

А. Л. Коваленко

## О ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ *CYPRIS PUBERA* (CRUSTACEA, OSTRACODA)

*Cypris pubera* (O. F. Müller) — один из наиболее крупных представителей пресноводных остракод, населяющих временные водоемы или мелководные участки крупных. Створки этого вида часто встречаются в четвертичных отложениях Голарктики (Absolon, 1973; Казьмина, 1975; Diebel, 1975), изучение его постэмбрионального развития дает практическую возможность определения видовой принадлежности створок ювенильных особей, обнаруженных в ископаемом состоянии, что имеет большое значение при палеонтолого-стратиграфических работах.

Материал для лабораторных исследований был собран в пойме Ульменского водохранилища (Котовский р-н, Молдавской ССР) в начале марта 1981 г.; методика проведения опыта описана ранее (Коваленко, 1978); зарисовки сделаны в основном по экзувиям.

Размножение у вида партеногенетическое. Самка делает несколько кладок на водоросли или кусочки детрита, а при их отсутствии приклеивает яйца ко дну или стенкам сосуда. За репродуктивный период одна особь откладывает до 190 ярко-оранжевых яиц округлой формы, диаметром 0,16—0,18 мм. Молодь в лабораторных условиях при температуре воды 18—22 °С появляется спустя 3—6 суток. К моменту выхода личинок яйца разбухают до 0,18—0,20 мм и приобретают слегка удлиненную форму. Выклюнувшаяся личинка покрыта тонкой, слабо кальцинированной раковиной почти округлой формы, окрашена в оранжевый цвет из-за остатка зародышевого вещества, который полностью исчезает после третьей линьки. Постэмбриональное развитие продолжается 60 суток, из них 36—38 суток приходится на взрослую стадию. Предрепродуктивный период занимает 7—9 суток, репродуктивный — 26—28. В начале репродуктивного периода самка откладывает по 6—8, затем по 14—16, а к концу не более 6—4 яиц в сутки. Пострепродуктивный период обычно короткий — 1—2 суток, после чего особь гибнет.

### Морфологические особенности развития раковины

**I стадия.** Створки тонкие, слегка удлиненные. Передний и задний края примерно одинаковой высоты. Аддуктор расположен в задней половине раковины и состоит из трех крупноточечных отпечатков — два впереди и один позади, что сохраняется и на II стадии. На поверхности створок легкая, полигональная скульптура (рис. 1).

**II стадия.** Створки несколько уплотняются и приобретают слегка удлиненную, неправильно-треугольную форму, с максимальной высотой в передней трети. Полигональные углубления, сходные по рисунку с I стадией, концентрически опоясывают створку, создавая вблизи переднего и заднего краев 3—4 ряда, равномерно удаленных друг от друга; в центральном поле их расположение не упорядочено. Створки особей первых двух стадий обычно имеют одинаковые размеры и очертания (рис. 2). Зона сращения очень узкая, поровые краевые каналы короткие, единичные.

**III стадия.** Намечается различие в размерах створок: левая длиннее и выше правой на 0,01—0,02 мм; появляется мелкая зазубренность на переднем и заднем краях. Полигональные углубления на поверхности створок у переднего и заднего краев слегка округляются, а к вентральному — приобретают продольно-удлиненную форму.

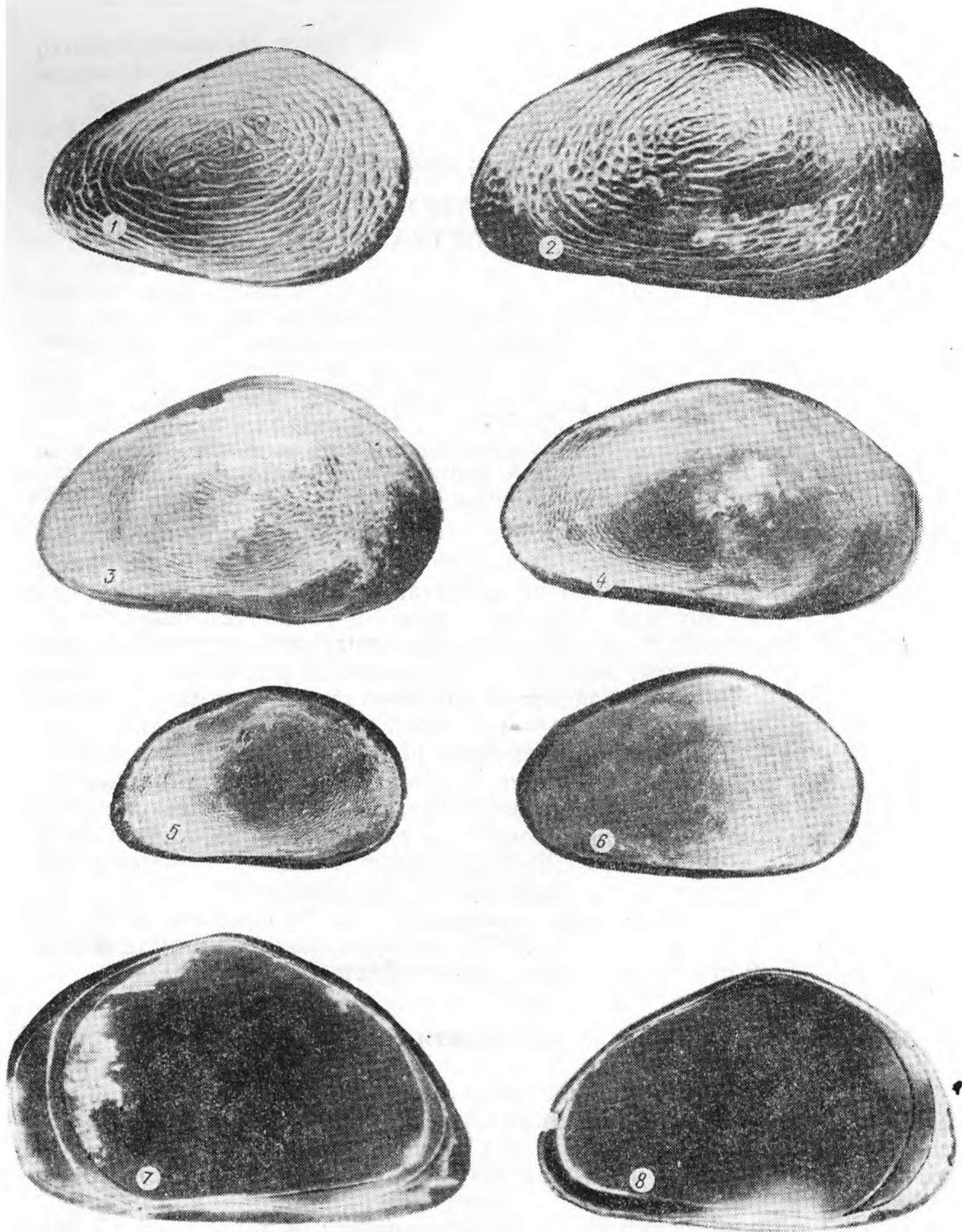


Рис. 1. Створки остракод II—IX стадий:

1 — II стадия,  $\times 170$ ; 2 — III,  $\times 137$ ; 3 — IV,  $\times 80$ ; 4 — V,  $\times 80$ ; 5 — VII,  $\times 40$ ; 6 — VIII,  $\times 40$ ; 7, 8 — IX,  $\times 38$ .

IV стадия. На заднем крае обеих створок заметны 2—3 мелких, остро заостренных зубчика, на вентральном — небольшая выпуклость у рта.

V стадия. От центра створок к переднему и заднему краям начинаются последовательные изменения морфологии поверхности: появившаяся в центре створок зона крупноточечной скульптуры сменяется на мелкоточечную и расширяется у особей последующих стадий; полоса продольно-удлиненных углублений у вентрального края сужается. На переднем крае обеих створок насчитывается по 7—8 мелких, вниз заостренных зубчиков, которые на правой чуть сдвинуты дистально от

кромки; на заднем крае 4—5 более крупных зубцов, вершинки которых направлены слегка назад.

VI стадия. Очертания створок близки к таковым предыдущей, только спинной край на правой створке переходит в задний под слабо заметным широко закругленным тупым углом. Аддуктор находится в центре створок и представлен 5—6 отпечатками удлиненноовальной

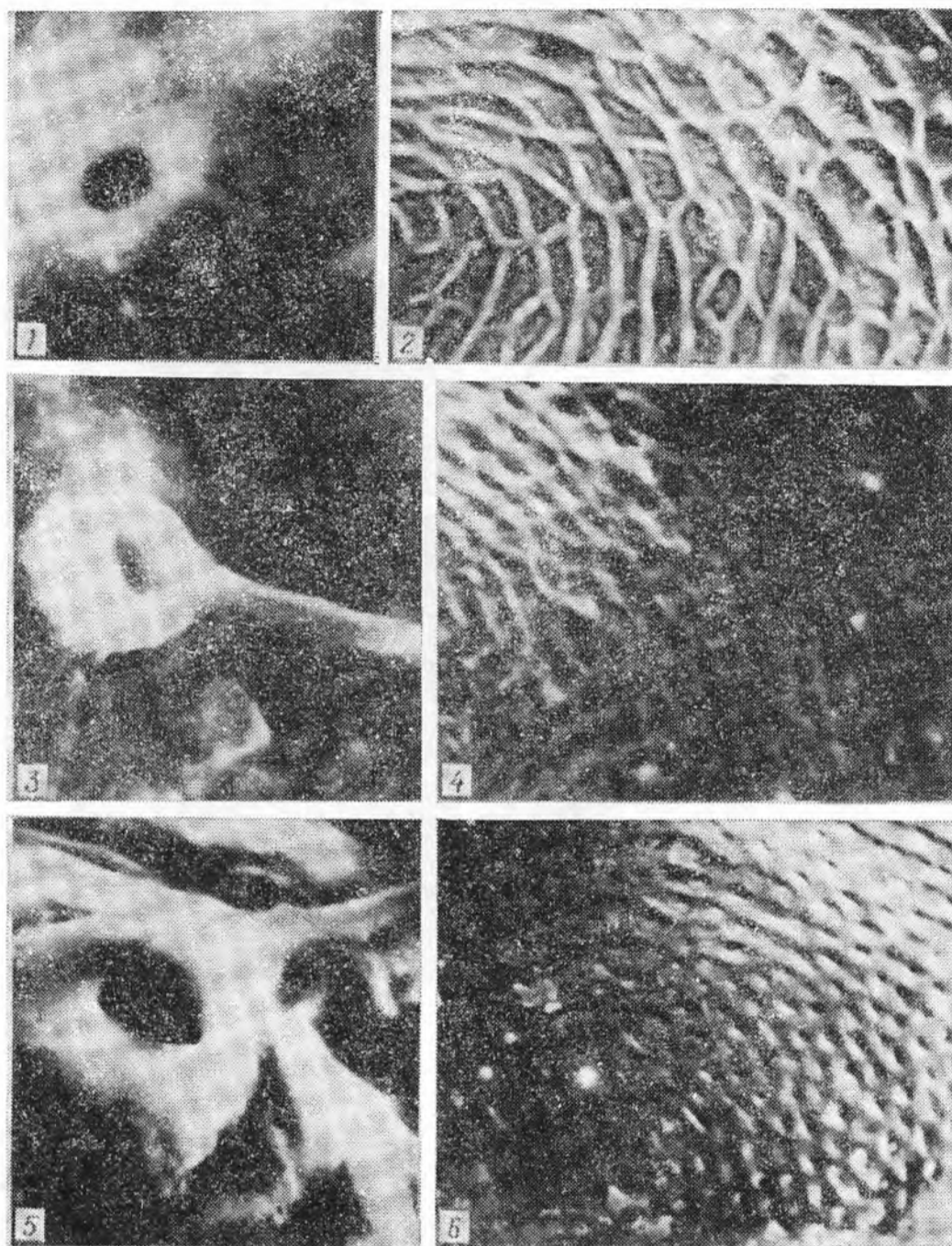


Рис. 2. Поры и поверхность створок:

1, 3 — пора у переднего края, II и V стадии,  $\times 5000$ ; 5 — пора у заднего края, VIII стадия,  $\times 5000$ ; 2, 4, 6 — поверхность створок вблизи переднего края, II стадия,  $\times 1250$ ; V стадия,  $\times 310$ ; IX стадия,  $\times 200$ .

формы. Начиная с этой стадии, зубцы на заднем крае правой створки оказываются более развитыми, чем на левой, хотя их число (6—7) одинаково, что сохраняется вплоть до VIII стадии.

VII стадия. Усиливается асимметрия в очертаниях створок — максимальная высота на правой створке оказывается чуть ближе к середине, чем на левой, а переход спинного края в задний под слабо выраженным широко развернутым тупым углом; выпуклость вентрального края также более четко выражена. На переднем крае обеих створок узкой полоской просматривается вторичная зона сращения.

VIII стадия. Створки практически гладкие, в центре с редкими точечными углублениями, крупноточечная скульптура сохраняется лишь у переднего и заднего краев (рис. 3).

Взрослая особь. Створки плотные, массивные. Поверхность вблизи переднего и заднего краев с крупноточечными углублениями,



а в центре гладкая, с редкими выходами поверхностных поровых каналов. Максимальная высота правой створки посередине, на левой — слегка сдвинута ближе к переднему краю. В нижней части заднецентрального края правой створки 3—4 зубца, вершина наиболее крупного из них загнута вверх; на левой зубцов столько же, но они слабо развиты. Вблизи переднего края правой створки находятся 11 полых конусовидных бугорков, вершинки которых сверху косо срезаны, так что верхний край

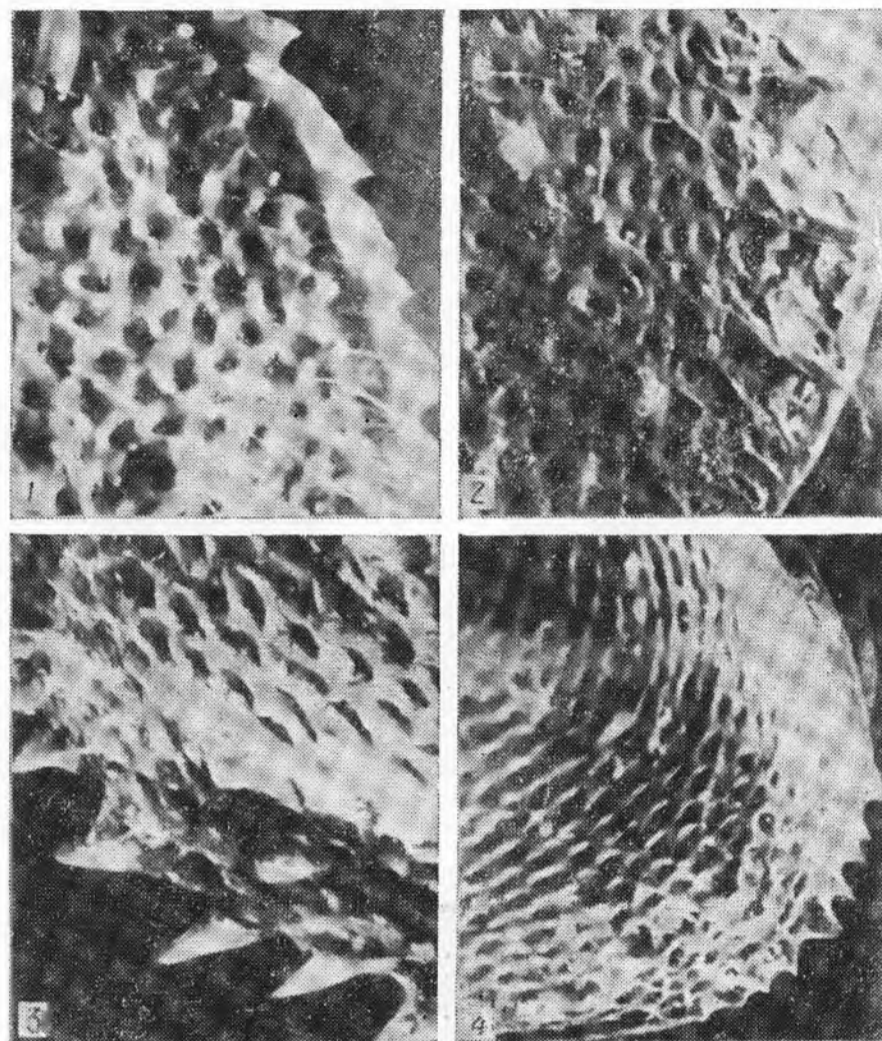


Рис. 3. Правые створки (1—4) и отпечатки аддуктора (5—8):  
1 — передний край, VIII стадия,  $\times 202$ ; 2 — то же, IX стадия,  $\times 140$ ; 3 — задний край, VIII стадия,  $\times 202$ ; 4 — то же, IV стадия,  $\times 124$ ; 5, 6, 7, 8 — I, II и IX стадии соответственно.

как бы прикрывает щетинку сверху; на левой — таких бугорков 10 и расположены они по переднему краю. Вторичная зона сращения на левой створке меньше первичной в 2,5 раза, а на правой — вторичная почти до столько же раз шире первичной. Краевые поровые каналы первичной зоны длиннее, чем вторичной и более многочисленные.

Обызвествленная часть внутренней пластинки увеличивается постепенно: на переднем и заднем краях до IV стадии 2,5—4,5 % длины створки, с IV по VI 5—6 %; с VII по VIII 6—8 %; у взрослой особи эта зона на переднем крае составляет 12—16 %, на заднем 8—12 %.

Исследования поверхности раковины с помощью электронно-сканирующего микроскопа «Тесла» позволили выявить развитие некоторых тонких морфологических структур и прежде всего поверхностных поровых каналов. Оказалось, что уже на II стадии они имеют хорошо очерченные устья, расположенные на выпуклостях срединного слоя наружной пластинки. На последующих стадиях их число увеличивается, и разбросаны они сравнительно равномерно по всей поверхности.

### Морфологические особенности конечностей и фурки

Антеннулы у вылупившейся личинки 5-члениковые со сравнительно хорошо развитыми плавательными щетинками: 3 на апикальном и 2 на преапикальном члениках. С III стадии на апикальном членике появляется чувствительная щетинка, а на базальном — 2 короткие вентральные щетинки. На V—VI стадиях второй членик делится 2 раза подряд, и антеннулы становятся 7-члениковыми; на последующих стадиях увеличивается лишь объем члеников и оснащённость их щетинками (рис. 4).

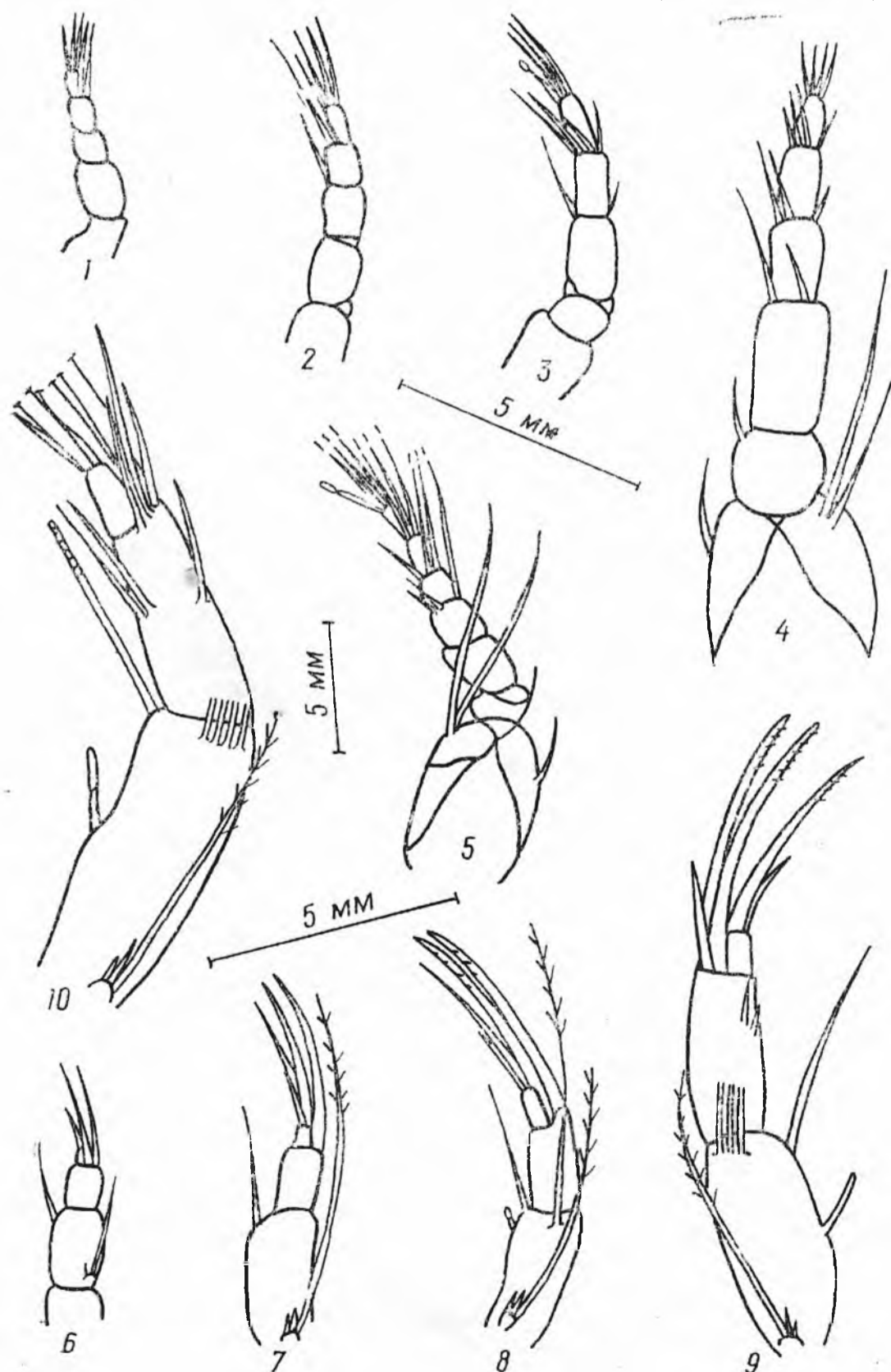


Рис. 4. Антеннулы (1—5) и антенны (6—10):  
1, 6 — I стадия; 2, 7 — II стадия; 3, 8 — III стадия; 4, 10 — VI стадия; 5 — IX стадия; 9 — V стадия.

Антенны у особей I стадии 4-члениковые, с 1 дистально-вентральной щетинкой на первом членике эндоподита, которая в постэмбриональном развитии не меняет своего положения. Второй и третий членики эндоподита короткие, их общая длина меньше первого членика. Они несут 3 удлинённых тонких коготка: 2 на преапикальном и 1 на апикальном; на II стадии на апикальном членике появляется тонкий слабый второй коготок. На первых трех стадиях коготки гладкие — только с IV намечается их зазубренность в верхней половине. С V стадии на преапикальном членике прибавляется третий коготок.

После второй линьки под дистально-вентральной щетинкой слабо заметна чувствительная, которая на III стадии уже хорошо развита. Первая плавательная щетинка характерна для III стадии, расположена она почти посередине первого членика, чуть ниже его дистального края и достигает конца коготков. В дальнейшем вплоть до VII стадии на эндоподите прибавляется по 1 щетинке, шестая — укороченная свойственна взрослой особи (таблица). С V стадии на середине второго членика эндоподита с его внутренней стороны ближе к верхней трети, видны зачатки 2 щетинок, н с VI — такие же щетинки развиваются и на

Постэмбриональное развитие *Cypris pubera*

Стадия и ее продолжительность	Размер раковины длина высота	Вооруженность щетинками	
		антеннулы	эндоподит мандибулы
I (около суток)	$\frac{0,27-0,29}{0,21}$	1, 2, 3, 4 $\left(\frac{0}{2}\right)$ 5(3)	1, 2, 3 $\left(\frac{0}{1}\right)$ 4(3)
II (около суток)	$\frac{0,35-0,38}{0,26}$	1, 2, 3 $\frac{0}{1}$ 4 $\left(\frac{0}{2}\right)$ 5(3)	1 $\left(\frac{0}{2п?}\right)$ 2,3 $\left(\frac{1}{1}\right)$ 4(3)
III (около 2 суток)	$\frac{0,45-0,48}{0,29-0,30}$	1 $\left(\frac{0}{2}\right)$ 2,3 $\left(\frac{1}{1}\right)$ 4 $\left(\frac{2}{2}\right)$ 5(3,1с)	1 $\left(\frac{0}{2п1}\right)$ 2 $\left(\frac{1}{1п3}\right)$ 3 $\left(\frac{1л}{1} 1 м\right)$ 4(3)
IV (2 суток)	$\frac{0,55-0,65}{0,35-0,37}$	как в III стадии	1 $\left(\frac{0}{2п1}\right)$ 2 $\left(\frac{2}{1п3}\right)$ 3 $\left(\frac{2л}{1} 1пм\right)$ 4(3)
V (2 суток)	$\frac{0,75-0,84}{0,47-0,50}$	1 $\left(\frac{1}{2}\right)$ 2 $\left(\frac{1}{0}\right)$ 3 $\left(\frac{1}{1}\right)$ 4 $\left(\frac{1}{2}\right)$ 5 $\left(\frac{2}{2}\right)$ 6(3,1с)	1 $\left(\frac{0}{2п1}\right)$ 2 $\left(\frac{2}{1п4}\right)$ 3 $\left(\frac{3л}{2} 1пм 1м\right)$ 4(4)
VI (2 суток)	$\frac{1,02-1,14}{0,62-0,64}$	1 $\left(\frac{1}{2}\right)$ 2 $\left(\frac{1}{0}\right)$ 3,4 $\left(\frac{1}{1}\right)$ 5 $\left(\frac{1}{2}\right)$ 6 $\left(\frac{2}{2}\right)$ 7(31,с)	как в V стадии
VII (3 суток)	$\frac{1,23-1,40}{0,82-0,86}$	1 $\left(\frac{1}{2}\right)$ 2 $\left(\frac{1}{0}\right)$ 3 $\left(\frac{1}{1}\right)$ 4 $\left(\frac{2}{2}\right)$ 5 $\left(\frac{2}{2}\right)$ 6 $\left(\frac{2}{2}\right)$ 7(3,1с)	1 $\left(\frac{0}{2п1}\right)$ 2 $\left(\frac{3}{2п4}\right)$ 3 $\left(\frac{3л}{2} 1пм 2м\right)$ 4(4)
VIII (8—9 суток)	$\frac{1,52-1,72}{0,90-0,93}$	как в VII стадии	1 $\left(\frac{0}{2п1}\right)$ 2 $\left(\frac{3}{2п4}\right)$ 3 $\left(\frac{4л}{2} 1пм 2м\right)$ 4(4)
IX (36—38 суток)	$\frac{1,88-1,98}{1,23-1,27}$	как в VII стадии	как в VIII стадии

Примечание. Для описания вооруженности конечностей щетинками использован упрощенный вариант формулы, предложенный Е. И. Шорниковым (1980): в числителе — число щетинок с наружной стороны членика, а в знаменателе — с внутренней; с — чувствительная, п — оперенная, м — медиальная, л — латеральная; цифры, стоящие перед скобками — порядковые номера члеников и их гомологов, запятая — разделительный знак.

наружной стороне, так что у взрослой особи на этом месте имеется 6 щетинок.

Экзоподит несет 3 щетинки разной длины — наружная самая длинная из них, на II стадии достигает конца коготков, а на III — их основания. На последующих стадиях эта щетинка из-за увеличения размеров члеников эндоподита как бы укорачивается, заходя у взрослой особи за дистальный конец первого членика эндоподита на четверть.

Мандибулы у особей I стадии имеют хорошо развитый протоподит без четко выраженных зубцов. Их дифференцировка на 3 крупных зубца ближе к наружной стороне и 3 поменьше к внутренней хорошо заметна с III стадии. Хитинизация зубцов идет быстро, и на IV стадии они приобретают темно-коричневую окраску.

Эндоподит у особей I стадии тонкий, 4-члениковый, с 3 неодинаковой длины щетинками на апикальном членике и 1 дистально-вентральной на предапикальном. Со II стадии третий членик удлиняется, а на базальном членике появляются 3 щетинки, 2 из них оперены (таблица).

Эпиподит на II стадии представлен небольшой пластинкой, дистальная часть которой разделена на 2 удлинённых и мелкооперенных луча; на V — их 3, а на VII — 6, как и у взрослой особи.

Грابلевидный орган у остракод II стадии неправильно Т-образной формы, на удлинённом крыле которого слабо возвышаются 6 точечных бугорков; на III — 3 из них, расположенные ближе к внутренней стороне, крупнее, чем у наружной, как и у взрослой особи.

Максиллулы у личинок II стадии состоят из протоподита с 3 слабо выступающими эндитами, оснащенными короткими щетинками на конце. С III стадии эндиты глубоко разделены, а средний из них несет 2 шиповидные щетинки, зазубренность которых заметна уже с IV стадии.

Эпиподит у особей II стадии имеет 5—6 длинных оперенных лучей, на III их 9—12. В дальнейшем происходит увеличение как пластинки, так и количества лучей до 17—18 у взрослой особи.

Эндоподитный щупик у особей III стадии нечетко разделен, с 1 щетинкой у основания, на VII их 5; у взрослой особи — 6 (рис. 5).

Максилла у особей V стадии представлена удлинённым 3-члениковым экзоподитом, несущим 1 крупную и 2 маленьких щетинки на конце; эндоподит с 3—4 короткими щетинками; а эпиподит с 1—2 ? лучами. С VII стадии членистость экзоподита исчезает, а эпиподит несет 5 лучей.

Первый торакопод (ходильная ножка) появляется у особей III стадии в виде укороченного отростка, который на IV стадии становится 3-члениковой конечностью со слабо изогнутым коготком. После очередной линьки приобретает 4-члениковое строение, как у взрослой.

Второй торакопод (чистильная ножка) виден у личинок IV стадии тоже как 1-члениковый укороченный отросток, сходный с зачатком первого торакопода. После линьки он удлиняется, но только на VI стадии оказывается 3-члениковым с неоформившимся щипцевидным приспособлением. На VII стадии в верхней трети предапикального членика появляется 1 щетинка, а с VIII стадии эта конечность почти идентична таковой у взрослой особи.

Фурка заметна у особей II стадии в виде короткого цилиндрического выроста с тонким, изогнутым коготком на наружном крае дистального конца. На III стадии под коготком на нижнем крае дистального конца ствола фурки появляется зачаток задней щетинки. Передний коготок добавляется на IV стадии и вначале достигает не более половины длины заднего коготка, который смещается на нижнюю часть дистального конца ствола, а задняя щетинка на внутренний край ствола фурки и равна по длине заднему коготку. С VI стадии передний коготок удлиняется и становится равным или чуть длиннее заднего коготка; с этой же стадии видна и передняя щетинка.



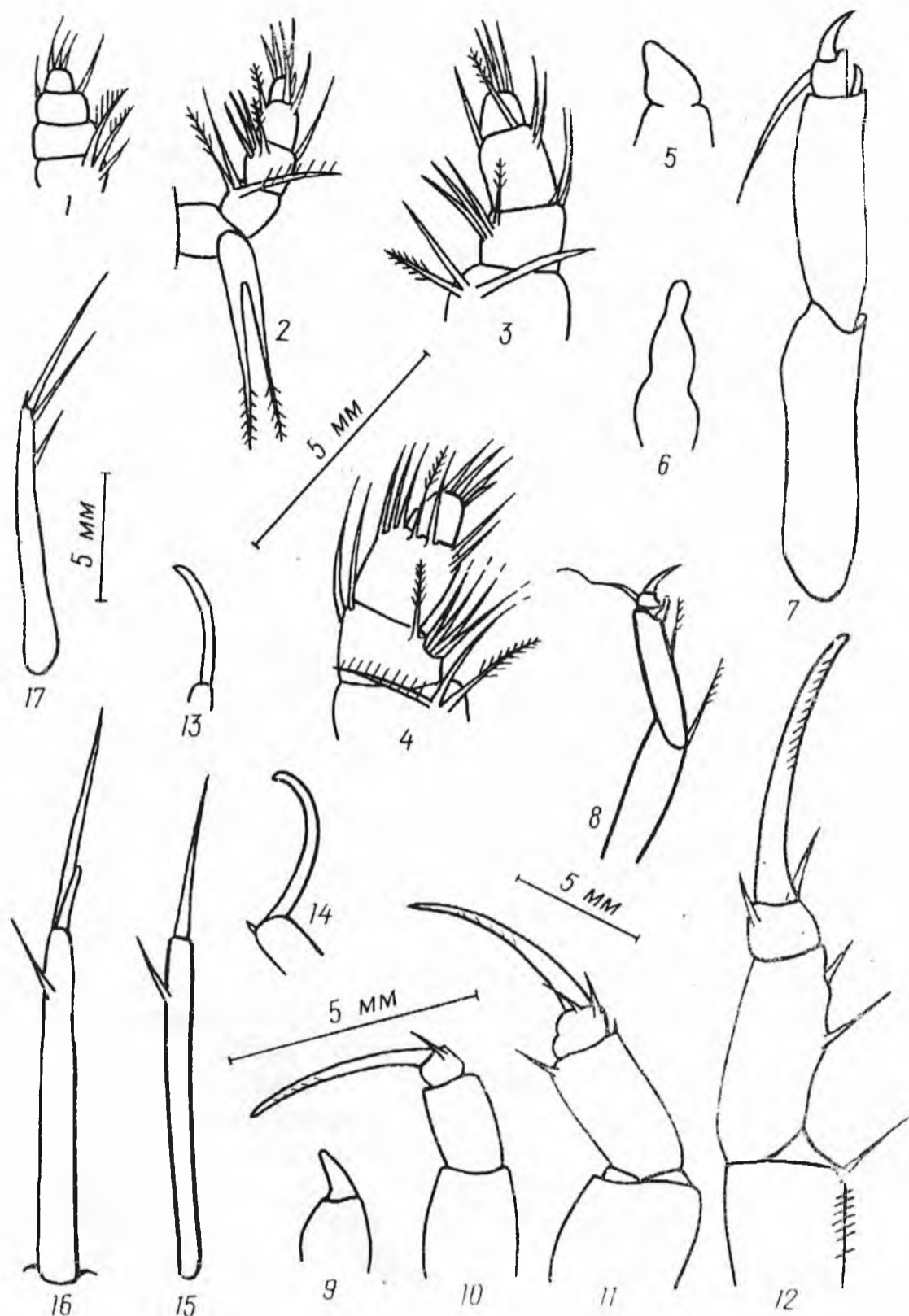


Рис. 5. Конечности (1—12) и фурка (13—17):

1—4 — эндоподит мандибулы, II, III, IV и V стадии соответственно; 5—8 — второй торакопод, IV, V, VI и IX стадии; 9—12 — первый торакопод, III, IV, V и VI стадии; 13—17 — II, III, IV, V и VI стадии.

Краткие сведения о постэмбриональном развитии *C. pubera*, впервые опубликованные Г. В. Мюллером (1894), в основном сходны с нашими данными.

### Выводы

1. В постэмбриональном развитии *C. pubera* можно выделить три этапа. Характерными особенностями личиночного этапа (I—IV стадии) являются наличие удлиненно-полигональных углублений на поверхности створок, расположение аддуктора ближе к заднему краю; мягкое тело к концу этапа имеет 7 пар конечностей и фурку. На ювенильном этапе (V—VIII стадии) удлиненно-полигональная скульптура в центральной области створки постепенно переходит в крупно-, а затем в мелкочаеистую; крупночаеистая скульптура сохраняется у вентрального края, отпечатки аддуктора находятся в центре створок,



увеличиваются размеры конечностей и фурки, число члеников в них и вооруженность щетинками; закладывается и развивается половая система. Взрослый (имагинальный) этап характеризуется гладкой поверхностью в центральной части створок, крупно- и мелко-ячеистой скульптурой вблизи свободного края, на переднем крае хорошо выражена вторичная зона сращения и полые конусовидные бугорки; на заднем крае правой створки имеется крупный шип; отпечатки аддуктора слегка смещены к переднему краю.

2. Размеры раковин зависят от условий обитания и варьируют у половозрелых особей от 1,8 мм в неблагоприятных до 2—2,14 мм в благоприятных условиях. Наиболее стабильны размеры раковин у особей первых двух-трех стадий, по мере роста животных изменчивость усиливается. В меньшей мере у особей данной стадии изменчивы очертания створок, величина обызвествленной части внутренней пластинки, скульптура поверхности и расположение мускульных отпечатков аддуктора. В то же время форма и число мускульных пятен аддуктора на обеих створках одной особи обычно незначительно варьируют, главным образом, у взрослых и предшествующих имагинальному этапу двух стадий (рис. 3, 7, 8).

- Казьмина Т. А. Стратиграфия и остракоды плиоцена и раннего плейстоцена юга Западно-Сибирской равнины.— Новосибирск: Наука, 1975.— 176 с.
- Коваленко А. Л. Морфологические изменения раковины *Cypris rubega* в онтогенезе (Crustacea, Ostracoda).— В кн.: Фауна позднего кайнозоя междуречья Днестр — Прут. Кишинев, 1978, с. 16—28.
- Шорников Е. И. Обзор рода *Zabythocypris* (Ostracoda, Bairdiacea).— Зоол. журн., 1980, 59, вып. 2, с. 186—198.
- Absolon A. Ostracoden aus einigen Profilen Spät- und postglazialer.— Karbonatablagerungen in Mitteleuropa, 1973, 13, S. 47—95.
- Diebel K., Wolfschlagel H. Ostracoden aus der Jungpleistocenen Travertin von Ehringdorf bei Weimar.— Abhandlungen, 1975, H. 23, S. 91—136.
- Müller G. W. Ostracoden.— In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Berlin, 1894, S. 1—450.

Институт геофизики и геологии АН МССР

Получено 25.05.83

УДК 595.422:591.463:638.154.6

И. А. Акимов, А. В. Ястребцов

## РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА КЛЕЩА *VARROA JACOBSONI*

### II. РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА САМЦА И СПЕРМАТОГЕНЕЗ

Самцы клеща *Varroa jacobsoni*, как и его самки, развиваются в запечатаном пчелином и трутневом расплоде и вскоре после оплодотворения самок погибают, не покидая ячеек (Гапонова, Гробов, 1978). Они резко отличаются от самок размерами и формой тела и не способны питаться во взрослом состоянии, так как их хелицеры превратились в часть копулятивного аппарата. Репродуктивная система этих эфемерных самцов до последнего времени никем не изучалась. У гамазовых клещей других видов, как правило, исследовали либо анатомию репродуктивной системы самцов (Winkler, 1886; Michael, 1892; Warren, 1940, 1941; Neuman, 1941; Белозеров, 1957; Young, 1968; Петрова, 1970; Mathews, Oliver, 1976 a, b) без подробного описания гистологии отдельных органов, либо только последние стадии сперматогенеза — спермиогенез (Sokolov, 1934; Witalinski, 1975; 1976, 1979; Alberti, 1980). Целью нашей работы было изучение анатомии, гистологии и развития репродуктивной системы самца *V. jacobsoni*, а также исследование процесса сперматогенеза.

**Материал и методика.** Самцов клеща *V. jacobsoni* брали из трутневого расплода. Методика тотальной окраски и гистологических исследований описана нами ранее (Акимов, Ястребцов, 1984).

**Результаты исследований.** Репродуктивная система самца состоит из семенника, пары семяпроводов, семяизвергательного канала, который открывается половым отверстием (воронкой) на стернальной части щита