Доклады Академии Наук СССР
1948. Том LIX, № 2

ЗООЛОГИЯ

В. Л. ВАГИН

О ТИПАХ ЛИЧИНОЧНОГО РАЗВИТИЯ У *DENDROGASTERIDAE* (*ASCOTHORACIDA*, *ENTOMOSTRACA*)

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном 3 XI 1947)

Материалом для настоящего сообщения послужили личинки и эмбрионы разных видов *Dendrogaster*, добытые из выводковых полостей самок этих интересных ракообразных. О личиночных стадиях в литературе имеются только отдельные указания ([6–8]).

По современным литературным данным, у *Dendrogasteridae* известно два типа личинок. Чаще всего встречается только одна, аскоторацидная стадия (субимагинальная) ([10]). Однако известен ряд случаев, когда из яйца выходят более ранние стадии — науплиальные и мета-

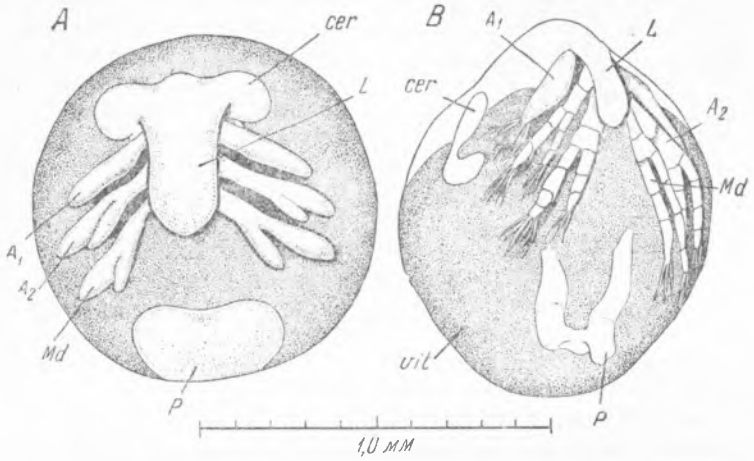

Рис. 1. *A* и *B*. Личинки и науплиус-эмбрион *Dendrogaster astropectinis* Josii. Буквенные обозначения в тексте

науплиальные ([8,11]). Последнее, судя по нашим наблюдениям, встречается значительно реже, чем характерный тип развития. В этих случаях первой свободной личинкой, хотя и очень обремененной желтком, оказывается ортонауплиус второй, с хорошо развитыми тремя парами придатков, расчлененных и богато вооруженных щетинками (рис. 1, *B*). Более ранняя стадия ортонауплиуса первого, очень хорошо выраженного, проходит под яйцевой оболочкой (рис. 1, *A*). Следующая стадия, которую я наблюдал у *Dendrogaster astropectinis* Josii ([11]), был метанауплиус III (рис. 1, *C*). Эти личинки, очень крупные (до 3,0 мм длины), представляют некоторый сравнительный морфологический интерес, будучи, повидимому, наиболее примитивными личинками среди рода *Dendrogaster*. В своей организации они сохраняют много таких анцестральных черт, как хорошее расчленение и оперение конечностей, ясно очерченный зачаток фурки и типичное для науплиусов свободноживущих форм строение метанауплиальной полоски. Одновременно с этим мы видим очень сильно развитый науплиальный щит и редукцию

непарного глаза, на месте которого имеется прозрачное хитиновое окошечко. Из внутренней организации надо отметить незначительное сравнительно с предыдущими стадиями количество желтка, лежащего в области средней кишки. Паренхиматозная соединительная ткань очень рыхлая и имеет большое количество пустот, отчетливо просвечивающих через покровы на вентральной стороне. Края науплиального щита значительно плотнее — это будущая краевая зона двустворчатой раковинки аскоторацидной стадии. Это наиболее полный тип развития.

У *Dendrogaster rimsky-korsakowi* n. sp. мы тоже имеем почти полное развитие, претерпевшее, однако, довольно сильные изменения, сказавшиеся прежде всего на рудиментации конечностей и их гетерохронном развитии. В моем распоряжении были только метанауплиусы первой и предпоследней стадии (рис. 2, *A*, *B*). Они почти в $2^1/_2$ раза меньше личинок предыдущего вида (метанауплиус I — 0,8 — 1,2 мм, а метанауплиус IV — около 1,8 мм). Желток у них компактный, плотно одет эктодермой, образующей на местах будущих вентральных краев створок некоторое сгущение. Метанауплиальная полоска довольно типична, но еще не сегментирована. Мощного развития достигают сильно выдающаяся верхняя губа и антеннулы (A_1), несущие на своих концах три коротких и толстых щетинки. Антенны (A_2) и мандибулы (*Md*) явно недоразвиты. Обе пары этих придатков одноветвисты и не расчленены, хотя на своих концах несут щетинки (антенны вторые одну, а мандибулы две). Повидимому, в этом случае произошло полное слияние экзо- и эндоподитов с протоподитом, тоже утратившим свою членистость

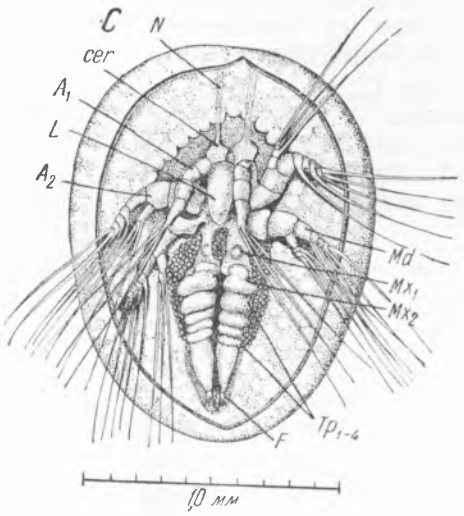

Рис. 1, C

На стадии IV метанауплиуса карапакс уже имеет двустворчатое строение. Расчленение тела произошло полностью, все конечности и их зачатки имеются налицо, но развиты они различно. Сильнее всего развиты антеннулы (A_1), максиллы вторые (Mx_2) и зачатки торакоподий (Tp_{2-6}) 2—6-й пары. Зачаток фурки, уже несущий щетинки, тоже хорошо развит. Антенны (A_2) и мандибулы задержались в развитии и по виду напоминают соответствующие придатки науплиальной стадии. Кроме того, антенны далеко отодвинуты в бока. Мандибулы же лежат ближе к середине, и под ними видно клеточное сгущение. Mx_1 лежат недалеко от мандибул и развиты несколько сильнее последних.

Очень интересно наличие первой пары торакоподий (Tp_1), имеющих вид нерасчлененного треугольного рудиментарного придатка. Судьба их интересна тем, что на аскоторацидной стадии и у хорошо расчлененных самцов первые торакоподии и первый торакомер отсутствуют. Поэтому для *Dendrogaster* прежде считали характерным пятисегментный торакальный отдел, на что указывают многие авторы ([1, 5, 6]).

Мои наблюдения показали ошибочность этого заключения. Первая пара торакоподий аскоторацидной личинки и самцов гомологична второй паре таковых у *Synagogidae* и *Lauridae*. Первый свободный торакомер самца и аскоторацидной личинки *Dendrogaster* гомологичен второму торакомеру примитивных форм, а первый грудной сегмент у

Dendrogasteridae утратил конечности и слился с головным отделом. Такой тип развития я назвал смешанным.

У *Dendrogaster murmanensis* Kluge n. nud., *D. dogieli* n. sp., *D. leptasteriae* n. sp., *D. arcticus* Korsh. (6) и других происходит ти-

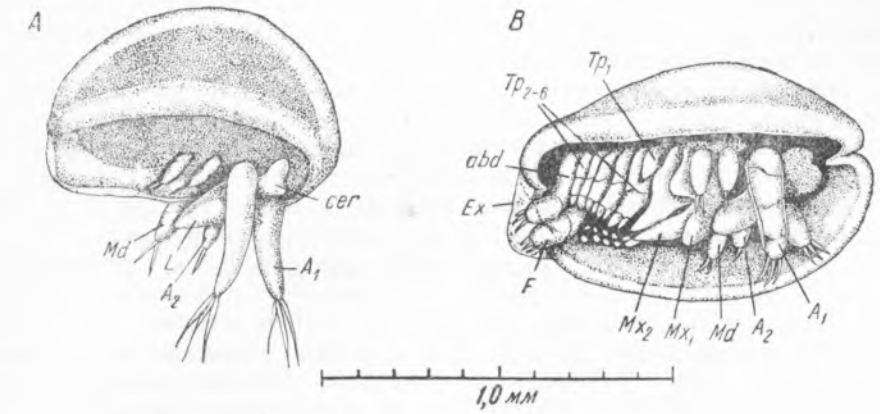

Рис. 2. Науплиус и метанауплиус *Dendrogaster rimsky-korsakowi* n. sp.

личное для этого рода развитие с эмбрионализацией ранних стадий. Наиболее полную серию по этому типу дали *D. murmanensis*, личинок которых я получил от проф. Г. А. Клюге, за что прошу его принять мою сердечную благодарность. Под яйцевыми оболочками проходят все

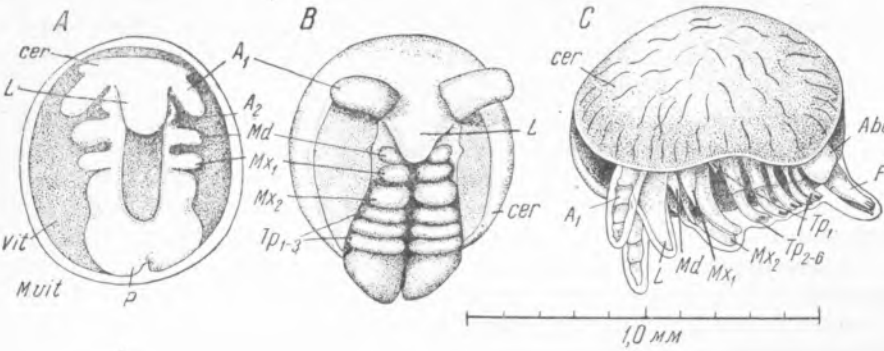

Рис. 3. Стадии развития *Dendrogaster murmanensis* Kluge, соответствующие I, II—IV и V метанауплиусам

науплиальные и метанауплиальные стадии, вплоть до метанауплиуса V (рис. 3, *A—C*). После этого происходит линька, и в выводковую камеры самки выходит активная аскоторацидная стадия. Самая ранняя из имевшихся в моем распоряжении стадий, повидимому, соответствует метанауплиусу первому или ортонауплиусу второму (рис. 3, *A*). На поверхности желтка видны зачатки антеннул (A_1), верхней губы (L), рудиментарный зачаток (?) антенн (A_2), мандибулы (Md) и максиллы первые (Mx_1). Хорошо выражены метанауплиальные полоски и пигидиальная лопасть (P). На этой стадии особенно развиты антеннулы и верхняя губа. Они хотя и прижаты к поверхности желтка, но все же значительно крупнее других зачатков. На следующей стадии по вентральной стороне зародыша проходит хорошо развитая зародышевая полоска. Это стадия, соответствующая метанауплису второму (рис. 3, *B*). У этих эмбрионов сильнее всего развиты зачатки антеннул (A_1) и верхней губы (L), торчащие над поверхностью желтка. Несколько слабее развиты

зачатки максилл вторых (Mx_2) и торакоподий 1—3-й пары. Мандибулы (Md) и максиллы первые (Mx_1) развиты значительно слабее, а зачатки антенн (A_2) совсем перестают быть видными. Четвертая метанауплиальная стадия характеризуется началом образования двухстворчатого карапакса и полным расчленением торакального отдела (6 сегментов). Однако конечности его еще зачаточны и слабо расчленены. Очень сильного развития на этой стадии достигают антеннулы, у которых под эмбриональным покровом уже видны зачатки пяти члеников и будущая клешневидная форма. Верхняя губа и максиллы вторые тоже очень сильно развиты. Первая пара торакоподий отстает в своем развитии от остальных пяти пар и имеет вид короткого треугольного листочка. Абдомен еще вытянутый. Фурка заметна хорошо. Последняя — пятая метанауплиальная стадия (рис. 3, *C*) имет вид почти совсем готовой аскоторацидной личинки. Прогрессивно развивающиеся, рудиментированные и редуцирующиеся конечности намечены отчетливо. К последним прежде всего относятся мандибулы (Md) и первые торакоподии (Tp_1). На торакоподиях 2—6-й пары и фурке развиваются щетинки. Членистость антеннул совершенно отчетлива. Створки карапакса окончательно раздваиваются. После линьки выходит вполне готовая аскоторацидная личинка ([10]), уже описанная в литературе ([5]).

Рассматривая морфологическое строение последних метанауплиальных стадий *Dendrogaster*, мы можем найти в них ряд черт, сближающих эти стадии с более примитивными представителями *Ascothoracida*, а именно, с семейством *Synagogidae*, у которых торакальный отдел состоит из шести сегментов. Торакоподии этих стадий и своим внешним видом и степенью редуцированности напоминают конечности самок *Ascothorax ophistenis* Djakonow ([2]) и его аскоторацидных личинок. Таким образом, здесь мы имеем пример несомненной рекапитуляции и развития по типу отрицательной анаболии ([9]).

Другой очень важный вопрос связан с эмбриональными редукциями, в результате которых совершенно изменяется установка развития. В онтогенезе рода *Dendrogaster* мы можем наметить две различные установки развития. Это установка на науплиуса (*Dendrogaster astropectinis*), которая в процессе эволюции постепенно сглаживается. Таким переходным моментом в эволюции онтогенеза *Dendrogaster* является «смешанный тип», встреченный нами у *D. rimsky-korsakowi*, у которого, одновременно с явной установкой на науплиуса, благодаря гетерохронням и акцеллерациям ([9]) намечается переход установки развития ([4]) к наиболее распространенной и, вероятно, типичной (*D. murmanensis, D. arcticus* и др.). В этом случае установка развития ориентирована не на науплиуса, а на более позднюю аскоторацидную стадию, так называемый «укороченный» тип. Закладываются и развиваются полностью только те зачатки, которые должны функционировать у аскоторацидной личинки. Прочие же подвергаются либо ранней эмбриональной редукции, либо афанизии ([9]). Последняя, вероятно, связана с организующей ролью этих зачатков на ранних стадиях.

Ленинградский государственный
университет

Поступило
3 XI 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] H. Brattström, Arkiv for Zoologi, 28a, No. 23 (1936). [2] А. М. Дьяконов, Тр. СПБ. об-ва естествоиспыт., 45, в. 1, № 4 (1914). [3] W. Fischer, Smits. Inst. USA, Mus. Bull., Asteroidea III (1930). [4] П. П. Иванов, Общая и сравнительная эмбриология, 1937. [5] Н. М. Книпович, Тр. СПБ. об-ва естествоиспыт., отд. зоол., 26, в. 2 (1892). [6] E. Korschelt, Zoolog. Jahrb., Abt. Systematic, 64, H. 1 (1933). [7] O. Le Roi, Z. wissensch. Zool., 86 (1907). [8] J. K. Okada, Bull. Mus. Nation. Hist. Natur., Paris, No. 5 (1925). [9] А. Н. Северцов, Морфологич. закономерности. эволюции 1931. [10] В. Л. Вагин, ДАН, 15, № 5 (1937). [11] Narao Josii, J. Fac Sci. Univ. Tokyo, Zool., (1931).