	Число яиц	Дата	Число яиц	Дата	Число яиц	Дата	Число яиц	Дата	Число яиц
24.IV	18	6.V	15	15.V	14	24.V	15	3.VI	20
26.IV	18	8.V	19	16.V	22	26.V	22	4.VI	25
28.IV	16	9.V	19	19.V	22	27.V	28	5.VI	20
30.IV	18	10.V	18	20.V	22	28.V	20	7.VI	22
3.V	19	11.V	18	21.V	20	29.V	20	9.VI	22
5.V	17	14.V	16	23.V	22	1.VI	22	10.VI	27

вом размножении *Calanipeda* может иметь наличие или отсутствие «своевременного» оплодотворения самок.

Число яиц в одном яйцевом мешке колеблется от 5 до 42.

В табл. 10 приводятся колебания среднего числа яиц в яйцевом мешке (величина помета) *Calanipeda* за период исследований.

Из этих данных следует, что с середины мая (с 16.V) число яиц в яйцевых мешках заметно увеличивается и остается высоким до конца наблюдений.

Среднее из всех (364) исследованных яйцевых мешков число яиц на один яйцевой мешок равно 20 (точнее 19,5). Если считать, что одна самка в течение жизни может дать 15 пометов, то плодовитость ее, таким образом, будет равна 300 яиц. Это близко к данным для *Cyclops quadricornis* (320) и уступает плодовитости *Cyclops vernalis* (480—960). Другие данные о плодовитости копепод нам не известны.

Приведенные результаты наблюдений в Тюб-Караганском заливе показывают, что как ежедневные сборы планктона, так и лабораторные наблюдения могут осветить многие важные моменты биологии развития и размножения планктонных копепод. Однако проведенные работы показали, что материал, вполне пригодный для этой цели, можно получить лишь в том случае, если правильно будет выбрано место сборов (водное пространство на значительном расстоянии вокруг этого места должно иметь более или менее однородный характер), и пробы будут браться не на одной станции, а на нескольких.

IV. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Общая продолжительность развития *Calanipeda* колеблется от 14 до 26 дней. Для сравнения скорости развития *Calanipeda* со скоростью развития других видов морских планктонных копепод приведем следующие данные (табл. 11).

По наблюдениям в Тюб-Караганском заливе особи *Calanipeda* апрельской генерации развиваются приблизительно один месяц. Сроки развития *Calanus finmarchicus*, установленные по возрастному анализу популяций, различны для различных районов:

- у берегов Англии — около 1 месяца;
- в Норвежском море — около 3 месяцев;
- в Баренцовом море — около 1 года.

Развитие различных пресноводных видов *Cyclops* продолжается от 10 до 50 дней. Сравнение этих цифр показывает, что

Таблица 11

Сравнительная таблица продолжительности развития *Calanipeda aquae dulcis* и других морских планктонных Copepoda

Стадии	По наблюдениям в лаборатории				По наблюдениям в море
	<i>Calanipeda aquae dulcis</i>	<i>Calanus finmarchicus</i>	<i>Euchaeta norvegica</i>	<i>Oithona nana</i>	<i>Oithona similis</i>
I науплиальная	1 сутки	—	30 мин.	1 сутки	1 сутки
II науплиальная	2—6 суток	—	1 сутки	4 суток	3,8 суток
III науплиальная	Приблизительно 2 суток	—	1 "	6 "	6,1 "
IV науплиальная	Приблизительно 2 суток	—	1 "	4 "	4,8 "
V науплиальная	Приблизительно 2 суток	—	1 "	5 "	7,8 "
VI науплиальная	Приблизительно 2 суток	—	5 суток	6 "	14,6 "
Весь науплиальный период . . .	7—15 суток	11 суток	9 суток	26 суток	38,1 суток
I копепоditная	2,6 суток	3 суток	—	5 суток	—
II копепоditная	1,8 "	3 "	—	6 "	—
III копепоditная	2,3 "	3 "	—	5 "	—
IV копепоditная	2,5 "	3 "	—	6 "	—
V копепоditная	2,2 "	4 "	—	6 "	—
Весь копепоditный период . .	9—13 суток	16 суток	—	28 суток	13,8 суток
Общая продолжительность развития . . .	от 14—17 до 26 суток	27 суток	—	54 суток	51,9 суток

Calanipeda является одним из наиболее быстро развивающихся видов морских планктонных копепод и приближается в этом отношении к пресноводным *Cyclopoida*.

Из особенностей биологии развития *Calanipeda* наиболее интересным моментом является то, что замедление развития происходит, главным образом, благодаря удлинению сроков существования II науплиальной стадии. Установление причин этого явления требует дополнительных исследований. Пока наиболее правильным объяснением нужно считать то, что для перехода от типичной личинки nauplius к метанауплиальным (то есть переходным между nauplius и типичной копеподой) стадиям требуется серьезная подготовка (перестройка) организма, которая может произойти без заметной задержки во времени только при благоприятных условиях.

Возможно также, что II стадия, свободная от органов (или их зачатков), не играющих заметной роли в жизнедеятельности науплиев, лучше других стадий способна переносить неблагоприятные условия, тогда задержка развития при таких условиях именно на II стадии была бы оправдана.

Во всяком случае, если эта особенность в развитии *Calanipeda* (задержка при неблагоприятных для развития условиях на II науплиальной стадии) подтвердится на большом материале, то мы сможем по относительному количеству этой стадии в планктоне судить о том, насколько благоприятны для развития *Calanipeda* условия среды в данный период времени. Такой биологический показатель является действительно объективным и может быть использован для прогнозов массового развития этого вида.

Все описанные в работе особенности биологии размножения *Calanipeda* коррелятивно связаны с тем фактом, что самки этого вида после одного оплодотворения могут дать не более двух пометов. Частые повторные оплодотворения обеспечивают высокую общую плодовитость самки, а быстро созревающие одна за другой порции яиц обеспечивают эффективное использование каждого оплодотворения, при отсутствии которого они дают начало резорбционным яйцевым мешкам. Большой процент самцов также увеличивает шанс «своевременного» оплодотворения каждой порции созревших у самки яиц.

Встретившиеся нам в литературе немногочисленные сведения о других видах копепод подтверждают вероятность такой корреляции (табл. 12).

Таким образом, самки *Leptocyclops agilis*, давая после одного оплодотворения только три помета, оплодотворяются, как и *Calanipeda*, несколько раз в жизни и у них отмечено образование мешков с неоплодотворенными яйцами. В то же время самки *Cyclops vernalis*, дающие после одного оплодотворения до 12 пометов, оплодотворяются только один раз в жизни и не образуют мешков с неоплодотворенными яйцами. То, что самка

Таблица 12

Число пометов, потомков и число оплодотворений жизненного цикла у *Calanipeda aquae dulcis* и других копепод

Название вида	Число пометов и общее число потомков после одного оплодотворения		Число оплодотворений в течение жизни самки	Яйцевые мешки с неоплодотворенными яйцами	♂♂ / ♀♀
	пометов	потомков (среднее)			
<i>Cyclops vernalis</i> .	до 12	480—960	одно	нет	3:5
<i>Leptocyclops agilis</i>	до 3	?	несколько	есть	?
<i>Calanipeda aquae dulcis</i>	до 2	40	до 8	есть	1:1

этого вида оплодотворяется только раз в жизни, делает излишним большое число самцов, поэтому их почти вдвое меньше, чем самок.

Своевременное оплодотворение периодически созревающих яиц у *Calanipeda* обеспечивается также длительностью периода половой активности самцов и частым созреванием сперматофоров. Устройство копулятивного аппарата и (вероятная) способность самцов активно отыскивать самок должны сильно сокращать возможность бесполезной траты сперматофоров (прикрепление их к незрелым особям и просто потере).

На основании отдельных наблюдений можно также предположить, что резорбционный яйцевой мешок до созревания очередной порции яиц препятствует спариванию, а, оставаясь висеть некоторое время после созревания яиц, препятствует их выходу (бесполезной трате) и активно удаляется самкой при появлении самца, пытающегося оплодотворить ее¹. Если это так, то можно сказать, что мы имеем дело с весьма совершенным приспособлением, помогающим сохранению и наиболее эффективному использованию созревающих половых продуктов (как самца, так и самки).

Как известно, у животных, не проявляющих заботы о потомстве, высокая плодовитость является одним из важнейших условий продолжения вида и дает ему большие преимущества в борьбе за существование. Приведенные выше данные показывают, что эволюционный процесс, приводящий к увеличению плодовитости, происходит у копепод по двум различным направлениям. У *Cyclops vernalis* и у многих других видов

¹ Приведенная связь отдельных наблюдавшихся нами явлений созревания яиц и удаления резорбционного яйцевого мешка является простым предположением и имеет пока недостаточные основания.

Cyclops этот процесс идет по линии увеличения числа пометов, даваемых самкой после одного оплодотворения (подобные примеры можно найти у насекомых — пчелы, муравьи, термиты). В противоположность этому *Calanipeda aquae dulcis* (а также *Leptocyclops agilis*, как, возможно, и некоторые другие виды) не могут давать большого числа потомков после одного оплодотворения, зато ряд приспособлений делает возможным частое оплодотворение самок этого вида.

Хотя многие из описанных в работе особенностей биологии развития и размножения *Calanipeda* нуждаются в уточнении, полученные данные дают представление о числе генераций и скорости размножения этого вида.

Процент молодежи и самок с яйцевыми мешками для *Calanipeda* остается очень высоким на протяжении семи месяцев, с апреля по ноябрь, поэтому нужно считать, что размножение *Calanipeda* в течение этого времени происходит весьма интенсивно, без заметных перерывов. Это обстоятельство вместе с приведенными выше сроками развития и другими полученными нами данными позволяет нарисовать следующую картину смены генераций у *Calanipeda* в районе Мангишлака.

Организмы, пережившие зиму, дают потомство в апреле месяце и затем, вероятно, к середине мая, отмирают. Особи первой, весенней, генерации развиваются в течение одного месяца, так что молодежь, появившаяся в апреле, созревает в середине мая. Далее, если предположить, что в течение всего остального времени (с 20 мая по октябрь) развитие от вылупления одного поколения до того, как оно созреет и даст свое первое потомство, продолжается 20 дней, то в течение года должно смениться еще до семи генераций. О судьбе октябрьской генерации пока судить невозможно, так как данных о зимнем периоде существования *Calanipeda* нет. Уловить границы между отдельными генерациями путем возрастного анализа популяции на основании даже очень частых сборов планктона невозможно, так как самка каждой генерации продолжает давать потомство еще долгое время после того, как особи, вылупившиеся из яиц первых пометов, достигнут зрелости.

Если принять максимальное из допустимых число потомства, даваемого одной самкой (300 особей), то общее число особей (дочерних, внучатых и т. д.), которое потенциально может быть получено к концу октября от одной самки первой, весенней, генерации, будет равно 3,5 триллионов особей.

Эта цифра дает представление о «потенциальном показателе плодовитости» [термин заимствован из книги А. Н. Формозова (1935)] *Calanipeda*, однако, чтобы точнее установить этот показатель, необходимо учесть возможные изменения в течение периода размножения (с апреля по ноябрь) сроков развития и величины пометов, а также наличие или отсутствие своевременного оплодотворения, то есть соответственно отсутствие или на-

личие (и процент) самок с резорбционными мешками. Отметим, что цифры того же порядка в свое время другими исследователями были получены для *Cyclops vernalis* (58 миллиардов за четыре генерации) и для *Cyclops quadricornis* (3 331 141 840 — за четыре генерации).

Получив общее представление об особенностях развития и размножения *Calanipeda*, мы сможем правильно установить направления, по которым идет влияние условий существования на численность этого вида и, следовательно, скорее изучить это влияние. Такими моментами в биологии развития и размножения *Calanipeda*, воздействуя на которые окружающая среда может влиять на численность этого вида, будут прежде всего следующие (не считая отмирания и поедания хищниками):

1) Продолжительность II науплиальной стадии развития. Увеличение срока развития *Calanipeda* при неблагоприятных условиях, которое происходит, главным образом, за счет II науплиальной стадии, уменьшает число генераций и тем самым понижает скорость размножения.

2) Частота оплодотворений. Так как самка *Calanipeda* после одного оплодотворения дает не более двух пометов (40 яиц), то понятно, что плодовитость каждой самки зависит прежде всего от того, будет ли оплодотворена каждая новая порция созревших яиц.

3) Величина каждого помета (число яиц в яйцевом мешке). Именно эти три особенности развития и размножения лимитируют величину потенциального показателя плодовитости *Calanipeda*. Эти же моменты биологии *Calanipeda aquae dulcis* могут дать признаки, которые можно использовать для прогнозов массового появления этого вида в планктоне. Так, большое преобладание числа особей II науплиальной стадии над числом особей других стадий может указывать на то, что развитие замедлено, а большое число самок с резорбционными яйцами является признаком отсутствия своевременного оплодотворения созревающих у самок яиц.

Если нам известен потенциальный показатель плодовитости вида и число потомков, которое этот вид может дать в определенное время при определенных условиях окружающей среды, и если мы проследим ход отмирания и поедания особей, то получим точное представление о причинах колебания численности и о динамике биомассы данного вида.

Такой путь изучения численности организмов планктона и ее колебаний, безусловно, сложен и потребует многих тщательных наблюдений; однако это наиболее биологически правильный путь. Пересмотрев «под углом зрения развития» уже накопленные планктонологией факты и строя дальнейшие свои наблюдения на «общей канве» особенностей развития и размножения планктонных организмов, мы сможем составить точное представление о динамике биомассы, процессе продуцирования планктона

и оценить продуктивность водоема, а также сможем правильное подойти к решению таких практических задач, как прогнозы массового развития кормовых (для рыб) видов планктонных организмов.

Выводы

1. Целью настоящего исследования являлось получение общего представления об особенностях (главным образом о скорости) развития и размножения планктонных копепод на примере *Calanipeda aquae dulcis*.

2. Основанием для настоящей работы послужили лабораторные и полевые наблюдения на Каспийском море, проведенные в апреле, мае и начале июня 1939 г. на Мангистауской рыбохозяйственной станции и в Тюб-Караганском заливе Каспийского моря и отчасти наблюдения над живыми организмами, проведенные в Москве.

3. Разработанная нами методика искусственного выращивания — содержание животных в высоких цилиндрических сосудах с крапом внизу, донные водоросли как источник пищи и аэрации, наблюдения за развитием по личным шкуркам и т. д. — оправдала себя. Получение устойчивой культуры лучше всего удавалось, когда особи были взяты из планктона на ранних копеподитных стадиях.

4. Самый факт жизни и размножения организмов в лаборатории в течение нескольких поколений указывает на наличие в экспериментах какого-то минимума условий, необходимых для нормального существования *Calanipeda*, и следовательно, наблюдавшиеся особенности развития и размножения действительно присущи данному виду.

5. Сборы планктона производились почти ежедневно в одном пункте Тюб-Караганского залива. Как показала обработка материала, такая частота сборов является целесообразной, однако вполне удовлетворительные результаты могут быть получены только в том случае, если сборы будут производиться на нескольких станциях, расположенных возможно дальше от берега.

6. Условия существования как в заливе, так и в экспериментах стали более благоприятными для развития и размножения *Calanipeda* после середины мая, чем были до этого (повысилась температура, увеличилось количество пищи и процент питающихся особей и т. д.).

7. *Calanipeda* (как и другие Calanoida) проходят в своем развитии шесть науплиальных и шесть копеподитных стадий (VI зрелая), I науплиальная стадия характеризуется эмбриональным отпечатком, лежащим на всем ее строении. Метанауплиальные ножки появляются впервые на III науплиальной стадии (зачаток максиллы I). Заметные половые признаки появ-

ляются с IV копепоидитной стадии. Все эти особенности морфологии развития различные авторы отмечают и для других видов *Calanoida*.

Полное число сегментов abdomen у самок и самцов *Calanipeda* получает только на VI копепоидитной стадии (зрелой), на этой же стадии появляется крючковидный вырост на генитальном сегменте самки.

8. Общая продолжительность развития *Calanipeda* колеблется от 26 дней в апреле и начале мая до 14—17 дней после середины мая. Сравнение этих цифр с литературными данными показывает, что *Calanipeda* является одним из наиболее быстро развивающихся видов морских планктонных копепод и приближается, в этом отношении, к пресноводным *Cyclopoida*.

9. Замедление в развитии *Calanipeda* происходит, главным образом, благодаря удлинению сроков существования II науплиальной стадии. Это объясняется, вероятно, тем, что переход к стадиям, несущим метанауплиальные ножки, является для *Calanipeda* критическим. Возможно также, что на II науплиальной стадии, когда организм впервые начинает зависеть от количества пищи в окружающей среде, значительное число особей погибает. I науплиальная стадия существует не более одних суток, что нужно объяснить отсутствием у животных на этой стадии органов активного питания и эмбриональным характером всего строения.

10. Соотношение полов в общем равно приблизительно единице; до середины мая немного преобладают самки, а после — заметно преобладают самцы.

11. У самок и самцов *Calanipeda* половые продукты созревают в течение суток после перехода в VI стадию. Затем у самок, приблизительно раз в три дня, созревает очередная порция яиц для одного яйцевого мешка.

12. При отсутствии спаривания (оплодотворения) очередная порция созревших яиц дает начало резорбционному яйцевому мешку, то есть яйцевому мешку, в котором яйца не развиваются, а резорбируются, превращаясь в темную аморфную массу.

13. Одного спаривания обычно достаточно для оплодотворения двух порций яиц, то есть после одного оплодотворения может образоваться два яйцевых мешка с развивающимися яйцами.

14. От оплодотворения до образования яйцевого мешка, а также от вылупления науплиев из первого мешка до образования второго проходит около суток; до образования резорбционного яйцевого мешка проходит иногда до 4—6 и более суток (в среднем 2,3 суток).

15. Инкубационный период, то есть период от образования яйцевого мешка до вылупления науплиев, длится в среднем двое суток; продолжительность вынашивания резорбционного яйцевого мешка немного больше (в среднем 2—3 суток).

16. Самка активно содействует удалению резорбционного мешка, отрывая (чаще разрывая) его пятой парой ног; удаление резорбционного мешка может произойти раньше, если самку потревожить.

17. Продолжительность половой активности самки нужно считать равной 1—1,5 месяца; при отсутствии задержек в оплодотворении, давая потомство каждые три дня, самка может дать за полтора месяца 14—15 пометов. Число яиц в яйцевом мешке колеблется от 5 до 42; средняя величина помета равна приблизительно 20 (19,5); число яиц в яйцевом мешке заметно ниже (в среднем 18) до 16.V, после чего резко возрастает (в среднем 21). Вероятно, это повышение объясняется изменением условий питания, но возможно также, что более многочисленные пометы дают самки новой генерации, созревшие в середине мая.

18. Самцы способны спариваться не менее одного раза в сутки; при одном спаривании самец прикрепляет самке один сперматофор; при отсутствии спариваний самец теряет сформировавшиеся сперматофоры.

19. Копуляция у *Calanipeda* протекает в общем так же, как она описана для *Diaptomus*. Для копуляции у *Calanipeda* характерны такие особенности: а) самец может копулировать исключительно только со зрелой самкой; б) самец, повидимому, активно отыскивает самку, а не спаривается только при случайном столкновении. Самец не способен прицеплять сперматофор самке, несущей яйцевой мешок (нормальный или резорбционный).

20. Характерной особенностью биологии размножения *Calanipeda* является наличие ряда приспособлений (см. выше), обеспечивающих частые спаривания (оплодотворение яиц), что делает плодовитость самки высокой, несмотря на малое число пометов, даваемых после одного оплодотворения.

21. Судя по скорости развития, число генераций *Calanipeda* в году должно доходить до 7—8. В таком случае от одной самки первой, весенней, генерации может быть получено к концу года 3,5 триллиона особей потомства.

22. Из особенностей развития и размножения *Calanipeda*, лимитирующих потенциальный показатель плодовитости, должны быть отмечены следующие: а) продолжительность II науплиальной стадии развития; б) частота оплодотворений; в) величина помета.

Эти же моменты биологии *Calanipeda* могут дать нам признаки, которые можно использовать как показатели для прогнозов массового появления этого вида в планктоне.

ЛИТЕРАТУРА

Амелина Л. Г., Личинки пресноводных *Cyclopidae* (*Copepoda*), Труды Косинской биологической станции, 5, 1927.

Богоров В. Г., К методике исследования планктона в море, Зоологический журнал, XIX, 1940.

Богоров В. Г., Соотношение полов у морских *Copepoda*, Доклады Академии наук СССР, XXIII, 7, 1939.

Богоров В. Г., Биологические сезоны полярного моря, Доклады Академии наук СССР, XIX, 7, 1938.

Боруцкий Е. В., Личинки пресноводных *Harpacticoida* (*Copepoda*), Труды Косинской биологической станции, 3, 1925.

Зернов С. А., Общая гидробиология, 1934.

Иванов П. П., Общая и сравнительная эмбриология, 1937.

Кашкаров Д. Н., Основы экологии животных, 1938.

Лысенко Т. Д., Теоретические основы яровизации, 1936.

Лысенко Т. Д., На дарвиновском пути, газ. «Известия», 1938.

Формозов А. Н., Колебания численности промысловых животных, 1935.

Яшнов В. А., Смена поколений и сезонные изменения в распределении возрастных стадий *Calanus finmarchicus* Баренцова моря, Труды ВНИРО, IV, 1939.

Grawshay L., Notes on experiments on the keeping of plankton animals under artificial conditions, Journ. Mar. Biolog. Ass., F. S., 1915.

Murphy H., The life cycle *Oithona nana* reared experimentally, Publ. Zool. Un-ty of California, XXII 13, 1923.