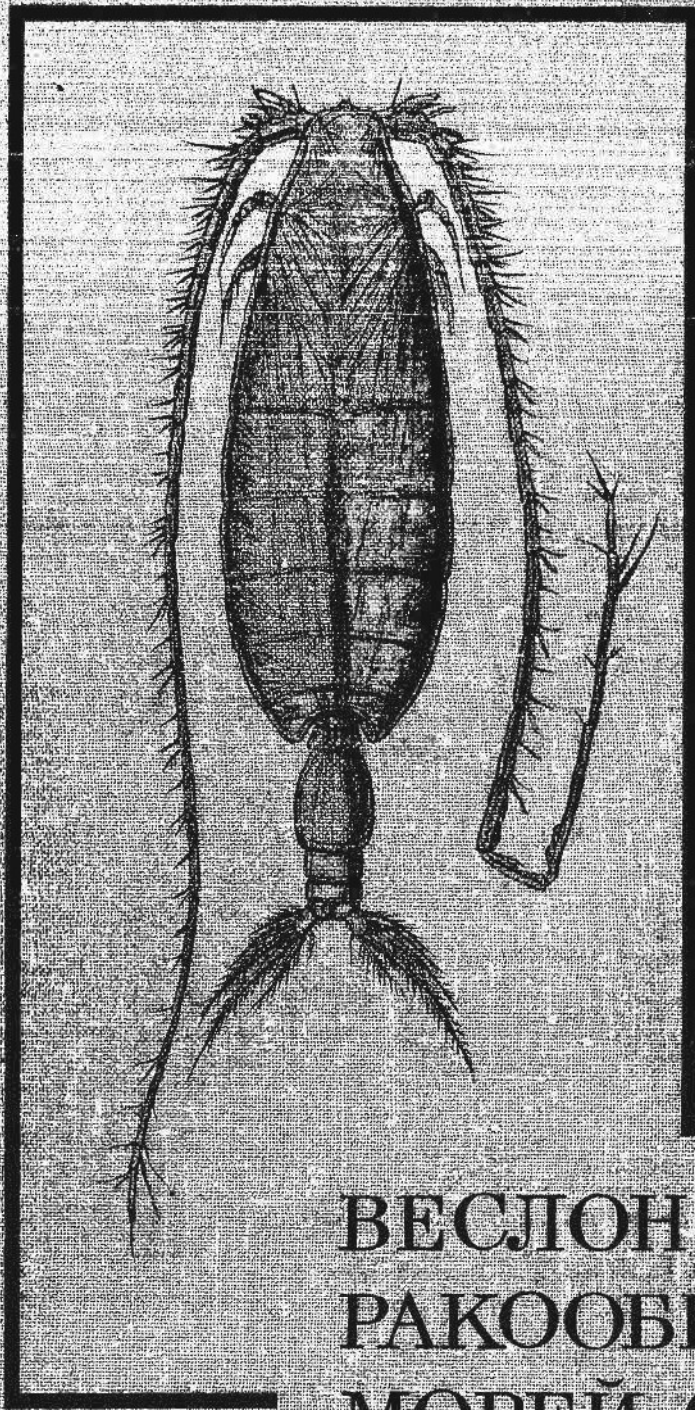


ВЕСЛОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ МОРЕЙ СССР И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОД



АКАДЕМИЯ
НАУК
СССР

ВЕСЛОНОГИЕ
РАКООБРАЗНЫЕ
МОРЕЙ СССР
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОД

1

1

ВЕСЛОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ
(СОРЕРОДА: SALANOIDA)
МОРЕЙ СССР
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОД

Том 1



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1983

Веслоногие ракообразные (Copepoda: Calanoida) морей СССР и сопредельных вод / *Бродский К. А., Вышкварцева Н. В., Кос М. С., Мархасева Е. Л.* — Л.: Наука, 1983, т. 1. — 358 с. — (Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР; вып. 136).

В первом томе трехтомного издания разбираются морфология, анатомия, классификация и некоторые вопросы биологии Calanoida, распределение видов по отдельным регионам (что позволит ориентироваться в особенностях вод и распределения кормовой базы рыб). В «Систематической части» представлены диагнозы 7 семейств, 19 родов и 69 видов. Дана таблица для определения всех семейств, которые описаны в последующих двух томах. Для видов приведены сведения по экологии, распространению и их значению. Лит. — 387 назв., ил. — 167, табл. — 22.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемая книга — первый том трехтомного издания, посвященного описанию всех видов планктонных и отчасти придонных Calanoida северных частей Атлантики, Тихого океана, Арктического бассейна и прилегающих к ним морей. Основные задачи издания: дать возможность определения материалов до семейства, рода и вида без специального анализа имеющейся по систематике этих рачков литературы и обеспечить основу дальнейшей разработки систематики всех групп каланоида, входящих в состав фауны перечисленных выше частей Мирового океана.

Книга построена по типу издания «Определители по фауне СССР». Первый том содержит две части: «Общую» и «Специальную», или «Систематическую». В последней и даны диагнозы родов и видов и таблицы для определения родов и видов.

В «Общей части», представляющей собой по существу введение в изучение Calanoida, собраны достаточно подробные данные об особенностях этой группы и сведения, без которых нельзя вести определение материала.

Последующие тома содержат только «Систематическую часть», т. е. диагнозы семейств, родов и видов и таблицы для их определения. К каждому тому приложены собственные алфавитные указатели латинских названий.

Веслоногие ракообразные — морские Calanoida — благодаря высокой численности и биомассе, достигающим 90—97% общей численности и биомассы зоопланктона, представляют его важнейшую группу. Они распространены в Мировом океане повсеместно — от Северного полюса до Антарктиды, от поверхности до больших глубин, как в океанической, так и в неарктической зонах. Многие виды каланоида встречаются в море в таких количествах, что их присутствие влияет на цвет, прозрачность, акустические свойства водной толщи. Наиболее массовые и практически важные виды группы, питаясь главным образом фитопланктоном, оказываются тем главным звеном трофической цепи, благодаря которому органическое вещество водорослей перерабатывается в белок и жиры, потребляемые далее многими группами хищных животных, в том числе и промысловыми, такими как сельдь, сардина, усагые киты. Совершая большие по размаху вертикальные миграции, каланоида переносят запасаемое ими органическое вещество в глубь водной толщи, делая его доступным многим глубоководным животным, питающимся большей частью, как хищники и эврифаги.

Опубликование определителя каланоида дальневосточных морей и Полярного бассейна (Бродский, 1950) сыграло заметную положительную роль, стимулировало и углубило исследования по систематике этой группы, и имело важные практические значение при исследованиях планктона, проводимых в различных аспектах, но главным образом при освоении промысловых богатств морей и океанов. Однако за 30 с лишним лет с момента опубликования этого определителя произошло большое количественное накопление материала. Широкое океанографическое исследование по программе Международного геофизического года осветили экзотическую фауну и значительно дополнили знания по фауне отечественных вод. Но, с другой стороны, изучение накопленного материала существенно изменило наши взгляды на систематику ряда групп Calanoida (Halsemann, 1966; Frost, Fleminger, 1968; Гелтнер, 1974; Frost, 1971, 1974; Бродский, 1972, и др.). В результате встала неотложная задача создания современной сводки по систематике каланоида, которая в ка-

АВТОРЫ:

**К. А. Бродский, Н. В. Вышкварцева, М. С. Кос,
Е. Л. Мархасева**

Главный редактор

директор Зоологического института АН СССР **О. А. СКАРЛАТО**

Редакционная коллегия:

И. М. Дикарев (отв. редактор серии), **О. Л. Кривжановский** (зам. отв. редактора),
**С. В. Василенко, И. М. Грозов, В. Ф. Зайцев, И. М. Кержнер,
Л. А. Кутикова, Г. С. Медведев, М. Е. Тер-Минасян, Н. А. Филиппова**

Редакторы тома:

Н. В. Вышкварцева, М. В. Гелтнер

Рецензенты:

М. Е. Виноградов, Л. Л. Численко

кой-то мере может быть решена для морей СССР и прилегающих вод по ходу в свет всех трех томов настоящего издания.

«Общая часть» книги по сравнению с определителем «Веслоногие рачки...» (Бродский, 1950) значительно расширена и построена по шпому принципу. Так, по возможности собраны все имеющиеся в литературе данные по анатомии каланоида, так как в последние годы систематика их уже не удовлетворяется анализом только внешнеморфологических признаков, анатомические признаки также привлекаются теперь для нужд таксономии. Очевидно, и в дальнейшем диагностика видов все большее значение будет приобретать строение внутренних органов, на что следует обращать внимание уже и сейчас при обработке материала по каланоиду. Весьма поучителен в этом отношении пример детального анализа строения генитального поля (Гейтнер, 1968; Бродский, 1972), когда исследователи переходят к использованию этого строения для систематики видов.

Следовательно, серьезное отличие издания, предлагаемого читателю, от определителя 1950 г. это — присутствие в «Общей части» первого большого объема сведений по анатомическому строению органов каланоида и детальный разбор гомологии придатков и конечностей этих ракообразных. Представлена также основанная на новых материалах глава о географическом распространении каланоида северных частей Атлантического и Тихого океанов и Арктического бассейна с прилегающими морями, где основное внимание уделено не ареалам отдельных видов, а характеристике фауны названных районов. Такого рода сведения значительно облегчают обработку материала, так как позволяют (в общих чертах, конечно, но достаточно точно) предсказывать видовой состав в том или ином море или части океана и дают представление о специфических особенностях фауны этих акваторий.

В «Общей части» приведена краткая история взглядов на классификацию Calanoidea. К сожалению, единого мнения о таксономическом ранге Soropoda и Calanoidea до сих пор нет, и нами принята система, где Soropoda — оград, а Calanoidea — подотряд.

Наряду с этим некоторые вопросы в книге намеренно не затрагиваются. В частности, по сравнению с определителем 1950 г. изъят раздел по экологии Calanoidea, так как обобщение громадного количества данных, разбросанных в отдельных статьях и монографиях, задача большая и специальная. Достаточно сказать, что только одному вопросу о вертикальных миграциях зоопланктона, и в том числе Calanoidea, посвящена целая монография (Виноградов, 1968). Ограничиться же фрагментарными данными из обширных сведений по экологии Calanoidea, очевидно, нецелесообразно. Также не включены главы о методике сбора и обработки каланоида. Во-первых, эти данные изложены в определителе 1950 г., а, во-вторых, обширные материалы по технике сбора и обработки зоопланктона опубликованы в 4-м томе книги «Планктон морей и континентальных водоемов» (Ниселев, 1969). Принципиальный же подход к лову каланоида остается прежним.

«Систематическая часть» настоящего издания составлена так, чтобы охватить фауну не только морей СССР, но и прилегающих частей океанов, т. е. всю северную часть северного полушария, включая субтропическую зону и до границы тропической зоны.

По сравнению с определителем 1950 г. в новом 3-томном издании значительно увеличено количество рассмотренных видов (около 600 против 276) и родов, включены 3 новых семейства (Sperthidae, Diaixidae, Mesunoceridae). В основу диагнозов таксономических групп зачастую положены оригинальные данные, полученные при анализе видов так называемой систематической коллекции и выборки особей, хранящихся в Зоологическом институте Академии наук СССР. Эти коллекции образовались при обработке планктонных проб, собранных во время многочисленных отечественных экспедиций.

С точки зрения вертикального распределения в книге учтены виды как приповерхностных слоев воды, так и батипелагические, и абиссальные. Изученность различных батиметрических групп видов, а следовательно, и полнота представленных данных неодинаковы. Наиболее полно освещена изученная лучше других фауна приповерхностных слоев и верхнебатипелагическая. Не-

сколько хуже представлена фауна средне- и нижне-батипелагическая и, конечно, наименее всего известна фауна каланоида абиссали (или хадаальной области).

Общее руководство исследованиями по систематике Calanoidea в Зоологическом институте АН СССР осуществлялось К. А. Бродским, и предлагаемое издание по существу представляет собой итог этих исследований, в которых принимали участие К. А. Бродский, Н. В. Вышкарцева, М. В. Гейтнер (Институт океанологии АН СССР), М. С. Кос и Е. Л. Мархасева.

Авторы глубоко признательны И. М. Лихареву, сделавшему ряд ценных замечаний по структуре книги и постоянно помогавшему в работе советами.

Авторы надеются, что предпринятый ими коллективный труд будет несомненно полезен не только гидробиологам и ихтиологам практикам, но и исследователям, занимающимся систематикой Calanoidea.

ПРИНЯТЫЕ В ТЕКСТЕ И НА РИСУНКАХ СОКРАЩЕНИЯ

Abd 1	— абдомен, первый сегмент	Mx1	— максиллула
A1	— антеннула	Mx2	— максилла
A2	— антенна	Mxp	— максиллипеда
b	— базиподит	P, pod	— щупик мандибулы
c	— коклоподит	P4—P5	— 4—5-я пары торакальных (плавательных) ног
Ce	— головной отдел (синцефалон)	R	— роstrum
Cth	— цефалоторакс	Tm1—Tm5	— торакс, 1—5-й сегменты
en	— энлоподит	вн.	— внутренняя
F	— эклоподит	нар.	— наружная
Gn	— каудальные ветви	лв.	— левый
Gnb	— генитальный сегмент	пр.	— правый
	— гнагобаза (жевательная лопасть) максиллулы	вар.	— вариант
mb	— соленовая перепонка	дет.	— деталь
Md	— мандибула	об.	— обочка

	Стр.
2. Род <i>Eucalanus</i> Dana, 1852	
1. <i>E. elongatus</i> (Dana, 1849)	204
2. <i>E. hyalinus</i> (Claus, 1866)	205
3. <i>E. bungei</i> Giesbrecht, 1892	207
4. <i>E. californicus</i> Johnson, 1938	208
5. <i>E. attenuatus</i> (Dana, 1849)	208
6. <i>E. sewelli</i> Fleminger, 1973	210
7. <i>E. parki</i> Fleminger, 1973	212
IV. Сем. PARACALANIDAE	
1. Род <i>Paracalanus</i> Boeck, 1864	
1. <i>P. parvus</i> (Claus, 1863)	214
V. Сем. МЕСУНОСЕРИДАЕ	
4. Род <i>Месуносера</i> Thompson, 1888	
1. <i>M. clausi</i> Thompson, 1888	217
VI. Сем. PSEUDOCALANIDAE	
1. Род <i>Pseudocalanus</i> Boeck, 1872	
1. <i>P. minutus</i> (Kröyer, 1848)	221
2. <i>P. major</i> Sars, 1900	222
3. <i>P. gracilis</i> Sars, 1903	222
2. Род <i>Microcalanus</i> Sars, 1901	
1. <i>M. pugmaeus</i> (Sars, 1900)	226
2. <i>M. pusillus</i> Sars, 1903	228
3. Род <i>Clausocalanus</i> Giesbrecht, 1888	
1. <i>C. arcuicornis</i> (Dana, 1849)	230
2. <i>C. furcatus</i> (Brady, 1883)	232
3. <i>C. dubius</i> Brodsky, 1950	234
4. Род <i>Ctenocalanus</i> Giesbrecht, 1888	
1. <i>C. vanus</i> Giesbrecht, 1888	237
5. Род <i>Drepanopus</i> Brady, 1883	
1. <i>D. bungei</i> Sars, 1898	238
6. Род <i>Drepanopsis</i> Wolfenden, 1911	
1. <i>D. pacificus</i> Brodsky, 1950	241
Дополнение к сем. Pseudocalanidae	
<i>Spicipes nanseni</i> Grice et Hulsemann, 1965	241
VII. Сем. SPINOCALANIDAE	
1. Род <i>Spinocalanus</i> Giesbrecht, 1888	
1. <i>S. abyssalis</i> Giesbrecht, 1888	250
2. <i>S. longicornis</i> Sars, 1900	255
3. <i>S. magnus</i> Wolfenden, 1904	257
4. <i>S. antarcticus</i> Wolfenden, 1906	260
5. <i>S. kirtus</i> Sars, 1907	264
6. <i>S. spinosus</i> Farran, 1908	264
7. <i>S. horridus</i> Wolfenden, 1911	267
8. <i>S. validus</i> Sars, 1920	268
9. <i>S. angusticeps</i> Sars, 1920	271
10. <i>S. longispinus</i> Brodsky, 1950	274
11. <i>S. brevicaudatus</i> Brodsky, 1950	278
12. <i>S. stellatus</i> Brodsky, 1950	281
Класс CRUSTACEA	
Отряд СОРЕРОДА	
Подотряд CALANOIDA (= Гупноплеа)	
Секция AMPHASCANDRIA	
I. Сем. CALANIDAE	
1. Род <i>Calanus</i> Leach, 1819	
1. <i>C. finmarchicus</i> Gunner, 1765	155
2. <i>C. glacialis</i> Jaschnov, 1955	156
3. <i>C. marshallae</i> Frost, 1974	158
4. <i>C. helgolanicus</i> (Claus, 1863)	160
5. <i>C. pacificus</i> Brodsky, 1948	162
5a <i>C. pacificus pacificus</i> Brodsky, 1948	164
5b <i>C. pacificus oceanicus</i> Brodsky, 1959	166
5c <i>C. pacificus californicus</i> Brodsky, 1965	170
6. <i>C. sinicus</i> Brodsky, 1965	170
7. <i>C. hyperboreus</i> Kröyer, 1838	174
8. <i>C. cristatus</i> Kröyer, 1848	176
9. <i>C. plumchrus</i> Marukawa, 1921	180
2. Род <i>Neocalanus</i> Sars, 1925	
Подрод <i>Neocalanus</i> s. str.	
1. <i>N. (N.) tenuicornis</i> (Dana, 1849)	185
2. <i>N. (N.) lighti</i> Bowman, 1955	189
II. Сем. MEGACALANIDAE	
1. Род <i>Megacalanus</i> Wolfenden, 1904	
1. <i>M. princeps</i> Wolfenden, 1904	191
2. Род <i>Bathycalanus</i> Sars, 1905	
1. <i>B. richardi</i> Sars, 1905	193
2. <i>B. bradyi</i> (Wolfenden, 1905)	195
3. <i>B. ezimtus</i> sp. n.	196
3. Род <i>Bradycalanus</i> Scott, 1909	
1. <i>B. sarsi</i> (Farran, 1939)	199
III. Сем. EUCALANIDAE	
1. Род <i>Rhinecalanus</i> Dana, 1853	
1. <i>R. rostrifrons</i> (Dana, 1849)	201
2. <i>R. cornutus</i> (Dana, 1849)	202
3. <i>R. nasutus</i> Giesbrecht, 1888	202

13. <i>S. dorsispinosus</i> Brodsky, 1950	285
14. <i>S. spinipes</i> Brodsky, 1950	287
15. <i>S. pseudospinipes</i> Brodsky, 1950	288
16. <i>S. elongatus</i> Brodsky, 1950	289
17. <i>S. similis</i> Brodsky, 1950	292
18. <i>S. polaris</i> Brodsky, 1950	293
19. <i>S. abruptus</i> Grice et Hulsemann, 1965	299
20. <i>S. profundatis</i> Brodsky, 1955 stat. n.	299
21. <i>S. macrocephalon</i> sp. n.	301
2. Род <i>Mimocalanus</i> Farran, 1908	
1. <i>M. cultreifer</i> Farran, 1908	305
2. <i>M. nudus</i> Farran, 1908	307
3. <i>M. major</i> Sars, 1920	309
4. <i>M. inflatus</i> Davis, 1949	310
5. <i>M. distinctocephalus</i> Brodsky, 1950	312
6. <i>M. ovalis</i> (Grice et Hulsemann, 1965)	315
7. <i>M. heronae</i> Dainkaer, 1975	317
8. <i>M. damkaeri</i> sp. n.	318
9. <i>M. crassus</i> Patk, 1970	322
3. Род <i>Monacilla</i> Sars, 1905	
1. <i>M. typica</i> Sars, 1905	325
2. <i>M. tenera</i> Sars, 1907	329
3. <i>M. gracilis</i> (Wolfenden, 1914)	330
Дополнение к роду <i>Monacilla</i> .	
<i>Monacilla</i> sp.	331
4. Род <i>Teneriforma</i> Grice et Hulsemann, 1967	
1. <i>T. naso</i> (Farran, 1936)	333

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ХАРАКТЕРИСТИКА ОТРЯДА СОРЕРОДА MILNE-EDWARDS,
1840 — ВЕСЛУНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ

Систематика и филогения ряда групп ракообразных разработаны еще недостаточно. До сих пор остается много неясного в происхождении самих групп и иерархии таксонов в их пределах. По отношению к концепциям эта неопределенность усугубляется тем, что для них почти неизвестны ископаемые формы. Общепринятой системы Сорерода не разработано, нет также единой точки зрения и на таксономический ранг группы. В разное время, а иногда и одновременно существовало несколько «действующих» систем. Так, согласно системам Циммера (Zimmer, 1927) и Брема (Brehm, 1926—1927),¹ имевшим распространение до 40-х годов нашего века, Сорерода — отряд. С конца 40-х — начала 50-х годов их стали возводить уже в ранг подкласса (Lang, 1948; Riveteau, 1953; Dahl, 1956; Kaestner, 1959; Schmitt, 1973), а позже — даже класса (Manton, 1969a, 1969b; Palmer, 1969). Однако параллельно существовала и подержанная новыми аргументами точка зрения на Сорерода как на отряд в подклассе Maxillopoda, с другими отрядами которого они имеют ряд сходных черт и составляют в результате естественное единство: «Подкласс Maxillopoda отличается от остальных ракообразных расленностью грудных дорзальных конечностей, лишенных жаберных и жевательных придатков, постоянным количеством грудных сегментов, слитной или редуцированной головой, срастающейся с передним грудным сегментом, отсутствием брюшных конечностей, редуцицией дыхательных органов, тенденцией к редукции кровеносной системы. Представители подкласса Maxillopoda в большом количестве переходят к паразитическому и сидяче-прикрепленному образу жизни и приспосабливаются к жизни в подземных водах и на больших глубинах. К этому подклассу относятся три отряда: Сорерода, Ascothoracida и Cirripedia. К ним близок четвертый отряд Mystacocarida. Недавно описанный подкласс Cephalocarida объединяет многие признаки подклассов Gnathostaca, Maxillopoda и Malacostraca, но не может быть объединен ни с одним из них» (Бирштейн, 1960, с. 208—209).

С нашей точки зрения, отряд Сорерода — естественная группа, обладающая замечательным филогенетическим единством. Входящие в нее таксоны связаны единым планом сегментации, строения конечностей и обязательным прохождением науплиальных и копеподитных стадий в онтогенезе.

Большое морфологическое и экологическое разнообразие веслоногих не препятствует сохранению единства, а, напротив, наглядно демонстрирует изумительную эволюционную пластичность таксона, освоившего пелагиаль, бенталь и интерстициаль морских и пресных вод, давшего интенсивное видообразование, специализировавшегося как комменсалы, экто-, эндо- и полостные паразиты разнообразных групп морских и пресноводных животных.

В книге вслед за Sarsom (Sars, 1900, 1903, 1925), Хансеном (Hansen, 1925), Бремем (Brehm, 1926—1927) и Бирштейном (1968) принята система, где Сорерода — отряд, а Salanoidea — подотряд, т. е. ей отдано предпочтение перед

¹ В основе системы Брема лежали системы Сарса (Sars, 1900, 1903, 1925) и Хансена (Hansen, 1925).

Первые торакальные ноги преобразованы в поточелюсти (максиллипеды). Следующие 4 пары ног однопятные, двуветвистые, попарно на каждом сегменте связанные друг с другом хитиновым утолщением (планкой,) благодаря чему обе ноги двигаются одновременно и работают по принципу весла (отсюда и русское название отряда — веслоногие). Последние, пятая пара ног у самок в большинстве случаев несколько меньшего размера и более простого строения, чем предыдущие; у самоцов, наоборот, передко преобразована в крупный сломанный орган, по-видимому, участвующий в удержании самки при копуляции, а также служащий для переноса сперматофора.

Перед ротовым отверстием находится большей или меньшей величины складка покровов — верхняя губа (labrum); между нею и нижней губой (labium) — складка покровов позади ротового отверстия, часто раздвоенной. Располагаются жевательные пластинки мандибул. У *Cycloroida*, *Siphonostoma* верхняя и нижняя губы слиты вместе и сильно вытянуты в трубчатый орган или сифон, длина которого иногда достигает длины тела животного. Внутри сифона располагаются стилетообразные мандибулы.

Ротовое отверстие, расположенное между верхней и нижней губами и мандибулярными пластинками, ведет в довольно короткой пищевод, выстланный кутикулой и переходящий в среднюю кишку. В некоторых случаях от нее вперед отходят 1—2 непарных выроста (дивертикула), заканчивающихся в самом переднем конце тела. Средняя кишка подразделяется на передний, или секреторирующий, отдел и задний, или всасывающий, носящий иногда название тонкой кишки. В абдомене средняя кишка переходит в короткую актодермальную заднюю кишку. Средняя кишка у многих видов производит длительные и сильные перистальтические движения, проталкивая содержимое кишки спереди назад. У многих эндопаразитических форм кишечник редуцируется (например, у *Symbasom*).

Сердце имеется только у *Salanoïda* и некоторых *Naegrasticoida*. Если сердце отсутствует, перистальтика кишечника и работа двигательных мускулатуры способствует циркуляции крови. Органами выделения служат пара максиллярных желез, открывающихся у основания максилл. Антеннальные железы у взрослых редуцированы. Нервная система состоит из одного надглоточного ганглия, состоящего из прото-, дейто- и тритоцеребрума, пары глоточных коннективов и пары стволцов, достигающих последнего торакального сегмента. У паразитов все ганглии могут концентрироваться, превращаясь в толстое нервное кольцо, лежащее вокруг глотки и дающее нервные волокна. Органы чувств представлены чувствительными щетинками, эстетасками и науплиальными глазками. Иногда боковые глазные бокалы сближаются под большой линзой (*Cotyscaius*).

Размножение половое. Партогенез известен только у немногих видов *Naegrasticoida*. Оба пола часто внешне хорошо различаются прежде всего размером, особенно у паразитических форм, у которых самцы значительно меньше самок (карликовые).

Гонады, расположенные над кишечником, большей частью непарные, но у паразитических групп, образующих огромное количество яиц, обычно парные. Яичник почти всегда имеет парные яйцеводы. Последние дают по направлению к голове крупные, иногда мешкообразные выросты, куда перемещаются созревающие яйца. Оба яйцевода, так же как и семяпровод, открываются протоками на 1-м сегменте абдомена. У *Salanoïda* протоки самки соединяются в очень короткий актодермальный атриум, по бокам которого расположены семиприемники. У самок *Cycloroida* и *Naegrasticoida* имеется 3 половых отверстия: 2 яйцевые поры и 1 медиальная пара, куда впадает актодермальный семиприемник. Из последнего в каждый яйцевод поступает сперма, оплодотворяющая яйца.

Самцы находят самок, по-видимому, главным образом при помощи химических рецепторов, улавливающих испускаемые самками половые аттрактанты или феромоны (Katona, 1973, 1975; Blades, 1977). Самцы приближаются к самкам и удерживают их при помощи одной (многие *Salanoïda*) или обеих антеннул, а также абдоменом, фуркой и пятой парой ног.

рядом более новых, но, на наш взгляд, менее совершенных систем (см. также раздел «Классификация *Salanoïda*»).

За исключением паразитов, достигающих иногда десятков сантиметров длины, Сорерода — мелкие формы длиной от долей миллиметра до 10—15 мм, жесткая раковина отсутствует на всех стадиях развития. Самки откладывают яйца в воду или носят их в одном (большей частью) или паре яйцевых мешков, самцы образуют сперматофоры. Этот признак, общий для всех подотрядов. Представители некоторых из паразитических родов иногда имеют во взрослом состоянии настолько преобразованное тело с сильно редуцированным числом сегментов, что по внешнему виду больше походят на червей, чем на ракообразных. Но виды всех без исключения групп копепоид имеют личиночные стадии (науплиусы, копепоидные стадии) характерного строения с передним отделом, несущим конечности, и обычно хорошо отграниченным более тонким задним отделом. Подвижное сочленение между передним и задним отделами тела у части копепоид (*Salanoïda*) находится за последним, пятым свободным торакальным сегментом, у других (*Cycloroida*, *Naegrasticoida*) — за четвертым свободным сегментом. Конечности на заднем отделе тела — метасомы (абдомене) отсутствуют у части Сорерода (у всех *Salanoïda*) или имеются на первом и реже на втором (гениальном) сегменте рудиментарные ножки (*Cycloroida*, *Naegrasticoida*).

В результате слияния первых сегментов¹ количество вторичных сегментов всегда бывает меньше и обычно не превышает 11. Всегда слиты вместе все сегменты головы. Первый сегмент среднего отдела — мезосомы — также в подавляющем большинстве случаев слит с головными, и его конечности преобразованы в поточелюсти — максиллипеды. В результате у Сорерода образуется составная голова — синцефалон. Остальные свободные сегменты (торакомеры) среднего отдела тела (мезосомы), несущие плавательные ножки (гортакопы), вместе составляют торакс (персеон). Синцефалон вместе со свободными сегментами торакса образует цефалоторакс.² Задний отдел тела (абдомен, плеон) состоит максимум из 5 сегментов, но обычно свободных сегментов также меньше. Так, у самок всех Сорерода сливаются вместе по меньшей мере 2 сегмента абдомена, образуя гениальный сегмент, иногда к нему присоединяются и другие сегменты. Половое отверстие или пара отверстий лежит на гениальном сегменте, первом свободном сегменте заднего отдела у *Salanoïda* или втором у *Naegrasticoida* и *Cycloroida*. Тело заканчивается фуркой (каудальными ветвями). Анальное отверстие расположено на последнем, анальном сегменте абдомена близ границы с каудальными ветвями.

Антеннулы всегда одноветвистые, богато снабжены чувствительными щетинками и лепестками (эстетасками), многочлениковые; у *Naegrasticoida* довольно короткие, состоят из 8 и немногим более члеников; у *Salanoïda* нередко длинные тела, насчитывающие до 26 свободных члеников; у паразитических форм антеннулы нередко рудиментарные. У самоцов многих *Salanoïda* одна, а у некоторых *Cycloroida* и большинства *Naegrasticoida* обе антеннулы преобразованы в хватательный орган, служащий для удерживания самки при копуляции.

Антенны значительно короче антеннул, чаще двухветвистые. Мандибула состоит из твердой хитиновой пластинки с зазубренным краем и щупалка, обычно имеющего две ветви, но иногда укороченного или редуцированного до щупка щетинок. У многих паразитических видов мандибулярная пластинка сильно преобразованная, лижущего или колющего типов.

¹ Одни авторы насчитывают у Сорерода 17 первичных сегментов: преантеннальный сегмент, несущий антеннулы, 4 сегмента околотовых конечностей (антенн, мандибул, ротцсиллул и максилл), 6 торакальных и 5 сегментов абдомена (Pesta, 1914; Vogtshale, Potts, 1959), другие — только 16, отвергая наличие преантеннального сегмента (Фелогос, 1924, 1962). Согласно точке зрения В. Н. Беклемишева (1952), которую разделяют авторы данного издания, несущий антеннулы участок гомологичен предротовой лопасти — акрону полыхет, таким образом, можно выделить лишь следующие первичные сегменты: 4 головных с околотовыми конечностями, 6 сегментов мезосомы и 4 сегмента метасомы плюс телесон с каудальными ветвями.

² У *Cycloroida* и *Naegrasticoida* цефалотораксом неверно называют головной отдел, слитый с первым торакальным сегментом, несущим максиллипеды, т. е. собственно синцефалон.

После копуляции разные виды в разные сроки, иногда через 2—3 недели откладывают яйца в воду или в яйцевой мешок. За один раз может быть отложено от 5 до 80 яиц у свободноживущих и тысячи яиц у паразитических форм. Таких кладок у одной самки может быть до 12—13. Особенно велики яйцевые мешки у паразитических форм. Они могут превышать длину тела в 3—5 раз. Если половое отверстие пенарное или два яйцевода открываются близко друг от друга, образуется один яйцевой мешок. Если яйцеводы открываются далеко, образуются два мешка. Самка носит мешки до вылупления всех науплиусов.

Дробление яйца полное, детерминированное, у некоторых видов поверхностное. Сформированная личинка — науплиус — покидает яйцевую оболочку. Иногда развитие в яйце идет до стадии метанауплиуса. Свободноживущие виды в своем развитии проходят 11—12 стадий (5—6 науплиальных и 6 копепоидных, из которых последняя — взрослая, половозрелая стадия). При переходе от науплиальных стадий к I копепоидной тело дифференцируется на передний отдел с конечностями и задний узкий, лишенный конечностей. При этом следующие пять линьках формируются все остальные сегменты и 3—5-я пара торакальных ног. Взрослые особи, как правило, не линяют. Продолжительность жизненного цикла варьирует от нескольких недель до одного года и даже двух лет.

Преобладающее большинство видов *Soropoda* обитает в пелагиали, бентали и интерстициали моря. В пресных водах в тех же биотопах число видов значительно меньше. Некоторые виды (*Naupracisoida*) живут во влажном мху, среди влажного песка и т. д. Многочисленные виды — комменсалы, эндо- или эктопаразиты китов, рыб и беспозвоночных (*Mollusca*, *Polychaeta*, *Echinodermata*, *Tunicata*, *Stutacea*). У некоторых видов паразитируют только определенные стадии развития. Так, например, у *Symbasoma* взрослая стадия — компонент морского планктона, а не паразит.

По характеру питания свободноживущих веслоногих можно разделить на фитофагов, хищников (зоофагов) и всеядных (эврифагов). По способу добычи пищи их делят на фильтраторов (большинство фито- и эврифагов), хватателей (большинство хищников, многие эврифаги и некоторые фитофаги) и виды со смешанным способом добывания пищи, т. е. как захватывающие, так и фильтровывывающие пищевые частицы. Среди хищников и эврифагов есть также сосущие и лижущие формы. Эктопаразиты и виды, паразитирующие в полостях (например, в мангитной полости моллюсков), как сосут, так и грызут хояина. *Monstrilloida* паразитируют в кровеносной системе полых.

Окраска веслоногих разнообразна и зачастую очень ярка. Почти все морские копеподы в живом состоянии или целиком, или в значительной части прозрачны. Темные, непрозрачные встречаются редко, скорее как исключения (фиксированные копеподы быстро теряют прозрачность и становятся мутными и темными). На прозрачном фоне тела живых копепод иногда просвечивают ярко окрашенные пятна, в большинстве случаев зависящие от наличия окрашенных капелек жира. С изменением количества жира в теле окраска может измениться. Реже в окраске участвует пигмент покровов тела (зеленый, синий, красный и др.). Исключительно красивы *Sarrhigina*, обладающие не пигментной, а структурной окраской, вызванной интерференцией света в тонких пластинках гуанина клеток эпидермиса.

Хитин покровов *Soropoda* тонкий, без известковых включений, в большинстве случаев гладкий, но иногда покрытый тонкими короткими щетинками или светопреломляющими бляшками. Многие планктонные морские копеподы имеют светящиеся железы, продуцирующие специальный светящийся секрет. Пресноводные копеподы не светятся.

Происхождение *Soropoda* до сих пор неясно, и филогенетические построения крайне гипотетичны, так как почти совершенно неизвестны ископаемые остатки предковых форм. Можно лишь с уверенностью датировать возникновение копепод мезозоем, поскольку уже в нижнемеловых отложениях обнаружен весьма специализированный паразит (*Dichelesthium oblongum*, занимающий

промежуточное положение между *Caligoidea* и *Siphonostoma*), который обитал в лаберных полостях рыб *Cladocyclus gardneri* (семейство Ichthyodectidae), существовавших между верхней юрой и верхним мелом (Cressley, Patterson, 1973).

Ранее, по сделанной Хандлиршем реконструкции, было описано строение предпологаемого ископаемого предка *Soropoda* — *Archisoropoda* — *Euthysarcinus kessleri* Handlirch (Pesta, 1914). В 1960 г. эта форма отнесена к вновь установленному семейству *Soropoda* — *Euthysarcinidae* Novojilov (Новожил, 1960). Однако новые находки и более поздние реконструкции показали, что *Euthysarcinus kessleri* скорее всего вообще не может быть отнесен к классу *Stutacea* (Moore, 1969).

Отряд *Soropoda* к настоящему времени разделен на 13 подотрядов. Из них только 3 подотряда включают свободноживущие формы: *Salanoida*, *Naupracisoida*, *Susloroidea*, но у некоторых видов последних есть и паразитические стадии. Представители остальных подотрядов обязательно паразитируют на той или иной стадии: *Monstrilloida*, *Philichthyes*, *Dichelesthia*, *Caligi*, *Chondranchi*, *Lernaeae*, *Lernaeoroididae*, *Chinostomata*, *Herrpillobi*, *Misophriogioidea*.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК САЛАНОИДА

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Степень изученности морфологии *Саланоида*, к сожалению, невелика. Сведения, данные в «Общей части», опираются на немногие известные монографические работы (Giesbrecht, 1892; Sars, 1903, 1924—1925; Gurney, 1931; Park, 1966, 1970 и др.). Детальный анализ конечностей, первый пока опыт функционально-морфологического подхода, сделан на видах р. *Сalanus* s. l. (Вышкварцева, 1976, 1977а, 1977б). Естественно, что учены и исследования, основанные на изучении других видов, но их мало и они фрагментарны.

Расчленение тела. Форма тела *Саланоида*, по остроумному сравнению японских ученых, напоминает рисовое зерно. В подавляющем большинстве случаев тело удлиненно-овальное, реже каплевидное, но, как правило, всегда обтекаемой формы.

Тело делится на три отдела (рис. 1): головную часть — цефалон, слитную или слабо отделенную швом от второго отдела — груди, или торакса, и, наконец, суженную часть — брюшко, абдомен. Головную часть иногда называют цефалосомой или просомой, среднюю, или грудную, часть — мезосомой или преалосом, а брюшко — уросомой или плеалосом. Головной отдел морфологически представляет собой слитную голову — синцефалон, — включающую протоцефалон, куда входит акрон с антеннулами и постагентулярный сегмент, и гнатоцефалон с тремя парами челюстей, к которым присоединен и первый сегмент грудного отдела, несущий максиллипеды. Челюстные придатки у *Саланоида* есть только на цефалоне и тораксе, образующих функциональное един-

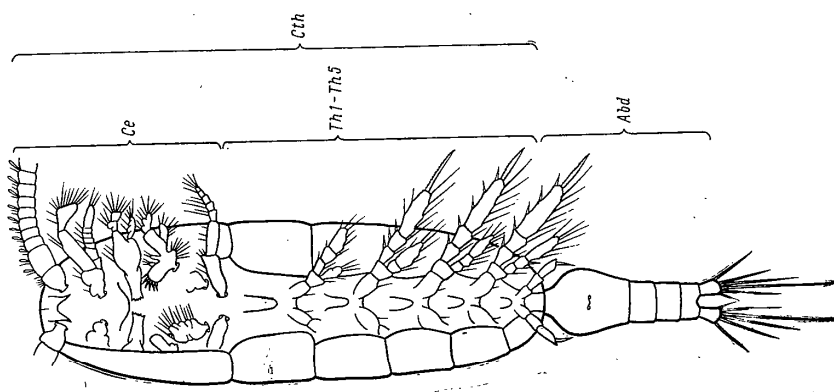


Рис. 1. *Сalanus* sp. Общий вид с брюшной стороны.

ство — головогрудь, или цефалоторакс. Абдомен лишен конечностей и заканчивается каудальными ветвями, или фуркой.¹

Контур конца цефалона характерной формы у различных видов, что позволяет иногда быстро различить близкие виды и даже их колеподитные стадии в дальнейшем расчленения особи. Интересно отметить, что крупные виды в различных семействах на переднем конце тела имеют специальное образование — плоскую складку покровов в виде гребня или кила (*C. cristatus*, крупные виды родов *Scaphocalanus*, *Lophothrix*, *Scottocalanus*, *Scolevocalanus* и т. д.) (рис. 2). Иногда киль отграничен только самой вершиной тела (круп-

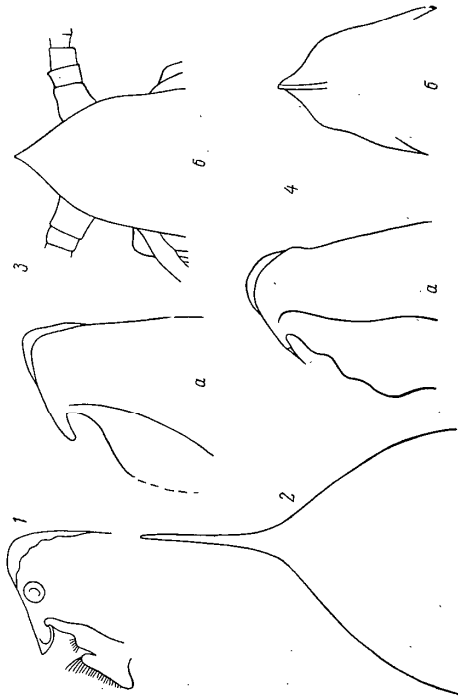


Рис. 2. Передний конец тела крупных видов каланоида, самки (по: Бродский, 1950).
1 — *Scottocalanus securifrons*, 2 — *Halorittius rebeccaeocypriensis*, 3 — *Lophothrix frontalis*, 4 — *Scaphocalanus magnus*, 5 — соопку, 6 — со спинки.

ные виды р. *Pleuromatella*). У некоторых родов вместо кила имеется острое, иногда превращающееся в длинный игловидный придаток (фронтальный шип) различной формы и толщины (р. *Gaetanus*, некоторые виды р. *Halorittius* и т. д.). Иногда вершина тела просто заострена и со спинной стороны имеет вид гребенька (ряд видов родов *Eucalanus*, *Rhincalanus* и др.).

Функция такой рода образования неизвестна, но возможно, что они имеют значение килей, рулей глубины и стабилизаторов при перемещении рачка в водной среде.

По бокам цефалона, но уже в средней или задней его части, чаще у крупных видов, встречаются закругленные или заостренные выступы (различные виды р. *Lyscacia*, многие виды сем. Pontellidae) (рис. 3).

В самой передней своей части, с вентральной стороны, цефалон несет особое образование — рострум, направленный обычно назад или вентрально, а иногда прямо или косо вперед. В большинстве случаев рострум образован центральной пластинкой, несущей две нити, но бывает и раздвоен до самого основания (например, в сем. Calanidae). Иногда рострум представляет собой нераздвоенную остроконечную пластинку, у отдельных форм вершина бывает припухла и утолщена. У небольшого числа групп рострум отсутствует (виды родов *Spinocalanus*, *Mimosalanus*, *Chiridiella* и др.). Функциональное значение

¹ В литературе, к сожалению, встречается ошибочная трактовка расчленения тела веслоногих (Овче, 1967; Софкетт, McLagen, 1978). Недоразумение, по-видимому, состоит в том, что аггры, спирализов полая грудная часть — торакс состоит из 6 сегментов, проводит его переднюю грань между цефаломом и первым свободным грудным сегментом, несущим P1. В результате шестым сегментом груди оказывается генитальный сегмент абдомена. Максимальное же число сегментов самого абдомена сокращается, таким образом, с 5 до 4 у самцов и до 3 у самок. В этом случае состав головного отдела никак не обобщается, и в результате упускается из вида, что у *Soropera* первый тораксальный сегмент слился с сегментами проторакса и образовалась составная голова — санцефалон.

рострума до сих пор неизвестно. Вершина цефалона несет две тонкие, очень короткие нити, так называемый «фронтальный орган», исполняющий сенсорную функцию (см. «Внутреннее строение»).

Грудной отдел (торакс, мезосома, переон) исходит состоит из шести сегментов, но первый сегмент всегда присоединен к синцефалоу. Счет сегментов торакса, как и у переона, мы начинаем с первого свободного, несущего первую пару грудных (у *Calanoida* — плавательных) конечностей. Сегменты торакса на спинной поверхности обычно не имеют никаких образований или выростов, кроме коротких тактильных щетинок. Иногда у крупных видов (семейства

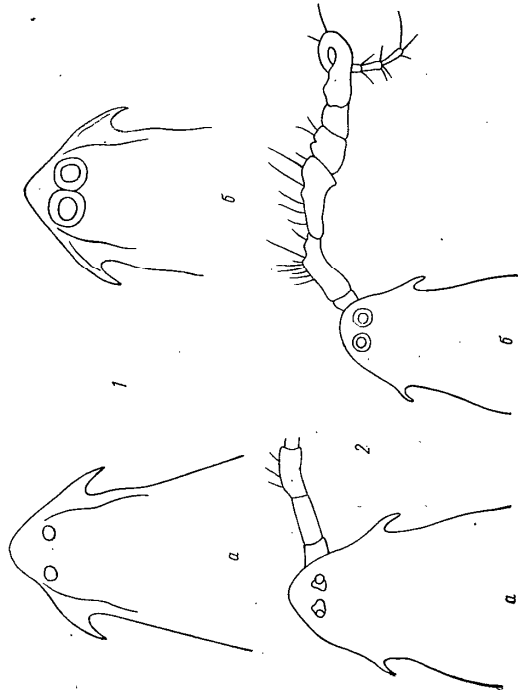


Рис. 3. Латеральные придатки цефалона (по: Бродский, 1950).

1 — *Epiribidocera amphitritae*, 2 — *Labidocera bipinnata*; а — самка, б — самец.

Мегасаланиде, *Calanidae*) на границе цефалона и торакса заметен небольшой медиальный неарный выступ. Его функция неизвестна. У отдельных видов боковые поверхности сегментов торакса бывают покрыты мелкими щипчиками (*Centraugartius*, *Spinocalanus*) или светопреомляющими бляшками (*Rachyrius*). Граница между цефаломом и тораксом или отчетливо видна в виде шва, или она почти незаметна. Два последние сегмента торакса (четвертый и пятый) могут быть разделены швом или слиты друг с другом. Значительные вариации наблюдаются в строении последнего (пятого) тораксального сегмента. Задние углы его обычно закруглены, но могут быть вытянуты в различную длину лопасти или шпидовидные острия, достигающие иногда заднего края генитального сегмента абдомена. Часто задние углы преобразованы в лопасти, оканчивающиеся одним или даже двумя остриями (*Undinula vigaris*). Острия эти направлены вены назад, вдоль генитального сегмента. Лопасти и шпидовидные острия нередко бывают асимметричными, особенно часто это наблюдается у видов сем. Pontellidae и р. *Centropages* (рис. 4). У некоторых видов сем. Temoridae задние углы превращены в крыловидные придатки (рис. 5). О функциональном значении преобразования задних углов можно говорить лишь предположительно. Возможно, они играют какую-то роль в гидродинамике или при копуляции, а в случаях крайнего развития, вероятно, выполняют защитную функцию, прикрывая генитальный сегмент абдомена.

Вентральная сторона цефалоторакса несет 10—11 пар членистых обычно двухветвистых придатков, образующих комплекс: локomotorный и равновесия — антеннулы, комплекс ротовых придатков, комплекс плавательных ног (подробнее об этом сказано в разделе «Конечности»).

Брюшко (абдомен, уросома) состоит из пяти сегментов, но у самок некоторых групп они в различной степени сливаются так, что можно различить только четыре, три, а иногда лишь два сегмента. Последнее характерно для самок семейств *Acartiidae* и *Pontellidae*. Число сегментов абдомена — важный признак, по которому можно определить пол колеоподитных стадий. Первый сегмент абдомена носит название генитального, у самки он обычно крупнее других, состоит из 2—3 слившихся сегментов, часто ведет латерально и имеет ventральный выступ различной формы и строения. Наиболее развитый выступ отмечен у видов родов *Euchaeta* и *Ragischiaeta*. На ventральном выступе располагается комплекс так называемого генитального поля, детали морфологии

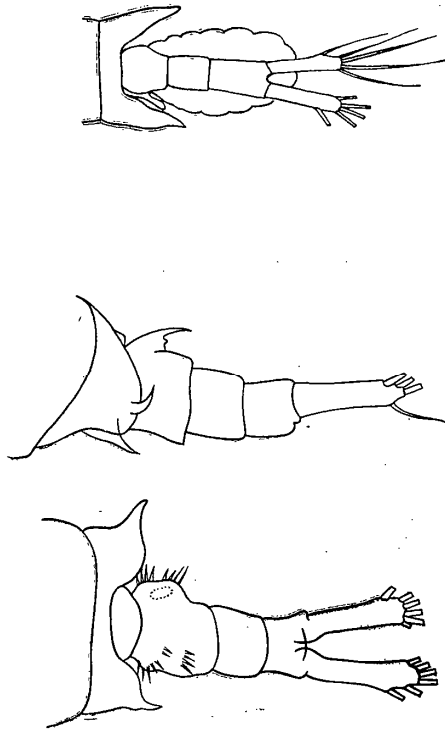


Рис. 4. Пятый торакальный сегмент и абдомен *Centropages abdominalis* (со спины и сбоку) (по: Бродский, 1950).
Рис. 5. Крыловидные выросты последнего торакального сегмента *Eurytemora asymetrica* (по: Смирнов, 1935; в фрагмент).

которого имеют естественное диагностическое значение. В составе генитального комплекса, как правило, имеется щиток или крышечка — «генитальный клапан», прикрывающий углубление, где расположено парное или непарное половое отверстие и отверстие сперматека. На генитальном сегменте самок некоторых видов, в особенности р. *Ragischiaeta*, имеются связанные с ventральным выступом невысокие бугорки, гребешки и т. д., способствующие, очевидно, правильному прикреплению сперматофора. У видов семейств *Centropagidae*, *Pontellidae* и у некоторых других в этом сегменте часто встречаются шипы, острия, выросты, зачастую асимметричные (рис. 4) и, по-видимому, также участвующие в копуляции.

У самок видов семейства *Pontellidae*, а также *Acartiidae* и некоторых других на генитальном сегменте возникают и вторичные образования в виде различной формы пластинок, образующихся после прикрепления сперматофора (результат заствывания секрета желез половой системы).

У самца половой сегмент (тоже первый), наоборот, обычно короче следующего, слегка асимметричен, так как половое отверстие расположено сбоку, чаще всего с левой стороны. Последний сегмент абдомена имеет анальное отверстие, открывающееся большей частью на дорсальной поверхности и прикрытое полукруглой пластинкой.

Сегменты абдомена на заднем (постериорном) крае часто вооружены тонкими короткими волосками, шипиками или плоскими шипами, отчего иногда кажется, что этот край зазубрен (или с бахромой).

Абдомен заканчивается вилкой, фуркой, которую у *Salapoidea* называют каудальными ветвями, несущими каудальные щетинки. В типичном случае щетинка 6: одна, внутренняя, обычно очень короткая, расположенная чаще всего на дорсальной поверхности, четыре апикальные, четыре ведут от внутрен-

него края) и одна более короткая, чем апикальные, сидящая на наружном крае ветви (рис. 6). Каудальные щетинки разных видов различны по длине и характеру опушения. Иногда один и тот же вид на V колеподитной стадии образует различные морфы, отличающиеся морфологией щетинок и соответ-

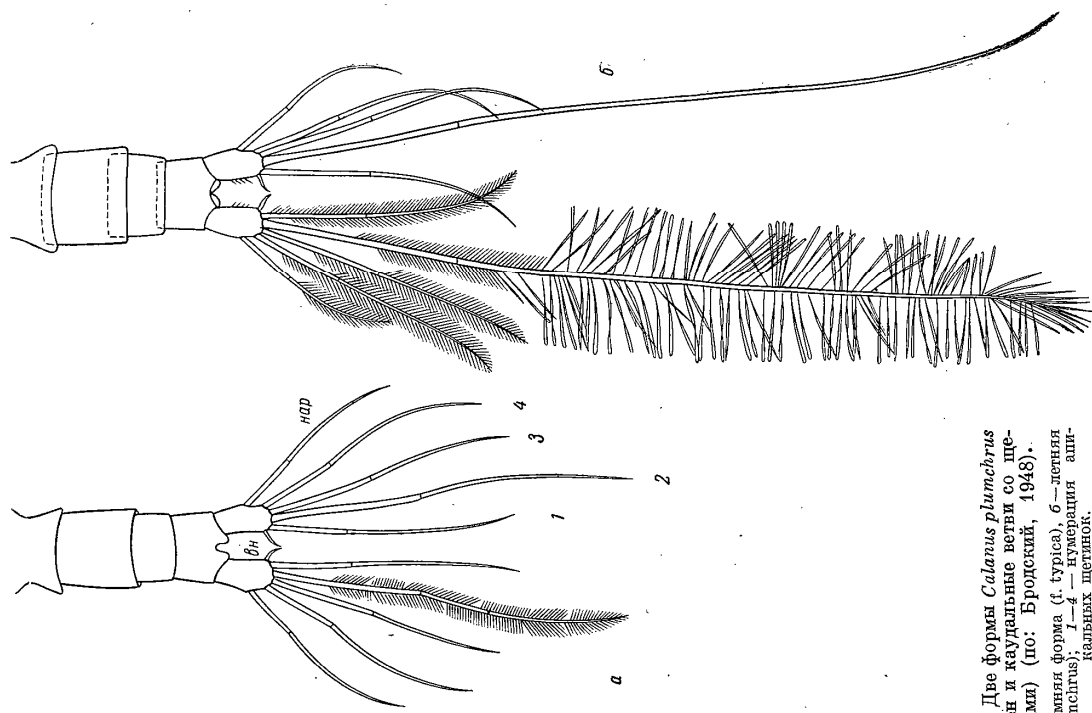


Рис. 6. Две формы *Salanus plumchris* (абдомен и каудальные ветви со щетинками) (по: Бродский, 1948).

а — зимняя форма (*t. turica*), б — летняя (*t. plumchris*); 1—4 — нумерация апикальных щетинок.

ствующие, возможно, различным сезонным генерациям. У взрослых особей некоторых видов (*Salanus cristatus*, *S. propinquus*, *S. plumchris*) (рис. 6, б) каудальные щетинки, особенно вторая, могут иногда быть очень длинными, необычно густо и длинно опушенными, в то время как у того же вида и той же стадии они в норме значительно короче и опушены реже. Столь сильная изменчивость морфологии щетинок каудальных ветвей иногда бывала поводом для неоправданного описания самостоятельных видов. Нередко наблюдается асимметрия в длине каудальных щетинок на правой и левой ветвях. Так, например, у видов р. *Heteroabdus* одна из щетинок иногда в несколько раз превышает

длину самого рачка. У видов р. *Lusciuita* разница в длине щетинок меньше, но также достаточно заметна. Асимметрия щетинок сопровождается и асимметрией в длине (а иногда и в форме) самих каудальных ветвей (что типично для тропических поверхностных видов, например из р. *Calocalanus*, а также семейств Tortanidae, Lusciuitidae, Heterogobidae). Наконец, каудальные щетки могут быть воздушными у основания или по всей длине (*Acartia tonsa*, *Centropages bradyi*) или двоякоконзогнуты (виды р. *Rargeluchaeta*). Каудальные щетки, по-видимому, имеют существенное значение при парении, вот почему они (так же как и щетки на щупиках мандибул и максилл) наиболее различны у тропических приповерхностных видов. У многих из них эти щетки длинные, густо опушенные и часто ярко окрашенные (некоторые виды родов семейств Argelidae, Augartillidae, Pontellidae и т. д.).

Конечности. Цефалон на вентральной стороне несет 6 пар членистых придатков. Это одноветвистые антеннулы (A1) и 5 пар конечностей ротового комплекса, включающего антенны (A2), мандибулы (Md), максиллулы (Mx1), максиллы (Mx2) и максиллипеды (Mxp). В литературе встречается и другой порядок обозначения (табл. 1), а именно: антенны первые (A1), антенны вторые (A2), мандибулы (Md), максиллипеды первые (Mxp1) и максиллипеды вторые (Mxp2). Первый способ обозначения более правильный, так как максиллипеда морфологически представляет собой видоизмененную плавательную конечность сегмента торакса, присоединившегося в процессе эволюции к прото- и гнатоцефалону, в результате чего образовалась слитная голова — синцефалон. Таким образом, называть последнюю конечность гнатоцефалона, или максиллу, максиллипедой неправильно.

Т а б л и ц а 1

Авторы	Сегменты головы				
	I	II	III	IV	V
Giesbrecht, 1892; Angraku, Omon, 1963; В. Беклеминцев, 1964; Conover, 1965, 1966; Minoda, 1971; Догель, 1975	Антенна 2	Мандибула	Максилла 1	Максилла 2	Максиллипеда
Sars, 1903; Esterly, 1946; Rose, 1933; Бродский, 1950	Антенна 2	Мандибула	Максилла	Максиллипеда 1	Максиллипеда 2
Hansen, 1925; Gurney, 1934; Lang, 1947; Marshall, Olt, 1955a; Бродский, 1965a	Антенна	Мандибула	Максиллула	Максилла	Максиллипеда

Обозначения конечностей синцефалона, употребляемые различными авторами

шев, 1964; Вышварцева, 1976), что представляется нам наиболее обоснованным, исходными были слабо расчлененные мультифункциональные листовидные конечности первичных ракообразных. Последние имели общего предка с трилобитами, но эволюционировали независимо от них (Stölgner, 1944). Так или иначе, конечности ракообразных имеют единый план строения, включающий 3 основные составные части: основание конечности (стебель, ствол) — протоподит или симподит (из трех члеников: прекоксиподита, коксоподита и базиподита) и две отходящие от него ветви — наружную (эксоподит) и внутреннюю (эндоподит). Членики протоподита могут иметь в различной степени развитые придатки листовидной, мешковидной или иной формы. Придатки располагаются как с внутренней, так и с наружной (экситы, эпиподиты) стороны члеников. С наружной стороны прекоксиподит обычно бывает снабжен преэпиподитом, коксоподит — эпиподитом, а базиподит, от которого отходят ветви, может иметь придаток — псевдоэпиподит. С внутренней стороны членики также несут придатки, обозначаемые как эндиты, гнатобазы или коксальные (жвеляльные) лопасти. Прекоксиподит, как отметил Хансен, обычно сростается с телом рачка или со вторым члеником протоподита и у взрослых форм отсутствует.

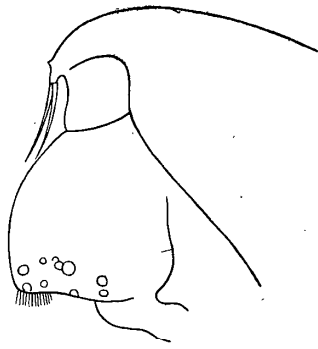


Рис. 7. Верхняя губа *Rasyritillus pacificus* (по: Бродский, 1950).

Конечности головного отдела (синцефалона)¹ и их развитие в онтогенезе.² Антенн у л а (первая антенна, A1) (рис. 8) — единственный первично одноветвистый придаток каланоида и в то же время самый длинный, с наибольшим числом члеников (до 26). Однако есть предположения (Gurney, 1934), что у предков копепоид антеннула была 27—28- и даже 30—31-члениковая. Иногда наблюдается слияние отдельных члеников антеннулы, но она никогда не бывает 3-члениковой, как у некоторых других члеников подотряда копепода. Длина антеннулы может превышать длину тела или быть немного короче его, но она всегда длиннее цефалона и редко короче цефалоторакса. Так, виды каплевидной формы, т. е. с наибольшей шириной тела в передней четверти, имеют довольно короткие антеннулы (*Phyllorhus*, *Rasyritillus* и др.).

По своему строению и вооружению антеннулы самок и самцов довольно сильно отличаются. Во-первых, эти придатки самок почти всегда симметричны, т. е. правая и левая одинакового строения. Если и наблюдается некоторая асимметрия, то чаще по длине (например, у *Neosalanus gracilis* правая антеннула длиннее левой). Во-вторых, антеннулы самок значительно обильнее снабжены простыми чувствительными щетинками, в особенности длинными и густо опушенными на предпоследнем членике. В-третьих, у самок на антеннулах нет колбасовидных или листовидных образований (эстетасков), столь характерных для этих придатков самок. В-четвертых, антеннулы самок никогда не имеют преобразований одной из антеннул (воздушной, соединения члеников в виде суставов, рядов зубчиков и т. д.), что характерно для геникулирующей антеннулы самок в группе *Salanoida* (секция *Heterarthrandria*).

Итак, антеннулы самок, не считая сильно измененной, так называемой геникулирующей антеннулы, в отличие от антеннул самок часто уплощены и более бедно вооружены простыми щетинками, но зато обильно снабжены эсте-

¹ Синцефалон, согласно одним авторам (Бирштейн, 1960; В. Беклеминцев, 1964) имеет 5 пар конечностей; другие (Kaestner, 1939; Федотов, 1962, 1966) насчитывают 6 пар, рассматривая и антеннулы как гомологи туловищных конечностей анеллид, а не как придатки передних конечностей — акрона.

² Строение ротовых конечностей *Salanoida* дано на примере рода *Calanus*. Виды этого рода обладают конечностями наиболее примитивного и генерализованного типа, из которого естественно вытекают варианты, свойственные другим группам каланоида, и род *Calanus* представляет собой наиболее изученную группу восточных ракообразных (Вышварцева, 1976, 1977б).

Ротовое отверстие, кроме членистых конечностей, окружено нечленистыми образованиями — массивными складками покровов: непарной верхней (рис. 7) и иногда раздвоенной нижней губами. За ротовым аппаратом следует 5 пар конечностей торакса — торакальные ноги, из которых наиболее изменчива по строению — пятая пара. Иногда она сильно редуцирована или атрофирована совсем (у самок семейств Spinocalanidae, Pseudocalanidae, Aetideidae и некоторых других).

Конечности *Salanoida* (как и прочих *Soperoidea*) исполняют несколько жизненно важных функций, обеспечивая питание, движение, копуляцию и способствуя дыханию за счет создаваемого ими водообмена вокруг тела. Их морфология специфична не только для семейств и родов, но и нередко для видов и служит как для целей диагностики в практической систематике, так и материалом, анализ которого позволяет судить о филогении отдельных групп *Salanoida*. Примитивными конечностями ракообразных, по мнению одних исследователей (Spodgrass, 1938; Heegaard, 1945; Sanders, 1955, 1957, 1959), были двухветвистые конечности трилобитов или трилобитоподобных предков; по мнению других (Sars, 1896, 1903; Borgadaile, 1926; Бирштейн, 1960, 1968; В. Беклеми-

тасками, опушенные щетинки на предпоследнем членике не бывают такими длинными, как у самок.

Антеннулы представляют собой органы, способствующие активному движению, парению, поisku и обнаружению добычи (Landry, 1980).

Геникулирующая антеннула самоцов, захватывающая самку при копуляции, имеет сочленение, позволяющее ей складываться (рис. 8, а). Геникулирующая антеннула у представителей разных семейств устроена по-разному. У одних хватательная часть образована члениками, лишь незначительно отличающимися от остальных (Ridgewayidae, (p. Ridgeway), Megasalanidae (p. *Bathysalanis*)), у других это — совершенный аппарат, образованный более мощными по-

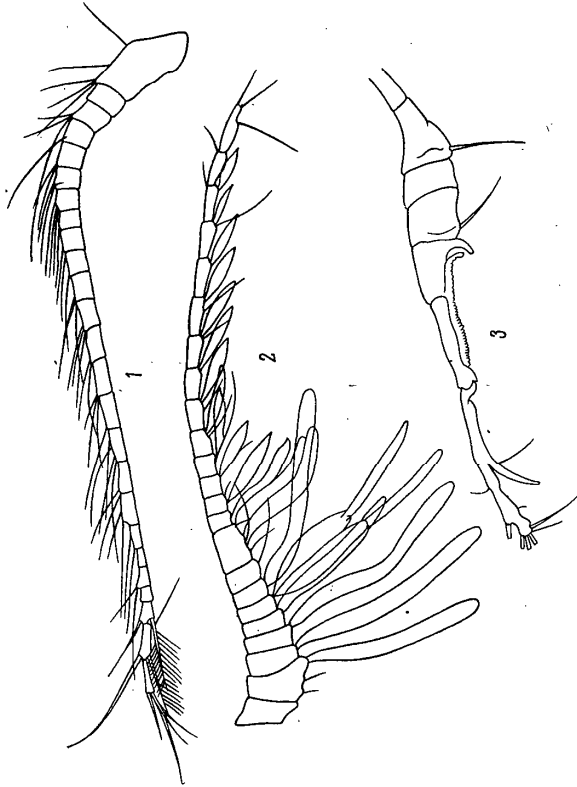


Рис. 8. Антеннулы (по: Бродский, 1950).

1 — *Pseudogasteritis polaris*, самка; 2 — *Chiridella reclusa*, самец; 3 — *Tortanus longipes*, самец.

сравнению с остальными члениками, снабженными зазубренными пластинками, щипцами (Centroragidae, Pontellidae и др.) и мощной мускулатурой. Место перехода геникулирующей антеннулы — «сустав» — у большинства каланойда располагается между 18-м и 19-м члениками, но у отдельных родов бывает и в других местах (Андронов, 1974). Интересно отметить, что у большинства семейств самцы имеют какую-то одну определенную во всей группе геникулирующую антеннулу, в то время как у Meiridae она бывает то правая, то левая даже в пределах одного рода. Третий тип наблюдается в сем. Megasalanidae, где у некоторых видов обе антеннулы без «сустава», у других — правая геникулирующая (*Bathysalanis ethaninae* Björnberg, 1968).

А н т е н н а (рис. 9) — типичная двуветвистая конечность. Протоподит, по одним авторам (Hansen, 1925; Lang, 1947), включает три членика, по другим (Giesbrecht, 1892; Gurney, 1931; Campbell, 1934; Lowndes, 1935; Verwoort, 1949, 1954; Вышкварцева, 1976) — только два. Первый из трех выделяемых Хансеном (Hansen, 1925) и другими авторами члеников, по-видимому, представляет собой сочленовую перепонку, обеспечивающую подвижность конечности относительно тела (также же сочленовые перепонки имеются и у других ротовых конечностей). Они обеспечивают конечностям возможность значительных изменений положения относительно тела, необходимых при работе ротового аппарата.

1-й членик протоподита — коксоподит антенны самок каланусов — обычно низкий, чашевидный, с 1 щетинкой на внутреннем крае, 2-й — базиподит — более массивный с небольшой лопастью, несущей 2 щетинки. Эндоподит двух-

члеников. 1-й членик почти цилиндрической формы, не менее чем в 2 раза длиннее 2-го, дистально на внутреннем крае с 2 щетинками. 2-й членик к дистальному концу расширен и несет 2 лопасти с 14 апикальными длинными и короткими задними щетинками. Экзоподит семичлениковый. 3—6-й членики

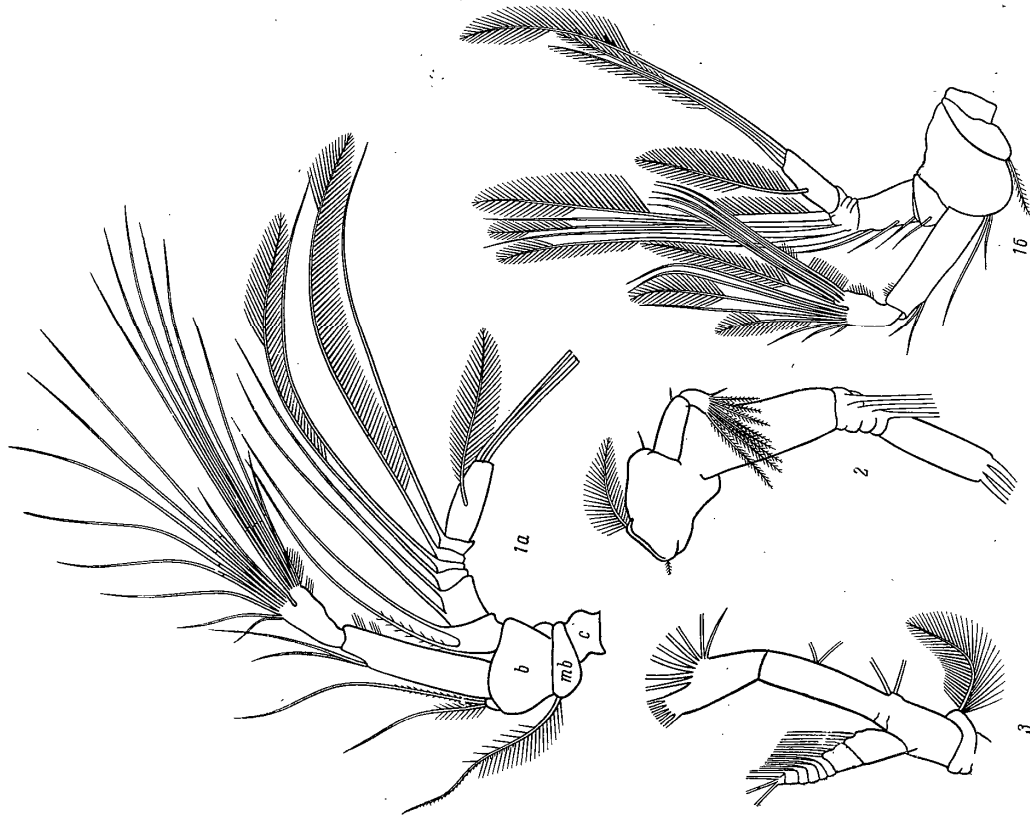


Рис. 9. Антенна.

1 — *Calanus finmarchicus*: а — самка, б — самец; 2 — *Euschirella messinensis*, самка; 3 — *Eucalanus attenuatus*, самка (1 — по: Вышкварцева, 1977; 2, 3 — по: Giesbrecht, 1892).

самые короткие, каждый с 1 крепкой щетинкой. 1-й и 2-й членики более массивные, с 2 щетинками или без них, последний, самый длинный, членик с 4 щетинками.

Антенна самоцов каланусов почти такого же строения, но относительная длина щетинки 2-го членика эндоподита обычно меньше, чем у самок, и щетинки с длинным опушением. Кроме того, наблюдается редукция, вплоть до исчезновения ряда щетинки, в первую очередь на протоподите и проксимальных члениках ветвей. Экзоподит и эндоподит антенны у каланусов одинаковой

длины, в других семействах соотношение длины ветвей варьирует, наблюдается уменьшение числа члеников экзоподита до 5.

Антенна довольно хорошо развита и функционирует как локомоторный орган уже у наутилисов I стадии (Samrbel, 1934; Marshall, Org, 1955a; Сажина, 1964, 1969; Вышварцева, 1976, и др.). Протоподит и эндоподит с самого начала и на протяжении всех последующих стадий — двучлениковые, по мере прохож-

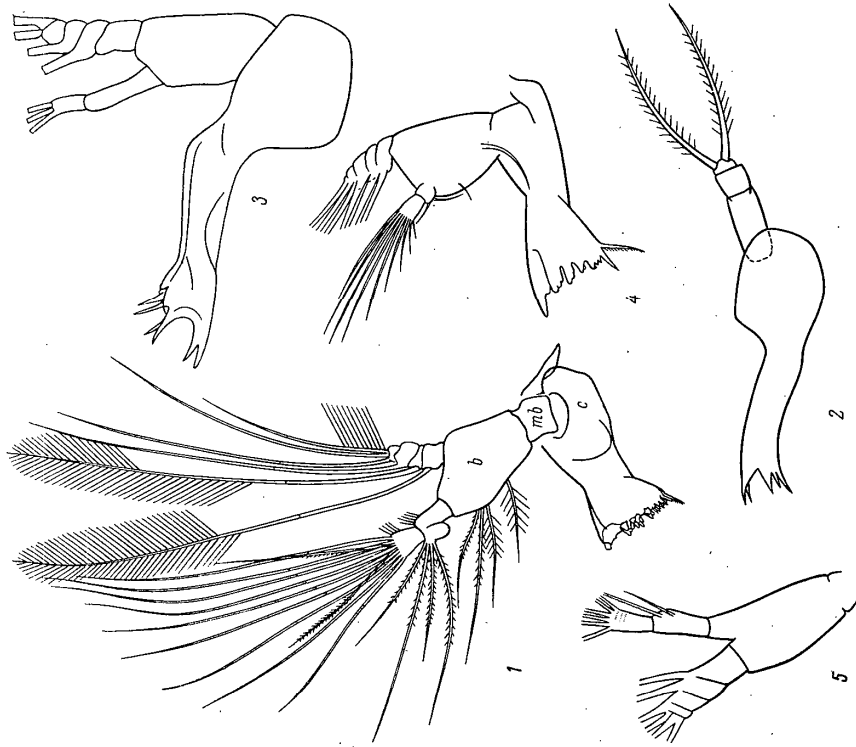


Рис. 11. Мандибула каланоида.

1 — *Calanus himantichicus*, 2 — *Euaugaptilus glacialis*, 3 — *Acanthocyclops vernalis*, 4 — *Euaugaptilus pseudaffinis*, 5 — *Hemisalanus stratus* (1 и 2 — по: Вышварцева, 1976; 3 — по: Тупицкий, неопубл. данные; 4 — по: Бронский, 1950; 5 — по: Giesbrecht, 1892).

дения наутилисовых стадий изменяется их вооружение, а также расчленение и вооружение экзоподита (рис. 10). Жевательные щипы на кокоподите и базиподите антенны, которыми конечность наутилисов отщипывается от таковой копоподитов, достигают своего полного развития у каланусов на III—IV стадиях. У части видов эти щипы сохраняются вплоть до VI наутилисовой стадии, у других на VI стадии они вновь, как и на первых двух наутилисовых, полностью отсутствуют. Экзоподит на I стадии неясно поделен на 5—6 члеников, на последующих он семичлениковый. Антенна наутилисов отличается от таковой копоподитов еще и тем, что она уплощена в передне-заднем направлении, «листовидна».

На I копоподитной стадии расчленение и форма антенны такие же, как у взрослых рачков: протоподит и эндоподит — двучлениковые, экзоподит — семичлениковый, поперечное сечение члеников более округлое, чем у наутилисов, жевательные щипы на протоподите отсутствуют. Протоподит, экзоподит и

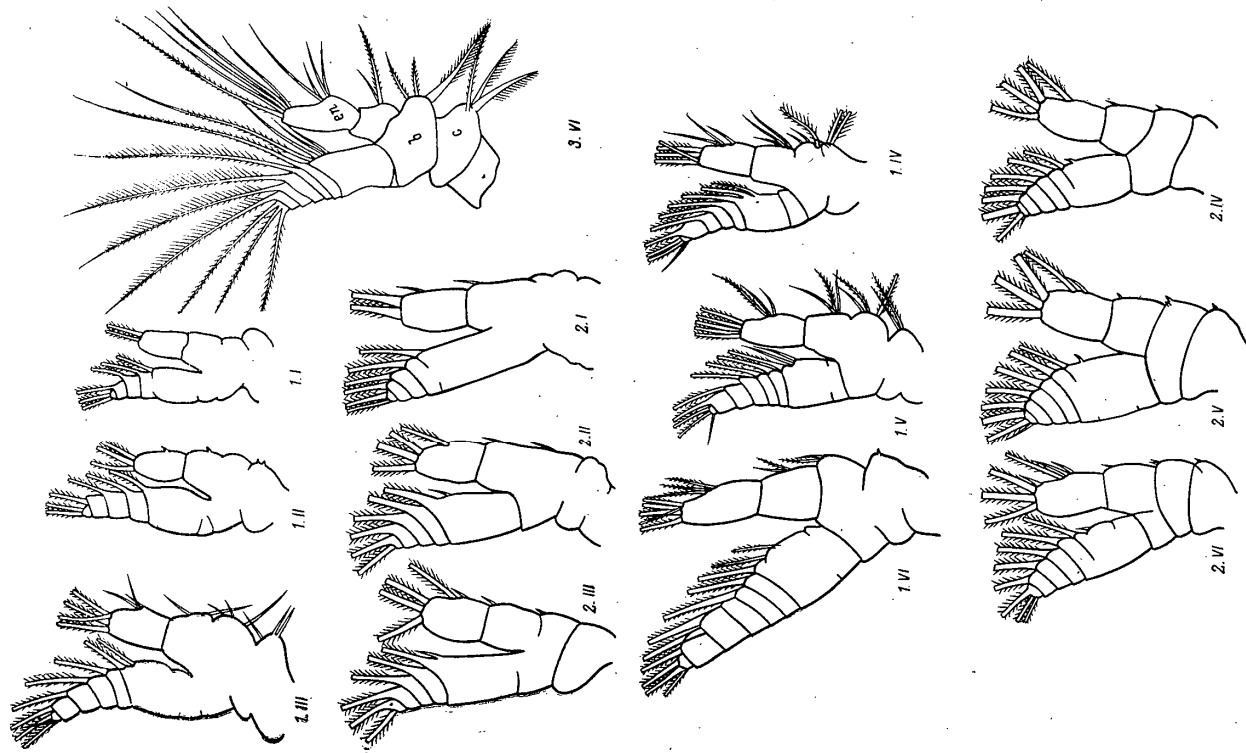


Рис. 10. Конечности наутилисов.

1 — *Calanus plumosus*, 2 — *Pareuchaeta elongata*, 3 — *Calanus glacialis*. 1—VI — наутилисовые стадии. (1 и 2 — по: Samrbel, 1934; 3 — по: Вышварцева, 1976).

и как бы противопоставленных остальным зубцам в результате того, что жевательный край слегка изогнут.

Первый вентральный зубец самый высокий из всех. Это одно-двуворшинный кутиккулярный бугорок, покрытый двух-четыреверхвиной кремневой короной (коронка этого зубца часто бывает обломана). Зубец V_2 , напротив, имеется не у всех видов или он слабее остальных.

Центральная группа (С) включает 4 многобугорчатых зубца, покрытых многорядными коронками. В их строении на левой и правой мандибулах имеется в различной степени выраженная асимметрия, по-видимому, способствующая

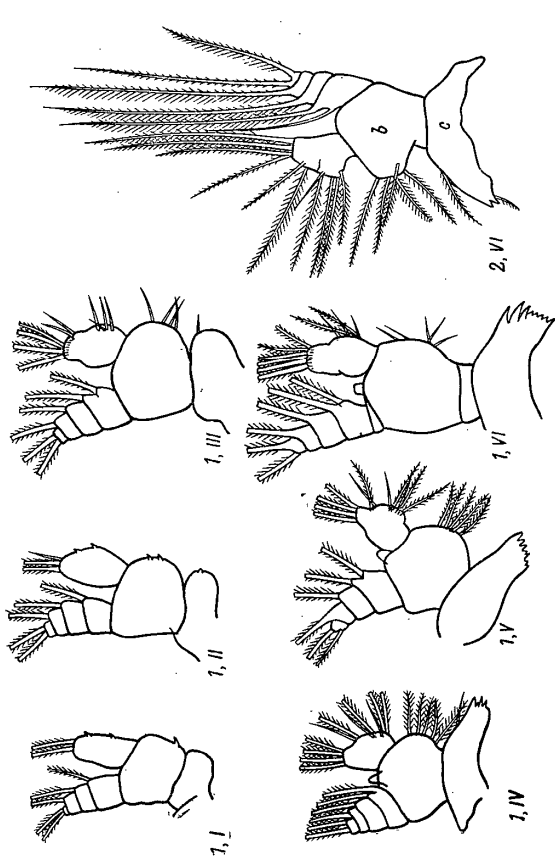


Рис. 13. Мандибула наупиусов (сем. Calanidae).

1 — *Calanus plumectus*, 2 — *C. glacialis*. I—VI наупиальные стадии (1 — по: Campbell, 1934; 2 — по: Вышварцева, 1976).

лучшему смыканию мандибул при перегибании пищи. Асимметрия мандибул различного характера и степени широко распространена среди Саланоида. Так, у видов р. *Heterohabdus* асимметрия выражена либо в разном количестве зубцов, либо в более сильном развитии вентрального зубца на правой мандибуле при равном их числе. Асимметрично построены мандибулы *Eucalanus bingii*, у которого на левой мандибуле в группе V имеется 2 хорошо развитых зубца, тогда как на правой — один (К. Беклемпшев, 1959). Отмечены различия в длине жующего края левой и правой мандибул и видов других родов (Миронов, 1963). У видов р. *Calanus* асимметрия проявляется в степени развития зубцов C_1 — C_2 . В строении мандибулы каланусов отмечается значительная индивидуальная изменчивость, что выражается в неодинаковом количестве и высоте кутиккулярных бугорков в зубцах, в разном количестве вершин коронок и в степени их заостренности.

Исходным, наиболее примитивным типом строения жующего края мандибулы Саланоида следует, по-видимому, считать тип видов р. *Calanus* высоких широт с двумя зубцами в вентральной группе. Строение зубцов мандибулы у каланоида, как выяснилось, сильно зависит от способа питания, состава пищи, способа ее первичной обработки в предротовой области. Тип строения каланусов характерен для фильтраторов-фитофагов. У хищных каланоида пластинка вооружена высокими и острыми зубцами и количество их обычно меньше. У некоторых каланоида дифференциация и олигомеризация зубцов достигает крайней степени, например у ряда видов сем. *Heterohabdidae* имеется всего 3—4 очень высоких и острых зубца, у *Angarthidae* — только 2—3. Мандибулярная

1-й членик эндоподита имеют уже полное вооружение. Формирование же вооружения 2-го членика эндоподита происходит по мере прохождения колеподитных стадий и заканчивается у колеподитов VI стадии, т. е. с наступлением половозрелости.

М а н д и б у л а. Пара верхних челюстей или мандибул находится между нижней и верхней губой — парной складкой покровов, достигающей у некоторых видов значительной величины и прикрывающей жевательные пластинки мандибул. Морфология мандибулы у каланоида варьирует у разных семейств и

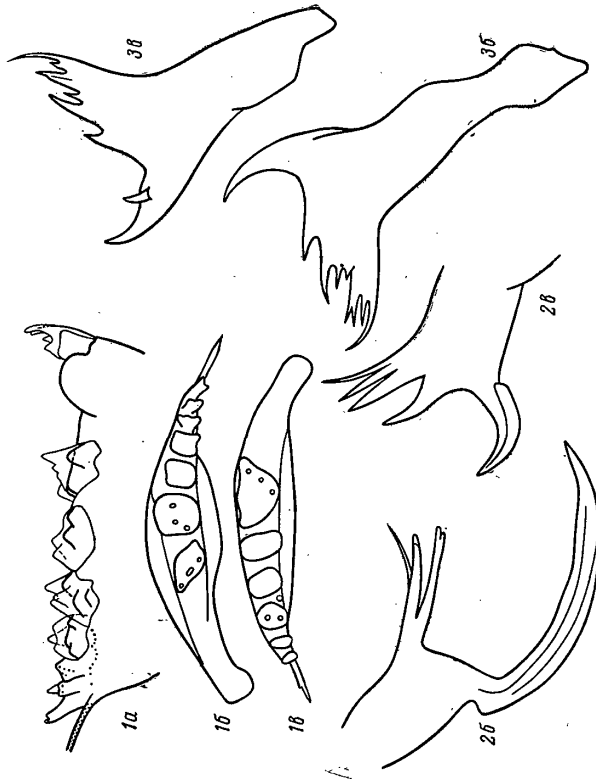


Рис. 12. Жевательная пластинка мандибулы самок каланоида.

1 — *Calanus plumectus*, а — вид сбоку, б и в — сверху (б — правая, в — левая); 2 — *Heterohabdus robustus*, (б — сбоку, правая, в — сбоку, левая); 3 — *Eucalanus pacificus*, (б — сбоку, правая, в — сбоку, левая). (1 — по: Вышварцева, 1976; 2, 3 — по: Бронский, 1950).

родов и может быть хорошим источником диагностических признаков (например, семейства *Angarthidae*, *Eucalanidae*, *Aetideidae* и др.) (рис. 11, 12).

Мандибула у каланусов — двуветвистая конечность с двучлениковым протоподитом, проксимальный членик которого превращен в мандибулярную пластинку, дистальный — в основание щупика. Членики мандибулы в литературе трактуются по-разному. Так, ряд авторов мандибулярную пластинку считают прекоксиподитом, причлененное к ней узкое кольцо — коксоподитом, а основная щупика — базиподитом (Hansen, 1925; Vogtlaile, 1926; Brehm, 1926—1927, и др.). Мы же вслед за Гернеем (Gierne, 1931), Геергардом (Heegaard, 1945) и Вышварцевой (1976) считаем мандибулярную пластинку коксоподитом, а промежуточное кольцо между ней и щупиком — соединительной перешейкой, обеспечивающей подвижность щупика относительно пластинок.

Мандибулярная пластинка сложной формы, со слегка выгнутым жующим краем, наминающим совок. На этом крае несколько поперечных рядов зубцов. Зубец обычно имеет вид узкого многовершинного кутиклярного гребешка. Часть зубцов бывает покрыта коронками, представляющими собой сдвинутые с боков и суженные кверху полые кремневые образования, представляющие собой опал (Беклемпшев, 1954, 1959). На жующем крае можно различить 3 группы зубцов: вентральную — V, центральную — С и дорсальную — D. Вентральная группа V взрослых стадий состоит из одного или двух зубцов (V_1 и V_2), отделенных от остальных довольно широко промежуток — диастемой —

пластинка у самцов части видов имеет такое же строение, как у самок, однако у некоторых она редуцирована и слабо хитинизирована. Иногда имеются лишь рудименты зубцов, иногда и они полностью отсутствуют.

Базиподит щупика мандибулы у *Salanus* почти треугольной формы с 4 щетинками на внутреннем крае. От широкой дистальной части базиподита отходят 2 ветви. Эндоподит двухчлениковый. 1-й членик на внутренней стороне у дистального конца имеет бульбовидное вздутие, служащее основанием двум длин-

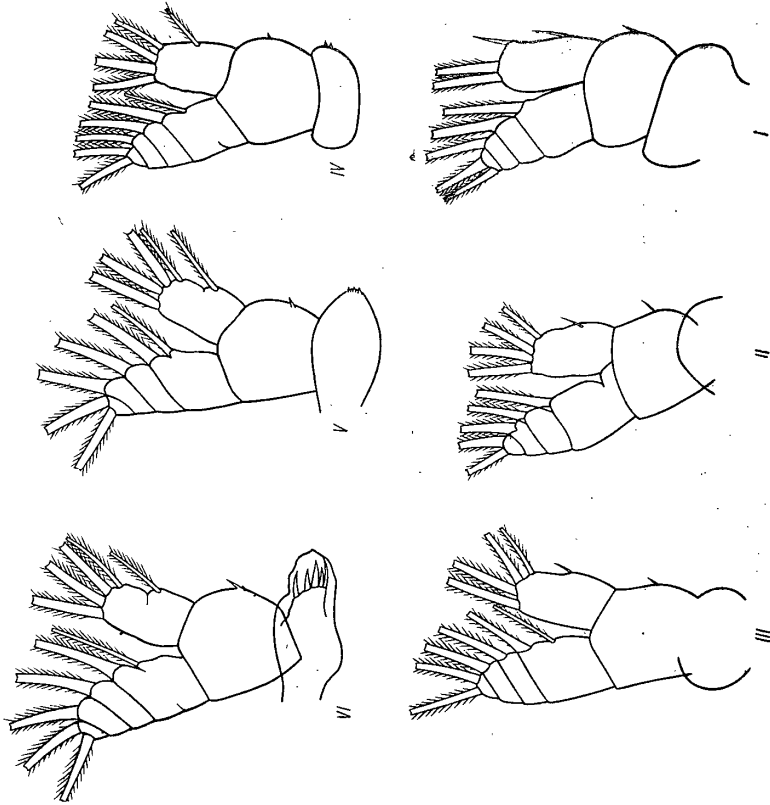


Рис. 14. Мандибула науплиусов *Parachanna elongata*. I—VI науплиальные стадии (по: Сакрбейл, 1934).

ным и двум более коротким щетинкам. 2-й членик по длине примерно равен первому, на дистальном конце он расширен и несет 9 бичевидных апикальных щетинок и еще две на задней поверхности членика у основания 4—6-й щетинок. Экзоподит мандибулы пятичлениковый. Размер члеников этой ветви уменьшается в дистальном направлении; от внутреннего края 1—4-го отходит по 1 щетинке; 5-й несет две апикальные щетины.

У некоторых *Salanoidea*, например у видов сем. *Augartiliidae*, щупик может быть сильно редуцирован и иногда полностью лишен эндоподита. Щупик самцов *Salanoidea* отличается от такового самок наличием волосков на щетинках 2-го членика эндоподита и редуцицией ряда щетинок.

В онтогенезе в морфологии мандибулы *Salanoidea* на последних науплиальных (IV—VI) стадиях не происходит почти никаких изменений. Протоподит двухчлениковый; коксоподит имеет вид мандибулярной пластинки с одной огуленной щетинкой в своей средней части и с несколькими зубцами и 1 пыльчатой щетинкой на жующем крае (рис. 13). Щупик состоит из уплощенного основания и двух слабо отклоненных от него ветвей. Основание щупика (базиподит) имеет на внутреннем крае 5 крепких щетинок, снабженных щипиками (жующие ще-

тинки) и апикально несет эндоподит, неотчетливо поделенный на 2 членика и четырехчлениковый экзоподит. В целом мандибула имеет сильно уплощенную листовидную форму.

Коксальный членик протоподита (коксоподит) приобретает форму мандибулярной пластинки (у каланусов) на IV науплиальной стадии, либо жующие части формируются позже, только у науплиусов VI стадии или копеподитов I стадии (рис. 14). В целом у видов *Salanoidea*, размопоясавшихся в поверхностной, эвфотической, зоне, питание у науплиусов начинается рано — на II—III стадиях. К этому моменту формируются жующие части мандибулы, сначала в виде щипов и щетинок, а с IV стадии коксальный членик приобретает форму мандибулярной пластинки. Большинство (если не все) глубоководных видов начинает

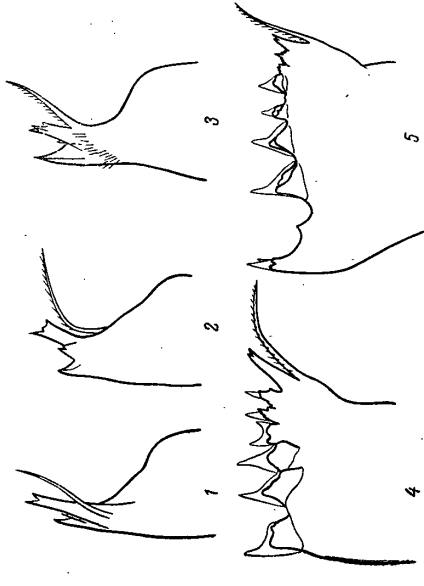


Рис. 15. Жующий край мандибулы *Salanus glacialis* (по: Вышкварцева, 1976). 1—3 — науплиусов IV—VI стадий; 4, 5 — копеподитов I и II стадий.

питание позже, по-видимому, только с I копеподитной стадии, на которой и формируются жующие части мандибулы.

У копеподитов I стадии основные отделы мандибулы уже сформированы, однако мандибулярная пластинка отличается от дефинитивного состояния отсутствием вентральных зубцов (рис. 15), которые появляются у копеподитов II стадии, и неполным вооружением второго членика эндоподита. Формирование вооружения этого членика, а с ним и всей конечности заканчивается на VI стадии.

Максилллы или первая максилла. Строение максилллы сложнее, чем других ротовых конечностей, и варьирует у видов разных родов и семейств. Относительно гомологии частей максилллы в литературе приведены весьма противоречивые точки зрения (рис. 16).

Гисбрехт (Giesbrecht, 1892) делит максилллу на две части: базальный членик 1-й с одной внутренней и одной наружной лопастью и базальный членик 2-й с эндоподитом, экзоподитом, двумя внутренними и одной наружной лопастями. Хансен (Hansen, 1925) в максиллле выделяет прекоксодит с двумя внутренними лопастями, или, по его терминологии, лациями, и одной наружной лопастью — преэпиподитом, коксоподит с одной внутренней лопастью и одной наружной щетинкой и базиподит, к которому причленены подвижно экзоподит и эндоподит. Боррадайл (Borradale, 1926) выделяет в максиллле каланусов массивный членик с эндитом первым (гнатобазой) и экзитом первым (преэпиподитом), расположенный за ним узкий участок, представляющий 2-м и 3-м члениками со 2-м и 3-м эндитами и со 2-м очень маленьким экзитом (метэпиподитом), и, наконец, 4-й длинный членик, несущий экзоподит и эндоподит. По мнению Боррадайла, дистальный членик ствола (аллобазиподит), возможно, даже состоит из 4-го и 5-го первичных. Вероятно, правильное всего отражает расчленение этой ножки схема Гернея (Gurney, 1931; Вышкварцева, 1976); 1-й членик с хорошо развитой внутренней лопастью — гнатобазой, 2-й с округлым

эпиподитом и еще одной почти прямоугольной внутренней лопастью. Шов между 1-м и 2-м члениками выражен неясно, но в этом месте конечность каланусов обладает значительной подвижностью: эпиподит может занимать положение под углом почти 90° к 1-му членику. 3-й членик с одной внутренней, сходной с предыдущей и одной наружной чебольной лопастью. 4-й членик максилллулы обычно длинный, но узкий. От его дистального конца отходит трехчлениковый

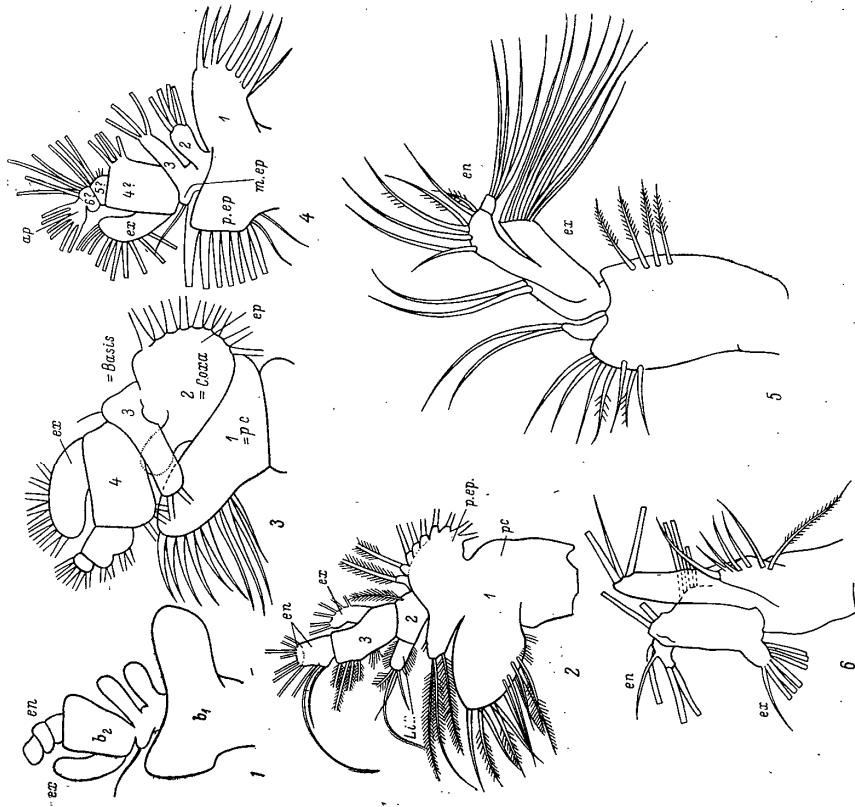


Рис. 16. Типы расчленения максилллулы каланоида. 1 — по: Giesbrecht, 1892; 2 — по: Nausea, 1925; 3 — по: Curney, 1931 (*Calanus*); 4 — по: Vogtalle, 1926; 5, 6 — по: Бронский, 1950 (5 — *Salasella*, 6 — *Paracalanella*). 1, 2 — внутренняя лопасть, р. сп. — прекоксиподит, ep — эпиподит, p. ep — преэпиподит, pc — базальный членик. Арабские цифры — порядковые номера члеников.

эпиподит с 3, 3 и 7 щетинками соответственно, а экзоподит, имеющий вид нечленистой овальной лопасти с 11 щетинками, отходит от проксимального конца наружного края. По Гернею гомологию члеников максилллулы установить трудно, он ограничивается лишь допущением, что первые 3 из названных представляют собой 3 типичных членика протоподита: прекоксиподит, коксиподит и базиподит, а 4-й членик ствола в таком случае оказывается уникальным. Герней указывает также на то, что максилллула каланоида имеет четкое функциональное деление на проксимальную часть, включающую 1-й и 2-й членики, и подвижно приращенную к ней дистальную часть.

Описанное выше строение максилллулы, по-видимому, близко к исходному для *Salanoidea* типу. В сравнении с этим исходным типом у одних групп появились дополнительные вооружения в виде шипиков (*Spinocalanus*) у других, на-

против, отмечается редукция щетинки и даже отдельных частей конечностей (например, в семействах Augartiliidae, Pontellidae, Sandacsiidae).

У самцов в типичном случае максилллула имеет полный состав вооружения, свойственный исходному типу, и фактически не отличается от конечности самок. Можно отметить лишь некоторое усиление щетинки экзоподита. У самцов некоторых видов по сравнению с самками отмечается редукция отдельных частей. Обычно атрофируются внутренние придатки конечности (первая — третья внутренняя лопасти, эпиподит и их вооружение). Сильнее всего редукция подвратается гнатобаза и вторая внутренняя лопасть.

Развитие вооружения этой сложно расчлененной конечности происходит постепенно. На науплиальных стадиях она расчленена еще не полностью

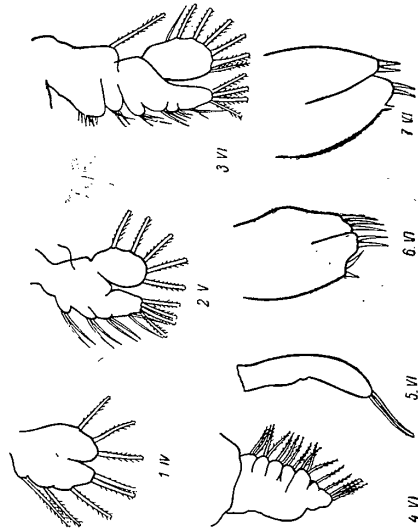


Рис. 17. Конечности науплиусов IV—VI стадии *Salanus rymchirus* (по: Sampbell, 1934). 1—3 — максилллула, 4 — максилла, 5 — максиллисида, 6 — P1, 7 — P2.

(рис. 17). На I копепоидной стадии имеются уже все 4 членика ствола, но эндоподит еще двухчлениковый. Разделение протоподита максилллулы на выделенные Гернеем 4 членика, пожалуй, лучше всего видно именно на первой копепоидной стадии. Вооружение придатков конечности еще неполное. На II копепоидной стадии число щетинки добавляется 2 щетинки. У копепоидов III стадии число щетинки пополяется на гнатобаза, на эпиподите, а на 4-м членике становится, как у взрослых особей. Кроме того, происходит разделение 1-го и 2-го члеников эндоподита, имеющего теперь окончательное трехчлениковое строение, но еще целоподное вооружение. На IV копепоидной стадии становится полным вооружение гнатобаза. На V стадии заканчивается формирование вооружения эндоподита, а экзоподита и с ними всей конечности — у взрослых.

Максилла (вторая максилла). Этот придаток у различных семейств и родов каланоида значительно варьирует как в отношении расчлененности, так и по вооружению (рис. 18, 19). Щетинки максиллы могут превращаться в крепкие шипы с зубцами (виды р. *Xanthocalanus*, например) или обладать весьма своеобразной формой гребневидными образованиями (сем. Augartiliidae), функциональное значение которых до сих пор неясно. К несомненно сенсорным образованиям надо отнести разнообразные (особенно у видов семейств Scolecithricidae и Phaeopidae) лентовидные структуры, часто несущие в своей дистальной части подобие «бутона» из тонких и извитых щетинок (рис. 19). У р. *Augartilia* все щетинки максиллы превращены в пучки тонких щетинок. Род *Chiridella* характеризуется весьма своеобразным строением максиллы, несущей на дистальном конце пальцевидные выросты.

Максилла *Salanoidea* представляет собой одновыступую конечность с рядом эндитов на внутреннем крае и одной густо опушенной щетинкой на внешнем, которая, однако, имеется не у всех видов; по мнению некоторых авторов, внеш-

щетки, по данным Боррадайля, располагается у проксимального конца второго основного членика.

Согласно Гернею, прекоксодит максиллы каланоида, как правило, сливается с телом и неразличим (Gigney, 1931). Имеются лишь 2 членика протоподита (коксодит и базиподит), каждый с двумя внутренними лопастями. Герней считает, что наружную щетинку нельзя рассматривать как рудимент экзоподита, поскольку она, по его мнению, принадлежит коксодиту, а не

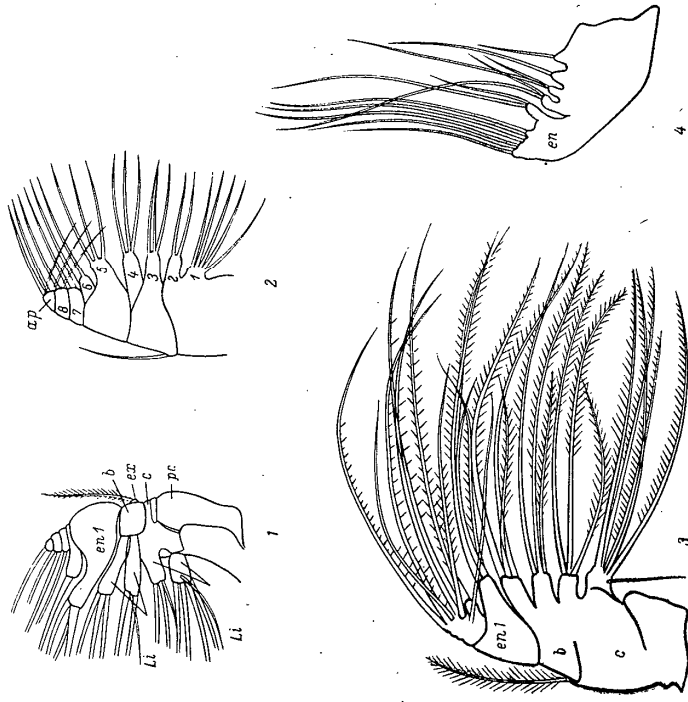


Рис. 19. Расчленение максиллы каланоида.

1 — по: Hansen, 1925; 2 — по: Borgadaile, 1926; 3, 4 — по: Вышкарцева, 1976 (самка и самец *Neocalanus gracilis*).

базиподиту, как полагалось бы наружной ветви. Вслед за Хансеном Герней полагает эндоподит состоящим максимум из 5 члеников, причем 1-й членик с крупной внутренней лопастью, а остальные рудиментарные. Деление максиллы на протоподит и эндоподит с 1-м крупным члеником, отмечает Герней, лучше всего видно у таких представителей каланоида, как *Heterohabdus* и *Heterosore*.

Максилла *Calanus* s. l. и примитивная конечность *Salapoidea* в целом (по Вышкарцевой, 1976) имеют двухчлениковый протоподит (коксодит и базиподит) и пятичлениковый эндоподит, 1-й членик которого значительно крупнее остальных. Наружная щетинка располагается на базиподите против 3-го эндита. Дело в том, что покровы коксодита максиллы сильно склеротизованы и слегка выступают на наружном крае, охватывая поперечным основанием более узкого 2-го членика, и иногда прикрывают место прикрепления наружной щетинки, отчего может создаваться впечатление (Gigney, 1931), что она принадлежит коксодиту. Членики протоподита имеют по две лопасти. 1-й членик эндоподита массивный с большой внутренней лопастью, 2-й очень узкий с небольшой лопастью, 3-5-й членики очень маленькие, со щетинками на внутреннем крае.

В типичном случае максилла *Calanus* s. l. имеет следующий набор щетинок: протоподит: лопасть 1-я — 6, лопасти 2-4-я — по 3; членики эндоподита:

няя щетинка представляет собой остаточный экзоподит (Hansen, 1925; Lang, 1947).

По мнению Гисбрехта (Giesbrecht, 1892), максилла состоит из базиподита 1-го с 4 внутренними лопастями и одной внешней щетинкой, базиподита 2-го с одной, пятой по счету лопастью и трехчленикового эндоподита. Хансен (Hansen, 1925) считает, что базиподит состоит из 2-го и 3-го члеников, а эндоподит из 4-го, 5-го и 6-го члеников.

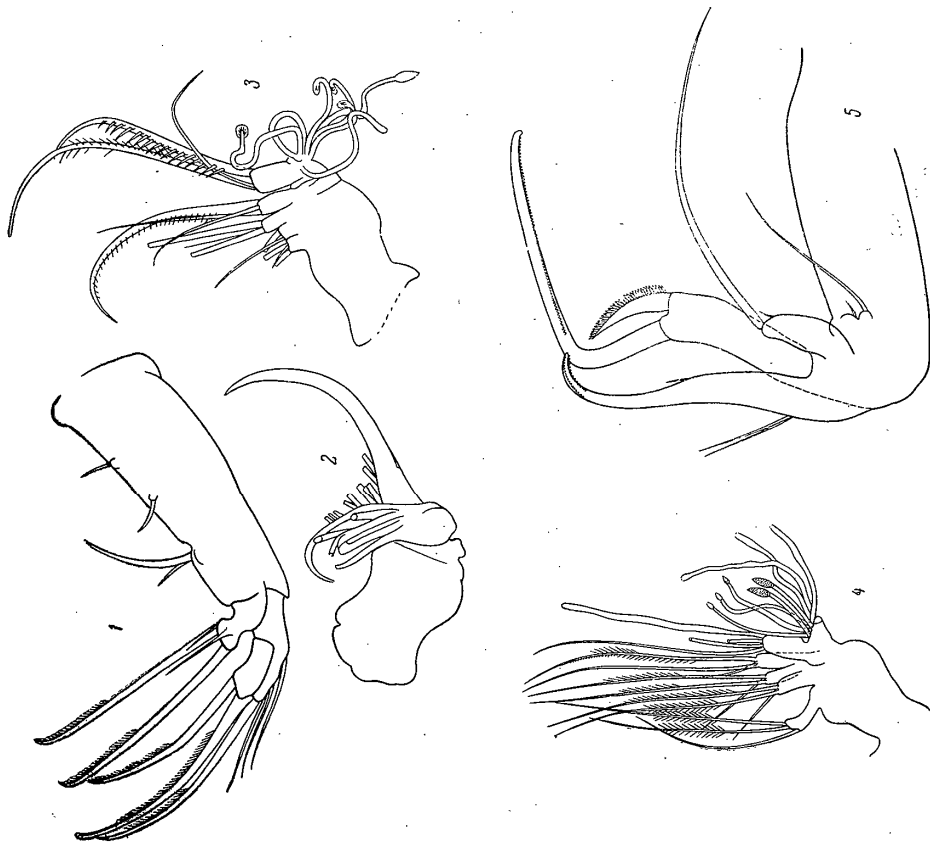


Рис. 18. Максилла (по: Бродский, 1950).

1 — *Heterohabdus norvegicus*, 2 — *Xanthocalanus polaris*, 3 — *Onchocalanus magnus*, 4 — *Scaphocalanus brevicornis*, 5 — *Chiridietta* sp.

sel, 1925) считает максиллу каланоида состоящей из расположенного в основании конечности прекоксодита, имеющего вид большой хитинизированной пластинки с перепончатым краем без придатков, коксодита — узкой пластинки с 2 лопастями на внутреннем крае и базиподита — широкой пластинки с 2 хорошо развитыми лопастями на внутреннем крае и одной наружной щетинкой (остаток экзоподита по Хансену). Эндоподит конечности, по мнению Хансена, пятичлениковый: первые 2 членика снабжены лопастями — эндитами, несущими щетинки.

Боррадайль (Borgadaile, 1926) различает в максилле *C. fittarehicus* 3 крупных членика с двумя эндитами каждый (из которых 2 проксимальных представляют собой членики ствола) и 3 маленьких членика без эндитов. Наружная

1-й (лопасть 5-я) — 4, 2-й (лопасть 6-я) — 1+2 коротеньких, 3-й — 2, 4-й — 2, 5-й — 3. Максилла уплотнена и слегка выгнута. Максиллы самок разных видов калянусов отличаются между собой длиной и различной густотой опушения щетинок (Вышкарцева, Гутельмахер, 1971).

Максиллы самок у части видов калянусов, как и у самок, хорошо развиты, но густота опушения щетинок иногда несколько иная, чем у самок. У другой части видов максилла сильно редуцированная, слабо хитинизированная, с мало заметными или незаметными швами.



Рис. 20. Максиллипеда (по: Бродский, 1950).

1 — *Pseudocryptus polaris*, 2 — *Pseudocryptus polaris*, 3 — *Corycaeanus indicus*, 4 — *Arictellus simplex*.

В онтогенезе на I колепидитной стадии максилла имеет двухчлениковый протоподит, где полное вооружение имеет только 1-я лопасть, и трех-четырёхчлениковый эндоподит.

На II колепидитной стадии эндоподит становится пятичлениковым. На III стадии заканчивается формирование его вооружения и тогда только на первой лопасти коксоподита недостает одной щетинки, которая появляется на IV стадии. На V стадии изменений в составе вооружения не происходит. Таким образом, формирование максиллы заканчивается раньше, чем любой другой конечности цефалоторакса.

Максиллипеда состоит из двух базальных члеников: 1-го — с 1, 2, 3 и 4 щетинками и 2-го — с 3 средними и 2 дистальными щетинками — и пятичленикового эндоподита.

По Боррадалю (Borradale, 1926) протоподит максиллипеды состоит из двух члеников: 1-го — узкого с 1 щетинкой и 2-го — с 3 группами щетинок (который, таким образом, фактически включает в себе 2—4-й первичные членики ствола). Далее следует 6 члеников эндоподита.

Хансен (Hansen, 1925) считает протоподит максиллипеды каланоида исходно состоящим из трех члеников: короткого прекоксоподита без вооружения, коксоподита с тремя группами и базиподита с одной группой щетинок. Экзоподит отсутствует, эндоподит пятичлениковый. Герней (Gurney, 1931) также выделяет

3. Велосложие ракообразные

ные дистальные щетинки связаны с одним из типов хищничества. Это главным образом грызущие хищники (семейства Euschaetidae, Arictellidae и др.). У других, тоже хищных форм (сосущие хищники) сильно вооружены максиллы, а максиллипеды в различной степени редуцированы (например, виды семейств Saccasidae, Heterohabidae).

Расчленение максиллипеды, так же как и максиллы, различными авторами трактуется неоднозначно (рис. 21). По мнению Гисбрехта (Giesbrecht, 1892),

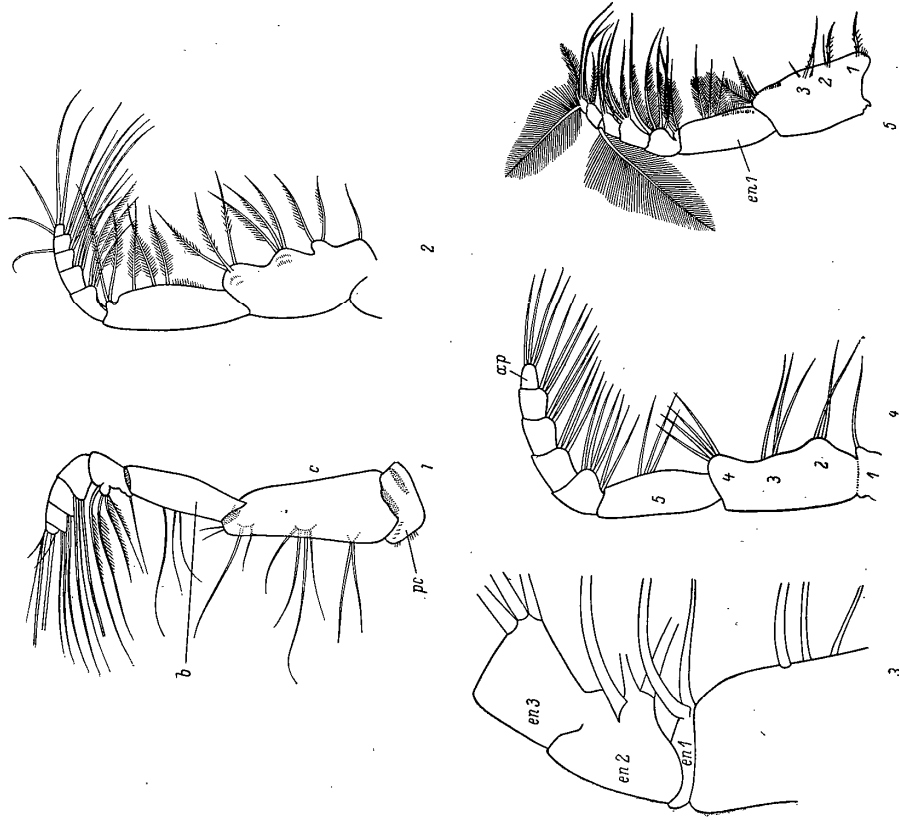


Рис. 21. Расчленение максиллипеды каланоида.

1 — по: Hansen, 1925; 2—3 — по: Gurney, 1931 (2 — *Tetorca*, 3 — *Calanus* sp.); 4 — по: Borradale, 1926; 5 — по: Вышкарцева, 1976 (самец *Nesocalanus tenuicornis*). На 4 и 5 — арабские цифры — номера первичных члеников.

Максиллипеда состоит из двух базальных члеников: 1-го — с 1, 2, 3 и 4 щетинками и 2-го — с 3 средними и 2 дистальными щетинками — и пятичленикового эндоподита.

По Боррадалю (Borradale, 1926) протоподит максиллипеды состоит из двух члеников: 1-го — узкого с 1 щетинкой и 2-го — с 3 группами щетинок (который, таким образом, фактически включает в себе 2—4-й первичные членики ствола). Далее следует 6 члеников эндоподита.

Хансен (Hansen, 1925) считает протоподит максиллипеды каланоида исходно состоящим из трех члеников: короткого прекоксоподита без вооружения, коксоподита с тремя группами и базиподита с одной группой щетинок. Экзоподит отсутствует, эндоподит пятичлениковый. Герней (Gurney, 1931) также выделяет

ние лопасти направлены вперед, к ротовому отверстию. Шипы гнатобазы в крайнем переднем положении достигают щели в нижней губе, а щетинки двух дистальных лопастей простираются над верхней губой. Дистальная, подвижно-причлененная часть максиллы с эндоподитом и экзоподитом может располагаться перпендикулярно брюшной поверхности или отклоняться к переднему или заднему концу тела. Эндоподит максиллы имеет 6 длинных и 3 более короткие проксимальные щетинки, которые отходят от эпиподита, направляясь прямо назад, а дистальные сначала направляются наружу, а затем поворачивают к заднему концу рачка. Таким образом, щетинки эпиподита, расправленные веером, оказываются латеральнее щетинок следующей конечности — максиллы.

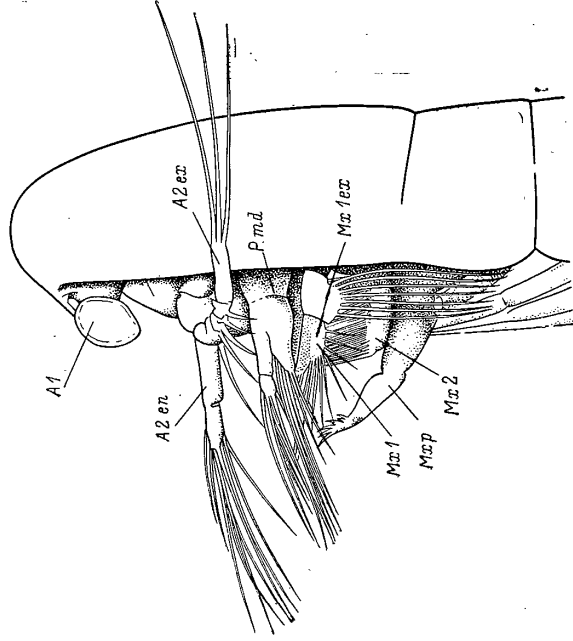


Рис. 22. Схематическое изображение передней части тела *Calanus finmarchicus*, вид сбоку (по: Sappou, 1928).

Максиллы расположены еще ближе к средней линии тела и отходят от брюшной стороны в вентральном направлении. Их края, снабженные эндитами, и щетинки последних направлены к переднему концу, а выпуклые стороны конечностей обращены к средней линии тела.

Непосредственно за максиллами и еще ближе к средней линии тела расположены максиллиеды, чьи протоподиты отходят в вентральном направлении параллельно максилле и тесно к ней прилегают. Дистальные части максиллиеды, подвижно-причлененные к протоподиту, могут быть отклонены то к переднему, то, напротив, к заднему концу тела и при этом еще они бывают в разной степени разведены в стороны.

Плавательные ноги рачка, следующие за ротовыми конечностями, могут быть отведены вперед, в положение, при котором образуют с фронтальной плоскостью угол примерно 30—45°, так что вершины первых двух пар ног доходят почти до нижней губы, располагаясь как раз над пространством между двумя максиллами. При отведении назад они ложатся параллельно абдомену.

Плотность расположения конечностей на цефалоне у разных видов каланоидов, а также в большинстве семейств варьирует незначительно. Довольно сильно отличаются от прочих роды *Rhincalanus* и *Eucalanus*, у которых антеннулы расположены на большем (в 2—3 раза больше, чем обычно) расстоянии от антенны за счет сильного удлинения передней части головы.

Функционирование ротового аппарата и питание каланоида. С п о с о б ы и т а н и я. Наиболее интенсивные исследования по питанию *Calanoida*

у максиллиеды трехчлениковой протоподит: прекоксиподит очень узкий, без щетинки, коксиподит с тремя или четырьмя, а базиподит с одной группой щетинки. Герней предполагал, что, возможно, протоподит максиллиеды, как и у максиллы, состоит из 4 первичных элементов, а эндоподит — первично из 6 члеников. При этом он рассматривал как самостоятельный узкий членик с небольшой лопастью, несущей 2 щетинки, на границе протоподита и эндоподита, отмечая, однако, что иногда у каланоида он бывает слит с протоподитом, например у *Leptoa*, но у *Calanus* и других групп четко отделен от него или даже частично слит с последующим члеником эндоподита.

Вышкварцовой (1976) представляется сомнительным выделение в качестве самостоятельного членика узкого, слабо хитинизированного без каких-либо придатков участка в основании конечности (его она рассматривает как соединительную мембрану). Членик с 4 эндитами, по ее мнению, и представляет собой протоподит конечности, состоящий из 4 первичных элементов. Эндоподит, таким образом, оказывается шестичлениковым и начинается почти таким же длинным, как протоподит, члеником, подвижно-причлененным к нему, причем сочленение здесь сложное, напоминает «сустав». Лопасте с 2 щетинками, следующая за этим члеником, у старших стадий видов *Calanidae* сливается с последующим члеником, который в результате несет две группы щетинок, 3—6-й членики эндоподита, каждый с одной группой щетинок на внутреннем краев.

У самцов часто бывает изменена форма конечности, а именно: относительная длина конечности у большей части видов меньше, чем у самок, расчленение становится менее четким (по-видимому, уменьшается подвижность соединения члеников). Вооружение внутреннего края максиллиеды у самцов некоторых видов такое же, как у самок, тогда как у других бывает частично редуцировано, причем чаще всего на протоподите. Нередко бывают изменены наружные щетинки двух дистальных члеников эндоподита. Они то почти полностью редуцированы (у *Spinocalanus*), то, напротив, получают более сильное развитие и иное расположение (в семействе *Calanidae*).

На VI науцлиальной стадии имеется только нерасчлененный зачаток конечности (рис. 17). На I копепоидной стадии конечность состоит из протоподита и трехчленикового эндоподита с неполным вооружением. На II стадии эндоподит становится четырехчлениковым. На III стадии протоподит получает полное вооружение, но эндоподит еще состоит из 5 члеников. Шесть члеников формируются на IV стадии, но полное его вооружение завершается лишь на VI стадии.

Взаимное расположение ротовых конечностей (на примере каланусов) (рис. 22). Антеннулы расположены близ вершины головы, по бокам вентральной поверхности и при парении или скольжении движением расправлены в стороны и перпендикулярны к телу рачка.

Антенны прикрепляются чуть выше верхней губы на расстоянии от вершины головы, составляющем 12—20% длины цефалоторакса, и направлены вентролатерально. Экзоподит антенны при парении и скольжении движением отогнут к спинной стороне, и 3 дистальные щетинки седьмого членика поднимаются над дорсальной частью цефалоторакса — а щетинки первого—шестого члеников расправлены веером по бокам тела; эндоподит выступает вентролатерально, образуя угол примерно 120° с фронтальной плоскостью. Эндоподиты, однако, могут отводиться ближе к средней линии тела.

Верхняя, а также нижняя губы (подробнее об этих придатках см. раздел «Внутреннее строение», описание пищеварительной системы) имеют довольно сложное вооружение из щетинок и шпиков (With, 1915) и, по-видимому, играют определенную роль при питании (см. с. 62—63).

По бокам от ротовой впадины располагаются мандибулы. Мандибулярные пластинки лежат между массивной верхней губой и раздвоенной, выступающей в виде 2 сосочков, нижней. Их жующие края расположены так, что вентральные зубцы направлены наружу, а дорсальные — вглубь ротовой впадины. От мандибулярной пластинки в вентролатеральном направлении отходит мандибулярный щупик. Он располагается под эндоподитом антенны, последний оказывается между ветвями щупика.

Максиллула отходит от брюшной стороны рачка в вентральном направлении, немного отступая от мандибулы и ближе к средней линии тела. Ее внутрен-

проведены в основном на видах семейства Calanidae, (род *Calanus*).¹ Сведения о питании каланусов как литературные, так и основанные на собственных наблюдениях, наиболее полно приведены у Вышкарцевой (1977а). Питание каланусов может осуществляться четырьмя способами.

Фильтрационный способ. Питание за счет офилтрирования пищи на бо- лее или менее неподвижной максилле наблюдалось у *Calanus finmarchicus*, *C. helgolandicus*, *C. hyperboreus*, *C. glacialis* и *C. pacificus*. Наиболее подробно механизм фильтрации описан для *C. finmarchicus* Г. Кэнноном (Cannon, 1928), использовавшим при наблюдениях стробоскоп, и А. Лаудсом (Laud- des, 1935), применившим скорост- ную съемку.

Офилтрирование пищи проис- ходит во время медленного, плав- ного продвижения рачков. Обычно при этом их тело занимает верти- кальное положение, передний ко- нец направлен вверх. Вибрация головных конечностей, которые состоят вокруг тела обшпирную систему водоворотов, вызывает медленное скользящее движение рачков. При наблюдении под би- нокулярным микроскопом в первую очередь видны два водоворота по бокам тела, расположенные в про- странстве между антеннулами и стенкой тела, с центром примерно на уровне середины цефалото- ракса (рис. 23). Вода в них на- равлена снаружи и спереди к телу рачка и затем назад и снова на- ружу. Помимо этих, имеются та- кие же водовороты у брюшной и спинной сторон рачка. Со спинной стороны ток воды в водоворотах гораздо менее интенсивен, чем по бокам и брюшной поверхности. Рачок плавает как бы в центре системы этих водоворо- тов, которые Кэннон обозначил как плавательный водоворот («swimming vortex»). Непосредственно у брюшной поверхности рачка образуется другая, менее об- ширная система водоворотов. При наблюдении под бинокулярным микроскопом из этой системы токов видны два небольших водоворота с центром у основания максиллипод. По Кэннону это пищевой водоворот («feeding vortex»). Токи воды направлены в нем к средней линии тела и вперед, затем наружу и назад, т. е. противоположно, чем в плавательном.

Расположение ротовых конечностей обуславливает у брюшной поверхности возникновение двух камер: фильтрационной и насосывательной. Первая от- граничена сверху брюшной поверхностью тела рачка («птололог камеры»), с боков — щетинками максилл, снизу — вершинами плавательных ног («шпи- л камеры») и спереди — верхней губой. Насосывательная камера расположена снаружи от фильтрационной и образована щетинками максилл (изнутри), эпиподитами максилл (снаружи) и сверху — брюшной поверхностью тела. Единственным входом в фильтрационную камеру оказываются пространные между широко расставленными основаниями максиллипод. Пищевой водоворот проходит в фильтрационную камеру в щель между вершинами плавательных ног и стенкой тела и далее между основаниями максиллипод вперед.

Функции и характер движений ротовых конечностей и даже отдельных их частей при питании неодинаковы. Система плавательных водоворотов образует

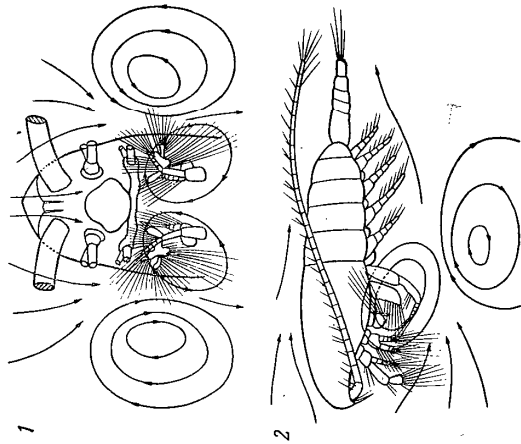


Рис. 23. Схема токов воды, образующихся при работе ротовых конечностей у *Calanus* (по: Cannon, 1928, с изменениями).
1 — вид с брюшной стороны, 2 — вид сбоку.

сторону ток воды в водоворотах гораздо менее интенсивен, чем по бокам и брюшной поверхности. Рачок плавает как бы в центре системы этих водоворо- тов, которые Кэннон обозначил как плавательный водоворот («swimming vortex»). Непосредственно у брюшной поверхности рачка образуется другая, менее об- ширная система водоворотов. При наблюдении под бинокулярным микроскопом из этой системы токов видны два небольших водоворота с центром у основания максиллипод. По Кэннону это пищевой водоворот («feeding vortex»). Токи воды направлены в нем к средней линии тела и вперед, затем наружу и назад, т. е. противоположно, чем в плавательном.

¹ Способы питания кроме каланусов описаны у *Acartia clausi*, *Centropages typicus* и *Eucala- nus pileatus* (Петипа, 1953, 1977; Donaghy, Smoll, 1979; Rosenberg, 1980; Koehl e. a., 1981).

совместным действием антенн, мандибулярных пуликов и экзитов максилл, вращающихся с большой скоростью (примерно, 600 ударов в минуту). Система пищевых водоворотов оказывается производной от плавательных, вращение мак- силл и максиллипод их усиливает.

Конечности при офилтрировании пищи вращаются в метахронном ритме, т. е. каждая начинает свой удар назад немного раньше, чем конечность непо- средственно впереди от нее.¹

Пищевой комок из задержанных мелких частиц формируется у вершины фильтрационной камеры. Осевшие на щетинках максиллы частицы как бы стекают к месту образования комка. Их движение осуществляется за счет подрагивания щетинки максиллы и окаймляющих их волосков и токов воды. Гнатобазы максилл не участвуют в ссыывании пищевых частиц, как это по- лагал Кэннон (Cannon, 1928), но помогают формировать и уплотнять пищевой комок. Когда он сформирован, максиллы совершают несколько резких ударов вперед и внутрь, подталкивая его к ротовому отверстию. Одновременно прои- водятся колебательные движения гнатобаз максилл, которые, по-видимому, совместно с мандибулами сминают комок. Наконец, во время мускульного движения пищевода пища засасывается в глотку. Иногда резкими ударами максилл назад, при которых расстояние между щетинками увеличивается, пищевой комок отбрасывается, и осевшие частицы смыываются токами воды. Формирование пищевого комка и отбрасывание нежелательных частиц наблю- далось у каланусов неоднократно различными исследователями.

Второй способ питания. По данным Петипа (1967), пищевые частицы (глав- ным образом округлые, не очень крупные пищевые объекты типа клеток *Protozo- ocellular micas*) могут подводиться прямо ко рту *C. helgolandicus* токами воды, создаваемыми совместным вращением максиллипод, экзитов максилл, пу- ликов мандибул и ветвей антенн. В этом случае пища проходит к ротовому от- верстию через область насосывательной камеры. Максиллы образуют направля- ющий канал, по которому она как бы стекает прямо в рот. При таком способе полочения пищи максиллиподы вращаются близко к средней линии тела. Если же максиллиподы при вращении разведены в стороны или совсем не вращаются, то пища пронесется мимо под ротовой областью. Мелкие пищевые объекты могут подводиться ко рту также при вращении только одних максиллипод. В таком случае пищевые частицы загоняются в «насосывательную камеру» одновремен- ными ударами максиллипод и первых пар грудных ног. Удары грудными ногами каланус совершает довольно регулярно. Питаясь таким образом, каланус или скользит в воде, или остается неподвижным.

По данным Вышкарцевой (1977а) пища (*Coscinodiscus* sp., диаметр клеток 60—100 мкм) подводилась ко рту *C. helgolandicus* и *C. glacialis* также токами воды через пространные между максиллудой и пуликом мандибулы или между мандибулой и протоподитом антенны. Такой путь клеток наблюдался во время энергичной работы антенн, пуликов мандибул и эпиподитов максиллуд. Частицы, проносящиеся над вращающимися вершинами конечностей, сначала начинали вращаться вместе с ними, а затем проскальзывали к основанию конечностей. Было видно, как, слегка вибрируя, пищевая частица по направ- ляющему каналу, образованному спереди щетинками протоподита антенны, а сзади — щетинками экзитов максиллуды, подводилась сбоку к ротовому от- верстию и затем мгновенно засасывалась.

Третий способ питания каланусов представляет собой активный захват пищевых частиц и применяется при питании крупными (примерно 300 мкм и выше) пищевыми объектами. При этом рачки не производят никаких вращатель- ных движений ротовых конечностями и не создают водоворотов. Они двига- ются мелкими частями скачками, вызываемыми легкими ударами живота. Крупные неподвижные объекты (например *Coscinodiscus janischii*, *Noctiluca miliaris*, яйца копенуд) каланус обнаруживает чаще всего при непосредственном соприкосновении с ними. Успешный захват осуществляется в том случае, если столкновение происходит в области, ограниченной ventральной стенкой тела, максиллиподами и с боков — экзитами максиллуд. Однако, рачки способны

¹ Детальное описание функции ротовых конечностей см.: Вышкарцева, 1977а.

пища заносится в рот токами воды. Пищевые частицы задерживаются мандибулами. В конечных фазах своего движения назад уплощенные листовидные мандибулы оказываются обращенными своими слегка выпуклыми сторонами к брюшной поверхности тела, а жаующие щетинки их протоподитов и эндоподитов встречаются у его средней линии. В результате позадиглотки и эндоподитов образуется в виде кармана. Проползающая перед ротовой областью с плавающей ными токами воды частицы, попадая в этот карман, задерживаются и затем проталкиваются в рот шпиками протоподитов мандибулы и антенны. Это происходит в тот момент, когда конечности находятся в крайнем заднем своем положении. Описанный выше способ получения пищи, видимо, свойствен науллиусам всех (питающихся) стадий. На копеодитных стадиях, начиная с первой, механизм питания, судя по строению ротового аппарата, по-видимому, такой же, как у взрослых.

Все Salanoidea по способу питания представляют собой либо фильтраторов, либо хватателей и, вероятно, многие могут, смотря по обстоятельствам, с успехом пользоваться тем и другим способом. Вполне естественно поэтому предполагать, что ротовой аппарат исходной для Salanoidea группы обладал способностью к осуществлению и фильтрации, и активного захвата пищи. Как было показано, таким аппаратом как раз и обладают виды рода *Calanus* и, по-видимому, их ротовой аппарат наиболее близок к исходному для всех Salanoidea типу.

У рачков из других групп Salanoidea, например, родов *Acartia*, *Labidocera*, *Ambloseta*, *Tetopa*, представляющих собой по способу питания хватателей, потребителей смешанной пищи, а также в таких родах, как *Euchaeta*, *Tortanus*, *Caladisa* и других, т. е. у рачков-хватателей, хищников, ротовой аппарат оказывается более узко специализированным. У таких рачков преимущественное развитие получил один способ питания — активный захват пищи зачерпывающими движениями максиллы и максиллипод при участии других конечностей. Рачки-хвататели, особенно те, которые питаются животной пищей, имеют на ротовых конечностях крепкие, цепкие шипы и щетинки и расположение ротовых конечностей у них несколько иное. Так, у *Epiribidocera amphitrites* (Park, 1966) пространство между максиллами закрыто тесно стоящими друг к другу максиллипедами, и вместе они образуют что-то вроде «корзинки», венгерально прикрывающей ротовую впадину. Взрослые особи питаются мелкими ракообразными, поэтому корзинка, образованная максиллами и максиллипедами, функционирует активно, производя зачерпывающие движения. Когда *Epiribidocera* питается науллиусами *Artemia*, главную роль при ловле добычи играют максиллы, двигающиеся в дорсоантральном направлении совместно с максиллипедами. Иногда эти движения сопровождаются также раздвижением максилл в стороны. Более детально рассмотреть движения конечностей не удается, так как они перемещаются очень быстро. Все, что попадает в оральной углубление, задерживается там с боков максиллами, а с вентральной стороны максиллами и максиллипедами, когда они двигаются дорсально и вперед к ротовому углублению. Здесь частицы пищи размельчаются действиями мандибулярных пластинок, работающих против вооруженных шпиками стенок ротовой впадины, и далее пища автоматически проталкивается в рот.

Соответственно специализации по способу питания сократилось число выполняемых каждой из ротовых конечностей функций. Так, максилла у этих рачков может служить только для схватывания пищи, а не для схватывания и фильтрации, как у *Calanus*. Их антенны не создают водоворотов, одновременно подводящих пищу в ротовую область и вызывающих движение, что характерно для каланусов; антенны у рачков-хватателей служат только для движения и т. д. Соответственно строение ротовых конечностей этих представителей Salanoidea в сравнении с конечностями каланусов отличается редуцирующей элементом вооружения, обслуживающих фильтрацию при более сильном развитии других (коптевидных, зазубренных щетинки и т. д.). У наиболее специализированных форм отмечается олигомеризация числа члеников конечностей (*Acartia*, *Corticalanus*, *Sandacisa*, *Tortanus*) и утрачены черты листовидного типа строения и мультифункциональность максилл. В целом ротовой аппарат этих Salanoidea как в функциональном отношении, так и по строению конечностей, более специализирован, чем у каланусов.

обнаруживать пищу и на расстоянии 2—3 мм. Пища захватывается зачерпывающими движениями ротовых конечностей. При захвате крупной пищи каланусы ударяют максиллами назад и наружу. Это увеличивает расстояние между щетинками двух противопоставленных конечностей, и пищевой объект проскальзывает в пространство между ними. При ударах максилл вперед и внутрь пища захватывается, ориентируется и подталкивается к гнатобазам максилл и мандибулам. Одновременно с ударами максилл производится зачерпывающие движения максилл и удары грудных ног, что также способствует захвату пищи. Большое значение в удерживании и проталкивании крупной пищи, по-видимому, имеют крепкие щетинки максиллы и максиллипод.

Крупные клетки диадомы (*Coccolodiscus*, *Thalassiosira*) разламываются совместным действием шипов максилл и зубцов мандибулы. Часть содержимого с мелкими обломками створок заглывается, а остальная часть отбрасывается ударом максилл назад. Весь процесс длится 2—3 с. Если крупный объект (например *Noctiluca*, диаметр 500—750 мкм) имеет тонкую оболочку, она разрывается быстрыми движениями шипов максилл. Содержимое клетки всасывается, а оболочка отбрасывается ударами грудных ног назад.

Каланусы способны захватывать и подвижные организмы, например науллиусов различных ракообразных. Присутствие двигающегося науллиуса обнаруживается на расстоянии нескольких миллиметров, и он захватывается точно таким же образом, как и крупная клетка.

Четвертый, комбинированный способ питания. При питании крупными пищевыми объектами каланус может использовать как захват конечностями, так и водовороты. В этом случае пищевые объекты, например *Noctiluca*, сначала подгоняются в ротовую область токами воды и затем захватываются зачерпывающими движениями конечностей (Петипа, 1967). По наблюдениям Вышкварцевой (1977а), *S. glacialis* таким комбинированным способом захватывал даже активные объекты, например науллиусов *Pseudocalanus*. Обычно науллиус попадал в сферу действия водоворотов, создаваемых каланусом, в тот момент, когда он прекратил собственное движение и парил в воде. После того как науллиус затягивался водоворотами в ротовую область калануса, последний заграбачивал движениями конечностей схватывал его и съедал по частям.

Каланус способен получать пищу не только в толще воды, но и с субстрата. В одних случаях рачок дригается над поверхностью субстрата мелкими скачками, водоворот не образуется и пища захватывается заграбачивающими движениями конечностей (Петипа, 1967). В других случаях каланус вмучивает осадок, неоднократно касаясь головой дна, и затем отфильтровывает его (К. Беклемишев, 1954; Вышкварцева, 1977а).

Чем крупнее рачок, тем более крупную пищу он поедает. Благодаря способности к захватыванию и размельчению пищи каланусы старших стадий, по-видимому, могут поедать пищевые объекты, сравнимые с размером своего цефалоторакса. Минимальные размеры пищи, определяются расстоянием между фильтрующими волосками на проксимальных щетинках максиллы. Это предположение Кеннона (Cannon, 1928) и Г. Юсеинга (Ussing, 1938) в дальнейшем было подтверждено экспериментально (Marshall, Ott, 1955b; Вышкварцева, Гучельмахер, 1971).

Способы движения и добывания пищи на разных стадиях описаны у *Calanus finmarchicus* (Marshall, Ott, 1955а, 1956; Gauld, 1959) и *S. helgolandicus* (Петипа, 1967).

На науллиальных стадиях функционируют три пары придатков: антеннулы, антенны и мандибулы. На V и VI науллиальных стадиях имеются уже и обе пары максилл, и максиллиподы, но они еще не сформированы и прижаты к брюшке рачка. Начиная с III стадии, науллиусы оказываются способными плавно скользить в воде и создавать водовороты вращением головных придатков, действующих в метакронтном ритме.

Антенна и мандибула действуют почти в противоположных фазах. Образующиеся токи воды направлены спереди и наружу к рачку, затем назад и снова наружу. Обратного движения воды, соответствующего «пищевому водовороту» взрослых, не наблюдается, поэтому никак нельзя предполагать, что

Конечности торакса. Все 5 сегментов торакса с брюшной стороны несут по одной паре членистых придатков — плавательных ног (P). Правая и левая ноги жестко связаны друг с другом особым склеритом в виде пластинки (*coarplet*) и, двигаясь одновременно либо вперед, либо назад, прикрывают одна другую надобие черешцы. Строение первых четырех пар ног весьма сходно и мало изменчиво у многих видов (рис. 24). В типичном случае двухчлениковый протоподит плавательной ноги несет на базиподите внутреннюю (эндоподит) и на-

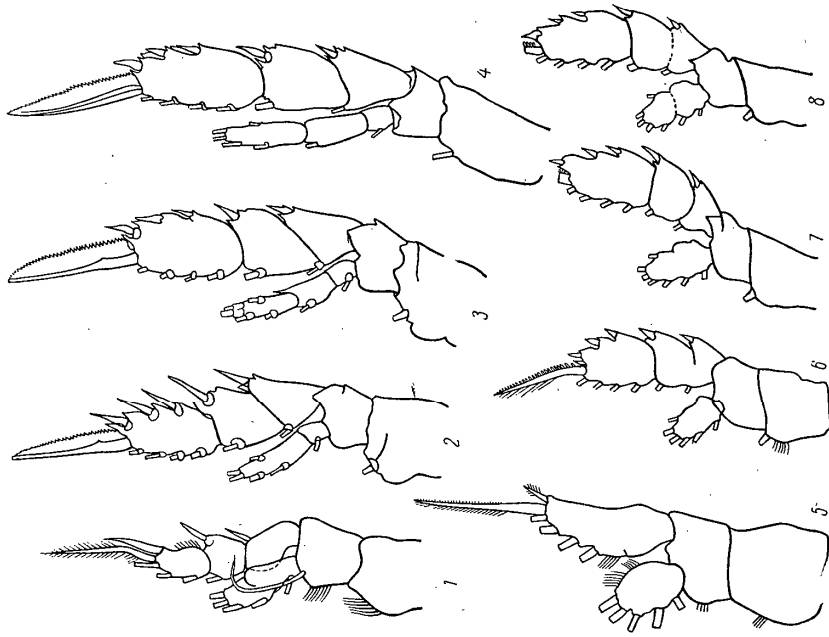


Рис. 24. Первая — четвертая пары плавательных ног (по: Бродский, 1950).
1 — P1 *Urdinella oblonga*, 2 — P2 *U. frontalis*, 3 — P3 то же, 4 — P4 *U. oblonga*, 5—8 — P1—P4 *Chiridella rasilica*.

ружную (экзоподит) трехчлениковые ветви. Эндоподит обычно несколько короче экзоподита. В результате слияния члеников ветви могут быть одно- или двухчлениковыми, что чаще всего наблюдается у экзоподита P1 и эндоподита P1 и P2. Число члеников ветвей может служить хорошим признаком для различения семейств.

У большинства видов рода *Salanus* s. l. первый членик протоподита (коксоподит) P1—P4 несет с внутренней стороны одну опущенную щетинку. Иногда на коксоподите P4 с внутренней стороны имеются один, два, или группа в виде щеток очень крепких шипов (роды *Euchitella*, *Pseudochitella* и некоторые другие). Эндоподит с внутренней стороны на 1-м членике тоже имеет одну опущенную щетинку, на дистальном членике — 2 внутренние, 0—2 наружных и 2 апикальные щетинки. Экзоподит P2—P4 несет в большинстве случаев по одной опущенной щетинке с внутренней стороны на 1-м и 2-м члениках и 4—5 длинных опущенных щетинок — на 3-м членике. На вершине последнего имеется плоский,

часто тонко зазубренный с наружной стороны апикальный шип. С наружной стороны экзоподита опущенных щетинок нет, они замещены сравнительно короткими и иногда плоскими шипами, в числе двух-трех на дистальном членике и по одному на предыдущих члениках. Шипы эти часто тонко зазубрены или имеют пильчатый край. Кроме этого, типичного вооружения, некоторые роды имеют на задней широкой плоскости члеников особые образования — шипы и шипики, расположенные группами, или чаще рядами (*Spinocalanus*, многие роды семейств Scolecithricidae и Phaenidae и т. д.).

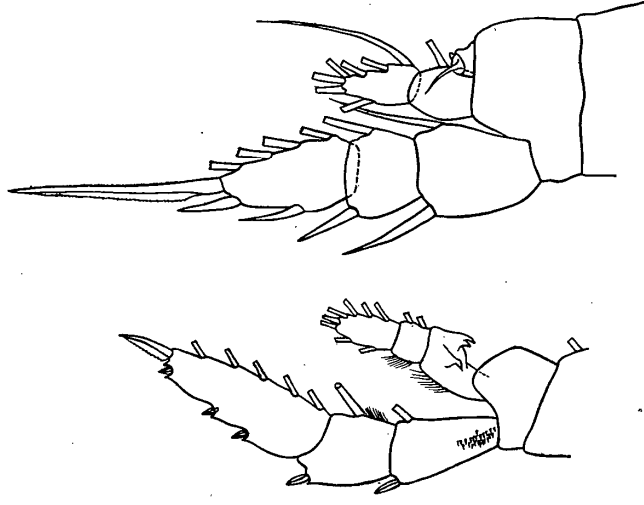


Рис. 25. Особые образования на плавательных ногах самок (по: Бродский, 1972).
1 — P2 *Lucicutia lucens*, 2 — P1 *Lucicutia polaris*.

В качестве особых черт морфологии плавательных ног надо отметить следующие. В родах *Metridia* и *Pleuromatma*: на внутренней стороне первого членика эндоподита P2 имеются один или пара крючков (рис. 25, 1). Интересно, что у видов второго рода P2 асимметрична, явление очень редкое у каланойда. Также редко (например, у видов рода *Heterohabdus* и близких к нему) наблюдается редукция (укорочение и истончение) щетинок на наружной стороне члеников экзоподита, тогда членики бывают очень широкими.

У видов в семействе Lucicutiidae на передней поверхности базиподита P1 близ места причленения эндоподита имеется низкий в виде пенька плосковершинный выступ с тонкой щетинкой, отходящей от его основания (рис. 25, 2). На задней поверхности базиподита в том же семействе, а также у Heterohabdidae и некоторых других, близ места причленения экзоподита имеются острые выступы, назначение которых неизвестно. У видов *Neocalanus gracilis* и *N. robustior* у основания дважды изогнутой и мелко опушенной щетинки на базиподите P1 располагается удлиненный придаток (рис. 26, 1), на дистальном крае первого членика эндоподита имеется ряд острых и тонких шипов. Своеобразно и строение апикального шипа на экзоподите P1 у этих же видов — он имеет остроугольный вырез у основания. У *Urdinella vulgaris* второй членик экзоподита P2 с глубоким вырезом (рис. 26, 2).

У ряда видов семейства Salanidae (в других семействах нигде больше не встречается), как у самок, так и у самцов на коксоподите R5 внутренний край зазубрен (губоильчатый). К сожалению, функциональное значение этого образования неизвестно; можно только предполагать, что оно играет какую-то роль при копуляции.¹

Пятая пара ног редко (главным образом в семействе Salanidae) построена по типу предшествующих пар. Обычно она сильно изменена (рис. 27, 28). У самки

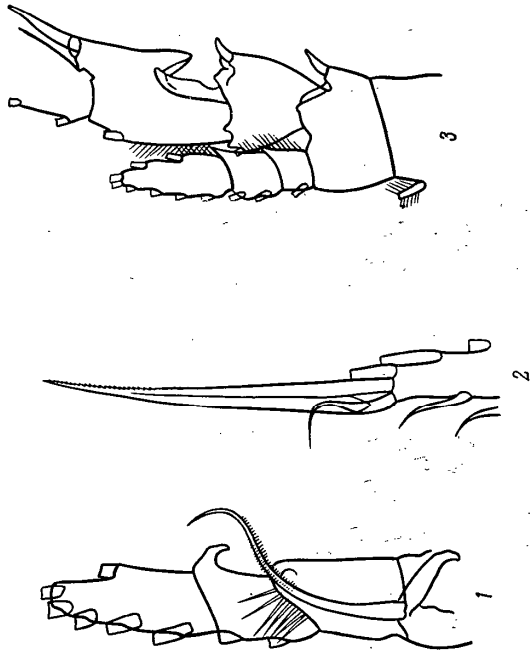


Рис. 26. Особые образования на плавательных ногах самок (по: Бродский, 1972).

1 — антенна R1 *Neocalanus gracilis*, 2 — апикальная часть коксоподита R4, то же, 3 — часть ноги R2 *Urdinia vulgaris*.

R5 в большинстве случаев или сильно редуцирована или отсутствует вовсе (род *Pseudosalanus*, семейства Spinocalanidae, Aetideidae, Euchaetidae и т. д.). В более редких случаях эта пара ног у самки не отличается от предшествующих, сохраняя полностью или частично плавательный тип (роды *Salanus*, *Centropages* и т. д.). Вообще строение R5 самки довольно разнообразно. В случае редукции обычно первым исчезает эндоподит и нога превращается в одноветвистую (род *Parasalanus*, некоторые виды семейства Rontellidae и т. п.).

У самца R5 нередко превращена в специализированный орган, участвующий в копуляции и служащий для удерживания самки, переноса и прикрепления сперматофоров к ее половому отверстию (рис. 28, а также см. рис. 62). Зачастую R5 самца преобразована настолько, что совсем непохожа на R1—R4 с мощной мускулатурой. R5 самцов почти никогда не бывает симметричной, т. е. правая и левая нога почти всегда отличаются, в то время как у самки R5 в большинстве случаев симметрична. Морфология R5 самцов весьма разнообразна и благодаря этому обычно служит хорошим источником диагностических признаков при определении родов и видов.

Изменение расчленения торакальных ног в онтогенезе. Развитие плавательных конечностей приведено на основе изучения представителей примитив-

¹ Особый интерес представляют парные железы, располагающиеся на члениках ветвей конечностей первых четырех пар ног видов семейств: Heterogobidae, Lucicutiidae, Megacalanidae и др. Каждая пара желез содержит компоненты светящейся жидкости (по-видимому, люциферин и люциферазу), которые, соединяясь в воде после извержения через проток, дают яркую вспышку света, имеющую скорее оборонительное значение и сопровождающуюся реакцией бегства.

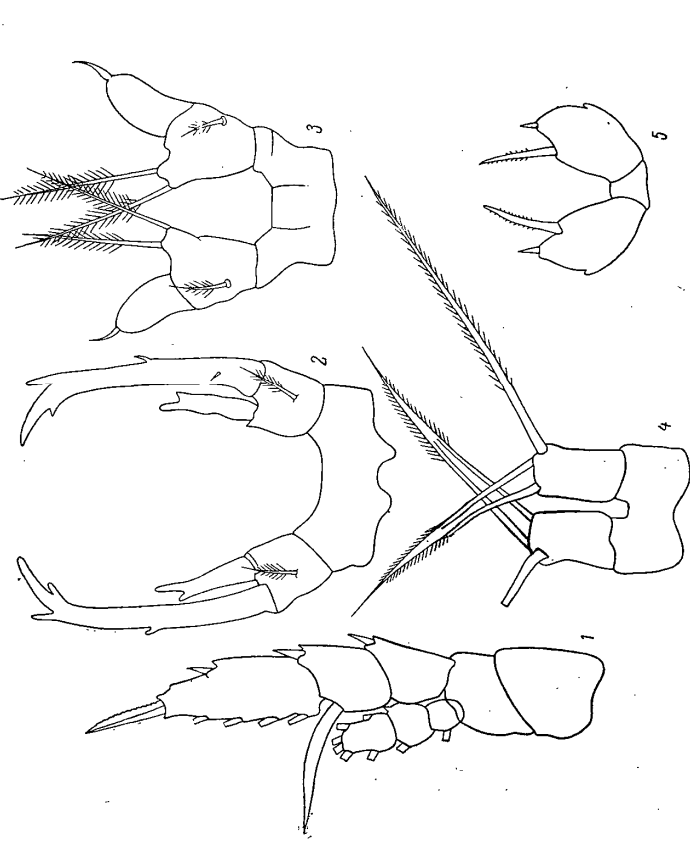


Рис. 27. Пятая пара ног самки (по: Бродский, 1950).

1 — *Heterogobius contractus*, одна нога, 2 — *Epiabdosera amphirites*, 3 — *Arietellus simplex*, 4 — *Ascartia tumida*, 5 — *Scolecthricea minor*.

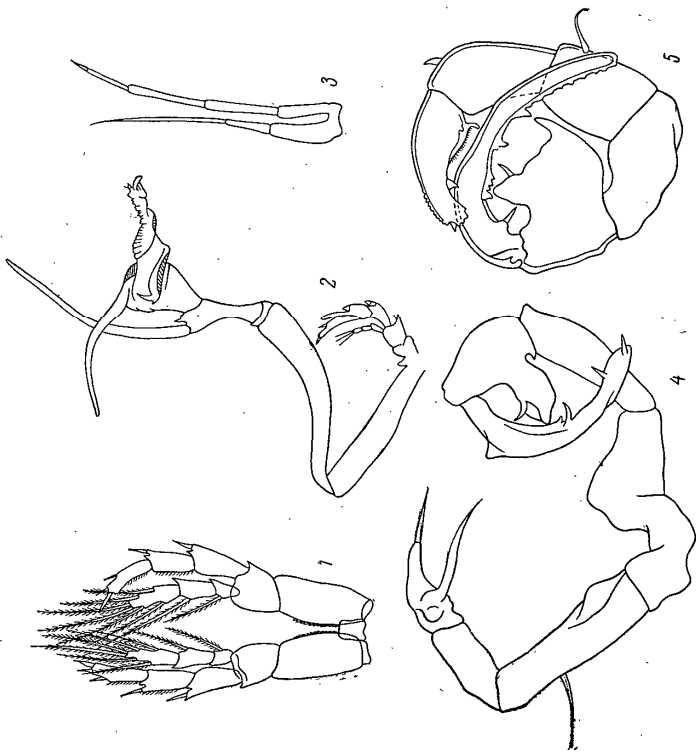


Рис. 28. Пятая пара ног самца (по: Бродский, 1950).

1 — *Calanus hyperboreus*, 2 — *Urdinia vulgaris*, 3 — *Pseudocalanus minutus*, 4 — *Ascartia tumida*, 5 — *Tortanus derjugini*.

ного семейства Calanidae: *Calanus finmarchicus* (Marshall, Org, 1955a, 1972) и *C. plumchus* (Campbell, 1934) и высоко специализированного вида из сем. Euchaetidae: *Pagischaeta elongata* (Campbell, 1934). Отмеченные выше виды выбраны так, чтобы показать типы изменений строения ног у форм, не только

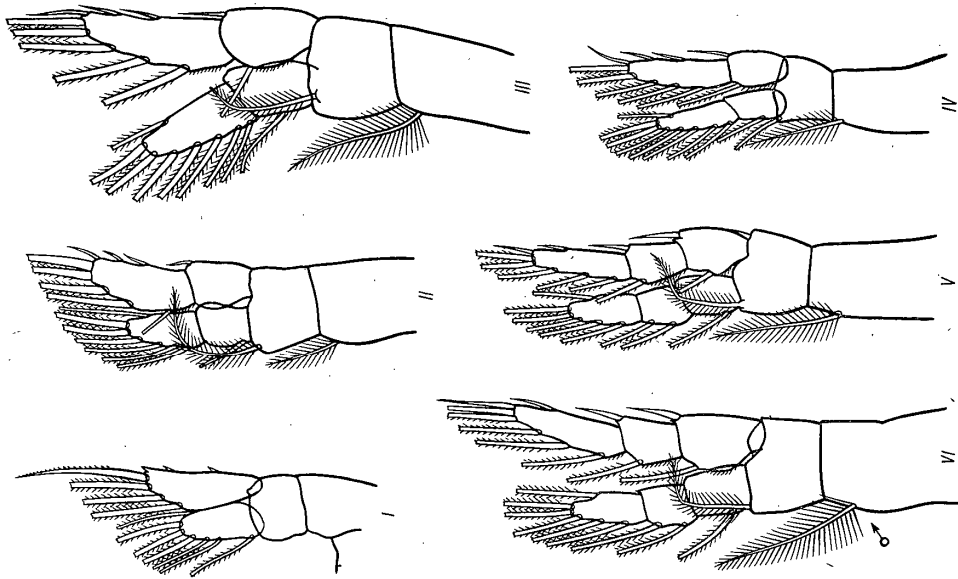


Рис. 29. *Calanus plumchus*, P1 (по: Campbell, 1934).
I—VI — копепоидные стадии.

относящихся к разным семействам и секциям (Amphrasandria и Heterarthragridia), но и ведущих совершенно различный образ жизни.

Формирование плавательных ног происходит на копепоидных стадиях, но их зачатки образуются уже на последней науплиальной.

VI науплиальная стадия. Из всех плавательных ног появляются только P1 и P2 очень сходного строения у разных видов. Коксоподит и базиподит не разделены на обеих ногах. Эндоподит P1 овальный с тремя апикальными щетинками. На P2 эндоподит и экзоподит почти равны, оба несут апикальные щетинки (см. рис. 17).

И копепоидная стадия. Две пары плавательных ног. Различие между видами лишь в форме члеников и их вооружении. Коксоподит и базиподит P1 (рис. 29) уже разделены, обе ветви одночлениковые, с апикальными и ла-

теральными (на эндоподите) щетинками. Обе ветви P2 одночлениковые, базиподит и коксоподит разделены и не вооружены.

II копепоидная стадия. Три пары плавательных ног. Появляются различия в сегментации плавательных ног, характерные для семейств. Экзоподит и эндоподит P1 двухчлениковые у *Calanus* sp. и одночлениковые у *Pagischaeta elongata* (рис. 29, 33).

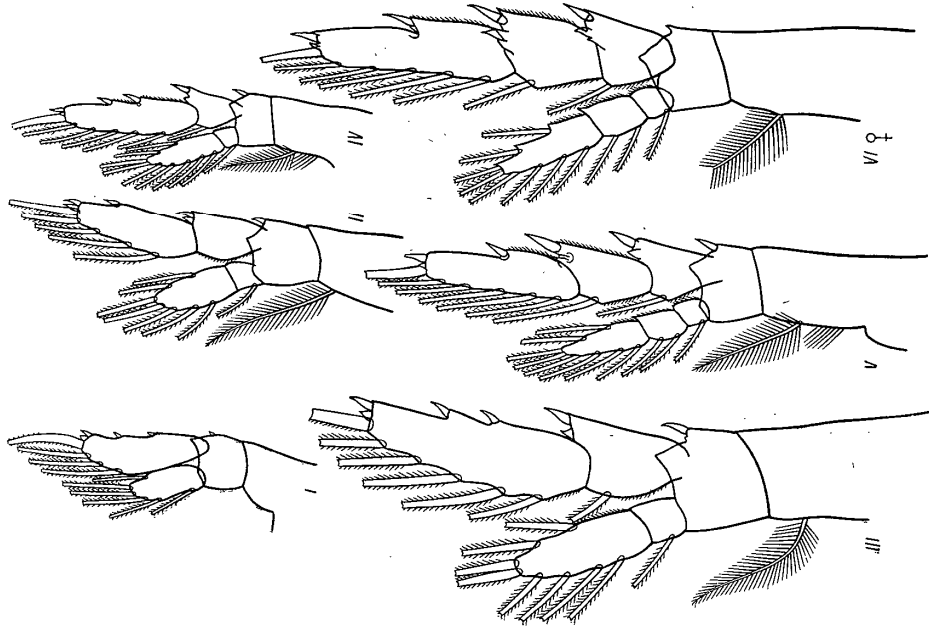


Рис. 30. *Calanus plumchus*, P2 (по: Campbell, 1934).
I—VI — копепоидные стадии.

На этой стадии появляется вооружение на коксоподите и базиподите, на дистальном крае последнего развивается длинная, изогнутая, оперенная щетинка, сохраняющаяся до VI стадии. Эта щетинка характерна для P1 многих видов Calanoida.

Экзо- и эндоподит P2 двухчлениковые у *Calanus* (рис. 30) и одночлениковые у *P. elongata* (рис. 34). Имеются также различия в форме члеников и вооружении. На дистальном крае базиподита P2 отсутствует характерная для P1 изогнутая перистая щетинка.

Обе ветви P3 обособляемых видов одночлениковые. Такое строение, при котором последняя развивающаяся пара ног имеет меньшее число члеников, чем предыдущая, типично для онтогенеза некоторых каланойд. Оно хорошо выражено у видов семейства Calanidae. У *Pagischaeta elongata* явление это мас-

кируется особенностями развития плавательных конечностей, характерными для видов семейства Euchaetidae.

III копепоидная стадия. Четыре пары ног. У *Calanus* sp. ветви P1—P3 двухчленные (рис. 29—31), P4 одночленные (рис. 31), у *P. elongata* ветви P1 одночленные (рис. 33), у P2 и P3 экзоподит двух-

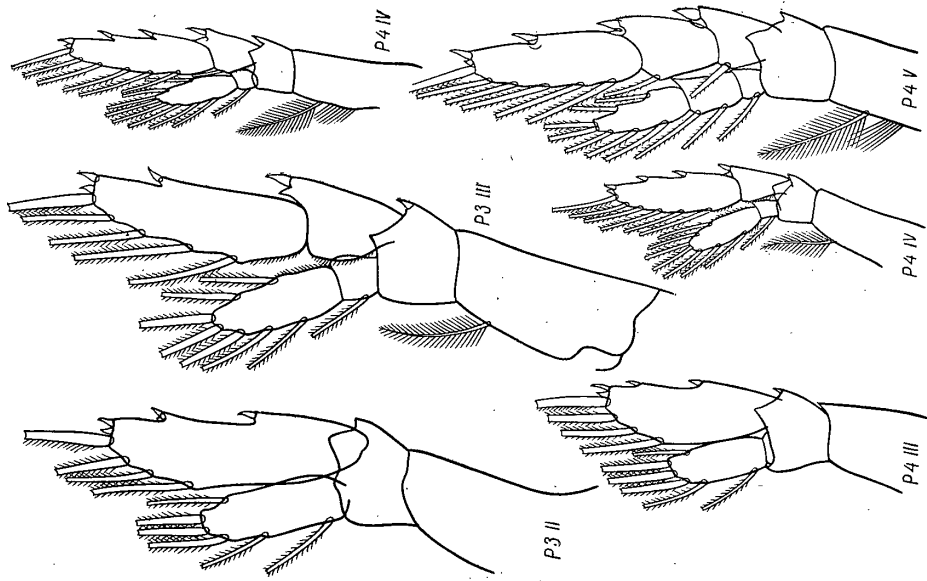


Рис. 31. *Calanus plumchrus*, P3 и P4 (по: Campbell, 1934).

II—V — копепоидные стадии.

эндоподит — одночленный (рис. 34, 35), ветви P4, как и у *Calanus* sp., одночленные (явление недоразвития расчлененности конечности, только что появившейся на данной стадии). На базиподите P1 обсуждаемых видов хорошо заметна изогнутая опущенная щетинка. У *P. elongata* на эндоподите P1 является на этой стадии характерная для многих видов Euchaetidae щетка шипиков на наружной лопасти.

IV копепоидная стадия. У видов *Calanus* у самки и самца 5 пар плавательных ног и пол неразличим. У *P. elongata*, начиная с IV копепоидной стадии, наблюдается половой диморфизм, P5 имеется только у самца, у самки, начиная с этой стадии и далее, всего 4 пары ног, расчленение P1—P4 у самки и самца одинаковое. У P1—P4 *Calanus* обе ветви двухчленные (рис. 29—31), обе ветви P5 одночленные (рис. 32), у *P. elongata* на P1—P3 экзоподит двухчленный и эндоподит одночленный (рис. 33—35), на P4

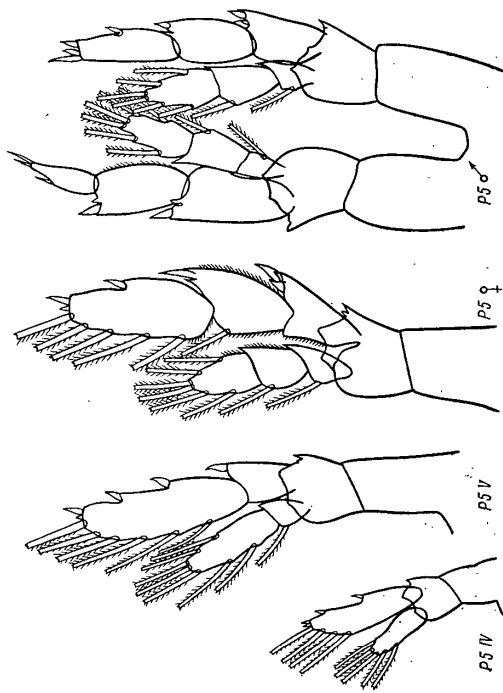


Рис. 32. *Calanus plumchrus*, P5 (по: Campbell, 1934).

IV—VI — копепоидные стадии.

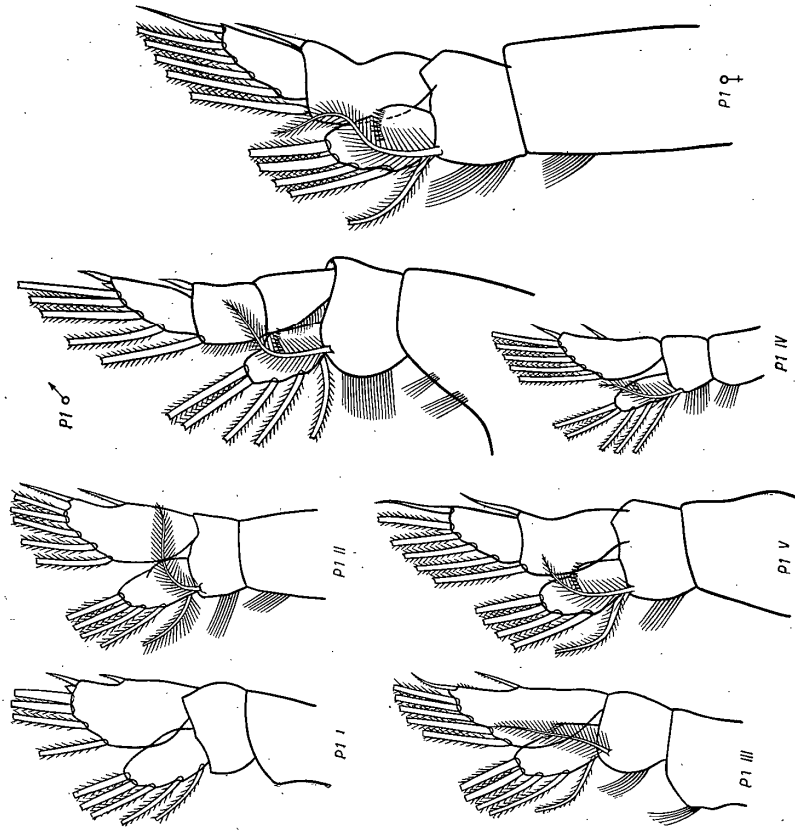


Рис. 33. *Paracalana elongata*, P1 (по: Campbell, 1934).

I—VI — копепоидные стадии.

обе ветви двухчлениковые (рис. 35). У самца *P. elongata* P5 слабо дифференцирована, асимметрична, лишена вооружения, ветви одночлениковые (рис. 36). V коноподная стадия. Пять пар ног (у самки *P. elongata* четыре). У *Calanus* на P1—P4 обе ветви трехчлениковые, на P5 обе ветви двухчлениковые (рис. 32), коксоподит у части видов *Calanus* (*C. finmarchicus* s. l.)

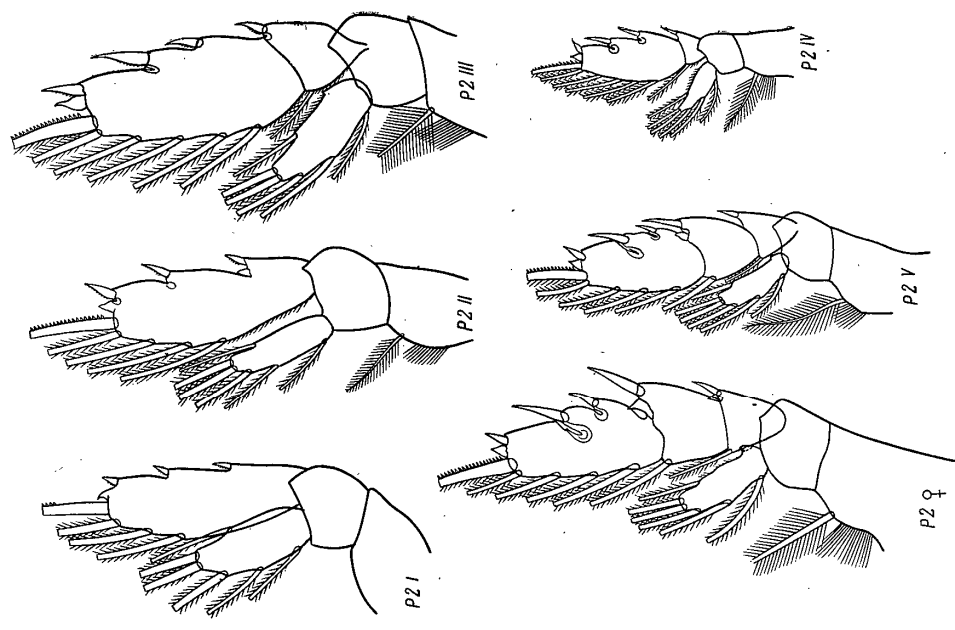


Рис. 34. *Paracalcaeta elongata*, P2 (по: Campbell, 1934). I—VI — коноподные стадии.

с зачатком зубцов на внутреннем крае, у другой части (*C. pinnatus* и др.) без зубцов. У *P. elongata* на P1 экзоподит двухчлениковый, эндоподит одночлениковый (рис. 33), на P2 экзоподит трехчлениковый, эндоподит одночлениковый (рис. 34), а на P3 и P4 обе ветви трехчлениковые (рис. 36). Ветви обеих ног пятой пары самца одночлениковые, но ноги асимметричны: эндоподит правой ноги значительно больше, чем левой, экзоподит левой ноги с зачатком двух шипов (рис. 36). VI коноподная стадия (половозрелые формы). Пять пар ног (у самки *P. elongata* четыре). У *Calanus* ветви всех пар ног (P1—P5) у самки и у самца трехчлениковые (рис. 29—32). P5 слабо дифференцирована, т. е. почти не отличается по строению от предыдущих пар. У самца наблюдается небольшая асимметрия правой и левой ноги P5, которая более заметна при сравнении экзоподитов. (У части видов *Calanus* внутренний

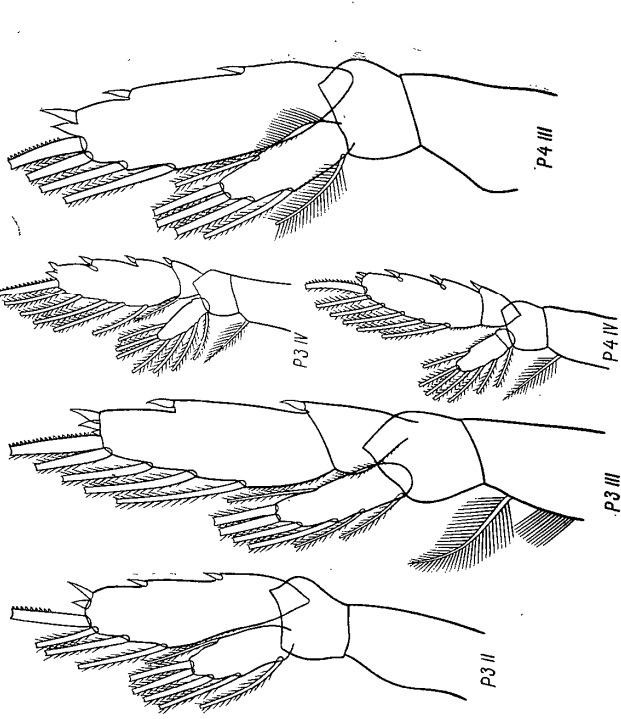


Рис. 35. *Paracalcaeta elongata* P3 и P4 (по: Campbell, 1934). II—IV — коноподные стадии.

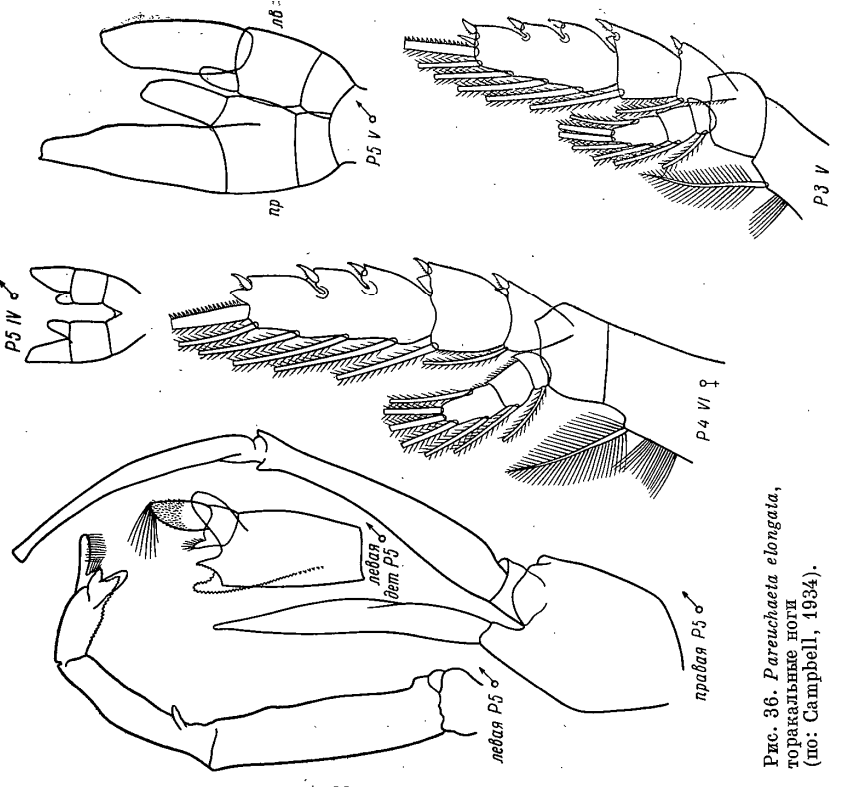


Рис. 36. *Paracalcaeta elongata*, торакальные ноги (по: Campbell, 1934).

край коксоподита P5 самки и самца с зубцами). У *P. elongata* P1 с двухчлениковым экзоподитом и одночлениковым эндоподитом (рис. 33), P2 с трехчлениковым экзоподитом и одночлениковым эндоподитом (рис. 34), P3 и P4 с обеими трехчлениковыми ветвями (рис. 34). P5 самца специализирована к удержанию самки и переносу сперматофора, ноги крупные, по длине превышают брюшко, резко асимметричные: левая нога длиннее, с трехчлениковым экзоподитом и рудиментарным эндоподитом; дистальный членик экзоподита в виде своего рода щипцов, где и удерживается сперматофор. Правая нога с двухчлениковым экзо- и одночлениковым эндоподитом (рис. 36).

Поэтому двух описанных выше типов развития плавательных конечностей имеется еще и третий, промежуточный, тип (виды родов *Rasacalanus*, *Metridia*, *Scarbacalanus* и некоторые другие), когда у самки развиваются 5 пар ног, но, в отличие от примитивного рода *Calanus*, где P5 почти не отличается от предыдущих ног плавательного типа, в этом случае P5 сильно редуцирована. Редукция заметна уже на V копеодитной стадии, когда P5 уже обычно меньше предыдущих плавательных ног и лишена типичного для последних вооружения.

Для наглядности и удобства определения копеодитных стадий суммируем данные о расчленении торакальных конечностей видов рода *Calanus* sp. и *Paracalanus elongata* в табл. 2.

Таблица 2

Онтогенетические изменения расчленения плавательных ног у видов *Calanus* sp. и *Paracalanus elongata* (по: Marshall, Ott, 1955a, 1972; Samphell, 1934)

Стадии развития	<i>Calanus</i> sp.												<i>Paracalanus elongata</i>				
	самки и самцы						самки и самцы						самцы				
	P1	P2	P3	P4	P5		P1	P2	P3	P4	P5		P1	P2	P3	P4	P5
VI	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
I	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
II	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
III	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
IV	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
V	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
VI	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ

Исследование анатомии *Calanoida* приобретает в настоящее время все большее значение. Вопросы систематики, филогении и адаптивной эволюции группы в настоящее время уже не могут быть успешно решены на основании данных только лишь по внешнему строению. Для понимания биологии каланоиды все более необходимым становится функционально-морфологическое изучение пищеварительной, локомоторной (мускулатура) и репродуктивной систем.

К сожалению, сведения по анатомии каланоиды ограничены и рассеяны по отдельным статьям и немногим монографиям, касающимся лишь нескольких видов. До солидной работы Лоу, посвященной анатомии *Calanus finmarchicus* (Lowe, 1935), описаний анатомии свободживущих копепода не было почти совсем, если не считать более ранних, но крайне фрагментарных сведений (Claus, 1863; Hartog, 1888). Еще одна детальная анатомическая монография касается изучения *Epiribidocera amphitrites* — вида специализированного семейства Pontellidae (Park, 1966). Остальные работы имеют более частный характер. Так, например, описание скелетной мускулатуры сделано Рейдером (Rader, 1970) для *Rhincalanus cornutus* и Хесслером (Hessler, 1964) для *Metridia*

lucens. Сведения по строению глаз можно найти у Вессера (Vaissière, 1961), а по строению кутикулы — у Булигана (Bouligand, 1966). Наиболее солидными работами до сих пор остаются исследования Лоу (Lowe, 1935) и Парка (Park, 1966).

Ниже приводятся описания органов и систем органов *Calanus finmarchicus*, *Rhincalanus cornutus*, *Metridia lucens* и *Epiribidocera amphitrites*, для которых имеются соответствующие сведения.

Эксоскелет. Эксоскелет *Calanoida* образован кутикулой, выделяемой наружным однослойным эпителием — энтермисом. Кутикула состоит из двух основных слоев, наружного и внутреннего. На спинной стороне тела внешний слой имеет толщину около 1,5 мкм, а внутренний около 2 мкм. На брюшной стороне около 1 и около 4 мкм соответственно (Park, 1966). Самая тонкая кутикула выстилает пищевод и заднюю кишку (около 3 мкм). Эксоскелет фактически представляет собой серии сегментных колец, соединенных гибкими перепонками (мембранами). На абдомене передний край каждого такого кольца несколько выдвигнут под задний край предыдущего сегмента наподобие сегментов подворной трубы («телескопирует»), что дает абдомену некоторую возможность изгибаться в разных направлениях. Сегменты цефалоторакса телескопируют только на спинной и боковых поверхностях, где кутикула более твердая и образует так называемый тергум. Конечности покрыты различными элементами эксоскелета, соединенными друг с другом и с телом сочленовыми мембранами, которые в основании конечностей обычно несколько толще мембран, связывающих элементы эксоскелета тела. Так, у *Epiribidocera amphitrites* сочленовые мембраны основания конечностей имеют толщину 7—9 мкм, а между сегментами тела — 6 мкм.

Эндоскелет. Эндоскелет обычно представлен образованиями двух типов: эндоскелета, образованного кутикулярной инвагинацией, или вращаемым экзоскелета в полость тела, и настоящих сухожилий — сухожильных эндостеритов, служащих для прикрепления поперечных мышц, связанных с антеннулой и ротовыми частями. Кутикулярные выросты первого типа обычно бывают пу-столями жесткими (аподемы) или облитерированными сплошными, образующими гибкие палочковидные тела аподемы.

Ап о ф ы и а п о д е м ы (рис. 37, 38). Общая морфология аподимов и аподем у разных видов весьма сходна, различаются лишь положение и значительная форма этих образований.

Различают непарные и парные аподимы. Три непарные аподимы расположены вдоль середины сагиттальной линии дорсальной части экзоскелета цефалона. Передний находится в средней части цефалона над глоточным ганглием и служит для прикрепления части внешних мышц антенн. 2-й и 3-й среднедорсальные аподимы служат для прикрепления остальных внешних отводящих мышц антенн и мышце-ретракторов. Парные плоские аподимы, направленные в полость тела и служащие для прикрепления дорсальных продольных мышц располагаются дорсолатерально в передней части 3—5-го сегментов торакса.

Полые экзоскелетные выпячивания в полость тела от дорсолатеральной стенки цефалона расположены вдоль первикального (шейного) желобка и по бокам от 3-го среднедорсального аподима цефалона, где они носят название первикальной аподемы. Еще две аподемы отходят от вентрального экзоскелета, позади протоподита максилл (постмаксиллярные аподемы). Эти аподемы прикрепляются к латеральному экзоскелету пучком фибрилл и служат началом не только главных продольных вентральных, но также и дорсальных продольных мышц, являясь в то же время местом прикрепления латеральных выростов 2-го эндостернита.

Ряд парных аподим топографически связан с конечностями. Так две аподемы, расположенные сразу за основанием максилл и соединенные с постеролатеральным продолжением 2-го эндостернита соответствующей стороны, служат местом прикрепления вентральных продольных мышц, отходящих от общего сухожи-

¹ Нам осталась недоступной работа Перриман (Perriaman, 1961), посвященная функциональной морфологии скелетной мускулатуры *Calanus* и анализу развития всей мышечной системы в онтогенезе.

лия. С каждой парой плавательных ног связаны внутренняя и наружная пары аподем ног, служащие местом прикрепления внешних мышц-ретракторов плавательных ног. Внутренняя пара прикреплена к склериту, соединяющему основание ног, а внешняя постероорно к протоподиту ног.

Непарные аподемы, расположенные против каждого сочленения торакса, носят название вентральных межсегментных аподем. К этим аподемам мышцы

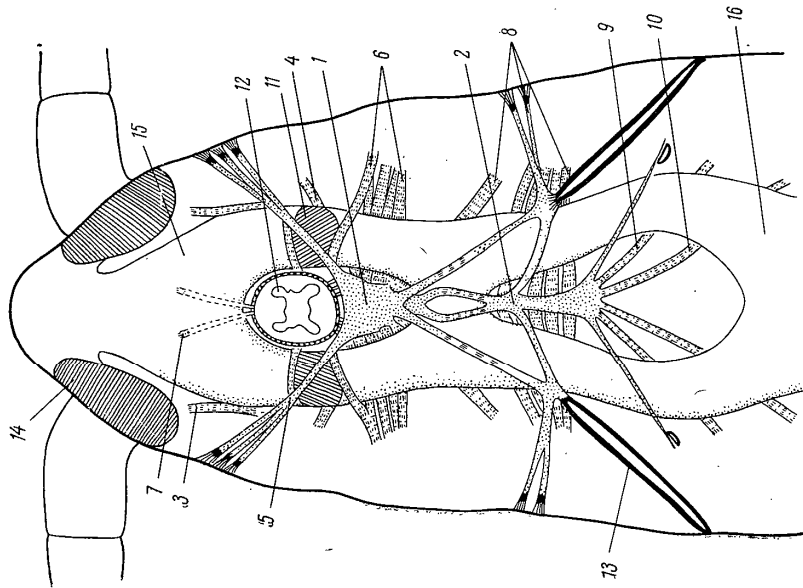


Рис. 37. *Calanus finmarchicus*. Схема передней части тела, вентрально ($\times 240$) (по: Lowe, 1935).
 1 — эндоцериты, 2 — мышцы антенн, 3 — мышцы антенн, 4 — мышцы антенн, 5 — мышцы от эндоцерита, по пищеводу, 6 — мышцы мандибулы, 7 — мышцы от первого выроста (дверзюк) средней кишки к передней стенке пищевода, 8 — мышцы максиллы, 9 — мышцы максиллы, 10 — мышцы максиллы, 11 — отверстие из супраабдоминальной полости в первичную полость, 12 — пищевод, 13 — постмаксиллярная полость, 14 — полость, соединяющая аорту с супраабдоминальной полостью, 15 — супраабдоминальная полость, 16 — стеральная полость (синус).

не крепятся. Кроме них в первом брюшном сегменте расположена средневентральная абдоминальная аподема, служащая местом прикрепления вентральных продольных мышц. От каждой стороны этой аподемы отходят сухожилия к боковым стенкам тела.

Эндостериты и ги (сухожилия эндоскелета) (рис. 37, 38). По средней линии тела, сразу позади пищевода под средней кишкой располагаются передний и задний вентральные эндостериты. Передний служит местом прикрепления мышц, связанных с антеннами, мандибулами и максиллулами; задний — мышц максиллулы, максиллы и максиллиеды. Передний эндостерит находится сразу за основанием мандибулы и имеет у *Calanus* форму треугольника с широким основанием, направленным вперед; от него отходит ряд небольших килей, которые направлены к вентральной стенке тела и крепятся в одних и тех же точках по средней линии гипостома. Антеролатеральные углы передней части

эндостерита сужаются и после прикрепления в этих суженных местах по паре мышц-расширителей пищевода делятся на 4 отростка каждый. Передний из них (он не изображен на рис. 37) крепится к цервикальной аподеме, остальные идут дорсолатерально и крепятся каждый группой эктодермальных тонофибрилл к латеральному экзоскелету. Задний эндостерит расположен примерно на уровне максиллулы. Его передняя часть служит местом прикрепления внешних максиллулярных мышц, а 4 пары боковых отростков крепятся группой тоно-

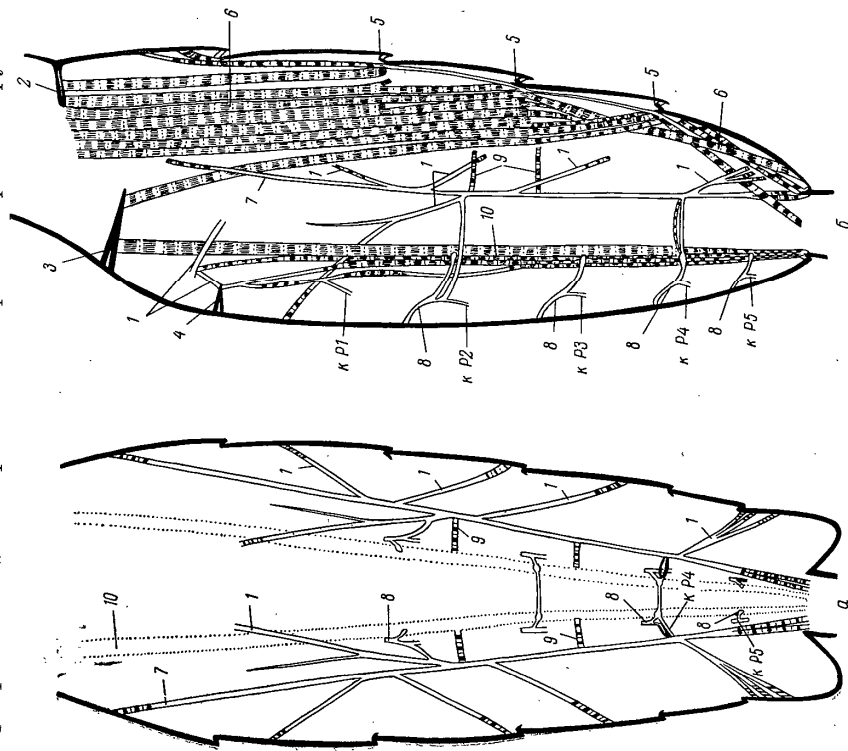


Рис. 38. *Eriphiodocera amphitrites* (по: Park, 1965).

4 — сухожилия эндоцерита метасомы, дорсально; 5 — эндоцерит и продольная тонофибриллярная мускулатура метасомы, латерально, левая сторона, 1 — отростки сухожилья эндоцерита, 2 — первичная мускулатура, латерально, правая сторона, 3 — постмаксиллярная аподема, 4 — постмаксиллярная аподема, 5 — дорсальные сегментальные аподемы, 6 — продольные дорсальные мышцы метасомы, 7 — продольные дорсальные сухожилия, 8 — вентральные, интересегментальные тораксальные сухожилия, 9 — супраабдоминальные мышцы, 10 — продольные вентральные мышцы.

фибрилл часть к латеральному экзоскелету, часть к постмаксиллулярной аподеме.

Помимо эндостеритов у *Calanoida* имеются также вентральные межсегментные эндоскелетные сухожилия торакса. Однако они сильно редуцированы и, согласно Хесслеру (Hessler, 1964), представляют собой не более чем интересегментальные нервные продольные вентральных мышц (рис. 39).

Мускулатура. У *Sopropoda*, как и у всех *Strutasea*, продольные мышцы тела образуют пару дорсальных и пару вентральных групп мышц. Основу большинства мускульных волокон составляют главным образом миофибриллы и митохондрии, заключенные в сарколемму. Миофибриллы имеют от 2 до 10 мкм в диаметре. Митохондрии большинства волокон концентрируются в слое или в массе под сарколеммой. Митохондрии особенно обильны в мышцах быстро

двигающихся ротовых придатков (антенны, мандибулы и максиллулы), и располагаются не только по периферии мышц, но также и на внутримышечной поверхности волокон. В противоположность этому продольные мышцы туловища и мышцы сегментов, связанные с плавательными ногами, содержат относительно немного митохондрий.

В соответствии с направлением перемещения той или иной морфологической структуры или органа, вызванного сокращением определенной мышцы, принято различать следующие группы: протракторы (protractor) — мышцы, двигающие структуру в переднем направлении относительно главной оси тела; ретракторы (retractor) — мышцы, двигающие структуру в заднем направлении относительно главной оси тела; аддукторы или приводящие мышцы (adductor) — мышцы,

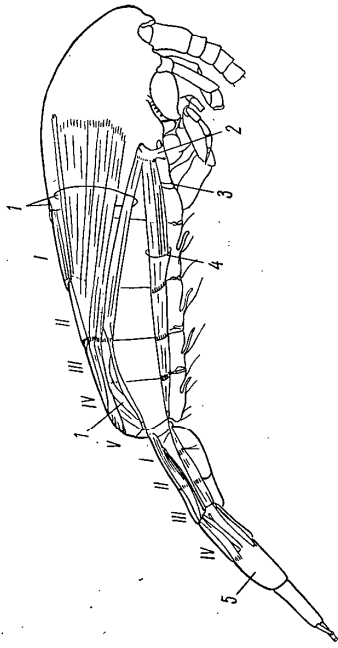


Рис. 39. *Metridia lucens*. Левая половина тела со схемой мускулатуры (все мышцы конечностей не показаны) (по: Hessler, 1964).

1 — дорсальные продольные мышцы, 2 — аподема максиллулы, 3 — аподема максиллы, 4 — ventральные продольные мышцы, 5 — тело нотохорда; римскими цифрами обозначены сегменты торакса и абдомена. Пунктирные линии поперек дорсальных продольных мышц у заднего конца первого тораксального сегмента указывают на интрасегментальное сухожилие, которое не соединяется со стенкой тела.

передвигающие структуру к медиальной плоскости тела; абдукторы или отводящие мышцы (abductor) — мышцы, передвигающие структуру латерально, вбок от медиальной плоскости тела. Отдельные мышцы могут выполнять двоякую функцию, будучи способными двигать конечность вперед (т. е. действуя как протрактор), а также к медиальной линии (= аддуктор) или, наоборот, назад и вбок. Функция, однако, ясна еще не для всех мышц тела.

Продольная туловищная мускулатура. Спинные продольные мышцы торакса (рис. 39) лежат дорсолатерально непосредственно под покровами тела. Спереди они прикреплены к дорсолатеральному и латеральному экзоскелету на уровне пищевода, образуя с каждой стороны тела широкие ленты, хорошо заметные со спины животного. Сзади самые внутренние и наружные пучки мышечной ленты прикреплены у переднего края второго свободного сегмента тела, а второй, третий и четвертый пучки прикреплены последовательно к передним краям 3-го, 4-го и 5-го тораксальных сегментов. Пятый пучок прикреплен к заднему краю 5-го тораксального сегмента, а 6-й и 7-й — к переднему краю 1-го сегмента абдомена. В дополнение к семи главным пучкам имеются еще 2—3 пары маленьких мышц, идущих от дорсального экзоскелета 5-го сегмента торакса к переднему краю 1-го сегмента абдомена и при сокращении отводящих абдомен дорсально. Таков общий план строения спинных продольных мышц, но у *Rhincalanus cognatus* эти мышцы не идут так далеко вперед в цефалоторакс, как, например, у *Salavus fitzingeri*.

Брюшная продольная мускулатура состоит из нескольких пар мышц, начинающихся у переднего края абдомена и идущих до переднего края фурки. Эти мышцы прикреплены к экзоскелету интрасегментальными сухожилиями у границы между 1-м—2-м и 2-м—3-м сегментами абдомена.

Функциональное значение столь интенсивно развитых продольных мышц торакса представлять себе довольно трудно, так как не совсем понятно функциональное значение выпрямления дорсального изгиба торакса. По предположению Перримана (Perreman, 1961, цит. по: Hessler, 1964), оно вызывает компен-

саторное расширение вентральной поверхности тела, приводящее в движение тораксальные конечности. Таким образом, продольные спинные мышцы, так же как и дорсальные (см. ниже) мышцы конечностей, возможно, играют роль ретракторов конечностей.

Вентральные продольные мышцы пара вентральных мышц расположена по обе стороны кишечника. Каждая мышца состоит из трех мышечных пучков, прикрепленных к соответствующей стороне медиальной поверхности постмаксиллярной аподемы. К этой главной мышце присоединяются еще и относительно небольшие мышечные пучки. Другим концом главные вентральные мышцы прикрепляются к переднему краю 4-го сегмента абдомена. Сплошное мышечное полотно продольной мышцы прерывается интрасегментальными сухожилиями в местах, соответствующих сегментам между тораксальными сегментами, существовавшими некогда у отдаленного предка. Исключение иногда составляют слитые вместе 4-й и 5-й сегменты. Сухожилия соединяются со стенкой тела длинными тонкими сухожиливыми пучками, которые, вероятно, служат для поддержания ослабленной мышцы в определенном месте, препятствуя ее свободному перемещению в полости тела. При сокращении этих мощных вентральных мышц абдомен резко пригибается к брюшной стороне, совершая сильное заглубающее движение хвостовым «плавником», образованным фуркальными ветвями с веером щетинок.

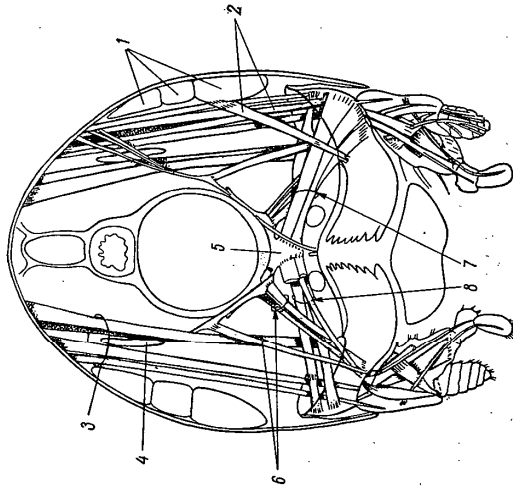


Рис. 40. *Metridia lucens*. Мандибулярный сегмент, вид спереди (на правой стороне — слева от зрителя — передние мышцы не показаны) (по: Hessler, 1964).

1 — дорсальные продольные мышцы, 2 — дорсоинтерполярные мышцы конечности, 3 — отводящие мышцы конечности, 4 — вентральные продольные мышцы конечности, 5 — вентральные продольные мышцы конечности, 6 — вентролатеральная мышца мандибулы, 7 — вентропостеролярная мышца протрактора мандибулы, 8 — вентропостеролярная мышца протрактора мандибулы.

Мускулатура конечностей. В литературе имеются сведения лишь о внешних мышцах, управляющих придатками тела (Hessler, 1964; Park, 1966; Rader, 1970), внутренние (расположенные в самих конечностях) до сих пор по-настоящему не изучены.

Внешнюю мускулатуру антеннул (рис. 37, 41) образуют четыре пары мышц. Первые две пары — протракторы, начинаются от дорсолатеральной стенки тела, соединяясь с ней тонофибриллами, и прикрепляются к проксимальному концу антеннулярного основания. Эти мышцы двигают антеннулу вперед. Третья пара дорсальных мышц — ретракторы, начинается более постериорно от дорсолатеральной стенки тела и прикрепляется при помощи сухожилий постериорально к основанию антеннулы. Еще более постериорно по отношению к месту прикрепления третьей пары мышц прикрепляется четвертая пара — дорсопостериорные ретракторы. Мышцы четвертой пары прикрепляются к стенке тела в двух местах (одно несколько впереди от другого), но перед прикреплением к антеннуле эти две мышцы соединяются вместе.

Функциональные группы мускулатуры антенн: протракторы, ретракторы, отводящие — протракторы, отводящие и приводящие — ретракторы, прикрепляются не только к дорсальному экзоскелету и к его производным структурам — апофизам, но также и к эндостерниту, связанному с вентральным экзоскелетом. Подобный тип прикрепления мышц свойственен не только антенне, но и всем остальным конечностям головы, а также максиллиде.

постериорно по сравнению к вентропостериорным внешним мышцам, прикрепляясь к задней стенке мандибулярной пластинки.

Три группы ventralных приводящих мышц отходят вентрально от сужившей цефалона и от переднего эндостернита. Первая группа мышц состоит из вентроантериорных мандибулярных протракторов, идущих латерально и постериорно по отношению к первой паре дорсоантериорных мышц, и прикрепляясь к переднему краю мандибулы. Вентропостериорные ретракторы идут латерально, и перед дорсопостериорными мышцами прикрепляются к латеральному краю мандибулы.

Между ventralными антериорными и постериорными мышцами вклиниваются 2 пары вентролатеральных мандибулярных мышц, отходящих дорсально вентрального сухожилия цефалона.

Мышцы максиллулы (рис. 37, 44) прикрепляются к переднему и заднему эндостерниту и экзоскелету. Мышцы дорсоантериорной пары прикрепляются с одной стороны медиально по отношению к дорсальным продольным мышцам, с другой к передним внутренним углам максиллярного протоподита. Мышцы второй дорсоантериорной пары начинаются медиально, отходя от дорсальной стенки тела, и прикрепляются сразу за первой группой мышц. Обе пары дорсоантериорных мышц — приводящие мышцы и протракторы.

Дорсопостериорные мышцы отходят двумя парами. Первая латерально по отношению к дорсальным продольным мышцам и прикрепляется к внешней стороне максиллярного протоподита. Вторая пара начинается и прикрепляется сразу же за первой. Обе пары дорсопостериорных мышц — отводящие мышцы и ретракторы.

Имеется еще 5 пар ventralных мышц. Вентроантериорные приводящие мышцы, самая передняя пара, начинаются в постеролатеральной области антериорного эндостернита, проходят постеролатерально и прикрепляются к передней стороне максиллярного коксоподита. Мышцы остальных четырех пар начинаются от постериорного эндостернита. Первая из них — вентроантериорные приводящие мышцы — прикрепляется к переднему внутреннему углу максиллярного протоподита. Остальные три пары вентропостериорных отводящих мышц прикрепляются латерально к максиллярному протоподиту.

Внешняя мускулатура максиллы (рис. 37, 42) состоит из довольно большого числа мышц. Их расположение и характер прикрепления заставляют предполагать, что максилла перемещается в процессе питания главным образом в антериорном направлении. Мышцы вентропостериорной внешней пары отходят от постеролатерального угла переднего эндостернита и, подходя к максилле латерально, прикрепляются к постеромедиальной стенке ее протоподита. Мышцы единственной вентроантериорной пары берут начало у постеролатеральных углов заднего эндостернита и прикрепляются латерально к передней стороне протоподита.

Две пары медиальных дорсоантериорных мышц-протракторов прикреплены одна за другой к латеральной стенке тела и к антеролатеральной стороне максиллярного протоподита, функционируя как отводящие мышцы-абдукторы. Две пары дорсопостериорных мышц-ретракторов начинаются одна за другой от латеральной стенки тела и прикрепляются к внешней стороне протоподита. Эти латеральные мышцы — отводящие.

Внешняя мускулатура максиллипеды (рис. 37, 42) включает четыре функциональные группы: мышцы-протракторы, приводящие — протракторы, мышцы-приводящие и мышцы отводящие-ретракторы. Все они направлены резко постериорно относительно места прикрепления к конечности за исключением тонкого ретрактора. Две пары дорсопостериорных мышц берут начало позади дорсоантериорных мышц на боковой стенке тела. Эти мышцы прикреплены к внешней постериорной стороне протоподита и функционируют как ретракторы. Две пары ventralных мышц отходят постеромедиально от постериорного эндостернита. Передняя, вентроантериорная пара мышц-протракторов прикреплена к передней стороне протоподита.

Пара вентропостериорных мышц-ретракторов отходит медиально по отношению к вентроантериорной паре и прикрепляется к задней стороне протоподита.

Итак, две пары дорсоантериорных протракторов, начинаясь у дорсальной стенки тела, прикрепляются антериорно к антеннальному коксоподиту. Две пары дорсопостериорных ретракторов связывают дорсолатеральную стенку тела с коксоподитом, прикрепляясь постериорно по отношению к протракторам. Две пары ventralных приводящих мышц отходят от ventralного сухожилия цефалона одна за другой и также одна за другой прикрепляются к антеннальному коксоподиту.

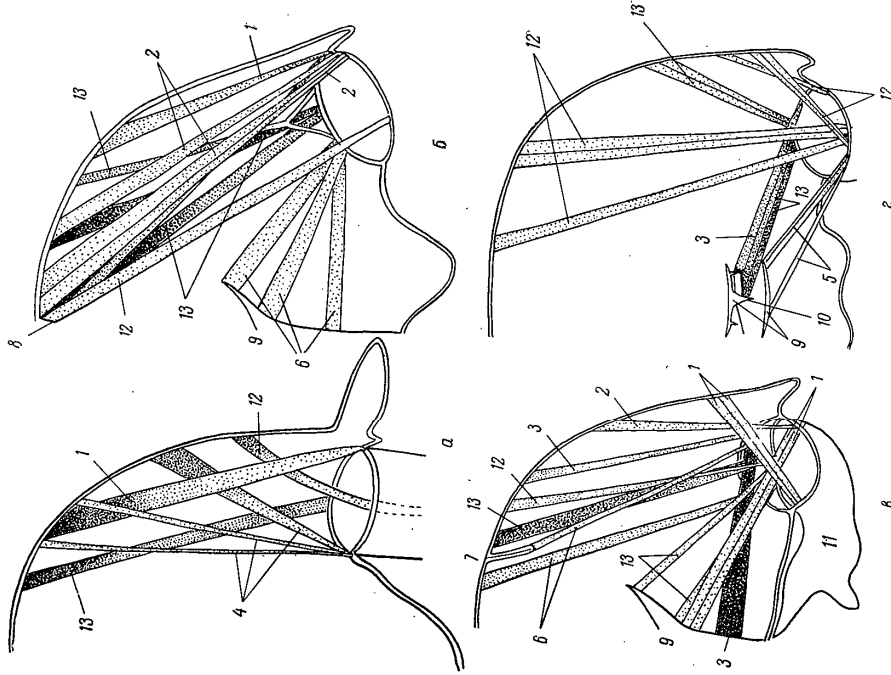


Рис. 44. *Ephialdosca amphitrites*. Внешняя мускулатура конечности (вид спереди) (по: Park, 1966).

а — мышца антенны, б — мышца мандибулы, в — мышца максиллулы, г — отводящая мышца, д — отводящая — ретрактор, е — отводящая мышца, ж — приводящая мышца, з — приводящая — ретрактор, и — аподема головного мозга, к — срединной головной апофиз, л — гребень («киль») эндостернита, м — пластинка мандибулы, н — мышца протрактор, о — мышца ретрактор.

Мышцы мандибул (рис. 37, 40, 44) прикрепляются к 1-му эндостерниту, к дорсальной и латеральной стенке тела и могут быть разделены на дорсальную и ventralную группы. Дорсальные мышцы первой пары начинаются у латеральной стенки тела и прикрепляются антеролатерально к жевательной пластинке. Вторая пара дорсальных мышц отходит от дорсолатеральной стенки тела, латеральнее дорсальных продольных мышц тела и идет между вентроантериорными и вентропостериорными мышцами, прикрепляясь к передней стенке мандибулярной пластинки. Дорсопостериорные мышцы идут от дорсальной стенки тела медиально по отношению к дорсальным продольным мышцам, далее

Плавательные ноги (рис. 42). Внешняя мускулатура плавательных ног описана как Рейдером (Rader, 1970) у *Ribicallanus cornutus*, так и Парк (Park, 1966) у *Eriavidocera amphitrites*. Видовые различия в строении мускулатуры невелики. Внешняя мускулатура P1 состоит из передней группы мышц-протракторов и задней группы ретракторных мышц. Первая группа, значительно меньшая по объему, состоит из четырех относительно тонких мышеч-

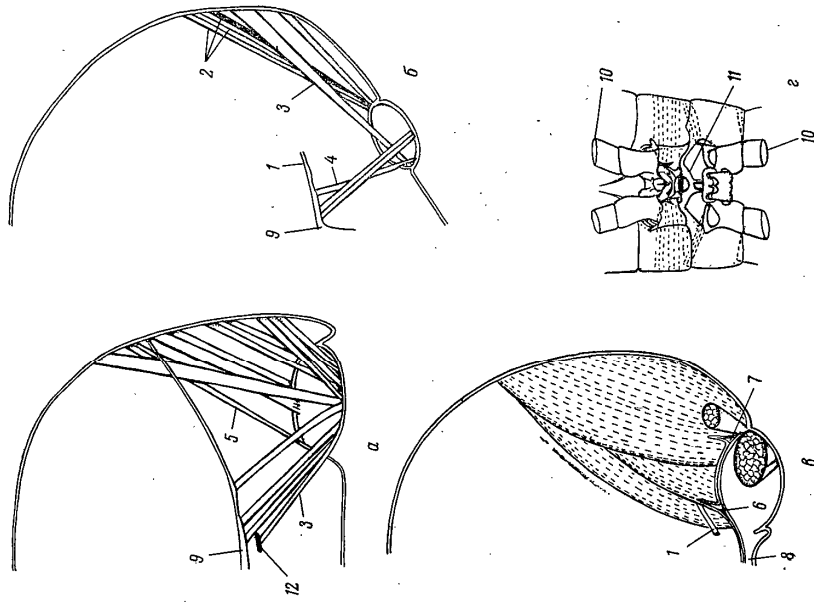


Рис. 42. *Eriavidocera amphitrites*. Внешняя мускулатура конечности, вид спереди (по: Park, 1966).

а — мышца максиллели, б — мышца первой плавательной ноги, в — торакальные сегменты 3-й и 4-й с плавательными ногами, заправленными соответственно вперед и назад, вид с вентральной стороны. 1 — отросток сухожилья аподстерита, 2 — отросток мышца-ретрактор, 3 — приводящая мышца, 4 — приводящая мышца, 5 — мышца-протрактор, 6 — отросток сухожилья аподстерита, 7 — отросток сухожилья аподстерита, 8 — отросток сухожилья аподстерита, 9 — аподстерит, 10 — плавательная нога, 11 — спиральный склерит, 12 — сухожильно-мышечное соединение между аподстеритами 1-м и 2-м.

ных пучков, прикрепляющихся к боковой стенке тела и антеровентрально к склеротизированной передней части сочлененной пластинки — склерита протоподита. Мышцы-ретракторы слагаются из 4 веерообразных пучков, 2 из которых берут начало у боковой стенки тела, прямо у основания протрактора. Третий пучок значительно тоньше других. Четвертый же, самый мощный, берет начало у боковой стенки тела, прикрепляясь к аподеме ног и частично к вентральной стенке тела.

Внешняя мускулатура P2—P5 имеет то же строение, что и P1, только протрактор P2 состоит не из 4, а из 5 пучков.

Так как ноги каждой пары прочно связаны друг с другом соединительным склеритом, то они действуют как единая конечность. В результате сокращения

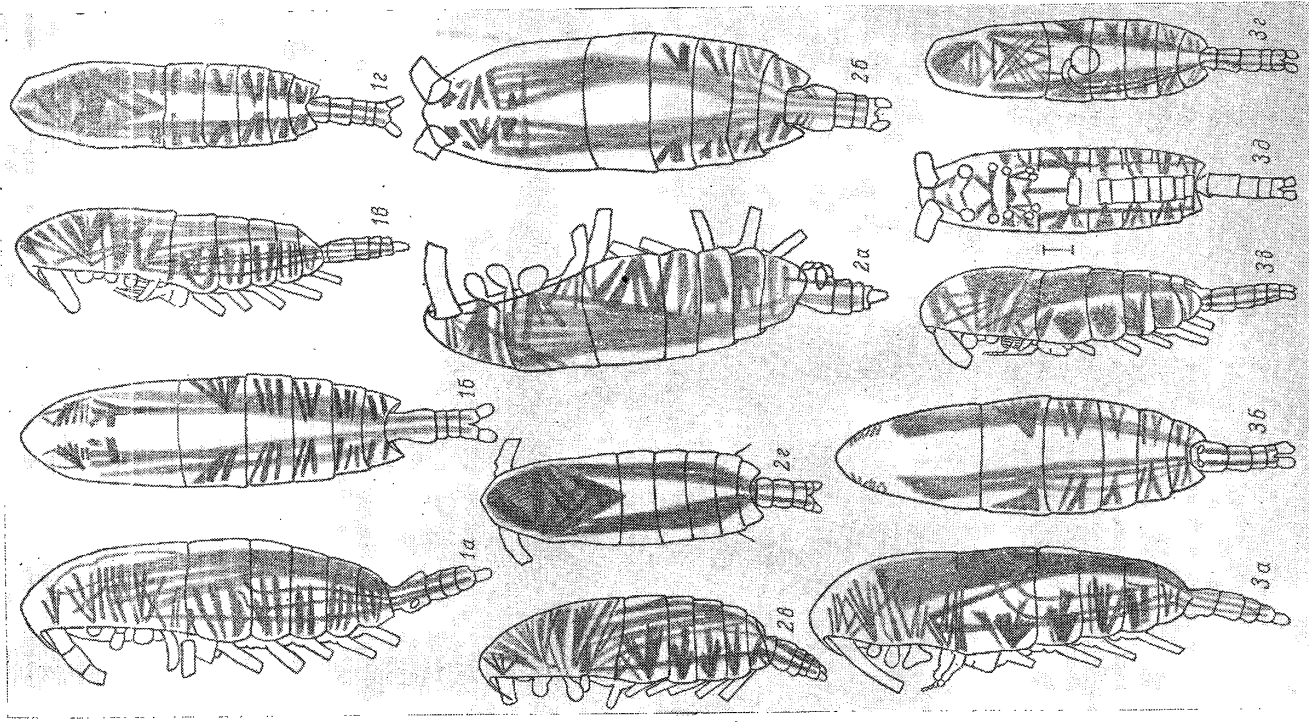


Рис. 43. Туловищная мускулатура каланулов (по: Вышкварцева, 1977).

а — *C. rasiliscus*, б — *C. lobositor*, в — *C. hyperboreus*; а, б — самка, в, г — самец, а, в — вид сбоку, б, г — вид со спинной стороны, д — вид с брюшной стороны.

протракторов склериты двигаются антеродорсально и ноги перемещаются вперед. Сокращение ретракторов обуславливает движение назад.

При перемещении пары конечностей они могут несколько изгибаться в результате действия внутренней мускулатуры (в общем относительно слабо развитой). У самцов мускулатура конечностей, особенно головных, развита сильнее, чем у самок (рис. 43).

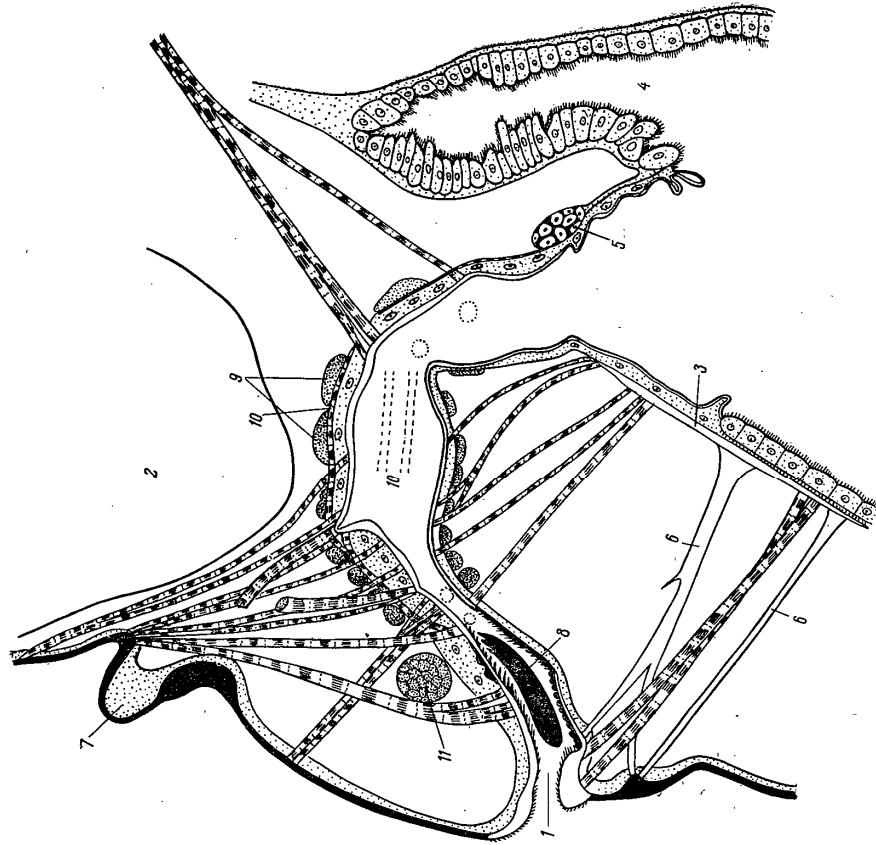


Рис. 44. *Epiplatysoma amphitrites*. Оральная мускулатура и мускулатура пищевода, латерально (по: Park, 1966).

1 — ротовая впадина, 2 — мозг, 3 — антостернит, 4 — кишечный дивертикул, 5 — кишечный ганглий, 6 — «кль» эпистоеритига, 7 — передняя лопасть верхней губы, 8 — пластинка мандибулы, 9 — круговая мышца, 10 — продольная мышца, 11 — поперечная мышца.

Пищеварительная система. Пищеварительная система *Salanoida* подробнее всего описана для *Epiplatysoma amphitrites* (Park, 1966). Более общее и менее детальное описание этой системы было сделано для *Salanus finmarchicus* (Dakin, 1908; Lowe, 1935). Однако, как отмечает Парк, установить специфические видо-вые различия, характерные для отдельных видов *Salanoida*, при неравноценности описаний не представляется возможным.

Пищеварительный тракт *Epiplatysoma amphitrites* начинается с ротовой впадины (atrimus opis) в оральном конусе, образованном верхней и нижней губами (labium и labium). За оральным конусом идет пищевод (oesophagus), средняя кишка и, наконец, задняя кишка, которая открывается наружу анусом в дистальной части живота. Верхняя губа имеет несколько лабральных желез.

отрывающихся в ротовую впадину. Пищеварительных желез в средней кишке не обнаружено. Однако у *Salanus finmarchicus* Joy (Lowe, 1935) описывает (и дает рисунок) железистую часть средней кишки.

Анатомия ротовой области (рис. 44, 45). Оральный конус расположен медиально между тремя окологлоточными конечностями цефалона, и образован он массивной верхней и раздвоенной нижней губами. Между ними располагается поперечная щель, занятая пластинками мандибулы и называемая

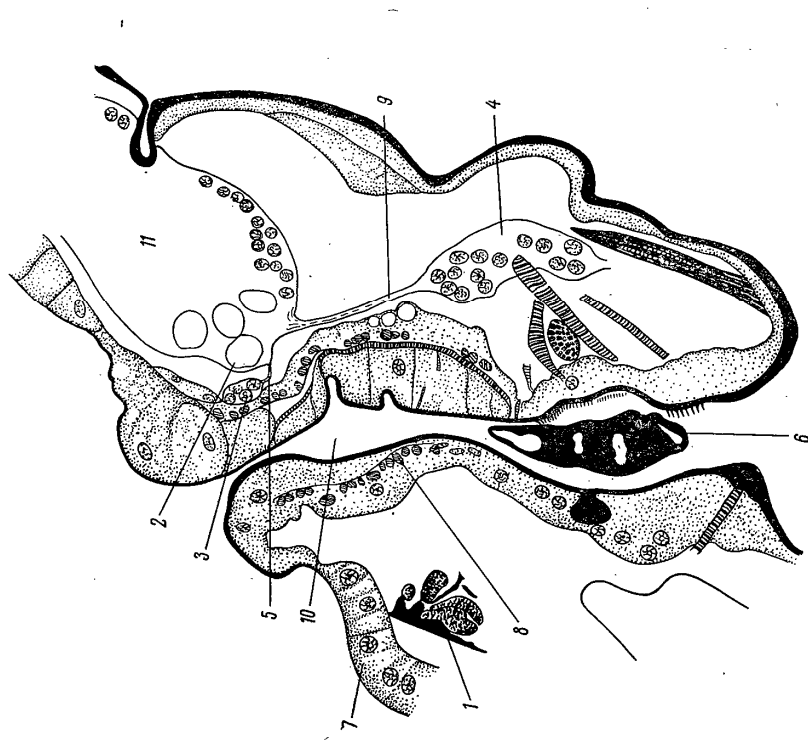


Рис. 45. *Salanus finmarchicus*. Сакитальный разрез через пищевод и верхнюю губу (по: Lowe, 1935).

1 — антостернит, 2 — гигантские волокна, 3 — гастрический ганглий, 4 — верхнегубной ганглий, 5 — мембрана, соединяющая гастрический ганглий с мозгом, 6 — мандибула, 7 — клетки средней кишки, 8 — мышцы пищевода, 9 — церебро-губной нерв, 10 — пищевод, 11 — мозг.

ротовой впадиной. Рот находится в наиболее углубленной части последней. Ясно очерченной границы между ротовой впадиной и пищеводом нет.

Верхняя губа состоит из 3 лопастей: одной anteriорной и двух laterальных. Постеролатеральные части верхней губы сильно склеротизированы. Кутикула в основании anteriорной лопасти тоже сильно склеротизирована. У laterальных лопастей имеются 2 аподемы, дистальные части которых соединены вместе массивным поперечным мускулом. При его сокращении передняя стенка ротовой впадины, вооруженная зубчиками, наклоняется назад против жующего края пластинок мандибулы и таким образом происходит размельчение пищи (жевание). На передней и задней стенках ротовой впадины имеются по паре валиков с зубчиками, каждый из них расположен против жующего края мандибулярной пластинки. Валик на передней стенке продолжается вентрально небольшой поперечной пластинкой, а на задней стенке — рядом небольших кутикулярных бугорков или молярных зубов.

Антериорная лопасть верхней губы вооружена вдоль своего апикального края рядом тонких шпиков, направленных постероventрально. Кроме этого, имеется несколько шпиков, направленных постериорно, на задней поверхности этой лопасти. Латеральные лопасти вооружены вдоль своего апикального края рядом шпиков, а на медиальной стороне — полосой шпиков.

Кроме этого, каждая лопасть несет постеромедиально по крепкому зубцу. Все шпы и зубцы на латеральных лопастях верхней губы направлены постеромедиально. Есть еще и многочисленные шпы в углублении верхней губы, направленные назад.

Нижняя губа (labium), ограничивающая ротовую впадину вадну, состоит из двух кутикулярных возвышений — паранат, каждое из которых расположено напротив латеральной верхнегубной лопасти своей стороны. Между паранатами имеется нижнегубное углубление, являющееся продолжением верхнегубного и составляющее вместе с ним ротовую впадину. За каждой паранатой, вооруженной апикальной и медиальной группой шпиков, располагается продолженный кутикулярный гребень. Нижнегубное углубление продолжается между этими гребнями. Последние вооружены на своей вершине рядом шпиков, дополняющих шпы, разбросанные на их медиальной части. Все вооружение как на паранатах, так и на постаранатах направлено антеромедиально, а на нижнегубном углублении — антерорно.

Мандибулярные пластинки вклиниваются с боков и ventрально в ротовую впадину. Их зубчатый край направлен несколько вперед, а дорсальные зубцы — вглубь ротовой впадины. В целом зубцы мандибулярной пластинки, так же как и вооружение стенок ротовой впадины, обращены к ротовому отверстию. В результате движение пластинок мандибул во рту передвигает пищевые частицы глубже в рот, чему способствуют расширение и сокращения ротовой впадины под действием многочисленных мышц (рис. 44). Структура, рельеф и конфигурация шпиковатых полей, валиков, групп шпиков и других особенностей варьируют у различных видов и групп (With, 1945), что, несомненно, связано с различиями в их питании.

Железы верхней губы. Латеральные лопасти верхней губы имеют по 4 удлиненной формы железы, открывающихся изолированно одна от другой через короткие протоки (длиной около 10 мкм и диаметром 2 мкм). У *Epiplatys* железы открываются в ротовую впадину; первое отверстие находится на передней стенке ротовой впадины; второе отверстие у входа, а остальные — внутри впадины. Каждая железа представляет собой синцитий с многочисленными ядрами и большим резервуаром, наполненным секретом. Различают три типа секретции. Природа секрета еще не выяснена.

Пищевод (рис. 44 и 45) начинается непосредственно за покрытыми шпиками стенками ротовой впадины. Сначала он идет в том же направлении, что и ротовая впадина, т. е. антеродорсально, затем почти дорсоventрально и далее постеродорсально до соединения со средней кишкой. Пищевод, так же как и ротовая впадина, выстлан пластичной, рясжимой кутикулой, толщина которой зависит от степени ее сокращения. Затем идет эпителиальный слой, окруженный тонкой базальной мембраной. Мышечный слой состоит из внутренних продольных и внешних кольцевых попеременно расположенных мышечных пучков. Весь пищевод окружен паренхиматозной соединительной тканью. Сокращение и расширение пищевода управляется группой мышц, соединенных со стенкой верхней губы, стенкой тела и с эндостернитом.

Средняя кишка составляет большую часть кишечного тракта, начинаясь на уровне мандибул и заканчиваясь почти у проксимального конца живота. Она образует дорсально в своей передней части обширный, ширококонический дивертикул, тянущийся от передней стенки пищевода вперед. Паренхиматозная соединительная ткань, окружающая дивертикул, простирается дорсоventрально от его переднего конца и прикрепляется к дорсальной стенке тела. Эта соединительная ткань служит также ventральной границей антеродорсальной синусы аорты. В начале широкая и мешковидная, расположенная в середине полости тела, кишка далее постепенно сужается и перемещается несколько к ventральной его стороне. За вторым эндостернитом она лежит непо-

средственно дорсально от первого таяка. При увеличении объема органов половой системы кишка часто смещается на одну сторону тела.

На основании различий в эпителиальной выстилке кишки можно выделить четыре отдела: передний дивертикул, где пища перемешивается, как в желудке; передний отдел, простирающийся до уровня максилл, выстланный слоем из однородных, лишенных вакуолей эпителиальных клеток; средний, или вакуолизованный отдел, выстланный вакуолизованными эпителиальными клетками и простирающийся до уровня третьего торакального сегмента, и последний отдел, выстланный невакуолизованными эпителиальными клетками, как и в переднем отделе.

Мускулатура кишечника. Мускулатура средней кишки состоит из двух групп мышц: внутренней продольной и внешней кольцевой. Поперечнополосатые кольцевые мышцы собраны в группы, лежащие параллельно одна другой. В каждой группе по 2—3 волокна, неплотно прилегающих друг к другу. Наиболее мощно развита мускулатура пищевода, дивертикула же, полностью лишена кольцевой мускулатуры. Гладкие продольные мышцы, не имеющие поперечной исчерченности, образованы тонкими фибриллами, лежащими более менее параллельно друг другу вдоль всей кишки. Эти мышцы наиболее сильно развиты в задней части кишки.

Задняя кишка начинается у самца в конце третьего, а у самки — в середине второго сегмента живота и открывается анусом, расположенным между ветвями фурки и ventрального анального крышечки. Кольцевые мышцы в месте соединения средней и задней кишки образуют сфинктер. Эпителий задней кишки выстлан кутикулой толщиной 2 мкм и окружен обычной базальной мембраной.

Мускулатура, как и у средней кишки, состоит из внешних поперечнополосатых кольцевых мышц и внутренних гладких продольных мышечных волокон. Просвет задней кишки расширяется мышцами, прикрепляющимися к стенкам сегментов живота.

Функционирование кишки. Пища, размельченная и смоченная секретом верхнегубных желез, концентрируется в ротовой впадине в результате ободного действия пластинок мандибул и зубчиков стенок ротовой впадины. Далее пищевой материал проталкивается изо рта в пищевод и отсюда в среднюю кишку одним сильным глотательным движением.

Пищеварительные ферменты выделяются главным образом в дивертикуле передней секретирующей части средней кишки, где много клеток с явными признаками секретии в виде капелек на ворсинках.

Перистальтика кишечника начинается с конца средней кишки, распространяясь затем вперед. В начале средней кишки перистальтика уже довольно слаба. Дивертикул имеет собственный режим периодических сокращений. В пищевод перистальтика происходит, как кажется, независимо от сокращений средней кишки. Задняя кишка не совершает регулярных перистальтических сокращений.

По мере прохождения через вакуолизованную часть средней кишки содержимое цементируется слизеподобной субстанцией и образуются фекальные комки, которые полностью формируются сразу после срединного участка средней кишки. Фекальные комки окружены периферической оболочкой, которая образуется, по-видимому, из уплотнения слизеподобной субстанции. Эта субстанция, очевидно, секретруется вакуолизованными клетками средней кишки. Функциональное значение периферической оболочки, видимо, состоит в защите стенок кишечника от травмирования острыми непереваренными частичками, а также в упаковке фекальных масс, облегчающей дефекацию и препятствующей их расплыванию в воде и, таким образом, вторичному попаданию в кишечник.

Кровеносная система. Кровеносная система и органы, обеспечивающие ее циркуляцию (циркуляционная система), у саламанда изучены еще недостаточно и основные сведения о них исчерпываются данными по *Calanus finmarchicus* (Lowe, 1935) и *Epiplatys amphitrites* (Park, 1966).¹ Относительно легаль-

¹ Краткие сведения по строению сердца и аорты даны Клаусом (Claus, 1863) для *Pleurotanta* и *Epiplatys*, Хаузом и др. (Howse et al., 1975) для *A. notalocera ornata*. Работа сердца двух видов *Rateschaea* исследовалась Боргманном (Borgmann, 1973).

ное описание циркуляционной системы этих представителей каланоида пока не знает, что разным семействам (в данном случае Calanidae и Pontellidae) присуще известное различие, в частности в числе остий сердца, в строении перикардии и его мускулатуры, а также в функционировании самой системы.

Главные органы кровеносной системы каланоида расположены непосредственно под покровами спины вдоль медиодорсальной оси тела. Они представлены сердцем, заключенным в перикардий, и направленной вперед аортой, заканчивающейся anterодорсальным синусом. Последний через 3 пары отвер-

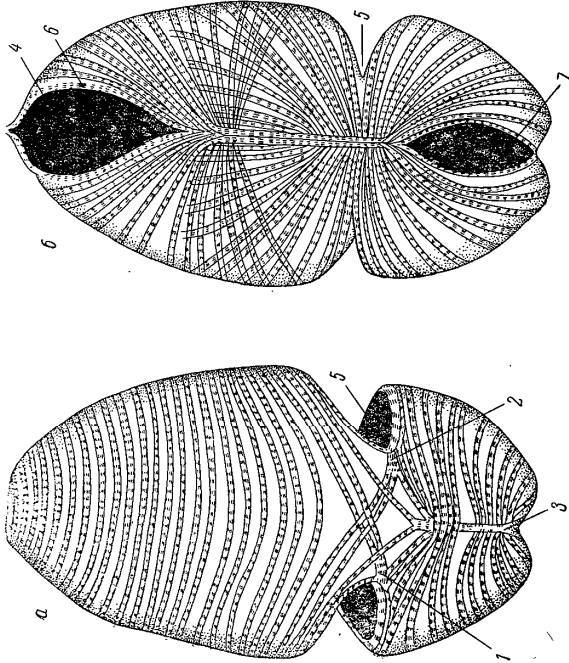


Рис. 46. *Calanus finmarchicus*. Мускулатура стенки сердца (по: Lowe, 1935).

а — дорсально, б — вентрально; 1, 2, 3 — мышцы, расположенные у остий, 4 — клапан аорты, 5 — латеральная остия, 6 — мышца клапана аорты, 7 — задняя (постериорная) остия.

стий соединяется с синусом в педальоне, который в свою очередь продолжается в первисцеральную полость, откуда кровь возвращается в перикардий. Кровь прозрачна и не содержит какие-либо пигменты.

Сердце у *Calanus* (рис. 46) имеет вид удлинненно-яйцеобразного мешка, расположено оно под дорсальной стенкой тела первого и второго торакальных сегментов. Сердце имеет 4 отверстия: anterоventрально клапан аорты и 3 вентральные остии. Пара латеральных остий в форме косой щели расположена в латеральных стенках сердца, у заднего его конца. Третья остия расположена терминально, по своему положению она постероventрально. Мускулатура сердца изображена на рис. 46.

Вентральная стенка сердца между задним концом клапана аорты и передним концом задней остии по средней линии, имеет U-образную складку, к которой прикреплены вентрально кольцевые мышечные пучки сердца, к которым имеется несколько пар продольных мускульных пучков, соединяющихся спереди с группой кольцевых мышц, расходящихся вокруг клапана аорты. У заднего конца они соединяются с мышцами, расходящимися вокруг задней остии.

Сокращение продольных мышечных пучков в вентральной складке сокращает вентральную поверхность сердца, а сокращение их переднего продолжения вокруг клапана аорты открывает этот клапан, округляя щелевидное отверстие. Подобное действие задней остии предотвращается наличием мышц на дорсальной поверхности сердца.

Кольцевые мышцы сердца к средней части вентральной складки не крепятся, а отходят от нее у каждого ее конца. В результате того, что веерообразное сокращение кольцевых мышц приводит к продольному сокращению спин-

ной поверхности сердца, сокращается просвет и сокращаются и сами мышечные пучки. Продольное сокращение вентральной поверхности сердца сопровождается сжатием мышц вентральной складки и продольно направленных мышц, которые расходятся от вентральной складки (от группы мышц перед задней остией).

На спинной поверхности сердца кольцевые мышцы расположены в виде более или менее правильных колец в передней части и перед латеральными

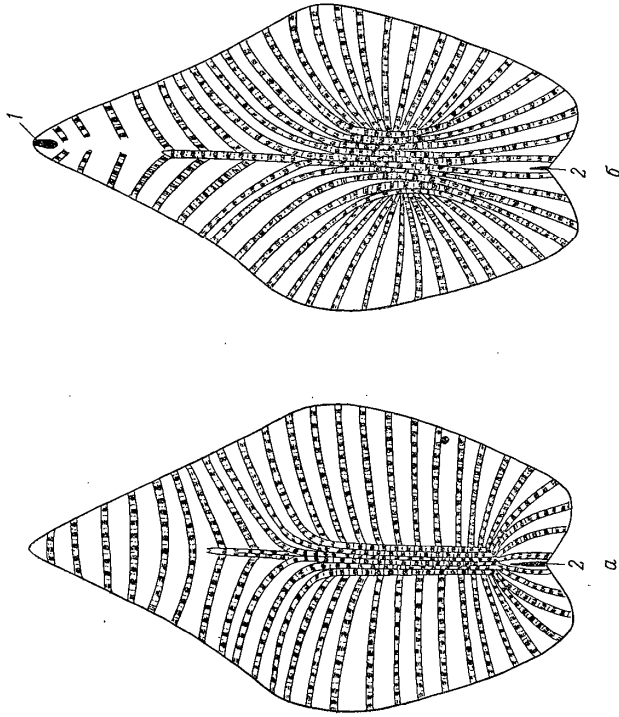


Рис. 47. *Eriabidocera amphitrites*. Мускулатура стенки сердца (по: Park, 1966).

а — дорсально, б — вентрально; 1 — клапан аорты, 2 — остия.

остиями. В задней части расположение их более сложно, что обусловлено необходимостью закрывать остии.

Когда в результате сокращения кольцевых мышц края остии приближаются друг к другу, сокращение мышц (рис. 46, б) держит остии плотно закрытыми.

Из расположения мускулатуры в стенках сердца видно, что одновременное сокращение мышц сердца (с расслаблением их у клапана аорты, который относится уже к основанию перикардии) имеет три функции: 1) сокращение стенки сердца в различных направлениях, 2) открывание клапана аорты и 3) закрывание остий.

У *Eriabidocera amphitrites* (рис. 47) положение сердца сходно с таковым у *Calanus*: сразу под спинной стенкой тела вдоль медиодорсальной линии, в первом и втором свободных торакальных сегментах.

Сбоку сердце имеет вид слегка сплюснутой дорсоventрально фляги, со спинной стороны сердце пятиугольной формы. Длина его 450 мкм, ширина 280, высота 200 мкм. В передней своей части оно постепенно сужается в виде трубки, которая заканчивается щелевидным отверстием — клапаном аорты.

Стенки сердца обильно снабжены мышцами, пучки их попеременно-полосатые и обильно снабжены митохондриями, как и у скелетных мышц. Мускулатура стенки сердца весьма сходна с описанной для сердца *Calanus finmarchicus* (Lowe, 1935), но отлична в деталях, в основном из-за иного числа и структуры отверстий.

В стенке сердца обнаруживаются три пары продольных мускульных тяжей вдоль среднедорсальной оси и около пяти пар мышц по среднеventральной

оси в более широкой задней части сердца. В передней его части можно видеть, по крайней мере, по одному продольному мышечному пучку, тянущемуся вдоль средней линии anteriorно от posteriorной группы продольных мышц. Эти пучки не достигают переднего конца сердца, который свободен от продольных мышц. Из-за палиция продольных мышечных пучков среднедорсальная, и особенно среднеventральная части стенки сердца толще, чем где-либо в другом месте. Пучки мышц расходятся при удалении от средней части сердца и образуют веерообразную фигуру на обоих концах сердца.

Кольцевые мышцы при своем сокращении уменьшают диаметр сердца в его средней части, а продольные и их веерообразные участки уменьшают как диаметр сердца, так и сокращают его длину. Последние из названных мышц закрывают и сами остии, натягивая их край.

Передний конец сердца сокращается или расширяется главным образом радиально в результате отсутствия здесь продольных мышц. Край клапана аорты не связан с этими мышцами, но заканчивается тонкой мембраной, несущей круговые мышечные пучки. Возможно, они работают в связи с давлением крови, вызываемым давлением крови, увеличиваясь, мускульные тяжи клапана и соответственно давление крови расширяются, мускульные тяжи клапана аорты расширяются, пропуская кровь. Наоборот, когда сердце расширяется, мышцы клапана сокращаются и препятствуют току крови в сердце.

Перикардий. У *Salanus fitzingeri* (рис. 48, 49) сердце лежит в типичном перикардийном прострастве. Перикардийная полость отделена от легкого тела в 5 торакальных сегментах. Перикардийная полость отделена от нижней части ниже ее перивисцеральной полости перикардийным дном. Первая сверху отграничена в среднедорсальной области гиподермисом и экзоскелетом, а дорсолатерально — крупными дорсальными продольными мышцами торакаса.

Перикардийное дно представляет собой тонкую мембрану, передний конец которой продолжается вверх перед сердцем и прикрепляется к дорсальному экзоскелету в середине первого торакального сегмента.

В своей передней части дно перикардия окутывает переднюю часть сердца, со стенкой которого оно сливается в нескольких местах. От места прикрепления к дорсальному экзоскелету мембрана дна в передней своей части идет косо-ventрально и назад вплоть до дорсальной поверхности гонад и далее горизонтально, составляя основную часть дна перикардия. У задней границы последнего торакального сегмента перикардий кончается опять у дорсального экзоскелета, где соединяется с задними концами пятой, шестой и седьмой продольных мышц. Перикардийная полость, таким образом, отделена posteriorно от брюшной перивисцеральной полости.

В латеральных частях перикардийной полости кровь через серию вертикальных каналов (на каждой стороне), лежащих непосредственно под латеральным экзоскелетом между дорсоventральными мышцами, связанными с основными плавательных ног, возвращается из перивисцеральной полости. Эти каналы своим ventральным концом открываются в перивисцеральную полость, а дорсальным концом в латеральные части перикардийной полости.

Пара перикардийных каналов образует основной проход, через который кровь, возвращаясь в сердце, входит в главную медиальную часть перикардия. Свободная часть дна перикардия на этом уровне имеет пару мышц (латеральные субперикардийные мышцы). Следует упомянуть о том, что одна из функций прикрепления медиолатеральной части перикардийного дна к продольным мышцам — это уменьшение веса зрелых генитальных протоков у медиальной вибрирующей части дна.

У *Epiplatoca amphitrites* (рис. 50) стенка аорты продолжается назад и окутывает переднюю часть сердца. Примерно в средней части сердца, на уровне его наибольшего диаметра, ventральная внешняя мембрана простирается косо-вниз и назад до спинной стороны пищеварительного канала, образуя переднюю стенку перикардия. Затем она продолжается назад в близком соседстве с пищеварительным каналом, образуя основание перикардия. Передняя стенка перикардия изгибается вперед так, что ее средняя линия, касающаяся среднеventральной оси сердца, располагается более anteriorно, чем латеральные ее части. При приближении к пищеварительному каналу перикардий расширя-

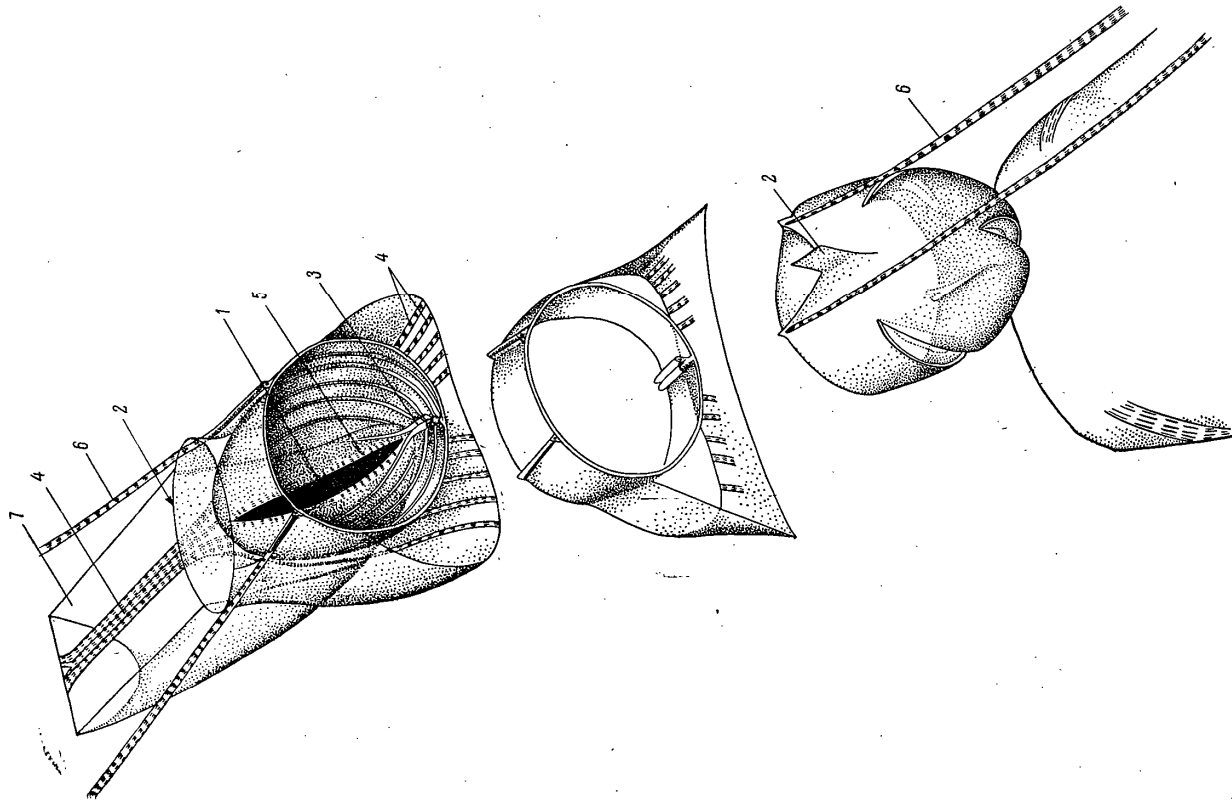


Рис. 48. *Salanus fitzingeri*. Реконструкция сердца, аорты и перикардийного дна (по Lowe, 1935).

1 — клапан аорты, 2 — прикрепление перикардийного дна к дорсальному экзоскелету, 3 — ventральная стенка сердца, 4 — anteriorная перикардийная мышца, 5 — мембрана клапана аорты, 6 — дорсальная перикардийная мышца, 7 — аорта.

латеральных стенок средней кишки. Позади средней части переднего эндостернита сосуды сливаются вместе, образуя один, лежащий над нервным стволом, но на уровне заднего эндостернита сосуды вновь разделяются и снова проходят над поперечными мышцами, к которым они и прикрепляются. В первом торакальном сегменте два канала открываются в короткий стернальный синус, окружающий нервный ствол. Во втором торакальном сегменте этот синус открывается в главную перивисцеральную полость.

В каждой антеннеле имеется 2 синуса (один внешний и один внутренний), простирающиеся вдоль проксимальной половины антеннулы и затем сливающиеся в один синус в дистальной ее части. Внешний синус представляет собой

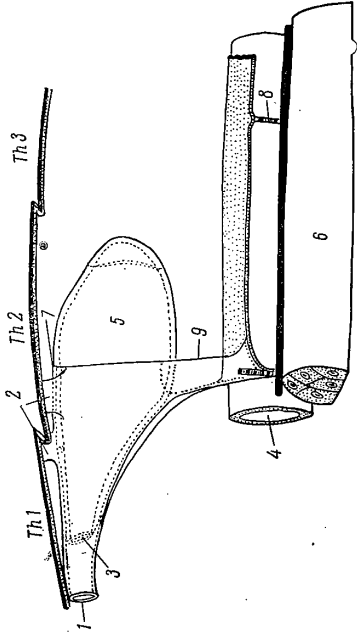


Рис. 50. *Eriabidosea amphitrite*. Реконструкция циркуляционной системы, вид сердца с левой стороны (латерально) (по: Park, 1966).

1 — аорта, 2 — прикрепление, 3 — клапан аорты, 4 — средняя кишка, 5 — сердце, 6 — лйцевод, 7 — внешняя мембрана сердца, 8 — суперикардальная мышца, 9 — латеральная стенка перикардии.

непосредственное продолжение пары синусов, идущих из аорты. Внутренний синус соединен с этой парой синусов и аортой. Антенны и мандибулы снабжены тоже синусами, открывающимися непосредственно в полость тела.

Позади мандибулы и до уровня максиллиперы проходит пара латеральных синусов, идущих к вентролатеральным стенкам тела, в которых располагаются конечные резервуары максиллярных желез. Максиллиперы тоже снабжены синусом, соединенным с грудным синусом. Плавательные ноги имеют каждая по паре синусов, соединенных с главной перивисцеральной полостью. Супранейтральный синус дает сосуды в верхнюю губу.

Мышцы, связанные со стенками супранейтрального синуса, обуславливают движение крови в сосудах. В торакальной области кровь возвращается в перикардий из перивисцеральной полости через серию парных дорсовентрально расположенных каналов, лежащих непосредственно в латеральном экзоскелете и между протоплазматическими слоями дорсовентральных мышц, связанных с основными плавательными ног. Вентрально каналы открываются в перивисцеральную полость над основанием конечностей. Дорсально они открываются в латеральном отделе перикардальной полости.

Каналы эти — просто межмышечные просветы, заключенные между экзоскелетом и прилегающими слоями дорсовентральных мышц — стибателя (про-трактора) и рагибателя (ретрактора) плавательных ног. У *Calanus* 12 функционирующих каналов и 2 нефункционирующих, немещающих дорсальных отверстий. Из 12 функционирующих каналов только 10 постериорных открываются прямо в перикардий. Один расположен в заднем конце 1-го торакального сегмента, два — во 2-м, два — в 3-м, три — в 4-м и два — в 5-м торакальных сегментах.

Из оставшихся двух передних функционирующих каналов, один находится в постериорной части цефалона, а другой — в первом торакальном сегменте. Просветы этих каналов представляют собой продолжение просвета латераль-

ряется, заполняя пространство между спинными продольными мышцами. Боковая внешняя мембрана сердца, следуя за вентральной мембраной, простирается вниз и вбок и образует боковые стенки перикардии.

Аорта и синусы. Аорта *Calanus finmarchicus* (см. рис. 48) проходит вперед от переднего конца сердца до самого переднего конца тела. Передняя стенка перикардии идет косо через задний конец аорты, образуя ее постеро-дорсальную стенку, где находится клапан аорты в виде продольной щели.

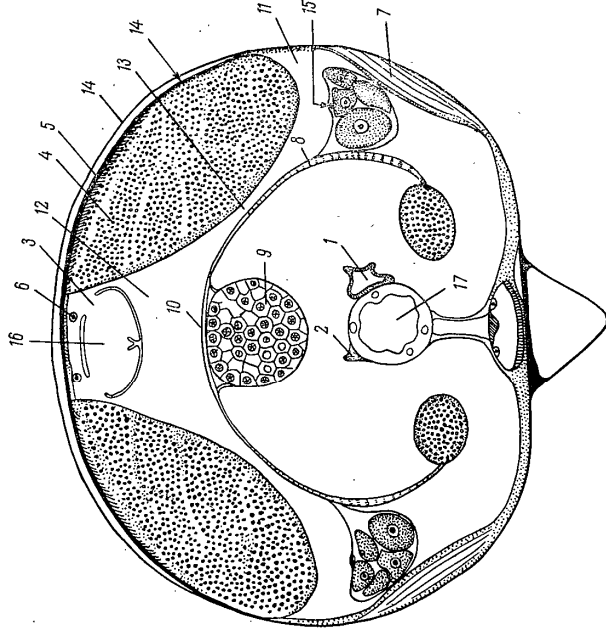


Рис. 49. *Calanus finmarchicus*. Поперечный разрез торакса на уровне соединения 2-го и 3-го сегментов (по: Lowe, 1935).

1 — гидростатический орган, 2 — рудиментарный правый гидростатический орган, 3 — латеральная остия, 4 — дорсальные продольные мышцы, 5 — постериорное прикрепление 1-й дорсальной продольной мышцы к экзоскелету, 6 — дорсальная перикардальная мышца, 7 — мышца экстенсор плавательной ноги, 8 — латеральная субперикардальная мышца, 9 — яичник, 10 — перикардальное дно, 11 — латеральная перикардальная полость, 12 — мезиальная перикардальная полость, 13 — перикардальный проход, 14 — тергиты 2-го и 3-го торакальных сегментов, 15 — сухожилые мышцы, прикрепленные к половому проходу, 16 — сердце, 17 — кишечник.

Задний конец аорты лежит непосредственно под дорсальным экзоскелетом, который вместе с гиподермой образует верхний свод (крышу). Несколько далее вперед аорта отходит от экзоскелета, делается округлой в поперечном сечении, мембрана ее отделена от гиподермы. У самок аорта в этой области заключена между передними дивертикулами яйцеводов.

В самом переднем своем конце аорта открывается и переходит в синусы, идущие кольцеобразно в теле между дорсовентральными мышцами и окружающие кольцеобразно, образующие их стенки. В своей вентральной части синусы спереди открываются в хорошо отграниченный сосуд, лежащий над центральной нервной системой и под дивертикулом средней кишки. Этот сосуд, который представляет собой супранейтральный синус, дает сосуды в верхнюю губу, а затем проходит назад до уровня пищевода и там делится, образуя пару сосудов, проходящих с каждой стороны пищевода.

Против боковых стенок пищевода, дорсально, открываются паразофаггальные ветви синуса, открывающиеся в полость тела, ограниченную в этой области рядом неправильной формы полостей между дорсовентральными мышцами антеннального сегмента. Позади этого отверстия оба сосуда вновь закрываются и проходят над поперечной мускулатурой, идущей от переднего эндостернита к ротовым частям, располагаясь непосредственно с внешней стороны вентро-

ной перикардиальной полости. Эти каналы возвращают кровь не прямо в перикардий, а через каналы, описанные выше.

У *Epilabidosega amphitrites* (рис. 50) под медиальной частью дорсальной стенки тела аорта простирается вперед до уровня максиллы, где она должна делаться в anterодорсальный синус аорты. Стенки аорты состоят из одного слоя очень уплотненных клеток и в стенках никаких мышц не обнаружено.

На переднем конце сердца аорта прочно прикреплена к стенке тела. Дивертикулом доходит до переднего дивертикула кишечника, далее между дивертикулом кишечника и внешними мышцами конечностей он расширяется в дорсовентральном направлении. Его вентральная плоскость изогнута и простирается между мышцами-ретракторами антеннул.

Через две пары отверстий, между мышцами-ретракторами антеннул и дорсовентральными мышцами антеннул, синус аорты соединяется с латеральными синусами головы. Первая пара отверстий расположена на уровне антенн, непосредственно перед цервикальной аподемой, вторая — находится непосредственно перед первой парой, т. е. на уровне передней части пищевода.

Недалеко от своего переднего конца anterодорсальный синус открывается вентролатерально — это третья пара отверстий. При помощи этих отверстий синус соединяется с супранейтральным синусом над мозгом. Размер этой третьей пары отверстий контролируется давлением, развивающимся в синусе. Размер первой и второй пары зависит от сокращения мышц на краю отверстий. Кровь проходит вперед через аорту и затем, поворачивая в anterодорсальном синусе наружу, возвращается назад через синусы головы. Кроме описанных выше, обнаружены еще и другие синусы: субнейтральный, пара верхнегубных (лабральных) и др. (см. описание аорты и синусов *Calanus finmarchicus*).

Функциональные особенности перикардиальной системы *Calanus finmarchicus*.¹ У живых особей биение сердца хорошо видно под биноклем при рассматривании коленца со спины и сбоку. Дно перикардия видно сбоку. Удобнее использовать для этого наблюдения самцов (не мешают видеть сердце яйцеводы).

Дно перикардия поднимается и сжимается синхронно с биением сердца. Передняя мышца перикардия (часть клапана аорты) ритмически сокращается и расслабляется, сокращение совпадает с поднятием дна перикардия. Наиболее подвижна передняя его часть. Когда мышца расслаблена, сердце находится в систоле и мышца образует дугу, или арку. Передняя стенка перикардия, образующая заднюю стенку аорты, отходит назад и просвет аорты увеличивается для пропускания крови, выталкиваемой из сердца. Когда мышца сокращается, передняя стенка перикардия и anterоventральная стенка сердца сдвигаются вперед и края клапана аорты смыкаются.

Уменьшение объема перикардия при помощи поднятия его дна увеличивает давление в этой полости, что заставляет кровь проходить в сердце при его расширении. Если соединения (перикардиальные проходы) между главной перикардиальной полостью и боковыми каналами остаются открытыми, кровь также выходит из перикардия через приводящие каналы. Возможно, что дно перикардия перемещается вверх и вниз сокращением переднего перикардиального мускула (если при этом латеральный субперикардиальный мускул расслаблен). Когда он расслаблен, дно перикардия поджато сокращением латеральной субперикардиальной мышцы. Давление внутри перикардиальной полости уменьшается при увеличении ее объема, и кровь входит в эту полость из перикардиальной полости, через приводящие каналы. При расслаблении передней висцеральной полости, через приводящие каналы. При расслаблении передней перикардиальной полости задний конец аорты увеличивается и принимает кровь вытолкнувшую из сердца. Как было сказано выше, не существует мышц, проталкивающих кровь по аорте, возможно, биения сердца достаточно для ее продвижения до переднего конца аорты. Кровь посредством пары дорсовентральных синусов проходит в супранейтральный и антеннулярный синусы. Циркуляция крови во втором, возможно, стимулируется сокращением мышц конечности, прикрепленных к эндостерниту, сокращение мышц мандибулы позволяет

¹ Сходное описание дано Парк и для *Epilabidosega amphitrites*, за некоторым исключением, отмеченным нами ниже.

крови пройти в перивисцеральную полость. При опущении дна перикардия кровь покладает основную часть перивисцеральной полости (в тораксе). Экскретные вещества максиллярной железы вымываются кровью, идущей по латеральному синусу.

Никаких специальных органов дыхания нет. Газообмен, вероятно, осуществляется через кутикулу во всех точках, где кровь приходит в контакт с ней. Часть крови из аорты проходит непосредственно в антеннулу, а так как эта конечность по своей длине не уступает длине всего тела, то ее поверхность достаточно велика для интенсивного газообмена. Не менее важны в этом от-

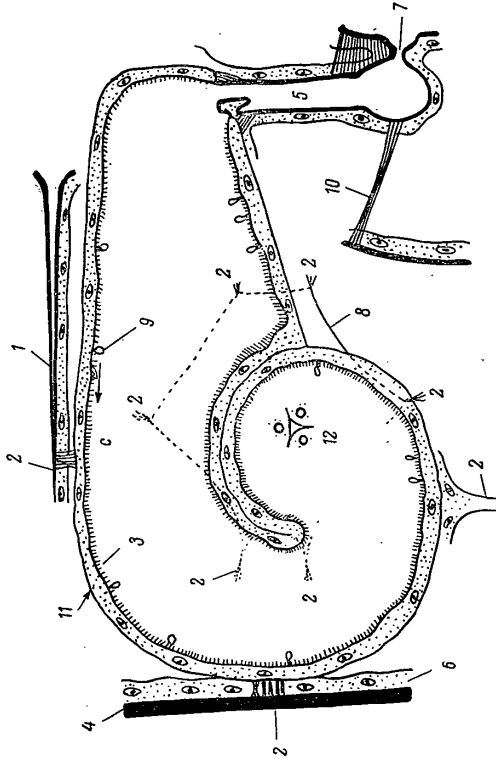


Рис. 51. *Epilabidosega amphitrites*. Левая максиллярная железа с дорсальной стороны, фронтальный срез (по: Park, 1966).

1 — постмаксиллярная аподема, 2 — места прикрепления мешка (эписоска), 3 — ресничный край, 4 — кутикула, 5 — задний конец, 6 — эпидермис, 7 — отверстие у основания максиллы, 8 — мешок, 9 — канал секрета, выделяющийся из ресничного края, 10 — тонкоблужда, 11 — секреторный проток, 12 — клапан между мешком и протоком.

ношении и латеральные синусы, лежащие непосредственно под латеральным экзоскелетом и почти полностью окруженные кутикулой.

Таким образом, у *Calanus finmarchicus* перикардиальное дно активно поднимается и опускается при помощи собственной мускулатуры, альтернативно с биением сердца, т. е. дно поднимается, когда сердце в диастоле. У *Epilabidosega amphitrites*, напротив, дно поднимается, когда мышцы сердца сокращены. Оно опускается сокращением субперикардиальных мышц, когда сердце находится в диастоле. Иными словами, латеральные субперикардиальные мышцы расслабляются пассивно, сокращением мышц стенки сердца во время систолы и затем автоматически сокращаются вслед за расслаблением мышц сердца.

Органы выделения состоят из пары максиллярных желез, а также антеннальных желез, найденных только у науплиальных стадий *Calanus finmarchicus* (Grobbe, 1881).

Максиллярные железы *Epilabidosega amphitrites* (рис. 51) состоят из 3 основных частей: целомической мешка (эндосака), целомической секреторной трубки и актодермального экскреторного протока. Мешок расположен в латеральном синусе у основания максиллы и вентрально от трубки и прочно прикреплен к ней своей дорсальной стороной. Полость мешка сообщается с трубкой при помощи клапана из 3-х относительно крупных клеток, пропускающего жидкость только в одном направлении — из мешка в трубку. Стенки мешка, толщиной от 1 до 4 мкм, состоят из одного слоя пластинчатых эпителиальных клеток, окруженных базальной мембраной. Цитоплазма клеток относительно прозрачна и часто вакуолизована, без явных признаков выделения секрета.

Секреторная трубка — самая крупная часть железы — имеет форму простой пегли с вершиной, подходящей вплотную к боковой стенке тела. Она располагается аптеролатерально у основания максиллы, сразу позади постмаксиллярной аподемы и вентрально от постеролатеральной ветви второго эндостерлянта. Стенка по всей длине трубки состоит из одного слоя плоских эпителиальных клеток, несущих на внутренней поверхности реснички и секретирующих многочисленные капельки секрета. Экскреторный проток длиной около 70 мкм с просветом около 10 мкм, выстланный кутикулой и одетый снаружи слоем эпителиальных клеток, подходит постероventрально к максилле, открываясь в углублении на ее медиальной поверхности.

Кожные железы. Так называемые кожные железы открываются небольшими порами, иногда приподнятыми на невысоких папиллах, в кутикуле торакса, абдомена и конечностей. Первые сведения о них можно найти у Клауса (Claus, 1872, 1884), который описал большое число одноклеточных эпидермальных желез, разбросанных по телу у *Temora* и *Centropages*. Ричард (Richard, 1891) исследовал эти одноклеточные железы у *Eurytemora*, *Temora* и *Diaptomus*. Видоспецифичность распределения и числа этих желез показаны были для ряда видов каланойда (With, 1915; Sewell, 1932, 1947; Fleming, 1973). Так, у *Epilabidocera amphitrites* (Park, 1966) эти железы многочисленны на всем теле и по своему гистологическому строению должны быть отнесены к одному и тому же типу желез. Каждая железа представляет собой синцитий или многоядерную клетку с крупными вакуолями. Секреторная активность желез и размер их центрального резервуара варьируют у разных особей и, возможно, зависят от физиологического состояния конополю. Из резервуара секрет выливается наружу через трубку, выстланную с внешней стороны кутикулой, а внутри эпителиальными клетками. У некоторых желез нет ни секреторного резервуара, ни протока, а секрет выводится непосредственно через пору.

Функция желез не совсем ясна. Весьма возможно, что их выделения образуют, не одним а несколькими свойствами, различными в разных группах желез и в различных группах животных. Во всяком случае слизь, выделяемая железами некоторых видов (Richard e. a., 1975), может играть защитную роль в отношении неблагоприятных воздействий внешней среды или же придавать определенные свойства покровам и поддерживать эти свойства. Возможно также, что слизистые секреты играют какую-то роль в гидродинамике рачков. Весьма вероятно, что выделяемые секреты несут и сигнальную функцию, облегчая встречу полов или особей одного вида или же, наоборот, сигнализируя о чрезмерном скоплении особей, которого следует избегать.

Особым функциональным типом желез, светящимися железами, обладают виды семейств Metridiidae, Lucicutiidae, Heterothabidae и Augartiliidae, а, возможно, и некоторые другие. Железы этого типа¹ имеют, по-видимому, исключительно коммуникационную и оборонительную функцию (Nicol, 1958; Bates, Case, 1972), о чем косвенным образом свидетельствует разнообразие их расположения даже у близких видов (Nicol, 1958).

Половая система (рис. 52) довольно хорошо изучена у *Anomalocera pater-soni* (Heberer, 1924, 1932a, 1932b), *Eucalanus elongatus* (Heberer, 1930), *Calanus finmarchicus* (Lowe, 1935) и *Epilabidocera amphitrites* (Park, 1966). В последнее время детальное описание репродуктивной системы самца *Pagischaeta norvegica* сделал Хопкинсом (Hopkins, 1978). Изученные виды довольно далеко друг от друга в систематическом отношении, но имеют единый план строения этой системы, отличающийся лишь в деталях. Принципиальная схема устройства половой системы относительно проста. Непарная гонада у самки и самца лежит под перикардальным дном над кишечником. Гонада самки (яичник) имеет пару яйцеводов, ведущих к паре сперматек и к парным же отверстиям в вагинальном углублении. Гонада самца (семенник) имеет единственный проток, идущий к половому отверстию, открывающемуся на первом сегменте абдомена.

Самка² Яичник расположен дорсально по отношению к пищеварительному тракту и нередко смещен к правой стороне, прикрываясь соединительной

¹ Особенности светящихся желез частично обсуждались в разделе «Характеристика отряда Calanoida».

² Описание половой системы приведено на примере *Epilabidocera amphitrites* (Park, 1966).

тканью в своей средней части к правой дорсальной продольной мышце. На этом же уровне, но вентрально он прикрепляется к пищеварительному тракту тонкой мембранозной тканью. Подобно семенникам самца яичник со всех сторон окружен тонкой базальной мембраной. Почти цилиндрический спереди, в задней части яичник постепенно сужается, образуя широко округленный конец, доходящий до заднего края первого торакального сегмента.

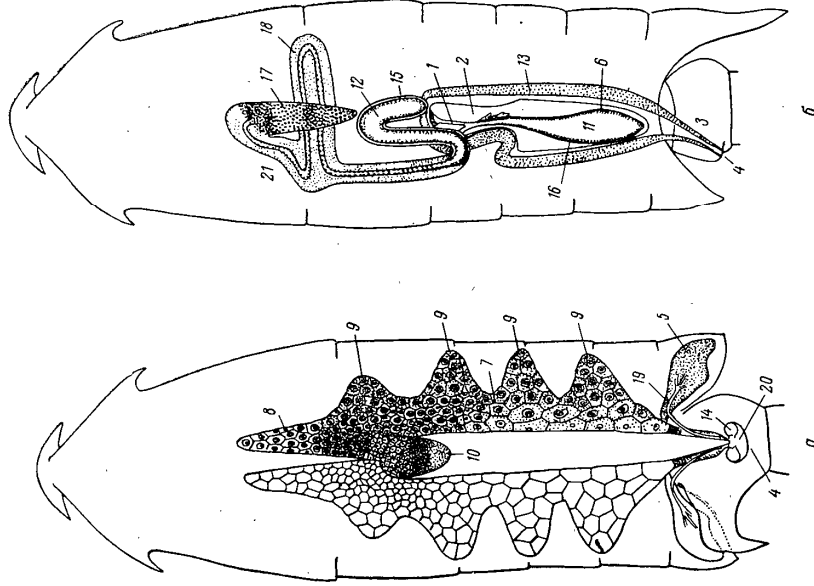


Рис. 52. *Epilabidocera amphitrites*. Половая система с дорсальной стороны (по: Park, 1966). 1 — самка; 2 — канал; 3 — сократительный аппарат; 4 — сократительный канал; 5 — канал; 6 — гонада; 7 — яйцевод; 8 — сперматек; 9 — влагалище; 10 — проток; 11 — влагалище; 12 — влагалище; 13 — влагалище; 14 — влагалище; 15 — влагалище; 16 — проток; 17 — влагалище; 18 — влагалище; 19 — влагалище; 20 — влагалище; 21 — влагалище.

Передний конец яичника почти незаметно переходит в яйцеводы. Яйцеводы, отходящие по обеим сторонам от переднего конца яичника, сначала идут вентролатерально, затем поворачивают назад и тянутся вдоль кишечника. В зрелом состоянии яйцеводы широкие, мешковидные, тонкостенные с дивертикулами. Часть яйцеводов, тянувшаяся к заднему кону тела, дает на своей наружной стороне по 4 дивертикула, которые располагаются между сегментами и направлены к латеральному экзоскелету. Яйцеводы в задней своей части сужаются, эпителиальная стенка их здесь значительно утолщается и состоит из секреторных клеток. Посредине генитального сегмента яйцеводы резко изгибаются к вентральной стороне и сужаются до тонких канальцев, выстланных кутикулой.

В средней части генитального сегмента расположена пара небольших овальных сперматек, соединенных друг с другом короткими протоками. В области

соединения этих протоков образована вагинальная полость, в которую независимо впадают каналы обоех яйцеводов. Сперматеки и вагинальная полость также выстланы кутикулой. Последняя открывается наружу генитальной порой, прикрытой крышечкой. Две пары мышц (рис. 53) обеспечивают открывание и закрывание полового отверстия, двигая крышечку вперед и назад.

Сперматеки имеют довольно разнообразную, часто яйцевидную форму и направлены дорсально от антеролатеральных углов вагинальной полости.

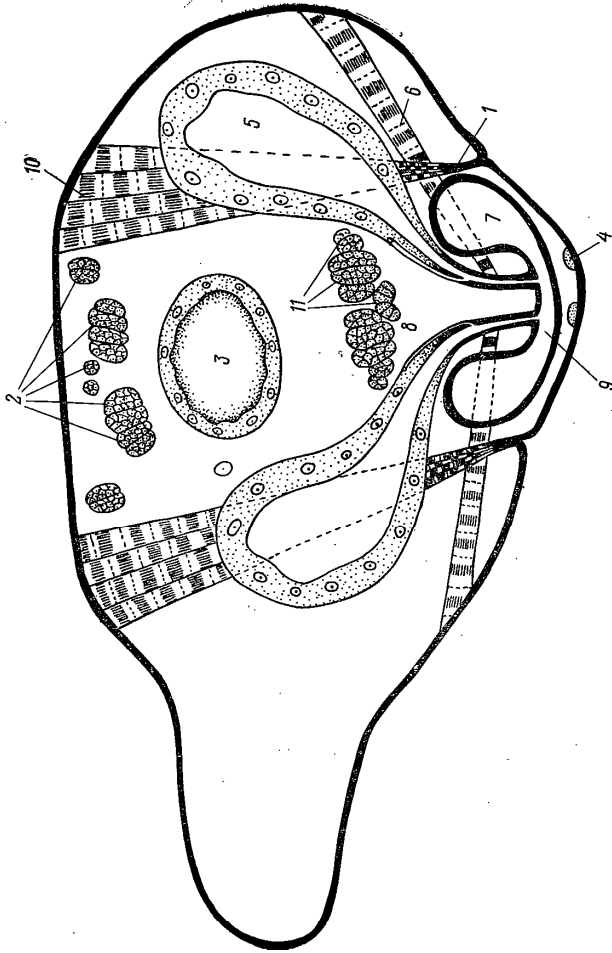


Рис. 53. *Epilabidocera amphitrites*. Поперечный срез генитального сегмента самки (по: Park, 1966).

1 — аллодема генитального отверстия, 2 — дорсальные продольные мышцы живота, 3 — средняя кишка, 4 — продольная мышца полового отверстия, 5 — яйцевод, 6 — мышца яйцевода, 7 — сперматека, 8 — проток железы последнего сегмента торакса, 9 — половая полость (углубление), 10 — верхняя мышца мышца протока последнего сегмента торакса, 11 — вентральные мышцы живота.

В постеролатеральном углу последнего сегмента цефалоторакса позади мышц Р5 располагается пара придаточных желез, плотно прилегающих передним концом к яйцеводам и связанных с ними соединительной тканью. Ткань желез — синцитий, с неясными границами клеток. Многочисленные пузырьки, резервуары и разветвленная трубчатая коллекторная система свидетельствуют о секреторной функции желез, выделяющих жидкий секрет, содержащий мелкие гранулы. Главный проток выходит из желез у ее антеромедиального угла, идет назад вдоль внешней стороны яйцевода и в середине генитального сегмента сливается с ним.

Терминальные части половой системы, расположенные на вентральной стороне первого абдоминального или генитального сегмента самки, принято называть генитальным полем (Бродский, 1972). Комплекс структур генитального поля включает прежде всего вагинальное углубление, куда открываются выводные протоки половой системы и придаточных желез, крышечку (щиток или клапан), прикрывающую вагинальное углубление, и весьма иногда сложный комплекс вспомогательных хитинизированных образований в виде валиков, складок и морщин покровов, обрамляющих вагинальное углубление и служащих для прикрепления сперматофора, а затем и яйцевода мешка у тех форм, у которых он имеется. В комплекс генитального поля обычно принято включать и сперматеки, хотя они лежат не на поверхности, а в полости генитального сегмента. Морфологические структуры генитального поля, весьма

различные у разных и даже близких видов, служат, по-видимому, частью того механизма, который обеспечивает их репродуктивную изоляцию. В связи с этим морфология генитального поля широко используется в практической систематике как надежный источник видоспецифических признаков. Наибольшей простотой строения генитального поля отличаются виды семейства Salanidae. В семействах же Euchaetidae, Acteidae и Pontellidae этот морфологический комплекс, наоборот, поражает своей сложностью (рис. 54).

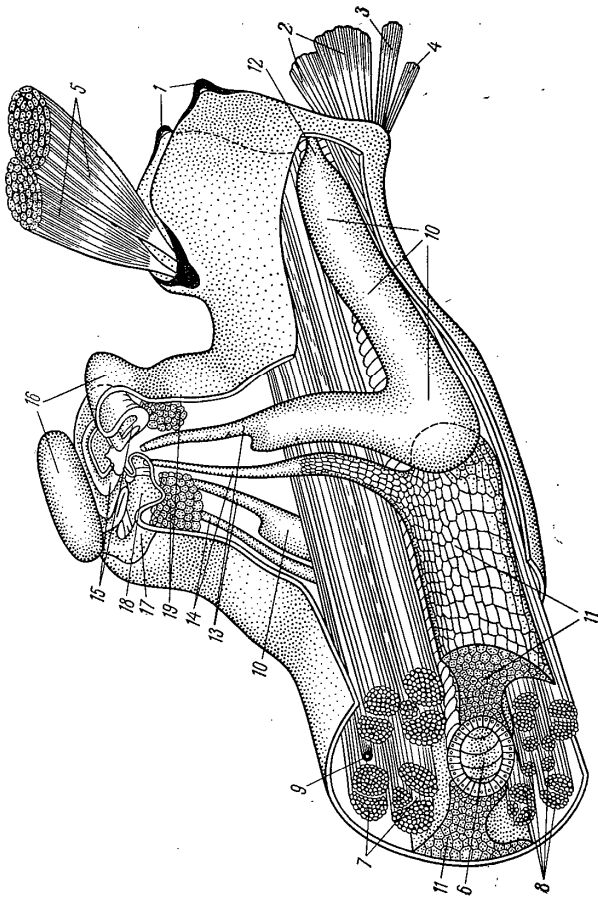


Рис. 54. Схема строения генитального сегмента (разрез) сем. Euchaetidae (по: Гейтнер, 1968).

1 — латеральные части проксимального конца сегмента, 2, 4 — внешние пары мышц, 3 — внутренняя пара мышц, 5 — мышцы, осуществляющие отверстие живота, 6 — трубка кишечника, 7 — вентральные мышечные тяжи, 8 — дорсальные мышечные тяжи, 9 — нервная цепочка, 10 — сперматека, 11 — пара придаточных желез, 12 — место впадения яйцевода в сперматеку, 13 — проток сперматеки, 14 — открывающийся специальным отверстием на генитальном поле, 14 — проток придаточной железы, 15 — клапан (крышечка), 16 — валики, 17 — задняя стенка поля, 18 — тенциальная полость, 19 — группа придаточных желез генитального поля.

С а м е п. Половая система самца (рис. 52, б) состоит из непарного семенника и непарного семяпровода, отходящего от его переднего края назад по левой стороне перивисцеральной полости и открывающегося наружу в вентральном углублении слева у заднего края первого сегмента живота. Правого семяпровода, как правило, нет, но у *Salanus timarchicus* в рудиментарном состоянии имеется и нефункционирующий правый проток, тянущийся в виде шнура клеток по правой стороне перикардального дна. Семяпровод подразделяется на выносящий проток, семенной пузырь, мешок сперматофора и семязвергательный канал.

Семенник плотно прилегает к спинной стороне кишечника, хотя часто несколько смещается на левую сторону, простираясь у половозрелого самца от уровня максилл до середины первого торакального сегмента. Семенник окружен тонкой базальной мембраной и соединительной тканью, которая сливается спереди с вентральной стенкой аорты и вентрально с соединительной тканью вокруг кишечника. Зрелый семенник грубо цилиндрической или овальной формы, с сужающимся задним, а иногда и передним концами.

Гистологически семенник делится на 4 зоны: зона усиленного деления клеток в заднем конце, зона сперматогенеза, зона спермиогенеза и зона секреторной ткани в переднем конце семенника. Секреторная ткань частично окружает третью зону и образует массу вокруг полости, где формируются и накапли-

ваются спермии, освобождающиеся через соединенный с нею выносящий проток.

Выносящий проток (*vas deferens*) представляет собой толстостенную железистую трубку, берущую начало на левой стороне переднего конца семенника и идущую вентрально, а затем назад, образуя на уровне максиллиды большую поперечную петлю. Затем он продолжается до середины второго торакального сегмента, где превращается в семенной пузырек. Просвет выносящего канала у одних видов бывает узким (*Calanus*), у других, наоборот, довольно широким (*Paraschaeta*). Стенки канала состоят из одного слоя удлиненных секреторных клеток, окруженных тонкой базальной мембраной и выделяющих точно такой же секрет, как и передняя часть семенника.

Семенной пузырек (*vesicula seminalis*) тоже образует петлю, идущую сперва вперед, а затем назад, обычно достигая своей передней частью середины первого торакального сегмента или заднего конца семенника. Задний конец семенника, пузырька соединен с передней стенкой сперматофорного мешка протоком, имеющим мышечный сфинктер. Стенка пузырька состоит из одного слоя плоских клеток различной толщины. В толстых клетках ясно виден секрет, образующий стенки сперматофора. Различные компоненты формирующегося сперматофора, секретиромые по всей длине выносящего протока в различных отделах, проходят вниз, располагаясь в семенном пузырьке в том порядке, в каком были секретированы. В результате образуется цилиндрической формы заготовка. Последняя в свою очередь проходит в сперматофорный мешок для окончательного оформления сперматофора.

Сперматофорный мешок — широкая веретеновидная трубка, начинающаяся от границы между первым и вторым торакальным сегментом и тянущаяся до конца торакса, расположен ближе к левой стороне тела. Его толстые стенки состоят из крупных железистых клеток, с цитоплазмой, наполненной каплями секрета.

В передней, несколько суженной части мешка у некоторых групп имеются два крупных кармана, где образуются прикрепительные пластинки сперматофора.

Сперматофорный мешок, постепенно сужаясь, переходит в короткий семяизвергательный канал (*ductus ejaculatoris*), находящийся в генитальном сегменте самца. Стенки канала, состоящие из тонкого слоя эпителиальных клеток, выстланы кутикулой и, по-видимому, лишены мускулатуры.

Сперматофор у видов подавляющего большинства семейств имеет приблизительно цилиндрическую форму с закругленным дистальным концом, которым он и выходит из семяизвергательного протока. Длина сперматофора варьирует, но обычно в 5—7 раз превосходит свою ширину. Проксимальный передний конец сужен и переходит в различно длинную тонкую шейку, оканчивающуюся прикрепительной пластинкой или диском, которым он и закрепляется на генитальном поле самки.

Наибольшей сложности строение сперматофора достигает в семействах *Rotellidae* и *Pseudodiaptomidae*, где несколько прикрепительных пластинок образуют довольно сложный собственный копуляционный аппарат сперматофора. **О п л о т в о р е н и е.** Когда сперматофор перенесен к генитальному сегменту самки и закреплен, внутренне слою его оболочки начинающий секрет хать, создавая давящее, проталкивающее спермии и сопутствующий секрет к шейке сперматофора. В затвердевшем секрете, которым сперматофор прикреплен к генитальному сегменту, образуется канал (возможно, при воздействии секрета самки), соединяющий шейку сперматофора с генитальным отверстием самки. Спермии вместе с секретом проходят через этот канал в вагинальную полость и затем в сперматеки.

Оплодотворение яиц происходит во время откладки, по-видимому, в момент их прохождения через вагинальную полость. Спермии неподвижны, но они наполняют в это время вагинальную полость и сперматеки и имеют, таким образом, необходимый контакт с проходящими яйцеклетками. Яйца в яйцевых оболочках очень тонкую оболочку, но при откладке они покрыты толстой оболочкой и желатинообразным слоем. Внешние оболочки, очевидно, образуются до оплодотворения, при прохождении яиц по последнему отрезку яйцевода, обладающему высокой секреторной активностью.

У видов, не образующих яйцевые мешки, яйцекладка происходит порционно, причем количество яиц от кладки к кладке меняется, достигая в сумме у *Calanus finmarchicus* 1800—1900 штук (Marshall, Ott, 1955a). Весьма возможно, что это не предел, и у более крупных видов, таких, как, например *C. cristatus*, общее количество отложенных яиц может быть значительно большим. Число яиц в выводке, несущих яйцевые мешок, измеряется десятками или сотнями. Однако, судя по тому, что особи, несущие мешок, при этом нередко имеют весьма полный яичник и зрелые яйцеклетки в яйцеводах, размножение таких форм тоже может происходить не один раз.

Нервная система. Первые описания нервной системы некоторых каланоиды были сделаны еще в конце прошлого века (для *Eucalanus* — Claus, 1863; и для *Diaptomus* — Richard, 1891). Более подробные описания нервной системы *Calanus hyperboreus* и *Paraschaeta norvegica* выполнены Ханстромом (Hanström, 1928a, б), им же была дана и характеристика стоматогастрической (симпатической) нервной системы, а также центральной нервной системы, но в более обобщенной форме. Детальное описание нервной системы *Calanus finmarchicus* приводит Лоу (Lowe, 1935), а для *Eupilabidocera amphitrites* — Парк (Park, 1966).

Центральная нервная система каланоида (рис. 55, 56) представлена мозгом, лежащим перед пищеводом, и брюшным нервным стволом, соединенными миелиновыми коннективами (комиссурами), идущими вокруг пищевода. Нервный ствол идет назад до последнего торакального сегмента, где разделяется на два ствола: спинной и брюшной. В своей передней части он имеет два небольших отростка: мандибулярный и максиллярный сегмент для propulsiona мышц. Мозг кольцеобразной формы делится на протоцеребрум, дейтоцеребрум и триптоцеребрум, от которого отходят окологлоточные коннективы. У видов, лишенных парных глаз, отсутствуют зрительные доли мозга, имеющиеся, например, у *Eupilabidocera amphitrites*.

Спереди мозг сужается, образуя два небольших выступа, от которых отходит по фронтальному нерву, идущему вперед к покровам передней поверхности цефалона и иннервирующему фронтальный орган. Между нервами фронтального органа отходит единственный нерв к наупиальному глазу. У *Eupilabidocera* от антеродорсального конца протоцеребрума отходит пара зрительных нервов, идущих к вентральному глазу и пара нервов к дополнительным региональным группам. Вблизи от начала фронтальных нервов, несколько дорсолатерально от них, имеется пара верхних нервов, идущих вперед и дорсально, дающих отростки к дорсолатеральным мышцам внутренней стороны основания антеннулы и, кроме того, соединяющихся с узкой к кутикулярными линиями наупиального глаза. Все периферические нервы, за немногим исключением, парные, наиболее крупные из них — антеннулярные. Крупные антеннулярные нервы начинаются от ветвей на лопастях дейтоцеребрума. Каждый состоит из дорсального пучка тонких фибрилл и вентрального, образованного главным образом гигантскими нервными волокнами. От дорсолатеральной стороны антеннулярных нервов отходит по ветви, иннервирующей внешнюю антеннулярную мускулатуру. Внутри антеннулы нерв идет вдоль ее задней стороны, при этом чувствительные и моторные нервные стволы разделены. Нервы сенсорных органов отходят перпендикулярно стенке между внутренним и внешним кровеносными синусами к сенсорным клеткам, лежащим группами вдоль всей передней поверхности антеннулы, обильно снабженной эстетасками.

Антеннальные нервы выходят из окологлоточных коннективов, а от дорсолатерального нервного ствола отходят нервы, снабжающие мышцы, идущие от эндостернита к антенне, мандибуле и максиллуле. Для *Calanus* и *Diaptomus* описан базальный ганглий, связанный с антенной. Аналогичный ганглий у *Eupilabidocera* не найден.

В максиллярном сегменте от нервного ствола отходят 3 нерва, последний из них делится на 2 ветви, идущие соответственно к эндоподиту и экзоподиту конечности.

Нервы к максилле и максиллиде отходят от боковых расширений по сторонам нервного ствола, который, начиная с этого места, уже уплотнен дорсовент-

трально. Максилла иннервируется тремя нервами, первый из них идет к мышцам внешней стороны конечности.

Нерв, отходящий от дорсальной поверхности нервного ствола над местом отделиния первого нерва максиллы, представляет собой одно гигантское нервное волокно, идущее к продольной дорсальной мускулатуре. Максиллипеда иннервируется тремя нервами.

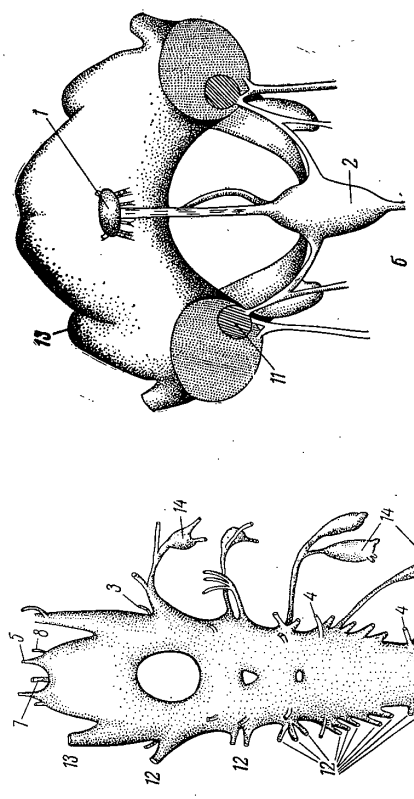


Рис. 55. *Calanus finmarchicus* (по: Lowe, 1935).

а — вид центральной нервной системы с дорсальной стороны, поглазвляющей базальные ганглии и начало нервов, б — передняя половина мозга (вид сверху), показана симпатическая нервная система, в — кистрические ганглии, 2 — нервы к мускулатуре (утолщенные), 3 — нервы к мускулатуре, 4 — нервы к мускулатуре, 5 — нервы к мускулатуре, 6 — нервы к мускулатуре, 7 — нервы к мускулатуре, 8 — нервы к мускулатуре, 9 — нервы к мускулатуре, 10 — нервы к мускулатуре, 11 — нервы к мускулатуре, 12 — нервы к мускулатуре, 13 — нервы к мускулатуре, 14 — ганглии конечностей.

Нервы, идущие к плавательным ногам, отходят в каждом сегменте двумя парами. Сначала отходят 2 передних нерва от ventральной поверхности нервного ствола. Каждый из них разделяется на ventральную ветвь, идущую к конечности, и дорсальную ветвь — к передней группе всеобразных мышц, гнувшихся от основания конечности до боковой стенки тела. Через короткий промежуток позади ventральных нервов латерально от ствола отходит вторая пара. Каждый нерв делится, давая ventральную ветвь к конечности и дорсальную к задней группе всеобразных мышц, идущих от аподемы у основания конечности к боковой стенке тела. Кроме этих нервов имеется и пара межсегментных нервов, иннервирующих продольную мускулатуру тела.

После сегментальных нервов к Р4 первый ствол сужается и делится на дорсальный и ventральный стволы. Дорсальный нервный ствол на уровне переднего края первого сегмента абдомена делится на левую и правую ветви, идущие вдоль ventральной продольной мускулатуры брюшка и заканчивающиеся в ветвях

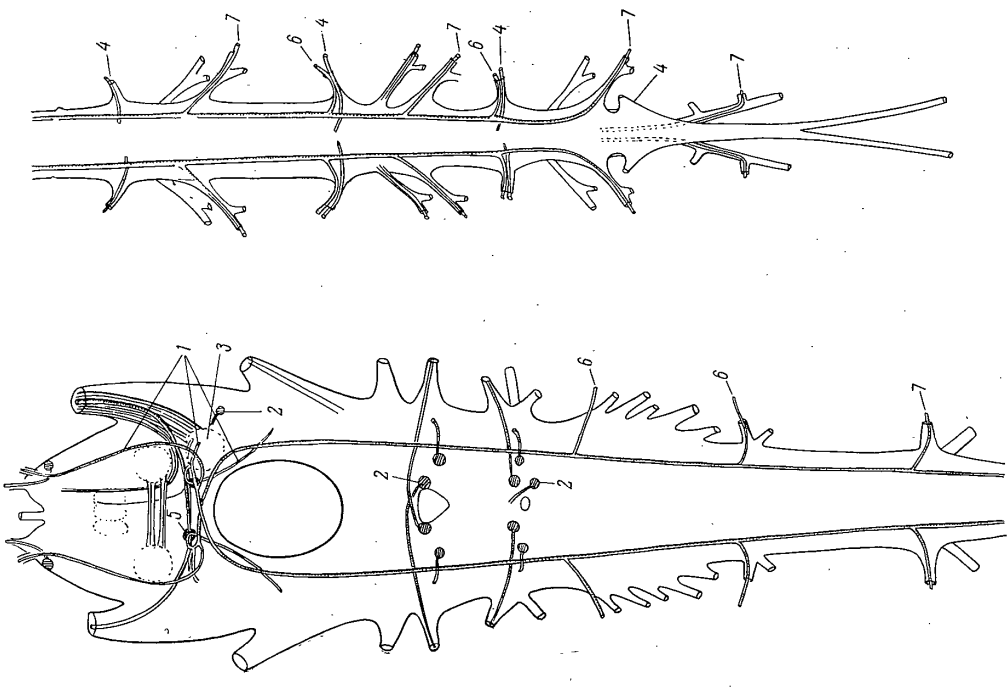


Рис. 56. *Calanus finmarchicus*. Центральная нервная система с дорсальной стороны, показана система гигантских нервных волокон (по: Lowe, 1935).

1 — антериорные ветви главных гигантских волокон, 2 — ганглии, 3 — ангенулярное моторное ядро, 4 — нервы к ventральным продольным мышцам, 5 — гигантская клетка, 6, 7 — ветви главных продольных гигантских волокон (6 — обеспечение дорсальных продольных плавательных мышц, 7 — обеспечение внешних мышц плавательных ног).

Фурки. Ventральный иннервирует мускулатуру пятой пары ног. Из добавочных нервных узлов центральной нервной системы следует отметить базальные ганглии, образующие удлиненные вадутия на нервах антенн, мандибул, максиллуд и максилл.

Симпатическая (стоматогастрическая) нервная система представлена рядом ганглиев. Удлиненный ганглий верхней губы образует медиальное вадутие на петле ганглиозных клеток. Его верхний конец непосредственно перед пище-

водом соединен небольшим медиальным нервом с дном мозга. Ветви перги образуют два суженных ствола ганглиозных клеток, идущих от нейрона, образующих основание нервного параэзофагального ствола у пищевода.

Гастрический ганглий образует небольшую овальную группу ганглиозных клеток, лежащих между верхним концом пищевода и передним дивертикулом средней кишки. Он соединяется с ганглием верхней губы медиальным пучком нервных волокон, который, выходя из гастрического ганглия, идет под кольцевой мускулатурой передней стенки пищевода, и соединен с мозгом небольшим числом коротких нервных волокон, лежащих под тонкой мембраной. Мембрана простирается от передней стенки пищевода к «крыше» мозга. Два тонких нерва, выходя латерально из гастрического ганглия, присоединяются к средней кишке (см. рис. 45).

Кроме верхнегубного и гастрического ганглиев, имеется еще третий ганглий, состоящий из компактной группы ганглиозных клеток, лежащих в дорсальной стенке переднего дивертикула средней кишки. Нервы от него идут к аорте.

Помимо перечисленных отделов нервной системы, следует еще упомянуть систему гигантских нервных волокон (рис. 56), состоящую из типичных миелинизированных волокон, сходных с таковыми позвоночных животных, но без узелков Ранвиера. Так же, как и у позвоночных, тонкая нейролема окружает медулярный слой в тех участках, где волокна выходят из центральной нервной системы, начинаясь из гигантских клеток. Волокна заканчиваются в сарколемме мышц, где они дают большое число утончающихся ответвлений. Из них 2 главные — продольные волокна, идущие по всей длине центральной нервной системы и дающие ветви к мускулатуре определенных сегментов — имеют важнейшее значение. Некоторые из остальных волокон несомненно связаны с главными продольными волокнами центральной нервной системы, как, например, антеннулярный моторный нуклеус. Другие волокна, как кажется, изолированы и не имеют связи с главной частью системы.

Только те органы, которые иннервируются ответвлением главных продольных гигантских волокон, а именно плавательные ноги, антеннулы и мускулатура абдомена, способны к быстрым резким движениям. Антенны и ротовые части никакой связи с главными волокнами не имеют. Антеннулы, напрогиты, снабжены пучком гигантских волокон, которые осуществляют контакт между внутренними ветвями главных волокон и антеннулярным моторным ядром. Мышцу, прикрепленную к основанию антеннул, также снабжают и ветви главного волокна, идущие из мозга. Сегментальные ветви главных волокон иннервируют мышцы — ретракторы плавательных ног. Главные гигантские волокна в дополнение к сегментальным ветвям, снабжающим мышцы плавательных ног, дают с каждой стороны межсегментальные ветви к ventральной продольной мускулатуре торака. Сокращение этих мышц вызывает резкое изгибание абдомена, сообщая телу рачка мощное скачкообразное движение назад при реакции избегания. Одновременно резким движением к телу прижимаются антеннулы. Таким образом, именно благодаря тому что два волокна большого диаметра образуют прямую связь между мозгом и мышцами, участвующими в реакции избегания (т. е. иннервация всех мышц производится ветвями одного и того же волокна) и обеспечивается быстрота и эффективность ответа на неблагоприятный раздражитель.

Функции нервной системы каланоида не ограничиваются чисто нервной регуляцией жизнедеятельности организма. Подобно тому, что уже установлено для «высших» ракообразных и других членистоногих, нервная система каланоида работает еще и как орган внутренней секреции, воздействующий на организм гуморальным путем. Исследования нейросекреции каланоида находятся на начальных этапах своего развития (Gowindarajulu, 1968; Wan Den Bosch Aguilar, 1973).

Органы чувств. Морфология и физиология органов чувств каланоида изучены еще крайне недостаточно. Лучше всего изучены органы зрения, фронтальный орган и супрафронтальная сенсилла (Vaissière, 1961; Vaissière, Hamine, 1963; Park, 1966; Vaissière, Boulay, 1971).

У *Calanoida* и вообще у *Soperoia* из органов зрения чаще всего сохраняется только науплиальный глаз, да и тот у многих видов исчезает уже на II стадии

метанауплиуса. Иногда все же он сохраняется у взрослых особей в виде трех примитивных глазков, расположенных на цефалоне между антеннулами. Один из глазков вентральный, два других латеродорсальные. Каждый глазок имеет в своем основании пигментированную область и иннервируется непосредственно от головного мозга.

Описание науплиального глаза, сохраняющегося и у взрослых особей, дано Вессьером (Vaissière, 1961) для *Eucalanus elongatus*, *Canadacia aethiopsica* и *Senproapes tyricus*.

У *Eucalanus elongatus* два латеральных яйцеобразных глазка и полусферический медиальный выгладят со слитны коленоды как пигментное пятно в форме

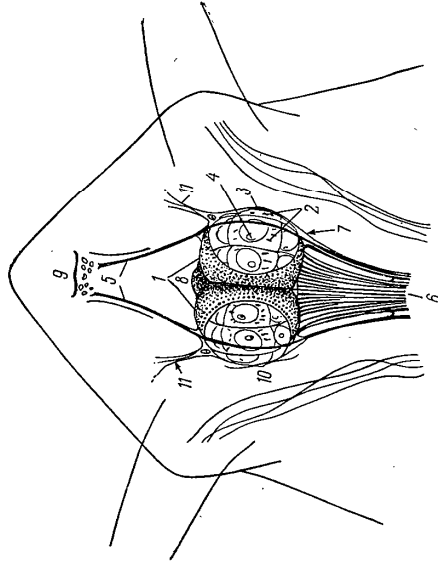


Рис. 57. *Eucalanus elongatus*. Вид на глаз с дорсальной стороны (по: Vaissière, 1961).

1 — пигментное основание, 2 — грануляция поддерживающей связки, 3 — ядра мембраны, 4 — ядра клеток линзы, 5 — фронтальный нерв, 6 — оптический нерв, 7 — латеральный глазок, 8 — медиальный глазок, 9 — растущий, 10 — поддерживающие связки, 11 — стекловидное тело.

буквы «X» оранжево-красного цвета с голубым отливом (рис. 57, 58). Оптический нерв из передней части мозга проникает в глаз у заднего его края, в то время как его латеральные ветви входят в латеральные глазки и заканчиваются в роструме.

Наиболее сложная зрительная система у представителей сем. Pontellidae (Park, 1966). У них науплиальный глаз сохраняется и у взрослых особей в виде трех глазков: двух дорсальных и непарного вентрального. Кроме того, у взрослых *E. atrihirtis* имеется пара дополнительных региональных групп.

Дорсальные глазки расположены, как и у других каланоида, антеродорсально по отношению к протоцеребруму, примерно на уровне антеннул и имеют цилиндрическую форму с осью, перпендикулярной цефалону. Каждый глазок включает кутиклярную линзу и собственно глазок эпидермального происхождения. Линза состоит из многочисленных колец, утончающихся к поверхности сферы напоподобие годовых колец дерева, и погружена в первую пару кожных желез. Бокал глаза грубо цилиндрический, слегка сужающийся к дну, состоит из пигментного слоя с многочисленными ядрами (вероятно, имеет характер эпицития). Он окружен клеточной оболочкой. В антеромедиальной и posteriorной частях бокала ретинальные аксоны образуют крупные бугры. Бокал годаря мышцам бокала глазки могут несколько отклоняться в ту или другую сторону и, таким образом, расширять поле зрения животного.

Пигмент глаза кажется темным у живой особи, но на срезах видны красные, темно-синие и желтые окрашенные капельки. Наиболее многочисленные красные капельки или шарики — каротиноидный пигмент, найденный в глазах многих ракообразных. Темно-синие шарики диаметром в 1 мкм образуют тонкий слой, располагающийся по периферии каротиноидного пигмента. Желтые

шарики, возможно липидного характера, принадлежат или бокалу глазка, или ретинальным клеткам.

В отличие от дорсальных глазков вентральный глазок сохраняет большинство черт строения неспециализированного наутилального глаза. Бокал глазка состоит лишь из пигментного слоя, его внутренней выстилки и внешнего базального слоя. Вентральный глазок пигментирован так же как и дорсальный.

Дополнительные ретинальные группы, несомненно, представляют собой чувствительный оптический орган, но ни их функциональное значение, ни гомология до конца еще неясны. У *Epilabidocera amphitrites* имеется пара дополнительных ретинальных групп, погруженных в заднюю часть кожных желез (Park, 1966). Каждая из двух групп состоит из трех ретинальных клеток, имеющих форму конуса с широким основанием. Клетки окружены тонкой мембраной, переходящей в оболочку нервов, отходящих в виде трех аксонов от каждой клетки и объединяющихся в нерв, который направляется в глазной центр поперечному параллельно оптическому нерву.

К структурам неясного функционального значения относятся также фронтальный орган, изучавшийся рядом авторов (E. Dahl, 1953; Fahrenbach, 1962; Elofsson, 1966; Park, 1966). У *Epilabidocera* имеется пара фронтальных органов цилиндрической по форме (Park, 1966). Они погружены в антеромедиальную кожную железу и перпендикулярны поверхности головы. Каждый элемент состоит из фибринозного или мембранного тела и 6 нервных клеток. Непосредственно у проксимального конца фибринозного тела имеются еще 3 первые клетки, переходящие в аксон и образующие все вместе фронтальный нерв. Три другие биполярные первые клетки расположены рядом с тремя первыми и соединены одним из концов с фибринозным телом, другим с мозгом через волокна, идущие во фронтальном нерве.

Функция фронтального органа точно неизвестна. Некоторые авторы (E. Dahl, 1953; Fahrenbach, 1962 и др.) предполагают, что фронтальный орган выполняет функцию железы. Другие (Elofsson, 1971) приписывают ему хеморецепторные функции.

Супрафронтальные нервы, отделяющиеся от фронтального нерва, заканчиваются у основания двух сенсорных щетинок, расположенных близ основания рostrума, — супрафронтальных сенсилл (рис. 59). Эта пара сенсорных щетинок найдена практически у всех каланойд и рядом авторов она не совсем точно называется фронтальным органом, хотя Гисбрехт (Giesbrecht, 1892) и Фаренбах (Fahrenbach, 1962) называют их сенсиллами. Их функциональное значение также неясно.

Несомненно, что каланойда, обитающие в подвижной и довольно сложной среде, выужденные добывать корм, отыскивать партнера для размножения, находить оптимальную среду для откладки яиц, избегать врагов и т. д., должны обладать достаточно совершенной системой органов чувств, которая не ограничивается только что упомянутыми. Многие авторы считают, что органы чувств каланойда весьма разнообразны, однако в большинстве случаев приходится признавать, что их функция нам совершенно неясна, равно как и не всегда есть уверенность, что та или иная морфологическая структура, о которой идет речь,

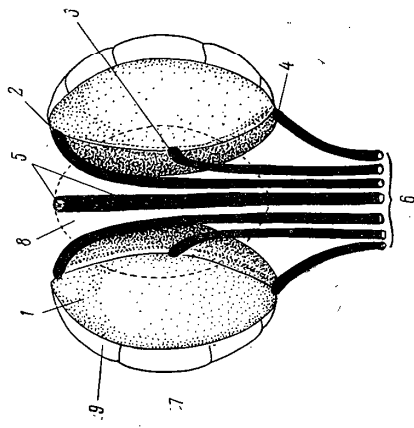


Рис. 58. *Epilabidocera elongatus*. Схема распределения нервных волокон в глазу (по: Vaisstere, 1964).

1 — пигментное основание, 2 — антериорные волокна, 3 — центральные волокна, 4 — posteriорные волокна, 5 — волокна, переходящие в нерв, 6 — оптический нерв, 7 — оптический нерв, 8 — оптический нерв, 9 — стекловидный глазок, 10 — мидиальный глазок, 11 — стекловидное тело.

выполняет функцию анализатора. Также не исследована обычно и их гистологическая структура.

Среди подобных органов следует в первую очередь упомянуть так называемые «эстаски» антеннул, встречающиеся у многих видов и обычно в большем количестве у самок. Форма эстасков многообразна, они имеют вид цилиндров, палочек, булавовидных образований, пузырьков, мешочков или лепестков. Органы эти обычно тонкостенны, обильно снабжены нервными волокнами и,

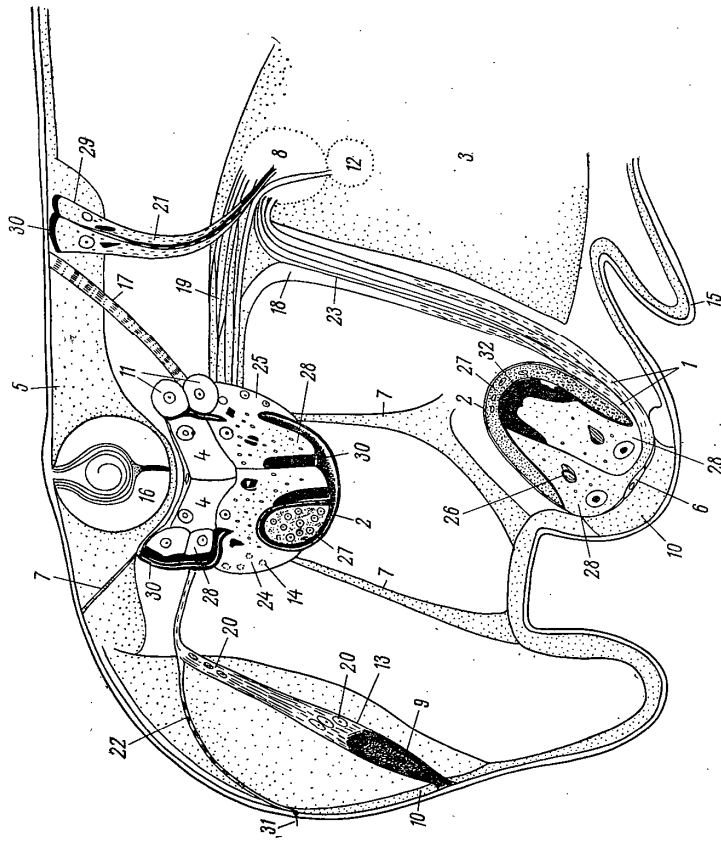


Рис. 59. *Epilabidocera amphitrites*. Сакитальный срез головы, показывающий органы чувств. (по: Park, 1966).

1 — аксон, 2 — базальная пластинка, 3 — мозг, 4 — стекловидная клетка, 5 — концевая железа, 6 — конъюнктивная клетка, 7 — соединительная ткань, 8 — оптический центр, 9 — концевая структура фронтального органа, 10 — эпителий, 11 — внешние клетки лоркального глаза, 12 — фронтальный нейрон, 13 — фронтальный орган, 14 — носовая клетка, 15 — периферия лоркального глаза, 16 — линаза, 17 — глатолинная клетка, 18 — носовая клетка, 19 — носовая клетка, 20 — носовая клетка, 21 — носовая клетка, 22 — носовая клетка, 23 — носовая клетка, 24 — носовая клетка, 25 — носовая клетка, 26 — носовая клетка, 27 — носовая клетка, 28 — носовая клетка, 29 — носовая клетка, 30 — носовая клетка, 31 — носовая клетка, 32 — носовая клетка.

возможно, являются химическими анализаторами. Судя по относительно большому обилию эстасков на антеннулах самок, они, вероятно, играют какую-то роль при поиске самки. Органы чувств в виде придатков разнообразной формы кроме антеннул располагаются на антенне, максилле, максиллипеде и т. д.

Окраска. Почти все живые каланойда или целиком, или в значительной части своего тела стеклопрозрачны, темные и непрозрачные встречаются редко, и скорее как исключение. Фиксированные особи быстро теряют прозрачность и мутнеют. Окрашенные виды редки, но их окраска зачастую бывает очень ярка. На прозрачном фоне тела живых каланойда просвечивают яркие пятна, окраска которых в большинстве случаев зависит от наличия окрашенных капелек жира. Структурная окраска, возникающая вследствие преломления света на поверхности микрорельефа покровов, для каланойда нехарактерна и отмечается только на длинных и длинноопушенных конечностях некоторых тропических видов. Такого рода структурная окраска типична для некоторых представи-

телей циклопонида, в особенности видов рода *Sarrhina*, которые в поверхностных слоях воды блестят на солнце всеми цветами радуги. Цвет окрашенных каланоидов обусловлен в основном пигментацией покровов и внутренних органов тела. Красный цвет обязан наличию каротиноида крустацеорубина, а голубой — цианокристаллина. Последний под действием некоторых фиксаторов переходит в крустацеорубин. Глубоководные каланоиды чаще всего окрашены в красные тона полностью или частично, но встречаются и сочетания цветов, как, например, у самок некоторых видов *Ragelischia*, у которых передняя часть тела ярко-красная, а пакет яиц — темпо-синий. Некоторые виды родов *Gaussia* (сем. Metridiidae), *Sandasia* (сем. Sandacidae) и *Centropages* (Centropagidae) имеют темную окраску, создаваемую черными пигментами — меланинами. Виды первого рода бывают покрыты неправильной формы коричневыми пятнами, разбросанными по всему телу. На теле *Sandasia* пигмент распространяется не только пятнами, но и образует плотные поля, целиком покрывающие сегменты цефалоторакса, так что рачок выглядит как бы посетленным перепоясанным широкими черными поясами. Помимо цефалоторакса, в черный цвет бывают окрашены плавательные ноги и некоторые части живота.

Для видов приповерхностных слоев воды типична голубая или синяя окраска, обобщенная у видов сем. Pontellidae. Особенно интенсивно окрашены два близких вида этого семейства *Alomatocera ratersoni* и *Epilabidocera atriphrates*. «Механизм» пигментации для последнего изучен Парк (Park, 1966).

Своей окраской *Epilabidocera* обязаны хроматофорам, расположенным обычно по всему телу рачка, за исключением дорсальной части цефалоторакса. Они размещены на эпителии, соединительной ткани, на стенках кишечника, на яйцеводах, нервном стволе, мышцах и на базальных частях конечностей головы. Нет их лишь на максиллиаде. Плавательные ноги тоже почти не имеют хроматофоров. Синцитиальные или одноклеточные хроматофоры первично монохромные. В дисперсном состоянии они варьируют по цвету от оранжевого до коричневого, при большой концентрации — темные. Обычно оранжевых гранул больше всего.

У некоторых самок темно окрашен abdomen; в нем, так же как и в генитирующей части антеннулы самца, можно обнаружить пигментированные гранулы тех же трех цветов. Различные количественные их сочетания дают различную окраску abdomen. Эксоскелет abdomen у ярко окрашенных особей был выстлан толстой железистой тканью, в то время как у неокрашенных особей этот слой состоял из тонкого эпителия и рыхлой соединительной ткани.

Можно предположить, что железы присущи эпителию и соединительной ткани, хотя в некоторых местах эпителий может быть не железистым, образуя тонкий слой между экзоскелетом и собственно железой. Метахромизм (изменение цвета) происходит при центробежном или центростремительном движении цитоплазмы, когда частицы пигмента передвигаются в дренвидные придатки хроматофоров. Когда пигмент хроматофора сконцентрирован, коленода почти бесцветна и, напротив, когда он максимально дисперсен, коленода принимает окраску от оранжевой до коричневой. Окраска сильно варьирует у разных особей и, кроме того, зависит от пола, места обитания, времени года. Обычно самка темнее самца. Особи бледнее всего окрашены летом. Пойманые в верхних слоях воды экземпляры светлее, чем в более глубоких слоях.

До сих пор точно неизвестен механизм, регулирующий изменение хроматофоров. Возможно, в этом принимают участие гуморальные факторы, так как никаких следов иннервации пигментных клеток не обнаружено. Для некоторых ракообразных такие гормоны уже обнаружены и описаны их химическая структура (Fearnlund, Josefsson, 1972). Можно полагать, что известную роль при этом играет возможная нейросекреция фронтального органа.

«Гидростатический» орган. Характерная особенность некоторых видов (*Calanus finmarchicus*, *C. plumosus*) — блестящий бесцветный или оранжевый резервуар с жиром, вытянутый в полость тела вдоль его продольной оси. Резервуар представляет собой удлиненный мешок, тянущийся от цефалона до задней части торакса. Передняя часть мешка обычно прикреплена к яйцеводу, а центральная часть — к левой стороне кишечника. Сзади он оканчивается тяжем клеток, прикрепленных к левой стороне перикардального дна, так

что возможно, что раньше было два мешка. У некоторых видов сохраняется рудиментарный мешок в виде тяжа из клеток, прикрепленного к кишечнику (Lowe, 1935).

На ранних коленодитных стадиях мешок с жиром протягивается по всей длине цефалоторакса. У половозрелых самок по мере расходования запасов жира мешок уменьшается, и его передняя часть выглядит как тяж из отдельных клеток. Вообще же величина мешка сильно варьирует как с возрастом, так и в зависимости от сезона и степени откормленности животных. Предположительно, что мешок с жиром представляет собой гидростатический орган (Lowe, 1935), недоказано. Скорее всего это резервуар для откладывания запасных питательных веществ.

КЛАССИФИКАЦИЯ SALANOIDA

Несмотря на относительную длительность истории классификации Calanoidea, начиная с работ Гисбрехта (Giesbrecht, 1892) и Сарса (G. Sars, 1900, 1903), рассматривающих их систему, до сих пор не существует единой точки зрения на структуру этой группы ракообразных. Гисбрехт (Giesbrecht, 1892) разделил Calanoidea на две секции: Amphasandria и Heterarthrandia, приняв за критерий выделения секций строение антеннулы самца. Сарс прибавил к этим двум секциям третью — Isokeandria, чтобы включить в нее аномальные роды, которые еще не были известны Гисбрехту. Ряд подсемейств Гисбрехта Сарс возвел в ранг семейства и некоторые разделил на два (например, подсемейство Tethopina — на Temonidae и Metridiidae). Однако Сарс считал критерий деления Calanoidea на секции — строение антеннулы самца — не вполне удовлетворительным. Попытки дать новые системы и подвергнуть критике таковую Сарса были предприняты неоднократно (Wilson, 1940; Gurney, 1934; Андронов, 1974, и др.), но все же большинством авторов остается принятой система Сарса, которой мы и придерживаемся.

Системы Сарса, Гернея и Андропова сведены в таблицу (табл. 3), в которой семейства сгруппированы таким образом, чтобы можно было проследить «судьбу» каждого из них в системах разных авторов. Для этого пришлось несколько изменить принятый авторами порядок перечисления подсемейств и секций, не нарушая, однако, их структуры.

Секция Amphasandria Giesbrecht, 1892

Антеннулы симметричны у самок и самок, но строение их различно у обоих полов. Антеннулы самок отличаются от таковых самок обилием органов чувств (эстетасков) в виде лепестков, лентовидных выростов и т. д. Они уплощены, особенно в проксимальной части, не превращены в хватательные органы и в результате слияния части члеников имеют меньше их число, чем у самок. Ротовые части самок обычно более или менее редуцированы. Но есть и исключения. Так, у самок *Bathysalanus richardi* и у некоторых близких форм антеннулы асимметричны — правая гениткулирующая, что характерно для секции Heterarthrandia. Пятая пара ног у самки иногда отсутствует.

К секции относятся семейства Calanidae, Eucalanidae, Paracalanidae, Mesocyclopidae, Pseudocalanidae, Aetideidae, Euchaetidae, Phaenidae, Scolecithricidae и некоторые другие.

Секция Isokeandria G. O. Sars, 1900

Антеннулы симметричны и одинаковы у обоих полов. Также не отличается у самок и самок строение ротовых частей. К секции относятся сем. Tharybidae и ряд других семейств мелких придонных копепоид, плохо изученных вследствие трудности их отлова. Эти рачки обычно не попадают в планктонные сети, а удавливаются лишь донными тралами.

Таблица
Сравнительная таблица систем Calanoida: А — по Сарсу (Sars, 1900, 1903, 1911), Б — по Сарсу (Sars, 1931), В — по Андропову (1974).
Знаками вопроса отмечены группы, занимающие неясное или промежуточное положение в системе Сарса

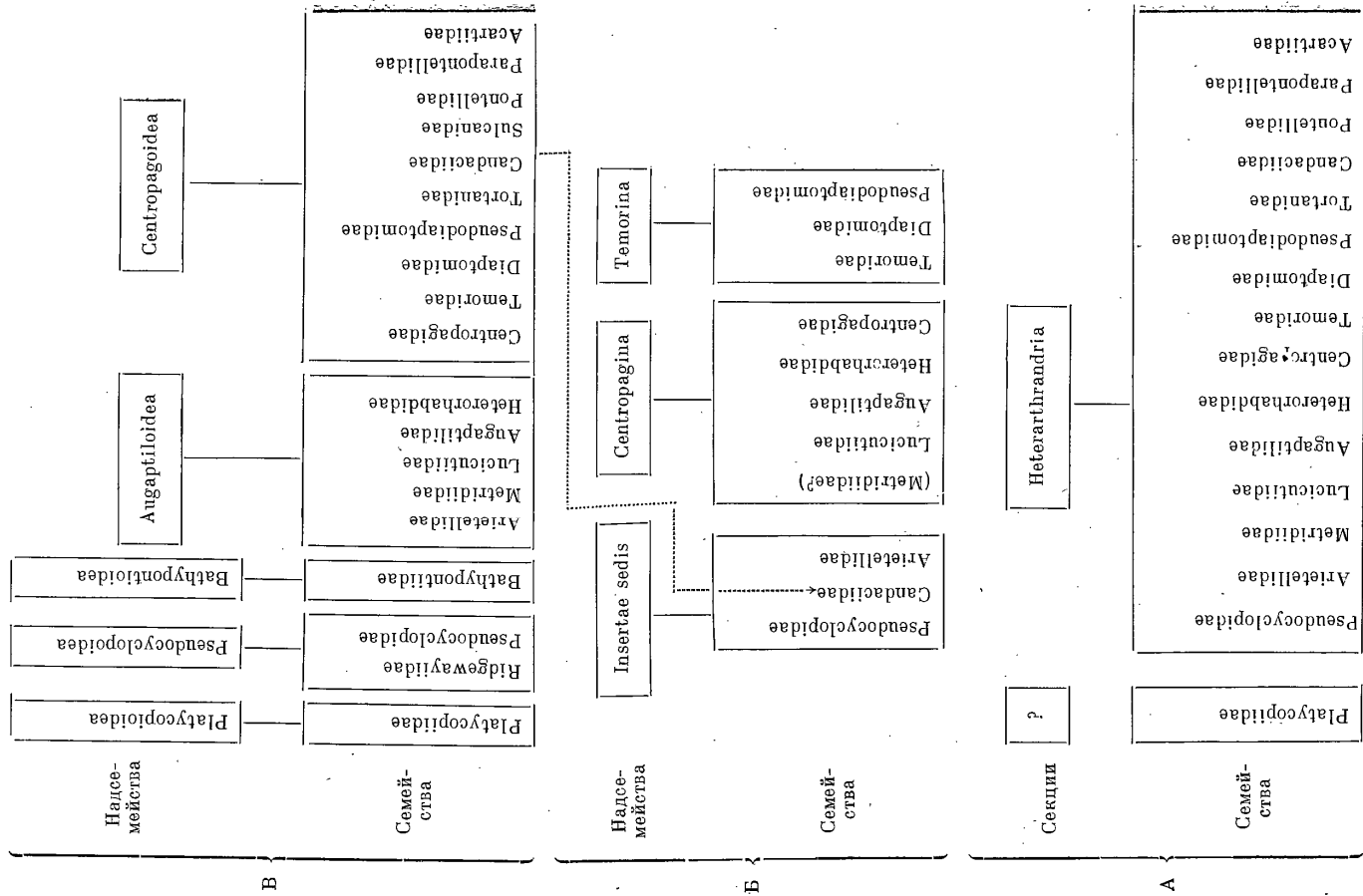
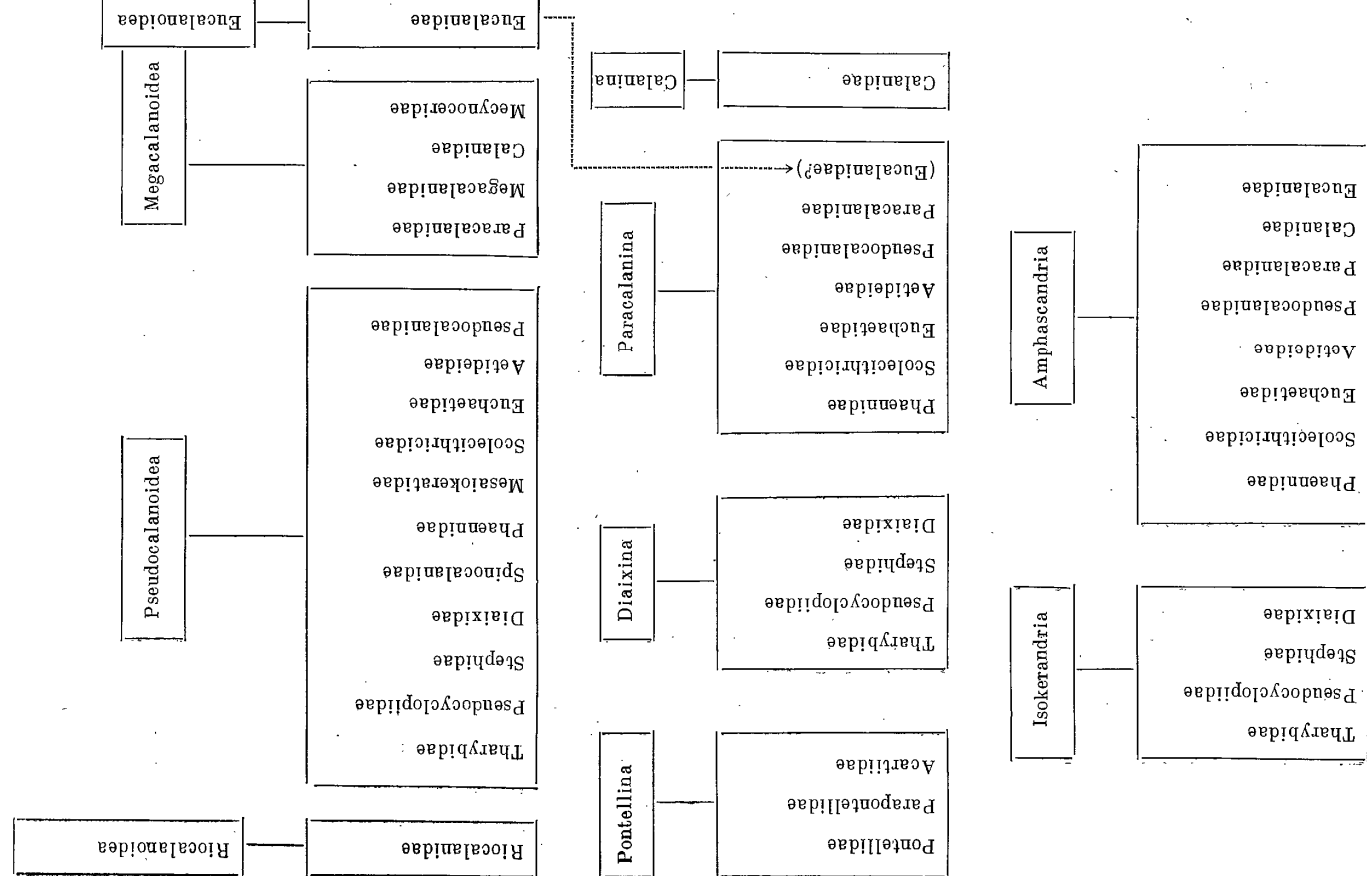


Таблица
Сравнительная таблица систем Calanoida: А — по Сарсу (Sars, 1900, 1903, 1911), Б — по Сарсу (Sars, 1931), В — по Андропову (1974).
Знаками вопроса отмечены группы, занимающие неясное или промежуточное положение в системе Сарса



Можно отметить следующие несоответствия в характеристике надсемейств Гернея: не редуцированные ротовые части у видов сем. *Calanoidae*, трехчленные эндоподиты ног видов сем. *Centropagidae* и т. д. Все это вызвало, конечно, справедливую критику схемы Гернея и заставило или вернуться к системе Сарса, или искать новую.

Как пример относительно современной системы *Calanoida* можно отметить предложенную Андроновым (1974). Система его построена преимущественно на анализе строения антенн и мандибульных ног.

Оценивая значение генерирующей антеннулы самца, Андронов, вопреки точке зрения Гисбрехта и Сарса и последующих карцинологов, приходит к заключению, что это устройство возникло неоднократно, независимо в разных группах, что меняет представление о правомерности выделения Гисбрехтом и Сарсом секций по строению антеннул. Но эта гипотеза Андропова, конечно, нуждается в подтверждении.

Анализируя систему всего подотряда *Calanoida*, Андронов выделяет 9 надсемейств, 4 из них состоят из одного семейства (см. табл. 3). Согласно его схеме (рис. 60), надсемейства *Pseudocycloporoidea* и *Platycycloporoidea* одними из первых отделились от основного филогенетического ствола. Сем. *Platycycloporidae*, по Лангу, настолько примитивно, что он предложил выделить его в особый подотряд *Progythoploea* (K. Lang, 1948), вслед за ним выделяет особый «отряд» и Кестнер (Kaestner, 1959). Нами также (Бродский, 1948a) отмечена примитивность в строении видов семейства *Platycycloporidae*, *Pseudocycloporidae* и *Pseudocycloporidae* (см. далее). Как видно из схемы, Андронов дает представление о степени специализации надсемейств, что, безусловно, заслуживает внимания. Но по вопросу о степени специализации не надсемейств, а семейств трудно согласиться с его позицией. Андронов отрицает роль любого семейства, в том числе и *Calanidae* как наиболее примитивного. Это положение нами на основании имеющихся морфологических и экологических данных не может быть принято (см. «Морфологический очерк»).

Рис. 60. Схема филогенетических отношений *Calanoida* (по: Андронов, 1974).

Отсутствие оценки эволюционного значения признаков, послуживших Андронову (как и другим авторам) для построения системы *Calanoida*, привело к необоснованному сближению некоторых семейств и другим искажениям естественной системы: так, например, сем. *Paracalanidae* и *Calanidae* в системе Андропова объединены в одно надсемейство на основании таких признаков — антеннулы не генерирующей, восьмой и девятый членики антеннулы самцов слиты, число цветничков эндоподитов на втором членике P3 и P4 одинаковое и т. д. Но, с другой стороны, у самок видов сем. *Paracalanidae* нет P5, у *Calanidae* она есть; строение P5 самца принципиально различно и т. д., что не учтено Андроновым.

С нашей точки зрения, последнее (т. е. строение P5) имеет несомненное эволюционное значение, в то время как в отношении первых (т. е. разделение члеников антеннулы ♂ и т. д.) в настоящее время мы ничего сказать не можем.

Секция *Heterogridia* Giesbrecht, 1892

Характерная черта группы секции — асимметрия строения антеннул самца: чаще всего правая антеннула превращена в хватательную (генерирующую), имеет подвижное сочленение, утолщена посередине, средние членики зачастую несут сложно устроенные ряды зубчиков. Иногда антеннула устроена проще, но обязательно имеет сочленение и измененные средние членики. Антеннулы самки симметричны. Ротовые части одинаковы у самок и самок. Пятая пара ног у самок имеется всегда. Вследствие специализации семейств этой секции у них обычна асимметрия различных органов и морфологических структур. В то время как среди представителей первых двух секций нет пресноводных или солоноватоводных форм (за небольшими исключениями), часть родов и семейств последней встречается в солоноватых и пресных водах. Из морских *Calanoida* к секции относятся семейства: *Temoridae*, *Metridiidae*, *Centropagidae*, *Pseudodiaptomidae*, *Lucicutiidae*, *Heterohabidae*, *Augartillidae*, *Arietellidae*, *Sandaacidae*, *Pontellidae*, *Bathyrontidae*, *Acartiidae*, *Tortanidae* и некоторые другие.

Р. Герней (Gurney, 1931), критикуя деление Сарса на секции, утверждал, что примитивными антеннулами следует считать преобразованные в хватательный орган, а неизмененные антеннулы — вторичное явление. Так как хватательной бывает то правая, то левая антеннула (как у видов рода *Pleuromma*), то это, по его мнению, свидетельствует в пользу первичности измененной антеннулы. Группировка же каланойда только по строению антеннул приводит, как он считает, к искусственной системе: необходимо прежде всего учитывать строение 5-й пары ног самки и самца. Однако Герней, по не совсем понятным причинам, считает наиболее примитивным семейством не *Calanidae*, а *Centropagidae*, по-видимому, все-таки придавая большее значение строению антеннул. Вместо трех секций Сарса Герней (табл. 3) предлагает систему надсемейств, которую сам же не считает ни окончательной, ни даже удовлетворительной, полагая, что естественная система должна быть построена с учетом онтогенеза. Приводим диаграмму его надсемейств.

Centropagina. Одна антеннула самца хватательная. Ротовые части самца не редуцированы. Все ноги с трехчлениковым эндоподитом. P5 плавательного типа только у самки.

Calanina. Антеннулы самца не хватательные; ротовые части самца не редуцированы. Эндоподиты трехчлениковые, P5 плавательная у обоих полов.

Paracalanina. Антеннулы не хватательные. Ротовые части самца редуцированы. P1 с одно- или двухчлениковым эндоподитом. P5 самки редуцирована или отсутствует.

Temotina. Правая антеннула самца хватательная. Ротовые части самца не изменены. Эндоподиты плавательных ног частично редуцированы. P5 не плавательного типа, одновставная, с сильно редуцированным эндоподитом.

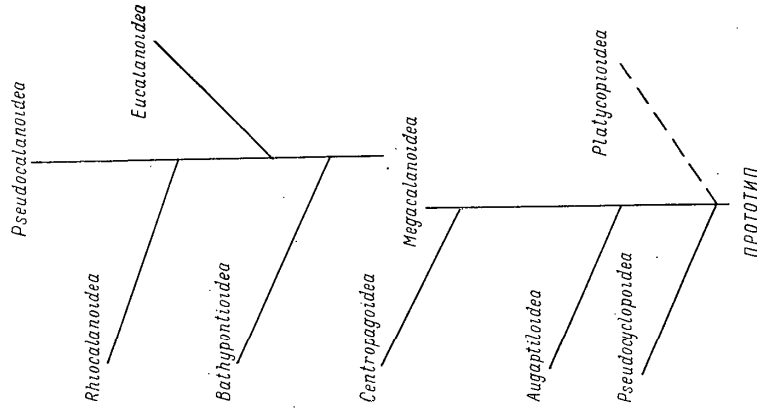
Diaixina (Isokentridia). Антеннула у самца несколько изменена. Ротовые части самца не редуцированы. P1 с одночлениковым, P2 с двухчлениковым эндоподитами. P5 самки редуцирована или отсутствует.

Pontellina. Одна антеннула хватательная. Ротовые части самца не редуцированы. Смподит (протоподит)¹ максиллипеды сильно редуцирован. Эндоподиты P2—P4 двухчлениковые. P5 самки редуцированная, часто двуветвистая.

Положение неясное (insertae sedis): семейства *Arietellidae*, *Pseudocycloporidae*, *Sandaacidae* (*Pontellina*?)

Система Гернея страдает многими недостатками, и, как мы полагаем, более искусственна, чем система Сарса. Анализируя систему Гернея, Андронов (1974) отмечал, что пренебрежение многими признаками привело к тому, что в надсемейства попали порой генетически далекие семейства, а систематическое положение некоторых семейств осталось вообще неясным. Более того, в ряде случаев диагноз надсемейств не соответствует включенным в него семействам.

¹ Трактовка расчленения максиллипеды, принятая в нашей книге, отличается от использованной Гернеем. В данном случае имеет место редукция эндоподита.



Этот упрек в игнорировании эволюционного значения структур Salanoidea конечно, должны сделать по отношению к системам Сарса и Гернея, составленным более 50 и 70 лет тому назад, а также, к сожалению, и к системе Андронова (1974).¹

Сказанное выше иллюстрирует сложное положение с системой Salanoidea и вынуждает нас придерживаться весьма несовершенной классификации Сарса, которая дает хотя и грубую, но естественную структуру этого подотряда. В системах Гернея и Андронова слишком разнотипные семейства искусственно объединены в надсемейства.

К сожалению, функционально-морфологический анализ в целях филогенетического построения системы Salanoidea и их отдельных семейств и родов только начинает заволашевать свое место в эволюционных исследованиях копеюдов, но и то, что сделано, показывает, что систем, построенных на основе формальных признаков, может быть несколько и все они будут очень мало обоснованы (Бродский, 1976).

В самом деле, не зная основного характера адаптации, преобразований семейства Salanoidea (об отсутствии палеонтологических данных говорились выше), нужно применить какие-либо косвенные критерии степени специализации, отражающие адаптивную эволюцию семейства.

В качестве такого критерия нами была принята степень асимметрии в строении различных органов (Бродский, 1948а). Билатеральная симметрия, типичная для членистоногих, у Sorocera нарушается довольно часто. Значительное число случаев приходится на паразитические формы, но и в группе свободноживущих веслоногих, именно у Salanoidea, нарушение билатеральной симметрии — отнюдь не редкость. Можно даже сказать, что асимметрия представляет собой специфическую черту именно Salanoidea; ни у Cusloroidea, ни у Nagerasticoidea нет такого частого проявления асимметрии, когда почти 100% видов имеет асимметричное строение пятой пары ног самца (проанализировано 498 видов, 100 родов и 28 семейств из северных частей Тихого и Атлантического океанов и из Арктического бассейна). Известно лишь одно исключение — род *Platysoria* из сем. *Platysoriidae* — весьма «аномального» семейства, в котором нет ни одного случая асимметрии. Примерно у половины видов (44.3%) асимметричны антеннулы самцов (правая или левая превращены в хватательный орган). Меньше случаев асимметрии P5 самцов (40.5% видов), затем — последнего торакального сегмента и т. д. Нередки случаи асимметрии каудальных ветвей и их щетинок, а также мандибулы.

Итак, наибольший процент видов имеет асимметричные антеннулы и P5 самца. Функциональное значение этих структур, играющих важную роль в копуляции, понятно, как понятно и адаптивное значение их асимметрии. То же можно сказать и о строении генитального сегмента и живота. Однако асимметрия всего ряда структур (нострума, антеннул самцов, P2 у *Platysorata* и т. д.) пока невозможно дать функциональное объяснение. В этом случае оценить значение для филогенеза асимметричного строения различных частей тела

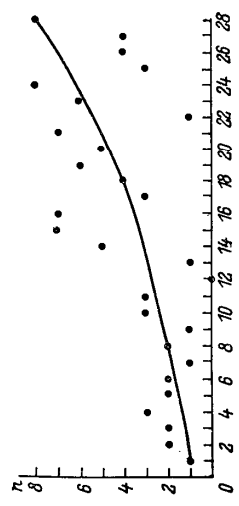


Рис. 61. Изменение числа асимметричных органов и частей тела у каланойда по семействам (по: Бродский, 1948).

По горизонтальной оси графика, указанные семейства: 1 — *Calanidae*, 2 — *Bucalanidae*, 3 — *Paracalanidae*, 4 — *Pseudocalanidae*, 5 — *Aetideidae*, 6 — *Bucalidae*, 7 — *Platysoriidae*, 8 — *Scotellinidae*, 9 — *Diatidae*, 10 — *Stenidae*, 11 — *Phaguridae*, 12 — *Platysoriidae*, 13 — *Pseudoscolopriidae*, 14 — *Temoridae*, 15 — *Leucostidae*, 16 — *Ctenophoridae*, 17 — *Paracalanidae*, 18 — *Leucostidae*, 19 — *Platysoriidae*, 20 — *Angulidae*, 21 — *Agnetidae*, 22 — *Pseudoscolopriidae*, 23 — *Sanfasciidae*, 24 — *Pontellidae*, 25 — *Paracalanidae*, 26 — *Bathypontellidae*, 27 — *Acartidae*, 28 — *Tortanidae*.

Salanoidea позволит схема (рис. 61), где на вертикальной оси нанесено число асимметричных частей тела или органов в пределах семейства, а на горизонтальной — расположение семейства от более примитивных к более специализированным. Порядок расположения принят по Сарсу (1903) с изменениями, внесенными позже Бродским (1950). На графике (рис. 61) достаточно отчетливо выступает тенденция к подъему кривой по направлению от примитивных семейств к более специализированным. Нет сомнения, что лицевое расположение семейств не может более или менее точно отражать филогению. Так, например, семейства *Platysoriidae*, *Pseudoscolopriidae* и *Pseudoscolopriidae* сильно уклоняются от обычного типа и по ряду признаков близки к циклоподам. Но при сопоставлении общего характера строения копеюдов в пределах одного семейства видно, что незначительное число асимметричных органов соответствует более примитивному строению. Хорошим примером в этом отношении может служить сем. *Calanidae*, у которого слабо асимметрична только P5 самца, построенная по типу плавательных ног. Другим крайним примером могут служить семейства *Pontellidae* и *Tortanidae*, значительно более специализированные, чем остальные; у них асимметричны антеннула самца, P5 самца, генитальный сегмент самки, весь abdomen, фузка и последний торакальный сегмент и др.

По мере специализации семейства в целом увеличивается не только количество асимметричных органов, но и процент видов с асимметрией структур, достигая 100%. Степень асимметрии может служить критерием для предположения о примитивности даже при сравнении близких форм. Так, в роде *Calanus* ряд *C. plumbeus* (длина тела 4.5—5.0 мм, отношение эндоподита к эндоподиту левой ноги P5 самца 1:1.5) — *C. finmarchicus* s. l. (2.7—3.0 мм, 1:1.6) — *C. helgolandicus* (2.7—3.2 мм, 1:2.2) — *C. pacificus* (2.6 мм, 1:2.9) представляет постепенный переход от крупных примитивных относительно глупоководных видов к очень слабо асимметричной P5 самца к более мелким и более специализированным видам с более резко выраженной асимметрией этой же пары ног — обитателям поверхностных слоев воды.

Приведенные выше данные демонстрируют плодотворность применения одного из возможных критериев, облегчающих построение филогенеза Salanoidea. Его использование лишь подтверждает обоснованность принятого Сарсом и рядом последующих авторов (в частности, Бродским (1950) и в данной книге) порядка расположения семейств от более примитивных к более специализированным, при котором сем. *Calanidae* представляется по целому ряду черт наиболее примитивным, исходным семейством всей группы Salanoidea.

Критерии оценки специализированности или примитивности («апоморфности» или «плезиоморфности») по: Hennig, 1950) для семейств, родов и видов Salanoidea разработаны еще недостаточно, но уже можно представить примеры попытки решения вопроса о степени специализации видов р. *Calanus* s. l., представляющие собой результаты использования морфологического и функционально-морфологического методов для оценки эволюционного значения признаков и позволяющие судить о степени апоморфности видов рода *Calanus* (Бродский, 1972; Вышварцева, 1976, 1977а, 1977б).

В результате статистической обработки параметров, характеризующих длину и форму тела и важных с гидродинамической точки зрения (и меняющихся в связи с поперечным распределением форм), а также параметров, характеризующих строение плавательных ног и их вооружение, было показано, что «средний тип» видов р. *Calanus* характеризуется обтекаемой формой тела, отсутствием асимметрии в строении, полным числом члеников экзоподита и эндоподита P1 и P5 (три членика) и полным числом щетинок (отсутствие как олигомеризации их, так и гиперсегации) (Бродский, 1972). Очевидно, есть все основания говорить о близости среднего типа к примитивному. Сравнение отдельных видов р. *Calanus* со средним типом показало, что морфологически наиболее близки к среднему типу *C. glacialis*, *C. hyperboreus* и *C. pacificus* *osacimicus*, а общим исходным (он же средний тип) типом р. *Calanus* s. l. можно считать примитивный или наименее специализированный вид *C. finmarchicus* s. l. Это сопоставление свидетельствует о компактности р. *Calanus* s. l. Боль-

¹ Единственная попытка сделать предположение об эволюционном значении признаков Андронова сделана в отношении рода *Platysoria*.

шинство видов, очевидно, приспособилось к сходным гидродинамическим условиям, и только незначительное меньшинство несколько уклоняется по строению от среднего типа. Обращает на себя внимание и то обстоятельство, что наиболее близкие к среднему типу виды обитают в высоких и умеренных широтах северного полушария, а именно в Арктической, в Североатлантической умеренной и Борейальной областях (североатлантической умеренной зоне) (Бродский, 1974). Последнее в свою очередь позволяет указать на эти регионы как на возможный центр возникновения и формирования рода.

Значительно более полно использован функционально-морфологический метод при анализе комплекса ротовых конечностей видов р. *Calanus* s. l. (Вышкварцева, 1976, 1977а, 1977б). По изменениям в строении ротового аппарата обосновано существование трех различающихся по типу жизненного цикла и морфо-физиологической специфике филогенетических линий калянусов, что, безусловно, следует учитывать в дальнейшем при построении естественной системы группы. Интересно, что развитие ротового комплекса в онтогенезе *Calanus* s. l. характеризуется тенденцией к более узкой специализации ротовых придатков путем распределения и интенсификации отдельных функций исходно мультифункциональных структур, т. е. тенденцией, сходной с отмеченной для эволюции конечностей ракообразных в целом.

Таким образом, при решении вопроса о примитивности видов, родов и семейств *Calanoida* применяются два подхода: формально-морфологический, основанный на использовании признаков без учета их значения в адаптивной эволюции вида, и эколого- или функционально-морфологический, пытающийся оценить значение структур в адаптивной эволюции форм. Очевидно, необходимо стараться отбрасывать признаки, а еще лучше комплексы признаков, имеющих значительный «эволюционный вес». Естественно, что в разных группах различны структуры имеют различное эволюционное значение. Для р. *Calanus*, например, на определенном этапе эволюции дифференциация видов обусловлена изменением жизненного цикла, что нашло отражение в строении и степени редукции ротового аппарата. В других семействах этот аппарат имеет меньшее эволюционное и диагностическое значение, чем, например, форма тела и соотношение его длины и длины антеннул.

Почти одновременно по этому же роду была опубликована работа, основанная на чисто формально-морфологических позициях (Bradford, Jillett, 1974). В этой работе устанавливаются новые роды и переопределяются старые по морфологическим признакам, никак не оцененным ни с эволюционной, ни с функционально-морфологической точки зрения. В результате *Calanus minor*, весьма своеобразный и специализированный вид, присоединен к видам *C. finmarchicus*, *C. propinquus* и т. д. и отнесен с ними в один род по признакам, свойственным видам разных родов *Calanidae*. И использованные признаки никак не оценены ни в ревизии старых, ни при выделении двух новых родов.

Как уже отмечалось выше, нами принята система *Calanoida* по Сарсу с последующими изменениями (Бродский, 1950). Система включает семейства и роды многих авторов и начала создаваться еще Гиббрехтом. Хотя многие роды, установленные Сарсом, почти не имеют диагнозов, а если имеют, то они весьма краткие, система эта отражает в известной степени естественную филогенетическую иерархию *Calanoida*, так как является в значительной мере результатом научной интуиции, основанной на колоссальном опыте карцинологов, имевших дело со многими формами *Calanoida*, что относится в особенности к Сарсу, который для своего времени был поистине энциклопедистом в области изучения *Stridasea* и, конечно, мог получить общее представление об эволюции этого класса и его групп.

Некоторые попытки критики системы Сарса не получили распространения. Очевидно, будущее за эволюционным, функционально-морфологическим методом.

СВЕДЕНИЯ ПО БИОЛОГИИ CALANOIDA

Циклы развития, эмбриогенез, онтогенез. Полное изложение сведений по биологии *Calanoida* не входит в задачу книги, о чем сказано в предисловии. К настоящему времени накоплена обширная литература по этим вопросам и обобщение ее — специальная задача.

Исследования последних лет показали наличие по крайней мере двух типов онтогенетических миграций и условий развития и размножения (жизненного цикла) *Calanoida*. Первый тип, подробно описанный на примере *Calanus finmarchicus* (Marshall, Ott, 1955а, 1972), считается универсальным. Но описание иного типа сезонных миграций для *Calanus plumchris* и *C. cristatus* в Японском море (Бродский, 1938а, 1938б) показало существенные отличия циклов развития от таковых же *Calanus finmarchicus*.

Как было сказано в морфологическом очерке *Calanoida*, Н. В. Вышкварцева обнаружила обусловленное различие в экологии видов различие в структуре ротового аппарата видов р. *Calanus*. Таким образом, оно было подчеркнуто наличие двух типов жизненных циклов *Calanoida* и показано их филогенетическое значение (Вышкварцева, 1977б).

Calanus finmarchicus должен быть отнесен к первому типу жизненного цикла, этот же тип свойствен и ряду других *Calanoida* со сходными онтогенетическими миграциями. Начальные стадии развития *C. finmarchicus* (их ранние колепидные стадии, наушиусы) связаны с поверхностными (эвфотическими) слоями и периодом максимального развития фитопланктона. В водах умеренных широт и арктических, где четко выделяются сезоны максимального развития фитопланктона, размножение *C. finmarchicus* и других видов с тем же типом онтогенетических миграций прурочено к этому периоду. Размножение начинается с началом весеннего пика фитопланктона. Зимой (с ноября по январь) особи *Calanoida* первого жизненного цикла в глубоководных акваториях находятся на глубинах 400—700 м, а в районах материкового склона — на среднем склоне, откуда нередко сплываются в придонные котловины. В февралемарте начинается постепенный подъем, оканчивающийся сосредоточением всей популяции выше 200 м, главным образом в слое 0—50 м. Здесь и происходит размножение и откорм молоди. При доминировании в планктоне рачков с таким типом жизненного цикла максимальная биомасса зоопланктона отмечается после пика биомассы фитопланктона.

Во второй половине июня начинается миграция в глубинные слои рачков нового поколения, достигших к этому времени IV—V колепидных стадий. В октябре-ноябре они уже находятся на глубинах около 500 м, где и образуют «зимующий фонд». На этих же глубинах к началу весны рачки переходят в половозрелую стадию и самки и самцы начинают подъем в верхние слои для размножения.

Виды *Calanoida* второго типа жизненного цикла (*Calanus hyperboreus*, *C. cristatus*, *C. plumchris*) размножаются на глубине, куда опустились откормившие колепиды V стадии. Глубины их погружения весьма велики — до 2000—3000 м. Для образования половых продуктов используются накопленные жировые вещества, превращающиеся особей V стадии буквально в «бочонки жира». К концу сезона размножения от самки остается практически пустая «шкурка». Миграцию в верхние слои осуществляют личинки, и в верхних, богатых фитопланктоном слоях, в период его максимального развития, откармливаются уже колепиды, причем в основном старших (III—V) стадий. При доминировании в планктоне видов такого жизненного цикла обычно пика биомассы фитопланктона и зоопланктона совпадают.

Относительно сроков размножения большинства глубоководных видов известно почти ничего. Можно лишь предполагать, что они более растянуты во времени, чем у поверхностных, а возможно, размножение происходит весь год. Вопрос о существовании у морских пелагических *Calanoida* зимующего фонда в «тассисном» состоянии, т. е. в грунте, долго оставался нерешенным. О том, что у пресноводных *Calanoida* есть покоящиеся зимние яйца, было из-

ров, в сперматеке все же, как правило, передвигается сперма только одного из них. Несмотря на сложность копулятивного устройства самца *Paraschaeta norvegica*, лишь 70% всех прикрепленных сперматофоров локализуются точно на генитальном поле (Hopkins, Machin, 1977). Удалось установить, что, чем сложнее и совершеннее копулятивный аппарат самца, тем успешнее сперматофор переходит к самке и точнее прикрепляется в нужном месте. Работа Ли (Lee, 1972), посвященная генитальному аппарату видов семейства Centropagidae, наглядно показывает, насколько точно морфология P5 самцов подходит к малейшим деталям микрорельефа генитального сегмента самки, обеспечивая необходимый контакт. В противоположность этому виды с более примитивным копуляционным устройством допускают больше ошибок при копуляции, прикрепляя к самке иногда более одного сперматофора и нередко не только на генитальном сегменте, но и в других местах тела, например на тораксе. Тем не менее случаи прикрепления более двух сперматофоров относительно редки в этой группе.

Сперматофор представляет собой длинный цилиндрический, закругленный с дистального конца резервуар, содержащий сперму и сопутствующие секреты. Проксимальный конец его, суженный, как горлышко бутылки, переходит в тонкую шейку, оканчивающуюся расширением, заполненным липким секретом. Сперматофор выходит из полового отверстия самца дистальной закругленной частью вперед и затем подхватывается за шейку геникулирующей ногой. На расширенном конце шейки, несущем липкий секрет, иногда, например у видов семейства Pontellidae и Acartiidae, образуются сложной формы прозрачные пластины секрета, застывающие в морской воде и застывшую сперматофора происходит под влиянием секретов, выделяемых самкой, и осуществляется через тонкий канал, пронизывающий шейку по всей длине (Hopkins, 1978). Сама же шейка бывает иногда весьма длинной, причудливо извивающейся между элементами рельефа генитального сегмента (Зверева, 1976).

Большинство каланоида открытого моря откладывают яйца прямо в воду: большее их число, а также большинство неритических форм, носят яйца в ящечном пакете или мешке. За редкими исключениями мешок бывает один. Два мешка характерны для подотряда циклопоида. Плодовитость каланоида различна (Сажина, 1971; Gaudy, 1971) и у массовых поверхностных видов бывает весьма велика. Количество яиц, выметываемых самкой, обычно, как и у большинства групп ракообразных, находится в прямой зависимости от ее размера (Численко, 1965; Hopkins, 1977). С размером самки связан и размер самих яиц, а также срок их развития. У некоторых глубоководных видов эта закономерность нарушается, и они, подобно другим глубоководным животным, откладывают меньше количество, но зато более крупных яиц (Виноградов, 1968). Скорость продуцирования и откладки яиц зависит от температуры воды, этот же фактор в значительной степени влияет и на скорость развития.

В зависимости от удельного веса яйца остаются на глубине, где были выметаны, или всплывают, или же, наоборот, погружаются. Так, например, яйца *C. finmarchicus* имеют больший удельный вес, чем вода, и после откладки начинают опускаться. При температуре воды 13 °C скорость погружения примерно около 2.5 см/мин. У других видов, например у *C. hyperboreus* и в более холодной воде яйца остаются практически в том же слое воды, где они были отложены. Морфология пелагических яиц бывает довольно разнообразна и видоспецифична, давая возможность видовых определений по специальным таблицам (Koga, 1968).

Только что отложенное яйцо не имеет обособленных оболочек, но вскоре они появляются. Сначала поверхность яйца, например у *C. finmarchicus* (Marsall, Org, 1972), покрыта ветвящимися складками, придающими ей морщинистый вид. Затем под внешней оболочкой образуется вторая, а первая сглаживается, складки исчезают.

Первое деление идет в меридиональном направлении, второе — экваториальное. Примерно через 2 ч при температуре 15—20 °C у *C. finmarchicus* ясно видна сегментированная полость. Во время паузы, длящейся несколько

вестно давно (Рылов, 1930). Кроме того, в илу были найдены и циклопоиды. Покоящиеся яйца у морских Саланоида обнаружены в последнее время главным образом у неритических видов родов *Pontella*, *Labidocera*, *Centropages* и др. (Grice, Gibson, 1977; Kasahara e. a., 1974, и др.). Найдены были и copepodites, и взрослые стадии, зарывающиеся в ил (например, *Calanus cristatus* — Кос, 1969).

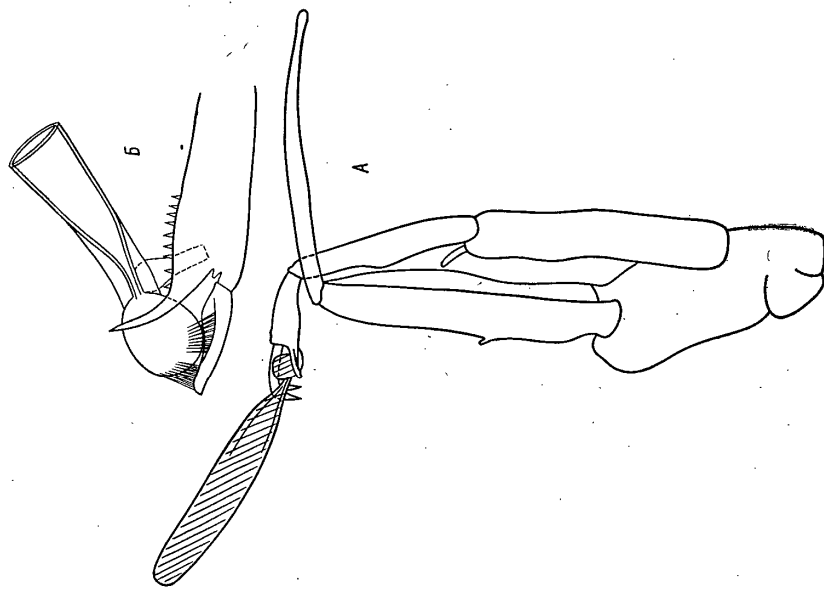


Рис. 62. Пятая пара ног самца *Paraschaeta*.

А — общий вид (по: Вродский, 1950). Б — пальцы дистальной части левой ноги с зажатым сперматофором (по: Fetati, 1968).

Копуляция описана у родов *Centropages*, *Labidocera*, *Temora*, *Paraschaeta*, *Acartia* и *Eurytemora* (Flemming, 1967; Lee, 1972; Katona, 1975; Hopkins e. a., 1978 и др.). Общая схема копуляции такова.¹ Самец удерживает самку пятой парой ног, а иногда и хватательной антеннулой и прикрепляет сперматофор на ее половом сегменте, у полового отверстия. Для переноса сперматофора у самцов некоторых видов в результате адаптивных видоизменений P5 образуются специальные придатки в виде щипчиков, например у *Paraschaeta* они образованы дистальным члеником левой ноги, пальцевидным отростком и особой зубчатой пластинкой. Часто и в фиксированном материале можно видеть самцов этого рода с зажатым в щипчиках сперматофором (рис. 62). Сперматофоры остаются некоторое время прикрепленными к генитальному сегменту. Если к одной самке прикреплен не один, а несколько сперматофо-

¹ В последнее время становится все более ясным, что во встрече самок и самцов играют роль феромоны (Christoffersen, 1978; Dunham, 1978 и др.).

часов, дифференцируются энтодерма, мезодерма и эктодерма. Далее происходит гаструляция, вход в гастралу виден через 8—10 ч после начала дробления. Затем ее вентральная сторона несколько уплощается. Клетки мезодермы, делаясь, образуют массу, дающую начало мышцам конечностей наутилуса. Эктодерма антеродорсальной стороны, уплощаясь, образует зачаток нервной системы. За зачатками конечностей виден пищевод, образующийся инвагинацией эктодермы и соединяющийся с энтодермальным мешком. В это же время образуются верхняя губа. Несколько позднее появляется промежуток между зародышем и оболочкой яйца и происходит выдувание. Перед этим заметны подерывания конечностей наутилуса, затем внешняя оболочка лопается, внутренняя выпячивается наружу, внешняя соскальзывает и наутилус оказывается заключенным только во внутренней оболочке, где он начинает быстро двигаться. В результате оболочка лопается и наутилус выходит в воду. В лаборатории этот процесс занимает 5—10 мин.

Время, прошедшее от начала дробления яйца до выдувания наутилуса, зависит от температуры и варьирует у видов *Salanus timarchicus* s. l. от 116—120 ч при температуре 0 °С до 19—22 ч при температуре 20 °С.

Наутилус (I—VI стадии). У только что вылупившегося наутилуса (ортонаутилус) рот открывается под объемистой верхней губой, короткий пищевод соединяется с кишкой, идущей прямо к эктодермальной папилле на спинной стороне тела, у его заднего конца. Папилла в дальнейшем образует протоктеум. На этой стадии кишка на заднем конце еще замкнута слено. Нервная система представлена пре- и постпищеводными ганглиями, соединенными комиссурами и еще находящимися в контакте со стенкой тела. Науплиальный глаз имеет вид красновато-коричневого пятна на поверхности переднего ганглия. В силуэт на брюшную сторону заднем конце тела имеются две мезодермальные клетки, которые, вероятно, представляют собой зачаток генитальной системы.

На III стадии (III—VI стадии называют еще метанауплиальными) у наутилуса, кроме увеличения размера тела и числа щетинок, сильно увеличиваются мышцы конечностей, тянущиеся к участку дорсальной поверхности глаза, отмеченному разветвленной красноватой пигментной клеткой. Позади глаза имеется утолщение эктодермы в месте соприкосновения с презофагальным ганглием (мозгом). Кишка такого же строения, что и в стадии I, но дорсально прикреплена к стенке тела и открывается у заднего конца образований протоктеума. Пара мезодермальных клеток (зачаток генитальной системы) сдвинута вперед и лежит на вентральной стороне кишки. Две небольшие железы открываются на поверхности тела у заднего его конца. На V науплиальной стадии уже имеются четыре таких железы. Каждая из них представляет собой наполненную секретом клетку, открывающуюся изолированно на вентральной поверхности заднего конца тела. Половые клетки еще более сдвинуты вперед в последний торакальный сегмент, но лежат еще вентрально от кишки и разделены на крупные клетки с крупными ядрами и несколько более мелких клеток совершенно иной формы. Первые дают начало половым клеткам, вторые — остальной части половой системы. Относительно плотный хитиновый покров образуется в передней части тела, включая сегмент, несущий максиллипеды. Нервная система отделена от стенки тела и связана с ней только двумя нервными пучками, идущими вперед от утолщения (вторичного ганглия) позади глаза, которое теперь увеличено и протягивается далее дорсально. По Гроббену (Grobben, 1881), это, возможно, ганглий пары сложных глаз, имеющихся у родственных форм, но не развивающихся у копепоид.

На последней науплиальной стадии (VI) наиболее сложным внутренним преобразованием оказывается изменение положения полового зачатка. Половые клетки разделяются и двигаются постепенно вокруг кишки, так что сначала ложатся латерально, а затем дорсально, образуя единую уплощенную пластинку или диск. Мелкие клетки, окружающие крупные, не меняют своего положения и остаются позади них в виде пучка или полосы, превращаясь в дальнейшем в половые протоки.

Антеннальные железы наутилусов возникают, по-видимому, уже на I стадии, но они весьма плохо заметны до самой последней стадии. Железы состоят

из многочисленных базальных клеток и крючковидно изогнутого протока, открывающегося на коксе антенны.

Кишечник, возможно, имеет мускулатуру с самого начала своего возникновения, но она хорошо видна только на VI стадии, когда на дорсальной стороне становятся заметны ядра кольцевых мышечных пучков. Заметны также пучки соединительной ткани, идущие от интерсегментальных областей к кишечнику. Возможно, это зачаток перегородок или септ.

Некоторые особенности в развитии *Salanus timarchicus* представляют большой интерес, например пауза в дроблении яйца, которая отмечена для стадии 16 клеток. Пауза наблюдается и в развитии наутилусов, именно на III стадии. Обнаружить эту паузу можно по обилию наутилусов этой стадии в сетных сборах планктона.

Копеподитные стадии (I—VI). Во время превращения наутилуса в I копепоидную стадию вторичный ганглий теряет свою связь со стенкой тела и становится придатком мозга. Вентральный нервный тяж тоже отчленяется от стенки тела, но еще невозможно установить, образован он двумя изолированными тяжами или одним. Передний конец мозга все еще соединяется с фронтальными органами пучками нервной ткани. Науплиальный глаз отодвигается от стенки тела.

Гонады теперь имеют вид овального тела и лежат дорсально от кишечника в первом торакальном сегменте; ткань, представляющая яйце- и семяпроводы, охватывает середину, а не от заднего конца гонад, как это было раньше. Появляются сердце, сформировавшееся между первым и вторым торакальными сегментами из мезодермальных зачатков и максиллярные железы. Каждая железа имеет угловатый концевой мешок с искривленным протоком, подобным тому, который характерен для взрослой стадии. Проток открывается у основания максиллы. Антеннальные железы дегенерируют и исчезают.

У I копепоидной стадии сформированы отчлененное брюшко (абдомен) из 1—(2?) сегментов¹, каудальные ветви, две неразвитые пары плавательных ног и возникает зачаток третьей пары. У II стадии появляется зачаток следующей пары ног (четвертой), у III прибавляется еще следующая пара (в виде зачатка пятой пары ног), IV стадия имеет трехсегментное брюшко (за исключением видов, у которых сегментация иная, например у *Emsalanus*) и пять пар плавательных ног. V стадия — предпоследняя перед половозрелой, у нее чаще всего четырехсегментное брюшко; пятая пара ног слабо дифференцирована, ветви с меньшим числом члеников, чем у взрослой стадии; половой сегмент не отличается от остальных абдоминальных сегментов, но пол может быть различим по строению пятой пары ног (пол иногда может быть установлен и на более ранних стадиях, но у некоторых видов, см. р. *Salanus*, пол трудно установить).

Время, протекающее между двумя линьками, т. е. длительность стадии, различно. Длительность науплиальных стадий, особенно первых, очень велика и определяется часами или немногими днями. Длительность копепоидных стадий большая. Наиболее продолжительна V копепоидная стадия. У большинства океанических видов копепоиды этой стадии живут дольше других, интенсивно питаются и накапливают значительные количества запасных питательных веществ, главным образом в виде жира. Особенно много жира накапливается у видов с атрофированными ротовыми придатками на VI, половозрелой стадии, которая и живет и размножается за счет этих запасных веществ. В результате у некоторых видов можно различить на V копепоидной стадии две фазы (например, у *Salanus timarchus*, Бродский, 19386): первую, вскоре после линьки с IV на V стадию, когда рачки лишены жира и имеют стройный вид, и вторую фазу перед последней линькой, когда рачки содержат много жира. Половозрелая стадия живет относительно короткое время и у видов, самцы или самки которых имеют редуцированный ротовой аппарат; особи этой стадии не питаются и выполняют только одну функцию — функцию размножения.

Весь цикл развития каланоида протекает в пределах одного года, но в зависимости от вида и экологических условий, главным образом в различных гео-

¹ Некоторые авторы считают участок с каудальными ветвями за сегмент (Гелетин, 1976).

графических широтных зонах, может быть или менее года (1—3 месяца в тропиках или у летних генераций в умеренных широтах), или более года (в высокоширотах у *Calanus glacialis*, *C. hyperboreus*).

В целом развитие различных органов и систем идет неравномерно. Часть формируется на последних этапах онтогенеза, часть закладывается рано и в онтогенезе почти не меняется. Экзоподит мандибулы, например, пятичлениковый с 6 щетинками начиная с наулиусов II и до взрослой стадии. Но остальные ротовые конечности изменяются постепенно, приобретает большее число щетинок (см. с. 20—50). Онтогенетические изменения происходят и в поведении, в частности в способе питания. Так, у наулиусов, например, особенно на ранних стадиях, иной аппарат и способ питания, чем у копепоидов и взрослых (см. с. 35—39). Мышцы конечностей развиты уже у наулиусов I стадии, которые активно плавают и могут резкими скачками избегать опасности, т. е. они относительно так же активны, как и взрослые. Вообще же темпы формирования личинок в разных группах *Calanoida* неодинаковы. У видов рода *Centropages*, например, уже у наулиусов II стадии задняя кишка открывается наружу и наблюдается ее опораживание. У видов *Calanus finmarchicus* s. l. наулиусы I и II стадий не питаются, их кишка не имеет анального отверстия, и жующие щетинки ротовых конечностей еще недоразвиты. В целом начало активного функционирования ротового аппарата и пищеварительного тракта на самых ранних наулиальных стадиях отменяется у видов, рождение и развитие молоди которых происходит в поверхностных авфотических слоях пелтагали. У видов, молодь которых развивается в глубинных слоях, ротовой и пищеварительный аппараты формируются позже. На копепоидных стадиях у *Calanoida*, кроме описанных особенностей развития, меняется, как было упомянуто выше, число сегментов брюмена и пар плавательных ног, что служит надежным критерием для определения стадии. В табл. 4 дано изменение сегментации брюмена и число пар плавательных ног для трех представителей подотряда: из наиболее примитивного — сем. *Calanidae* (*Calanus pinnatus* — Campbell, 1934 и *C. finmarchicus* — Marshall, Ott, 1972), с полным числом пар плавательных ног и сегментов брюмена у половозрелой стадии; из более специализированных — сем. *Euchaetidae* (*Pareuchaeta elongata* — Campbell, 1934, с четырьмя парами ног у взрослой самки) и сем. *Eucalanidae* (*Eucalanus birgii* — Johnson, 1937) с 4 парами плавательных ног у взрослой самки и сокращенным числом сегментов брюмена.

Таблица 4

Число сегментов брюмена и пар плавательных ног у копепоидных стадий *Calanus* sp., *Pareuchaeta elongata* и *Eucalanus birgii*.

Копепоидная стадия	<i>Calanus</i> sp.		<i>Pareuchaeta elongata</i>		<i>Eucalanus birgii</i>	
	число пар ног	число сегментов брюмена	число пар ног	число сегментов брюмена	число пар ног	число сегментов брюмена
I	2+	1—(2)	2+	2	2+	1
II	3+	1—(2)	3+	2	3+	1
III	4+	3	4	2	4	1
IV	5	3	♂ 4+ (5) ♀ 4	3	♀ 4 ♂ 4	2
V	5	4	♂ 4+ (5) ♀ 4	♀ 4 ♂ 4	♀ 4 ♂ 4	♀ 2 ♂ 3
VI	5	♀ 4 ♂ 5	♀ 5 ♂ 5	♀ 4 ♂ 5	♀ 5 ♂ 5	♀ 4 ♂ 4

Примечание. В скобках указаны зачатки конечностей.

Личинка. При линьке копепоидных стадий их экзоскелет ломается как раз над рострумом, а также в местах соединений конечностей и цефалоторакса и сдвигается назад, причем сбрасываемый карапакс приобретает вид кашполона. Через отверстие рачок выскальзывает наружу. Весь процесс происходит очень быстро. В случае загибания процесса линьки или с несброшенными старыми покровами каланус обычно погибает. Части сброшенной щкурки

после выхода рачка могут вновь сомкнуться так, что у *Calanus*, например, она выглядит как целый, но совершенно пустой рачок. Существуют сведения о поедании линной щкурки перелинявшим животным.

Регенерация и уродства. Способности к регенерации у каланоид невелики. Иногда наблюдаются случаи замещения обломанных антеннул или дистальных члеников экзо- или эндоподитов плавательных ног, а иногда и обеих ветвей пучком щетинок, что обычно хорошо заметно и прямо может быть отнесено к случаям регенерации. Однако следует иметь в виду, что мы можем и не заметить таких возможных случаев восстановления обломанных конечностей, когда вновь полностью образуются утраченные членики антеннул или плавательных ног.

Уродства сравнительно редки, но иногда могут встречаться как массовое явление, особенно в закрытых бухтах или других изолированных местах, например в эстуариях рек. Чаще всего бывают неправильно сформированы конечности. Наиболее изменчивый орган в этом отношении P5 самки и в меньшей степени самца. Характер уродства в большинстве случаев носит признаки атаксизма и заключается в появлении лишнего числа члеников или щетинок, что вновь приближает строение этих конечностей к исходному типу плавательных ног. Иногда P5 обоего полов, но чаще у самки, сохраняет облик V стадии с меньшим числом, но более крупных члеников. Часто P5 у видов, самки которых имеют эту пару ног с редуцированным эндоподитом, несет довольно крупные внутренние ветви в виде нерасчленившихся выростов (например, у видов р. *Rasovitzanus* и других родов сем. *Scolecithricidae*).

Другой тип уродства связан с нарушением деятельности и развития половых желез, что вызывает появление ингерексов, начиная от слабых уклонений во вторичных половых признаках и кончая гермафродитами (Смирнов, 1935а; Соповер, 1965).

Таким образом, при изучении каланоид необходимо отличать частое и характерное для этой группы нормально асимметричное строение органов от встречающегося иногда уродства. В сомнительных случаях приходится исследовать серию особей, прежде чем признать встречающую асимметрию уродством.

Паразиты и эпипаразиты. Каланоиды являются окончательными и промежуточными хозяевами целого ряда как экзо-, так и эндопаразитов. Нередки, особенно в определенных и мелководных участках, и эпипаразиты, иногда сплошь обрастающие рачков (к ним относятся диатомовые¹ и сидячие инфузорию). Состав паразитов изучен еще далеко недостаточно, но на примере паразитов видов родов *Pleuromatta* (Steuer, 1932) и *Calanus* (Marshall, Ott, 1972) можно получить о нем некоторое представление, тем более что ряд паразитов встречен и на других *Calanoida*. Некоторые общие данные по паразитам и эпипаразитам можно найти в работах Витта (With, 1915) и Сьюэлла (Sewell, 1951).

Фунги. *Ichthyosporidium*. Желтовато-красные мицелии могут наполнять весь цефалоторакс рачка. Встречается у ряда видов (Chatton, 1920). Обнаружен также и у лососевых рыб.

Dinoflagellata. *Blasodinium* (*B. hyalinum*, *B. contortum*) паразитирует в кишечнике взрослых и копепоидных стадий. С сомнением к *Flagellata* относят *Paradinium*, по Джепсу (Jerps, 1937) — это скорее Mycetozoa. Паразитирует в полости тела. Ряд видов эвгленозных паразитирует на взрослых рачках и их яйцах. Наиболее часто встречающийся паразит — *Ellobiopsis chattoni*. Его можно увидеть на антеннулах и конечностях многих видов *Calanoida* почти во всех морях и океанах. Вид может быть представлен несколькими формами. Систематическое положение паразита неясно: по мнению одних авторов, его следует отнести к *Flagellata*, по мнению других — к грибам. Первоначальная стадия развития паразита — небольшое овальное тело (не более 3 мкм длины), прикрепленное к покровам рачка. Зрелые паразиты состоят из двух сегментов, проксимального грушевидного трофомера и округленного дистального гономера, в котором образуются споры. Кроме *Ellobiopsis chattoni*, на каланоиды паразитируют и другие виды этого рода.

¹ Экологии и систематике диатомей-обрастателей беспозвоночных посвящена специальная работа Рассела и Норриса (Russell, Norris, 1971).

С р о з о а. Грегарины описаны у *Salpoida* давно, но до сих пор не известны ни их видовая принадлежность, ни цикл развития. Найденны они в кишечнике и представляют собой цилиндрическое тело с одним закрученным концом, а другим, иногда сложной формы. Часто грегарины образуют цепь особей. Вообще же грегарины в кишечниках различных членистоногих — довольно обычная форма. У веслоногих, например, они встречаются часто (Gobillard, 1963; Soyer, 1965).

С и л и а. *Chattonella calani* Jers образует плотные скопления, чаще всего на базиподите максиллы, прикрепляясь к кутикуле при помощи слизи. Сплошной ресничатый покров у живых особей заметен по непрерывному мерцанию. Поскольку инфузории не проникают через кутикулу в тело хозяина, их следует рассматривать скорее как комменсалов, чем паразитов. Часть жизни инфузория проводит в виде цист овальной формы, прикрепленных к экзоскелету хозяина.

Кроме *Chattonella*, на каланоида найден и ряд других инфузорий, в частности *Ephelota*, *Hemiporeta*, *Rhotorphea*, *Zoothamium*, *Ragasinata*, но большинство из них, очевидно, должны рассматриваться как комменсалы.

Н е ш а т о д а. *Contraecium* sp. обнаружен не только в полости тела каланоида, но и у *Chaetognatha*, поскольку последние, по-видимому, заражаются, поедая копепод. Нематоды в полости тела рачков растут очень быстро и достигают размера большего, чем длина тела хозяина. У инфицированных *Salpatus gonadi* не развиваются.

Т е м а т о д а. Сравнительно редко встречаются *Hemitylus* sp. Интересно отметить, что наиболее ярко окрашенные в красный цвет *Salpatus*, как правило, инфицированы трематодами.

С е с т о д а. Личинки циклофилид и тетрафилид наиболее часто встречаются у каланоида. Первые встречаются в количестве до 2 600 особей на одного рачка, вторые обычно менее многочисленны. Окончательный хозяин тетрафилид — рыбы подкласса *Elasmobranchii*. Заражение стадиями развития различных цестод нередко вызывает кастрацию хозяина (Bailey, 1963).

С р у с т а с е. Из всех групп ракообразных на каланоида иногда встречаются личинки (микронискусы) эпикиридных *Isonoda* (Vorigidae). Ротовые придатки паразита приспособлены для прокалывания покровов хозяина. Есть основание предполагать, что присутствие микронискусов приводит к кастрации рачка-хозяина.

В условиях обильного развития диатомового фитопланктона иногда встречаются рачки, покрытые густым слоем водорослей, образующих вокруг них нечто вроде кокона. Это не паразитизм и не комменсализм, а результат механического действия фильтрации, когда диатомовые, застрявая в щетинках ротовых придатков и сцепляясь друг с другом, могут сплошь покрыть тело рачка, приводя его к гибели.

ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУНЫ SALAPOIDA МОРЕЙ СССР И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОД

Обобщение сведений по распространению каланоида северного полушария не входит в задачу этой работы. Мы даем лишь краткую характеристику фауны каланоида дальневосточных морей СССР, прилегающей части Тихого океана, Арктического бассейна и его морей, северной части Атлантического океана, Норвежского, Гренландского, а также Черного и Балтийского морей.

После публикации определителя по *Salapoida* дальневосточных морей СССР и Полярного бассейна (Бродский, 1950) появилось много работ по систематике, экологии и распространению каланоида этого района. Особенно они многочисленны для северной части Тихого океана, но в основном характеристика и биogeографическое деление фауны этой акватории, как они изложены К. А. Бродским (1957), остаются в принципиальной основе справедливыми и до сих пор. Биogeографическое районирование пелагиали Мирового океана по *Salapoida* опубликовано в ряде работ этого же автора (Бродский, 1953, 1959, 1960, 1962). На основе анализа, главным образом видов сем. *Salap-*

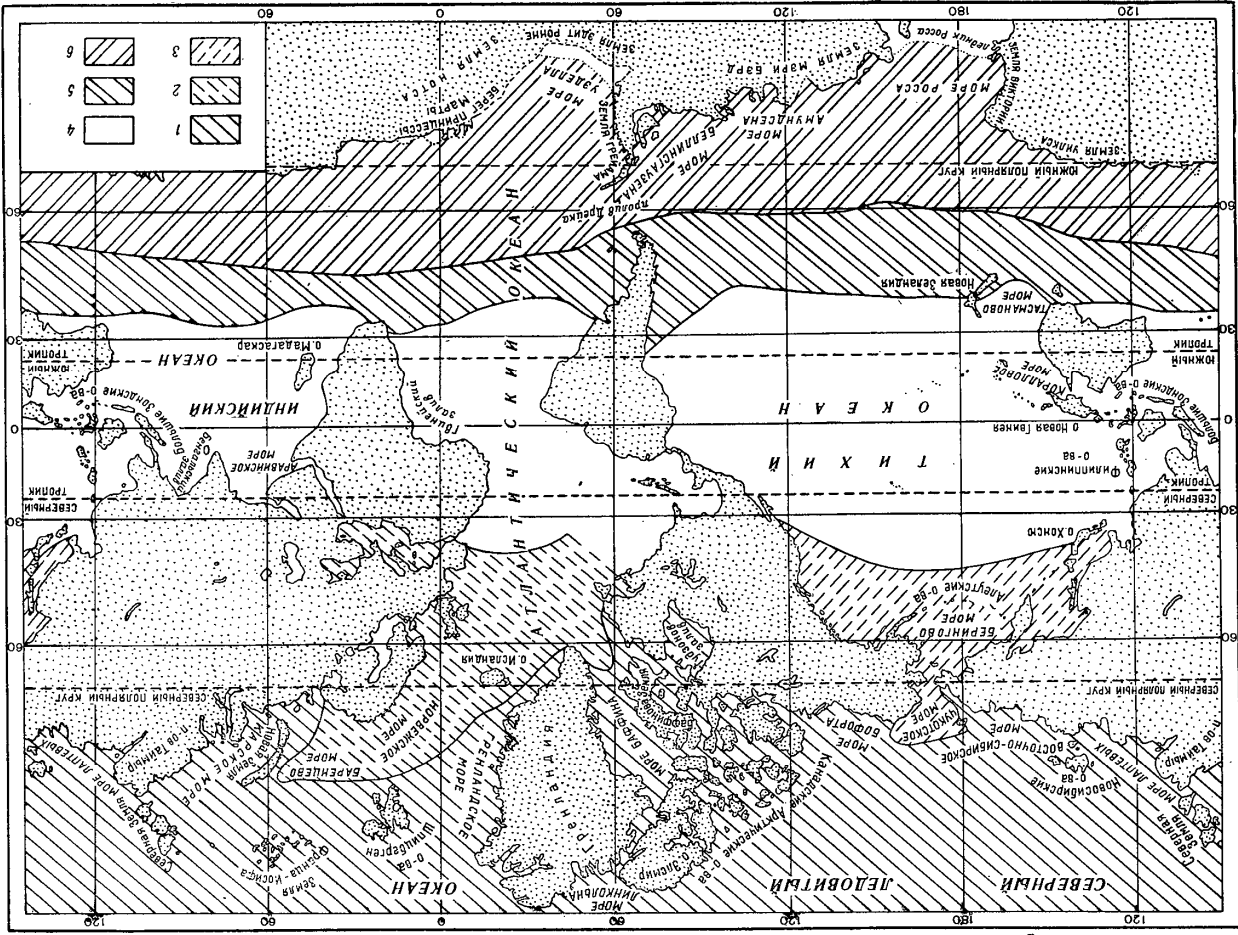


Рис. 63. Биogeографические районы Мирового океана (по Бродскому, 1960, с изменениями).
1 — Арктическая область, 2 — Северная (Полярная) область, 3 — Севернотихоокеанская (Северная) область, 4 — Тихоокеанская область, 5 — Южная (Тихоокеанская) область, 6 — Антарктическая область.

области проходит на западе примерно по широте 40° с. ш., а на востоке около 34° с. ш. (примерно изогеома 15° для августа). Граница эта в пределах северо-западной части Тихого океана рассмотрена в работе, анализирующей прикурильскую фауну (Бродский, 1962а). Конечно, эту границу не следует рассматривать как неподвижную узкую полосу, ширина и положение ее изменчивы по сезонам, отдельным годам и т. д. В среднетропическом аспекте смена северотихоокеанской умеренной и тропической фаун проходит по северной фронтальной зоне Куросио. В восточной части северной половины Тихого океана эта граница хорошо прослеживается в районе Калифорнии по распространению *Calanus cristatus* и *Calanus minor*. И здесь разрыв ареалами этих двух видов проходит по изогемам 13—15°.

В тропических водах из сем. Calanidae надо отметить такие виды, как *Calanus minor*, *Neocalanus gracilis*, *N. robustior*, *Parthocalanus pauper* и вид р. *Undinula* и *Cosmocalanus*. Виды эти не встречаются в Северотихоокеанской умеренной области. Типично и обилие в тропических водах видов Canthacidae, Eucalanidae, Centropagidae. Представители этих семейств севернее хотя и встречаются, но только единичными видами. Характерно для тропических вод обилие видов родов *Euchaeta*, *Clausocalanus*, *Pleuromma* (только один вид рода *Pleuromma* встречается в Северотихоокеанской умеренной области) и др. Между этими фаунами лежит зона субтропической фауны, имеющей свои эндемичные виды.

К типичным видам Северотихоокеанской умеренной области следует отнести такие массовые виды, как *Calanus plumectus*, *C. cristatus*, *Eucalanus burgii*, *Metridia pacifica* и *M. okhotsensis*, *Pseudocalanus minutus* и др. В этой области единичными видами из мелких каланоид представлены роды *Clausocalanus* и *Parthocalanus*, обильные видами в тропиках.

Значительное различие в фауне каланоид Тихого океана отмечается и по обилию видов. Если широт северной части Тихого океана отменяется и по обилию видов. Если в одной пробе, взятой немного южнее северной фронтальной зоны Куросио, насчитывается более 100 видов (140—150), то общее число видов, например в дальневосточных морях и прилегающей части Тихого океана (севернее Куросио), не превышает 16—20, а в большинстве случаев бывает менее этой величины (Бродский, 1957).

Совершенно различны биомассы в отмеченных выше водах: к северу от Куросио от 300—500 до 2000—3000 мг/м³, а к югу — 100 мг/м³ и менее.

При сравнении фауны каланоид Тихоокеанских вод и вод умеренных широт следует отметить еще одну особенность: в последних обычно немногие виды дают массовое количество особей, а в первых такие массовые виды встречаются только очень локально и спорадически. Сказанное выше далее в тексте иллюстрируется списками «группировок» для которых эти группировки были выделены ранее (Бродский, 1957).¹ Положение группировок см. на рис. 64.

В пелагиали моря планктон распределен неравномерно не только по количеству особей какого-либо вида, или разных видов, но и по видовому составу. Это обусловлено в какой-то мере неоднородностью самой среды: водных масс и течений и в большей степени специфическими особенностями («биологическими») самих видов. Но в планктоне группировки значительно менее дробные, нежели в бентосе, и значительно более динамичные. В их изменении играет роль временной фактор, в частности сезонная смена видового состава, что не так сильно сказывается в бентосе.

Для целей зоогеографического анализа фауны и районирования морской пелагиали мы сознательно суживаем понятие группировок планктона, ограничиваясь только группировками каланоид, что обусловлено, во-первых, наиболее важной ролью Calanoidea в планктоне, а, во-вторых, недостаточной

¹ Видовой состав группировок получен на основании анализа проб, взятых в период биологического лета (июль—сентябрь) в 1933—1937 гг. Эти годы, характеризовавшиеся обилием дальневосточной сардины в дальневосточных водах (Бродский, 1957), представляют так называемый «теплый период». Последующие исследования планктона этих вод не выявили каких-либо существенных изменений видового состава фауны Calanoidea, но обнаружили различия в их количественных соотношениях.

idae, выделены следующие биогеографические области: Арктическая, Бореальная, Северотихоокеанская умеренная, Тропическая, Нотальная и Антарктическая (рис. 63). Все области идентичны зонам (широтным), кроме Бореальной и Северотихоокеанской умеренной областей, которые только обе вместе образуют широтную зону. Границы зон показаны в «Морском Атласе» (1953).

В «сферу действия» книги попадают три биогеографические области: Арктическая, Бореальная (Североатлантическая умеренная) и Северотихоокеанская умеренная. К югу от названных двух последних областей простирается Тропическая циркумглобальная область, рассматривать которую детально мы здесь не будем.

Следует, однако, отметить, что в печати появились и несколько иные схемы биогеографического деления северной части Тихого океана (К. В. Беклемишев, 1969; Беклемишев, Парин, Семина, 1977), но для зоопланктона эти схемы, исходящие в основном из подразделения водных масс и схем течения и не основанные на детальном систематическом анализе фауны, не могут быть приняты. Достаточно сказать, что в упомянутых работах Арктическая и Бореальная области объединены в одну, что, конечно, не соответствует реальному распределению каланоид и других пелагических организмов. Очевидно, прав был Крафт (Stagg, 1960), сказавший, что биогеографические построения может делать только систематик, досконально знающий важнейшую группу организмов, распространяемых в исследуемой акватории.

Прежний взгляд (например, Екман, 1935, 1953а, 1953б; Sewell, 1947) на широкое, а для многих видов и космополитическое распространение подверглось существенному пересмотру. Были установлены области Мирового океана, населенные специфической фауной, найдены характерные и эндемичные виды для локальных районов, и ареалы большинства видов каланоид стали значительно более ограниченными, нежели это представлялось ранее. Большую роль при этом сыграло представление о полиптичности многих видов каланоид, т. е. наличия подвидов и даже видов в «старых» водах и о наличии форм у циркумглобальных тропических видов (Бродский, 1965а, 1965б; Ковалев, 1967а; Frost, Fleminger, 1968; Fleminger, Hulsemann, 1974, и др.).

Так, ранее отмечалось (Бродский, 1948б, 1950, 1957), что при слабой изменчивости фауны каланоид северной части Тихого океана, многие виды определялись как идентичные с североатлантическими, и только детальное сравнение позволило найти различия, имеющие видовой характер, и разделить старый вид на ряд близких, но самостоятельных видов с более ограниченными ареалами (например: *Eucalanus elongatus*: *E. elongatus*, *E. burgii*, *E. californicus*; *Calanus finmarchicus*: *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. marshalliae*, *C. pacificus*, *C. sinicus*; *Metridia lucens*: *M. lucens*, *M. pacifica*; *Metridia longa*: *M. longa*, *M. okhotsensis* и т. д.).

Наиболее стойким был взгляд об однородности видового состава по отношению к глубоководной фауне. Согласно этому взгляду, глубины Тихого, Атлантического, Индийского океанов населены почти исключительно одними и теми же видами, вследствие чего глубоководная фауна Мирового океана не может быть дифференцирована. Утверждалось, что только недостаток знания заставляет различать фауны глубин различных океанов, а при более детальном исследовании будут найдены одни и те же виды во всех океанах (Sewell, 1929). Однако это представление не отражает истинного характера абиссальной фауны (Бродский, 1948б), и следует различать глубоководные фауны отдельных океанов и их частей так же, как это необходимо делать и для поверхностной фауны. В то же время следует подчеркнуть, что вертикальная стратификация настолько сильно выражена, что районирование глубоководной фауны далеко не всегда соответствует областям и районам, установленным для фауны более верхних слоев. Поэтому далее мы даем отдельно характеристику Calanoidea поверхностных и глубинных слоев.

Северная часть Тихого океана. Начнем с краткой характеристики фауны Calanoidea северной части Тихого океана и прилегающих к ней морей (в пределах Северотихоокеанской умеренной области) сначала для поверхностных слоев. В Тихом океане северная граница тропической Индо-Тихоокеанской под-области, а соответственно, южная граница Северотихоокеанской умеренной

изученностью остальных компонентов морского зоопланктона. Зоогеографическая картина только тогда будет верна, когда она основывается на распределении группы, систематическое положение видов которой может быть точно определено и не вызывает сомнений при современном уровне изученности группы.

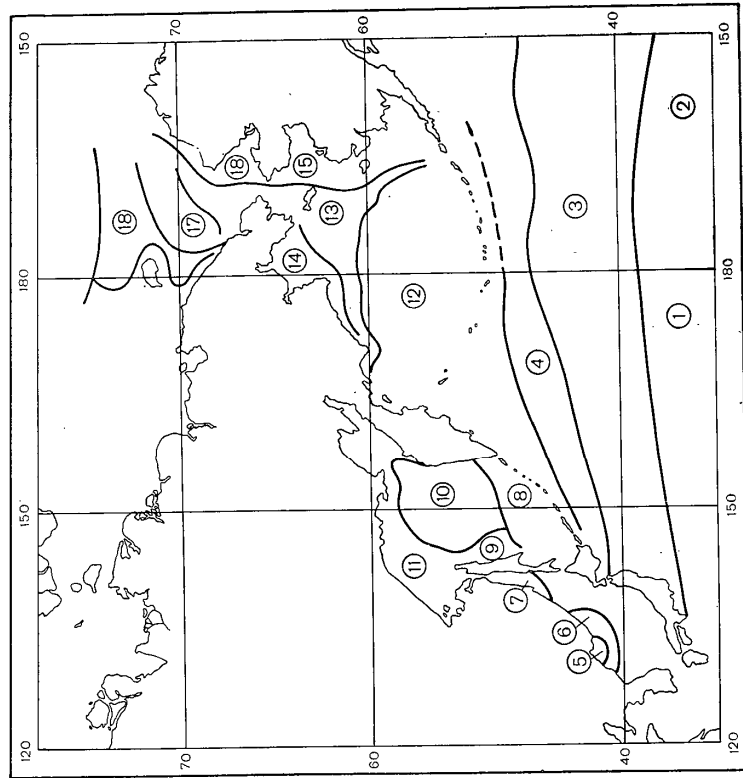


Рис. 64. Схема расположения группировок каланойда дальневосточных морей и северной части Тихого океана (по: Бродский, 1957, с изменениями).

1 — группировка западная тихоокеанская, 2 — группировка восточная тихоокеанская, 3 — группировка западная субтропическая тихоокеанская, 4 — группировка северотихоокеанская переходная, 5 — группировка северная тихоокеанская, 6 — группировка северо-западной части Японского моря, 7 — группировка Татарского пролива, 8 — группировка юго-западной тихоокеанской, 9 — группировка восточно-сахалинская, 10 — группировка центральной части Охотского моря, 11 — группировка восточно-океанская (коарктическая), 12 — группировка западная периферическая Берингова моря, 13 — группировка восточная Берингова моря, 14 — группировка западная периферическая Чукотского моря, 15 — группировка восточная периферическая Берингова моря, 16 — группировка восточная Чукотского моря, 17 — группировка центральнотихоокеанская, 18 — группировка переходная Чукотская.

Для зоогеографического анализа применены следующие характеристики группировок: 1) видовой состав; 2) характеристика видов как массовых, обычных и единичных или редких; 3) коэффициент постоянства видов, или частота встречаемости (вид встречается на 100—76%, 75—51, 50—25 и менее 25% станций; станции, где какой-либо вид не был встречен, конечно, также включаются в общее число станций); 4) плотность населения того или иного вида, выраженная количеством особей каждого вида в 1 м³.

Данные по биомассе каждого вида весьма полезны, но, к сожалению, они далеко не всегда имеются, да и для разрешения зоогеографических задач более серьезное значение имеет не общий вес, а количество особей, указывающее на «благоприятствование» условий определенному виду.

Более или менее полный список видов группировки каланойда вод к югу от границы двух областей: Тропической и Севернотихоокеанской умеренной столь велик, что перечислять их здесь нецелесообразно. Отметим только, что

в фауне западной половины тропического пояса северной части Тихого океана на первом месте по встречаемости стоит *Undinella larvini*, в восточной же половине — *Acartia danae*, а первый вид занимает лишь восьмое место. Есть и другие различия. Но в целом разница очень невелика. Для тропической севернотихоокеанской группировки характерно преобладание видов, встречающихся менее чем на 50% станций, т. е. преобладание «второстепенных» и «случайных» видов. Как увидим далее, в водах умеренных и в особенности высоких широт соотношение «основных» и «второстепенных» видов совершенно иное. Следует резкая разница и в обилии видов в водах различных широтных поясов.

К северу от тропической зоны в северной части Тихого океана лежит узкая зона или полоса субтропической фауны. Полоса эта не строго соответствует широте: на востоке и западе фауна эта встречается несколько южнее, а в средней части — отходит к северу. Ряд авторов отрицают существование в пределах субтропической фауны, относя занятые ею районы к области смешения фаун: тропической и boreальной. Однако, как еще в 1933 г. показал А. Штейнер (Steuer, 1933), в субтропических районах есть свои эндемичные виды. В северной части Тихого океана к этой фауне можно отнести *Calanus sinicus*, *C. rascifus*, *Clausocalanus raripergens*, *Candacia bipinnata*, ряд видов из Pontellidae и др. У субтропической фауны каланойда все еще сохраняются черты, характерные для тропической фауны: обилие случайных видов и большое видовое разнообразие. Интересно отметить, что в некоторых районах наблюдается близкое сходство трех типов группировок: тропической, субтропической и умеренной переходной. Это отмечено, например, у берега Калифорнии, где близко соседствуют (но не смешиваются) *Calanus cristatus* и *C. minutus*.

Севернее субтропической зоны мы еще не вступаем в Севернотихоокеанскую умеренную область, а обнаруживаем небольшую зону — переходной фауны каланойда, характеризующую своей группировкой. Причем, надо подчеркнуть, что имеем дело не с зоной «смешения», а именно с переходной, где элементы различных биогеографических фаун встречаются не вместе, а раздельно в различных слоях воды. При игнорировании вертикального распределения к переходной группировке надо отнести столь разнообразные элементы, как *Pseudocalanus minutus*, *Calanus pacificus*, *Neocalanus tenuicornis*, *Eucalanus elongatus*, *Paracalanus parvus*, *Acartia danae*, *Aetideus pacificus* и др. Все еще велик здесь процент «случайных» видов.

Не останавливаясь на фауне Восточно-Китайского моря и юго-восточной части Японского моря, которые попадают в зону Тропической области, скажем только, что в этих районах, пограничных с Севернотихоокеанской умеренной областью, наблюдается сезонная смена фаун, когда в разные сезоны фауна меняет свой биогеографический облик. В особенности это свойственно фауне каланойда Желтого моря, где летом преобладает субтропическая группировка, а зимой — севернотихоокеанская умеренных широт. Так, летом там найдены *Calanus pacificus* (обильно), *Eucalanus microtatus*, *Mesocera clausi*, *Clausocalanus* spp., *Undinella frontalis*, *Temora stylifera*, *Centropages abdominalis* (обильно), *Labidocera rava* и др., а зимой обильны особыми такие виды, как *Calanus plumectus*, *C. cristatus*, *Pseudocalanus minutus* и т. д.

Переходим теперь к рассмотрению группировок фауны каланойда Севернотихоокеанской умеренной области, с экологической точки зрения характеризующей как boreальной. В этой области в разных ее частях отмечена значительная пестрота фауны, хорошо отражаемая группировками, географическое положение их показано на рис. 64.

Японское море. Как известно (Бродский, 1957), в этом море проходит граница двух областей: Тропической и Севернотихоокеанской умеренной. В пределах последней фауна каланойда Японского моря мало разнообразна в видовом отношении, что обусловлено большей изоляцией этого моря от Тихого океана, чем Охотского и Берингова морей. В особенности это касается фауны глубинных слоев моря.

Открывая часть Японского моря, прилегающая к районам описанных выше группировок, характеризуется группировкой, названной «северояпонморской» (провинция того же названия). Список видов этой группировки невелик — всего 8 видов:

Северояпонморская группировка	
100 — <i>Pseudocalanus minutus</i>	2230 68
<i>Calanus glacialis</i>	140 4.25
<i>Paracalanus parvus</i>	550 46.6
<i>Metridia pacifica</i>	90 2.74
75 — <i>Calanus plumchurus</i>	3.4
<i>Centropages abdominalis</i>	167 5.08
50 — <i>Calanus pacificus</i>	107 3.28
25 — <i>Scolecithricella minor</i>	0.07 <1
3287.47 100	

Для этой группировки, иначе говоря для фауны каланоида, характерно преобладание «константных», т. е. постоянно встречающихся на исследуемых планктонных станциях видов над «случайными», т. е. найденными менее чем на 50% станций. Следует отметить появление в значительных количествах *Calanus glacialis* — арктического вида, который еще более многочислен северней, как будет видно из группировки Татарского пролива:

Группировка Татарского пролива ¹	
100 — <i>Pseudocalanus minutus</i>	3250 73.5
<i>Calanus glacialis</i>	287 6.5
<i>Centropages abdominalis</i>	109 2.45
75 — <i>Paracalanus parvus</i>	345 7.8
<i>Metridia pacifica</i>	204 4.6
<i>Acartia longiremis</i>	37 <1
50 — <i>Neocalanus tenuicornis</i>	155 3.5
25 — <i>Eurytemora herdmani</i>	48 <1
<i>Epiabdosera amphitrites</i>	18 <1
<i>Calanus pacificus</i>	1.25 <1
<i>Eurytemora pacifica</i>	4.25 <1
<i>Lortianus discoidatus</i>	0.6 <1
4426.4 100	

¹ За исключением опресненного района близ устья р. Амур.

К северу от 50° с. ш. исследования каланоида почти не производились и для Амурского лимана можно дать лишь примерный список:

Acartia bifilosa — масса, *Eurytemora herdmani* — мало, *Eurytemora asymmetrica* — единично, *Lortianus derjugini* — мало, *Centropages abdominalis* — порядочно. Это для летнего времени (как и для всех приводимых здесь группировок). Об изменении видового состава каланоида в Татарском проливе и Амурском лимане зимой данных пока нет.

Общее впечатление, которое можно получить при сопоставлении группировок каланоида от северной части Тихого океана до Татарского пролива в Японском море — это уменьшение видового разнообразия с юга на север и преобладание в северной части рассмотренной выше акватории немногих видов, дающих массовое количество особей.

Теперь рассмотрим кратко изменение по вертикали видового состава и роли отдельных видов каланоида в группировках в северной части Тихого океана и в Японском море, после чего перейдем к характеристике каланоида других морей Дальнего Востока.

Вертикальное распределение каланоида в самой северной части Тихого океана иллюстрируем по пролам, взятым в северо-западной части, в 60 милях к юго-востоку от мыса Лопатка на Камчатке. В этом районе океана нет субтропических, а тем более тропических видов и преобладают батипелагические виды дальневосточных морей, среди которых много эндемиков (табл. 5).

Для характеристики каланоида Японского моря в Северитихоокеанской умеренной области из целого ряда группировок выбраны только немногие, характеризующие фауны различных частей моря, а именно крайнего юго-запада (Посьетская группировка), северо-западной части и самой северной части моря (Татарского пролива). Тем самым показана, с одной стороны, относительная однородность состава фауны, а с другой — смена количественного отношения видов в различных районах моря.

Наиболее «экзотической» группировкой для указанной области Японского моря оказывается группировка района залива Посьета. Это наиболее южная (точнее юго-западная) группировка у советских берегов Японского моря.

Общий список каланоида Посьетского района относительно невелик, состоит он из 17 видов:

Посьетская группировка	
100 — <i>Paracalanus parvus</i>	50 — <i>Acartia clausi</i>
<i>Labidocera pavo</i>	<i>A. plumosa</i>
<i>L. japonica</i>	<i>Eurytemora derjugini</i>
<i>Centropages tenuiremis</i>	25 — <i>Eurytemora pacifica</i>
<i>Acartia pacifica</i>	<i>Lortianus longipes</i>
75 — <i>Labidocera bipinnata</i>	<i>T. discoidatus</i>
<i>Pseudodiaptomus martini</i>	<i>Epiabdosera amphitrites</i>
50 — <i>Calanus pacificus</i>	<i>Neocalanus tenuicornis</i>
<i>Centropages abdominalis</i>	

Видов, представленных на 75—100% станций всего 5, из них больше всего особей *Paracalanus parvus*. В группировке больше видов, встречаемых на значительном числе станций по сравнению с редкими видами, т. е. здесь группировка более «устойчива», чем в тропиках.

Видовой состав носит выраженный южный характер: большинство видов — представители субтропической и даже тропической фауны. Прибрежный характер вод и их некоторое опреснение сказывается на появлении неритических видов. Но, несмотря на преобладание субтропических и тропических видов в посьетской группировке каланоида, относим ее не к Тропической, а к Северитихоокеанской умеренной области, так как приведенный выше список характерен для «летнего аспекта» фауны. Зимой состав значительно меняется и преобладают типичные и массовые виды boreальных вод.

Для всей северо-западной части Японского моря можно дать следующую группировку для летнего времени. Для этого использован анализ около 100 станций и исключены станции, расположенные у самого берега:

Группировка северо-западной части Японского моря		
100 — <i>Paracalanus parvus</i>	2795 *	74.5 **
<i>Pseudocalanus minutus</i>	735	19.6
75 — <i>Centropages abdominalis</i>	33.8	<1
<i>Calanus pacificus</i>	54.6	1.4
50 — <i>Metridia pacifica</i>	32.1	<1
<i>Neocalanus tenuicornis</i>	19.7	<1
<i>Scolecithricella minor</i>	9.2	<1
<i>Microcalanus pigmaeus</i>	48	1.3
<i>Acartia clausi</i>	8.1	<1
<i>Calanus plumchurus</i>	6.8	<1
25 — <i>C. cristatus</i>	3.1	<1
<i>Labidocera japonica</i>	0.49	<1
<i>Parachanna japonica</i>	0.09	<1
<i>Centropages tenuiremis</i>	1.2	<1
<i>Pseudodiaptomus martini</i>	0.09	<1
<i>Eucalanus bangii</i>	0.01	<1
3746.98		100

* Количество особей в 1 м³.

** То же, в % от общего числа особей.

Массовых видов два, один из них (*Paracalanus parvus*) заметно преобладает в количественном отношении над другим.¹

¹ В последующие годы (после 1962 г.) количество особей этого вида значительно уменьшилось (Юс, 1969).

Таблица 5

Изменение по вертикали состава Salanoïda северо-западной части Тихого океана, экз./м³.

Виды	Горизонты, м					
	0-25	25-50	50-100	100-200	200-500	500-1000
<i>Calanus pacificus</i>	—	20	—	0.1	0.03	—
<i>C. plumbeus</i>	250	—	0.2	0.5	1.36	—
<i>C. cristatus</i>	2.3	63	35	7.5	0.08	—
<i>Eucalanus bungii</i>	321	20	40.2	15.3	4.64	—
<i>Pseudocalanus minutus</i>	640	63	91	0.6	0.02	—
<i>Microcalanus pygmaeus</i>	—	60	200	50	20	—
<i>Spiracalanus spinipes</i>	—	—	—	—	0.02	—
<i>S. setulatus</i>	—	—	—	—	0.06	—
<i>S. similis</i>	—	—	—	—	0.1	—
<i>Aetideus pacificus</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Gaidius tenuispinus</i>	—	—	—	—	0.13	—
<i>G. variabilis</i>	—	—	—	—	0.04	—
<i>Gaidius intermedius</i>	—	—	—	—	0.03	—
<i>Pseudochirella polyisptna</i>	—	—	—	—	0.46	—
<i>Paruchaeta japonica</i>	—	—	—	—	0.24	—
<i>P. brostrata</i>	—	—	—	—	0.02	—
<i>P. rubra</i>	—	—	—	—	0.02	—
<i>Onchocalanus magnus</i>	—	—	—	—	0.07	—
<i>Scaerocalanus magnus</i>	—	—	—	—	0.14	—
<i>Scotecthriceella ovata</i>	—	—	—	—	0.03	—
<i>S. minor</i>	—	—	—	0.3	0.06	—
<i>Racovitzanus antarcticus</i>	—	—	0.2	0.2	1.06	—
<i>Metridia pacifica</i>	440	340	680	120	0.14	—
<i>M. okotoensis</i>	—	—	—	—	0.3	—
<i>M. curticauda</i>	—	—	—	—	0.03	—
<i>Pleuromamma scutellata</i>	—	—	—	—	0.06	—
<i>Lucicutia ovaliformis</i>	—	—	—	—	0.53	—
<i>Heterorhabdus robustoides</i>	—	—	—	—	0.13	—
<i>H. compactus</i>	—	—	—	—	0.03	—
<i>H. tanneri</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Heterostylites major</i>	—	—	—	—	0.02	—
<i>Haloptilus pseudocyclocephalus</i>	—	—	—	—	2.06	—
<i>Pachytritus pacificus</i>	—	—	—	—	0.04	—
<i>Candacia columbica</i>	—	—	—	—	0.03	—
	—	—	—	—	0.06	—
	—	—	—	—	0.03	—
	—	—	—	—	0.02	—

Анализ табл. 5 показывает, что число видов меняется неравномерно от поверхности до глубины в 1000 м. От поверхности до горизонта 100—200 м число видов увеличивается медленно, а в слое 200—500 м оно резко возрастает, т. е. здесь как бы образуется скачок видовой обилия. Это связано с появлением глубоководных видов, дающих вместе с сохранившимися здесь приповерхностными, относительно высокую цифру количества видов (28). Для иллюстрации изменения количества видов и числа экземпляров в 1 м³ на одной из станций в северо-западной части Тихого океана приводим табл. 6. Следует учесть, что приведенное выше вертикальное распределение каланоида в северо-западной части Тихого океана есть результат анализа одной станции, но дальнейшие наблюдения подтвердили справедливость картины, описанной выше.

Перейдем теперь к примерам вертикального распределения каланоида в Японском море (табл. 7). Таблица построена на материалах станций, взятых в декабре, но она дает типичную картину вертикального распределения каланоида в Японском море. Следует иметь в виду, что здесь отсутствуют тепловодные поверхностные виды, которые были отмечены в группировках отдельных районов этого моря. Сравнение видовой состава северо-западной части Японского моря со списками видов Берингова и Охотского морей показывает значительную бедность видами Японского моря, обусловленную отсутствием в этом море глубоководных, а тем более абиссальных видов. Из относительно глубоководных видов в Японском море найдено только два: *Gaidius variabilis* и *Gaidius intermedius*. Весь комплекс морей Японского моря (если учесть и поверхностные тепловодные виды, отмеченные в других группировках этого

моря) тот же, что характерен для основного ядра дальневосточной фауны каланоида, представленного в наиболее типичном виде в поверхностной океанической группировке Берингова моря (см. с. 112).

Таблица 6

Вертикальное изменение числа видов и экземпляров в 1 м³ на станции в северо-западной части Тихого океана

Горизонты, м	Число видов в пробе	Число видов в 1 м ³	Число видов, вновь появившихся	Число экземпляров в 1 м ³
0-25	5	4.8	5	1653.3
25-50	6	2.2	2	566.0
50-100	7	4.3	4	4016.6
100-200	9	0.8	1	194.5
200-500	28	0.9	19	47.28
500-1000	29	0.5	6	40.72
1000-4000	?	?	61	?

Таблица 7

Изменение по вертикали состава Salanoïda в северо-западной части Японского моря, экз./м

Виды	Горизонты, м						
	0-25	25-50	50-100	100-200	200-500	500-1000	1000-2000
<i>Calanus plumbeus</i>	48.6	86.0	62.0	41.8	9.0	0.9	0.77
<i>C. cristatus</i>	0.3	1.0	2.0	1.3	0.16	—	0.25
<i>C. glacialis</i>	—	—	—	—	—	0.01	1.3
<i>Neocalanus tenuicornis</i>	0.66	0.3	—	—	—	—	—
<i>Eucalanus bungii</i>	—	—	—	—	0.03	0.2	2.6
<i>Pseudocalanus minutus</i>	615.0	580.0	108.0	25.0	40.0	2.2	—
<i>Microcalanus pygmaeus</i>	—	43.0	128.0	80.0	102.0	101.0	17.0
<i>Gaidius variabilis</i>	—	—	—	—	4.5	1.7	0.08
<i>Gaidius intermedius</i>	—	—	—	—	0.06	0.36	0.88
<i>Paruchaeta japonica</i>	—	0.6	43.0	38.0	5.0	20.0	—
<i>Scotecthriceella minor</i>	—	—	—	—	7.0	0.42	0.03
<i>Metridia pacifica</i>	174.0	44.0	159.0	16.0	70.0	7.0	1.69

Охотское море отличается от Японского, во-первых, большей связью с глубинами Тихого океана. Хотя оно и отделено от последнего Курильской грядой, но, например, глубина пролива Буссоль в этой гряде более 2000 м. Во-вторых, среди всех дальневосточных морей Охотское в своей северной части отличается самым суровым климатом. Южная же его часть обогревается поверхностными течениями тихоокеанских вод. Фауна каланоида в соответствии с крайней неоднородностью распределения температуры воды в море весьма различна в разных районах. В южной части моря фауна содержит субтропические элементы, а в северной близка к арктической (Бродский, 1957; Котляр, 1967, 1970; Котляр, Чернявский, 1970; Куд, 1975).

В соответствии со столь разнородным характером условий и фауны моря, мы приводим следующие группировки: 1) южную охотоморскую, где видовой состав каланоида еще сходен с таковым группировки северной части Японского моря (последняя не приведена в книге), но содержит и эндемичные охотоморские виды; 2) восточносахалинскую, в которой отмечается обилие нерических видов; 3) группировку центральной части моря, где представлен наиболее характерный видовой состав дальневосточной фауны и, наконец; 4) коарктическую группировку самой северной части моря, где представлены коарктические виды.

В юго-западной части Охотского моря наряду с типично охотоморскими видами (эндемики и коиндичивные преобладающие в фауне копейки этого моря)

встречаются и тепловодные виды (*Paracalanus rargius*) и даже субтропические (*Sandacia viridata*), что является результатом сильного влияния фауны прилегающей части Тихого океана, и эта группировка (юго-западная охотоморская) нехарактерна для более северных частей Охотского моря. Близка к ней по составу видов группировка южной части моря, граничащая с Курильской грядой. Группировка эта характеризуется значительным развитием относительно тепловодного северитихоокеанского вида *Calanus pacificus*. Приводим эту группировку (южная охотоморская группировка), так как она занимает большую площадь в Охотском море:

Южная охотоморская группировка ¹	
100 — <i>Pseudocalanus minutus</i>	405
<i>Calanus pacificus</i>	140
<i>Metridia pacifica</i>	77
<i>Eucalanus bungii</i>	10.9
75 — <i>Calanus plumchrus</i>	15.6
50 — <i>Metridia ohhotensis</i>	4.8
<i>Calanus cristatus</i>	0.82
<i>Acartia longiremis</i>	1.25
<i>Acartia clausi</i>	28.1
<i>Scolecithricella minor</i>	0.2
25 — <i>Paruchaeta japonica</i>	0.08
<i>Centropages abdominalis</i>	2.2
<i>Clausocalanus arcuicornis</i>	0.2
<i>Microcalanus pugmaeus</i>	0.04
<i>Sandacia columbica</i>	0.02

686.21 100
¹ Группировки этого моря составлены для слоя 0—200 м.

Как видно из списка, наиболее многочисленны из тепловодных дальневосточных видов два: *Calanus pacificus* и *Metridia pacifica*, третий (*Pseudocalanus minutus*) — холодноводный вид, но ни один вид не может быть назван массовым.

Восточносахалинская (неритическая) группировка

100 — <i>Pseudocalanus minutus</i>	4250
<i>Epilabidocera amphitrites</i>	4.15
<i>Acartia longiremis</i>	40
75 — <i>Centropages abdominalis</i>	15
<i>Calanus glacialis</i>	4.05
<i>Tortanus discoidalis</i>	1.4
50 — <i>Metridia ohhotensis</i>	20.5
<i>Eurytemora pacifica</i>	0.22
<i>Calanus plumchrus</i>	0.65
25 — <i>Acartia clausi</i>	1.45
<i>Eucalanus bungii</i>	0.35
<i>Scolecithricella minor</i>	0.06

4337.83 100

В восточносахалинской (неритической) группировке массовый вид — *Pseudocalanus minutus*, давший 98% общего количества особей всех видов на 1 м³. Высокая температура воды в северной части арелаа этой группировки — результат солнечного прогрева мелководного залива Терпения — не может изменить фауну на субтропическую: она имеет достаточно выраженный тип холодноводной фауны. Летом в отдельных частях залива, главным образом в его прибрежной части, развивается огромное количество *Epilabidocera amphitrites*.

Центральная часть Охотского моря, от северной границы южной охотоморской группировки до самой северной части моря, занята иной группировкой, отличающейся как от разобранной выше, так и от характерной для самой

северной части моря. Приводим состав группировки центральной части Охотского моря:

Группировка центральной части Охотского моря	
100 — <i>Pseudocalanus minutus</i>	1780
75 — <i>Metridia pacifica</i>	70.6
<i>Calanus plumchrus</i>	47
<i>Metridia ohhotensis</i>	90
50 — <i>Eucalanus bungii</i>	3.18
<i>Calanus cristatus</i>	4.13
<i>Acartia longiremis</i>	20.5
25 — <i>Paruchaeta japonica</i>	0.09
<i>Microcalanus pugmaeus</i>	0.6
<i>Scolecithricella minor</i>	0.17
<i>Neocalanus lighti</i>	0.04

2013.31 100

Массовым видом здесь может быть назван только один — *Pseudocalanus minutus*.

Специфическими чертами отличается фауна района Сахалинского залива, здесь сильно примесь неритических видов и значительную роль играют эндемики Охотского моря. Интересным представляется появление *Jaschnovia tolli*, считавшегося ранее эндемиком арктических (сибирских краевых) морей. Характерно и обилие здесь *Calanus glacialis*, тоже типичного для Арктического бассейна. Оба вида присутствуют и в группировке северной части Охотского моря:

Северная охотоморская (коарктическая) группировка

100 — <i>Calanus glacialis</i>	72.5
<i>Pseudocalanus minutus</i>	1900
<i>Calanus plumchrus</i>	24.4
75 — <i>Metridia ohhotensis</i>	325
<i>Acartia longiremis</i>	492
50 — <i>Metridia pacifica</i>	78.2
<i>Eucalanus bungii</i>	5.5
<i>Bradydium pacificus</i>	2.4
<i>Eurytemora pacifica</i>	4.5
25 — <i>Jaschnovia tolli</i>	1.0
<i>Acartia clausi</i>	0.4
<i>Eurytemora americana</i>	0.73
<i>Microcalanus pugmaeus</i>	0.47
<i>Acartia biflora</i>	0.33
<i>Centropages abdominalis</i>	0.1
<i>Scolecithricella minor</i>	0.33

2907.56 100

Весьма характерна для Охотского моря группировка, занимающая северную и западную части моря. Границы ее распространения совпадают с мелководьем и связаны с областью распространения холодных вод. Группировка эта названа северной охотоморской. Наличие в ней таких видов, как *Calanus glacialis*, представленного на 100% станий, а также широко распространенного в сибирских арктических морях *Jaschnovia tolli*, и отсутствие «южных» видов придают этой группировке характер, несколько сходный с арктическими. Поэтому для подобных группировок (близкая по составу имеется и в северной части Берингова моря, сходна и северотатарская в Японском море) было предложено название коарктических группировок (Бродский, 1957).¹

¹ Коарктические группировки следует скорее всего рассматривать как реликтовые, некогда тесно связанные с арктической фауной, а ныне в какой-то степени изолированные от нее. Применение термина «коарктическая» группировка, впоследствии в литературе см.: Зенкевич, 1963, с. 549 и 647.

При анализе данных по описанной выше группировке следует иметь в виду, что она составлена по материалам планктонных станций, взятых в летнее (теплое) время года, в остальные сезоны «коарктических» характер группировки проявляется еще более отчетливо. В частности, исчезают такие виды, как *Acartia clausi* и *Metridia pacifica*.

Изменения по вертикали в Охотском море иные, чем в Японском море, где, как сказано выше, отсутствуют глубоководные виды. Примеры группировок различных глубин приведем при характеристике фауны каланойда Берингова моря, так как закономерности вертикального распределения этого и Охотского морей очень сходны, хотя, как известно, в последнем имеется, специфическая особенность в стратификации вод — наличие холодного промежуточного слоя с низкими и отрицательными температурами. Залегает он на глубине 45—50 м (верхняя граница) с нижней границей около 200 м. Холодный промежуточный слой в Беринговом море выражен слабее. Для фауны каланойда слой этот имеет скорее экологическое значение (т. е. сказывается на уменьшении биомассы), а не биогеографическое (видовой состав не изменяется).

Глубинная фауна каланойда Охотского моря весьма сходна с таковой же северной части Тихого океана, но несколько обеднена (не так, как в Японском море) и имеет свой эндемичные, хотя и немногочисленные виды, например *Xanthocalanus kurlensis*, виды р. *Undinella*. Общее соотношение числа видов глубинной фауны каланойда северной части Тихого океана и Охотского моря определяется величинами 115 и 35 видов.

Интересные данные по смене массовых видов получены при сравнении «холодных» и «промежуточных» (по терминологии гидрологов) лет (Котлярь, 1970). Так, в северо-восточной части Охотского моря в «промежуточные» годы наиболее развитие получает *Calanus plumchris*, а в «холодные» — *Metridia okhotensis*. В заливе Шелехова в anomalно холодные годы преобладает *Calanus glacialis*. Такая же смена наблюдалась и в северной части моря, т. е. *Metridia okhotensis* и *Calanus glacialis* сменяли друг друга как массовые виды.

Берингово море. По сравнению с Японским морем и в меньшей степени Охотским, Берингово море почти не изолировано от глубин северной части Тихого океана, поэтому фауна каланойда глубоководной части этого моря близка к фауне северной части Тихого океана (северо-тихоокеанской). Эта фауна типична и для дальневосточных морей (почему мы ее также нередко именуем дальневосточной), но в Беринговом море (так же как и в Охотском и в центральной части Японского) она лишена субтропических элементов и называть ее следует не просто «беринговоморской», а «океанической беринговоморской».

Распределение климатических зон, а также глубин делает условия существования *Calanoida* в этом море крайне разнообразными. С одной стороны, как известно, вся юго-западная часть моря по существу — залив Тихого океана (глубина Камчатского пролива 4420 м); с другой стороны, его северо-западная часть мелководная и подвергается сильному влиянию суруового арктического климата. Общую схему районирования группировок копенос Берингова моря, составленную нами, см. у Зенкевича (1963, рис. 295а). Из группировок мы отмечаем здесь только типичную беринговоморскую — обширной области центральной части моря, группировку северной части моря, сходную с аналогичной Охотского моря, коарктическую. Для мелководья приведены две группировки (западная и восточная). Большие глубины моря позволили дать представление и о смене фауны *Calanoida* по вертикали.

Океаническая беринговоморская группировка

100 —	<i>Pseudocalanus minutus</i>	482.5	35.0
	<i>Calanus plumchris</i>	143	8.5
	<i>Eucalanus bungii</i>	142	8.46
	<i>Calanus cristatus</i>	21.35	1.56
75 —	<i>Metridia pacifica</i>	625	45.6
50 —	<i>Scolecithricella minor</i>	1.8	<1
25 —	<i>Acartia longiremis</i>	4.35	<1
	<i>Microcalanus pygmaeus</i>	3.5	<1
	<i>Gaetanus intermedius</i>	0.25	<1

25 —	<i>Paracheta japonica</i>	0.03	<1
	<i>Pleuromamma scutillata</i>	0.04	<1
	<i>Candacia columbiae</i>	0.04	<1
	<i>Gaidius variabilis</i>	0.04	<1
	<i>Heterohabidus tanneri</i>	0.04	<1

1360.82 100

Идущие по списку после *Pseudocalanus minutus* 5 видов представляют собой типичные и широко распространенные в открытой части дальневосточных морей. Эти же виды, за исключением последнего, являются массовыми. Относительно небольшое число особей этих видов в 1 м³ обусловлено тем, что группировка дана только для поверхностного слоя глубиной до 50 м и для летнего времени (август, сентябрь), а также нужно учесть, что эти виды образуют локальные скопления, что в среднем дает относительно небольшое число особей в 1 м³. В Японском море приведенная выше группировка характерна для глубоких слоев воды, а в Беринговом и Охотском морях — для приповерхностных. Океаническая беринговоморская группировка занимает большую акваторию в Беринговом море в области проникновения тихоокеанских вод в это море. Южные границы ее лежат вне моря — в Тихом океане.

На границе глубоководной части Берингова моря и материковой ступени (на свале) в северной части моря встречаем иную группировку — северо-беринговоморскую:

Северо-беринговоморская группировка

100 —	<i>Pseudocalanus minutus</i>	1740	65.5
	<i>Calanus glacialis</i>	84.5	3.07
	<i>Metridia pacifica</i>	666	24.2
	<i>Eucalanus bungii</i>	37.3	1.35
	<i>Calanus plumchris</i>	9.25	<1
75 —	<i>Calanus cristatus</i>	9.15	<1
50 —	<i>Microcalanus pygmaeus</i>	122.5	4.45
25 —	<i>Acartia longiremis</i>	53.2	1.93
	<i>Scolecithricella minor</i>	0.45	<1
	<i>Pseudocalanus</i> sp.	8.23	<1
	<i>Centropages abdominalis</i>	3.32	<1
	<i>Acartia clausi</i>	12.9	<1

2746.8 100

Различие с предыдущей группировкой проявляется в присутствии значительного количества почти на всех станциях *Calanus glacialis* и ряда неритических видов. Возросло и значение *Pseudocalanus minutus*. Виды открытого моря (*Calanus plumchris* и *C. cristatus*) относятся здесь к группе видов, дающих по количеству особей в 1 м³ менее 1%. *Eucalanus bungii* — вид с большой экологической пластичностью — представлен в группировке в количестве 37 особей в 1 м³ (1.35%).

Северо-беринговоморская группировка распространена в иных водах, нежели океаническая беринговоморская, т. е. не в тихоокеанских, а в холодных сточных водах.

Область распространения северо-беринговоморской группировки охватывает всю северную часть моря, включая и Берингов пролив, но исключая прибрежные воды на западе и востоке моря, где можно различить специфические группировки.

В зоне холодного пятна в морской части Анадырского залива каланойда образуют локальную группировку, характеризующуюся исключительно отрицательными чертами, подобно тому что имеет место и в северо-беринговоморской группировке. По области здесь арктического вида *Calanus glacialis*, группировка должна быть названа коарктической:

Коарктическая беринговоморская группировка	315
100 — <i>Pseudocalanus minutus</i>	28.9
<i>Calanus glacialis</i>	2.5
<i>Pseudocalanus</i> sp.	263
<i>Metridia pacifica</i>	609.4

Pseudocalanus sp. здесь, как и в североберинговоморской группировке, — крупная форма *Pseudocalanus minutus*, почти не отличающаяся от вида морфологически, но по своей экологии пруроченная к холодным водам.¹

Неритическая фауна Берингова моря представлена двумя группировками, имеющими специфические черты как в западной, так и в восточной частях моря. К сожалению, прибрежная фауна каланойда изучена еще недостаточно:

Неритические беринговоморские группировки

Западная	
100 — <i>Pseudocalanus minutus</i>	1360
75 — <i>Centropages abdominalis</i>	226
<i>Eucalanus bungii</i>	6.82
<i>Acartia longiremis</i>	178
50 — <i>Metridia pacifica</i>	57.8
<i>Calanus glacialis</i>	0.25
<i>C. plumchrus</i>	1.48
<i>Acartia tumida</i>	9.15
25 — <i>Pseudocalanus</i> sp.	19.2
<i>Calanus cristatus</i>	0.3
<i>Eurytemora americana</i>	50.6
<i>E. hermani</i>	32.2
<i>Scolecithricella minor</i>	0.03
<i>Acartia clausi</i>	48.8
<i>Tortanus discandatus</i>	0.12
<i>Paracuchaeta japonica</i>	0.006
	1966.76
	100

Восточная

100 — <i>Pseudocalanus minutus</i>	2870
75 — <i>Acartia longiremis</i>	1126
<i>Calanus glacialis</i>	91
<i>Tortanus discandatus</i>	123
50 — <i>Epiribidocera amphitrites</i>	37
<i>Centropages abdominalis</i>	128
<i>Eurytemora hermani</i>	14.8
25 — <i>Acartia clausi</i>	202
<i>Eucalanus bungii</i>	25
<i>Metridia pacifica</i>	21.3
<i>Calanus plumchrus</i>	43
<i>C. cristatus</i>	2.42
<i>Scolecithricella minor</i>	0.24
<i>Microcalanus pigmaeus</i>	0.012
	4631.27
	100

Различие в группировках невелико, заключается в основном в иной частоте встречаемости видов, состав же очень сходен. Но неритическая фауна дальневосточных морей изучена хуже, чем океаническая, и только в последние годы она стала предметом специальных исследований (Кос, 1960, 1976, 1977а, 1977б).

¹ Род *Pseudocalanus* нуждается в специальной ревизии: частично она проделана для форм прикурильских вод, где различаются различные формы и даже виды (*P. elongatus*, *P. gracilis* и т. д., по: Гелетин, 1977).

Западная неритическая группировка занимает северо-западную часть Анадырского залива и спускается узкой полосой, прижимаясь к самому берегу, вдоль берега Чуколки и Камчатки, до мыса Лопатка.

Восточная группировка охватывает обширную область восточного мелководья Берингова моря, распространяясь по Бристольскому заливу, затем идет к северу полосой вдоль берега, занимает залив Нортоп, доходя на запад до о-ва Лаврентия, и затем через Берингов пролив (его восточную часть) выходит в Чукотское море, несколько изменяясь (см. неритическую группировку Чукотского моря), где занимает залив Коцебу и идет до мыса Барроу и, может быть, еще дальше вдоль берега.

На мелководье в восточной части Берингова моря постоянно преобладают *Pseudocalanus minutus* и *Calanus glacialis*, в морской части доминируют разные виды: весной — *Calanus plumchrus*, летом и осенью — *Metridia okhotskensis*.

Располагая значительным числом станций для этого моря, можно дать достаточно детальную картину группировки для разных глубин. Приводимые ниже материалы имеют значение и для Охотского моря, и для северной части Тихого океана, т. е. достаточно типичны для этой обширной акватории (Бродский, 1957).

Верхний слой (0—10 м) характеризуется большой видовой бедностью и небольшой частотой встречаемости видов:

Океаническая группировка Берингова моря

(слой 0—10 м)	
100 — <i>Pseudocalanus minutus</i>	50 — <i>Metridia pacifica</i>
75 — <i>Calanus plumchrus</i>	25 — <i>Eucalanus bungii</i>
	<i>Calanus cristatus</i>
	<i>Acartia longiremis</i>

«Случайных видов» в этом слое (часто встречается менее 25%) больше всего. Чаще всего встречались только два вида: *Pseudocalanus minutus* (80% станций) и *Calanus plumchrus* (61%). Глубже (слой 10—25 м) группировка не сколько богаче.

В слое 10—25 м возрастает роль *Calanus plumchrus* (найден на 94.5% станций) и *Eucalanus bungii* (58% станций). Более разнообразен видовой состав слоя 25—50 м, но основные виды не меняются, это характерные северотихоокеанские (дальневосточные) батипелагические виды. Случайные виды здесь это нижнебатипелагические, поднимающиеся в Беринговом море почти до подповерхностных слоев воды. В этом слое воды уже формируется как бы «ядро» типичной океанической дальневосточной группировки, наиболее ярко представленной в Беринговом море.

В следующем слое (50—100 м) происходит дальнейшее обогащение видового состава группировки. В этом слое появляется *Bradydium pacificus*.

Переходя к группировке слоя 200—500 м, обнаруживаем сразу большое увеличение числа видов (с 18 до 41), что не может быть объяснено большей толщиной слоя, так как в последующем слое с толщей воды еще большей наблюдается увеличение только на 4 вида.

Океаническая группировка Берингова моря

100 — <i>Calanus cristatus</i>	75 — <i>Heterorhabdus tanneri</i>
<i>C. plumchrus</i>	<i>Sphincalanus</i> sp.
<i>Eucalanus bungii</i>	50 — <i>Scaphocalanus magnus</i>
<i>Pseudocalanus minutus</i>	<i>Paracuchaeta rubra</i>
<i>Paracuchaeta japonica</i>	<i>Aetideus pacificus</i>
<i>Metridia pacifica</i>	<i>Candacia columbiae</i>
<i>Pleurommata scabullata</i>	<i>Lucicutia ovaliformis</i>
<i>Gaetanus intermedium</i>	<i>Haloptilus pseudoeucephalus</i>
75 — <i>Scolecithricella minor</i>	25 — <i>Pseudochirella spinifera</i>
<i>Gaidius variabilis</i>	<i>Gaidius brevispinus</i>
<i>Scolecithricella ovata</i>	<i>Pachypylus pacificus</i>
<i>Microcalanus pigmaeus</i>	<i>Pseudochirella polystrina</i>
	<i>Amatillothrix pallida</i>

- 25 — *Lophothrix frontalis*
Heterostylytes major
Metridia asymmetrica
Gaetanus paracurvicornis
Euaegaptilus parabullifer
Mimocalanus distinctocephalus
Metridia similis
Candacia parafalcifera

В приведенной выше группировке представлены не только глубоководные, но и некоторые виды больших глубин, по-видимому, в результате вертикальных миграций заходящие даже в такие, относительно верхние для этих форм слои. К подобным видам следует отнести *Euaegaptilus parabullifer*, *Pseudochirella pacifica* и *Cornucalanus indicus*.

Интересно отметить, что в этом слое такие тихоокеанские виды, как *Rasovitzianus antarcticus*, *Heterorhabdus tanneri* и *Scolecithricella ovata* (последний с широким распространением), переместились из «второстепенных» и «случайных» в группу основных видов, т. е. встретились на 75—100% станций. В этой же группе хотя и сохраняются типичные североихоокеанские виды, как *Calanus cristatus* и *Eucalanus bungii*, но группировка приобретает значительно более «тихоокеанский» характер, нежели группировки более верхних слоев воды. Группировка следующего по вертикали слоя (500—1000 м) мало отличается от предыдущей, наблюдается лишь очень небольшое увеличение числа видов (на 4), перемещение глубинных форм в группу основных видов и уменьшение роли верхних батиметрических, таких как *Rasovitzianus antarcticus*, попавших уже в группу второстепенных видов:

Океаническая группировка Берингова моря
 (горizont 500—1300 м)

- 100 — *Calanus cristatus*
C. plumcheri
Metridia pacifica
Gaidius variabilis
Eucalanus bungii
Svinocalanus spp.
Pleuromamma scutellata
Lucicutia ovaliformis
Pseudocalanus minutus
Paruchaeta rubra
Pseudochirella spinifera
Metridia similis
Heterorhabdus robustoides
Scolecithricella ovata
- 75 — *Scaphocalanus magnus*
Metridia asymmetrica
Micocalanus pugmaeus
Rasovitzianus antarcticus
Heterostylytes major
Onchocalanus magnus
Pachypitius pacificus
Gaetanus intermedium
- 50 — *Scaphocalanus subbrevicornis*
Temorites brevis
Arietellus simplex
Undinella frontalis
Spirinocalanus magnus
Centraegaptilus pyramidalis

Наконец, последняя группировка составлена для слоя 1000—3000 м. При этом использовано меньше станций, чем для более верхних слоев и, очевидно, она может дать только общее представление о составе видов каланид для этого слоя. Список видов этой группировки дополняется перечнем глубоководных видов (см. табл. 5):

Океаническая группировка Берингова моря
 (слой 1000—3000 м)

- 100 — *Eucalanus bungii*
Metridia asymmetrica
Calanus cristatus
Paruchaeta rubra
- 75 — *Heterostylytes major*
Pachypitius pacificus
Scaphocalanus affinis
Spirinocalanus spp.

- 75 — *Calanus plumebrius*
Lucicutia ovaliformis
Pleuromamma scutellata
Heterorhabdus tanneri
Pseudochirella polyzona
Metridia similis
Gaidius variabilis
Scaphocalanus subbrevicornis
Gaidius brevispinus
Amalothrix valida
Heterorhabdus robustoides
Pseudochirella spinifera
Micocalanus pugmaeus
Gaetanus intermedium
Paruchaeta birostrata
Scolecithricella ovata
Arietellus simplex
- 50 — *Paruchaeta barbata*
Metridia pacifica
Mimocalanus distinctocephalus
- 25 — *Paruchaeta pavlovskii*
Scaphocalanus medius
Pseudochirella pacifica
Scaphocalanus magnus
Heterorhabdus pacificus
Gaidius brevispinus
Lucicutia magna
L. ellipsoidalis
Gaetanus paracurvicornis
Aegaptilus cornutus
Heterostylytes longicornis
Euaegaptilus parabullifer
Bathycalanus bradyi
Pseudocalanus minutus

Как видно из списка, а главное из порядка расположения видов в группировке для слоя 1000—3000 м, ряд верхних батиметрических видов перешел на положение второстепенных и случайных (*Metridia pacifica*, *Mimocalanus pugmaeus*, *Bradydium pacificus*, *Gaetanus intermedium*, *Gaidius variabilis* и др.), а вездесущий вид *Pseudocalanus minutus* — массовая форма поверхностных слоев воды — оказался последним в списке видов группировки, встретившись только на одной станции и в очень небольшом количестве. Исчез совсем *Rasovitzianus antarcticus* — характерный вид океанической группировки Берингова моря на средних глубинах. Из основных видов группировки сохранили свое положение только *Eucalanus bungii* и *Calanus cristatus*. Общий облик фауны на глубинах 1000—3000 м определяется обилием глубоководных североихоокеанских видов с очень большим процентом эндемичных форм.

Для получения более полного представления о составе глубинной фауны как Берингова, так Охотского и Японского морей, а также северной части Тихого океана отсылаем читателей к упомянутой выше табл. 5.

За последние годы в результате советских экспедиций на э/с «Витязь» (начиная с 1949 г.) были сделаны сборы планктона с ультраабиссальных глубин. Несколько серий ловов были получены и из Курло-Камчатского желоба, некоторые пробы были обработаны и описаны ряд новых видов и два новых рода (*Paraxerhocalanus* и *Zenkevitchiella* — Бродский, 1955а).

Чукотское море, расположенное между центральной частью Арктического бассейна и Беринговым морем, представляет собой мелководный водоем, где велико влияние арктической и boreальной фауны. Границу двух биогеографических областей: Арктической и Североихоокеанской умеренной (Borealной, по другим авторам) по каланоида мы проводим именно в этом море.¹ Североихоокеанская умеренная область охватывает большую часть Чукотского моря и граница областей, проходя к северу от о-ва Врангеля (см. рис. 63), отрезает лишь самую северную часть моря. Часть моря, где преобладает североихоокеанская фауна, мы характеризуем тремя группировками. Для района восточной мелководной части моря, прилегающего к Американскому матерку, специфична неритическая чукотская группировка; для центральной и восточной частей моря — центральная чукотская группировка. Для района примерно на широте о-ва Врангеля, выделена так называемая переходная группировка, где уже арктических видов больше, чем в предыдущих группировках, но встречаются и тихоокеанские виды.

Итак, прибрежные воды Чукотского моря заняты неритической группировкой, стоящей ближе всего к восточной неритической группировке Берингова моря и скорее всего являющейся ее продолжением. Надежных данных по количеству особей каждого вида в 1 м³, к сожалению, здесь нет:

¹ Как известно, граница между этими двумя областями, на основании изучения других групп, биогеографы проводят различно, в частности по некоторым группам бентоса она проходит по Берингову проливу и даже южнее его.

Центральная чукотская группировка

100 — <i>Pseudocalanus minutus</i>	50 — <i>Tortanus discaudatus</i>
<i>Acartia longiremis</i>	<i>Calanus plumchris</i>
75 — <i>Calanus glacialis</i>	<i>Acartia tumida</i>
<i>Eurytemora herdmani</i>	<i>Jaschnovia tolli</i>
50 — <i>Centropages abdominalis</i>	<i>Eurytemora pacifica</i>
<i>Metridia pacifica</i>	<i>Calanus cristatus</i>
<i>Epilabidocera amphiritres</i>	<i>Microcalanus pygmaeus</i>
<i>Acartia clausi</i>	<i>Scolecithricella minor</i>
<i>Eucalanus bungii</i>	<i>Eurytemora gracilis</i>

Область распространения этой группировки ограничена Чукотским морем, на западе она сменяется иной группировкой, на восток она может быть прослежена до мыса Барроу, где найдены следующие каланоиды (Johnson, 1958): доминантный вид *Acartia longiremis* и в небольшом числе особей *Calanus glacialis*, *C. hyperboreus*, *Centropages abdominalis*, *Epilabidocera amphiritres*, *Eurytemora herdmani*, *E. canadensis*, *Acartia clausi*, *Pseudocalanus minutus*, *Tortanus discaudatus*.

В несколько меньшей степени, но все еще достаточно выражен «дальневосточный» характер в южной, центральной и восточной частях Чукотского моря, где выделена центральночукотская группировка:

Центральнoчукотская группировка

100 — <i>Pseudocalanus minutus</i>	500	97.5
<i>Calanus glacialis</i>	12.3	2.4
75—50 — <i>Acartia longiremis</i>	0.4	<1
25 — <i>Calanus plumchris</i>	0.37	<1
<i>Eucalanus bungii</i>	0.12	<1
<i>Calanus cristatus</i>	0.12	<1

513.31 100

Наиболее многочислен в этой группировке *Pseudocalanus minutus*, составивший 97.5% от общего количества особей всех видов.

Эта сильно обедненная видами группировка имеет в своем составе северо-тихоокеанские виды, распространенные в морях самой северной части Тихого океана, что ясно указывает на влияние тихоокеанской фауны каланоида в этом районе Чукотского моря и еще очень слабое влияние арктической фауны — центральной части Арктического бассейна.

С востока и севера с двумя последними из описанных выше группировок граничит зона смешения тихоокеанской и арктической фаун, характеризующаяся специфической группировкой — переходной чукотской:

Переходная чукотская группировка

100 — <i>Pseudocalanus minutus</i>	1040	50 — <i>Calanus plumchris</i>	<1
<i>Calanus glacialis</i>	39.8	<i>Microcalanus pygmaeus</i>	<1
75 — <i>Jaschnovia tolli</i>	<1	25 — <i>Eucalanus bungii</i>	<1
50 — <i>Metridia pacifica</i>	<1	<i>Calanus hyperboreus</i>	<1
<i>M. longa</i>	4.8	<i>Scolecithricella minor</i>	<1
<i>Acartia longiremis</i>	<1	<i>Eurytemora herdmani</i>	<1

Наряду с северотихоокеанскими видами *Metridia pacifica*, *Calanus plumchris* и *Eucalanus bungii* здесь встречаются арктическо-атлантические: *Calanus glacialis*, *C. hyperboreus* и *Metridia longa*.

К западу и северу от этой группировки лежит область распространения настоящих арктических группировок: к западу — Восточно-Сибирского моря, к северу — северочукотской (Бродский, 1957), но последние здесь нами рассматриваться не будут, так как все виды этой группировки встречаются далее в Арктическом бассейне, отличаясь там только количеством.

По каланоид Арктической области, кроме ее центральной части, включает самую северную часть Чукотского моря, Восточно-Сибирское море, море Лап-

тевых, Карское море, северную и восточную часть Баренцева моря, северную и западную часть Гренландского моря и Белое море. К этим морям (за исключением Чукотского и моря Лаптевых) мы перейдем после характеристики фауны центральной части бассейна.¹

Центральная часть Арктического бассейна. Глубоководная центральная часть Арктической области обследована в отношении планктона дрейфующими станциями (СП) и самолетными экспедициями, район действия которых был близок к полюсу (Бродский, 1950, 1957; Бродский, Никитин, 1955). Дальнейшие сборы почти не изменили представление о фауне каланоида и их вертикальном распределении, прибавив многое в области экологии отдельных видов, их миграций, жизненного цикла и распределения биомассы (Бродский и Павлыгич, 1976; Павлыгич, 1977).

Огромная кругополярная область характеризуется относительно однообразными условиями (температурными и ледовыми) в приповерхностных слоях воды. Здесь расположена своя специфическая группировка каланоида — северополярная. Большие глубины и сложная стратификация вод обуславливают здесь смену видового состава и количественных соотношений каланоида по вертикали, что позволяет выделить следующие группировки:

Северополярная группировка (слой 0—10 м)

50 — <i>Pseudocalanus minutus</i>	20.4	31.5
<i>Microcalanus pygmaeus</i>	5.1	7.89
25 — <i>Pseudocalanus gracilis</i>	3.56	5.5
<i>Calanus hyperboreus</i>	13.9	30.4
<i>C. glacialis</i>	14.8	25.8
<i>Metridia longa</i>	0.51	<1
<i>Paracuchaeta glacialis</i>	0.51	<1

Поверхностный слой беден видами и отличается неустойчивостью (нестабильностью) группировки. Для нее характерно наличие только второстепенных и случайных видов, в результате чего группировка практически отсутствует. Нетрудно понять это, если учесть резкие изменения солености и температуры воды этого слоя (замораживание воды и образование льда).

Следующий по вертикали слой (10—25 м) уже обладает группировкой, имеющей несколько большую устойчивость. Возрастает и количество видов. В слое 25—50 м добавляется несколько видов, отсутствовавших выше, и здесь больше так называемых основных видов, т. е. встречающихся более чем на 50% станций. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что ряд общих с дальневосточными морями видов, встретившихся в этих морях на значительных глубинах, проникает в Арктический бассейн, но появляется здесь уже в верхних слоях воды, например в слое 25—50 м. Сюда поднимаются виды родов *Spinocalanus*, *Chiridius* и *Temorites*. Это обусловлено, конечно, различным вертикальным распределением температуры воды в Арктическом бассейне и в дальневосточных морях. Число видов с глубиной все возрастает, в слое 50—100 м по сравнению с вышеуказанным добавляются еще два вида из р. *Scardiolalania*.

Следующий слой (100—200 (300) м) еще богаче видами, появляются некоторые глубоководные виды.

Характер группировки этого слоя отличается уже большей устойчивостью. Она соответствует водам, прилегающим непосредственно к слою атлантических вод. А для последнего (группировка слоя 200 (300)—800 (1000) м) количество видов еще больше (31):

¹ Здесь необходимо пояснить порядок дальнейшего изложения материала. После Чукотского моря как краевого моря Арктического бассейна казалось бы естественным перейти к Восточно-Сибирскому, морю Лаптевых и т. д., а потом уже к центральной части Арктического бассейна. Но мы сперва переходим к характеристике фауны Арктического бассейна, для того чтобы показать изменение фауны западного полушария в меридиональном направлении. Только в этой области Мирового океана и может быть представлен сравнительный материал группировок.

Северополлярная группировка (слой 200 (300)—800 (4000) м)	
100 — <i>Microcalanus rugmaeus</i>	9.42
<i>Calanus hyperboreus</i>	5.35
<i>Metridia longa</i>	20.05
<i>Scaphocalanus brevicornis</i>	4.83
<i>Temorites brevis</i>	6.57
<i>Calanus glacialis</i>	1.74
<i>Gaidius tenuispinus</i>	0.78
<i>Pareuchaeta glacialis</i>	2.99
<i>Spinocalanus elongatus</i>	0.70
<i>S. longicornis</i>	0.13
<i>Scaphocalanus magnus</i>	0.76
<i>Spinocalanus antarcticus</i>	2.91
<i>Gaidius brevispinus</i>	0.75
<i>Agarptilus glacialis</i>	2.88
<i>Heterorhabdus norvegicus</i>	0.74
<i>Aetideopsis rostrata</i>	2.84
75 — <i>Heterorhabdus compactus</i>	0.29
<i>Spinocalanus longispinus</i>	0.22
<i>Haloptilus acutifrons</i>	0.41
25 — <i>Chiridiella reducta</i>	0.08
<i>Lucicutia polaris</i>	0.08
<i>Undinella oblonga</i>	0.08
<i>Pseudochirella spectabilis</i>	0.08
<i>Pareuchaeta barbata</i>	0.06
<i>P. norvegica</i>	0.06
<i>Pseudagarptilus polaris</i>	0.06
<i>Pareuchaeta polaris</i>	0.06
<i>Euaagarptilus hyperboreus</i>	0.04
<i>Spinocalanus polaris</i>	0.01
<i>Chiridius obtusifrons</i>	0.01
<i>Aetideopsis multiseriata</i>	0.01

Как видим, в этом слое, соответствующем слою атлантической воды, группировка богата видами, она включает наряду с видами приповерхностных слоев и глубоководные виды из родов *Spinocalanus*, *Euaagarptilus*, *Chiridiella*, *Pareuchaeta* и *Lucicutia*.

Выше процент и эндемиков Арктического бассейна. По-видимому, можно считать атлантический слой в Арктическом бассейне в видовом отношении наиболее продуктивным слоем, откуда идет расселение видов как в более верхние, так и более нижние слои воды.

Последняя группировка, — слой воды Арктического бассейна, лежащего от нижней границы атлантического слоя до дна, — тоже отличается обилием видов, включает наряду с атлантическими и эндемичными видами, но обладает меньшей устойчивостью, о чем можно судить по большому количеству второстепенных и случайных видов.

Северополлярная группировка (слой 800 (1000)—3000 (4000) м)	
100 — <i>Spinocalanus elongatus</i>	0.47
<i>Microcalanus rugmaeus</i>	10.1
<i>Calanus hyperboreus</i>	0.47
<i>Spinocalanus antarcticus</i>	30.6
<i>Chiridiella reducta</i>	0.38
<i>Spinocalanus longispinus</i>	24.7
<i>S. antarcticus</i>	0.23
<i>Chiridiella reducta</i>	14.9
75 — <i>Scaphocalanus brevicornis</i>	0.017
<i>Spinocalanus longispinus</i>	1.41
50 — <i>S. polaris</i>	0.042
<i>Scaphocalanus polaris</i>	2.73
<i>Aetideopsis rostrata</i>	0.035
<i>Lucicutia polaris</i>	0.02
<i>Spinocalanus longispinus</i>	1.3
<i>Lucicutia polaris</i>	0.035
<i>Spinocalanus longispinus</i>	2.28
<i>Lucicutia anomala</i>	0.017
<i>Lucicutia anomala</i>	1.41
<i>Metridia longa</i>	0.015
<i>Pseudochirella spectabilis</i>	0.015
<i>Heterorhabdus compactus</i>	1.0
25 — <i>Calanus glacialis</i>	0.004
<i>Scaphocalanus magnus</i>	<1
	0.006
	<1
	0.006

<i>Xanthocalanus polaris</i>	0.004
<i>Temorites brevis</i>	1
<i>Amalobathia sp.</i>	0.004
<i>Pareuchaeta glacialis</i>	1
<i>Euaagarptilus hyperboreus</i>	0.002
<i>Agarptilus glacialis</i>	0.002
	1
	0.002
	1

При значительном видовом разнообразии количество особей в 1 м³ гораздо меньше, чем в дальневосточных морях и в северной части Тихого океана.

И наконец, для характеристики глубинной фауны центральной части Арктического бассейна см. список на с. 127. Добавлений к списку в последние годы было сделано очень мало. В качестве примера можно указать, что по сборам дрейфующей станции США Арлис II был добавлен только один вид *Mitocalanus distinctocephalus* Brodsky (Minoda, 1967), то же и по сборам дрейфующей станции США Альфа (Johnson, 1963), а по сборам атомной подводной лодки «Морской дракон» (США) список не пополнился ни одним видом (Grise, 1962). В работе Данбара и Хардинга (Dunbar, Harding, 1968) отмечено, что перечень видов, установленных этими авторами, вполне соответствует приведенному в работе Бродского и Никитина (1955). Все эти виды вошли в состав группировок Арктического бассейна.

Таким образом, выше было рассмотрено изменение фауны каланоида методом группировок на большом протяжении от тропической зоны Тихого океана до центральной части Арктического бассейна. Несмотря на известный недостаток материала для отдельных районов, все же получена целостная картина, позволяющая обосновать биогеографическое районирование этой части Мирового океана. Следует теперь выяснить основной состав видов, который характерен для этих группировок и присутствует почти во всех них. Как отмечалось выше, в наиболее типичном виде группировка умеренных широт в тихоокеанском полушарии представлена океанической поверхностной группировкой Берингова моря. Следующие основные, или руководящие, виды (с частотой встречаемости от 50 до 100%) найдены там: *Pseudocalanus minutus*, *Calanus cristatus*, *C. plumbeus*, *Metridia pacifica*, *Eucalanus bungii*, *Scolecithricella minor*. Если для более южных группировок прибавить еще вид *Calanus pacificus*, то можно установить, что из семи видов шесть — эндемики определенной выше акватории (*Scolecithricella minor* представлен эндемичным подвидом — *orientalis*). Все эти виды — массовые, дающие множество особей, и они же играют наибольшую роль в питании планктоноядных рыб, в том числе и промысловых.

В общем виде зоогеографическая характеристика каланоида северной части Тихого океана, дальневосточных морей и Арктического бассейна представлена по числу видов различного зоогеографического происхождения и их процентному отношению ко всей фауне в различных частях исследованного района Мирового океана в табл. 8. Безусловно, это лишь схема распределения видов. Так, известно, что и в Арктическом бассейне, хотя и единично, представлены тихоокеанские виды или что в Желтом море могут единично встречаться широко распространенные виды, но данные табл. 8 показывают основные особенности видового состава каланоида по их распространению, и главный вывод, который может быть сделан, — это высокая степень эндемизма каланоида дальневосточных морей, в особенности массовых видов.

Приведенные выше группировки Salanoidea, расположенные на значительном протяжении в тихоокеанском секторе северного полушария, позволяют в сложных группировках с богатым видовым составом путем сравнения показать преобладание по количеству особей на 1 м³ одного или немногих видов (табл. 9). Из табл. 9 видно, что даже в субтропической группировке (северо-западная часть Японского моря) только один вид представлен почти 98% по числу особей. Хорошо иллюстрирует таблица и убывание обилия особей по мере продвижения с юга на север с более чем 4000 особей на юге до 273 в Чукотском море и всего до 20 особей в Арктическом бассейне. Следует, конечно, учесть, что эти данные получены сетью Джели с диаметром входного отверстия в 37 см из сита № 38 и ловы сделаны в «теплый период» в годы обилия сардины (иваси)

Т а б л и ц а 8

Зоогеографическая характеристика каланойда умеренных и высоких широт тихоокеанского сектора северного полушария (в слое от поверхности до дна)

Район	Группы видов различного распространения										
	широко-распространенные	редко-субполярные	умеренных широт и арктические	арктические	«палео-восточные» (эндемик)	%					
	количество видов	%	количество видов	количество видов	количество видов	количество видов	количество видов	общее количество видов			
Желтое и Восточно-Китайское моря и юго-восточная часть Японского моря	—	—	49	72.0	8	9.0	—	13	49.0	70	100
Остальная часть Японского моря	—	—	9	25.7	6	17.1	—	20	57.2	35	100
Охотское море	4	6.5	6	9.0	14	21.0	1	4.5	44	62.0	100
Берингово море	10	14.8	2	2.3	16	18.8	—	—	57	67.1	85
Чукотское море	2	40.0	—	—	7	35.0	2	10.0	9	45.0	20
Арктический бассейн	3	7.5	—	—	17	42.5	20	50.0	—	—	40

в дальневосточных водах. Но картина, представленная в табл. 9, вероятно, хорошо отражает количественные изменения Саланойда в меридиональном направлении, т. е. показывает значение широтной зональности и различия между Северитикоокеанской умеренной областью и Арктической.

Т а б л и ц а 9

Количество особей Саланойда в группировках в 1 м³ и процент особой массовых видов

Район группировки	Количество особей, в 1 м ³	Массовые виды, %	Массовый вид*
Северо-западная часть Японского моря	4384	97.5	<i>Paracalanus parvus</i>
Центральная часть Охотского моря	2013	88.5	<i>Pseudocalanus minutus</i>
Северная часть Охотского моря	2908	65.0	»
Центральная часть Берингова моря	1361	45.6	<i>Metridia pacifica</i>
Северная часть Берингова моря	2747	65.5	<i>Pseudocalanus minutus</i>
Центральная часть Чукотского моря	513	97.5	»
Северная часть Чукотского моря	273	79.0	»
Центральная часть Арктического бассейна	20	33.2	<i>Calanus hyperboreus</i>

* Указанные в этой графе массовые виды приведены для конкретных рассмотренных выше группировок, в зависимости от сезона и года они могут быть и несколько другими.

Переходим теперь к характеристике фауны краевых морей Арктического бассейна. Как было отмечено выше, группировка составлена только для Восточно-Сибирского моря.

Восточно-Сибирское море. В этом море в районе, пограничном с Чукотским, выделяется центральная восточно-сибирская группировка:

Центральная восточно-сибирская группировка

100 — <i>Pseudocalanus minutus</i>	955	98.3
<i>Calanus glacialis</i>	2.2	<1
<i>Jaschnovia tolli</i>	7.06	<1
75—25 — <i>Microcalanus pugnaeus</i>	6.04	<1
<i>Acartia longiremis</i>	4.17	<1

974.47 100

Основную часть этой группировки составляют 3 вида, из них всема характерен для сибирских краевых морей — *Jaschnovia tolli*.¹ Он обитает в водах с различной степенью опреснения, и поэтому широко распространен вдоль всего сибирского мелководья и в Восточно-Сибирском море, воды которого значительно опреснены.

Для полюсы этого моря, непосредственно прилегающей к берегу, выделена неритическая группировка:

Неритическая восточно-сибирская группировка	
100 — <i>Pseudocalanus minutus</i>	1710 59.4
<i>P. major</i>	855 30.0
<i>Jaschnovia tolli</i>	142 4.9
<i>Limnocalanus grimaldii</i>	5.4 <1
75 — <i>Acartia longiremis</i>	5.4 3.47
<i>Microcalanus pugnaeus</i>	56 2.01
<i>Calanus glacialis</i>	14.4 <1
	2788.2 100

Обращает на себя внимание большое количество здесь *Pseudocalanus major* — представителя фауны опресненных вод и эндемика Арктического бассейна. Появляется *Limnocalanus grimaldii*, широко распространенный в определенной зоне сибирских морей. В дальневосточных морях этот вид найден в устье р. Анадырь. К югу этот вид замещается другим — *Sinocalanus tenellus* (Бродский, 1950).

От Восточно-Сибирского моря до Баренцева в краевых сибирских морях, прилегающих к центральной части Арктического бассейна, фауна каланойда относительно однородна. В результате сильного опреснения этих, в большей своей части мелководных, морей здесь присутствуют виды, выносящие значительное опреснение. К таковым следует отнести *Limnocalanus grimaldii*, *Pseudocalanus major*, *Drepanopus bungei*, *Jaschnovia tolli*. Виды эти приурочены в основном к прибрежным водам и их распространение прослежено достаточно подробно (Богоров, 1944; Япшов, 1946; Атлас Арктики, 1981). Из перечисленных выше видов три — эндемики краевых морей Арктического бассейна.

Переходим к Карскому морю, минуя море Лаптевых, фауна которого очень близка к таковой Восточно-Сибирского.

Карское море. Море это, хотя и не в такой степени как Баренцево, покрыто густой сетью планктонных станций (Хмельникова, 1946), что дает возможность представить видовой состав с достаточной полнотой. Фауна относительно бедна, о чем свидетельствует список, приведенный в всей толще вод моря: *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus*, *Pseudocalanus minutus*, *P. major*, *Microcalanus pugnaeus*, *Drepanopus bungei*, *Chiridius obtusifrons*, *Jaschnovia tolli*, *Euchaeta glacialis*, *Limnocalanus grimaldii*, *Temora longicornis*, *Metridia longa*, *Acartia longiremis*.

Обеднен фауны вызвано мелководностью моря и частичным его опреснением. Здесь уже полностью отсутствуют тихоокеанские виды, отмеченные в Чукотском море и в центральной части Арктического бассейна, появляются атлантические виды и присутствуют эндемики краевых морей этого бассейна. Мы не перечисляем в приведенном выше списке пресноводные формы каланойда, встречающиеся в районе влияния об-енисейских вод, такие как *Senecella calanoides* и виды р. *Diaptomus*. В этом же районе найден, кроме отмеченных в списке эндемиков краевых морей Арктического бассейна, еще и *Limnocalanus grimaldii*. Эти виды в опресненном районе весьма обильны. Но массовые формации в морской части моря оказываются *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* (4/5 биомассы всего зоопланктона) и *Pseudocalanus* (вместе с *Oithona similis* — 1/5 всей биомассы) (Виркетис, 1944). В Карском море, в особенности в его юго-западной части, уже сказывается влияние фауны Бореальной, или Североатлантической умеренной, области.

¹ В последнее время этот вид переопределен и заменен р. оловое название с *Derjuginia* (ном. грес.) на *Jaschnovia* и найден новый вид *Jaschnovia johans oni* (Маршавца, 1980).

Баренцево море. Расположенный в самой западной части Евразийского шельфа, между Атлантическим океаном и Арктическим бассейном, этот «открытый» эликоинтентальный водоем в основном арктического характера, полностью с запада атлантических вод (от 8 до -1.8°) (Зенкевич, 1963, с. 50). В результате очень сложного взаимодействия теплых и холодных вод разные части моря по каланоида должны быть отнесены к двум биогеографическим областям: юго-западная — к Бореальной (Североатлантической умеренной), северо-восточная — к Арктической (Атлас Арктики, 1984). Так, в центральной части разреза по Кольскому меридиану (с глубин от 0 до 200—240 м)¹ представлен *Calanus finmarchicus*, в северной — *C. glacialis*. Виды *C. hyperboreus*, *Metridia longa*, *Microcalanus rugosus* характерны для северной части моря, а *Pseudocalanus minutus* распространен по всему морю. В южной части моря найдены также *Paraeuchaeta norvegica*, *Temora longicornis* и *Metridia lucens* (Виркетис, 1928).

Особенно характерно для Баренцева моря в границах Бореальной области массовое развитие *Calanus finmarchicus*, который дает в среднем 80% биомассы всего планктона (Яшно, 1940). Количество особей этого вида колеблется в течение года, но в периоды максимума (в июне) зоопланктона биомасса его опережается несколькими граммами на 1 м³ (около 3 г), причем 92% биомассы состоит из особей этого вида. Наибольшая плотность его отмечена в самой юго-западной части моря, что связано с распределением ветвей Нордкапского течения, проникающих в Баренцево море (Мангейфель, 1944). Видовой состав соответственно распространению в этом море следующий (Линко, 1907; Виркетис, 1928; Зеликман, 1958; Камшилов, Зеликман, 1958; Дегтярева, 1966, 1974):

- 1) массовые виды южной и прибрежной части моря (теплые воды): *Metridia lucens*, *Acartia longiremis*, *A. clausi*, *Centropages hamatus*, *C. typicus*;
- 2) массовые виды центральной и северной части моря (холодные воды): *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis*, *Metridia longa*, *Paraeuchaeta norvegica*;
- 3) широко распространенные массовые виды: *Calanus finmarchicus*, *Pseudocalanus minutus*;
- 4) виды, встречающиеся во всех районах моря, но более многочисленные в его западных и центральных районах: *Rhincalanus nasutus*, *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus gracilis*, *Microcalanus pusillus*, *M. rugosus*, *Spinocalanus abyssi*, *Bradydium bradyi*, *Chiridius gracilis*, *Gaidius brevispinis*, *Pseudophaena typica*, *Scolecithricella minor*, *Stephos lamellatus*, *Eurytemora hinnaidoides*, *Limnocalanus grimaldii*, *Heterorhabdus norvegicus*, *Candacia armata*, *Ammalocera paterstoni*.

Совершенно очевидно, что, несмотря на использование основных доступных литературных источников, список неполон. Специальные исследования систематики Саланоида Баренцева моря, очевидно, пополнят список. Это касается ряда семейств, в частности Spinocalanidae, Eucalanidae и других. Кроме этого, необходимо учитывать и изменения фауны при смене «теплых» и «холодных» периодов температурного режима моря. В теплые на восток в море проникают тепловодные и даже субтропические виды, в холодные периоды отступающие на запад. Поэтому так отличаются границы областей для планктона по Броуху (Broch, 1933) и по Бродскому (1960), а именно первая значительно западнее второй.

Белое море по существу представляет собой залив Баренцева моря, сообщаясь с ним неглубоким, но широким проливом. Соленость Белого моря в результате ограниченного водообмена понижена. Суровый зимний режим Белого моря обуславливает обеднение его населения, представляющего собой по существу дрифт Баренцева, хотя в первом море имеются единичные эндемичные виды. Несмотря на присутствие в Белом море значительного числа бореальных видов, все же общий облик фауны каланоида (учитывая и количественное соотношение особей видов различного биогеографического характера) заставляется по каланоида, это море отнести к Арктической области.

¹ По этому меридиану проводились многолетние систематические сборы планктона.

Таблица 10

Виды	Среднегодовая численность		Биомасса	
	экз./м ³	%	мг/м ³	%
<i>Pseudocalanus minutus</i>	826	14.8	39.7	32.0
<i>Temora longicornis</i>	220	3.9	5.5	4.5
<i>Acartia longiremis</i>	90	1.6	2.1	1.7
<i>Centropages hamatus</i>	29	0.5	0.9	0.8
<i>Metridia longa</i>	25	0.4	7.3	5.9
<i>Calanus glacialis</i>	24	0.4	12.2	9.8

Общий список невелик (Виркетис, 1926; Эпштейн, 1957а, 1957б). Наиболее тщательные исследования по составу каланоида характерного района Белого моря (губы Чулы) выполнены Р. В. Прыгунковой (1974, 1977), которая провела исследование во все сезоны года в течение ряда лет.

Фауна губы Чулы включает всего 9 видов: *Calanus glacialis*, *Pseudocalanus minutus*, *Jaschnotia tolli*, *Neoscolecithrix farrani*,¹ *Temora longicornis*, *Metridia longa*, *Centropages hamatus*, *Acartia longiremis*, *A. biflosa*.

Видовой состав планктона на декадной станции в губе Чула складывается в основном за счет видов с арктическо-бореальным ареалом. Их количество составляет 46.9% от общего числа видов, из них арктических 24.5%. Это

Таблица 11

Виды	Состав и количество зоопланктона района западного побережья Канинской земли. Август, 1954 г. (по: Эпштейн, 1957а)	
	Биомасса, мг/м ³	% от общей биомассы
<i>Temora longicornis</i>	69.9	28.4
<i>Pseudocalanus minutus</i>	52.7	21.4
<i>Acartia longicornis</i> , <i>A. biflosa</i>	52.5	21.1
<i>Centropages hamatus</i>	45.5	18.3
Другие Соперода	6.5	2.6

Обращает на себя внимание отсутствие *Calanus glacialis* и *Metridia longa*, обычно представленных во всех остальных частях Белого моря.

В общем же состав каланоида Белого моря сильно отличается от такового в Баренцевом море. В Белом море отсутствуют многие тепловодные (бореальные) виды, а также ряд арктических, распространенных в самой северо-восточной части Баренцева моря. Количественное соотношение массовых форм тоже иное (табл. 12). В Баренцевом море основное значение имеет *Calanus finmarchicus* — бореальный вид, средняя величина биомассы (мг/м³) которого в течение года не падает ниже 69%, у других видов биомасса значительно ниже. Иное соотношение в составе каланоида в Белом море. Во-первых, здесь уже встречается только *Calanus glacialis* — арктический вид, на долю которого приходится 38%. Увеличивается до 23% доля другого аркто-бореального вида — *Metridia longa* (Эпштейн, 1957б).

Гренландское море одно из так называемых арктических средиземноморских морей. Южная граница его проходит вдоль линии, соединяющей северо-западную оконечность Исландии с мысом Нансена, северная — вдоль линии,

¹ *Neoscolecithrix farrani*, описан С. С. Смирновым (1935б) только по самке. Ранее этот вид относился к *Oithrix bidentata*. Самец вида *N. farrani* описан Р. Прыгунковой (1972) и самка и самец этого вида переописаны А. Фоссагеном (Fosshaagen, 1972).

соединяющей северные оконечности Гренландии и Шпицбергена. В море большое влияние на фауну оказывают два основных течения: первое у берегов Гренландии из Арктического бассейна, второе в юго-восточной части моря и вдоль берегов Скандинавского полуострова из Атлантики.

С биогеографической точки зрения, Гренландское море в основном следует отнести к Арктической области (см.: Атлас Арктики, 1981, с. 29, карта 14), что подтверждается распространением многих видов как в этом море, так и в Арктическом бассейне. Примеры подобного ареала дают такие массовые виды,

Т а б л и ц а 12

Количественное соотношение каланоида Белого и Баренцева морей, % по весу (по: Эппштейн, 1957б)

Виды	Белое море, на долю которого приходится часть каланоида. Май-июнь 1926 г.	Баренцево море, на долю которого приходится часть каланоида. Май-июнь 1930 г.
<i>Calanus finmarchicus</i> s. l.	38.4	80.5
<i>Metridia longa</i>	23.0	4.5
<i>Pseudocalanus minutus</i>	14.0	1.5
<i>Corepoda</i> (<i>Acartia</i> , <i>Temora</i> и др.)	0.2	1.7

как *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis*, *Metridia longa*. Много общих и среди видов, причисленных к значительным глубинам (виды р. *Spinocalanus*, представители сем. Acartiidae, виды родов *Pareuchaeta*, *Pseudochirella* и *Licistia*), которые в Арктическом бассейне встречаются и в приповерхностных слоях воды.

В результате широкой связи Арктического и Гренландским морем, а последнего с северной Атлантикой фауна Салапоида обеих акваторий атлантического происхождения, но сильно обедненная. Число видов с юга на север, по данным В. В. Тулицкого, не сильно обедняется. Число видов с юга на север, тика — порядка 300, Норвежское море — 67, Гренландское море — 37 и Арктический бассейн — 28.

Большое значение в прежние годы придавали географическому барьеру между Гренландским морем и Арктическим бассейном — порогу Нансена на глубине в 1500 м. В последние годы, однако, было выяснено, что в районе этого порога глубина местами не менее 3500 м, что не препятствует обмену фаунами Салапоида между Гренландским морем и Арктическим бассейном. Относя большую часть Гренландского моря по фауне Салапоида к Арктической области, надо отметить, что в это море в районе теплое шпицбергенское течения вклинивается Борсальная область (см. цит. выше карту из «Атласа Арктики»). Здесь по численности среди каланоида доминируют *Calanus finmarchicus*, а в перитической зоне — *Acartia clausi*, *A. longiremis*, *Temora longicornis*, *Centropages typicus* и другие.

Некоторые авторы большую часть Гренландского моря относят к области «взаимопроникновения» борсальной и арктической фауны, но в основном все же фауна Салапоида этого моря, если отделить ее от вертикального распределения, носит явно выраженный характер фауны Арктической области, происходящей из северной Атлантики.

В результате анализа проб планктона, проведенного в ЗИН АН СССР В. В. Тулицким, получен список видов каланоида для Гренландского и Норвежского морей (табл. 13). Этот список составлен как по оригинальным данным В. В. Тулицкого, так и по литературным данным (Gran, 1902; Sars, 1903; Damas, Kofoid, 1907; Østvedt, 1955; Wiborg, 1955; Павштик, 1956, 1972 и устное сообщ.).

Норвежское море.¹ Граница этого моря с Баренцевым проходит по условной линии от мыса Нордкап через о. Медвежий к южной оконечности Западного Шпицбергена. Западная граница проходит от Шпицбергена до о-ва Ян-Майен

¹ Границы моря приведены по данным «Океанографической энциклопедии» (1974).

Т а б л и ц а 13

Видовой состав Салапоида Норвежского и Гренландского морей

Виды	Норвежское море	Гренландское море	Виды	Норвежское море	Гренландское море
<i>Calanus hyperboreus</i> Kroeyer	+	+	<i>P. glacialis</i> (Hansen)	+	+
<i>C. finmarchicus</i> (Gunner)	+	+	<i>P. barbata</i> (Brady)	+	+
<i>C. glacialis</i> Jaschnov	+	+	<i>P. farrani</i> (With)	+	+
<i>C. helgolandicus</i> (Claus)	+	+	<i>P. bradyi</i> (With)	+	+
<i>N. tenuicornis</i> Dana	+	+	<i>Pareuchaeta polaris</i> Brodsky	+	+
<i>Eucalanus crassus</i> Giesbrecht	+	+	<i>P. tonsa</i> Boeck	+	+
<i>E. hyalinus</i> Giesbrecht	+	+	<i>Undeuchaeta major</i> Giesbrecht	+	+
<i>Rhinocalanus nasutus</i> Giesbrecht	+	+	<i>Xanthocalanus</i> sp.	+	+
<i>Mecynocera clausi</i> Thompson	+	+	<i>Xanthocalanus borealis</i> Sars	+	+
<i>Paracalanus parvus</i> (Claus)	+	+	<i>Oithrix bidentata</i> Farran	+	+
<i>Calocalanus styliremis</i> Giesbrecht	+	+	<i>Scottocalanus securifrons</i> (T. Scott)	+	+
<i>C. tenuis</i> Farran	+	+	<i>S. persicans</i> (Giesbrecht)	+	+
<i>Ctenocalanus vanus</i> Giesbrecht	+	+	<i>Scaphocalanus magnus</i> (T. Scott)	+	+
<i>Pseudocalanus major</i> Sars	+	+	<i>S. brevicornis</i> Sars	+	+
<i>P. minutus</i> (Kroeyer)	+	+	<i>Scolothiricella minor</i> (Brady)	+	+
<i>P. gracilis</i> Sars	+	+	<i>S. ovata</i> (Farran)	+	+
<i>Microcalanus pigmaeus</i> (Sars)	+	+	<i>S. dentata</i> (Giesbrecht)	+	+
<i>M. pusillus</i> Sars	+	+	<i>Amalothrix</i> sp.	+	+
<i>Clausocalanus arcuicornis</i> (Dana)	+	+	<i>Uradinella oblonga</i> Sars	+	+
<i>Spinocalanus longicornis</i> Sars	+	+	<i>Temora longicornis</i> (Müller)	+	+
<i>S. antarcticus</i> Wolfenden	+	+	<i>Metridia longa</i> (Lubbock)	+	+
<i>S. elongatus</i> Brodsky	+	+	<i>M. lucens</i> Boeck	+	+
<i>S. polaris</i> Brodsky	+	+	<i>M. venusta</i> Giesbrecht	+	+
<i>S. longispinus</i> Brodsky	+	+	<i>M. princeps</i> Giesbrecht	+	+
<i>Spinocalanus brevicaudatus</i> Brodsky	+	+	<i>Pleuromamma abdominatis</i> (Lubbock)	+	+
<i>Aetideus armatus</i> (Boeck)	+	+	<i>P. robusta</i> Dahl	+	+
<i>Aetideopsis rostrata</i> Sars	+	+	<i>Centropages typicus</i> Kroeyer	+	+
<i>Bradidius bradyi</i> Sars	+	+	<i>C. hamatus</i> (Lilljeborg)	+	+
<i>B. similis</i> Sars	+	+	<i>Lucicutia longicornis</i> (Giesbrecht)	+	+
<i>Chiridius obtusifrons</i> Sars	+	+	<i>L. polaris</i> Brodsky	+	+
<i>Pseudoaetideus armatus</i> (Boeck)	+	+	<i>L. flavicornis</i> (Claus)	+	+
<i>Gaidius brevispinus</i> (Sars)	+	+	<i>Heterorhabdus compactus</i> Sars	+	+
<i>G. tenuispinus</i> (Sars)	+	+	<i>Heterorhabdus norvegicus</i> (Boeck)	+	+
<i>Gaetanus pileatus</i> Farran	+	+	<i>Haloptilus acutifrons</i> Giesbrecht	+	+
<i>G. minor</i> Farran	+	+	<i>H. longicornis</i> (Claus)	+	+
<i>Chiridella abyssalis</i> Brodsky	+	+	<i>Augaptilus glacialis</i> Sars	+	+
<i>Ch. macrodactyla</i> Sars	+	+	<i>Euaugaptilus hyperboreus</i> Brodsky	+	+
<i>Pseudochirella spectabilis</i> (Sars)	+	+	<i>E. brodskyi</i> Hulsemann	+	+
<i>Pseudochirella</i> sp.	+	+	<i>Pachyptilus pacificus</i> Johnson	+	+
<i>P. pustulifera</i> (Sars)	+	+	<i>Candacia armata</i> (Boeck)	+	+
<i>Euchirella curticauda</i> Giesbrecht	+	+	<i>C. norvegica</i> (Boeck)	+	+
<i>E. rostrata</i> (Claus)	+	+	<i>Anomalocera patersoni</i> Templeton	+	+
<i>Jaschnovia johnsoni</i>	+	+	<i>Temorites brevis</i> Sars	+	+
<i>Euchaeta hebes</i> Giesbrecht	+	+	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht	+	+
<i>E. spinosa</i> Giesbrecht	+	+	<i>A. longiremis</i> (Lilljeborg)	+	+
<i>Pareuchaeta norvegica</i> (Boeck)	+	+			

и до Исландии, а южная — по 61° до берегов Норвегии. Море граничит также с Гренландским и Северным морями и Атлантикой (Океанографическая энциклопедия, 1974). В Норвежском море из Атлантики входит ветвь Северо-Атлантического течения — теплое Норвежское течение, от которого отходит Нордкапское течение, идущее далее в Баренцево море. Большое влияние на температуру вод моря имеет Восточно-Гренландское течение, несущее арктические воды. Между течениями существует так называемый норвежский круговорот, поэтому гидрологические условия в Норвежском море, а следовательно условия обитания каланойда, очень сложны; пожалуй, более сложны, чем в Гренландском море. Здесь встречаются как холодноводные, так и тепловодные виды, но общий биогеографический характер фауны этих ракообразных — типичный североатлантический, о чем свидетельствует и состав фауны (табл. 13) и количественные соотношения видов (табл. 14). Норвежское море следует в основном его части отнести к Бореальной области, куда мы относим и юго-западную часть Баренцева моря, и небольшую часть (юго-восточный район) Гренландского моря.

Хорошее представление о роли каланойда в фауне Норвежского моря дает подсчет частоты встречаемости (в %) видов, представленных большим числом особей в этом море (табл. 15).

Приведенный список видового состава каланойда Норвежского моря, хотя и неполон, но хорошо характеризует фауну и дает представление о присутствии здесь тепловодных видов (из родов *Paracalanus*, *Scotocalanus*, *Temora*, *Acartia* и др.). В прибрежной зоне встречается ряд неарктических видов, которые весной обильны у берегов Скандинавского полуострова, а к осени с поверхностными водами могут широко расселяться по акватории моря (виды родов *Acartia*, *Temora*, *Centropages* и др.).

Особенно обильен в Норвежском море типичный представитель Бореальной области — *Calanus finmarchicus*. Так, например, в мае 1959 г., появившись в прибрежных водах, вид этот достигал численности в 1249 экз./м³, в это время в Норвежском течении его было всего 218 экз./м³, а в смешанных водах и водах Восточно-Исландского течения еще меньше — 48—56 экз./м³ (Тимохина, 1965). Но по мере прогрева поверхности вод *Calanus finmarchicus* в этих водах достигал огромной численности и составлял плотные скопления «китовую пищу», по терминологии рыбаков, образуя плотные скопления «красного калануса», на которые было обращено внимание еще в прошлом столетии.

Заканчивая краткий биогеографический очерк фауны *Calanoida* Норвежского и Гренландского морей, можно проवेशь некоторую (но весьма ограниченную) аналогию для северной Атлантики и северной Пацифики. Основное ядро как североатлантической, так и северопакокеанской фауны проникает с юга на север, определяя состав видов в морях, прилегающих с севера к этим океанам. Но принципиальное различие восточного и западного полушарий заключается в том, что северопакокеанская фауна проникает в Японское, Охотское и Берингово моря (отчасти и в Чукотское море) и лишь небольшая часть видов проникает в Арктический бассейн. Северо-атлантическая фауна, определяя состав Норвежского и Гренландского морей, свободно проходит в Арктический бассейн, так что многие виды имеют ареал, включающий Гренландское, Норвежское моря и Атлантику. Таков ареал массового вида этой фауны *Calanus finmarchicus*, сменяющегося на севере (в Гренландском море) *C. glacialis* и далее к северу — *C. plumchus* и *C. cristatus* — в Арктическом веретикокеанской фауны, — *C. plumchus* и *C. cristatus* — в Арктическом бассейне встречаются лишь случайно (отдельные экземпляры). К сожалению, ряд авторов (Eksman, 1935; Sewell, 1947, и др.) полностью аналогизируют реально совершенно различную ситуацию в северных частях обоих полушарий.

Северная Атлантика. В этой книге мы касаемся только той части Атлантики, которая относится по каланойда к Бореальной области (см. рис. 63). Для определения границ этой области существенно очертить ареал *C. helgolandicus*, распространение которого, подобно другим видам этого рода, положено в основу районирования пелагиали (Бродский, 1960). Ареал этого вида приурочен к Бореальной области, но вид заходит и в Средиземное море и даже в Черное, где он представлен своим подвидом (Япшов, 1955). Ареал *C. helgolandicus* охватывает

Т а б л и ц а 14

Количество особей каланойда в Норвежском море, собранных вертикальными ловами с корабля лотоды (М) в 1948—1949 гг. 66° с. ш., 2° в. д. (выборка из: Østvedt, 1955)

Виды	Глубина (численность) и количество ловов (значения в %)					
	0—50 42	50—100 42	100—600 41	600—1000 40	1000—2000 36	
<i>Calanus finmarchicus</i>	167736	49365	263253	216919	130385	
<i>C. hyperboreus</i>	1841	1461	5431	5990	47313	
<i>Rhinocalanus nasutus</i>	—	—	3	8	4	
<i>Eucalanus elongatus</i>	—	—	—	1	—	
<i>Paracalanus parvus</i>	773	697	62	—	—	
<i>Pseudocalanus minutus</i>	136834	24488	27334	107026	202595	
<i>Microcalanus pygmaeus</i>	4154	11621	62530	32885	46738	
<i>Sphincalanus abyssalis</i>	—	—	1	4	145	
<i>S. antarcticus</i>	—	—	—	5	52	
<i>Aetideus armatus</i>	3	31	70	40	—	
<i>Aetideopsis rostrata</i>	—	—	3	176	546	
<i>Pseudaeideus armatus</i>	—	—	4	41	54	
<i>Chiridius obtusifrons</i>	—	—	31	36	1	
<i>Chiridiella macrodactyla</i>	—	—	—	—	2	
<i>Gaidius brevispinus</i>	—	—	39	282	631	
<i>G. tenuispinus</i>	1	2	327	125	5	
<i>Gaetanus pileatus</i>	—	—	3	3	—	
<i>G. minor</i>	—	—	1	—	—	
<i>Euchirella curticauda</i>	—	—	1	—	—	
<i>E. rostrata</i>	—	—	2	—	—	
<i>Pseudochirella pustulifera</i>	—	—	—	—	2	
<i>Pseudochirella</i> sp.	—	—	—	—	1	
<i>Undeuchaeta major</i>	—	—	—	—	2	
<i>Paruchaeta norvegica</i>	12	93	1702	994	98	
<i>P. farrani</i>	—	—	2	456	2657	
<i>P. bradyi</i>	—	—	5	—	38	
<i>P. glacialis</i>	—	—	1	33	18	
<i>Scotocalanus persicans</i>	—	—	1	—	—	
<i>S. securifrons</i>	—	—	1	—	14	
<i>Scaphocalanus magnus</i>	—	—	—	3	—	
<i>S. brevicornis</i>	—	—	—	47	976	
<i>Amalothrix</i> sp.	—	—	—	—	1	
<i>Scolethricella minor</i>	38	147	1499	226	3	
<i>S. ovata</i>	—	—	—	—	1	
<i>S. dentata</i>	—	—	—	—	—	
<i>Temora longicornis</i>	570	70	1	—	—	
<i>Temorites brevis</i>	155	1836	22315	7787	4493	
<i>Metridia longa</i> , stage IV, V, VI	640	1357	14295	2975	138	
<i>M. lucens</i> , stage IV, V, VI	—	—	659	247	—	
<i>Pleuromamma robusta</i>	—	—	1	—	—	
<i>Centropages typicus</i>	219	130	—	64	20	
<i>Heterohabidus norvegicus</i>	1	—	85	—	—	
<i>Lucicutia longicornis</i>	—	—	1	—	2	
<i>Lucicutia</i> sp.	—	—	—	—	—	
<i>Augaptilus glacialis</i>	—	—	—	—	1	
<i>Candacia armata</i>	—	—	—	—	—	
<i>Anomalocera patersoni</i>	1	—	—	—	—	
<i>Acartia clausi</i>	6422	1895	727	—	—	

Таблица 15
Частота встречаемости массовых видов каланойда в Норвежском море, % к общему числу коленод*

(Выборка из: Østveit, 1955, с изменениями)

Глубина, м	Коленоды				
	0—50	50—100	100—600	600—1000	1000—2000
<i>Calanus finmarchicus</i>	34.83	33.77	42.25	44.34	25.51
<i>C. hyperboreus</i>	0.38	0.90	1.40	1.45	9.25
<i>Pseudocalanus minutus</i>	28.41	16.75	7.07	20.40	39.63
<i>Micropsalanus pugmaeus</i>	0.86	7.95	16.26	6.27	9.14
<i>Metridia longa</i>	0.79	3.57	10.77	2.30	0.90
<i>M. lucens</i>	?	?	?	?	?

* В таблицу не включены диктилонды и гарпактиконды, перечисленные в таблице оригинала.
** Данные, очевидно, случайно пропущены, но в тексте сказано, что 2 вида рода *Metridia* представлены значительным числом особей.

вает восточную часть северной Атлантики и с boreальными водами вдоль берегов Норвегии проникает довольно далеко на север. Западная часть северной Атлантики лишена *C. helgolandicus*. В. А. Яшнов называет этот вид представителем Лужитанской фауны, широко представленной в северо-восточной части Атлантики и в Средиземном море.

Нет необходимости давать видовой список каланойда для всей северной Атлантики, это приближено бы нас к тропической фауне, рассмотрение которой не входит в задачу настоящей книги. Как известно, обширные исследования каланойда этой части Мирового океана опубликованы в ставшей классической работе Сарса (Sars, 1924, 1925) и целом ряде других (Rose, 1929, 1933; Семенова, 1962а; Грузов, 1963; Владмирская, 1973, и т. д.).

Приведем состав фауны каланойда по разрезу от берегов Европы (мористее Португалии) до Ньюфаундленда, где могла быть захвачена частично и арктическая фауна (Владмирская, 1973). В весеннее время здесь чаще других встречаются: *Calanus helgolandicus*, *C. minor*, *Neocalanus tenuicornis*, *N. gracilis*, *Mesocera clausi*, *Calocalanus stylbrenis*, *Paracalanus parvus*, *Stenocalanus varus*, *Clausocalanus arcuicornis*, *C. furcatus*, *Aetideus armatus*, *Rhincalanus nanus*, *Eucalanus elongatus*, *Euchirella rostrata*, *Euchaeta acuta*, *Pleuromamma gracilis*, *P. borealis*, *P. xiphius*, *P. abdominalis*, *Lucicutia flavicornis*, *Heterorhabdus papilliger*, *H. spinifrons*, *Heterostylites longicornis*, *Haloptilus longicornis*. Несколько реже встречаются: *Eucalanus monachus*, *Aetideopsis multiserrata*, *Chiridius porpei*, *Undeuchaeta major*, *Scolecithiricella ovata*, *S. abyssalis*, *S. dentata*, *S. vittata*, *S. fowleri*, *Metridia venusta*, *Phyllopus helgae*, *Candacia armata*, *C. longimana*, *C. varians*. В слое 200—500 и 500—1000 м были найдены глубоководные виды: *Bathycalanus princeps*, виды р. *Spinocalanus* и другие формы.

Для района Ньюфаундлендской банки приводим также комплекс видов (Семенова, 1962а), характеризующие в основном boreальную часть моря северной Атлантики (только холодноводный комплекс Лабрадорского течения должен быть отнесен к Арктической области).

Холодноводный комплекс Лабрадорского течения: *Calanus glacialis*, *C. hyperboreus*, *Metridia longa*.

Тепловодный комплекс Атлантического течения: *Calanus helgolandicus*, *C. minor*, *N. tenuicornis*, *Eucalanus monachus*, *Mesocera clausi*, *Metridia lucens*, *Pleuromamma robusta*, *P. abdominalis*, *Centropages bradyi*, *Calocalanus tenuis*, *C. styliremis*.

Неритический комплекс: *Centropages hamatus*, *Acartia longiremis*, *Temora longicornis*, *Tortanus discaudatus*, *Pseudocalanus minutus*.

Батипелагический комплекс: *Rhincalanus nasutus*, *Spinocalanus* sp., *Aetideus armatus*, *Aetideopsis rostrata*, *Euchirella rostrata*, *Gaidius tenuispinus*, *Metridia discretata*, *Pleuromamma xiphius*, *P. borealis*, *P. gracilis*, *Scolecithiricella ovata*, *S. dentata*, *S. vittata*, *Scaphocalanus affinis*, *Lucicutia flavicornis*, *Paraeuchaeta norvegica*, *Heterorhabdus norvegicus*, *H. robustus*, *H. spinifrons*, *Augaptilus hecticus*, *Haloptilus longicornis*.

Балтийское море. Внутриматериковое море, связанное с Северным морем датскими проливами. Водосборная площадь его в 4 раза больше площади его акватории и потому наибольшая соленость его вод — всего 10‰ в датских проливах, а в Финском заливе она еще падает до 4—4‰. Эти условия ограничивают распространение морских видов каланойда. Далеко на восток проникают только эвригалльные формы, сменяющиеся в Финском и Ботническом заливах сперва солоноватоводной, а затем и пресноводной фауной.

К широко распространенным в Балтийском море (за исключением его восточной части) видам относятся *Paracalanus parvus*, *Acartia longiremis*, *A. bifilosa*, *A. tonsa*, *Eurytemora hirundo*, *E. hirundinoides*, *E. affinis*, *Pseudocalanus minutus*, *Temora longicornis*, *Limnocalanus grimaldii*, а в более глубоких частях моря — *Calanus finmarchicus*. В биогеографическом отношении состав каланойда позволяет отнести море к Boreальной области.

Черное море — придоличный водоем Средиземного моря (которое в этой книге не рассматривается), но отличающийся от него опреснением (соленость у поверхности Черного моря 17—18‰ и у глубинных вод 22.5‰, в Средиземном море — 33—34‰) и мощным зараженным сероводородом слоем глубже 100—125 м. Как отмечает Зенкевич (1963), фауна моря складывается из различных элементов: в лимане и устьях рек представлена реликтовая каспийская фауна, вся основная центральная часть моря заселена эвригалльными элементами средиземноморской фауны.

В целом каланойда Черного моря, как и вся остальная фауна, представляют собой крайне обедненный дериват фауны Средиземного моря.

Полный список каланойда включает 16 видов, причем 5 из них — виды опресненных вод лиманов (Долгопольская, 1969): *Calanus helgolandicus* (по Яшнову, 1955; var. *ponticus* важнейший компонент кормового планктона Черного моря, *Pseudocalanus minutus*, *Paracalanus parvus*, *Centropages kroeyeri* (по: Gurjev, 1927, а по: Ковалев, 1967а — самостоятельный вид *C. ponticus* Карагаев), *Centropages spinosus*, *Diaptomus gracilis*, *Diaptomus salinus*, *Calanipeda aquaedulcis*, *Eurytemora affinis*, *E. velox*, *Anomalocera paterstoni*, *Pontella mediterranea*, *Labidocera brunescens*, *Acartia (Acartiura) clausi*, *A. (Paracartia) latitsetosa*, *A. (Acanthcartia) italica*.

Теперь следует ответить на довольно не простой вопрос: к какой биогеографической области (по каланойда) следует отнести Черное море? Зенкевич (1963) относит его к Средиземноморско-Лужитанской подобласти Boreальной области. Приведенный выше список каланойда подтверждает эту точку зрения.

Азовское море — «по существу обширный, весьма мелководный и слабосоленый лиман Дона» (Зенкевич, 1963, с. 262). Средняя соленость Азовского моря 11.2‰, поэтому только немногие эвригалльные морские каланойда обитают в этом море. По своему происхождению их можно разделить на следующие категории:

- 1) новозевкинские реликты: *Heteroscore caspia*;
- 2) средиземноморские иммигранты: *Acartia clausi*, *A. (Paracartia) latitsetosa*, *Centropages kroeyeri* (= *C. ponticus*), *Labidocera brunescens*;
- 3) пресноводные формы: *Calanipeda aquaedulcis* (массовое развитие в Азовском море).

Наибольшее развитие каланойда приходится на июль—август, основные формы (по биомассе до 600 мг/м³) — *Acartia clausi* и *A. latitsetosa*, *Centropages kroeyeri* и *Calanipeda aquaedulcis*. Последний вид в Таганрогском заливе дает по биомассе до 1500 мг/м³. Кроме перечисленных выше видов каланойда, встречаются *Paracalanus parvus*, виды родов *Diaptomus* (*D. gracilis*, *D. salinus*) и *Eurytemora* (*E. velox*, *E. affinis*).

¹ Солоноватоводные формы.

² Некоторые виды (например, *Acartia clausi*) представлены двумя формами, отличающимися размерами тела. Необходимо выяснить, представляют ли эти формы самостоятельные виды или это фенотипическая изменчивость. Большая работа в этом отношении, а также по сравнению одних и тех же видов в Черном и Средиземном морях проделана Ковалевым (1967б).

В главе в соответствии с основной задачей книги — помочь разобраться в видовом составе каланойда морей и некоторых их частей, которые входят в «сферу действия» книги, — была сделана попытка дать общую характеристику фауны каланойда обширной части Мирового океана — почти всего северного полушария, за исключением тропических вод.

Система зоогеографического районирования, принятая в этой главе, основана на детальном изучении систематического положения именно каланойда (Бродский, 1960) и поэтому, естественно, для этой группы она и наиболее пригодна. Однако надо подчеркнуть, что эта система по существу представляет первую картину районирования каланойда Мирового океана, основанную на обработке материалов, полученных в результате советских экспедиций («Витязь»; д/э «Обь»; э/с «М. Ломоносов» и другие), охвативших все районы Мирового океана (Богоров, 1974; Богоров и др., 1957).

Необходимо отметить еще и то, что районирование пелагиали по каланойда находится в своей начальной стадии и нет еще оснований для выделения провинций и даже подобластей. Недостаточно изучены подвидовые категории, да и ряд видов, родов и семейств этой группы нуждается в основательной ревизии. Данное обстоятельство делает существующее районирование каланойда крайне обобщенным, так как степень эндемизма этой группы ракообразных весьма велика. В основном это — эндемички видового ранга, реже родового и еще реже ранга семейства. В других группах, например бентоса, ранг эндемизма значительно более высок.

В качестве общего вывода следует подчеркнуть, что система районирования пелагиали, о которой сказано вначале, показывает тесную связь распространения каланойда с широтной зональностью Мирового океана, в результате чего почти все биогеографические области по существу соответствуют широтным зонам (за исключением Бореальной и Северохоканской областей). Но и эти две области, вместе взятые, должны быть охарактеризованы как широтные зоны. Это хорошо иллюстрируется приведенным видовым составом рассмотренной акватории.¹

О вертикальном распределении каланойда. Каланойда как типичные пелагические организмы населяют всю водную толщу морей и океанов — от поверхности до дна. Такая опроманка биота отличает эту группу по их значению в общей экономике моря, например от донных организмов (бентоса), которые образуют лишь тонкую пленку на дне моря.

Литература, посвященная вертикальному распределению каланойда, обширна. Вся она, включая и специальные исследования морей СССР, сведена в монографии Виноградова (1968), но посвящена главным образом изменению по вертикали биомассы и количества особей. Данных же по изменению видового состава по глубинам относительно немного. Последнее, в связи с характером данной книги, интересует нас в первую очередь. При распределении каланойда во всей толще вод, видовой состав их в различных слоях воды неодинаков. Так, обнаружены, например, максимумы и минимумы видового разнообразия, установлена приуроченность видов, родов и даже семейств к определенным глубинам, но эта приуроченность лишь относительна и в зависимости от определенного периода жизненного цикла, биологического сезона, географической широты места и других причин многие виды каланойда меняют свое положение по вертикали. Широко распространено явление вертикальных миграций каланойда, которые делят на три группы. Приводим их по Виноградову (1968):

- 1) онтогенетические (термин Гисбрехта), или возрастные, — на разных стадиях развития вид обитает на разных глубинах;
- 2) сезонные — глубина обитания особей данного вида изменяется по сезонам. Часто это в то же время и онтогенетические миграции;
- 3) суточные — характерны для видов поверхностных и приповерхностных слоев: ночью они поднимаются ближе к поверхности, днем уходят на большие глубины.

¹ Распределение (нахождение) видов, описанных в 1-м томе по морям и частям океанов, показано в таблицах 21 и 22 в конце «Систематической части».

Существует обширная литература, в которой высказываются различные предположения о миграциях (свойственных и другим группам планктонных животных). Среди этих причин называют свет, температуру, давление, избегание хищников — зрительных планктофагов, и пищевой фактор. Если встать на эволюционную точку зрения и попытаться представить основные особенности эволюции группы каланойда, позволившие им занять важнейшее место в экосистемах морей и океанов в качестве главного промежуточного звена между фитопланктоном и потребителями (хищные ракообразные, рыбы и т. д.), то окажется вполне справедливым при объяснении возникновения миграций обратить особое внимание на «пищевой фактор» (Виноградов, 1968). Отчетливо проявляется влияние пищевого фактора в распределении по вертикали различных трофических групп копепоид. Так, в верхних слоях воды доминируют потребители фитопланктона — фильтраторы (табл. 16). На глубинах более 500—1000 м над фильтраторами начинают преобладать «хвастатели-зоофаги» (хищники), которые питаются в основном фильтраторами. За счет миграций разных трофических групп видов образуется тесная связь всей массы каланойда, населяющих водную толщу, с эвфотическим, продуцирующим слоем.

В связи с этим эволюционное значение света как фактора, являющегося причиной миграции (по данным некоторых авторов), и другие причины представляются лишь сигналами (триггерными) механизмами, сопутствующими основному пищевому фактору — фитопланктону. Возникает, конечно, и вопрос, почему же каланойда не находится постоянно в зоне обилия фитопланктона, а днем мигрирует в глубины, покидая приповерхностные слои? Существуют различные гипотезы, пытающиеся ответить на этот вопрос (Виноградов, 1968; Гейтнер, 1973). Имеются суждения о вредном влиянии метаболитов, выделяющихся в массе фитопланктона в светлое время суток и другие гипотезы, объясняющие так называемый «краевой эффект», когда, например, каланус в Норвежском и Баренцевом морях не проникает в гущу фитопланктона, а как бы «объедает» его с краю. Выдвинута и гипотеза «избегания» фитопланктона копеподами.

По определению ответа на этот вопрос пока нет.

Мигрирующие виды каланойда получили название интерзональных (Shun, 1820), или батипелагических (Naeske, 1891). Последний термин широко распространен в отечественной литературе (Бродский, 1950 и др.; Виноградов, 1954, 1955а, 1955б и др.) и предпочтительнее первого.

Каланойда составляет важнейшую группу зоопланктона (до 90—98% биомассы всего планктона), и необходимо рассмотреть связь их вертикального распределения со схемой вертикальной зональности планктона (табл. 17). Мы не приводим схемы Даля (F. Dahl, 1894), Фаулера (Fowler, 1898), Хуна (Shun, 1905), Ло-Бианко (Lo Bianco, 1904), когда не были исследованы глубины океанов. Анализируя схемы с 1948 г., когда начались интенсивные обловы глубин (экспедиции на судне «Витязь» с 1949 г.), можно найти значительную общность этих схем: авторы различают несколько (обычно 5) варьирующих по глубинам, но почти одних и тех же зон: поверхностную зону — эпипелагаль (в среднем слой 0—200 м), переходную зону — мезопелагаль (200—500 м), глубинную зону — батипелагаль (500—2000), абиссопелагаль (2000—6000) и хадопелагаль — суперабиссальная зона (> 6000 м). Очевидно, при харак-

Глубина, м	Филь-трагаторы	Хвастатели-зоофаги	Виды со смешанным типом питания
0—50	99.5	0	0.5
50—100	98.5	0	2.0
100—200	98.1	0.4	0.5
200—300	68.1	11.6	20.3
300—500	45.1	36.9	48.0
500—1000	4.0	68.0	28.0
1000—2000	9.7	66.0	22.3
2000—4000	0.34	21.3	78.3
4000—6000	0.1	25.0	75.0

Таблица 16

Изменение с глубиной значения различных трофических групп копепоид в северозападной части Тихого океана.

% от общей массы копепоид, исключая афатов (по: Арашкевич, 1966, цит. по: Виноградов, 1968)

¹ Термин же «интерзональность» как бы отрицает приуроченность видов к определенным (пусть даже и широкого диапазона) глубинам.

Т а б л и ц а 17
Схемы вертикальной зональности морского планктона

Богоров, 1948		Бирштейн, Виноградов, Чиндипова, 1954	
Поверхностная зона	0—400 м	Поверхностная зона	0—200 м
Переходная »	400—500 м	Переходная »	200—500 м
Глубоководная »	500—1000 м	Глубоководная »	500—6000 м
Наддонная »	1000—50 м над дном	верхняя	500—2000 м
		нижняя	2000—6000 м
		Зона впадин	6000 м
Бродский, 1957		Petzler, 1967 (цит. по: 1978)	
Верхняя зона	0—50 (400) м	Эпицелаггаль	0—200 м
Зона верхнего минимума	50 (400)—200 (800) м	Мезоцелаггаль	200—500 м
видов каланоида		Инфрацелаггаль	500—1000 м
		Батицелаггаль	1000—3000 м
		Хадальная зона	3000 м
Зона глубинного максимума	200 (500)—500 (1000) м		
видов каланоида			
Глубинная зона	1000—дно		
1-й этаж	1000—3000 м		
2-й »	3000—дно		
Виноградов, 1968		Перес, 1969	
Эпицелаггаль (поверхностная зона)	0—450 (200) м	Эпицелаггаль	0—50 м
Мезоцелаггаль (переходный слой)	450 (200)—750 (1000) м	Мезоцелаггаль	50—200 м
Глубоководная зона	от 750 (1000) м	Инфрацелаггаль	200—500 (600) м
Верхняя подзона — батипелаггаль	750 (1000) м	Батгаль	500—2000 (2500) м
Нижняя подзона — батипелаггаль		Абиссоцелаггаль	2000—6000 (6500) м
Этаж океанических сопелаггаль	2500 (3500) м	Хадопелаггаль	6000 (6500) м
Этаж глубин	2500 (3500)—6000 м		
Этаж ультраабиссальных глубин	6000 м		
Мелсен, 1974		Херлгер, 1974	
Эпицелаггаль (эффотическая зона)	0—200 м	Эпицелаггаль	0—200 м
Мезоцелаггаль (термосфера, афотическая зона)	200—500 м	Мезоцелаггаль	200—1000 м
Батгаль (психросфера)	500—2000 м	Батицелаггаль	1000—4000 м
		Абиссоцелаггаль	4000—6000 м
		Хадальная зона	6000—10000 м
Абиссоцелаггаль	2000—6000 м		
Хадальная зона	6000—11000 м		

теристике вертикального положения видов каланоида целесообразно применить следующие термины: эпи-, бати- и абиссоцелаггические (или просто абиссальные) виды. Различают еще и «верхнебатицелаггические» и «нижнебатицелаггические» виды. Как было упомянуто выше, все приведенные в табл. 17 схемы построены на учете вертикального распространения всего планктона в целом (главным образом по биомассе) и ни одна схема не учитывает распределение только видов каланоида.¹ Различие в глубинах слоев (зон) в схемах объясня-

¹ За исключением схемы по дальневосточным морям (Бродский, 1957).

ются двумя причинами: какая группа принималась за «главную» и то, что в разных районах Мирового океана глубины зон различны (при сравнении, например, низких, умеренных и высоких широт).¹

Вертикальные миграции каланоида иногда затрудняют отнесение их к определенной зоне, но, во-первых, виды, даже совершающие онтогенетические миграции, в разные периоды жизненного цикла постоянно находятся и зачастую изобилуют в определенной зоне, и, во-вторых, ряд видов поверхностных вод и глубоководные (батицелаггические и абиссальные) почти весь жизненный цикл проводят на свойственных этим видам глубинах. Можно привести множество примеров, иллюстрирующих приуроченность определенных видов, родов и даже семейств к определенным вертикальным зонам. Например, представители семейств *Paracalanidae*, *Sanjasiidae*, *Mesopusseidae* и в особенности *Pontellidae* — это эпицелактоные формы, семейств *Eucalanidae*, *Scototrichidae*, *Phaenidae*, *Acartiidae* — батицелаггические и др. Для абиссальных видов данных еще недостаточно, но к таковым можно отнести представителей новых родов *Parascaphocalanus* и *Zenkevitchella*. Какая же зона наиболее богата видами и какая более бедная? Как уже отмечалось, это решается по-разному для различных районов Мирового океана. К сожалению, данных по вертикальному изменению числа видов каланоида очень мало, но можно привести некоторые примеры.² Так, в Северитихоокеанской умеренной области наиболее видовое обилие было найдено в слое 200 (500)—500 (1000) м, а наименьшее — в слое 50 (100)—200 (300) (Бродский, 1957). В Беринговом море число видов меняется следующим образом: 0—40 м : 6; 10—25 м : 9; 25—50 м : 15; 50—100 м : 17; 100—200 м : 42; 200—500 м : 42; 500—1000 м : 45; 1000—3000 м : 4 вида (то же исследование). Для трех семейств (*Euchaetidae*, *Lusitidae* и *Heterothabidae*) в районе Курило-Камчатской впадины изменение числа видов следующее: 0—50 м : 4; 50—100 м : 7; 100—200 м : 10; 200—500 м : 14; 500—1000 м : 20; 1000—2000 м : 25; 2000—4000 м : 42; 4000—8000 м : 24; 6000—8000 м : 2 вида (Гелпнер, 1963). Очевидно, эти семейства глубоководные, т. е. в своем вертикальном распределении приурочены к большим глубинам. В северной Атлантике число видов начинает увеличиваться в слое 200—500 м, глубже резко возрастает (слой 500—1000 и 1000—2000 м), а еще глубже (с 2000 м) вновь уменьшается (Виноградов, 1968). В Антарктической и Нотальной областях изменение числа видов по глубинам следующее: 0—50 м : 20; 50—100 м : 30; 100—200 м : 37; 250—500 м : 56; 500—750 м : 78; 750—1000 м : 80 видов (Verwoort, 1957).

Таким образом, известное «гущение» числа видов происходит в районе стыка эпи- и батицелаггических видов (в Атлантике около 1000—2000 м, в северных морях Тихого океана около 500—1000 м), но такого рода максимума (а их может быть и больше одного), хотя и имеют специфику регионального характера, в общем довольно сходны по амплитуде глубин. Есть и отличия, например, в Арктическом бассейне максимум видов (40) приходится на тот же слой (200 (300)—800 (1000)), что связано в данном случае со слоем «атлантической воды», но обеднение видами более глубоких слоев воды здесь не происходит и в слое 800 (1000)—3000 (4000) м все еще присутствует 31 вид (Бродский и Никитин, 1955; Johnson, 1963).

В заключение процитируем Виноградова: «То что в слоях наиболее резкой смены фауны обычно меняется и пищевая структура сообществ, говорит о при- mate биологических (в данном случае пищевых) факторов в создании биологической зональности океана» (1968, с. 287).

ТЕХНИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ И ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛА

Техника определения относительно проста. Надежное определение вида или рода, семейства в большинстве случаев может быть проведено только по половозрелой (VI копеподитной) стадии, так как нередко даже у V стадии иное

¹ Известно явление субмертенции, когда холодноводные виды, обитающие в эпипелагиали в высоких широтах, в умеренных, а тем более низких, встречаются на значительных глубинах.

² См. также главу «Характеристика фауны *Salanoida*».

число члеников плавательных ног, иная длина антенн и, главное, иное строение пятой пары ног самца (она еще не сформирована). Конечно, для тех видов, у которых изучены стадии развития, возможно определение до вида и по половозрелым стадиям.

С практической приобретает опыт, который позволяет отличать неподозреваемые стадии разных видов по их размерам, общей конфигурации тела и особенно по контуру головы, а также по характерным особенностям: зазубренности концевых щетинок плавательных ног, рostrуму, расчлененности $P1 - P5$, а главное по числу члеников и строению абдомена.

Живые каланоиды обычно прозрачны, но быстро теряют прозрачность после смерти. Поэтому определение живых или только что фиксированных экземпляров легче, чем давно фиксированных. К тому же фиксированные копеподы обеспечивают, а цвет в значительной мере помогает определению, так как многие виды имеют свою характерную окраску. Поэтому нужно, если есть живые или только что фиксированные особи, наметить на рисунке цвет и расположение цветовой пятны или дать общую окраску тела. Определение должно сопровождаться изготовлением контурных рисунков при помощи рисовального аппарата, без чего невозможно сравнение различных особей друг с другом. Полезно использование и микрофотографий, но они не всегда дают хорошее изображение, так как при значительном объеме органа или целой особи на микрофотографии фиксируется оптический срез объекта, в то время как рисунок позволяет изобразить нужные детали с учетом его объема.

Безусловно, желательное применение стереоскана, который позволяет получить объемные изображения как целых рачков, так и их частей, деталей покровов, придатков и т. д. Уже накоплен известный опыт по применению стереоскана для изучения каланоида (Grise, Lawson, 1974; Vaupel-Klein, 1972; Fleming, 1973; Sullivan e. a., 1975).

Для работы необходим микроскоп с малым (очень удобен объектив «искатель» $\times 3.7$), средним и большим увеличениями. Иногда нужна и иммерсия для рассматривания мелких деталей. Обязателен бинокулярный микроскоп с осветителем, без которого невозможна препаровка и определение, а для изготовления рисунков — рисовальные аппараты (РА4—РА7 и т. д.), они же могут быть приспособлены и для бинокля.

При микрофотографировании используются специальными фотоаппаратами, придаваемыми к некоторым моделям микроскопов, или обычными, соединяемыми с тубусом микроскопа специальными переходными фотонасадками.

Из препаровальных инструментов особенно тщательно должны быть сделаны иглы, которые лучше всего изготовлять из тонких энтомологических булавок (можно применять обычные булавки или швейные иголки, но их необходимо заглаживать). Для переноса отдельных рачков используют тонкие пинцеты или энтомологические булавки. На конце булавки делают маленький крючок путем острого удара кончика о твердый предмет, этим крючком поддевают рачка у основания антенн. Для измерений и изготовления препаратов нужны предметные, покровные стекла, желательно предметные стекла с луночкой, «солонки» или часовые стекла для препаровки, пинетки (выпущенные на спиртовке из стеклянной трубки), глицерин, глицерин-желатин, жидкости Фора или канадский бальзам и какие-либо красители для подкраски объектов по мере необходимости.

Обработку проб и подсчет особей ведут в счетных камерах различных систем, из которых наиболее распространены камеры Богорова, заполняемые при помощи шпатель-пипеток соответствующего объема.

При определении сперва необходимо отделить половозрелые стадии от копейд и затем самцов от самок. Выбрав особь, подлежащую определению, делают измерения и тотальный рисунок как сверху, так и сбоку. Измерение рачков производится окулярным микрометром микроскопа или, чаще, бинокляра со спины или сбоку от конца головы до конца каудальных ветвей (щетки не включаются в общую длину тела). Если на переднем конце тела имеется шип или гребень (как у видов родов *Gaetanus* или *Scottocalanus*), он входит в общую длину тела. На рис. 65 дана схема измерений, характеризующих форму тела. Надо учитывать, что длина цефалоторакса может быть измерена по спинной

поверхности без учета выростов последнего торакального сегмента или сбоку, включая и их длину. Нами принято последнее. Ширина цефалоторакса измеряется в самом широком месте. Надо иметь в виду, что длина тела, измеренная как сумма длин цефалоторакса и абдомена, — величина изменчивая. Как известно, длина абдомена может быть различной в зависимости от степени «сцепления» его сегментов, т. е. той степени, с которой эти сегменты вдвинуты один в другой. Поэтому для анализа изменчивости длины вида иногда измеряется не общая его длина, а длина цефалоторакса.

Определение длины цефалоторакса, абдомена, длины и ширины их сегментов, а также каудальных ветвей можно производить по рисунку, сделанному при достаточном увеличении или непосредственно измерением объекта. Антенну можно измерять от члениковой или неотчлененной, но расправленной вдоль тела, хотя при этом сохраняется небольшой изгиб в проксимальной части. При характеристике видов, однако, используются не абсолютные значения этих величин, а их отношение к длине тела или цефалоторакса принятой за единицу.

После измерения объекта приступают к отделению конечностей с помощью двух очень тонких игл. Одной иглой прокалывают или прижимают экземпляр, стараясь не повредить конечности, и, придерживая его, другой иглой осторожно отделяют ротовые придатки последовательно, начиная с антеннулы, а затем и плавательные ноги. В целях сохранения экземпляров редких видов следует отчленять конечности только с одной стороны иглы. Отделенные конечности сразу переносят в глицерин на конце на предметное стекло в глицерин с водой или в кашельку жидкости Фора (если сразу же делают постоянный препарат), где их раскладывают по порядку. Делать точный и тщательный рисунок или серию микрофотографий лучше до изготовления постоянного препарата, потому что при изготовлении рисунка и особенно фотографии иногда бывает нужно поворачивать объект. Постоянные препараты изготавливают в глицерин-желатине, жидкости Фора или канадском бальзаме (см. дальше).

Следует иметь в виду, что в каждом роде имеется свой специфический «набор» признаков для определения вида, который должен быть учтен при изготовлении рисунков. Как обязательный минимум, должны быть даны следующие рисунки: вид со спины (с антеннулой), при большом увеличении голова, рostrум, ротовые части, все пары плавательных ног, абдомен со спины и сбоку, а также обязательно при большом увеличении генитальное поле вентрально и сбоку. Последнее иногда имеет большое значение для различения видов.

Такой порядок работы, совершенно естественно, мы рекомендуем при обработке нового или особенно ценного материала. В случае же определения обычных массовых видов детальные рисунки не нужны, если конечно не ставится задача изучения изменчивости или сличения серии особей из разных районов. Такие рисунки могут быть даже несколько схематизированы, т. е. при отсутствии каких-либо особенностей можно, например, не изображать полностью щетки на плавательных ногах, отмечая лишь их основания, по которым при необходимости можно установить число самих щетинок. Щетки каудальных ветвей желательны (а для видов некоторых родов и необходимо) давать полностью, отмечая голые или опушенные и каковы их относительная длина и степень симметрии.

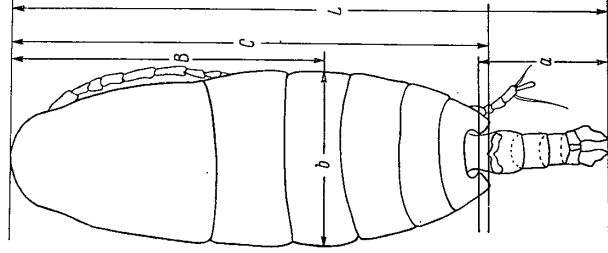


Рис. 65. Самка VI стадии *Calanus glacialis* со схемой измерений (по: Бродский, 1972).

L — длина тела, a — длина абдомена, b — наибольшая ширина тела; B — наибольшее удлинение ширины тела от его переднего конца; c — длина антенны; d — длина цефалоторакса.

Иногда случается, что признаки, используемые для диагностики, в различной степени варьируют, поэтому в таких случаях, если имеется несколько экземпляров определяемого вида или еще лучше — целые серии, надо делать и сравнительные рисунки или микрофотографии деталей серий особей. Иначе говоря, следует всегда убеждаться, если возможно, изменив или стабилизировав тот или иной признак. Особенно тщательно определяют число члеников на ветвях плавающих ног, так как границы между ними могут быть иногда нечеткими, что может привести к ошибочным определениям, к тому же следует заметить, что в одном и том же роде могут быть виды с уклоняющимся числом члеников на какой-либо ноге.

Существенное значение для различения видов и подвидов имеет конфигурация дорсальной поверхности (линии «спины» и «лба» при рассмагивании кополоты сбоку). Весьма характерны, например, линии «спины» у видов родов *Metridia* или *Lusitana*, видоспецифична линия «лба» видов р. *Salpinx*. Определение кривизны контура делается различными способами: при помощи трех перпендикуляров (Кос, 1972), четырех (Шуналов, 1972) или одного (Frost, 1974). Необходимо также определение не только длины каудальных ветвей, но и соотношения их длины и ширины.

Изготовление препаратов — весьма несложный процесс, так как теперь чаще заключают объекты в глицерин-желатин или жидкость Фора, а не в каудский бальзам. Объект (плавающие ноги, ротовые части, abdomen и т. д.) переносят в солонку или часовое стекло с пресной водой, куда добавляют несколько капель какой-либо краски (метилового зеленого, метил-виолета или розина). Выдерживают несколько часов и затем промывают в чистой воде, куда осторожно добавляют несколько капель глицерина. Через сутки воду отсасывают и добавляют еще глицерина. Спустя несколько часов объект переносят на предметное стекло и, осторожно нагрев на водяной бане глицерин-желатин, накладывают его на покровное стекло и покрывают им объект, следя, чтобы под ним не было пузырьков воздуха. Если объект крупный, то, чтобы он не был деформирован стеклом, под него кладут обломки капилляров или делают «шожки» из воска. По другой методике кусочек глицерин-желатина расплавляют на предметном стекле и переносят объект в образовывающуюся капиллярку, которая и накрывается покровным стеклом.

Еще более просто использование жидкости Фора. В каллю этого вещества можно переносить объекты без какой-либо предварительной подготовки, практически из любой жидкости, будь то спирты, формалин, пресная или морская вода. Правда, препараты, так же как и в случае применения канадского бальзама, нуждаются в последующей двухдневной сушке в термостате при температуре 40—60 °С и окантовке каким-либо достаточно прочным лаком.

Тотальные препараты крупных видов кополот можно обрабатывать 10—20%-ным раствором едкого кали и тщательно промыв водой, просветлять глицерином. Хорошие результаты дает просветление небольших объектов молочной жидкостью.

Значительно более прочные препараты получают в канадском бальзаме, но при этом необходимо обезживание объекта в спиргах возрастающей крепости (70°, 90° и абсолютном). Просветляют кислородом (или толуолом) или глицеринным маслом, переносят объект на предметное стекло, капая сверху канадский бальзам (или копал) и накрывают покровным стеклом.

Препарат этикетирован. Он является документом, подтверждающим правильность определения, так же как и тщательные рисунки, выполненные при помощи рисовального аппарата, или микрофотографии.

В заключение нужно отметить, что для диагностики видов используются различные признаки в разных родах, но почти всегда важно строение ротовых частей, плавающих ног, в особенности Р4 и Р5, и генитального поля. Последнее привлекает все большее внимание систематиков (Бродский, 1967; Гелпнер, 1968) как иногда наиболее надежная видоспецифичная структура. Некоторые традиционные признаки, напротив, оказались сильно изменчивыми (например, Р5 видов р. *Metridia*), поэтому, если есть возможность, следует сравнивать особей целой серии. При этом полезно применение хотя бы элементарных величин вариационной статистики (см., например, Бродский, 1965а, 1967б, 1972).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Диагноз подотряда SALANOIDA

Свободноживущие мелкие (от долей миллиметра до 10—17 миллиметров длиной) планктонные ракообразные. Резкое сужение, отделяющее относительно широкий цефалоторакс от относительно узкого и тонкого abdomen (метасомы), морфологически совпадает с границей между этими отделами тела, проходящей по дистальному краю последнего 5-го торакального сегмента. У *Naupacticoidea* и *Susloroidea* эта граница не гомологична таковой *Salanoidea* и протегает между 4-м и 5-м торакальными сегментами. Последний присоединен к сегментам abdomen и несет рудиментарные конечности. У *Susloroidea* он относительно резко сужен по сравнению с предыдущими торакальными, у *Naupacticoidea* у большей части видов размер сегментов метасомы почти не отличается от сегментов переднего отдела. Abdomen в большинстве случаев четырехчлениковый у самки и пятичлениковый у самца (хотя число члеников может и сокращаться до 1—2), лишен конечностей и подвижен в вертикальной плоскости. Каудальные ветви с длинными (иногда длиннее тела) опушенными щетинками. Первый сегмент abdomen самки нередко относительно более объемистый и широкий, чем остальные, часто с вентрально-выступом, на котором открываются 2 половых отверстия, окруженные иногда комплексом сопутствующих структур, называемых генитальным полем.

Глаза с наружными покровными линзами отсутствуют у подавляющего большинства форм. В немногих случаях, когда имеются 1—2 пары кутикулярных линз, они располагаются близ переднего края цефалона и, если сближены, то никогда не бывают объединены в компактный слоенный непарный глаз, сдвинутый от переднего края к центру цефалона.

25—26-члениковые антеннулы всегда длиннее цефалона. У самцов части групп одна из пар антеннул (но никогда обе!) бывает превращена в хватательный орган (генкулирующая антеннула), используемый для удержания самки при копуляции.

Мандибулы, как правило, грызущего типа с относительно короткой, всегда в различной степени зазубренной жевательной пластинкой (никогда не бывает выгнутой и стилетовидной), несущей щупик, обычно с хорошо развитыми ветвями. Верхняя и нижняя губы относительно небольшие, прикрывающие жевательные пластинки мандибул, никогда не бывают преобразованы в сифон или присоску. Максиллулы всегда короткие, в общем лопастевидные, двуветвистые, обычно окаймленные перистыми щетинками. Максиллы и максиллинеры фильтрующие или хватательного типа с укорачивающимися дистально члениками.

4 первые пары грудных ног обоих полов всегда двуветвистые, плавающего типа, снабженные длинными опушенными щетинками на эндоподитах и вступившем на край эндоподитов и тонкими нерасширенными и неуплощенными шишками на внешнем крае последних. Пятая пара ног самок обычно симметрична, чаще бывает в различной степени редуцирована или атрофирована вовсе. Та же пара конечностей самцов никогда не бывает атрофирована, но всегда в той или иной степени асимметрична и часто преобразована в орган, помогающий удержанию самки при копуляции и передаче ей сперматофоров.

Сердце имеется. Гонады непарные, открывающиеся парными яйцеводами у самок и единственными левым семяпроводом у самок. Самка откладывает яйца в воду или носит их в одном, реже в двух яйцевых мешках. В онтогенезе проходят через 6 науплиальных и 6 копепоидных стадий, сменяющих друг друга в результате линьки.

У каланоида наблюдается значительный половой диморфизм. Антеннулы самца часто уплощены, чего нет у самок, и всегда обильно снабжены эстетасками. Генукулирующая антеннула свойственна только самцам. Самцы никогда не бывают без P5, в то время как у самок P5 иногда отсутствует. P5 самца обычно крупная и хорошо видна сбоку даже без препаровки, у самок, если есть, обычно меньше плавательных ног. Половое отверстие самок всегда расположено на вентральной стороне генитального (первого) сегмента живота. Этот сегмент всегда крупнее остальных, так как состоит из 2 или большего числа слившихся сегментов, и часто вздут с вентральной стороны, образуя здесь вентральный выступ. На этом выступе обычно в центре так называемого генитального поля и открывается половое отверстие, прикрытое, или не прикрытое крышечкой (щитком). Число сегментов живота самок 3—4, реже 1—2 и всегда меньше такового у самок (4—5). Генитальный (первый) сегмент живота самок, где открывается половое отверстие, всегда меньше других. Половое отверстие всегда расположено асимметрично, обычно с левой стороны.

Населяют главным образом морские воды, в которых обитают от поверхности до максимальных глубин Мирового океана. Часть планктонно-бентических видов связана с дном, некоторые группы проникли в солоноватые и даже пресные воды. Посюду образуют многочисленные популяции, составляющие до 90—98% численности и биомассы всего зоопланктона. Играть первостепенную роль в экосистемах пелагиали моря, будучи первым звеном в цепи консументов, связывающих продуцентов (фитопланктон) с промысловыми беспозвоночными, рыбами и млекопитающими. Играть также важную роль в перемещении вещества и энергии от поверхности к глубинным и донным экосистемам. Всего в мировой фауне около 1700 видов.

В литературе по фауне Salanoidea отдельных районов Мирового океана почти нет таблиц для определения семейств. Единственная попытка как-то сгруппировать семейства, дать возможность их определения, пользуясь дихотомической системой, сделана К. А. Бродским (1950). Однако и эта таблица, к сожалению, не всегда дает возможность уверенно определить роды, которые еще недостаточно четко характеризуются общими для семейства признаками. Кроме того, некоторые роды разные авторы причисляют к различным семействам. Имея в виду эти объективные трудности, отражающие недостаточную изученность группы по сравнению с предыдущим вариантом (Бродский, 1950) таблицу для определения семейства каланоида, к сожалению, характеризуются не одним, а целым рядом различных признаков. Так, одним из важнейших признаков является членистость ветвей плавательных ног, которая в таблице дается формулой, где в числителе стоит количество члеников экзоподита, а в знаменателе — экзоподита. Порядок описания определяется порядком плавательных ног: P1, P2, P3, P4 и P5, но последний пара ног обычно характеризуется особо. Существенную помощь при определении каланоида оказывают следующие признаки: рисунок P5 самок и самок и других деталей строения этих ракообразных. Следует постараться проверить те же и антитезы по рисункам. До выхода в свет 2-го и 3-го томов «Вослоного ракообразные (Sopronoda, Salanoidea) морей СССР и сопредельных вод» можно найти почти все упоминаемые в таблице признаки на рисунках в работе «Вослоного рачки Salanoidea дальневосточных морей СССР и Полярного бассейна» (Бродский, 1950).

Всего в таблицу включено 27 семейств (в мировой фауне каланоида в настоящее время насчитывается более 30 семейств). Семейства, не встреченные до сих пор в водах умеренных и высоких широт северного полушария или не найденные в фауне морей СССР и сопредельных вод, в таблицу не включены.

Диморфизм каланоида диктует необходимость дать таблицы для определения семейств отдельно по самкам и самцам. Различение полов по половозрелым каланоидам VI стадии может быть сделано по следующим признакам:

1 (2). Плавательных ног 4 или 5 пар (P5 нередко отсутствует). P5, как правило, симметрична. Абдомен трех-четырех-, реже одно-двух сегментный. Первый (генитальный) сегмент обычно длиннее, а нередко толще и шире каждого из последующих сегментов живота. Половое отверстие открывается на вентральной стороне сегмента, иногда в центре сложной морфологической структуры, именуемой генитальным полем. Оно расположено у некоторых групп на вершине вентрального выступа сегмента (генитального выступа) Самки.

2 (4). Плавательных ног 5 пар. P5 всегда в большей или меньшей степени асимметрична, нередко длиннее P1—P4, часто преобразована в сложный аппарат, используемый при копуляции. Абдомен редко трех-, чаще четырех- или пятисегментный. Генитальный сегмент короче каждого из последующих, с половым отверстием на боку (обычно слева) . . . Самцы.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВ SALANOIDA

По самкам¹

- 1 (22). Абдомен не более чем из 3 сегментов.
- 2 (24). P5 есть.
- 3 (6). P5 плавательного типа, мало отличается от предыдущих пар (P1—P4). Членистость P1—P4: 3/3, 3/3, 3/3, 3/3.
- 4 (5). На 2-м членике экзоподита P5 вместо внутренней щетинки есть пальцевидный вырост, не отделенный от членика. Последний торакальный сегмент часто с выгнутыми в острии задними углами; генитальный сегмент часто асимметричный, с вооружением из шипов и крепких щетинок Centropagidae.
- 5 (4). Пальцевидный вырост на P5 отсутствует. Мандибулы с удлиненной и узкой жевательной пластинкой. Ротовые конечности в разной степени, но сильно изогнуты, они часто снабжены особыми грибовидными образованиями, иногда очень мелкими Angar-tilidae (*Neangartilus*,² *Angartilus*, *Centraugartilus*, *Euaugartilus*).
- 6 (3). P5 неплавательного типа, сильно отличается от предыдущих пар (P1—P4). Членистость P1—P4 может быть иной.
- 7 (8). Внутренний край первого членика экзоподита P2 с вырезкой и одним крючком или парой крючков. Рострум из двух нитей. На одной стороне торакса у видов р. *Pleuromatma* есть асимметрично расположенное круглое черное пятно в виде knobки или пуповины. Задние углы анального сегмента живота оттянуты в виде сосочков. Членистость P1—P4: 3/3. Metridiidae.
- 8 (7). Внутренний край 4-го членика экзоподита P2 без вырезки и без крючков.
- 9 (14). Членистость P1—P4: 3/1—3, 3/2, 3/2, 3/2.
- 10 (14). В передней части цефалора есть одна или две пары кутикулярных линз, часто линза есть и у основания рострума. В передней же части цефалорака имеются латеральные выросты в виде крючков или со сглаженной вершиной. Абдомен одно-трехчлениковый, часто асимметричный. Членистость P1: 3/2—3 Pontellidae.
- 11 (40). Кутикулярных линз нет.
- 12 (15). В передней части цефалоторакса есть непарное пигментное пятно — «глазок».
- 13 (14). Перед верхней губой есть полукруглая пластинка, густо усаженная короткими щетинками. Рострум всегда отсутствует. Абдомен и режа каудальные ветви асимметричны. Членистость P1: 3/2—3. P5 одноветвистая, из 2—3 члеников; дистальный членик серповидно изогнут . . . Tortanidae.
- 14 (13). Перед верхней губой нет полукруглой пластинки. Рострум имеется, из 2 нитей (Rostrata) или его нет (Arostrata). Последний торакальный сег-

¹ Случаи, когда признак какого-то из родов не совпадает с характерным для семейства, специально оговорены.

² Членистость P1 в роде *Neangartilus* 2/2.

- мент и абдомен часто с пищиками и шишами. Членистость P1: 3/2. P5 2-зчленниковая, однотипная почти у всех видов, дистальный членник преобразован в крепкую изогнутую пиловидную щетинку, часто зазубренную; проподит несет одну длинную опушенную щетинку . . . **Acarbitidae**. 145 (12). В передней части цефалона непарного пигментного пятна — «глазка» нет.
- 16 (17). Передний конец цефалоторака обычно прямоугольной формы, задние углы последнего торакального сегмента оттянуты в острия, они и абдомен часто асимметричны. Максилла мощная по форме напоминает кошу, с крепкими дистальными щетинками, максиллипада сильно редуцирована. Наружный край члеников экзоподитов P2—P4 мелко зазубрен. Членистость P1: 3/2. У ряда видов темный пигмент окрашивает часть тела, а часто и плавательные ноги рачка в темно-коричневый или черный цвет. Последний членик P5 всегда без выроста, самый длинный и плавно изогнут внутрь . . . **Sandacidae**.
- 17 (16). Передний конец цефалоторака закруглен. Последний торакальный сегмент часто с латеральными крыловидными выростами. Предпоследний членик P5 с большим часто зазубренным внутренним выростом (*Eurytemora*), если без этого выроста (*Temora*), то цефалоторак сильно расширен в передней трети своей длины . . . **Temoridae** (*Temora*, *Eurytemora*).¹ 18 (9). Членистость P1—P4: 2—3/1—2, 3/3, 3/3, 3/3. Тело удлиненной формы. 19 (20). Антеннулы вдвое длиннее тела. Сперматеки почти шаровидной формы. Членистость P1: 3/1 . . . **Mesopoceridae**.
- 20 (19). Антеннулы длиннее тела не более, чем в 1.5 раза. Сперматеки не шаровидной формы. Задние углы 2-го—4-го торакальных сегментов по бокам вытянуты в шиловидные выросты, на спинной поверхности этих сегментов и генитального сегмента есть по 2 пипа. Членистость P1: 2/2 . . . **Eucalanidae** (*Rhincalanus*).
- 21 (2). P5 нет. Передняя часть цефалона округлой или треугольной формы, иногда с латеральными расширениями в области притяжения антеннул и предантеннальными сжатиями. Членистость P1: 2—3/2 . . . **Eucalanidae** (*Eucalanus*).
- 22 (1). Абдомен из 4 сегментов (исключения редки, см. тезу 35). 23 (54). P5 есть. 24 (39). Членистость P1—P4: 3/3. Очень редко экзоподит или экзоподит P1 двухчленниковые.
- 25 (34). P5 плавательного типа, мало отличается от предыдущих пар (P1—P4), но на ней могут быть особые образования.
- 26 (29). P5 плавательного типа, без особых образований.
- 27 (28). На 3-м членике экзоподита P2—P4 3 наружных пипа. Коксоподит P5 всегда гладкий. Колеподы крупные: 8—17 мм . . . **Megacalanidae**.² 28 (27). На третьем членике экзоподита P2—P4 2 наружных пипа. Протоподит цефалона закруглен, очень редко с гребнем (один вид), задние углы последнего торакального сегмента закруглены, реже заострены . . . **Calanidae**.
- 29 (26). P5 плавательного типа с особыми образованиями.
- 30 (33). Каудальные ветви длинные, обычно примерно в 3—5 и более раз превосходят по длине свою наибольшую ширину, если обычной длины, то асимметричны.
- 31 (32). На передней поверхности базиподита P1, близ основания экзоподита, низкий цилиндрический плосковершинный выступ со щетинкой при основании. Цефалон без насечки спинного конгура. Каудальные ветви длинные, в 3—10 и более раз длиннее своей ширины, симметричные или чуть асимметричные, их дистальные концы с параллельными краями, не скоплены. P5 с длинной внутренней щетинкой на 2-м членике экзоподита . . . **Lucicutiidae**.³

- 32 (34). На базиподите P1 нет плосковершинного выступа. Цефалон с насечкой спинного конгура. Каудальные ветви в 3—5 раз длиннее своей ширины, обычно асимметричные, дистальные концы их скоплены, асимметричны по длине и каудальные щетинки, а именно левая внутренняя значительно длиннее правой. Правая и левая мандибулы различной формы или с различным числом зубцов . . . **Heterohabidae**.
- 33 (30). Каудальные ветви короткие, симметричные. Мандибулы с удлиненной и узкой жевательной пластиной. Ротовые конечности в разной степени, но сильно редуцированы. Дистальные щетинки максиллипод крупные, сильно изогнуты, часто снабжены особыми грибовидными образованиями, иногда очень мелкими. Каланоиды обычно очень прозрачны с удлиненным, иногда расширяющимся кпереди и высоким (*Pachyptilus*) цефалотораксом и укороченным абдоменом. Иногда имеется фронтальный пип (*Haloptilus*) . . . **Augaptilidae** (*Pachyptilus*,¹ *Pseudoaugaptilus*, *Haloptilus*).
- 34 (25). P5 неплавательного типа, сильно отличается от предыдущих пар ног (P1—P4).
- 35 (36). Есть непарный «глазок» с кольцом мелких линз. Генитальный сегмент чаще всего с выдающимся крючковидным ventральным выступом. P5 одноветвистый, трехчленниковый, протостомный. Задние края последних сегментов торака и абдомена, кроме анального, часто с мелкими шишками. У некоторых видов абдомен двух-трехсегментный . . . **Pseudodiaptomidae**.
- 36 (35). Нет непарного «глазка» с кольцом мелких линз.
- 37 (38). Вершина цефалона чаще всего заострена, треугольная. Мандибулярный щупик без экзоподита. Последний торакальный сегмент с крыловидными выростами, редко с закругленными задними углами. P5 трехчленниковая, редко одно- или двухчленниковая, предпоследний членик с внутренней стороны с выступом, несущим 1—3 щетинки. Часто щетинки роговых конечностей и каудальных ветвей длинные, длинно опушены и ярко окрашены . . . **Arctellidae** (*Arctellinae*).
- 38 (37). Вершина цефалона закруглена. Мандибулярный щупик с экзоподитом. Задние углы последнего торакального сегмента короткие, не заострены. P5 пятичленниковая, с зубцами на вершине дистального членика . . . **Arctellidae** (*Phyllorinae*).
- 39 (24). Не все ветви плавательных ног P1—P4 трехчленниковые, часто число члеников на экзоподитах может быть иным.
- 40 (53). Экзоподиты и экзоподиты P3—P4 трехчленниковые, экзоподит P2 двух-трехчленниковый.
- 41 (44). Экзоподит P2 обычно трехчленниковый, экзоподит P1 одно-трехчленниковый.
- 42 (43). Апикальные пипы экзоподитов P2—P4 мелко зазубрены. Базиподит P1 уплощен, с выступом на наружной стороне. На базиподите P3 есть длинный, слегка изогнутый наружный пип. Членистость P1—P2: 3/1—2, 3/3 . . . **Bathypontidae** (*Bathypontia*,² *Zenkevitchella*).
- 43 (43). Апикальные пипы экзоподитов P2—P4 гладкие. Росгрум из двух тонких нитей. Наружный край 3-го членика экзоподита P2—P4 зазубрен. Базиподит P3 без наружного пипа. P5 однорезцовая, двухчленниковая, симметричная, в дистальной части 2-го членика имеется внутренняя довольно длинная щетинка и наружный пип, иногда есть дополнительные маленькие пипики. Членистость P1—P2: 3/2, 3/3 . . . **Paracalanidae** (*Paracalanus*).
- 44 (41). Экзоподит P2 всегда двухчленниковый, экзоподит P1 одночленниковый.

¹ Экзоподит P1 у рода *Pachyptilus* двухчленниковый.

² У рода *Bathypontia* максилла с 6 длинными дистальными щетинками мелко зазубренными и искривленными в дистальной трети. У некоторых видов этого рода экзоподит P2 двухчленниковый. P5 трехчленниковый, обычно симметричный с апикальным пипом и маленьким наружным пипом.

¹ К этому же семейству относятся род *Temora*, но систематическое положение его неясно.

² Экзоподит P1 у *Bathypontia richardi* двухчленниковый.

³ Экзоподит P1 у некоторых видов *Lucicutia* двухчленниковый.

- 45 (50). На максилле есть щетинки, преобразованные в чувствительные придатки.
- 46 (49). На максилле дистальные щетинки значительно преобразованы в чувствительные придатки. Обычно есть вооружение из шпиков на поверхности члеников P1—P4.
- 47 (48). На эндоподите максиллы 1 лентовидный и 7 чувствительных придатков с утолщенными вершинами. Щетинки дистального членика P5 не длинные, обычно короче членика. Максиллипеда некоторых родов иногда с характерной мощной дистальной щетинкой, зазубренной (*Cornicalanus*, *Xanthocalanus*) или без зазубрин (*Oncocalanus*) **Rhacnidae**.
- 48 (47). На эндоподите максиллы 3—4 лентовидных чувствительных придатка и 4—5 с утолщенными вершинами. Щетинки дистального членика P5 длинные, обычно длиннее членика; если короче, то членик листовидный. Передний конец тела иногда с гребнем, чаще закруглен. У некоторых видов рода *Scolecithrix* P5 отсутствует **Scolecithridae**.
- 49 (46). На максилле дистальные щетинки незначительно преобразованы в чувствительные. Обычно при малом увеличении микроскопа не видно заметного поверхностного вооружения из шпиков на P1—P4. P5 одноветвистая, двухчлениковая **Tharybidae**.
- 50 (45). На максилле нет щетинок, преобразованных в чувствительные придатки.
- 51 (52). Торакальные углы и генитальный сегмент всегда симметричны. Передний конец тела закруглен, не треугольной формы. P5 одноветвистые, трехчлениковые, симметричные или асимметричные, у рода *Stenocalanus*, только одна нога P5 **Pseudocalanidae (Drepanopsis, Stenocalanus Clausocalanus)**.
- 52 (51). Торакальные углы и генитальный сегмент часто асимметричны. P5 одноветвистая, двух-трехчлениковая, иногда асимметричная (*Parastephos*), мелкие, около 1—2 мм придонные коленоподы **Stephidae**.
- 53 (40). Эндоподиты P3 чаще двухчлениковые, разделенные 2-го—3-го члеников на эндоподите P4 несное. Членистость P1—P4: 3/1, 3/1—2, 3/2—3, 3/3 **Pseudocalanidae (Drepanopus)**.
- 54 (23). P5 нет.
- 55 (64). Членистость P1—P4: 2—3/1, 3/1, 3/3, 3/3 либо 2—3/1, 3/2, 3/3, 3/3.
- 56 (57). Членистость P1—P4: 2—3/1, 3/1, 3/3, 3/3. Рострум неразделенный. Генитальный сегмент с большим ventральным выступом. Максиллипеда сильная с крючками, длинными, слабоизогнутыми щетинками. Один яйцевой мешок. У рода *Pseuduchaeta*¹ нет рострума и ventрального выступа генитального сегмента **Euchaetidae**.
- 57 (56). Членистость P1—P4: 2—3/1, 3/2, 3/3, 3/3, иногда P2: 3/1.²
- 58 (59). На максилле имеются щетинки, преобразованные в чувствительные лентовидные придатки. Рострум короткий, неразделенный, без нитей. Мелкие рачки — до 1 мм **Diaixidae**.
- 59 (58). Щетинок, преобразованных в чувствительные придатки, на максилле нет.
- 60 (61). На 3-м членике экзоподита P3—P4 внутренних щетинок 5. У наиболее богатого видами рода *Spinocalanus* переднезадние поверхности ног с обильным вооружением из шпиков и шпиков **Spinocalanidae**.
- 61 (60). На 3-м членике экзоподита P3—P4 внутренних щетинок обычно 4.
- 62 (63). Задние углы последнего торакального сегмента всегда закруглены, рострум из двух нитей **Pseudocalanidae (Pseudocalanus, Microcalanus)**.
- 63 (62). Задние углы часто оттянуты в острия, если закруглены, то обычно несут шпиги. Рострум есть, никогда не несет 2 нитей, реже отсутствует. Иногда имеется фронтальный шпиг (*Gaetanus*) или гребень (*Euchirella*, *Chirudina*, *Undauchaeta*) **Aetideidae**.
- 64 (55). Членистость P1—P4 иная. Количество члеников эндо- и экзоподитов обычно меньше по сравнению с указанным в тезе 55.

¹ Некоторые авторы относят этот род к Aetideidae.² В роде *Euchirella* (Aetideidae) членистость P2: 3/1.

- 65 (66). Максилла обычно с видоизмененными дистальными щетинками. Членистость P1—P4: 1/1, 2—3/1—2, 3/1—2, 3/1—3 **Aetideidae (Chiridiella)**.
- 66 (65). Максилла без видоизмененных дистальных щетинок. Членистость P1—P4: 2—3/1, 2—3/1—2, 2—3/2—3, 2—3/2—3. Рострум раздвоенный, ventральный выступ генитального сегмента мало выдается. Два яйцевых мешка **Euchaetidae (Valdiviella)**¹.

П о с а м ц а м

- 1 (30). Одна из антеннул геникулирующая.
- 2 (3). Внутренний край первого членика эндоподита P2 с вырезкой и одним крючком или парой крючков. P5 с трех-четырёхчлениковыми экзоподитами и сильно редуцированными эндоподитами **Metrididae**.
- 3 (2). Внутренний край 1-го членика эндоподита P2 без вырезки и крючков.
- 4 (11). Левая антеннула геникулирующая.
- 5 (10). P5 плавательного типа, мало отличается от P1—P4 или не сильно отличается от них.
- 6 (7). На передней поверхности базиподита P1, близ основания эндоподита, низкий цилиндрический плоскостерпный выступ со щетинкой при основании. Правая P5 обычно с двухчлениковыми ветвями, левая с трехчлениковыми ветвями; базиподит левой ноги с внутренней пластинкой, несущей зубцы или щетинки, реже без них **Lucicutidae**.
- 7 (6). На базиподите P1 нет плоскостерпного выступа, но щетинка имеется.
- 8 (9). Правая и левая P5 обычно с трехчлениковыми ветвями; P5 уклоняется от плавательного типа, но изменены только экзоподиты, базиподит с внутренними выступами в виде округлых лопастей. Цефалон с насечкой спинного контура **Heterorhabdidae**.
- 9 (8). P5 с двух-трехчлениковыми ветвями, почти не отличается по строению от P4, только на дистальном членике экзоподита щетинки короткие или превращены в шпиги **Augaptilidae**.
- 10 (5). P5 неплавательного типа, сильно отличается от P1—P4. P5 с трехчлениковыми экзоподитами и сильно редуцированными эндоподитами, иногда эндоподит есть на одной из ног или вовсе отсутствует **Artellidae**.
- 11 (4). Правая антеннула геникулирующая.
- 12 (21). Одна из ног P5 с клешней.
- 13 (20). Эндоподиты P2—P4 двухчлениковые, экзоподиты трехчлениковые.
- 14 (15). В передней части цефалона есть одна или две пары кутикулярных линз, часто линза имеется и у основания рострума. На цефалоне laterальные выросты в виде крючков или со складчатой вершиной. P5 с трехчлениковыми экзоподитами. Правая нога с клешней, часто крупной, реже слабо выраженной **Pontellidae**.
- 15 (14). Кутикулярных линз нет.
- 16 (19). В передней части цефалона есть полукруглая пластинка, густо усаживаемая короткими щетинками. P5 одноветвистая массивная, резко асимметричная, правая нога двухчлениковая, с крупной клешней, левая трехчлениковая, серповидно изогнутая **Tortanidae**.
- 18 (17). Перед верхней губой нет полукруглой пластинки. P5 одноветвистая, обе ноги четырехчлениковые; дистальный членик правой, более длинной ноги крючковидно изогнут **Acartidae**.
- 19 (16). В передней части цефалона нет пигментного пятна — «глазка». Генитальный сегмент почти всегда асимметричен, с правой стороны имеется выступ. У ряда видов темный пигмент окрашивает часть тела коленоподы и плавательные ноги в темно-коричневый или черный цвет. P5 одноветвистая, двух-четырёхчлениковая, ноги неравной длины, одна из них нередко с раздвоенным дистальным члеником **Candaciidae**.

¹ Некоторые авторы относят этот род к Aetideidae.

- 20 (13). Эндоподиты и экзоподиты P2—P4 трехчлениковые. P5 двухветвистые, ветви трехчлениковые (кромка *Istias* у которого редуцированы эндоподиты обеих ног), с крупной кляшкой на правом экзоподите, редко кляшки нет (*Istias*, *Limnocalanus*). Последний торакальный сегмент часто с выгнутыми в острия задними углами **Centropagidae**.
- 21 (12). Обе ноги P5 без кляшки.
- 22 (23). Есть непарный «глазок» с кольцом мелких линз. Задние края всех сегментов абдомена, кроме анального, обычно с шишками. P5 сложного строения, крайне различного не только у родов, но и у видов этого семейства **Pseudodiaptomidae**.
- 23 (22). Непарного «глазка» с кольцом мелких линз нет.
- 24 (25). P5 плавательного типа. Крупные каланоиды: 8—10 мм **Megacalanidae** (*Bathycalanus*).
- 25 (24). P5 неплавательного типа. Каланоиды мелкие и среднего размера: 1.1—5.3 мм.
- 26 (27). Эндоподиты P2—P4 двухчлениковые, экзоподиты трехчлениковые. Dистальные ветви, дистальные членики разной формы: на одной ноге дистально утолщен, на другой выгнут и сужен **Temoridae** (*Temora*, *Eurytemora*).
- 27 (26). Членистость P2—P4 иная.
- 28 (29). Обе ветви P2—P4 трехчлениковые. На базиподите P3 есть длинный, слегка изогнутый наружный шип. P5 простого строения, одноветвистая, иногда одна из ног двухветвистая, ноги неравной длины трех-пяти члениковые **Bathypontiididae** (*Temorites*).
- 29 (28). Ветви P2—P4 с одно-двухчлениковыми эндоподитами (иногда ветви трехчлениковые). P5 сильно асимметрична, предпоследний членик правой ноги лопатовидный, дистальный саблевидный **Bathypontiididae** (*Temorites*).
- 30 (41). Антеннулы симметричные обычного строения.
- 31 (32). Абдомен из 4 сегментов. Передний конец тела часто треугольной формы, иногда с удлиненным выростом кпереди от антеннул. P5 асимметрична: левая длиннее правой, последняя у некоторых видов отсутствует. В роде *Rhincalanus* левая нога двухветвистая, у *Eucalanus* одноветвистая **Eucalanidae**.
- 32 (31). Аб омен из 5 сегментов.
- 33 (36). P5 плавательного типа, мало отличается от P1—P4.
- 34 (35). На 3-м членике экзоподита P2—P4 наружных шипов 2. Внутренний край коксоподита P5 часто зазубрен. Каланоиды среднего размера: около 3 мм (редко до 9 мм) **Calanidae**.
- 35 (34). На 3-м членике экзоподита P2—P4 наружных шипов 3. Внутренний край коксоподита P5 всегда гладкий. Каланоиды крупные: 8—10 мм **Megacalanidae** (*Megacalanus*, *Bradycalanus*).
- 36 (33). P5 неплавательного типа, сильно отличается от P1—P4.
- 37 (52). Членистость P1—P4: 2—3/4, 3/2, 3/3, 3/3.
- 38 (45). На максилле есть щетинки, преобразованные в чувствительные придатки.
- 39 (42). Поверхность P1—P4 вооружена шишками.
- 40 (41). P5 чаще двухветвистая, асимметричная, членики протоподита узкие и длинные на левой ноге и со вздутым базиподитом на правой. Передний конец тела иногда с гребнем, чаще закруглен **Scolecithricidae**.
- 41 (40). P5 одноветвистая, асимметричная, левая нога длиннее, эндоподиты, если есть (редко), рудиментарны. Передний конец тела всегда закруглен. Максиллипеда некоторых родов с характерной молочной, редко зазубренной щетинкой (*Cornicalanus*), или без зазубрин (*Onchocalanus*) **Phaenidae**.

¹ К этому семейству относят и сильно укловняющийся от перечисленных выше родов род *Temoropia*.

² В родах *Costocalanus* и *Undinula* P5 сильно видоизменена, неплавательного типа.

- 42 (39). Заметного при малом увеличении микроскопа вооружения из шишек на поверхности P1—P4 нет.
- 43 (44). P5 левая с длинным эндоподитом, правая одноветвистая, членики экзоподитов неправильной формы **Tharybidae**.
- 44 (43). P5 левая и правая одноветвистые, членики экзоподитов неправильной и сложной формы с выростами и лопастями **Diaixidae**.
- 45 (38). Щетинки, преобразованных в чувствительные придатки, на максилле нет.
- 46 (47). На 3-м членике экзоподита P3—P4 внутренних щетинок 5. P5 двухветвистые, асимметричные с рудиментарными пиловидными эндоподитами, или одноветвистые и резко асимметричные, или есть только экзоподит левой ноги (*Teneriforina*) **Spinocalanidae**.
- 47 (46). На 3-м членике экзоподита P3—P4 внутренних щетинок обычно 4.
- 48 (51). Рострум обычно имеется.
- 49 (50). Рострум из двух нитей или из крепких пиловидных выступов (*Claussocalanus*), иногда отсутствует (*Drepanopsis*) Задние углы последнего торакального сегмента закруглены, редко оттянуты. P5 удлиненная, одноветвистая, сильно асимметричная (правая иногда рудиментарная) **Pseudocalanidae**.
- 50 (49). Рострум, если есть, всегда без нитей. Задние углы последнего торакального сегмента закруглены, несут шипы или выгнуты в острия. Иногда есть фронтальный шип (*Gaetanus*) или гребень (*Euchirella*, *Chirundina*, *Undinuchaeta*). P5 двухветвистая с различно развитыми эндоподитами, иногда одноветвистая или имеется только одна нога **Aetiidae**.
- 51 (48). Рострум отсутствует. P5 одноветвистая, сложного строения, одна нога четырехчлениковая, другая пятичлениковая. Мелкие (около 1—2 мм) придаточные копеподы **Stephidae**.
- 52 (37). Членистость P1—P4 иная.
- 53 (54). Членистость P1—P4: 2—3/4, 3/4, 3/3, 3/3. P5 крупная, почти той же длины, что и абдомен, и асимметричная, правая нога с трехчлениковым экзоподитом и одночлениковым эндоподитом, левая двухчлениковая с более зубреной пластинкой, иногда с вершинной, выгнутой в длину тонкую щетинку **Euchaetidae**.
- 54 (53). Членистость P1—P4 иная.
- 55 (58). Ветви P2—P4 и экзоподит P1 трехчлениковые, эндоподит P1 одночлениковый.
- 56 (57). Эндоподит P4 одночлениковый **Mesocericidae**.
- 57 (56). Эндоподит P1 двухчлениковый. P5 одноветвистая с левой пятичлениковой и правой двухчлениковой ногами **Paracalanidae** (*Paracalanus*).
- 58 (55). Эндоподиты P1—P2 никогда не бывают трехчлениковыми. Членистость P1—P4: 3/1, 3/1—2, 3/2—3, 3/3. P5 удлиненная, одноветвистая, сильно асимметричная (правая рудиментарна) **Pseudocalanidae** (*Drepanopus*).

I. Сем. CALANIDAE Dana, 1849

Копеподы довольно крупные: большей частью около 3 мм. Рострум из 2 тонких нитей, всегда присутствует. Цефалоторакс удлиненно-овальный. Головной отдел большей частью отделен от торакса, также почти всегда разделен на верхний и пятый торакальные сегменты. Задние углы последнего закруглены или реже заострены. Абдомен самки четырех-, самца пятичлениковый, умеренной длины, обычно около 1/2 цефалоторакса. Каудальные ветви с 6 щетинками. Никаких выростов на цефалотораксе и абдомене, кроме вентрального выступа генитального сегмента, нет. Нарушений в симметрии, кроме строения пятой пары ног самца, нет.

lanoides patagoniensis и *Neosalanus gracilis*), отличаюсь от них, главным образом, небольшой асимметрией.

К семейству относятся роды: *Calanus*, *Neosalanus*, *Calanoides*, *Canthocalanus*, *Cosmocalanus* и *Undinula*.

Т п о в о й р о д семейства — *Calanus*. Семейство очень «монолитное», и сходство строения видов и родов представляет значительные трудности для классификации. Как было отмечено (Бродский, 1950) на основе своеобразия строения видов родов *Undinula* и *Cosmocalanus*, в особенности P5 самца, эти два рода, может быть, заслуживают выделения из семейства *Calanidae* в особое семейство.

Здесь описываются из рода *Calanus* — 9 видов (*C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. marshallae*, *C. helgolandicus*, *C. pacificus*, *C. sinicus*, *C. hyperboreus*, *C. plumchris* и *C. cristatus*) и подвиды у 2 видов, из рода *Neosalanus* — 2 вида (*N. tenuicornis* и *N. lighti*). Описание *C. marshallae* дано по Фросту (Frost, 1974), остальные виды описаны по оригинальному материалу.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ *SALANIDAE*. ОПИСЫВАЕМЫХ В КНИЖЕ

- 1 (2). Антеннулы или короче, или немного длиннее тела. Сперматеки параллельны длинной оси тела или расположены под небольшим углом к ней. Коксоподит с зазубренным или гладким внутренним краем 4. *Calanus* Leach
- 2 (4). Антеннулы значительно длиннее тела. Сперматеки перпендикулярны к длинной оси тела. Коксоподит всегда с гладким внутренним краем 2. *Neosalanus* Sars

1. Род *SALANUS* Leach, 1816

Gunnerus, 1770 (*Monoculus*); Leach, 1816; Roussel de Vauzème, 1834 (*Cetochilus*); Dana, 1846 (*Undinula*).

Головной отдел и 1-й торакальный сегмент частично слиты или разделены. У антеннулы самца 3-5-й членики в большинстве случаев слиты. Ротовые части или одинакового строения у самки и самца (полностью развиты), или у самца частично редуцированы, в редких случаях такая редукция наблюдается и у самки, и у самца. Плавательные ноги обычно без шпиков. В подавляющем числе случаев строение и вооружение плавательных ног одноитно, левый трехчлениковый. Внутренний край коксоподита P5 у самки и самца может быть гладким (реже) или зазубренным (чаще). Зубцы тупые или острые, образуют прямую, возгнутую или выпуклую линию, однотипные или разного размера и расположены группами. Гениталии самки чаще однотипны: парные

1 Несмотря на весьма обширную литературу, посвященную видам этого семейства, некоторые вопросы, главным образом классификация родов, остаются мало разработанными и дискуссионными и необходимо признать, что система этого семейства не представляет собой нечто установившееся и что она недостаточно выяснена для данного времени.

При построении систем этого семейства господствовал типологический подход, когда не ставилась задача выяснения адаптивного значения признаков». Поэтому пока любая система может быть принята лишь частично, тем более, что в большинстве существующих до сих пор классификаций *Calanidae* не была использована генеративная система, функциональное значение которой может быть понято. Ее использование дает возможность как-то дифференцировать виды семейства в группы (Бродский, 1967а, 1972). Группы эти в дальнейшем оказались в значительной степени совпадающими с группами видов, выделенных по другим их особенностям.

Учитывая крайнюю неразработанность вопроса о функциональном значении использованных до сих пор признаков, лежащих в основе дифференциации семейства, необходимо подчеркнуть, что определенный таксономический ранг — подрод — применим лишь условно (см.: Бродский, 1972), целесообразнее использовать неопределенный термин «группа видов», относясь к определенным родам. Только дальнейшие исследования эволюционного значения признаков позволят отойти от этого неопределенного термина.

Антеннулы 25-члениковые, у самки обычно 8-й и 9-й членики частично слиты. На 24-м и 25-м члениках имеется по 2 очень длинные субапикальные щетинки. У самца антеннулы с неразделенными 1-м и 2-м члениками могут быть слиты и 3-5-й; 7-10-й и 24-25-й членики. Антенна с почти равными по длине ветвями; экзоподит семичлениковый, членики 1-й и 2-й с двумя щетинками; 3-6-й с одной щетинкой. Мандибула с хорошо развитыми зубцами на жующем крае, 1-й членик эндоподита с выдающейся лопастью. Максиллула имеет следующее вооружение: 1-я внутренняя лопасть с 14 шипами и щетинками по краю; 2-я и 3-я внутренние лопасти, базиподит, 1-й и 2-й членики эндоподита с 4 щетинками; 3-й членик эндоподита имеет 7 щетинок; экзоподит — 11 щетинок; 2-я наружная лопасть несет 1 щетинку; первая наружная лопасть — 9 щетинок. Лопасти максиллы с 3 и 4 щетинками. 6 сегментов эндоподита максиллы со следующим числом щетинок: 3, 2+4, 4, 3, 3+1 и 3+1.

Ротовые части самцов или такого же строения и вооружения, что и у самок, или редуцированы следующим образом: щетинки на 1-м и 2-м члениках экзоподита антенны маленькие или отсутствуют; пластинка мандибулы уменьшется в размерах, зубцы на жующем крае очень малы или полностью отсутствуют. Первая внутренняя лопасть максиллы с мелкими щетинками или вообще очень сильно редуцирована, щетинки базиподита и эндоподита также сильно редуцированы, максилла иногда с очень мелкими щетинками, максилла укорочена, с редуцированными внутренними щетинками, но с увеличенными наружными щетинками на двух дистальных члениках.

P1—P5 почти одинакового строения, с трехчлениковыми ветвями (наблюдается иногда редукция эндоподитов у P5 самца). Внутренний край 1-го членика протоподита P5 (коксаподита) гладкий или зазубренный. Подобной зазубренности коксаподита нет ни у одного из семейств *Calanoida*, кроме описываемого сем. *Calanidae*. Вооружение плавательных ног следующее: коксаподит P1—P4 с 1 опушенной щетинкой на внутреннем крае, базиподит P2—P4 с 1 шипом на наружном крае, 1-й и 2-й членики экзоподита P1—P4 с 1 наружной щетинкой (шипом), 3-й членик с 2 наружными шипами и с апикальной щетинкой (шипом), которая на P2—P4 имеет ланцетовидную форму. На внутреннем крае экзоподита следующее вооружение: 1-й членик P1—P5 имеет 1 щетинку (у P5 этот край гладкий, невооружен); 2-й членик P1—P5 с одной щетинкой; 3-й членик (дистальный) P1 и P5 имеет 4 щетинки, у P2—P4 — 5 щетинок. Эндоподит имеет следующее вооружение: 1-й членик P1—P4 с 1 внутренней щетинкой, 2-й членик (те же пары ног) с 2 внутренними щетинками, 3-й членик (дистальный) у P1 имеет 1 наружную щетинку, 1 апикальную и 4 внутренних щетинок; у P2—P3 — 1 наружную щетинку, 1 апикальную и 5 внутренних щетинок; у P4 — 2 наружные, 1 апикальную и 4 внутренние щетинки. P5 у самки и самца может иметь меньше число щетинок (табл. 18). У самцов P5 сохраняют тип строения плавательных ног (за исключением *Ca-*

Т а б л и ц а 18

Вооружение на плавательных ногах самки *Calanidae*

Членики	P1			P5		
	экзоподит наружн. край	эндоподит внутр. край	наружн. край	экзоподит внутр. край	наружн. край	эндоподит внутр. край
1-й	1 (0—два вида)	0	1	0 (1—три вида)	0	1
2-й	1 (2— один вид)	0	1	1	0 (4— один вид)	1 (2— один вид)
3-й	2 (3— два вида)	1—2	2	4 (2—5 два вида)	0—3	2—5
Апикаль- ные щетинки (шпиль)	1	—	1	—	—	—

семяприемники (сперматеки), частично прикрытые овальной или формы геральдического щита крыльечкой.

В роде 14 видов. Здесь описывается 9 видов.

Типовой вид рода — *Monoculus finmarchicus* Gunnerus, 1765—1770. Приимечание. Виды рода представляют в Мировом океане многочисленные особями и составляют одну из важнейших по своему значению в общей эконимике морей группу планктонных ракообразных, имеющих первостепенное значение в питании промысловых планктоноидных рыб. В последнее время ставится вопрос и о непосредственном использовании видов рода *Calanus* для питания человека (Wiborg, 1976).

Род разделен на «группы» (или подроды), но, как отмечалось выше, деление рода *Calanus* на группы еще недостаточно выяснено, так как «общий тип строения видов, относимых к роду *Calanus*, весьма характерен для всех 23 видов (семейства. — Ред.), а особенности в строении пятой пары ног самца показывают постепенную редукцию эндоподитов и щетинков и все большее увеличение ассиметрии. . . С этой точки зрения разделить группы видов на хорошо разграниченные подроды пока затруднительно, и в этом отношении мы согласны со Штейером (Steuer, 1923), который, детально рассмотрев мировую фауну *Acartia* и выделив подроды, все же оставил род *Acartia*, как имеющий общие черты для всех подродов» (Бродский, 1965а : 29).

Однако можно предложить следующее подразделение рода *Calanus* на группы. Восемь видов (*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. marschalliae*, *C. helgolandicus*, *C. pacificus*, *C. australis*, *C. chilensis*, *C. sinicus*) представляют собой в какой-то степени монолитную группу, отнесение которой в род *Calanus* (и подрод *Calanus s. str.*) не вызывает сомнения у авторов, рассматривающих систему сем. Calanidae (Sars, 1903; Бродский, 1972; Bradford, Jillett, 1974, и др.). Эта группа хорошо отграничена от других видов семейства, и виды, в нее входящие, могут рассматриваться как наименее специализированные виды семейства.

Можно, конечно, делить виды на группы с различной степенью детальности, но одно несомненно, что из бывшего раньше рода *Calanus* можно выделить в отдельные группы а) *C. hyperboreus* б) *C. propinquus* и *C. similimus* и в) *C. cristatus*, *C. plumchurii* и *C. tonsus* (группа «Э», Бродский, 1967а).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ CALANUS

По самкам и самцам

- 1 (14). Внутренний край коксоподита P5 зазубрен. На 1-м членике экзоподита P2 дистально у наружного края имеется 2 прямых шипа.
- 2 (3). Задний край 5-го сегмента торакса с вытянутыми и заостренными углами (вид со спины и сбоку). Вид крупный, длина самки 7.0—10.0 мм, самца 5.0—7.0 мм, зубцы коксоподита P5 острые, число их около 22, линия зубцов не образует изгиба, слегка выпуклая. 7. *C. hyperboreus* Kröyer
- 3 (2). Задний край 5-го сегмента торакса закруглен (вид сбоку), без остривень.
- 4 (5). Сперматеки (вид генитального поля самки сбоку и со спины) расположены перпендикулярно к длинной оси тела (или под очень небольшим углом). Средняя длина самки 2.7 мм, число зубцов на коксоподите P5 15—20, в среднем 21. Длина самца 2.78 мм. Гениталии ♀ и P5 ♂ см. рис. 75. 6. *C. sinicus* Brodsky
- 5 (4). Сперматеки расположены под большим углом к длинной оси тела (или даже параллельны ей).
- 6 (14). Зубчатая линия на протоподите P5 может быть прямой, или слабо выгнутая, или выпуклая, но не образует такого сильного прогиба средней части к наружному краю ноги, при котором средние зубцы видны с остривень. Передний конец тела почти всегда плавно закруглен и не имеет хотя бы и закругленного выступа. P5 самца с почти равными по длине экзоподитами правой и левой ноги. Эндоподиты длинней середины 2-го членика экзоподита той же ноги.
- 7 (8). Зубчатая линия на коксоподите P5 прямая или слегка выпуклая, число

зубцов 24—51, в среднем 39. Дополнительный фоторецептор¹ расположен рядом с боковой железой и примерно таких же, как она, размеров. Длина самки 2.42—4.21 (средняя 3.5 мм), самца 2.57—3.98 мм. Гениталии ♀ и P5 ♂ см. рис. 66 и 67. 1. *C. finmarchicus* (Gunner)

8 (7). Зубчатая линия на коксоподите P5 выгнутая.

9 (10). Вид крупный, средняя длина самки 5.0 мм (3.3—5.46 мм), самца 3.9—5.36 мм. Число зубцов на коксоподите P5 самки 24—42, в среднем 30. Дополнительный фоторецептор расположен на некотором расстоянии от боковой железы, примерно таких же, как она, размеров. Гениталии ♀ и P5 ♂ см. рис. 68. 2. *C. glacialis* Jasnou

10 (9). Число зубцов на коксоподите P5 самки немного меньше, чем у *C. glacialis*, колеблется от 18 до 36, среднее 26. Дополнительный фоторецептор крупнее (приблизительно в 2 раза), чем у *C. glacialis* и *C. finmarchicus*. Длина самки 2.89—4.52 мм, самца 3.28—4.24 мм. Гениталии ♀ и P5 ♂ см. рис. 69. 3. *C. marschalliae* Frost

11 (6). Зубчатый край на коксоподите P5 настолько сильно выгнут, что средние зубцы видны с вершины, они заострены, если прищиплены, их не меньше 30. Вершина переднего конца тела с небольшим округлым выступом (кроме подвидов *C. pacificus californicus*). Левый эндоподит P5 ♂ не достигает половины длины 2-го членика экзоподита этой же ноги.

12 (13). Левая нога P5 самца «тонкого типа». Отношение ширины к длине у 1-го и 2-го члеников экзоподита более 1 : 3.0, обычно 1 : 3.2; 1 : 3.5. Левый эндоподит P5 самца не доходит до дистального края 1-го членика экзоподита этой же ноги, иногда он может достигать его, но тогда число зубцов на коксоподите P5 самки меньше 30. Длина самки 2.45—3.50 мм, средняя длина — 2.70 мм; самца 2.35—3.1 мм, средняя длина — 2.69 мм.

Число зубцов на коксоподите P5 самки 19—40, дистальные зубцы удлиненные, расположены тесно друг к другу. Гениталии ♀ и P5 ♂ см. рис. 71 (северная часть Тихого океана) 5. *C. pacificus* Brodsky

13 (12). Левая нога P5 самца «широкого типа». Отношение ширины к длине у 1-го и 2-го члеников экзоподита не более 1 : 2.75, обычно 1 : 2.5. Дистальный членик левого эндоподита P5 самца достигает первой трети длины 2-го членика экзоподита этой же ноги (рис. 70). Длина самки 2.7—3.5 мм, средняя—3.2 мм, самца 2.5—3.4 мм, число зубцов 19—39, зубцы более менее одинаковые. (Северная Атлантика) 4. *Calanus helgolandicus* (Claus)

14 (4). Внутренний край коксоподита P5 не зазубрен, гладкий (может быть только огушен). На 1-м членике экзоподита P2 дистально у наружного края имеется 1 прямой и 1 искривленный шип.

15 (16). Передний конец тела с гребнем (килем) на вершине. Лучшее всего выражено у копелодитов V стадии, меньше у самок VI стадии и еще меньше у самолов. Вид очень крупный, длина самки 7.6—10.4; в среднем 9.5 мм, самца 6.7—9.6 мм. Гениталии ♀ и P5 ♂ см. рис. 77, 78. 8. *Calanus cristatus* Kröyer

16 (15). Вершина переднего конца тела плавно закруглена, без гребня или кля, но может быть слегка треугольной формы. Вид среднего размера, самка длиной 4.16—6.32, среднее 5.7 мм, самец 4.4—4.82, среднее 4.7 мм. 9. *Calanus plumchurii* Magurkawa

Г р у п п а в и д о в (подрод *Calanus s. str.*). Наименее специализированная группа семейства, с очень слабо выраженной половой дифференциацией, P5 самца и самки сохраняет плавательный тип. Передняя часть тела закруглена. Головной отдел и 1-й торакальный сегмент большей частью разделены, 4-й и 5-й сегменты торакса тоже разделены. Каудальные ветви симметричные с симметричными щетинками, 2-я апикальная щетинка самая длинная. Рострум

¹ Дополнительный фоторецептор виден сквозь кутикулу без анастомозирования у особей в формалине или глицерине. В случае большого количества жира у рачка рассмотреть его, однако, не удается.

² У этого вида найдено три подвида, их характеристику см. при описании вида.

из двух нитей. Задние углы последнего торакального сегмента закруглены (с заостренными вершинами только у одного вида из особой группы — *C. hyperboreus*). Антеннулы почти всегда немного длиннее тела. Ротовые части чаще одинаковы у обоих полов. Членики экзоподита P1—P5 последовательно, начиная с 4-го, с 1, 1 и 2 парными шипами и апикальной щетинкой (шипом) в виде ланцета; членики эндоподита P1—P3 с 1, 2 и 6 щетинками, у P4 дистальный членик с 5 щетинками. P5 самца, как сказано выше, плавательного типа, слабо асимметричен: левый экзоподит может быть почти равен по длине правому, но иногда значительно его превосходит. Отмечается редукция щетинок на этой паре ног у самца. Внутренний край коксоподита P5 у обоих полов в подавляющем большинстве случаев зазубрен.

Гениталии самки со щитком «генитального типа», семиприемники парные, расположены в большинстве случаев косо к длинной оси тела, редко перпендикулярно (*C. sinicus*). Щиток прикрывает семиприемники лишь частично (см. рисунки при описании видов).

Группа (или «подрод») соответствует роду *Calanus* s. str. Leach, 1816. К группе мы относим виды: *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. marschallae*, *C. helgolandicus*, *C. hyperboreus*, *C. pacificus*, *C. australis*, *C. chilensis*, *C. sinicus*.

Прежде, чем описывать отдельные виды подрода, надо дать характеристику трех видов «близнецов» (*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* и *C. marschallae*).¹

О п и с а н и е б л и з к и х в и д о в: *C. finmarchicus*, *C. glacialis* и *C. marschallae*.

С а м к а. Цефалоторакс удлинено-овальный. Передний конец тела, при рассматривании со спины и сбоку широко закруглен, не образует никаких выступов. Линия «лаба» очень плавная, характерная для трех видов. Последний торакальный сегмент со слегка вытянутыми задними углами в виде небольшой лопасти, но без острия. Генитальный сегмент расширен в передней трети. Антеннулы длиннее тела на 3 последних членика и обильно вооружены щетинками, особенно длинными в дистальной части. Щетинки каудальных ветвей сравнительно короткие, длинные всего 3-я апикальная.

Характерно расположение жировой капли: в виде широкой полосы, доходящей до вершины головы, образующей там более темное пятно. Внутренний край коксоподита P5 с зубцами.

С а м е ц. Цефалоторакс с более параллельными краями тела, чем у самки, в передней трети цефалоторакса видны закругленные выступы («плечи»), характерные для самцов подрода *Calanus*. Вершина головы несколько более выпуклая, чем у самки, виден небольшой излом плавной линии «лаба». Абдомен с укороченным 4-м члеником. Второй членик самый длинный. Коксоподит P5 с зубцами, как у самки, но линия зубцов образует изгиб. Экзоподит P5 слабо асимметричен: левый экзоподит несколько длиннее правого. Последний членик левого экзоподита слабо выраженной треугольной формы. Левый экзоподит достигает середины 2-го членика экзоподита.

О к р а с к а. Особи прозрачны и бесцветны, но на стенках кишечника и в задней части тела бывают пятна оранжево-красного или темно-красного цвета. Жировая капля обычно окрашена в оранжево-красный цвет, характерна также темно-красная полоска на границе всех торакальных сегментов.

Различение видов *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* и *C. marschallae* необходимо делать при сравнении рисунков, причем следует обращать внимание на следующие особенности:

- 1) очертание вентральной поверхности генитального сегмента самки, по-стиорино от генитальной поры;
- 2) форма постеролатерального края 5-го торакального сегмента самки;
- 3) строение P5 самки и самца;
- 4) величина и положение дополнительных фоторецепторов у самки.

¹ Различение их трудно, но необходимо. Недопустимо смешение не только видов, но и подвидов, как это было сделано Кун (1969, 1975), где в один сведены сразу 5 видов: *C. pacificus*, *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. sinicus* и *C. chilensis*.

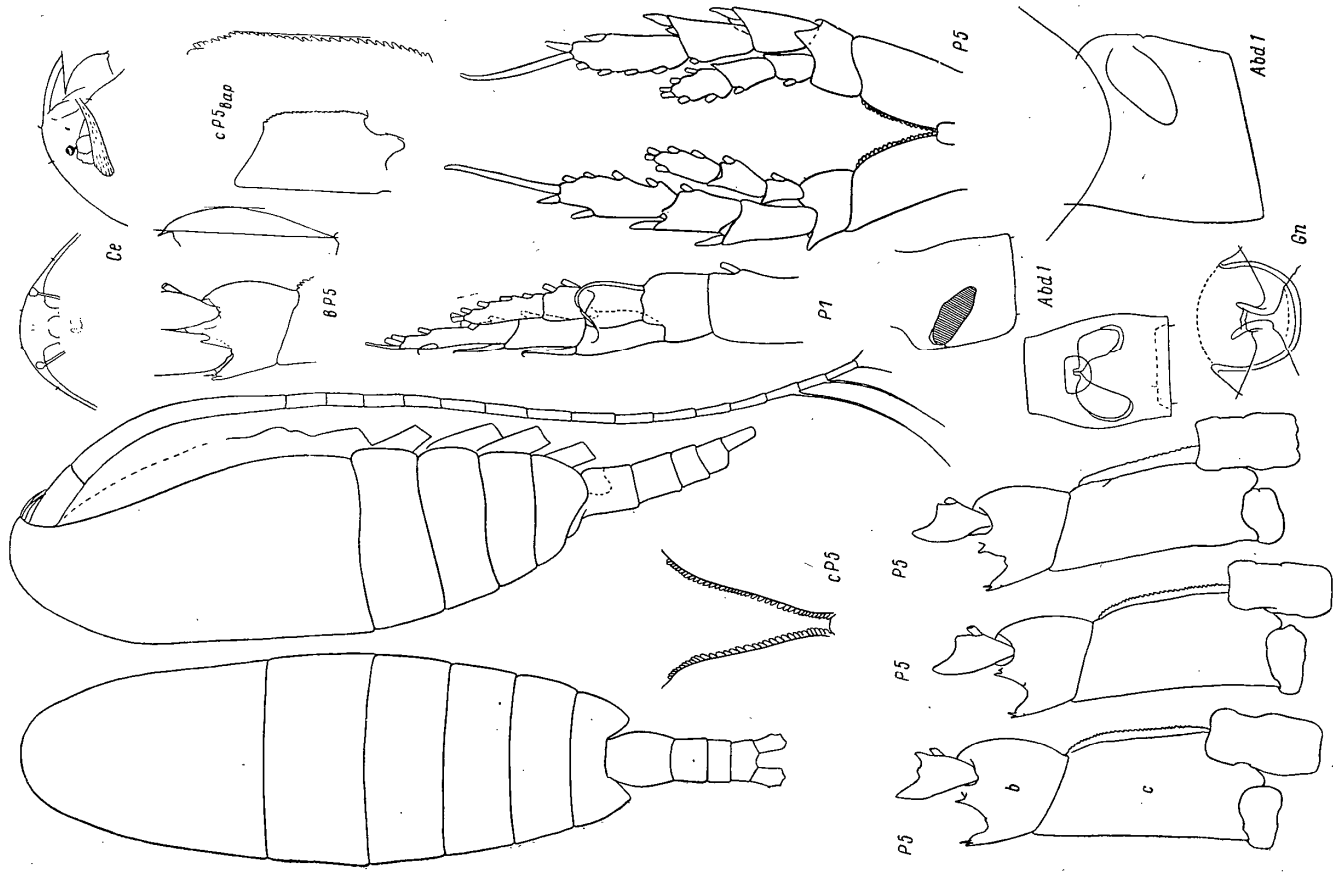


Рис. 66. *Calanus finmarchicus* (Gunner). Самка.

Gh, Abd1, P1, P5, срP5 — по: Бродский, 1972; Ce, срP5_{вар.}, бP5 — по: Frost, 1974.

1. *Calanus finmarchicus* (Gunnerus, 1765)¹ (рис. 66, 67).

Gunnerus, 1765: 175, fig. 20—23 (*Monoculus*); Krøyer, 1845: tab. 41, fig. 1 a—п (*C. spitsbergensis*, самка); tab. 41, fig. 3 (*C. guinqueannulatus*, самка); Gooden, 1843: 339, fig. 1—11 (*Cetochilus septentrionalis*); Sars, 1903: 9, tab. I—III; Бродский, 1950: 86, рис. 19; Яшов, 1955: 1213, рис. 2; 1957: 194; Бродский, 1959: 1344, рис. 2, 5; 3; 4; Grainger, 1961: 663; Harding, 1963: 82; Matthews, 1966: 479; 1967: 159; Frost, 1971: 23; Jасhнов, 1972: 279; Бродский, 1972: 5, рис. 43a, 58, 59, 65a—b, 906; Frost, 1974: 82.¹

Самка. Длина 2.42—4.21 мм. Вентральная поверхность генитального сегмента при рассматривании сбоку постериорно от генитальной поры образует прямую линию, если она изогнута слегка, то изгиб значительно отодвинут (постериорно) от генитальной поры. Гениталии по типу строения и по деталям очень сходны с таковыми же у *C. glacialis* и *C. marshallae*. Щиток плавно закруглен в постериорной части и срезан в антериорной, прикрывает хитинизированные проксимальные части семяприемников, которые слегка наклонены к длинной оси тела, наклон этот может несколько варьировать, но никогда семяприемники не располагаются параллельно к этой оси (как у *C. cristatus*), или под углом в 90° (как у *C. sinicus*). Задние углы последнего торакального сегмента всегда плавно закруглены.

Зубчатая линия на коксоподите P5 имеет от 24 до 42 зубцов, в среднем 34.74. Зубцы с пригнущенными вершинами сидят очень тесно друг к другу. Считываясь недавно надежным признаком для различия *C. finmarchicus* и *C. glacialis* кривизна зубчатой линии, как установил Фрост, зависит от величины особи и не может использоваться для различия этих двух видов, однако все же линия эта у *C. finmarchicus* менее изогнута, чем у *C. glacialis*.

Известное различие отменяется и в кривизне медиальной линии 2-го членика базиподита P5. У *C. finmarchicus* эта линия более выпуклая. Из других более мелких признаков можно отметить, что шиповидный вырост на дистальном переднем крае базиподита P5 всегда тонкий и заострен, а дистальный угол 4-го членика эндоподита постепенно сужается, в то время как у *C. glacialis* этот вырост обычно более толстый и тупой; а дистальный угол 4-го членика эндоподита резко сужается и заострен. Плавающие ноги самки, за исключением отмеченных выше небольших отличий по строению и вооружению, у *C. finmarchicus*, *C. glacialis* и *C. marshallae*, однотипны. Особенности вооружения P1 и P5 по сравнению с общим типом вооружения для видов всего семейства следующие: на внутреннем крае 4-го членика эндоподита P1 имеется одна щетинка, а на наружном и внутреннем крае 3-го членика эндоподита P5 по 3 щетинки. Дополнительные фоторецепторы у *C. finmarchicus* обычно располагаются близко от латеральной железы.

Самец. Длина 2.57—3.98 мм. Вооружение ветвей P5 следующее: левая и правая нога имеют почти одинаковое число щетинок (табл. 19). P5 самца не отличается от таковой же у двух названных выше видов. Наружный дистальный заостренный выступ на 2-м членике эндоподита левой ноги доходит или даже слегка заходит за дистальный край 4-го членика эндоподита этой ноги, а наружный дистальный угол 3-го членика эндоподита той же ноги доходит или заходит за середину длины 2-го членика эндоподита тоже левой ноги.

В остальном, кроме отмеченных признаков и строения фоторецепторов (описанных для самки), самец *C. finmarchicus* не отличается от самцов видов-близнецов — *C. glacialis* и *C. marshallae*.

Распространение. *Calanus finmarchicus* — boreальный северо-атлантический вид. Как массовый компонент зоопланктона он распространен в Норвежском, Гренландском, Баренцевом морях и в западной части Арктического бассейна. Обитает этот вид и в Северном море, проливе Девиса и прилегающих к этим районам водах. В Атлантике не встречен южнее Азорских островов. В Тихом океане он заменен *C. glacialis*.

¹ Из существующих в литературе описаний *C. finmarchicus* следует выбрать только то, которое дано после установления близких видов: *C. glacialis* и *C. marshallae* (Frost, 1974), его мы и приводим здесь с дополнениями (по: Бродский, 1972).

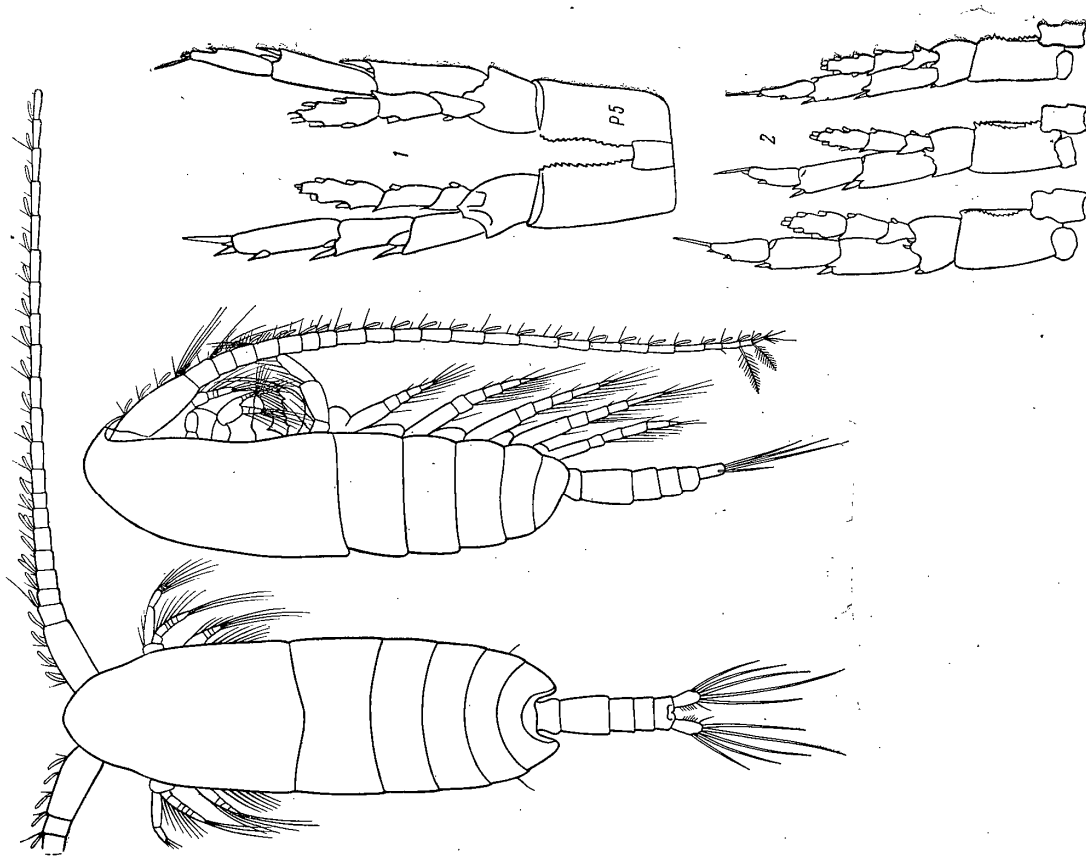


Рис. 67. *Calanus finmarchicus* (Gunner). Самец.

Общий вид — по: Sars, 1903; P5 — по: Frost, 1974. 1, 2 — Варнаги P5.

Таблица 19
Вооружение P5 самца *Calanus finmarchicus*

Членики	Экзоподит				Эцилоподит (на обеих ногах одинаково)	
	наружн. край		внутр. край (на обеих ногах одинаково)	наружн. край	внутр. край	внутр. край
	прав. нога	лев. нога				
1-й	1	1	0	0	1	1
2-й	1	1	0	0	1	1
3-й	2	1	0	3	3	3
Апикальные щетинки		1				1

Экология. Экологи *Calanus finmarchicus* посвящена обширная литература. Особенно много полезных сведений собрано в книге Маршалл и Орра (Marshall, Orr, 1972). Поэтому здесь мы ограничимся самыми краткими сведениями. Хорошо прослежен годовой цикл *C. finmarchicus* в различных частях его ареала. По времени появления стадий и продолжительности цикла наблюдаются вариации в зависимости от района, а именно чем далее к северу от основной части ареала, тем цикл более растянут по времени.

В районе вод у Англии *C. finmarchicus* имеет две генерации в год, а, например, в Баренцевом море только одну. Но во всех частях ареала наблюдается сходный цикл, который может быть охарактеризован следующим образом. *C. finmarchicus* образует зимующий фонд, который приурочен в районе Англии к глубинам более 50 м, у Лофотенских островов глубже 200—300 м. Фонд этот состоит главным образом из копепоидов V стадии. К концу марта копепоиды поднимаются в приповерхностные слои воды, где и происходит нерест (в апреле—мае). Рачки, достигшие к июню—июлю III и IV стадии, образуют густые скопления ярко-красного цвета. При повышении температуры воды в июле—августе, рачки уходят на глубину, теряя при этом красную окраску. *C. finmarchicus* — типичный филътрагор, и основу его пищи составляют различные компоненты фитопланктона, в основном диатомовые.

Экономическое значение этого вида в северной Атлантике и прилегающих к ней морях крайне велико: он служит главной пищей сельдей и молоди других промысловых рыб.

Примечание. Из всех видов отряда *Calanoida* этот вид привлекателен наибольшее внимание исследователей, работников научно-промысловых разведки, рыбаков и в последнее время экономистов. Объясняется это тем, что особи вида образуют массовые скопления в северной Атлантике (районе старого и наиболее интенсивного рыбного промысла), представляющие собой основную кормовую базу планктонных промысловых рыб (сельди, сардины, анчоуса, некоторых тресковых, а также молоди).

2. *Calanus glacialis* Jasnchnov, 1955 (рис. 68).

Бродский, 1950: 86, рис. 19 (*finmarchicus*); Яснов, 1955: 424—4243, рис. 4; Бродский, 1959: 1844, рис. 4, 1; Grainger, 1961: 663; Matthews, 1966: 479; 1967: 159; Jasnchnov, 1970: 199; Frost, 1971: 23; 1972: 279; Бродский, 1972: 58, 59, 73, 102, 105 и др., рис. 4—6, 286, 314, 436, 58, 59, 62а—д, 63а—д, 90а (в тексте *C. glacialis*, в списке видов *C. finmarchicus* f. *glacialis*); Frost, 1974: fig. 2B, 5, 7, 10A, 11, 14B, 16, 17B, 18.

Самка. Длина тела 3.30—5.45 мм. Общую характеристику самки и самца *Calanus finmarchicus*. Вентральная поверхность генитального сегмента постериорно от генитальной поры при рассматривании сегмента сбоку с изгибом сразу за генитальной порой. Гениталии по типу строения идентичны с гениталиями *C. finmarchicus*. Отмечены некоторые вариации (на рисунках даны сравнения гениталий рачков из Охотского и Берингова морей). Задние края последнего торакального сегмента с небольшим уступом, имеющим закругленную вершину, этот уступ может быть направлен назад или вентрально.

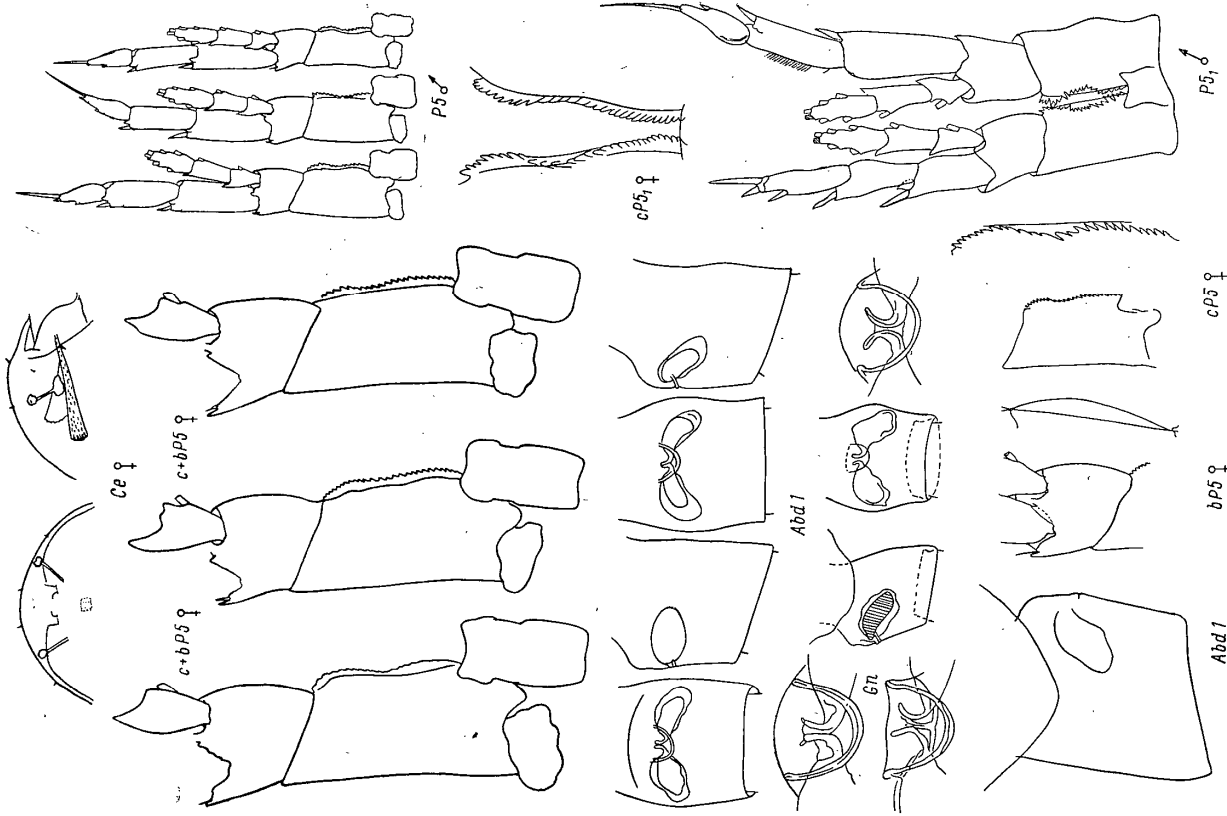


Рис. 68. *Calanus glacialis* Jasnchnov. Самка, самец. Самка: Ce, bP5 — по: Frost, 1974; Abd1, Gn, cP5, по: Бродский, 1972. Самец: P5 — по: Frost, 1974; P5, — по: Бродский, 1972.

Зубчатая линия на 1-м членике протонодита P5 хотя и варьирует по форме, но она чаще, чем у *C. finmarchicus*, с явно выраженным изгибом, т. е. средняя ее часть выгнута к наружному краю. Число зубцов 24—42, в среднем 30. Медиальная линия базиподита P5 менее выпуклая, чем у *C. finmarchicus*. Шпидовидный вырост на дистальном переднем крае базиподита этой же пары ног обычно толстый и тупой, а дистальный угол 4-го членика эндоподита резко сужается и заострен. Вооружение ветвей P1—P5 идентично таковому же *C. finmarchicus*. Дополнительные фоторецепторы расположены на некотором расстоянии от латеральной железы.

Самец. Длина 3.90—5.36 мм. Наружный дистальный заостренный вырост 2-го членика эндоподита левой P5 обычно не доходит до дистального края 1-го членика экзоподита той же ноги, а внешний дистальный угол 3-го членика эндоподита той же ноги не доходит до середины 2-го членика экзоподита. В остальном, кроме отличий по отмеченным выше признакам в строении P5 и строении дополнительных фоторецепторов (последнее см. в описании самки), самец *C. glacialis* не отличается от самцов *C. finmarchicus* и *C. marshallae*.

Распространение. Северная часть Тихого океана: Берингово, Охотское и северная часть Японского морей. В основном встречается в этих морях вдоль азиатского берега, спускаясь с севера на юг по струям холодного течения до пролива Лаперуза и до берегу Японского моря вдоль Приморья до залива Петра Великого. В открытых частях моря особой вида мало. Вне дальневосточных морей вид распространен в Беринговом проливе, Арктическом бассейне, в Белом, Гренландском морях, проливе Дейвиса и встречается вплоть до южной оконечности Гренландии. Далее на юг вид отсутствует. В целом, характеризуя распространение вида, можно сказать, что вид этот типично арктический. В самой северной части Тихого океана его больше, чем в северной Атлантике.

Экология. Приурочен к низким температурам воды (от -1.8° до максимум $+8-10^{\circ}$). В наибольшем количестве встречен при температуре от -1.8 до $+1^{\circ}$. Этот диапазон температуры, по-видимому, представляет оптимум для размножения, которое происходит в приповерхностных слоях воды. Здесь же, главным образом, в слое 0—10 м, происходит и развитие науплиев и копепоидных стадий. Старшие копепоиды (IV—VI) совершают суточные миграции (в период смены дня и ночи) и сезонные вертикальные миграции.

Они зимуют в глубокой зоне и в это время года этот вид в поверхностных слоях воды практически отсутствует. Основной компонент пищи — фитопланктон. В период отсутствия его, находясь в глубоких слоях, рачки способны впадать в состояние физиологического покоя.

Экономическое значение. В Арктическом бассейне имеет большое значение в питании сайки, в дальневосточных морях — в питании сельди. Как компонент пищи рыб наибольшую роль играет в Татарском проливе и северной части Охотского моря, но в питании сельди в Атлантике значение его меньше, чем *C. finmarchicus*.

3. *Calanus marshallae* Frost, 1974 (рис. 69).

Frost, 1974: 90, fig. 2c, 3c, 4c, 5, 10c, 14c, 16, 17c, 18c.

Самка. Длина 2.89—4.52. Форма тела сходна с таковой же *C. glacialis*, идентичны строение генитального сегмента и форма задних углов 5-го толкального сегмента. По этим признакам *C. marshallae* не отличается от *C. glacialis*. Основное отличие от *C. finmarchicus* и *C. glacialis* — положение дополнительных фоторецепторов: они значительно крупнее, чем у этих видов. Длина каудальных ветвей *C. marshallae* примерно в 2 раза больше ширины, а у двух других, названных выше видов, длина ветвей более чем в два раза превышает ширину. Максилла у *C. marshallae* с шипиками проксимально на наружной поверхности (у *C. finmarchicus* и *C. glacialis* этих шипиков нет). Число зубцов на внутреннем крае кокоподита P5 меньше, чем у *C. finmarchicus* и *C. glacialis*, и равно 18—36 (среднее 26.15). Зубчатая линия на этом членике протонодита

более волнистая. Медиальный край базиподита P5 у *C. marshallae* более выпуклый, чем у двух близких видов.

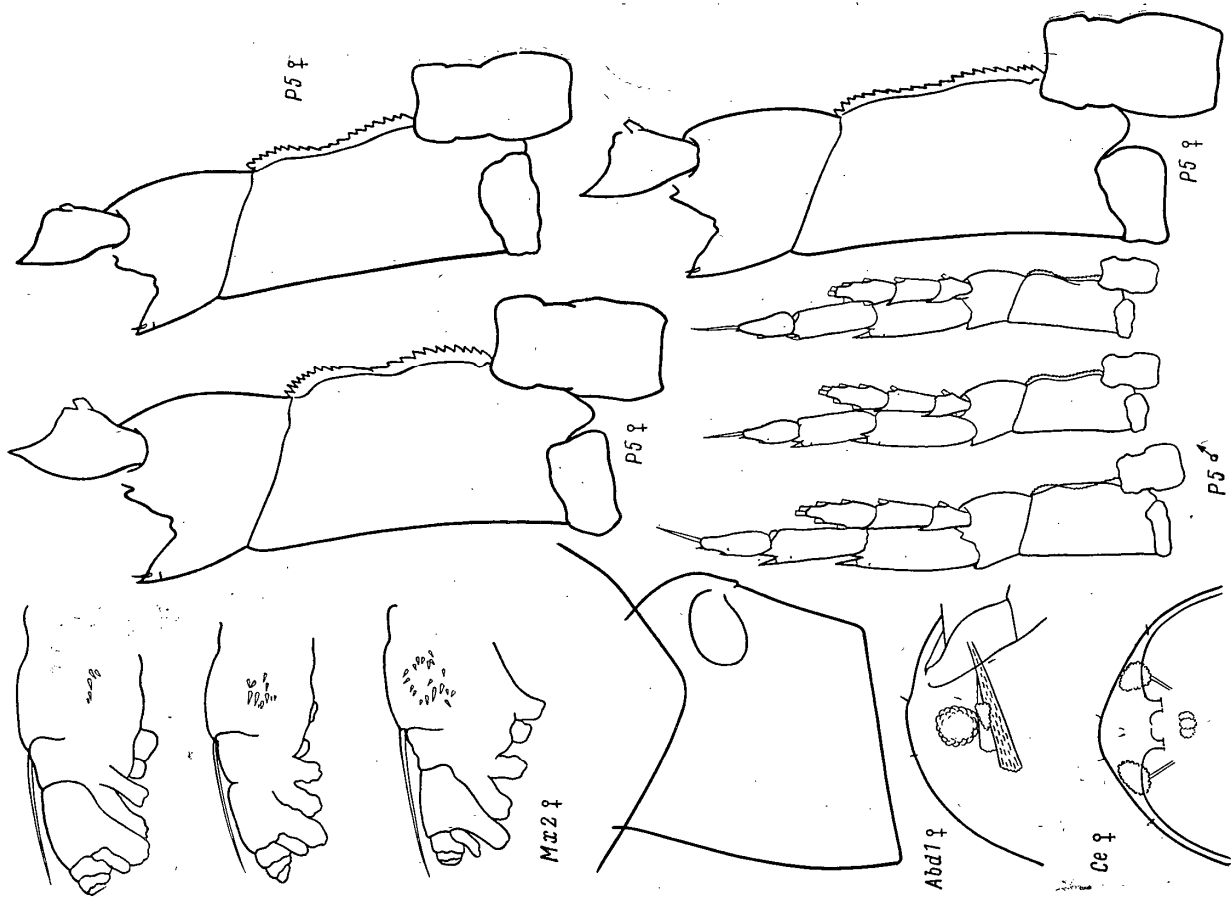


Рис. 69. *Calanus marshallae* Frost. Самка, самец (по: Frost, 1974).

Самец. Длина 3.28—4.24 мм. По форме тела не отличается от самцов *C. finmarchicus* и *C. glacialis*, но дополнительные фоторецепторы крупнее, чем у этих видов. Шпидовидный вырост на 2-м членике протонодита P5, наружный дистальный угол 4-го членика эндоподита и изгиб медиальной линии базиподита P5 такие же, как у самки.

Распространение. Северная часть Тихого океана (у берегов Аляскинского залива, у Алеутских островов и в северной части Берингова моря). На юг доходит до мыса Мендосина (40°26' с. ш.). Заходит через Берингов пролив в Арктический бассейн, где найден в море Бофорта.

Экология почти неизвестна, но, вероятно, это скорее перитический, чем океанический вид.

4. *Calanus helgolandicus* (Claus, 1863) (рис. 70).

Claus, 1863: 174, tab. 26, 2-9 (*Cetochilus*); Sars, 1903: 42, tab. 4; Rees, 1949: 215; Япшов, 1955: 1245, рис. 3, 1246-1247, рис. 4 (*var. ponticus*); Бродский, 1959: 4514, рис. 1, 2, 3, 4; Нэдлинг, 1963: 81; Ясашнов, 1970: 204; 1972: 279; Бродский, 1972: 60, 73 и др., рис. 28д, 31в, 43в, 57г, 59г, 66а-г, 90в.

Самка. Длина 2,7-3,5 мм. Тело узкое, стройное. Передний конец тела треугольной формы. Отношение ширины цефалоторакса к его длине всегда больше, чем 1:3 (от 1:31 до 1:33). Задние углы последнего торакального сегмента слегка выгнуты, но вершины их закруглены.

Абдомен в 3 раза короче цефалоторакса. Генитальный сегмент слегка расширен в своей средней части, вентральной выступ выдающийся, с закругленной вершиной, смещенной к проксимальной части сегмента.

Общий тип строения гениталий тот же, что и у *C. finmarchicus* и *C. glacialis*, но семиприемники более короткие, в виде правильного овала (при расматривании сбоку). Несколько иное положение хитинизированных частей сперматек, они несколько удалены друг от друга.

Антеннулы превышают длину тела на 2 последних членика. Ротовые части, так же как и P2-P4, имеют строение типичное для видов, близких к *C. finmarchicus*. Особенности в вооружении P1 и P5 по сравнению с общим типом вооружения для всего семейства (табл. 18) следующие. Наружный край 3-го членика экзоподита P1 с 2 щетинками; внутренний край 2-го членика этой же ветви тоже с 2 щетинками. Наружный край 3-го членика экзоподита P5 с 1 щетинкой, его внутренний край с 4 щетинками. Внутренний край коксоподита P5 зазубрен, зубчатая линия имеет явственный плавный изгиб, зубцы однородные, крупнее и более заостренные, чем у *C. finmarchicus*. Число их от 19 до 35-39, чаще всего 28-33. Первый членик экзоподита P5 характерного строения: сильно развита дистальная часть, вооруженная на наружном углу двумя зубцами, из которых внутренний шириной своего основания резко отличается от более узкого наружного зубца. Форма членика треугольная, чем отличается от этого же членика у *C. finmarchicus* у которого он более или менее прямоугольной формы.

Самец. Длина 2,5-3,4 мм. На переднем конце тела заметен небольшой тупой выступ (как у самки) и голова не так плавно закруглена, как у *C. finmarchicus* и *C. glacialis*.

P5 отличается по своему строению от P5 трех указанных выше видов хорошо заметной асимметрией правого и левого экзоподитов: последний длиннее первого. На внутренней стороне дистального членика правого экзоподита имеется остроконечное возвышение (отмеченное на рисунке стрелкой). Может быть, это аномалия, но, возможно, и рудимент некогда существовавшей щетинки, так как на P5 самки эта щетинка имеется.

Вооружение P5 следующее: на правом и левом экзоподитах одно и то же число щетинок, последовательно на 1-3-м члениках внутренняя сторона несет 4, 1 и 3 щетинки, наружная сторона - 0, 0 и 3 щетинки. Левый экзоподит: на внутренней стороне щетинкой нет (1 аппикальная), на наружной - 1 щип, 2 щетинки (на 1-м и 2-м члениках имеется по дополнительному щипу).

Окружка. Прозрачные коленоды с ярко-красными линиями на границах торакальных сегментов, иногда задняя часть тела сплошь темно-красная.

Распространение. Как отмечает В. А. Япшов (Ясашнов, 1970), центр распространения *C. helgolandicus* - Средиземное море. Вид субтропический, и ареал его охватывает Черное море (*C. helgolandicus* var. *ponticus*), Средиземное море, северную часть Атлантики, Северное и Норвежское моря,

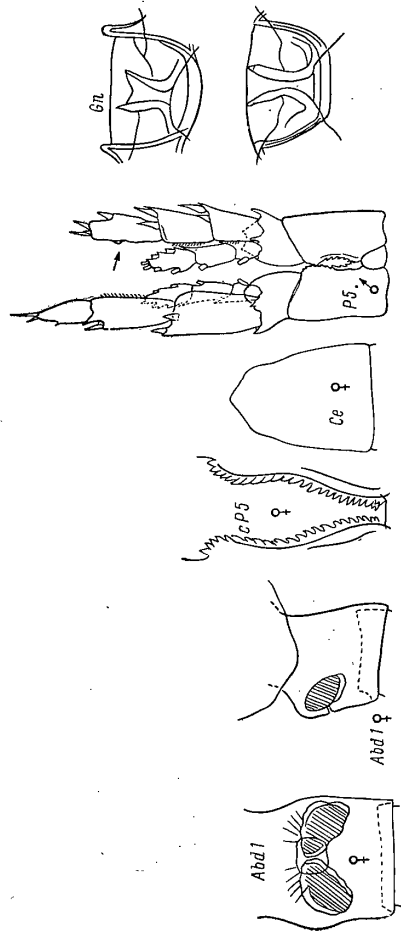
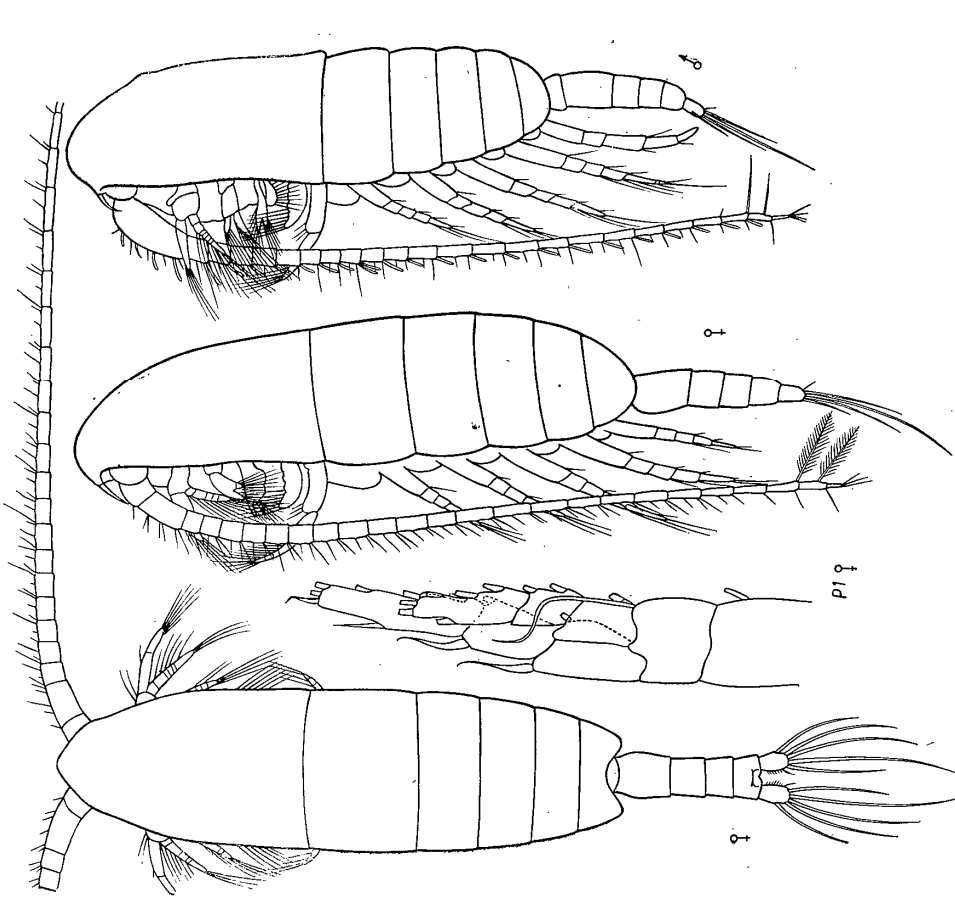


Рис. 70. *Calanus helgolandicus* (Claus). Самка, самец. Общий вид — по: Sars, 1903; остальные рисунки — по: Бродский, 1972.

В Атлантике *C. helgolandicus* не проникает южнее 40° с. ш. В Тихом океане (несмотря на многочисленные ошибочные указания японских авторов) отсутствует, замещаясь видом *C. pacificus*.

Экология. Цикл развития сходен с описанным выше для *C. finmarchicus*, т. е. вид образует «зимующий фонд» на глубинах, в марте—апреле (у берегов Ирландии) поднимается в приповерхностные слои, где в апреле—мае происходит нерест. В сентябре появляются уже коленодеты IV и V стадий. Так как ареал вида значительно смещен к югу по сравнению с *C. finmarchicus*, то можно предполагать, что размножение с разной интенсивностью происходит в течение всего года. Гспераций в году, очевидно, не менее двух. Вид, так же как и *C. finmarchicus*, — типичный фильтратор, и основа питания — фитопланктон.

Экономическое значение. В северной Атлантике имеет большое значение в питании планктоноядных рыб, в частности сардин. В Черном море один из важнейших компонентов кормового зоопланктона.

Calanus helgolandicus var. *ponticus* Jaschnov, 1955.

Яснoв, 1955: 1216, 1217, рис. 4.

Самка. Длина 3.1—3.8 мм. Вариетет отличается от типичной формы меньшим числом зубцов на коксоподите P5 (18—37, чаще всего 24—29).

Самец. Длина 3.2—3.4 мм. Число зубцов 11—21.

Других отличий автор вариетета не дает. В «Определителе фауны Черного и Азовского морей» (1969) вариетет не указан, и для Черного моря приводится *C. helgolandicus*.

Распространение. Черное море.

Замечание. Таксономический статус формы *C. helgolandicus* из Черного моря требует дальнейшего исследования.

5. *Calanus pacificus* Brodsky, 1948 (рис. 71).

Esterly, 1905: 125, 126, fig. 1 (*finmarchicus*); 1924: 83, fig. «A» (*finmarchicus*?); 1948: 34, 22, табл. II, рис. 4—10; 1950: 89, рис. 24; Яснoв, 1955: 1217, 1218, рис. 3, табл. 1, 1. О г., 1955: 8; Бродский, 1959: 1545, 1546, рис. 13-8, 23, 7, 34, 10, 44, 5; 1965: 56, 57, рис. 18—20; 1972: 60, 76 и др., рис. 28ж, 31а, 44а—6, 58; 59; 67, 91а—в.

Самка. Длина 2.15—3.50 мм, в среднем 2.79 мм. Цефалоторакс правильной эллиптической формы. Цефалон отделен от 1-го торакального сегмента. Передний конец цефалоторакса правильно закруглен, при расматривании сбоку не имеет уступа, характерного для *C. helgolandicus*, и по форме ближе к форме переднего конца цефалоторакса *C. finmarchicus* и *C. glacialis*, чем к форме такового *C. helgolandicus*. При расматривании цефалоторакса со спины закругленный выступ иногда заметен, но не у всех подвидов. Последний торакальный сегмент со слегка вытянутыми задними углами, но вершины их закруглены и остревеют никогда не образуют. Генитальный сегмент абдомена слегка вздут в проксимальной части, но длине превышает длину последующего сегмента более, чем в 2 раза. Семиприемники расположены по отношению друг к другу под углом 90—150°, в среднем (по 40 самкам) в 123°.

Антеннулы длиннее тела на 2 последних членика, они 25-члениковые, все членики явно отделены друг от друга, за исключением 8-го и 9-го члеников: граница между ними может быть неясной или же отсутствовать, тогда разделение члеников обнаруживается только по небольшому вдавлению внешнего контура. Антенна с более длинным экзоподитом, экзоподит семичлениковый. Мандибулярный щупик с более длинным экзоподитом, экзоподит пятичлениковый, границы между члениками не всегда хорошо видны. Жевательный край мандибулы без 2-го вентрального зубца, так же как и у *C. helgolandicus*. Опаловые коронки зубцов большей частью острокопечные, иногда притупленные и могут обламываться.

Максилла обычного строения для видов *C. finmarchicus*, *C. glacialis* и *C. helgolandicus*, членистость экзоподита иногда неясная, кроме границы 2-го и 3-го члеников. Форма лопастей видна на рисунках для подвидов *C. pacificus*.

Максиллула не имеет особенностей, отличающих этот вид от *C. finmarchicus*. Число щетинок на ротовых частях не отличается от такового у *C. finmarchicus*.

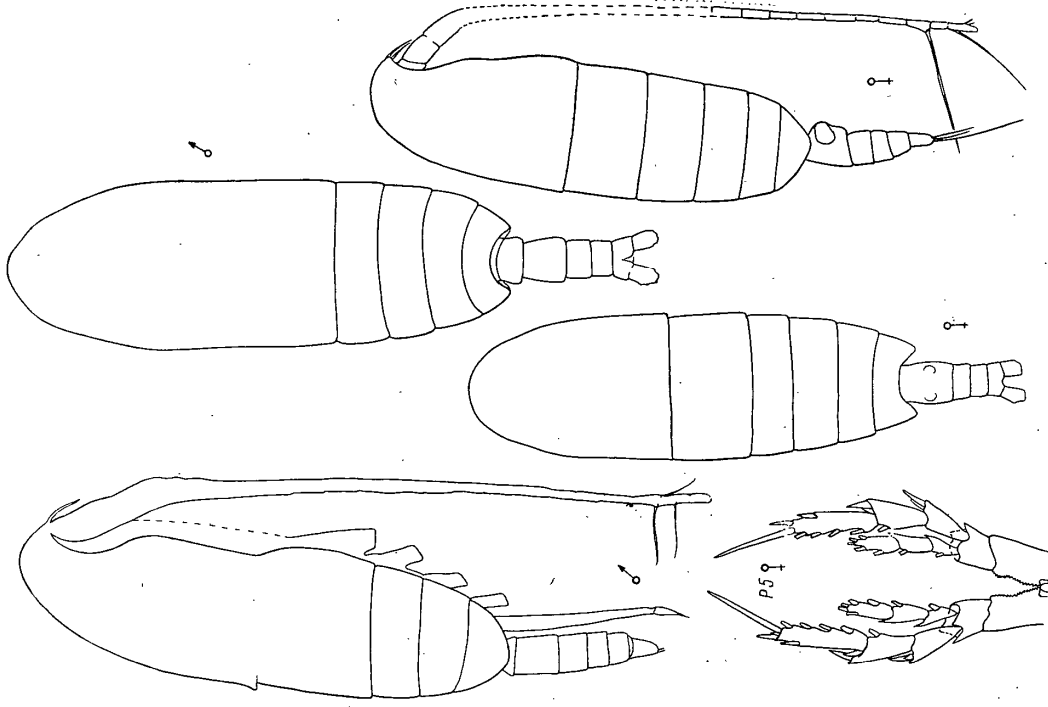


Рис. 71. *Calanus pacificus* Brodsky. Самка, самец.

P5 самки — по: Бродский, 1972; остальные рисунки — по: Бродский, 1948.

Строение плавательных ног у самки обычного типа, как и у *C. helgolandicus*, нет специфических видовых особенностей, идентично и вооружение. Зубчатый край коксоподита P5 с изгибом и средние зубцы видны иногда с острив. Число зубцов от 19 до 40, в среднем (по 262 особям) 27 зубцов. Они острокопечные, сидят без промежутков, обособленной группы зубцы не образуют.

Самец. Длина 2.35—3.10, в среднем 2.69 мм. Характерная особенность вида — относительно более короткий экзоподит левой P5, который даже у подвидов *C. p. pacificus* и *C. p. californicus* короче, чем у *C. helgolandicus*. Второй членик экзоподита этой же ноги относительно тоньше, чем у других видов рода *Calanus* и обычно расположен под некоторым углом к первому.

Окрайки. Совершенно прозрачные рачки с ярко-красными границами сегментов торакса.

Распространение. Северная часть Тихого океана: на юге от 21° с. ш. у берегов Азия и 30° с. ш. у американского берега и на север почти до 50° с. ш. В дальневосточных морях встречается в южной части Японского моря, в самой южной части Охотского и Берингова морей.

Экология. По своей экологии вид южнобореальный, приурочен к промежуточным водам между тропическими и субарктическими. В зависимости от подвидов меняется и распределение *C. pacificus* т. е. от перитического до океанического. Вертикальные миграции не велики по амплитуде, нет и большого размаха сезонных миграций, столь характерных для *C. plumosus* и *C. stibialis*. Встречаясь единично в самых берегах, вид образует массовые скопления в районе северной фронтальной зоны Куросио.

Экономическое значение. Как компонент пищи рыб, в том числе и промысловых (в частности сардины), имеет большое значение в районах обилия этого вида.

Замечание. Описание *C. pacificus* в работе В. А. Япшова (1955) должно быть отнесено только к подвиду *C. p. pacificus*, а не к виду в целом, а распространение «*C. pacificus*» у цитированного автора (Япшов, 1963, 1970) в результате игнорирования самостоятельного вида *C. sinicus* дано неточно, тем более, что карта, приведенная в работе 1970 г., основана на таких литературных данных, где определение вида зачастую сомнительно.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДВИДОВ CALANUS PACIFICUS¹

1 (2). Передний конец тела ♀ плавно закруглен (как у *Calanus finmarchicus*) и не образует выступа на вершине (смотреть со спины), зубцы на коксоподите P5 ♀ относительно крупные, треугольные, число их не более 20—24, P5 ♂ с короткими и широкими члениками экзоподита левой ноги (отношение ширины к длине у 1-го и 2-го члеников этой ветви не более 1 : 2.75), эндоподит левой ноги слегка заходит за дистальный край 2-го членика экзоподита этой же ноги 5б. *Calanus pacificus californicus*

2 (4). На переднем конце тела ♀ имеется плавное закругленное выступ, зубцы на коксоподите P5 ♀ не треугольные, многочисленнее (более 22), P5 ♂ с узкими и длинными 1-м и 2-м члениками экзоподита левой ноги (отношение их ширины к длине более 1 : 3.0). Эндоподит левой ноги короткий, не заходит за дистальный край 2-го членика экзоподита этой же ноги, если и заходит, то незначительно.

3 (4). Число зубцов на коксоподите P5 ♀ 29—40, в среднем — 32.2. Эндоподит левой P5 ♂ заходит незначительно за дистальный край 2-го членика экзоподита этой же ноги, но не далее, чем до уровня дистальной щетинки внешнего края 2-го членика экзоподита 5б. *Calanus pacificus oceanicus*

4 (3). Число зубцов на коксоподите P5 ♀ 19—30, в среднем 25.4. Эндоподит левой P5 ♂ у этого подвида самый короткий, короче, чем у всех подвигов вида: он не доходит до дистального края 2-го членика экзоподита этой же ноги 5а. *Calanus pacificus pacificus*

5а. *Calanus pacificus pacificus* Brodsky, 1948 (рис. 72).

Бродский, 1938а: 466 (*finmarchicus*?); 1941: 463 (*pacificus* nom. nud.); 1948б: 34, табл. II, рис. 4—10; 1950: 89—91, рис. 24 (*pacificus*, part.); Япшов, 1953: 1217, 1218,

¹ Если определение видов представляет известные трудности, связанные с необходимостью иметь взрослых самок и самцов и некоторой изменчивостью признаков, то определение подвигов еще более затруднительно. Часто по единичному экземпляру почти невозможно отнести особь к определенному подвиду. Для определения подвида важно иметь series взрослых самок и самцов (иногда приходится применять и вариационную статистику). В рассматриваемой таблице удалось избежать необходимости использовать вариационную статистику. Но, как ни сложен процесс установления подвигов (они могут включать до 25% промежуточных форм), процесс этот необходим, поскольку в природе подвигов существуют и обладают рядом специфических особенностей не только в морфологии, но и в экологии и в степени обилия, а следовательно, имеют различное значение и как пищевые объекты промысловых рыб.

рис. 5; Бродский, 1959: 1549, рис. 15, в, рис. 35-с, рис. 4, 5; 1965а: 57—59, рис. 18А—Н; 1972: 60, 76 и др., рис. 44а—в, рис. 17а—в.

Самка. Длина 2.50—2.95, в среднем 2.76 мм. Форма тела не имеет особенностей, выделяющих этот подвид среди других подвигов. Выступ передней части тела слабо развит, он меньше, чем у *C. helgolandicus*. Задние углы последнего торакального сегмента плавно закруглены, прикрывают лишь небольшую часть генитального сегмента. Форма этого сегмента отличается от таковой *C. pacificus oceanicus*: он короче, чем последующий сегмент, и не с таковыми параллельными дорсальным и вентральным контурами. Семиперемички расходятся под меньшим углом, чем у других подвигов, хитинизированные части их соприкасаются.

Антеннула с плохо заметной границей между 8-м и 9-м члениками. Строение ротовых частей типичное для рода. Вооружение плавательных ног 1-й, 2-й и 5-й пар показано в табл. 20.

Таблица 20

Вооружение P₁, P₂ и P₃ самки *Calanus pacificus pacificus*

Членики	P ₁		P ₂		P ₃		P ₄	
	экзоподит край нагруж.	эндоподит край нагруж.	экзоподит край нагруж.	эндоподит край нагруж.	экзоподит край нагруж.	эндоподит край нагруж.	экзоподит край нагруж.	эндоподит край нагруж.
1-й	1	0	1	1	1	1	1	0
2-й	1	0	2	2	1	1	1	0
3-й	2	4	2	4	2	5	2	5
Апикаль- ные щетки (шпы)	1	—	—	—	1	—	1	—

Отличительной особенностью самок описываемого подвида, кроме формы переднего конца тела, постеролатерального угла последнего торакального сегмента и генитального сегмента, служит и число зубцов на коксоподите P5. Число это колеблется от 19 до 30, в среднем (по 87 особям) 25.1 зубца. Изгиб зубчатой линии обычного для вида типа.

Самец. Длина 2.70—2.80, в среднем 2.71 мм. Строение P5 самца типичного подвида *C. pacificus pacificus* отличается от строения этой же пары ног двух других подвигов наиболее коротким эндоподитом левой ноги, который не доходит, иногда даже значительно, до дистального края 1-го членика экзоподита левой ноги этой же пары. Левый экзоподит со 2-м и 3-м члениками относительно тонкими и длинными, и эта ветвь почти в 1.7 раза длиннее правого экзоподита. У двух других подвигов это соотношение значительно меньше, и у них всегда левый эндоподит заходит за дистальный край 1-го членика экзоподита этой же ноги.

Окрайки. Описана при характеристике вида *C. pacificus*. Особенно характерны для этого подвида ярко-красные полоски на границе торакальных сегментов.

Распространение. Японское море: южнее Татарского пролива, у берегов Приморья, залив Петра Великого, Амурский залив и в районе залива Посета. Южная часть Охотского моря (у Южного Сахалина), пролив Лалеруза, район Курильских островов и в океане несколько южнее Курильских островов. Подвид занимает самую западную часть ареала вида *C. pacificus*.

Экология. Вид субтропических и южнобореальных вод. Концентрируется в приповерхностных водах, в летнее время ограничивается изотермами 10—20°.

Экономическое значение. Имеет большое значение как компонент питания планктоноядных рыб, особенно тепловодных — сардины, сайры, молоди скумбрии и т. д.

антенн. Ротовые придатки не показывают особенностей, отличающих этот подвид от двух других подвидов вида *S. pacificus*. Вооружение плавательных ног такое же, как у подвида *S. pacificus pacificus* (табл. 20).

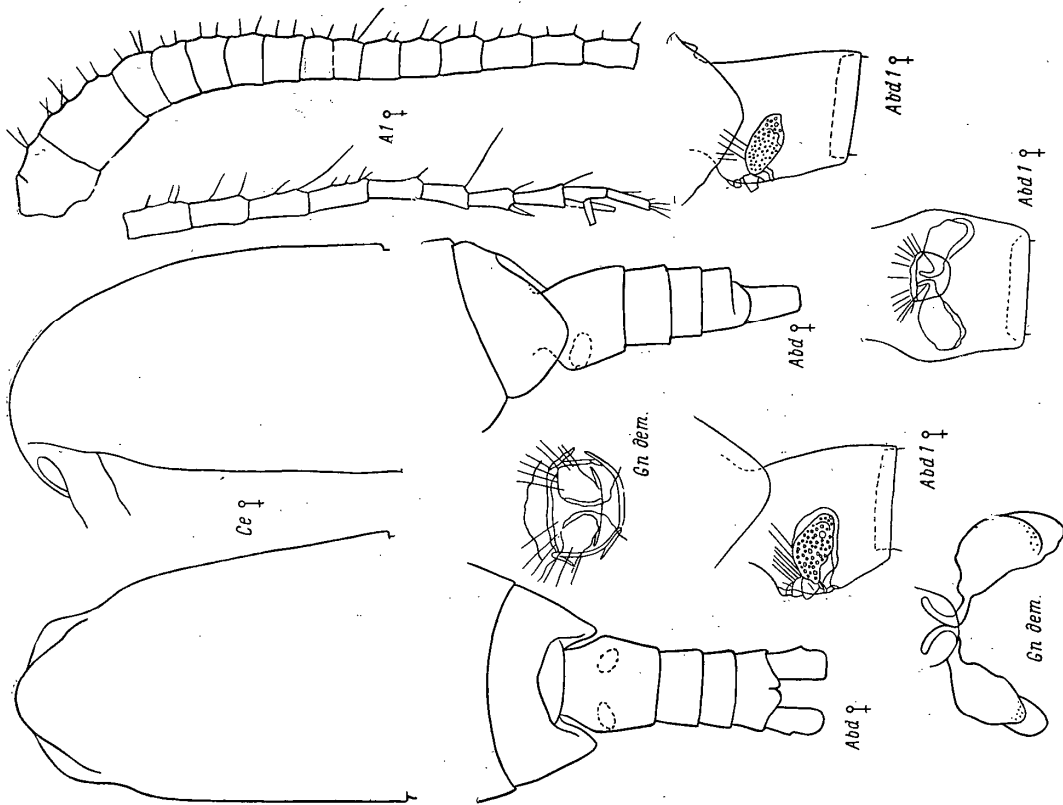


Рис. 72 (продолжение).

Две характерные особенности внешней морфологии самки позволяют выделить этот подвид: строение генитального сегмента abdomena и большое число зубцов на коксоподите P5.

Генитальный сегмент по отношению длины к ширине и прямоугольным очертаниям больше похож на таковой *S. finmarchicus*, чем *S. helgolandicus*. Семяприемники расположены под несколько меньшим углом, чем у *S. pacificus pacificus*, но большим, чем у *S. pacificus californicus*. Число зубцов на коксоподите P5 варьирует от 29 до 40, в среднем 32.2. Это число наибольшее из отмеченных для подвидов *S. pacificus* и по размерам самка *S. p. pacificus* в среднем крупнее самки *S. p. pacificus*.

5b. *Salanus pacificus oceanicus* Brodsky, 1959 (рис. 73).

Бродский, 1950 : 89, рис. 24Г (*pacificus*, part.); 1959 : 1545, рис. 1з, 4, рис. 2з, 7з, рис. 3а, рис. 4з; 1965а : 59—61, рис. 49А—Г; 1972 : 60, 76, рис. 44а, 91б.

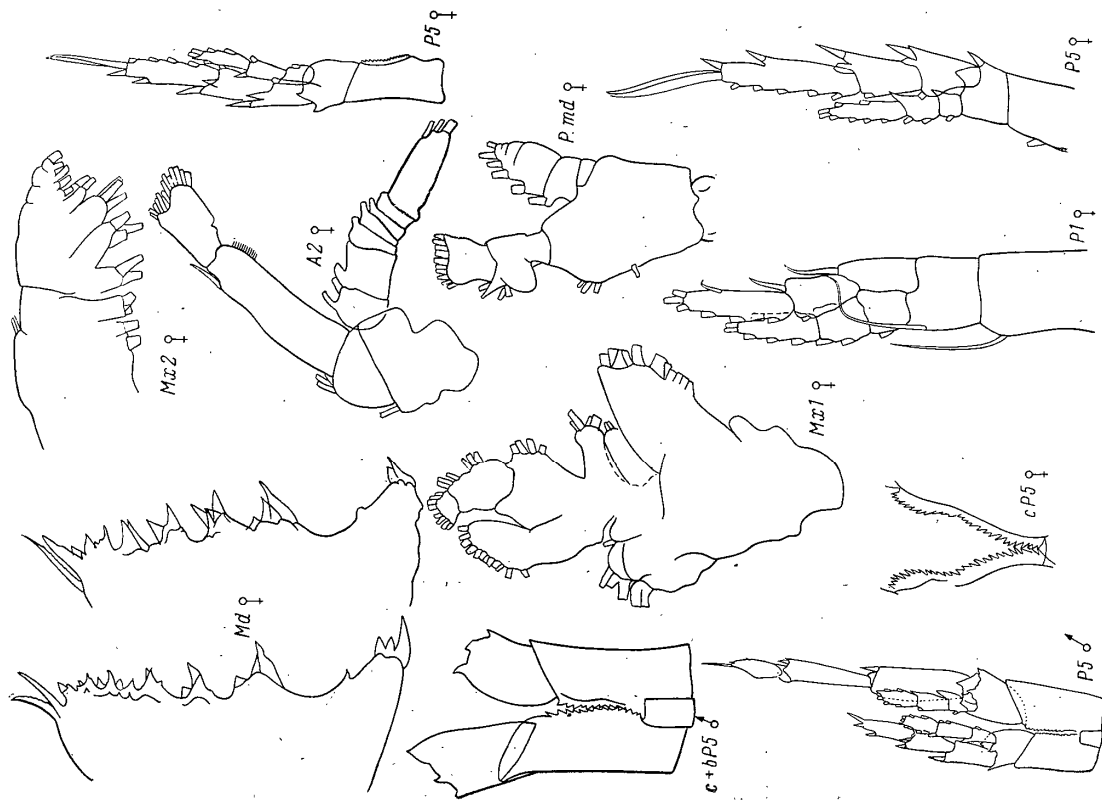


Рис. 73. *Salanus pacificus oceanicus* Brodsky. Самка, самец (по: Бродский, 1965а и 1972).

Самка. Длина 2.65—3.15, в среднем 2.87 мм. Закругленный выступ в передней части головы виден только при рассмотрении со спины, он очень мало выдается и сбоку совсем не заметен, линия «вершины тела» плавная. Постеролатеральный угол торакса несколько более оттянут, чем у предыдущего подвида, и при рассмотрении со спины концы последнего торакального сегмента с более параллельными краями.

Антеннулы с почти полностью слитыми 8-м и 9-м члениками, разделение их может быть заметно только по небольшому уступу внутреннего контура

сегментов, но подвиду *C. p. oceanicus* свойствен общий голубой фон всего тела и конечностей. В большой массе, например в осадке лова планктонной сетью,

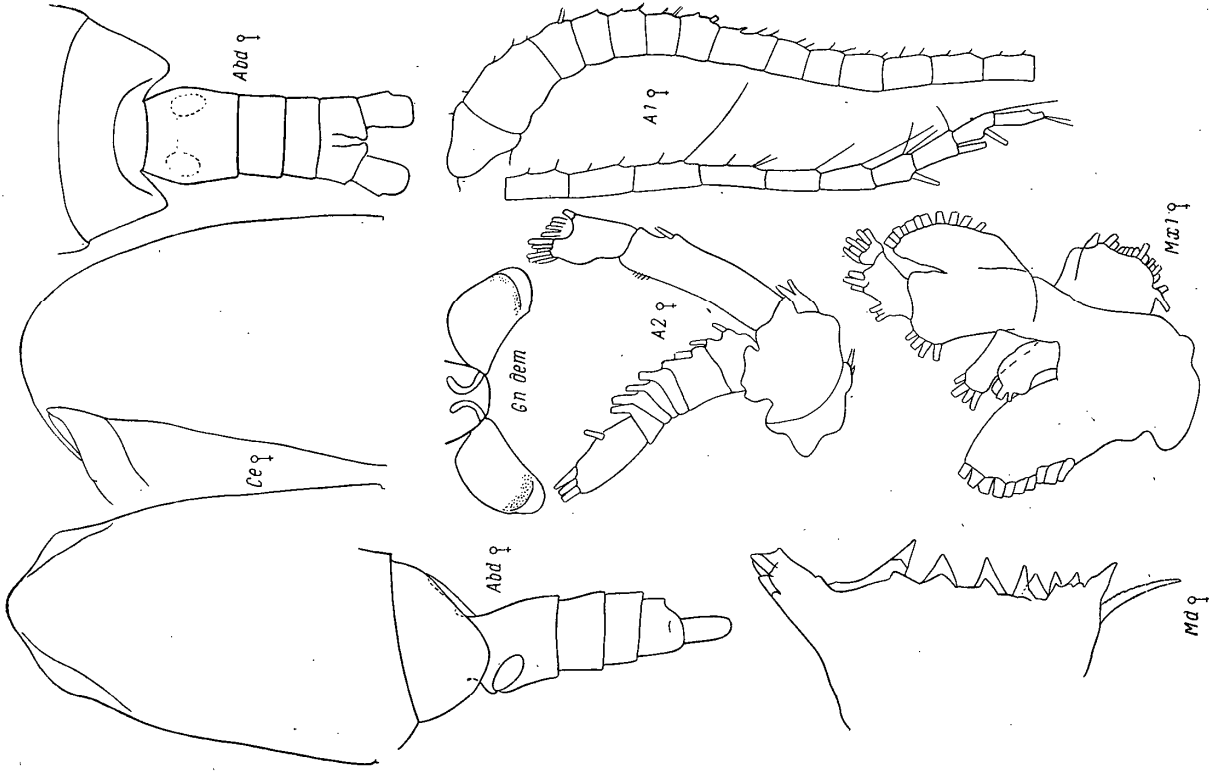


Рис. 73 (продолжение).

особи этого подвида окрашены в явственный голубой цвет. Он настолько характерен, что при последовательных ловах, например в прикурильских водах Тихого океана, при продвижении с севера на юг по цвету осадка планктона в коллекционных банках сразу можно отличить зону *Calanus plumulosus* (осадок красного цвета) от зоны *C. pacificus oceanicus* (осадок голубого цвета).

С а м е ц. Длина 2.70—2.90, в среднем 2.78 мм. Отличается от самцов других подвигов несколько более длинным эндоподитом левой P5, чем у *C. pacificus pacificus*, но более коротким, чем у *C. p. californicus*. Последний членик

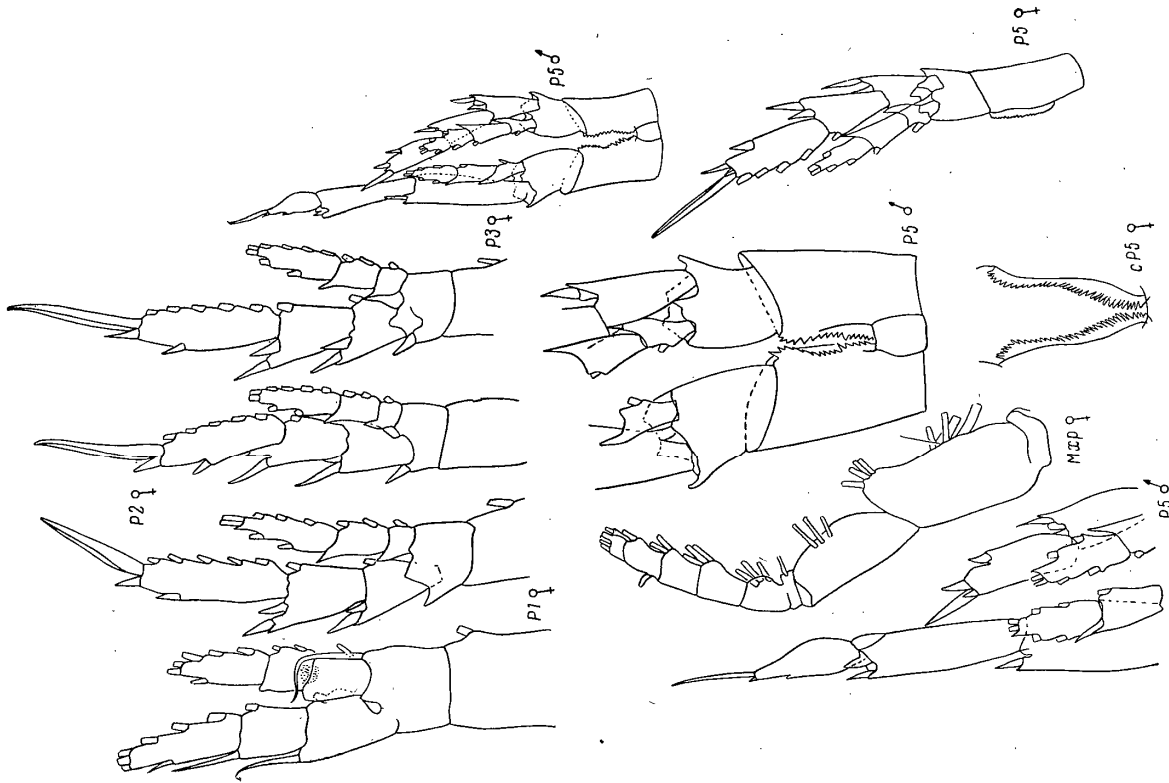


Рис. 73. *Calanus pacificus oceanicus* Brodsky. Самец (по: Бродский, 1965а, и 1972). эндоподита левой ноги лишь немного заходит за дистальный край 1-го членика экзоподита (не более чем до уровня дистальной щетинки наружного края 3-го членика экзоподита). Отличительные особенности самцов этого подвида и двух других в строении P5 хорошо выявляются при сравнении рисунков. О к р а с к а. Окраска почти такая же, как у *Calanus pacificus pacificus*: на общем прозрачном фоне выделяются ярко красные границы торакальных

Распространены в Прикурильские воды Тихого океана, не южнее широты Токийского залива. Далее занимает полосу, вытянутую в широтном направлении до Алеутских островов (найден у острова Кадьяк). Подвид скорее всего приурочен к промежуточным и частично субтропическим водным массам. У берегов Америки этот подвид замещается другим (*C. pacificus californicus*). Район обилия особой подвиды: воды, пограничные с северным фронтом Куросио.

Экология. Если типичный подвид, описанный выше, можно отнести к группе неарктических форм, то *C. pacificus oceanicus* — скорее океаническая форма поверхностных теплых вод с изотермами примерно в тех же пределах, что и для первого подвида (10—20°).

Экономическое значение в питании рыб и, в частности, таких экономически важных, как сардина, анчоус, скумбрия (молодь), сайра и др.

5c. *Calanus pacificus californicus* Brodsky, 1965 (рис. 74).

Esterl y, 1924: 83, fig. «A» (*finmarchicus*); Бродский, 1965a: 61, рис. 20A—П; 1972: 60, 76, рис. 44в, 91а.

Самка. Длина 2.60—3.40, в среднем 2.95 мм. Вершина цефалоторака выступает над линией, перпендикулярной длинной оси тела и проходящей через основание роострума, больше, чем у других подвидов, со спины выступ на переднем конце тела не всегда виден.

Задние углы последнего торакального сегмента относительно короткие и плавно пригнуты. Генитальный сегмент относительно короткий, с сильным изгибом дорсальной стороны, вентральный выступ выдается сильнее, чем у других подвидов. В строении гениталий наблюдается следующая особенность: угол расхождения семяприемников наибольший по сравнению с таким же углом у двух других подвидов. Строение ротовых частей не обнаруживает особенностей для подвида.

Антеннула с явственным разделением 8-го и 9-го члеников. Вооружение плавательных ног типичное для вида. В строении P5 есть отличие от других подвидов в количестве зубцов на коксондите: число их колеблется от 20 до 29, в среднем оно равно 24.1, т. е. у этого подвида по сравнению с выше названными подвидами оно наименьшее. Зубцы более крупные.

Самец. Длина 2.56—2.75, в среднем 2.65 мм. Эндоподит левой P5 при сравнении с другими подвидами наиболее длинный, он заходит за дистальную границу 4-го членика экзонодита левой же ноги и доходит до уровня проксимальной петинки внешнего края 3-го членика левого экзонодита.

Окраска. Наблюдений за живыми особями не было. Распространены в северной части. Подвид обнаружен пока только у берегов Северной Америки, примерно от 30° до 45° с. ш.

Экология. Слишком мало данных, чтобы характеризовать экологические особенности подвида, скорее всего это южнобореальный вид, поверхностных промежуточных вод между субтропическими и субарктическими. По всей вероятности, это неарктический подвид.

Экономическое значение. Не выяснено, но, очевидно, подвид играет аналогичную роль в питании планктоноядных рыб, как и другие два подвида.

6. *Calanus sinicus* Brodsky, 1965a (рис. 75).

Бродский, 1965a: 63, рис. 31A—Ф (первоописание); Бродский, 1962b: 4416 (*sinicus* nom. nud.); Chen Qipghao, 1964: 27; Бродский, 1972: 60, 66, рис. 28a, 31г, 44г, 52г, 59г, 68a—в, 92.

Самка. Длина 2.15—3.20, в среднем 2.68 мм. Форма тела не имеет особых отличий от таковой же *C. pacificus*, но вершина переднего конца тела очень «низкая». Загнутый выступ переднего конца тела пологий, виден только со спины. Тип роострума обычный для видов подрода *Calanus* s. str.

Абдомен относительно короток и толще, чем у *C. pacificus*, короток и генитальный сегмент. Хороший отличительный признак, позволяющий легко распознать

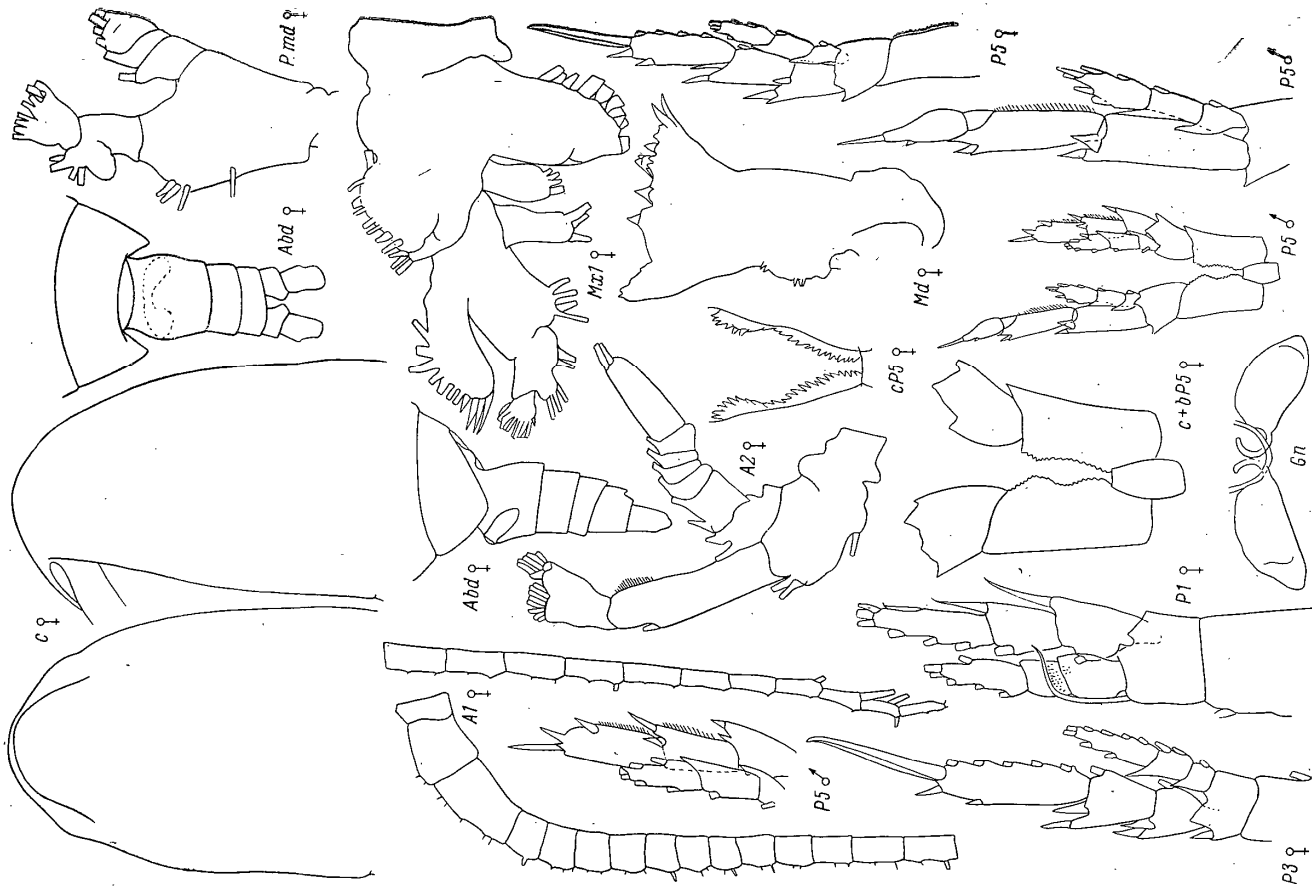


Рис. 74. *Calanus pacificus californicus* Brodsky. Самка, самец (по: Бродский, 1965a, и 1972).

C. sinicus без какой-либо преаровки это специфическое расположение семяприемников. Они расположены почти на прямой линии, перпендикулярной длинной оси тела, т. е. между правой и левой сперматекой имеется угол 180°.

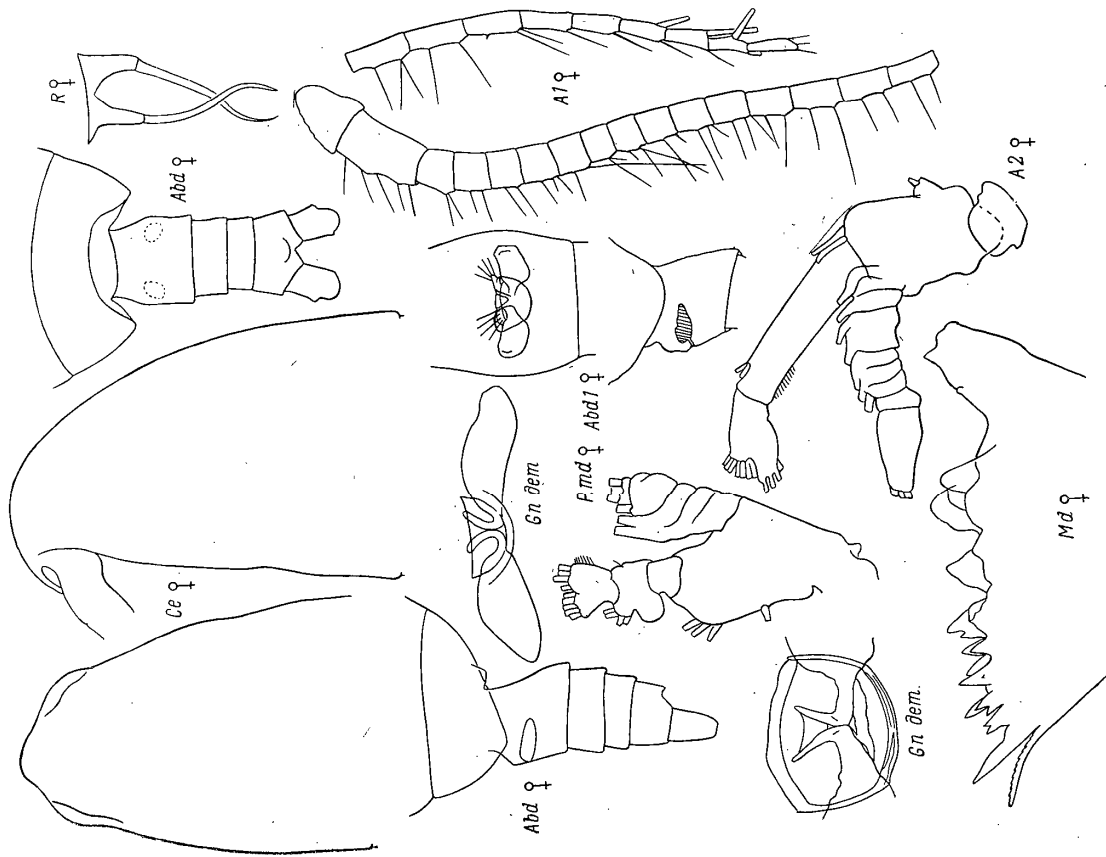


Рис. 75. *Calanus sinicus* Brodsky. Самка, самец (по: Бродский, 1965а и 1972).

Щиток генитального поля относительно широкий с полого закругленным абсоральным краем.

8-й и 9-й членики антенн сильно разделены. Ротовые части такого же строения, что у *C. rasifficus*, но опаловые коронки на жевательном крае мандибулы не острокопечные, а закругленные и крупные. Плавательные ноги с вооружением и строением, типичными для *C. rasifficus*. Число зубцов на коксоподите P5 наименьшее по сравнению со всеми подвидами *C. rasifficus*, а именно в среднем 19.7, предел колебаний 15—28 зубцов (определено для 120 самок). Изгиб зубчатой линии хорошо выражен.

Рис. 75 (продолжение).

Самец. Длина 2.70—3.00, в среднем 2.73 мм. Эндоподит левой P5 несколько короче, чем у самцов *C. pacificus californicus* но длиннее, чем у *C. p. oregonicus*, а именно последний членик эндоподита заходит за дистальный край 1-го членика экзоподита этой же ноги, доходя до основания дистальной щетинки внешнего края 3-го членика экзоподита другой ноги.

Окраска. Нет данных, но, вероятно, по окраске этот вид не отличается от *C. pacificus*.

Распространение. Вид распространен только вдоль азиатского берега Тихого океана — от широты Сангарского пролива на севере до Тонкинского залива на юге, где он найден в северной его части. Распространен вид и у берегов Японии, в Желтом и Восточно-Китайском морях. В открытом океане он встречается с ветвями Куросио недалеко к востоку от Японии. Экология. Вид субтропический, перитический, очевидно, он характерен для сильно переработанных на мелководье океанических вод. В районах своего обитания (в теплых водах) присутствует круглый год. Периоды размножения и число поколений меняются в зависимости от района: в проливе Бохай, Желтом и Восточно-Китайском морях основные периоды размножения: март—май, июнь—август, октябрь—ноябрь. В течение года развиваются три генерация, но в Южно-Китайском море в году имеется лишь одно поколение. Оптимальная температура размножения 10—15°.

Экономическое значение. В прибрежных водах дает массовые скопления особей, служащих пищей для многих рыб, в том числе и промысловых.

7. *Calanus hyperboreus* Kröyer, 1838 (рис. 76)

Kröyer, 1838 : 234, tab. 4, fig. 23; 1845, pl. 44, fig. 2; Lubbock, 1854 : 125 (magnum); Sars, 1903 : 12, fig. 13, pl. V; Бродский, 1950 : 85, 86, рис. 18; 1972 : 62, 76, рис. 286, 34а, 42а, б, 58_а, 2а, 59, 71а—б, 95а, б.

Самка. Длина 7.0—10.0 мм. Цефалоторакс правильно вальмовой формы, передний конец тела плавно закруглен, без «уступов» или излома линий, но этот конец меньше выдается, чем у *C. finmarchicus* или *C. glacialis*. Ширина цефалоторакса примерно равна $\frac{1}{3}$ его длины. Задние углы 5-го сегмента торакса слегка оттянуты назад и оканчиваются короткими острями, слегка развернутыми в стороны (при рассматривании со спинной поверхности). Иногда в этом положении они кажутся закругленными в результате того, что у особей, например, из Чукотского моря, острия направлены не posteriormente, а вентрально. Эта особенность у особей из центральной части Арктического бассейна не наблюдается.

Абдомен примерно равен $\frac{1}{4}$ длины цефалоторакса. Генитальный сегмент мало расширен и короче двух последующих сегментов. Гениталии, на первый взгляд, «обычного типа» для *C. glacialis* и *C. finmarchicus*, однако имеют следующие особенности. Семяприемники не овальные или эллипсоидально-шаровидные, а вытянутые и образуют на середине своей длинной оси таким образом, что проксимальная часть почти перпендикулярна длинной оси тела, а дистальная почти ей параллельна. Щиток обычного «геральдического» типа. Плавательные ноги и ротовые части не имеют специфических особенностей, за некоторыми исключениями. Ротовые части самки не редуцированы. В вооружении P1—P5 отмечены отличия по числу щетинок от вооружения типичного для семейства (см. табл. 18). На наружном крае 2-го членика эндоподита P1 4 щетинки, на внутреннем крае 3-го членика этой же ветви P1 соответственно 1 и 2 щетинки. Внутренний край коксоподита P5 у самки и самца зазубрен, край этот не образует изгиба, он слегка выщупулый или прямой, зубцы сидят с промежутками или без них. В первом случае зубцы с почти параллельными сторонами и удлинены, во втором случае более треугольной формы. Число зубцов 22—23 (изменчивость этого числа не изучена).

Самец. Длина 5.0—7.0 мм. Задние углы торакса заострены меньше, чем у самки. P5 очень слабо асимметричен: левый экзоподит почти не длиннее правого, дистальный членик этой ветви слегка изогнут внутрь, сужен, с ко-

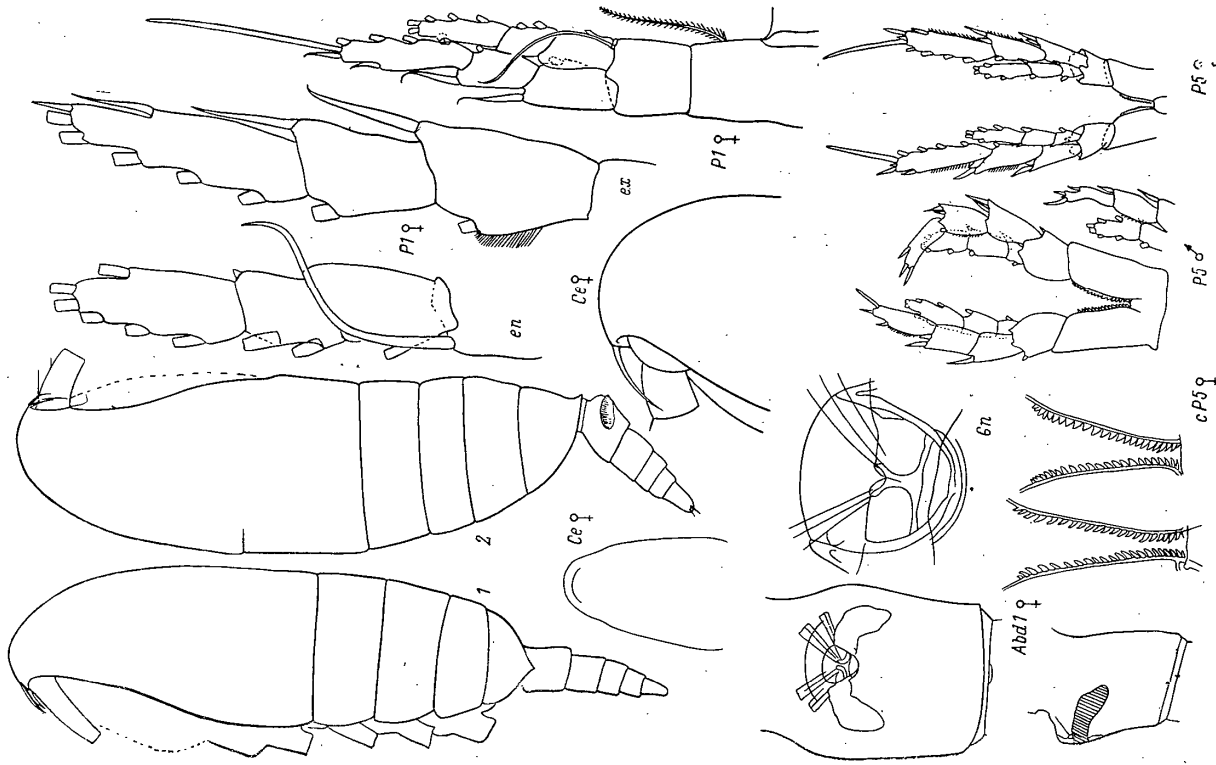


Рис. 76. *Calanus hyperboreus* Kröyer. Самка, самец.

1 — самка, центральная часть Арктического бассейна, 2 — самец, Чукотское море (Се самки — по: Sars, 1903; P5 самки и самца и P5 самки — по: Бродский, 1950; остальные рисунки — по: Бродский, 1972).

ротким апликальным щипом. Эндоподит левой ноги достигает середины дистального членика экзоподита той же ноги. Зубчатая линия на коксоподите также прямая, без изгиба. Ротовые части слегка редуцированы (Вышковарцева, 1972, 1976), но, по Бредфорд и Жиллет (Bradford, Jillett, 1974), для вида отмечено отсутствие редукции ротовых частей у самки и самца.

О к р а с к а. Особи этого вида совершенно прозрачны и бесцветны, но на стенках кишечника и в задней части тела бывают пятна оранжево-красного или темно-красного цвета. Жировая капля обычно окрашена в оранжево-красный цвет, характерна также темно-красная полоска на границе всех торакальных сегментов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. В массовом количестве населяет Арктический бассейн, включая и его центральную часть, в меньшем количестве — все арктическое море (в Белом море его нет), в тихоокеанском секторе обитает в Чукотском море, но южнее Берингова пролива не встречается. (Ошибочно указан к югу от этого пролива (Breezen, 1908; Wilson, 1942)). В северной Атлантике изредка встречается у берегов Финмаркена и у Лофотенских островов и еще дальше к югу до фьорда Христиания, но, как правильно отмечает Сарс (Sars, 1903), это остатки некогда более широкого ареала вида в ледниковое время (реликтовые части ареала).

Э к о л о г и я. Океанический вид открытого моря. Приурочен к водам с низкой температурой воды (зачастую с отрицательными температурами). Летом встречается в глубоких слоях воды; в приповерхностные слои воды поднимаются лишь молодые стадии. Цикл развития очень продолжителен, вероятно одна генерация (в Арктическом бассейне) длится 2—2,5 года.

Э к о н о м и ч е с к о е з н а ч е н и е. Большие скопления *C. hyperboreus* образуются в весенне-летний сезон на западе Норвежского и Гренландского морей, в холодных водах в районе порога Мона-Книповича. В этот период сюда на откорм мигрируют многие промысловые рыбы (сельдь, мойва, путассу).

П р и м е ч а н и е. Наличие двух вариантов в форме и строении постеролатерального угла торакса и зазубренного края коксоподита P5 заставляет предполагать, что под одним и тем же видовым названием (*C. hyperboreus*) могут быть две формы, или два подвида или, скорее всего, два самостоятельных вида. Один из них, по всей вероятности, приурочен к Чукотскому морю, другой — к центральной части Арктического бассейна и прилегающим частям Атлантики (Гренландское море).

Но решить этот вопрос возможно лишь при детальном исследовании с применением вариационной статистики и поисков новых признаков, подобно тому, как это сделано для *C. pacificus* (Бродский, 1965) и *C. finmarchicus s. l.* (Frost, 1974).

8. *Calanus cristatus* Kröyer, 1845 (рис. 77, 78).

К р ö y e r, 1845, tab. 44, fig. 6a—k (*Cristatus lapsus calami*): 4848 : 547, 553, 607; Б р о д с к и й, 1938a : 137, рис. 3—15; Т а л а к а, 1938b : 599, fig. 4a—f, 2a—e; Б р о д с к и й, 1948b : 34, табл. IV, рис. 3—10; 1950 : 93, рис. 23; 1972 : 62, 76 и др. рис. 28a, 31ж, 58a, 59a, 72a—в, 96a—в.

С а м к а. Длина 7,6—10,4, в среднем 9,5 мм. Форма тела обычная для крупных видов рода *Calanus*, цефалоторакс удлинненно-овальный, без каких-либо особенностей, за исключением переднего конца тела. На переднем конце имеется гребень, хорошо заметный как со спины, так и сбоку. Лучшее всего выражен гребень у копенpodит V стадии, у самки он меньше по размеру. Головной отдел разделен с тораксом; 5-й торакальный сегмент отделен от 4-го. Задние углы последнего торакального сегмента плавно закруглены, без выступов или острий. На дорсальной стороне торакса на границе цефалона и 4-го торакального сегмента имеется небольшая, но хорошо заметная выстилка. При рассматривании со спины выступ почти треугольной формы, но с закругленной вершиной, направленной назад. Абдомен относительно короткой и широкой, он в 4,6 раза короче цефалоторакса.

Генитальный сегмент сильно вздут в своей проксимальной части, ширина его несколько больше длины, но иногда ширина и длина равны. Каудальные

ветви короткие, толстые, длина их в 1,5—1,3 раза больше ширины. Общий тип строения гениталий (описаны по одному экземпляру взрослой самки, поэтому вариации в строении гениталий не могут быть указаны) сходен с таковым же у видов группы *Calanus finmarchicus s. l.*, но стилизуется удлиненными сперма-

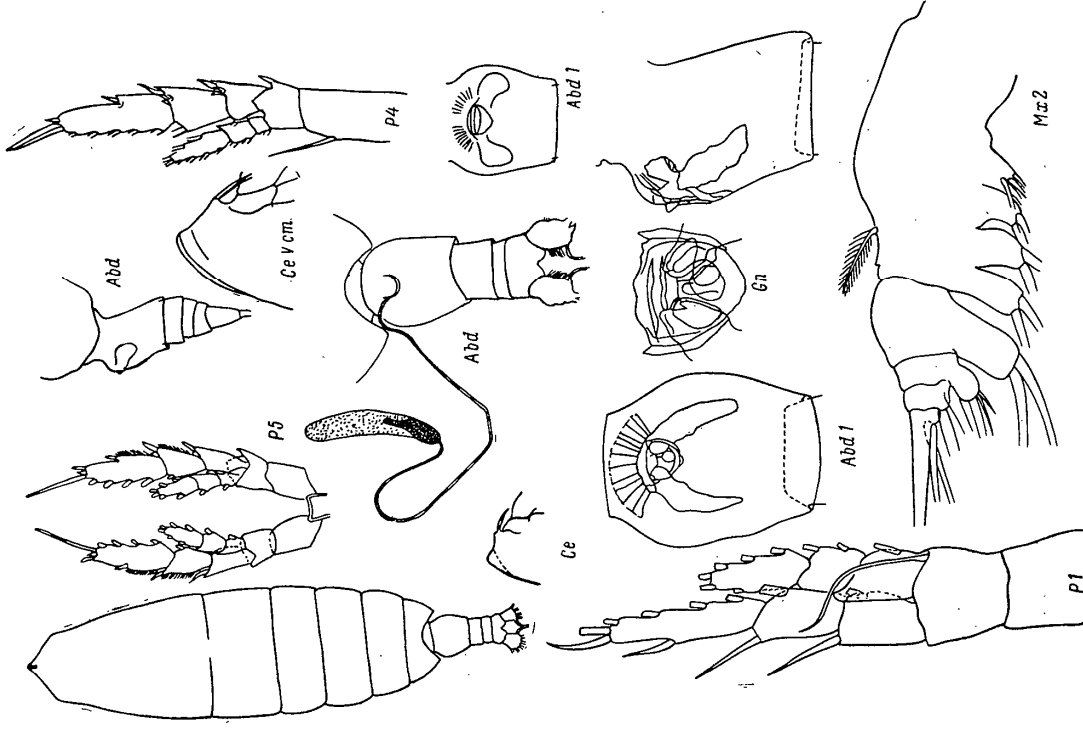


Рис. 77. *Calanus cristatus* Kröyer. Самка.

Abd1, Abd (сбок), Mx2 и P4 — по: Tanaka, 1938; остальные рисунки — по: Бродский, 1938, 1950 и 1972.

теками, почти параллельными друг другу и длиной оси тела, и очень сложным строением их хитинизированных частей. Щиток типа «геральдического». Судя по крайне схематическому рисунку в статье Танака (Tanaka, 1938b), сперма-теки могут быть и несколько короче и располагаться под значительным углом к длине оси тела: их проксимальная часть почти перпендикулярна к ней и расположена на одной линии. Дистальная часть сперматеки к ней. Сперматофоры удлинненные с закругленной верхней и прикрепляются к гени-

тальному отверстию на очень длинной шейке, превышающей в 3 раза длину самого сперматофора.

Вооружение антеннул слабое, у исследованных взрослых самок щетинки почти всегда обломаны, но, судя по антеннулам V стадии,

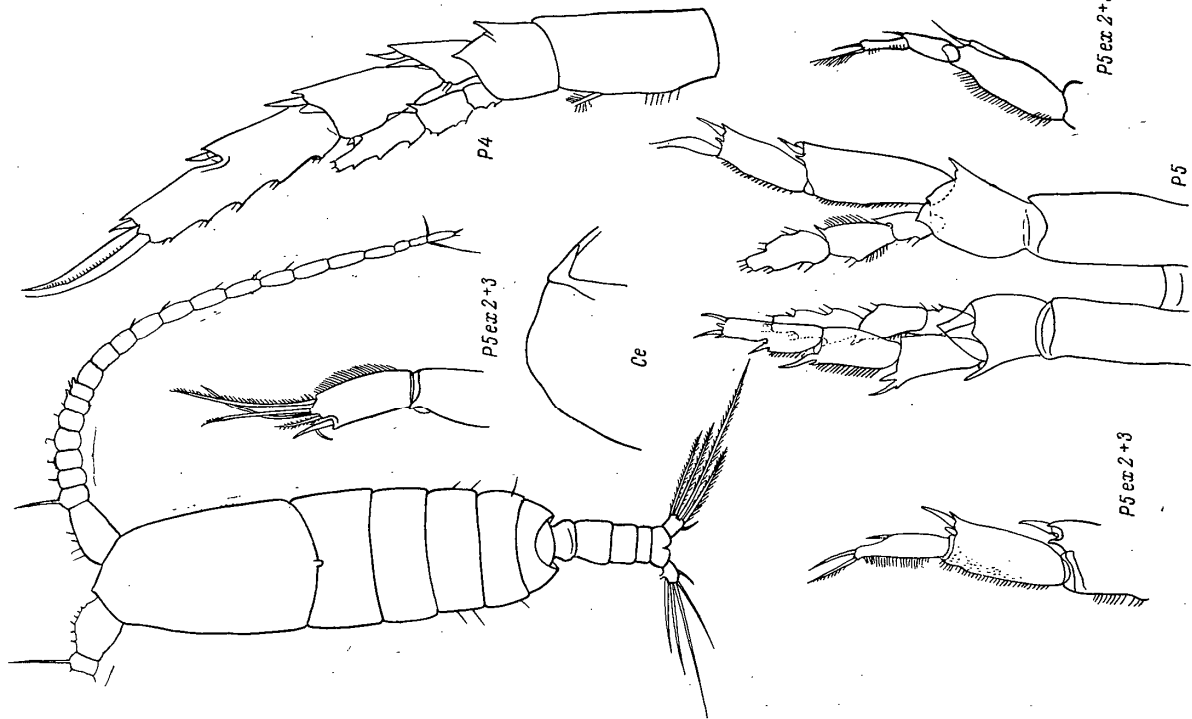


Рис. 78. *Calanus cristatus* Kröyer. Самец (по: Бродский, 1938 и 1972).
 2 предпоследних членика этой конечности у самки несут две длинные, длинно и густо опушенные щетинки, аналогичные описанным для *C. plumosus*, *C. proquidus* и др. Ротовые придатки слабо, но все же редуцированы, что сказывается главным образом на их относительной величине (например мандибулы). Внутренний край коксоподита P5 гладкий, не зазубрен, у R3—R4 этот членик

с рядом толких щетинок. Апикальные шипы R3—R4 прямые, P5 — слегка изогнутые. Наружный край их у всех перечисленных пар ног с тонким прозрачным «лезвием», с тонкой поперечной исчерченностью, но этот край гладкий, не зазубрен. Ветви всех пар ног трехчлениковые. Вооружение R1 и P5 не отличается от типового для семейства (см. табл. 18), 3-й членик экзоподита P5 с 3 щетинками на обоих краях.

Самец. Длина 6,7—9,6 мм. Форма тела обаячная для крупных видов рода *Calanus*, за исключением строения переднего конца тела. Гребень на вершине тела сильно редуцирован по сравнению с гребнем самки и особенно V стадии. Он сохранился лишь на самой верхней точке тела; со спиной стороны он заметен в виде небольшого, слегка закругленного выступа. При сравнении сбоку линия «лба» образует лишь небольшой изгиб. Цефалоторакс с почти параллельными краями (вид со спины), т. е. ширина его почти одинакова у головного и у торакального отделов. У 1-го торакального сегмента на дорсальной поверхности на медиальной линии заметен выступ, отмеченный у самки (см. выше). Функциональное значение этого образования неизвестно, но у некоторых видов *Calanoida* (у *Centropages dorsipratus* Thompson & A. Scott) он сильно развит и представляет небольшой крючок, загнутый назад и достигающий середины 1-го торакального сегмента.

Абдомен сравнительно короткий, он в 3,5 раза короче цефалоторакса. Самый длинный сегмент 2-й, его длина почти равна ширине, самый короткий 4-й. Каудальные ветви короткие и сравнительно широкие, длина их лишь очень немного превышает ширину.

Антеннула превышает длину тела на 3—4 последних членика (в выпрямленном положении!). Антеннулы сильно уплощены дорсентрально. Вооружение дистальных члеников очень слабое, особенно слабо опушенные субапикальных щетинок. Ротовые части редуцированы, особенно максилла.

Плавательные ноги (за исключением P5) того же строения и вооружения, что и у самки. Апикальные щетинки R2—R4 массивные, с внешней стороны имеют тонкое «лезвие» с поперечной исчерченностью. Форма этих щетинок дистальных члеников очень слабое, особенно слабо опушенные субапикальных щетинок. Ротовые части редуцированы, особенно максилла.

Плавательные ноги (за исключением P5) того же строения и вооружения, что и у самки. Апикальные щетинки R2—R4 массивные, с внешней стороны имеют тонкое «лезвие» с поперечной исчерченностью. Форма этих щетинок дистальных члеников очень слабое, особенно слабо опушенные субапикальных щетинок. Ротовые части редуцированы, особенно максилла.

Асимметрия по длине и строению левого и правого экзоподитов этой пары ног хорошо заметна — левый длиннее короче и у него изменены все членики: 1-й длинный широкий, 2-й несколько короче, а 3-й еще короче, но значительно более узкий, чем 2 предшествующих. Асимметрия заметна и у протоподитов левой и правой ноги. Эндоподиты однотипны на обеих ногах, по длине они достигают середины 3-го членика экзоподита соответствующей ноги. Обнаружены и варианты (вернее углощения) строения 3-го членика экзоподита левой ноги. У двух экземпляров самцов этот членик был явно разделен на 2 членика. Место шва у особей с нормальным строением 3-го членика экзоподита левой P5 указывает щетинка, остающаяся на середине внешнего края этого членика. У одного экземпляра экзоподит левой ноги имел всего 2 членика, на вершине последнего было 6 щетинок. Вероятно, это результат регенерации отломанного 3-го членика экзоподита.

Окраска. В живом состоянии копеподиты V стадии этого крупного вида *Calanus* необыкновенно красивы благодаря своей совершенной стекловзрачности и наличию ярко-красного пигмента, разбросанного по головному отделу, тораксу и антеннулам. Красный пигмент, который можно охарактеризовать как кинозварь, слегка переходящий местами в кармин, располагается по следующим участкам тела: в первой трети антеннул с наружной стороны антеннул опять ярко окрашены. Такой же яркий красный пигмент располагается двумя рядами пятен неправильной формы по медиальной линии от гребня до 3-го торакального сегмента, где пятна сходятся поперечными, но также неправильной формы. На задних углах последнего торакального сегмента есть два асимметричных небольших пятна. 4-й и часть 3-го сегментов абдомена также ярко окрашены. Кроме того, свободные от этого ярко-красного пигмента части 3-го и целиком весь 2-й сегмент (особенно его медиальная часть) окрашены более бледно, но также красным пигментом. Все длинные щетинки на дисталь-

ной части антеннумы и на ее средней части ярко-красные. Так же окрашено и все опушение каудальных щетинок и экзоподитов плавающих ног. Особи с больших глубин (около 2000 м в Японском море) более богаты красным пигментом, они зачастую были все сплошь красными.

Самцы лишены красного пигмента и значительно менее прозрачны, чем особи V стадии. Самка в живом состоянии не наблюдалась.

Распространение. *Calanus cristatus* — эндемик северной части Тихого океана и нигде более не встречен. Как массовый вид распространен в Японском, Охотском, Беринговом морях и в прилегающей части Тихого океана до берегов Северной Америки, где он обитает до 40—45° с. ш. На севере заходит в Чукотское море и отдельные особи — в центральную часть Арктического бассейна, в его притихоокеанский сектор. На юг в Тихом океане выходит довольно далеко с холодными водами на больших глубинах, но не южнее прикурильских вод.

Экология. Массовый, батипелагический, океанический вид, для которого характерны сезонные онтогенетические миграции большой амплитуды (25—2000—3000 м) и хорошо выраженные суточные вертикальные миграции. Генераций, вероятно, в течение года одна или две, период размножения не ограничен строго определенным сезоном, так как происходит на больших глубинах. Сезонные миграции, происходящие, в частности, в Японском море, имеют следующие особенности. В августе размножение происходит на глубинах более 1000 м. Вылупившиеся науплии, а затем молодые копепоиды проводят сентябрь, октябрь и начало ноября на значительных глубинах. К декабря, уже превратившись в копепоиды V стадии, поднимаются в приповерхностные слои, где в слое 25—50 м скапливаются большими массами. К началу лета (июнь) копепоиды V стадии опускаются на большие глубины, где остаются до превращения в половозрелую (VI) форму.

Декабрьская генерация ведет себя несколько иначе. Уже копепоиды молодых стадий поднимаются быстро в приповерхностные слои, где остаются до июля (начало прогрета воды) в стадиях III и IV, затем в июле идет быстрое опускание в более глубокие слои, где и происходит превращение в V стадию. Продолжительность всего цикла развития предположительно около года или немного более.

Будучи океаническим видом, *Calanus cristatus* периодически появляется в больших количествах у берегов. Так, ежегодно с первой декады марта до последней декады апреля образует массовые скопления в заливе Амори (Япония). Аналогичное явление отмечено у берегов Камчатки, у острова Беринга и у берегов Приморья.

Экономическое значение. По своей массовости и широкому распространению в северной части Тихого океана и прилегающих к ней морях вид имеет большое экономическое значение. Его в этом отношении можно по-ставить выше, чем *C. plumchrus*. *C. cristatus* имеет первостепенное значение в питании сельди, составляя до 82% веса пищи этой рыбы. Играет большую роль этот вид как компонент питания сайры, скумбрии, лососевых, и совершенно несомненно роль его в питании китов — финвала и сейвала.

9. *Calanus plumchrus* Marukawa, 1921 (рис. 79, 80).

Marukawa, 1921: 40, 41, tab. 1, fig. 1—9; Campbell, 1934: 5, fig. 4—9 (*tonsus*, part.); Бродский, 1950: 423, рис. 1 (*tonsus*=*C. plumchrus*, part.); 1948: 32, табл. III, рис. 1—7, табл. IV, рис. 4, 2 (*tonsus*=*plumchrus*, part.); 1950: 91, рис. 22 (*tonsus* part., f. *typica*, f. *plumchrus*); Такака, 1954: 1, fig. 1—4 (*tonsus*, part.); 1956a: 49, fig. 4—5; 1956b: 255, fig. 2; Бродский, 1959: 1538; 1972: 62, 76 и др., рис. 28e, 31e, 57, 58₁₀, 73a—ж, 97a, б; Кос, 1972: 414, рис. 24A—B, 25A—B, 27A—Г.

Самка. Длина 4.16—6.32, в среднем 4.70 мм. Цефалоторакс правильной удлиненно-овальной формы, перед цефалоним имеет небольшое сужение, сменяющееся на переднем конце легким расширением. При рассматривании сбоку головной конец покатый, вершина ограничена плавной линией, она ниже, чем у *Calanus finmarchicus*, что особенно отчетливо видно у копепоидных стадий, потому этот вид и внешне отличим от *C. finmarchicus*,

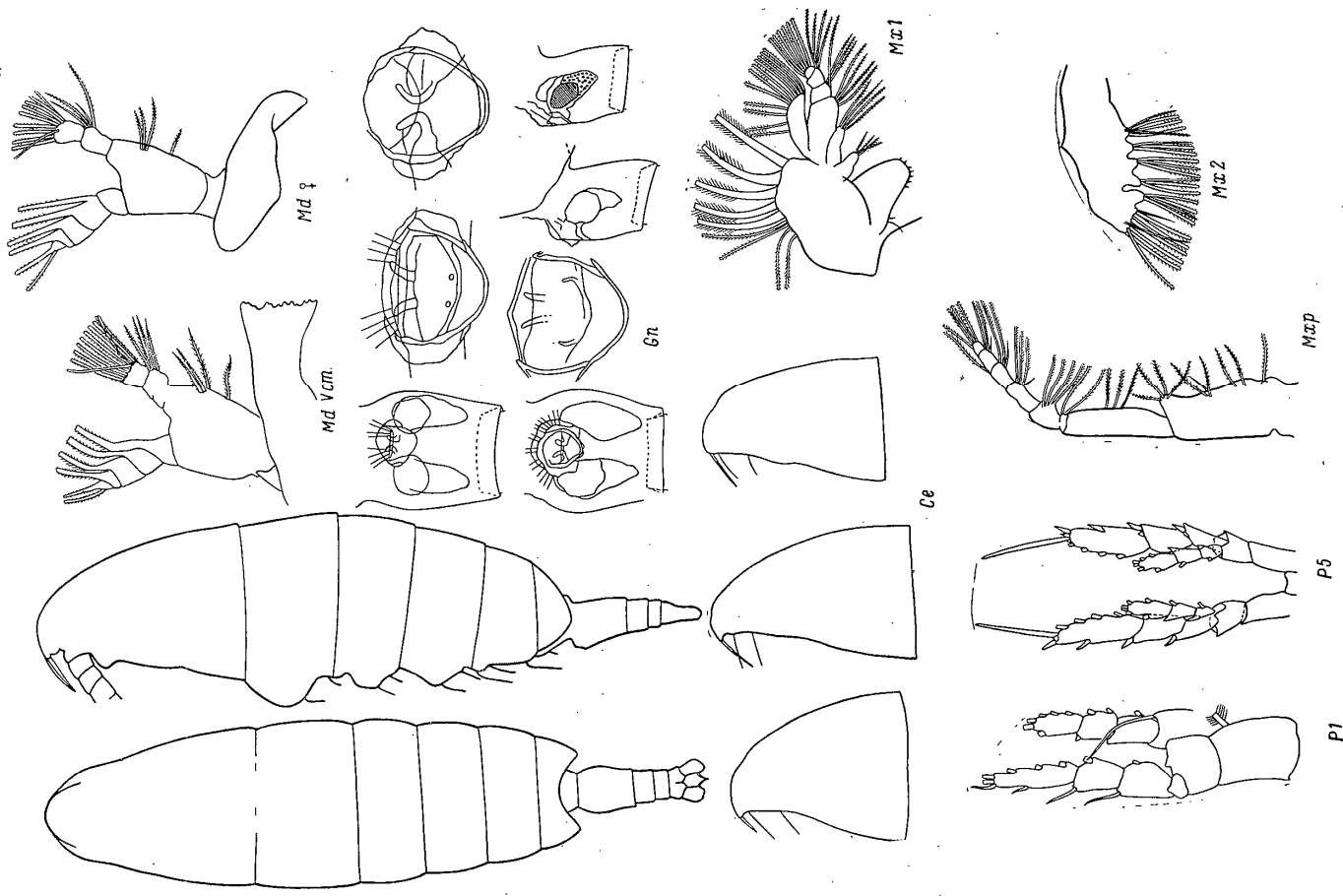


Рис. 79. *Calanus plumchrus* Marukawa, Самка.

Со — по: Кос, 1972; Gn, P1, P5 — по: Бродский, 1950 и 1972; остальные рисунки — по: Campbell, 1934.

обладающего широким и высоким головным концом. Цефалон отделен от торака. Углы последнего торакального сегмента (тоже отделенного от предыдущего) образуют плавные закругленные выступы.

Абдомен по длине в 3.7 раза короче цефалоторакса, пропорции длины сегментов абдомена и фурки следующие: 42 : 48 : 43 : 9 : 18 = 100. У вида отме-

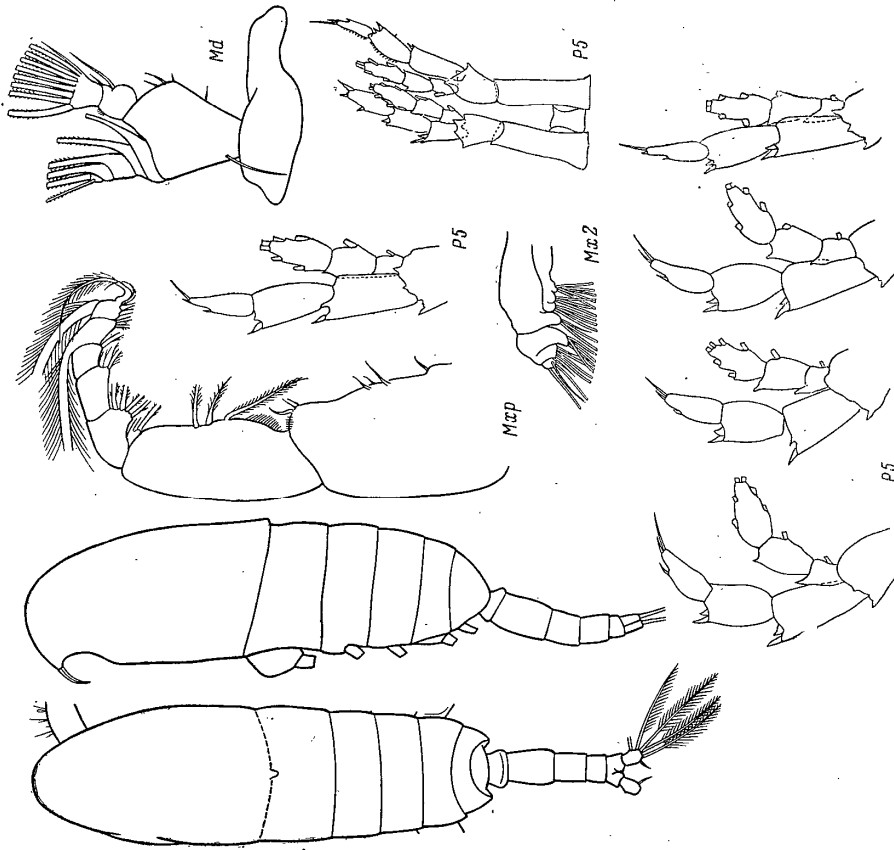


Рис. 80. *Salanius plumbeus* Matukawa. Самец.

P5 (варианты) — по: Кос, 1972; Mxp — по: Такака, 1954; Md+P. md, Mx2 — по: Сампрелл, 1934; остальные рисунки — по: Бродский, 1950 и 1972.

чен диморфизм в строении каудальных щетинок. Генитальный сегмент крупный, вентральный выступ смещен в проксимальную часть сегмента, где сегмент расширен. Гениталии с парными сперматеками. Они удлинены, почти параллельны друг другу и длинной оси тела и имеют 2 отдела с различной структурой и величиной. Щиток овальный, его наибольшая ширина несколько сдвинута к середине. Хитинизированные части сперматек не соприкасаются. Антеннулы равны длине тела и слабо вооружены щетинками, исключая 3 последних членика; на двух предпоследних члениках щетинки длинные, опушенные, на последнем короткие, но опушенные.

Ротовые части редуцированные, редукция особенно хорошо выражена у мандибулы, у которой жевательный край мандибулярной пластинки гладкий, зубцы полностью отсутствуют. Для сравнения даем рисунок мандибулы V неподпитной стадии, у которой эти зубцы полностью развиты. У максиллулы

в значительной степени редуцировано вооружение внутренних лопастей, максилла уменьшена в размерах и имеет меньшее количество щетинок. Максиллулида несомненно меньше по размеру, чем у V стадии, редуцировано и вооружение, в частности некоторые крепкие щетинки или шипы заменены тонкими щетинками.

Плавательные ноги по сравнению с таковыми же V стадии не изменены. Ветви всех пар ног трехчлениковые. Вооружение P1 и P5 не отличается от такового для семейства (см. табл. 18) за исключением того, что у P5 на наружной и внутреннем краях 3-го членика по 2 щетинки. Внутренний край коксоподита P5 гладкий, не зазубрен.

Самец. Длина 4.40—4.82, в среднем 4.70 мм. Цефалоторакс имеет наибольшую ширину в конце первой трети тела; передний конец тела выше, чем у самки, и закруглен. Задние углы очень мало вытянуты и закруглены. Отношение длины члеников абдомена и фурки следующее: 41 : 32 : 19 : 14 : 10 : 14 = 100.

Антеннула длиннее тела на 4 дистальных членика. Ротовые части, как и у самки, редуцированы. Мандибула тоже без зубцов на жующем крае. Максилла меньше, чем у самки, а максиллулида сильно изменена.

Плавательные ноги, за исключением P5, такие же, как у самки. Пятая пара ног слабо асимметрична, левый экзоподит только немного длиннее правого и членики его расширены. Особенно широк 2-й членик экзоподита, 3-й сужен и несет на конце тонкий и длинный шип. На внутренней поверхности 2-го членика левого экзоподита имеется ряд тонких щетинок. Левый эндоподит немного длиннее правого и достигает границы между 2-м и 3-м члениками экзоподита, но длина эндоподита варьирует, иногда он заходит за дистальный край 2-го членика левого экзоподита, но всегда длиннее правого эндоподита. Внутренний край коксоподита P5, как у самки, без зубчиков, гладкий.

Диморфизм V стадии *Salanius plumbeus* (рис. 6). Вид описан по особи формы V, которая отличалась удлиненными и длинно оперенными 4-ми каудальными щетинками (рис. 6, б). Подобные же формы были обнаружены и у *S. cristatus* и *S. propinquus*. Вероятно, эти две формы сезонные и обязаны своим появлением изменениям гидрологических условий, главным образом температуры воды. Так, форма «turica» встречается в массовом количестве в мае—июне в поверхностных слоях при температуре воды около 5—9°. Первая форма встречалась при температуре воды около +1°. В Охотском море эти формы найдены не только у V, но и у IV неподпитной стадии.

Весьма интересно, с биологической точки зрения, наличие двух вариантов у V стадии *S. plumbeus* по форме тела. Так же, как и у *S. cristatus*, у этого вида взрослая половозрелая стадия весьма кратковременная и вследствие редукции жевательного аппарата (у самца и у самки) лишена возможности питания. В связи с этим V стадия самая длительная по сравнению с другими стадиями развития, накапливает питательные вещества для образования гонад и размножения взрослой стадии. Вследствие такого накопления запасного вещества меняется и сама форма тела V стадии. По мере приближения к линьке особи этой стадии становятся менее прозрачными, а затем и вовсе непрозрачными, и делаются все толще и толще. Линия спины выгибается и даже меняется очертавание переднего конца тела («лоб» становится более отвесным). В это время особи V стадии содержат большое количество жира. По всей вероятности, такие отличия V стадии должны наблюдаться у всех видов сем. Salaniidae, у которых во взрослой стадии редуцирован ротовой аппарат.

Окраска. Тело прозрачное. Антеннулы, конец абдомена, каудальные ветви и щетинки на каудальных ветвях ярко окрашены в красный с оранжевым и даже с фиолетовым с синим оттенками цветом. Жировая капля в цефалотораксе оранжевая с красным оттенком в заднем конце. Опушение длинных щетинок оранжево-красное.

Распространение. Вид эндемичен для северной части Тихого океана и прилегающих морей. Так, он обитает в прикурильских водах Тихого океана, в Японском море (кроме Татарского пролива и самой северной части моря), в Беринговом и Охотском морях (в последнем за исключением

талый самки варьирует: он эллиптический или с пригнупленной постериорной стороной. Сперматеки парные, мешковидные, частично прикрыты щитком, расположены перпендикулярно к длинной оси тела (как у *Calanus sinicus*, но там они другого типа) или под определенным углом к ней. Здесь описываются только два вида: *N. tenuicornis* и *N. lighti*¹ (третий вид *N. gracilis* — тропический).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ГРУППЫ
(ПОДРОДА) NEOSALANUS S. STR. РОДА NEOSALANUS.²

- 1 (2). Мелкий вид, средняя длина самки 1.8 мм. Гениталии ♀ с относительно крупными сперматеками, не образующими изгиба, расположены они перпендикулярно длинной оси тела. Постериорная сторона щитка закругленная 1. *Neocalanus tenuicornis* (Dana)
- 2 (4). Более крупный вид, средняя длина самки 2.7 мм. Гениталии ♀ со сперматеками, дистальная часть которых отогнута к переднему концу тела. Постериорная сторона щитка пригнуплена 2. *Neocalanus lighti* Bowman.

1. *Neocalanus tenuicornis* (Dana, 1849) (рис. 84).

Dana, 1849: 45; 1852: 1069, pl. 73, fig. 10; Friese, 1892: 90, 98, 129, 727, pl. 6, fig. 12, 13, pl. 7, fig. 5, 16, 23, pl. 8, fig. 18, 27; Steyer, 1905: 127, fig. 3a, 6; Бродский, 1948б: 36, 37, табл. V, рис. 4—5; 1950: 95, рис. 24; Бродский, 1955: 443, 414, fig. 1c—d; Гейрих, 1957: 691, рис. 1A; Бродский, 1972: 62, 64, 78 и др., рис. 308, 31и, 58, 59, 75, 88а; Вышкварцева, 1973: рис. 1.

Самка. Длина 1.54—2.05 (до 2.35 мм), в среднем 1.82 мм. Цефалоторакс правильной удлинено-овальной формы. Отношение его длины к высоте равно 4.5: 1. Цефалон и торакс разделены. Первый при рассматривании со спины широко закруглен. Задние углы последнего торакального сегмента образуют небольшие закругленные выступы. Передняя часть тела при рассматривании сбоку «низкая», как бы срезана. Абдомен примерно в 3.2 раза короче цефало-торакса, с короткими 2-м и 3-м сегментами и сравнительно длинными слетка расходящимися (у самки значительно сильнее, чем у самца) каудальными ветвями, последние шире в своей дистальной части. Наблюдается редукция латеральных щетинок ветвей, и они очень короткие. Всего щетинок 6. Генитальный сегмент абдомена слетка вздут посередине, вентральный вздут крупный, с закругленной вершиной.

Гениталии из тех же компонентов, что и у видов *Calanus*: парные сперматеки, щиток с наибольшей шириной в anteriорной части, соприкасающиеся или слабо соприкасающиеся хитинизированные части сперматек. Но форма этих компонентов и их положение иные, чем у видов р. *Calanus*. Сперматеки расположены по одной линии, перпендикулярной длинной оси тела, и обладают острыми дистальными углами. Щиток, сильно расширен в своей anteriорной части. Встречается и вариант щитка, форма которого приближается к форме, характерной для видов р. *Calanus*, но общий тип строения гениталий иной.

Антеннулы очень длинные (что наряду со своеобразным строением каудальных ветвей позволяет легко отличить вид от других видов сем. Calanidae), они превышают длину тела на 7—8 последних члеников и имеют длинное опущение субапикальных щетинок.

Ротовые части не редуцированы, конечности с длинными опушенными щетинками. Апикальные щетинки плавательных ног сравнительно узкие, не зазубрены. Все ветви ног трехчлениковые. Вооружение P1 и P5 имеет следующие особенности: наружный край 3-го членика эндоподита P4 с двумя щетинками.

¹ Бредфорд и Жиллет (Bradford, Jullett, 1974) выделили эти виды в новый род *Mesocalanus* на основании «отрицательных» признаков, т. е. по отсутствию тех особенностей, которые свойственны видам других родов.

² Различение этих видов очень трудно, более или менее надежные признаки — размеры тела и строение гениталий самки (см. рисунки!).

северной его части), и у берегов Северной Америки. На юг вид идет в восточной части Тихого океана до 45° с. ш., а в западных районах своего ареала — до 30° с. ш. Вид проникает и на север, встречаясь в Чукотском море.

Экология. Оканический, батипелагический массовый вид, образует густые скопления особей в приповерхностных слоях воды в мае—июне. В летние месяцы *C. rhotchicus* в верхних слоях воды отсутствует, встречаясь тоже в массовых количествах ниже 100 м и главным образом в V копенгагенской стадии; взрослые самцы и самки относительно редки. С понижением температуры воды в верхних слоях воды начинается подъем в эти слои главным образом копенгагенской V стадии, но много и половозрелых самок и самок. В декабре преобладают самки. Цикл развития длится один год, размножение происходит, вероятно, на значительных глубинах. Наиболее интенсивно размножается, очевидно, в холодное время года в слоях воды ниже 100—150 м. Наушлии поднимаются в верхние слои воды. К концу мая—июню заканчивается наупиальное развитие и развитие копенгагенских ранних стадий и они опускаются на большую глубину, где превращаются в VI стадию. Следовательно, для вида характерна сезонная онтогенетическая миграция большой амплитуды (до 2000 м!), свойственная ему и сопутная вертикальная миграция (во время пребывания в верхних слоях воды).

Экономическое значение. Чрезвычайно велика роль *C. rhotchicus* в экономике самой северной части Тихого океана и прилегающих к ней морей. Благодаря своим относительно крупным размерам и массовому развитию вид этот служит одним из главных кормовых объектов в указанном районе Мирового океана. Образует массовые скопления в отдельные сезоны. *C. rhotchicus* составляет основную пищу промысловых планктонных рыб (сардина, сайра, скумбрия) и мальков многих рыб. В особенности велика роль этого вида в питании сельди. *C. rhotchicus* играет такую же роль в питании рыб северной части Тихого океана, как *C. finmarchicus* в северной Атлантике.

2. Род NEOSALANUS Sars, 1925

Jillett, Bradford, 1974 (*Mesocalanus*).

Головной отдел и 1-й торакальный сегмент частично слиты или разделены. Передний конец тела закруглен, без выростов или гребня. Хорошо заметная особенность видов рода — очень длинные антеннулы, значительно превышающие длину тела. У антеннулы самца слиты членики 24—25-й или 3—5-й, 7—8-й и 9—10-й. Ротовые части самок редуцированы. Плавательные ноги типичного для семейства строения, иногда с особыми образованиями на P4 в виде выроста на базиподите и своеобразным строением апикального шипа эндоподита. Внутренний край косоподита P5 самки и самца гладкий. Ветви всех плавательных ног трехчлениковые с полным вооружением, иногда наблюдается редукция щетинок на P5 самца на ветвях левой ноги.

Строение гениталий самки двух типов: семяприемники парные, обычно для семейства строения, прикрытые лишь частично эллиптическим щитком, или непарные с крупным овальным щитком.

Типовой вид *Calanus tenuicornis* Dana, 1849.

Род включает 4 вида, которые можно разделить на две группы (подроды): 1 подрод *Neocalanus s. str.*, куда входят *N. tenuicornis*, *N. lighti* и *N. gracilis*. Основная особенность этой группы — строение гениталий самки, отличающее их от другого подрода — *Tropocalanus*, куда входит один вид (*N. robusior*), у которого гениталии самки совершенно особого строения. Вид тропический, здесь не описывается.

Группа видов (подрод) *Neocalanus s. str.*

На плавательных ногах особые образования только у *N. gracilis*, а именно на базиподите P4 имеется вырост, косо направленный назад и вбок, апикальная щетинка этой же пары ног с крючкообразным вырезом в ее проксимальной части. Этим образованиям у двух других видов подрода нет, у них же P5 самца с полным вооружением. У *N. gracilis* наблюдается редукция вооружения эндоподита и эндоподита P5 и эндоподиты P5 неравной длины. Форма щитка гениталий

тинками, внутренний 2-го члена также с двумя щетинками. 3-й членок эндоподита P5 с двумя щетинками на наружном и тремя и тремя на внутреннем краях. На дистальном крае 1-го члена экзоподита P4 имеются тонкие щетинки (видные как штриховка).

Самец. Длина 1.51—1.87 (до 2.02 мм), в среднем 1.73 мм. Цефалон при рассмотрении со спины широкий, закругленный спереди, задние углы последнего торакального сегмента очень короткие и закруглены. Антеннулы немного длиннее тела, с многочисленными, длинными и извитыми эстетасками, особенно в проксимальной своей части.

Ротовые части в сравнении с таковыми самки редуцированы, в особенности сильной редукции подверглись жевательная пластинка мандибулы, эндиты максиллулы, и максилла.

Самый длинный сегмент живота — второй. Каудальные ветви немного длиннее последнего члена живота, расходящиеся и утолщенные в своей дистальной части. Каудальных щетинок 6, но, так же как и у самки, лагеральные щетинки короткие. P5 близка по строению к примитивному типу (см. *Calanus finmarchicus*), но относительно удлинен ее проподиты и укорочены членики экзоподитов. Асимметрия сказывается лишь в форме и различной величине 3-го члена экзоподита на правой и левой ногах.

Окружка. Тело в основном прозрачное, стекловидное. Антеннулы и ротовые части красные или оранжевые. Субапикальные щетинки антеннул ярко-фиолетовые, у самки жировая капля оранжевая, щетинки антенны и мандибулярного щупика ярко-фиолетовые. Рачок очень красив в результате прорецирования яркого пигмента на стекловидном теле.

Распространение. Смещение (до 1955 г.) двух видов: *Neocalanus tenuicornis* и *N. lighti* заставляет отнести с большой осторожностью к узанию в литературе нахождение *N. tenuicornis*. Судя по этим данным, вид широко распространен. Атлантический океан (умеренные широты, субтропики). Средиземное море. Тихий океан (тоже умеренные широты и низкие широты). К этому же надо прибавить и всю тропическую зону, а также умеренные широты (Нотальную область) южного полушария.

Типовой экземпляр, послуживший установлению вида *N. tenuicornis*, был найден в северной части Тихого океана (40° с. ш., 157° з. д.). Тщательное сравнение этого вида и *N. lighti* сделано по особям тоже из северной части Тихого океана. *N. tenuicornis*, кроме самого океана, найден и в Японском, в южной части Охотского (у о-ва Сахалин) и в южной части Берингова морей.

Экология. Тропический вид, приурочен к приповерхностным слоям. В массовом количестве особей пока не встречается, но в зоне смешения субарктических и субтропических вод найден в количестве нескольких сотен особей (до 600 под 1 м² в слое 0—500 м). Цикл развития вида не прослежен, но можно предполагать, что этот тепловодный вид имеет несколько генераций в году. Суточные вертикальные миграции свойственны *N. tenuicornis*, а сезонные — большой амплитуды для него маловероятны.

Экономическое значение. Очевидно, имеет значение как пища рыб, но только локальное в местах обитания этого вида. В целом роль *N. tenuicornis* в общей экономике моря невелика. Встречен в составе пищи дальневосточных сардин.

Примечание. Очень близкий к *N. tenuicornis* вид — *N. lighti* описан в 1955 г. Отличаются оба вида главным образом размерами (?). До описания нового вида (*N. lighti*) во многих работах смешивались два вида. Как показывают просмотр и сравнение особей *N. tenuicornis* и *N. lighti* из северного и южного полушарий, «вид (*N. tenuicornis*) крайне изменчив и, очевидно, включает не только два упомянутых, но и другие виды» (Бродский, 1962а : 98). Не исключена возможность, что *N. tenuicornis* обитает только северного полушария, а в южном — близкий, но самостоятельный вид. Вопрос о том, «сборный» ли вид *N. tenuicornis*, может быть решен только в результате популяционного анализа серии особей из всех частей Мирового океана.

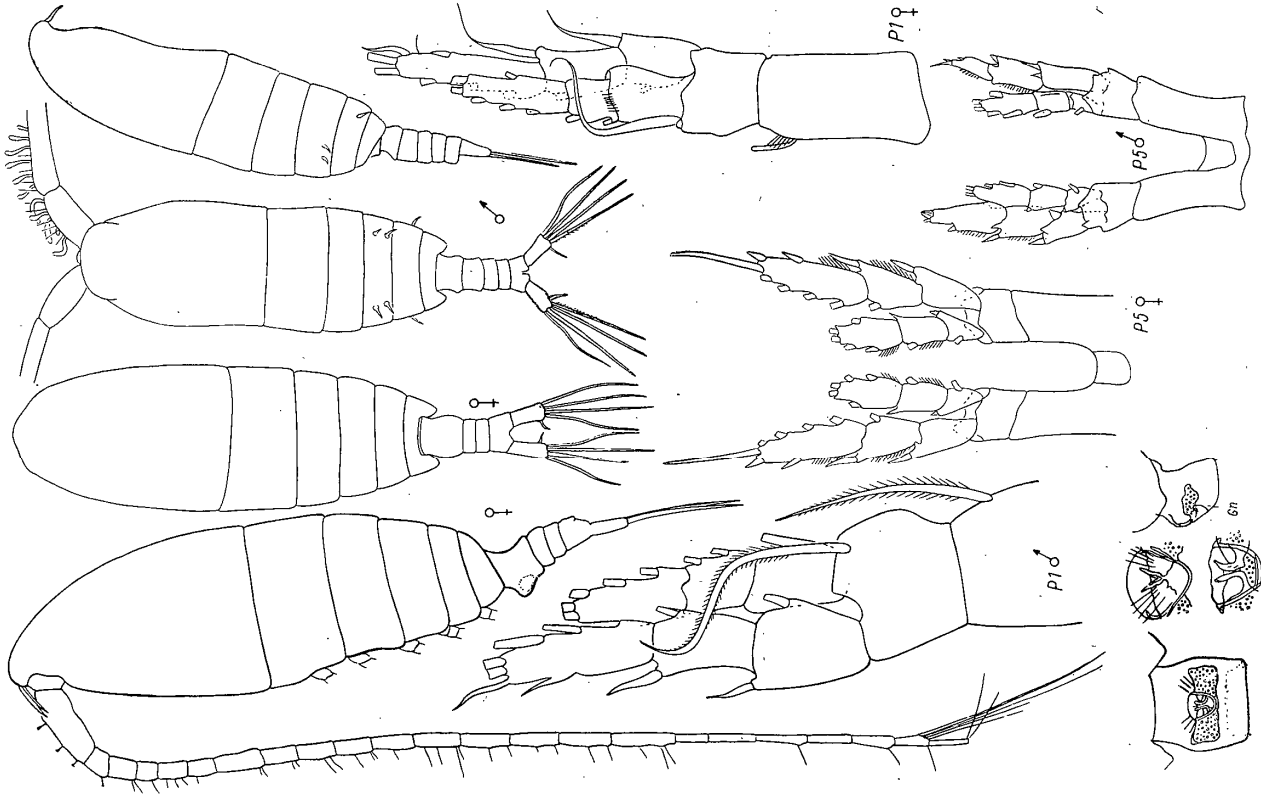


Рис. 81. *Neocalanus tenuicornis* Dana. Самка, самец.

Общий вид и P1 — по: Бродский, 1948, 1950; остальные рисунки — по: Бродский, 1972.

2. *Neosalanus lighti* Bowman, 1955 (рис. 82, 83).

В о w m a n, 1955 : 443, figs 1a-b, e-k, 2a-m; Г е й н р и х, 1957 : 691, рис. 1Б; Б р о д с к и й, 1972 : 64, 78 и др. рис. 30ж, 33а, 58_{лс}, 59_{лс}, 76а-в, 99б.

С а м к а. Длина 2.32—3.08, в среднем 2.7 мм. По форме тела сходна с самкой *Neosalanus tenuicornis*, но длиннее и стройнее. Отношение длины к ширине

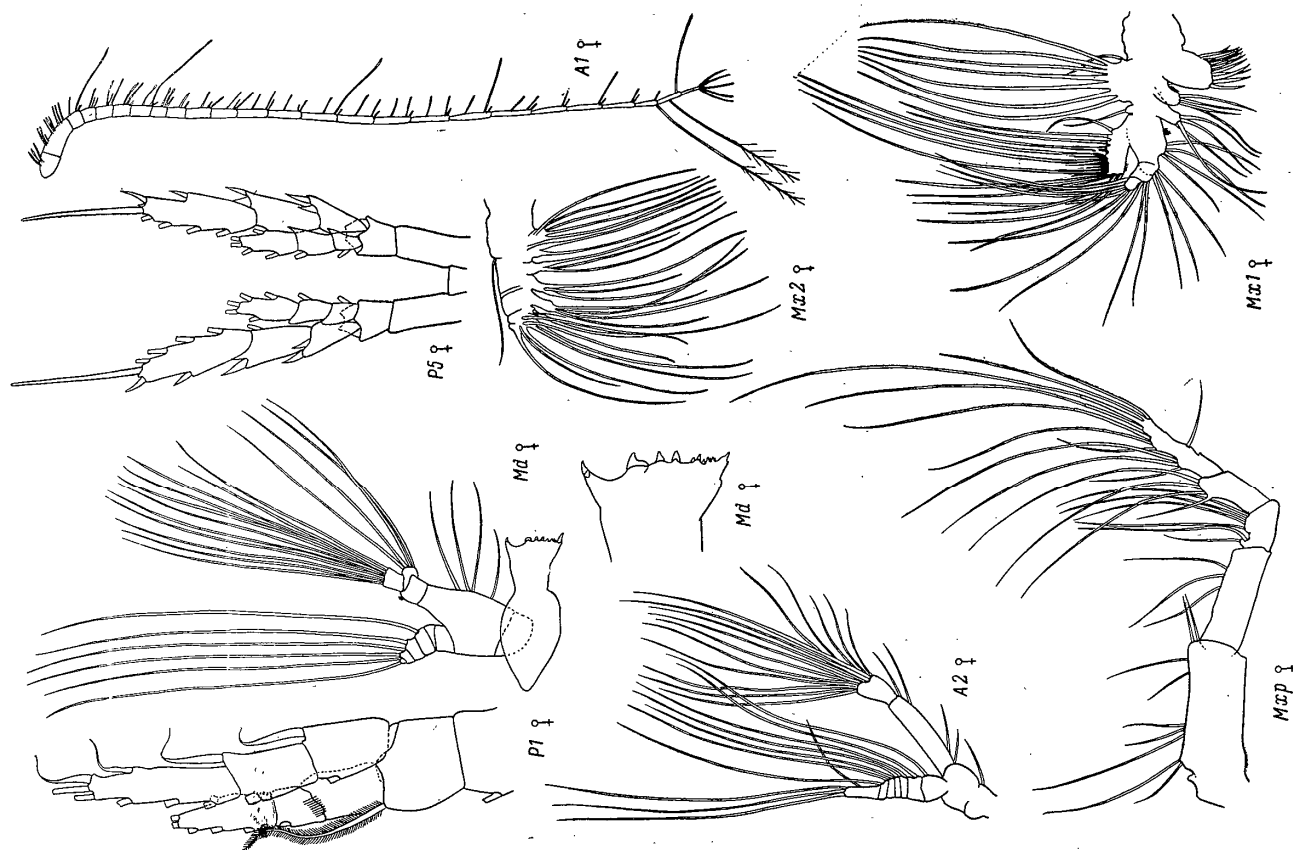


Рис. 82. *Neosalanus lighti* Bowman. Самка. P1 и P5 — по: Бродский, 1972; остальные рисунки — по: Bowman, 1955.

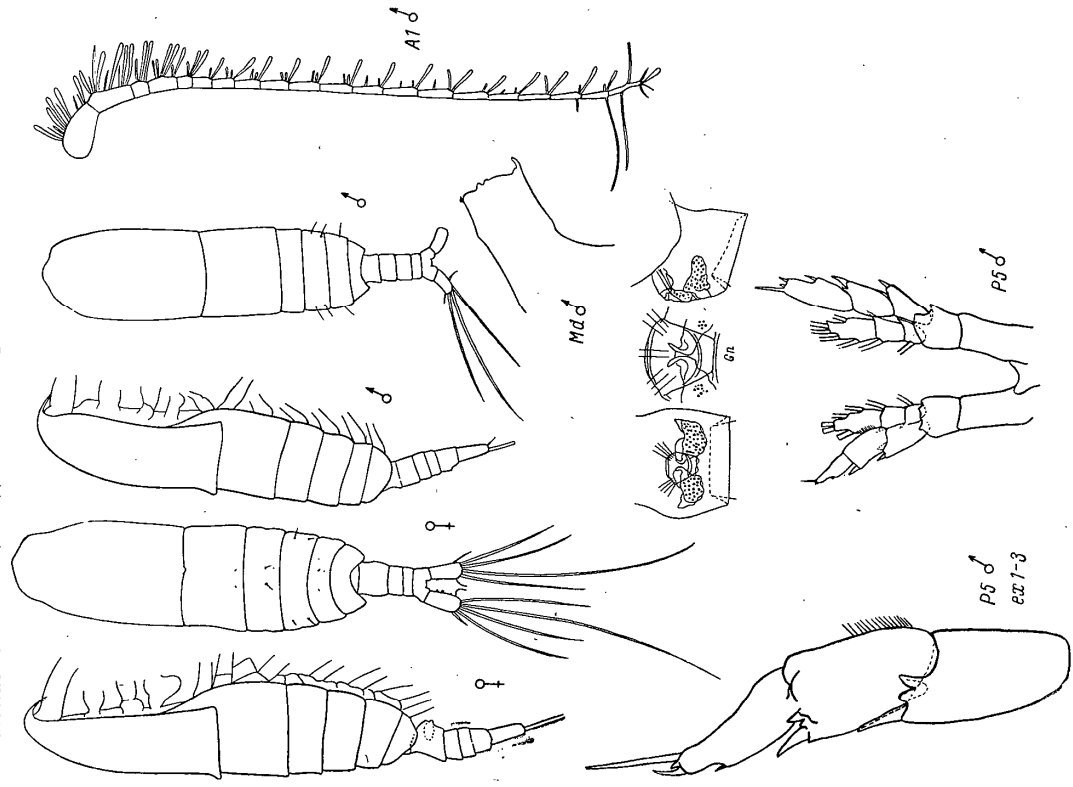


Рис. 83. *Neosalanus lighti* Bowman. Самка, самец. Gn — по: Бродский, 1972; остальные рисунки — по: Bowman, 1955.

цефалоторакса около 6 : 1. Цефалон с более утолщенной спинной поверхностью, чем у *N. tenuicornis*. Передний конец с легким сглаженным выступом на вершине. Задние углы последнего торакального сегмента короткие (не выгнуты), закругленные. Торакс в 4 раза длиннее цефалона; 2-й и 4-й сегменты торакса каждый с двумя парами щетинок по бокам от медиальной линии, передняя пара длиннее задней, 3-й сегмент с парой равных по длине дорсолатеральных щетинок (такие же щетинки есть и у *N. tenuicornis*).

Генитальный сегмент с несколько угловатым вентральным выступом, он менее выдающийся, чем у *N. tenuicornis*, максимальная его высота (в дорсо-вентральном направлении) смещена к дистальной части сегмента. Особенности в строении гениталий, отмеченные для *N. tenuicornis*, у вида *N. lighti* выражены еще резче. Более развиты и сильнее отклонены вперед дистальные углы сперматок. В основной своей части сперматок расположен по одной, перпендикулярной к длинной оси тела линии. Шиток срезан в posteriorной части и расширен в anteriorной. Расширение проксимальной части сперматок (чего нет у *N. tenuicornis*) хорошо видно при рассматривании сбоку.

Длина каудальных ветвей в 2.5 раза больше их ширины. Латеральные каудальные щетинки слабо развиты, коротки.

Антеннулы более чем в 2 раза длиннее тела, 2 предпоследних членика несут длинные опушенные щетинки. Щетинки ротовых конечностей очень длинные, длинно опушенные. Ротовые части не редуцированы. Плавательные ноги того же строения и вооружения, что и у *N. tenuicornis*. Тонкие параллельные щетинки на дистальном крае 1-го членика экзоподита R1 более длинные, чем у *N. tenuicornis*.

Самец. Длина 1.98—2.27 мм, в среднем 2.15 мм. Тело несколько короче и тоньше, чем у самки, передний конец тела более плавно закруглен. Антеннула в 1.5 раза длиннее тела, членики 1—2-й; 3—5-й; 7—8-й и 24—25-й слиты вместе. Ротовые части редуцированы, уменьшено вооружение их щетинками, жевательная пластинка мандибулы меньше и слабее хитинизирована, чем у самки, слабо развиты на пластинке и зубцы. Редуцированы и максиллулы. Экзоподиты R5 слабо асимметричные; 3-й членик левого экзоподита меньше и уже того же членика правого.

Окраска. Тело прозрачное. Ярко окрашены (красным) длинные опушенные щетинки максиллулы, красные пятна есть и на антеннулах.

Распространение. Вид описан из северо-восточной части Тихого океана у южной Калифорнии. Найден он в северо-западной части Тихого океана к юго-востоку от Японии (район Куросу) и в южном полушарии у Южной Америки, южной Африки и Австралии. Но необходимо уточнение ареала *Megacalanus lighti*, который может быть смешан еще с какими-либо близкими видами (подобными видам-близнецам *N. lighti* и *N. tenuicornis*). Вероятнее всего, это субтропический вид.

Экология. Тепловодный вид приповерхностных слоев воды. В северозападной части Тихого океана найден в субтропической водной массе, численностью там 10—20 (до 50) особей под 1 м² в слое воды 0—500 м.

Суточные вертикальные миграции у вида не обнаружены, максимальная концентрация особей вида в слоях 50—100 или 100—200 м.

Экономическое значение. Нег данных, но, вероятно, весьма небольшое ввиду относительной малочисленности особей вида.

II. Сем. MEGACALANIDAE Sewell, 1947

Очень крупные копеподы, длина самок в самцов 8—17 мм. Цефалоторакс удлиненно-овальный. Рострум из 2 утончающихся к вершине или колбасовидных придатков, отходящих от общего основания. Цефалон в передней своей части закруглен или тупотреугольный (вид со спины) и разделен с первым торакальным сегментом. В передней части цефалона может иметься гребень или хитиновые выросты. Два последних сегмента торакса также разделены. Задние углы 5-го торакального сегмента окружены или заострены. Абдомен по длине составляет примерно 1/3 цефалоторакса, у самки четырех-, у самца пятичлениковый. Антеннулы 25-члениковые, почти всегда длиннее тела на несколько члеников. У самцов рода *Bathycalanus* антеннулы отличаются небольшой асимметрией, правая 23-члениковая, генцикулярного типа. Ротовые части сходны с таковыми рода *Calanus* (Calanidae), но у *Bathycalanus* и *Bradycalanus* имеются характерные черты в вооружении максиллул и максиллы. Для рода *Bathycalanus* типично отсутствие щетинки на 2-й внутренней лопасти максиллулы и наличие лентовидных, закругленных в кольца или полукольца дистальных щетинки на максилле. Род *Bradycalanus* характеризуется присут-

ствием только 1 щетинки на 2-м членике эндоподита максиллулы. Обе ветви всех 5 пар плавательных ног у обоих полов трехчлениковые, за исключением *Bathycalanus richardi*, у которого экзоподит R1 двучлениковый. На наружном крае 3-го членика экзоподита R2—R4 — 3 шипа. R5 самца мало изменена и почти не отличается по строению от предыдущих, асимметрия проявляется в наличии внутренней щетинки или внутреннего шиповидного выроста на втором членике экзоподита левой ноги.

В семействе три рода: *Megacalanus*, *Bathycalanus*, *Bradycalanus*.
Типовой род — *Megacalanus* Wolfenden, 1904

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ MEGACALANIDAE

- 1 (2). Придатки рострума крепкие, колбасовидной формы. Экзоподит R1 лишен наружных шипов на 1-м и 2-м члениках, на 3-м членике имеются наружный шип. Вторая внутренняя лопасть максиллулы лишена щетинчатый шип. 2. Род *Bathycalanus* Sars
- 2 (4). Придатки рострума умеренно тонкие, суживающиеся к вершине. Экзоподит R1 имеет наружные шипы на всех члениках. Щетинки на 2-й внутренней лопасти максиллулы имеются.
- 3 (4). Антеннулы превышают длину тела на 7—9 члеников. Второй членик эндоподита максиллулы имеет 4 щетинки. Базиподит R1 с крепким крючком 4. Род *Megacalanus* Wolf.
- 4 (3). Антеннулы превышают длину тела на 4—6 члеников. Второй членик эндоподита максиллулы имеет только 1 щетинку. Крючка на базиподите R1 нет 3. Род *Bradycalanus* A. Scott

1. Род MEGACALANUS Wolfenden, 1904

Wolfenden, 1904: 412; 1905: 4; Sars, 1905: 7 (*Megacalanus*); 1907: 3 (*Megacalanus*); 1928: 14; Rose, 1929: 11; Farran, 1939: 355; Verwoort, 1949: 47; Тапак, 1956b: 272.

Цефалоторакс со спины удлиненно-овальный. Передняя часть цефалона сужена, тупотреугольная, лишенная гребня или хитиновых выростов. Придатки раздвоенного рострума утончаются к вершине. Задние углы последнего торакального сегмента слегка оттянуты и заострены. Антеннулы 25-члениковые, симметричные у обоих полов, превышают длину тела на 7—9 члеников. Ротовые придатки сходны с таковыми рода *Calanus*. Щетинки на 2-й внутренней лопасти максиллулы имеются. R1 характерного для рода строения: на базиподите есть хорошо заметный крепкий крючок, наружные шипы имеются на всех члениках экзоподита. Ветви R1—R5 трехчлениковые. У самца R5 отличается легкой асимметрией — на 2-м членике экзоподита левой ноги на внутреннем крае имеется утолщенная короткая щетинка.

Род монотипичен.

Типовой вид рода — *Megacalanus princeps* Wolfenden, 1904.

1. *Megacalanus princeps* Wolfenden, 1904 (рис. 84).

Wolfenden, 1904: 412; Sars, 1905: 7 (*Megacalanus longicornis*); Wolfenden, 1905: 4, pl. 1, fig. 1—6; Van Breemen, 1908: 13, fig. 9 (*longicornis*); Farran, 1908: 24 (*longicornis*); A. Scott, 1909: 13, pl. 1, fig. 12—18; Wolfenden, 1911: 196, 1908: 24 (*longicornis*); A. Scott, 1913: 354; Witth, 1913: 41, pl. 1, fig. 3a—1, text-fig. 1—14; text-fig. 4a—b; Sewell, 1947: 49, fig. 3a—1, 12 (*longicornis*); Rose, 1928: 64, text-fig. 8a—d; Sars, 1924—1925: 27, pl. 1, fig. 3, 4, 12 (*longicornis*); Rose, 1933: 64, fig. 14 (*longicornis*); Verwoort, 1949: 49, fig. 4a—b (IV—V); Sewell, 1947: 25, fig. 2a—g; Тапак, 1956b: 262, fig. 3a—d; Verwoort, 1963: 86; Тапак, 1967: 241.

Самка. Длина 8.7—11.9 мм. Форма тела и строение передней части цефалона, а также рострум характерны для рода. Абдомен короче цефалоторакса почти в 3 раза. Длина генитального сегмента примерно такая же, как ширина, и больше, чем у каждого из последующих сегментов абдомена.

Антеннулы характерны для рода. Антенны с почти равными по длине ветвями. Экзоподит максиллулы такой же длины, что и эндоподит, эндоподит трехчлениковый, снабжен 13—14 щетинками, причем 2-й членик несет 4 ще-

тинки; экзоподит имеет 11 щетинок; на 1-й внешней лопасти 9 щетинок, на 2-й — 1. Соответственно 4 и 4—5 щетинок на 2-й и 3-й внутренних лопастях. Дистальные щетинки максиллы покрыты редкими краевыми волосками. Протоподит максилледы длиннее первого членика эндоподита. Базиподит P1 несет крепкий крючок.

С а м е ц. Длина 7,9—10,8 мм. Очень похож на самку, отличается более мелкими размерами. Ротовые части немного редуцированы. P5 типична для рода. **Р а с п р о с т р а н е н и е.** Атлантический океан (самое северное нахождение юго-западнее Исландии), Индийский океан, северная часть Тихого океана и воды у Японии.

Э к о л о г и я. Батипелагический вид, найден в ловах до 5500 м.

Просмотрено 3 ♀ и 1 ♂ из 3 проб из Индийского и Тихого океанов.

2. Род *BATHYCALANUS* Sars, 1905

Wolfe n, 1906 (*Heterocalanus*).¹

Вершина цефалона лишена гребня или хитиновых выростов, или они имеются. Задние углы последнего торакального сегмента обычно закруглены, иногда могут быть слегка оттянуты и заострены. Генитальный сегмент самки обычно боковидной формы (вид со спины), но у *B. eximius* с крупными воздушными мешками с обеих сторон. Придатки рострума крепкие, колбасовидные. Для рода характерно отсутствие щетинок на 2-й внутренней лопасти максиллуды, а также наличие правой генцилирующей антеннулы у самок. Очень своеобразны дистальные щетинки максиллы, они длинные, лентовидные и концы их закручены в кольцо или полукольцо (у большинства видов). Обычно P1 с трехчленниковыми ветвями, но у *B. richardi* экзоподит двухчлениковый. Первый и второй членики экзоподита P1 лишены наружных шипов. P5 самца слабо асимметричен, левая нога отличается от правой наличием утолщенной щетинки на внутреннем крае 2-го членика экзоподита.

В роде 7 видов, здесь описываем новый вид и 2 известных ранее вида.

Типовой вид рода — *Bathycalanus richardi* Sars, 1905.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *BATHYCALANUS*

По самкам и самцам

- 1 (2). Абдомен с крупными воздушными мешками с боков (у самок) 3. *B. eximius* sp. n.
- 2 (4). Абдомен боковидной формы.
- 3 (4). Экзоподит P1 трехчлениковый 2. *B. bradyi* (Wolf.)
- 4 (3). Экзоподит P1 двухчлениковый 1. *B. richardi* Sars

1. *Bathycalanus richardi* Sars, 1905 (рис. 85).

Sars, 1905 : 8; 1924—1925 : 46, pl. 4, 5, fig. 41—6; Verwoort, 1949 : 63; Такака и Омото, 1967 : 243, fig. 2.

С а м к а. Длина 9,5—12,0 мм. Цефалоторакс удлинено-овальный, передняя часть цефалона заметно сужена. Со спины и сбоку передний конец цефалона тупотреугольной формы; он имеет 2 небольших хитиновых выроста; между ними и основанием рострума хорошо заметен фронтальный орган. Придатки рострума утолщены, колбасовидной формы, расходятся начиная от основания рострума, которое несколько вытянуто. Задние углы 5-го торакального сегмента закруглены. Длина генитального сегмента примерно в 1,5 раза больше ширины, вентральный выступ небольшой.

Антеннулы превышают длину тела на 4—6 члеников. Максиллуды типичны для рода — отсутствуют щетинки на 2-й внутренней лопасти. Максиллы хорошо развиты; дистальная часть несет 9 щетинок, отличающихся значительной длиной; щетинки характерной для рода лентовидной формы с концами, закручен-

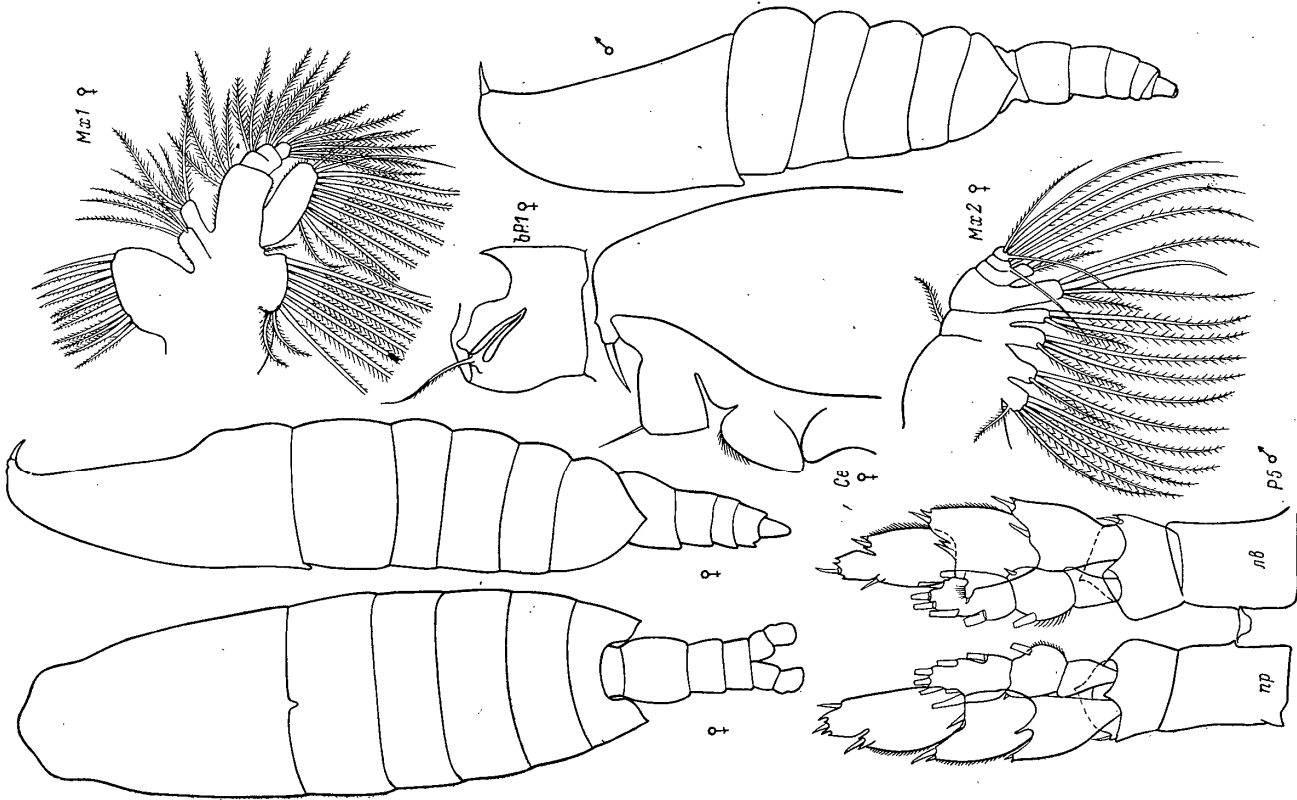


Рис. 84. *Megacalanus princeps* Wolfe n, 1924; остальное — северная часть Тихого океана, оригинал.

¹ Книга осталась недоступной для авторов.
13 · Вспомогательные

нами в кольца или полукольца, и обладают специфической для рода структурой: состоят как бы из двух спящих друг с другом полосок с очень тонко штрихованной внутренней частью. P1 с двухчленниковым экзо- и трехчленниковым эндоподитом, остальные пары плавательных ног типичного для семейства строения.

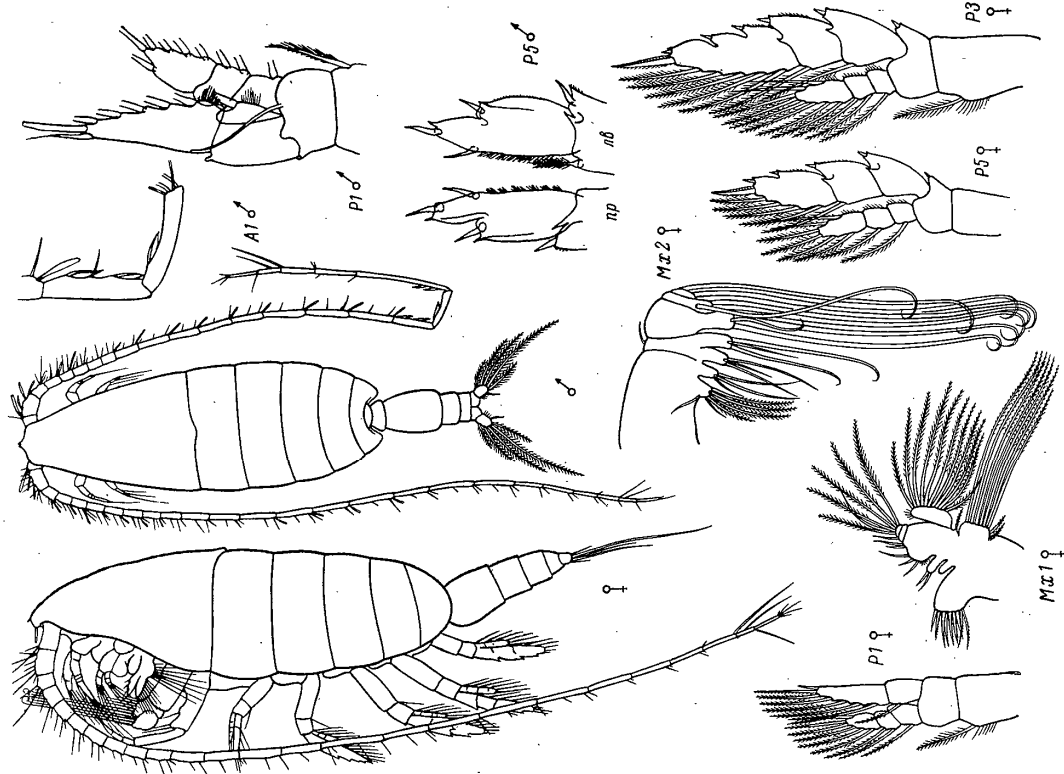


Рис. 85. *Bathycalanus richardi* Sars. Самка, самец.

Самец: P1 и P5 — по: Такака и Омоти, 1967; остальные рисунки — по: Sars, 1924.

Самец. Длина 8.0—10.0 мм. Форма тела такая же, как у самки. Вторым абдоминальным сегментом равен по длине 3 последующим вместе.

Антеннулы асимметричны: правая 23-членниковая, генникулирующего типа. Экзоподит P1 двухчленниковый. P5 типична для рода.

Распространение. Умеренные широты и северная часть Атлантики, Флоридское течение, Бенгальский залив; Малайский архипелаг; северная часть Тихого океана.

Экзоподит. Ряд авторов отмечает нахождение вида в ловах с 800 м, батипелагический вид.

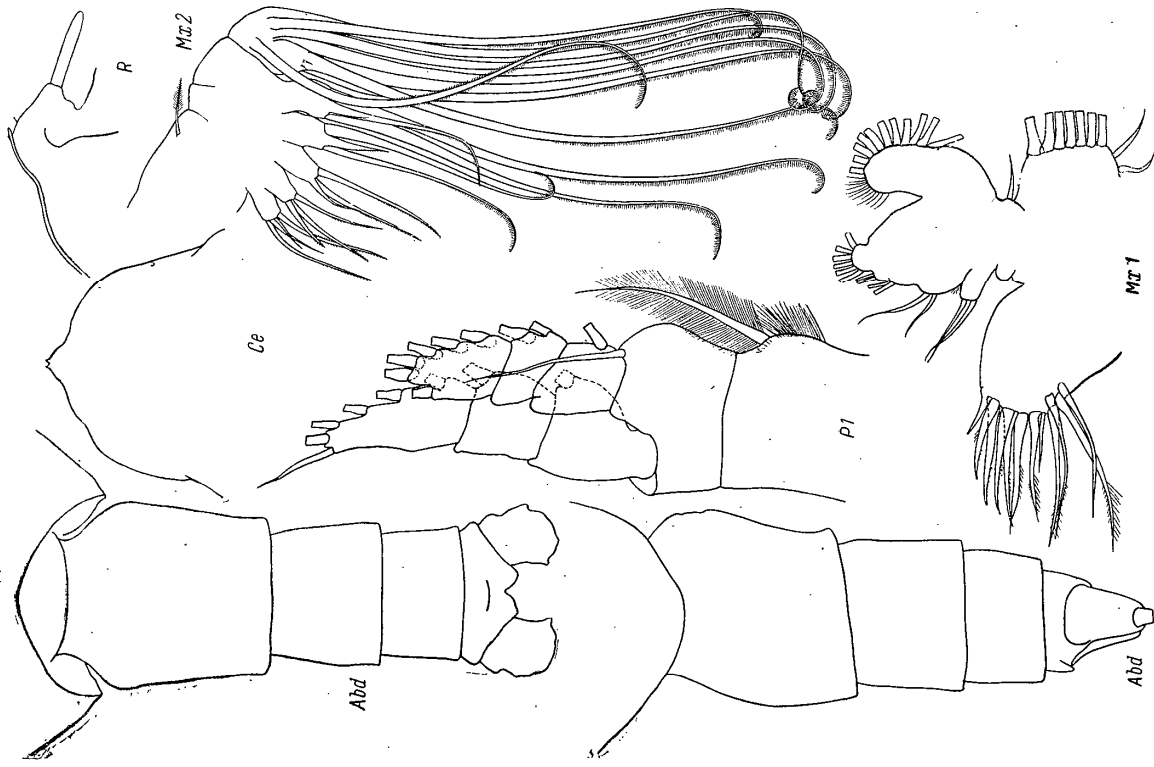


Рис. 86. *Bathycalanus bradyi* (Wolfenden). Самка.

Mx2 — по: Wolfenden, 1914; остальные рисунки — Берингово море, оригинал.

2. *Bathycalanus bradyi* (Wolfenden, 1905) (рис. 86).

Wolfenden, 1905: 3, pl. 1, fig. 7—9 (*Megacalanus*, в другом издании как *M. princeps*); 1914: 189, pl. 23, fig. 4—7, text-fig. 2a—b (*macimus*); Sewell, 1947: 32, fig. 4; Бродский, 1950: 97, рис. 25; Такака et Oмоти, 1967: 242, fig. 1A, B.

Самка. Длина 8.9—13.9 мм. Форма цефалоторакса и строение переднего конца цефалона такие же, как у *B. richardi*. Генитальный сегмент

превосходит по длине каждый из последующих, его длина и ширина примерно одинаковы. Антеннулы по длине превосходят тело. Ротовые конечности аналогичны таковым *B. richardi*. P1 с трехчленковыми ветвями, остальные пары ног обычного для семейства строения.

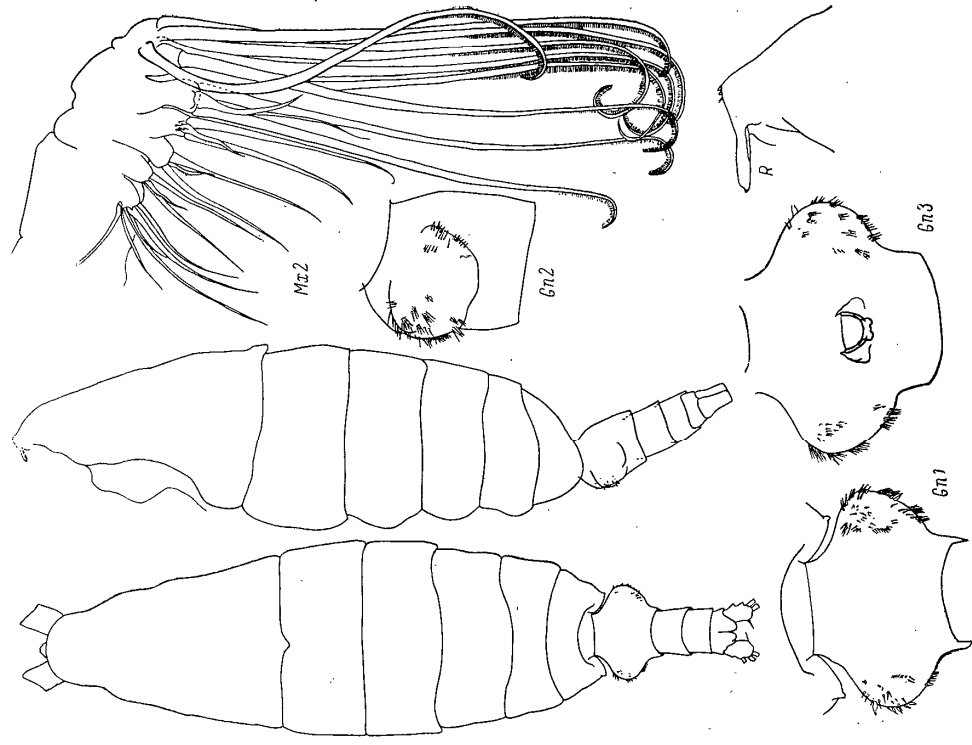


Рис. 87. *Bathycalanus eximius* sp. n. Самка.

Гп1 — со спины, Гп2 — сбоку и Гп3 — с брюшной стороны. Курчло-Камчатский желоб, оригинал.

Самец. Длина 8.5—10.0 мм. Тело более короткое, чем у самки, 2-й сегмент abdomen самый длинный, примерно равен 2 последующим вместе. Экзоподит P1 трехчленковый. Как и у *B. richardi*, P5 типична для рода.

Распространение. Северная часть Тихого океана, Берингово море; Атлантический океан, в районе Исландии, в Гвинейском заливе; в районе экватора у островов Зеленого мыса; Аравийское море. Отмечен в антарктических водах.

Экология. Вид скорее всего надо отнести к группе абиссальных видов. Обнаружен в ловах с 1000—3000 м и в лове с 4000 м.

Просмотрено 13 ♀ из 6 проб из Берингова моря, северной части Тихого океана и антарктических вод.

3. *Bathycalanus eximius* Markhaseva sp. n. (рис. 87).

Самка. Длина 11.9 мм. Рострум типичен для рода. Цефалоторакс и передняя часть цефалона как у описанных выше видов, но задние углы последнего торакального сегмента слегка заострены (вид со спины). Цефалоторакс

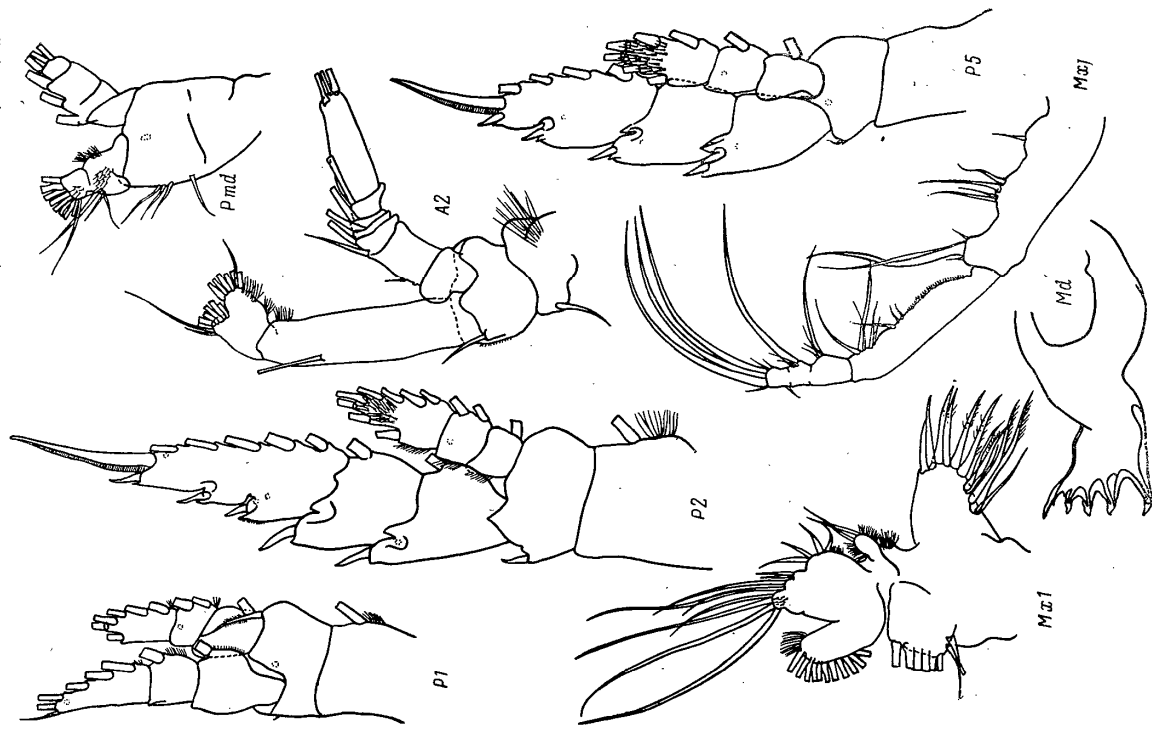


Рис. 87 (продолжение).

в 3.3 раза длиннее abdomen, форма которого необычна не только для рода, но и для семейства: он симметрично вздут с боков и покрыт по поверхности крупными, хорошо заметными пинниками.

Антеннулы длиннее тела на 4—6 членков. Ротовые придатки типичны для рода. P1 с трехчленковыми экзо- и эндоподитом. P2—P5 типичны для рода, на поверхности членков хорошо заметны группы кожных пор; дистальные членки эндоподитов с группами шпиков на задней поверхности.

подита несет 1 щетинку, а не 4, как у *Megacalanus*. Щетинки на дистальной части максиллы саблевидные и густо опушены. Ветви плавательных ног трехчленные. Экзоподит P1 снабжен наружными щипами на всех 3 члениках, крепкою крочка на базиподите P4, типичного для рода *Megacalanus*, нет, но Сарс отмечает, что иногда на базиподите заменен буторок, возможно, предшавлющий рудимент крочка. Самец известен для 1 вида *Bradycalanus pseudotyriscus* Bjornberg, 1968, его правая антеннула не изменена в хватательный орган, а P5 отличается слабой асимметрией — на одной из ног имеется щетинка на внутреннем крае 2-го членика экзоподита.

В роде 4 вида, здесь описываем 1.

Типовой вид рода — *Bradycalanus tyriscus* Scott, 1909.

Bradycalanus sarsi (Farran, 1939) (рис. 88).

Sars, 1925 : 14, pl. 3, fig. 1-12 (*Megacalanus princeps*); Rose, 1933 : 64, fig. 15 (*Megacalanus princeps*); Farran, 1939 : 356, 360 (*Megacalanus*); Veerholt, 1949 : 62 (*Megacalanus*); 1951, sh. 33 : 2.

Самка. Длина 11.0—12.0 мм. Цефалоторакс удлинненно-овальный, передняя часть цефалона сужена, со спины она тупотреугольная. Рострум типичен для рода, его придатки направлены к заднему концу тела. Задние углы последнего торакального сегмента закруглены. Абдомен составляет примерно 1/3 длины цефалоторакса, генитальный сегмент самый длинный, его длина и ширина почти одинаковы.

Антеннулы 25-члениковые, превышают длину тела на 5—6 члеников.

Самец. Неизвестен.

Распространен в Северной части и умеренные широты Атлантики.

Экология. Батихеллагический вид.

III. Сем. *EUCALANIDAE* Giesbrecht, 1892

Большой частью крупные копеподы (до 10 мм), обычно 3—5 мм. Цефалоторакс вытянут, в 6—8 раз длиннее абдомена, между ротовыми конечностями и плавательными ногами имеется значительный промежуток. Передняя часть цефалоторакса округлой или треугольной формы с латеральными расширениями в области приращения антеннул, преантеннальными сжатиями, или без них; иногда с удлиненным выростом впереди от антеннул. Цефалон и 4-й сегмент торакса слиты, 4-й и 5-й торакальные сегменты частично или полностью разделены. Рострум из 2 длинных придатков, иногда основание его вытянуто. На тораксе и абдомене иногда имеются мелкие покровные щипки, но у большинства видов поверхность тела гладкая. У рода *Rhincalanus* задние края 2-го—4-го торакальных сегментов на боках вытянуты в шиповидные выросты, на спинной стороне этих сегментов и генитальном сегменте расположено по паре шипов; задние углы последнего торакального сегмента закруглены, иногда вытянуты и заострены. Абдомен самки двух- или трехсегментный, иногда четырехсегментный.¹ Каудальные ветви слегка асимметричны, самца — четкая и 2-я щетинка на ней значительно больше правой.

Антеннулы самки 23-члениковые (1—2-й и 8—9-й членики слиты), у самца на 1 членик больше. Они обычно симметричны, хотя у некоторых видов имеется легкая асимметрия за счет разной длины антеннул, и всегда длиннее тела. Субапикальные щетинки крепкие и длинно опушены. Основание мандибулярного пучка удлинено, экзоподит небольшой, в проксимальной части имеются 1—4 щетинки. У самцов ротовые части рудиментарны.

Экзоподит P4 двухчлениковый, экзоподит этой пары ног двух- или трехчлениковый. Экзо- и эндоподиты P2—P4 трехчлениковые, апикальный шип на экзоподитах не заурбрен, наружных шипов на дистальном членике экзоподита 3. У самок рода *Eucalanus* P5 отсутствует, у самок *Rhincalanus* P5 имеется, она одновствистая, трехчлениковая и симметричная. У самцов

¹ Аналиный сегмент обычно слит с каудальными ветвями.

Самец. Неизвестен. Типовое место нахождения. Курдюло-Камчатский желоб. Экология. Вид найден в пробе, собранной замыкающимся ринг-градом с глубины 7040 м. Голотип под № 164828 хранится в коллекциях Зоологического института АН СССР.

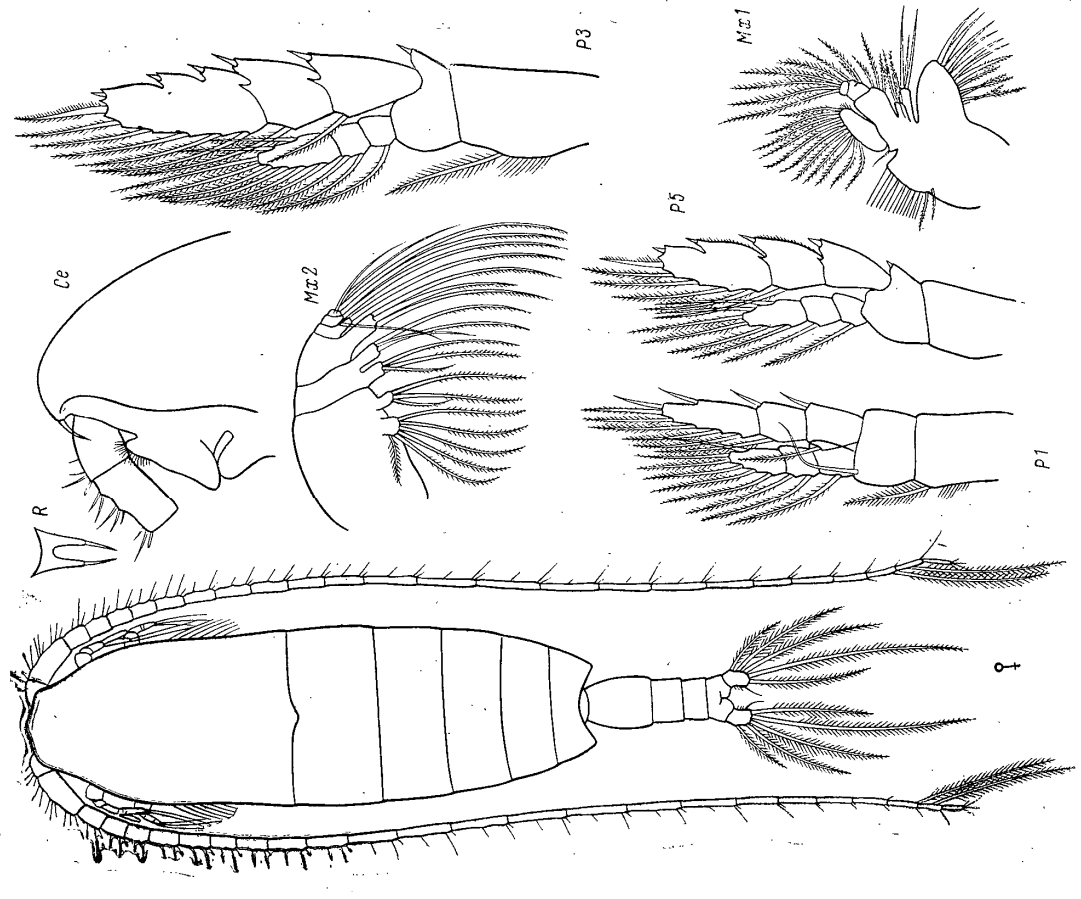


Рис. 88. *Bradycalanus sarsi* (Farran). Самка (по: Sars, 1924).

3. Род *BRADYCALANUS* A. Scott, 1909

Вершина цефалона лишена хитиновых выростов и гребня. Рострум раздвоен, придатки рострума утончаются к вершине. Задние углы последнего торакального сегмента закруглены или заострены. Абдомен составляет примерно 1/3 цефалоторакса, это соотношение может слегка изменяться у разных видов. Антеннулы 25-члениковые, превышают длину тела на 4—6 члеников. На 2-й внутренней лопасти максиллы имеются щетинки, второй членик ее эндо-

Eusalaniidae P5 асимметрична: левая длиннее правой, последняя у некоторых видов семейства вообще отсутствует; в роде *Rhincalanus* левая нога двуветвистая, у *Eusalanus* одноветвистая.

К семейству в настоящее время относятся 2 рода: *Eusalanus* и *Rhincalanus*. Типовой род — *Eusalanus* Dana, 1853.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ СЕМ. EUSALANIDAE

По самкам и самцам

- 1 (2). P5 у самки отсутствует. Цефалон кпереди от антеннул не имеет выроста. Поверхность цефалоторакса и абдомена гладкая или покрыта мелкими шипиками. P5 самца всегда одноветвистая 2. *Eusalanus* Dana
- 2 (4). P5 у самки имеется. Цефалон с выростом кпереди от антеннул. На спинной поверхности 2—4-го сегментов цефалоторакса и генитального сегмента имеются парные шипы. Задние края 2—4-го торакальных сегментов на боках вытянуты в шиповидные выросты. Левая P5 самца двуветвистая 1. *Rhincalanus* Dana

1. Род RHINCALANUS Dana, 1853

Цефалоторакс вытянут и кпереди от антеннул имеет треугольную форму или преобразован в удлиненный вырост. Придатки рострума тонкие, длинные и широко расставленные; могут быть видны при рассматривании рачка со спины. Первый торакальный сегмент слит с цефалонем, 4-й и 5-й разделены, 5-й рудиментарен, задние углы его закруглены. Задние края 2—4-го торакальных сегментов по бокам вытянуты в шиповидные выросты, на спинной поверхности этих сегментов и генитального сегмента имеется по 2 шипа. Абдомен самки дву-, самца четырехсегментный, каудальные ветви слегка асимметричны, левая несет увеличенную 2-ю каудальную щетинку.

Антеннулы у обоих полов значительно превышают длину тела. Экзо- и эндоподит R1 двухчлениковые. P5 имеется у самок и самцов, причем у самок ноги P5 одноветвистые, трехчлениковые, а у самца правая нога одноветвистая, левая двуветвистая.

В роде 4 вида, здесь описываем 3.

Типовой вид рода — *Rhincalanus cognatus* (Dana, 1849).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА RHINCALANUS

По самкам и самцам

- 1 (4). Цефалон кпереди от антеннул преобразован в удлиненный вырост. Со спины обычно видны придатки рострума. На 2-м членике P5 самки щетинки либо отсутствуют, либо их 2, на 3-м имеется короткий наружный шип, занимающий почти терминальное положение и 1—2 щетинки. Апикальный шип на правой P5 самца прямой.
- 2 (3). На 2-м членике P5 самки 2 внутренние щетинки; на 3-м — 2 опушенные щетинки и наружный, слегка искривленный короткий шип 2. *Rhincalanus cognatus* (Dana)
- 3 (2). Щетинки на 2-м членике P5 самки отсутствуют; на 3-м имеется 1 щетинка и наружный короткий, слегка искривленный шип 1. *Rhincalanus rostrifrons* (Dana)
- 4 (4). Цефалон кпереди от антеннул треугольной формы, придатки рострума обычно со спины не видны. На 2-м членике P5 самки 1 щетинка, на 3-м опушенные щетинки и 1 длинная шиповидная щетинка. Апикальный шип на правой P5 самца искривлен 3. *Rhincalanus nasutus* Gsbr.

1. *Rhincalanus rostrifrons* (Dana, 1849) (рис. 89).

Dana, 1849: 19 (*Calanus*); 1855: 1083, pl. 76, fig. 1; Giesbrecht, 1892: 153, Taf. 12, fig. 13, 15, Taf. 35, fig. 45, 48 (*cornutus*, part.); Schmaus, 1917: 312, fig. 5—11 (*cornutus* f. *tyrica*); Mori, 1937: 27, pl. 10, fig. 1—5 (*cornutus*); Verwoort, 1949: 116 (part), fig. 9a, b (уродливая *cornutus* f. *tyrica*); Такака, 1956b: 271 (*cornutus*); Grise, 1962: 183, fig. 18—19 (*cornutus* f. *tyrica*); Verwoort, 1963: 100 (part. *cornutus*); Bowman, 1971: 18.

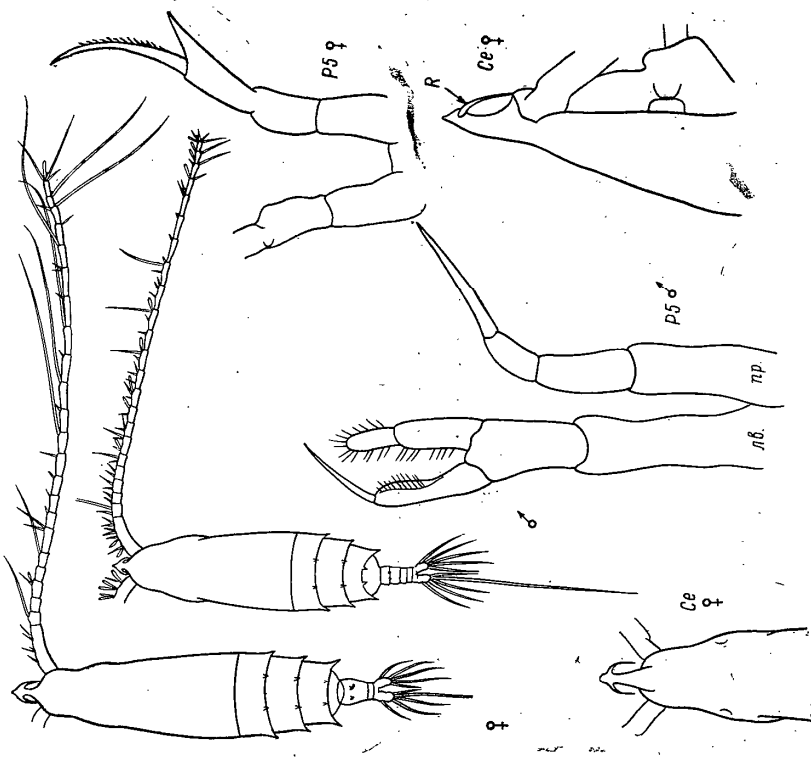


Рис. 89. *Rhincalanus rostrifrons* (Dana). Самка, самец.

Самка и самец: общий вид — по: Mori, 1937; остальные рисунки — по: Giesbrecht, 1892.

Самка. Длина 2.90—3.80 мм. Кпереди от места приращения антеннул имеется удлиненный вырост, от его дистальной части вентролатерально отходят 2 придатка рострума, хорошо заметные при рассматривании рачка со спины. Расчленение тела и абдомена, а также форма тела и расположение шипов характерны для рода (иногда виден шов между последним сегментом абдомена и каудальными ветвями).

Антеннулы длиннее тела примерно в 1.5 раза. 1-й и 2-й членики обеих ног P5 лишены щетинок и шипов; на 3-м членике имеются 1 внутренняя опушенная щетинка и 1 наружный шип, занимающий почти терминальное положение и не отделенный от сегмента.

Самец. Длина 2.4—2.9 мм. По форме тела мало отличается от самки. Апикальный шип дистального членика правой P5 не изогнут.

Распространение. Индийский и Тихий океаны, в Атлантическом океане к западу от Южной Африки. В основном вид встречается в экваториальных водах, но в Тихом океане заходит на север до вод у Японии.

Экология. Вид встречается в лове от 0 до 357 м.

Просмотрено 1 ♀ и 3 ♂ из 1 пробы из Тихого океана.

2. *Rhincalanus cornutus* (Dana, 1849) (рис. 90).

Dana, 1849: 19 (*Calanus*): 4855: 4083, pl. 76, fig. 2; Giesbrecht, 1892: 153 (part.); Schmaus, 1917: 306, fig. 1 (*R. atlanticus*); Veervoort, 1949: 116 (part.) (*R. atlanticus*); 1963: 400 (part.) (*cornutus atlanticus*); Bowman, 1971: 18.

Самка. Длина 2,90—3,80 мм. По форме переднего конца цефалона, цефалоторакса и расчленению тела идентичен *Rh. rostrifrons*.

Антеннулы превышают длину тела в 1,3 раза. На 2-м членике каждой из ног P5 имеются 2 внутренние щетинки, на 3-м членике — 2 внутренние опушенные щетинки и 1 небольшая, слегка искривленная почти апикальный наружный шип, не отделенный от сегмента.

Самец. Самцы вида *Rh. cornutus* из-за недостаточной изученности неотличимы от самцов вида *Rh. rostrifrons*.

Распространение. Вид отмечен только для Атлантического океана; залив Мэн, Гвинейский залив, в водах у юго-восточного побережья Сев. Америки и у западной Африки, во Флоридском течении.

Экология. Вид встречен в приповерхностном слое вод. Просмотрено 6 ♀ и 4 ♂ из 1 пробы из Гвинейского залива.

3. *Rhincalanus nasutus* Giesbrecht, 1888 (рис. 91).

Giesbrecht, 1892: 452, 460, tab. 3, fig. 6; tab. 9, fig. 6, 14; tab. 12, fig. 9—12, 14, 16, 17; tab. 35, fig. 46, 47, 49; Sars, 1903: 15, tab. VI и VII; Veervoort, 1946: 122; Бродский, 1950: 105, рис. 32; Veervoort, 1951: 3, fig. 4, sh. 34.

Самка. Длина 3,7—6,1 мм. Клереди от антеннул цефалон треугольной формы. Придатки рostrума нитевидные, обычно не видны при рассматривании рачка со спины.

Антеннулы значительно длиннее тела. На 2-м членике обеих ног P5 имеются по 1, на 3-м — 3 щетинки.

Самец. Длина 2,7—4,3 мм. Очень сходен с самкой по форме тела. Дистальный членик правой ноги P5 с сильным искривленным шипом.

Окраска. Копепода очень прозрачная, с легким красноватым или желтым оттенком.

Распространение. Широко распространенный вид: Атлантический океан, в северной и южной его частях, Норвежское, Гренландское моря, в Баренцевом море доходит до побережья Мурман; Индийский океан; Тихий океан от Магелланова пролива до 6° с. ш., однако этот вид отмечен некоторыми японскими авторами и у берегов Японии.

Экология. Глубоководный океанический вид, однако в северных водах встречается на небольших глубинах.

Возможно, при дальнейших детальных исследованиях, тихоокеанские экземпляры описанного вида будут отнесены к иному виду или подвиду, чем атлантические.

Просмотрено 15 ♀ из 3 проб из Норвежского моря и Атлантического океана из района островов Зеленого мыса.

2. Род EUCALANUS Dana, 1853

Копепода с удлинением, более или менее прозрачным телом. Цефалон часто вытянут, передняя его часть округлой или треугольной формы, иногда с латеральными расширениями в области приращения антеннул и преантеннальными сжатиями. Нити рostrума длинные и тонкие, обычно на вытянутом нераздвоенном основании. 4—5-й сегменты торакса неположительно разделены, задние углы последнего закруглены, за исключением *E. hyalinus*, у которого они слегка оттянуты и заострены. Абдомен самки двух-трех-, самца — четырехсегментный. Антеннулы длиннее тела у обоих полов; субапикальные щетинки сильно развиты, длинно опушены и обычно ярко окрашены. Основание мандибулярного щупика в просимимальной части снабжено 1—4 щетинками.

Максиллула с 2 или 3 внутренними лопастями. Ротовые части самцов рудиментарны. Эндоподит P4 двухчлениковый, экзоподит трехчлениковый (у *E. inermis* — двухчлениковый), дистальный членик с 1—2 наружными шипами. Осевые плавательные ноги с трехчлениковыми ветвями. У самки P5 отсутствует, у самца имеется, асимметричная одноветвистая; левая — четырехчлениковая, всегда длиннее правой трех- или четырехчлениковой; у ряда видов правая нога вовсе отсутствует.

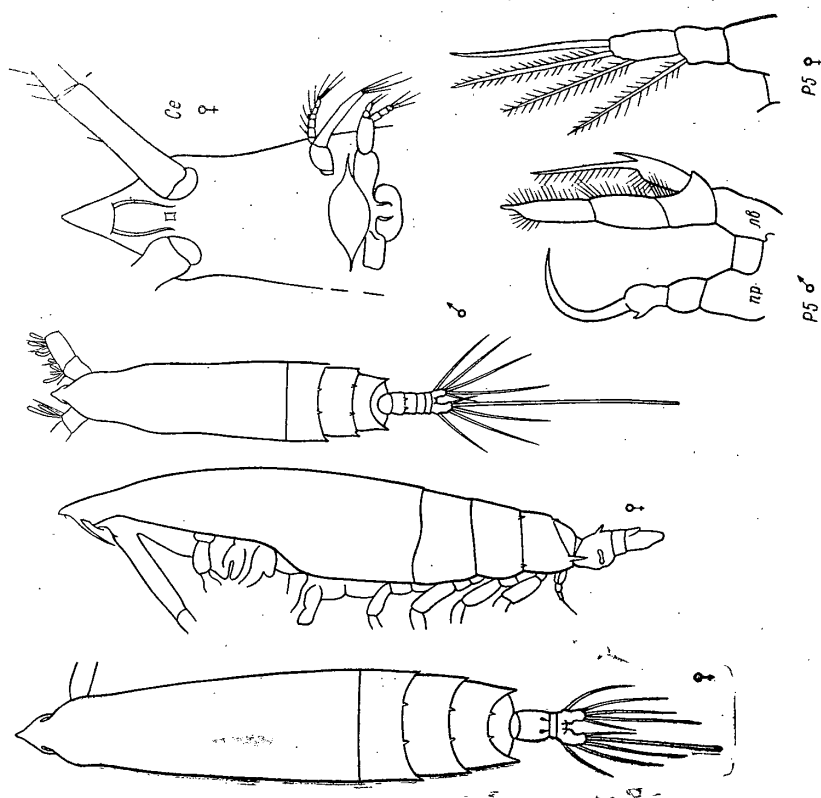


Рис. 91. *Rhincalanus nasutus* Giesbrecht. Самка, самец.

Самка и самец: общий вид со спины — по: Mori, 1937; остальные рисунки — по: Giesbrecht, 1892.

В роде 17 видов, здесь описываем 7.

Типовой вид рода: *Eucalanus elongatus* (Dana, 1849).

Примечание. Видовая самостоятельность 17 видов рода *Eucalanus* подтверждена Флемингером (Fleminger, 1973) на основании изучения покровных органов, число и порядок расположения которых оказались видоспецифичны; Флемингер выделяет 4 группы видов со сходным строением; это группы видов: «subtennis», «pileatus», «elongatus» и «attenuatus».

Ю. В. Гелетин (1976) предлагает 3 рода *Paracalanus*, *Subeucalanus* и *Eucalanus* вместо старого рода *Eucalanus*, причем виды, включенные им в роды *Eucalanus* и *Paracalanus*, почти полностью совпадают с группами видов «elongatus» и «attenuatus» (соответственно) Флемингера. Роды выделяются автором на основании особенностей формирования абдомена, используются автором на основе другие признаки, такие как: численность экзоподита антенны (у *Eucalanus* и *Paracalanus* 1-й и 2-й членики разделены, у *Subeucalanus* слиты), количество

внутренних лопастей максилл (у *Subeucalanus* всего 2 внутренние лопасти, у остальных двух родов — 3), строение P5 самца и т. д. К сожалению, отсутствие анализа всех видов родов не позволяют пока принять систему Гелетина.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА EUCALANUS

По самкам и самцам

- 1 (8). Абдомен самки с 3, самца с 4 сегментами. Передняя часть цефалона треугольной формы с латеральными расширениями, по без преантеннальных сжатий. В проксимальной части основания мандибулярного щупика самки нечетное число щетинок. Правая P5 самца четырехчлениковая.
- 2 (5). Дистальный членик экзоподита P1 с 4 наружным шипом.
- 3 (4). Задние углы 5-го торакального сегмента слегка оттянуты и заострены. 2. *E. hyalinus* (Claus)
- 4 (3). Задние углы 5-го торакального сегмента закруглены. 4. *E. elongatus* (Dana)
- 5 (2). Дистальный членик экзоподита P1 с 2 наружными шипами.
- 6 (7). Основание мандибулярного щупика самки в проксимальной части с 3 щетинками, самца с 1—2 щетинками. 3. *E. bungii* Gsbr.
- 7 (6). Основание мандибулярного щупика самки в проксимальной части с 1 щетинкой. 4. *E. salifornicus* Johnson
- 8 (4). Абдомен самки с 2, самца с 4 сегментами. Передняя часть цефалона с небольшими латеральными расширениями и преантеннальными сжатиями. В проксимальной части основания мандибулярного щупика самки четное число щетинок. Правая P5 самца трехчлениковая.
- 9 (10). В проксимальной части основания мандибулярного щупика самки и самца 4 щетинки. 7. *E. parki* Fleming
- 10 (9). В проксимальной части основания мандибулярного щупика 2 щетинки.
- 11 (12). Передняя часть цефалона кпереди от преантеннального сжатия треугольной формы, вершина заострена (вид со спины) и не искривлена вентрально (вид сбоку). 5. *E. attenuatus* (Dana)
- 12 (14). Передняя часть цефалона кпереди от преантеннального сжатия треугольной формы, но несколько вытянута у вершины, вершина заострена (вид со спины) и слегка искривлена вентрально (вид сбоку). 6. *E. sewelli* Fleming

4. *Eucalanus elongatus* (Dana, 1849) (рис. 92).

Dana, 1849: 48 (*Calanus*); 1852: 1879 (*Calanus*); 1855, pl. 75, fig. 1 (*Calanus*); Veget, 1949: 84 (part.); Fleming, 1973: 987, fig. 41, 43b.

Самка. Длина 4.53—5.73 мм. Передний конец цефалоторакса треугольной формы с латеральными расширениями, край его сходится у заостренной вершины почти под прямым углом. Абдомен примерно в 8 раз короче цефалоторакса. Задние углы 5-го торакального сегмента закруглены, спинная поверхность этого сегмента покрыта мелкими шипиками. Абдомен из 3 сегментов. Генитальный сегмент с вентральным выступом, длина которого в 3—4 раза (вид сбоку) больше толщины. Дистальные участки сперматек (при рассматривании рачка с брюшной поверхности) обычно видны выше или на уровне заднего края щитка. Антеннулы симметричные, заходят за конец фурки на 4—5 члеников. Основание мандибулярного щупика в проксимальной части несет 3 щетинки. Максиллула с 3 внутренними лопастями. P1 имеет двухчлениковый эндо-трехчлениковый экзоподит, дистальный членик экзоподита несет 1 наружный шип.

Самец. Длина 3.60—4.46 мм. Вершина головы менее заострена, чем у самки, латеральные расширения имеются.

Антеннулы симметричные превышают длину тела на 5—6 члеников. Дистальный членик экзоподита P1 с 1 наружным шипом. P5 одновставая асимметричная; правая и левая ноги обе четырехчлениковые; левая нога длиннее

правой, дистальный членик которой доходит до дистальной границы 2-го членика левой ноги или слегка заходит за границу членика.

Рассмотрены в естественных водах Индийского и Тихого океанов. В Тихом океане заходит на север до вод у Японии. О достоверном распространении вида и его экологии говорить трудно ввиду того, что он часто смешивается с *E. hyalinus*.

Просмотрено 4 ♀ и 1 ♂ из 1 пробы из Аденского залива.

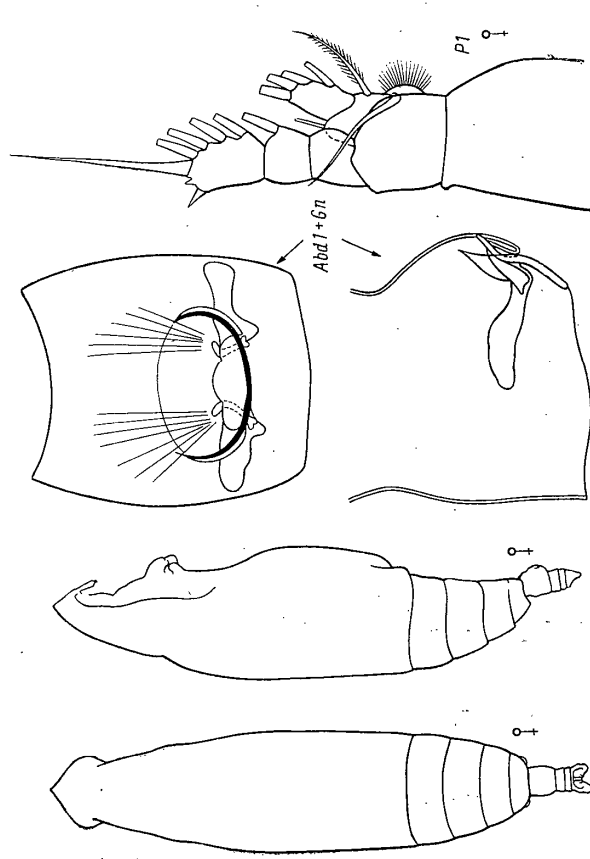


Рис. 92. *Eucalanus elongatus* (Dana). Самка.

Общий вид со спины и сбоку — по: Fleming, 1973; остальные рисунки — Аденский залив, оригинал.

2. *Eucalanus hyalinus* (Claus, 1866) (рис. 93).

Claus, 1866: 8 (*Calanella hyalina*); Giesbrecht, 1892: 431, 450, pl. 14, fig. 2, 7, 12, 20, 25, 32, 36; pl. 35, fig. 1, 2, 13, 23, 24 (*elongatus hyalinus*); T. Scott, 1894: 29, pl. 1, fig. 15—23 (*spinifer*); Woelfel, 1904: 111, 113, 140—145; pl. 9, fig. 3, 4 (*atlanticus*); Johnson, 1938: 170, fig. 3, 17, 19, 21, 24 (*elongatus hyalinus*); Бродский, 1950: 103, рис. 29 (*elongatus hyalinus*); Veget, 1949: 88 (*elongatus hyalinus*); Fleming, 1973: 987, fig. 41, 13c; Гелетин, 1976: 79, рис. 1.

Самка. Длина 4.40—8.25 мм.

По форме тела сходен с типовым видом рода — *E. elongatus*, соотношение абдомена и цефалоторакса 1:8. Характерно для вида наличие слегка вытянутых и заостренных задних углов последнего торакального сегмента. На тораксе имеется очень редкий покров из мелких шипиков. Абдомен из 3 сегментов. Длина вентрального выступа генитального сегмента (вид сбоку) в 3.5—5 раз больше его толщины. Дистальные участки сперматек при рассматривании с брюшной стороны расположены обычно выше заднего края щитка.

Антеннулы немного асимметричны, левая короче правой; левая превышает длину тела на 4—5 члеников, правая на 6—7. Основание мандибулярного щупика с 3 щетинками, максиллула имеет 3 внутренние лопасти. Экзоподит P1 трехчлениковый, на дистальном членике — 1 наружный шип, экзоподит двухчлениковый.

Самец. Длина 3.90—4.80 мм. Передний конец цефалона пригнутлен больше, чем у самки. P5 с шипом на 3-м членике левой ноги, заходящим за границу 3—4-го члеников на 1/3 своей длины. Обе P5 одновставые, четырехчлениковые,

правая нога значительно короче левой, терминальный ее членик достигает дистальной границы второго членика левой ноги.

Распространен в Атлантическом океане от субантарктических вод до северной части океана с северными морями

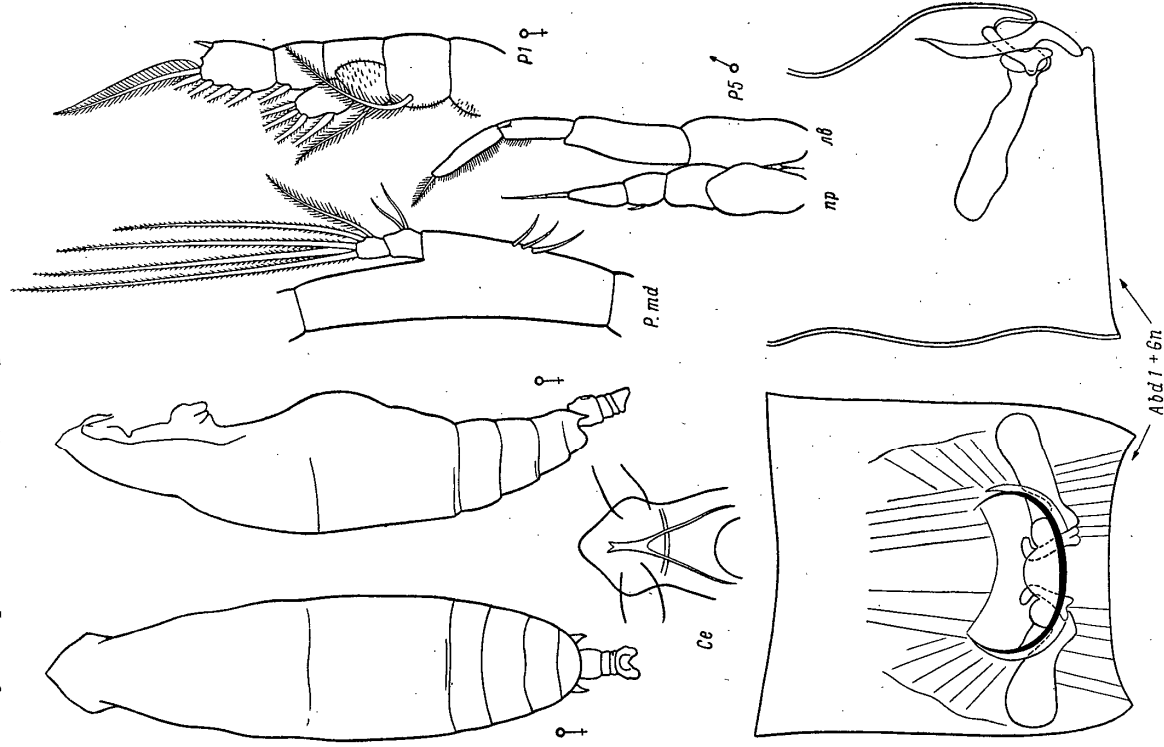


Рис. 93. *Eucalanus hyalinus* (Claus). Самка, самец.

Самка: общий вид со спины и сбоку — по: Fleming, 1973; Се — по: Giesbrecht, 1892; P. md, P4 — по: Johnson, 1938. Самец: P5 — по: Giesbrecht, 1892; остальные рисунки — северная часть Тихого океана, оригинал.

примерно до 65° с. ш., встречается в Средиземном море; в Индийском океане. В Тихом океане распространение этого вида установить трудно ввиду смещения его многими авторами с видом *E. bungii*. Найден у берегов Японии и далее к югу примерно до 40° ю. ш. и вполне обычен в северной части Тихого океана.

Экология. Глубоководный океанический вид, найден на больших глубинах, однако отмечен как встречающийся в верхних слоях воды.

Просмотрено 43 ♀ и 3 ♂ из 5 проб из северной части Тихого океана.

3. *Eucalanus bungii* Giesbrecht, 1892 (рис. 94).

Giesbrecht, 1892: 434, 449 (*elongatus bungii*); Mori, 1937: 22, pl. 7, fig. 6—8 (*giesbrechti*); Johnson, 1938: 167, fig. 4—10, 18, 20, 23, 25; Бродский, 1950: 37, табл. VI, рис. 1—4; Бродский, 1950: 100, рис. 26; Fleming, 1973, p. 987, fig. 1c.

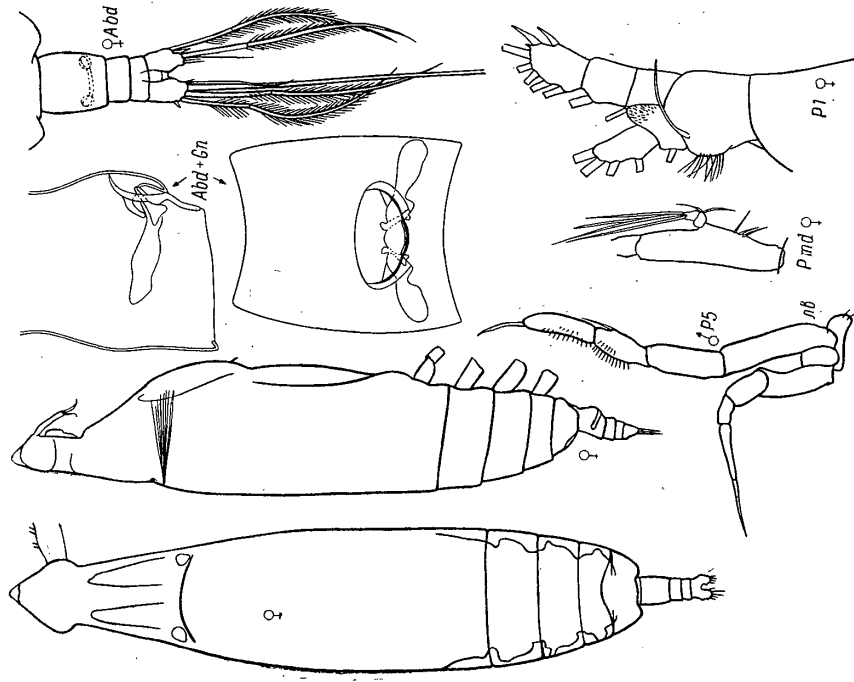


Рис. 94. *Eucalanus bungii* Giesbrecht. Самка, самец.

Самка: общий вид со спины и сбоку, Abd, самец: P5 — по: Бродский, 1950; остальные рисунки — Японское море, оригинал.

Самка. Длина 6.5—8.0 мм. Цефалоторакс вытянут, передний конец цефалона с латеральными расширениями в области приращения антеннул, края цефалона сходятся у вершины под острым углом. Задние углы 5-го сегмента торакса закруглены. Абдомен трехсегментный. Генитальный сегмент с вентральным выступом (вид сбоку), длина которого в 5—6 раз больше его толщины. Дистальные участки сперматек (вид с брюшной стороны) расположены ниже или на уровне заднего края щитка.

Антеннулы симметричные, превышают длину тела на 3—4 членика. Основание мандибулярного пушика в проксимальной части несет 3 щетинки. Максилла с 3 внутренними лопастями. Эндоподит P4 двучлениковый; экзоподит трехчлениковый с 2 наружными щипами на дистальном членике.

1950 : 104, рис. 30 (*attenuatus* s. l.); Par k, 1968 : 533, pl. 1, fig. 12, 13, 14, 15; Fleming, 1973 : 990, fig. 19, 1, 4, 15d, 18a, g, j, k, n, q.

С а м к а. Длина 3.63—4.65 мм. Передняя часть цефалона с латеральными расширениями у основания антеннул и преантенальным сжатием; кпереди от

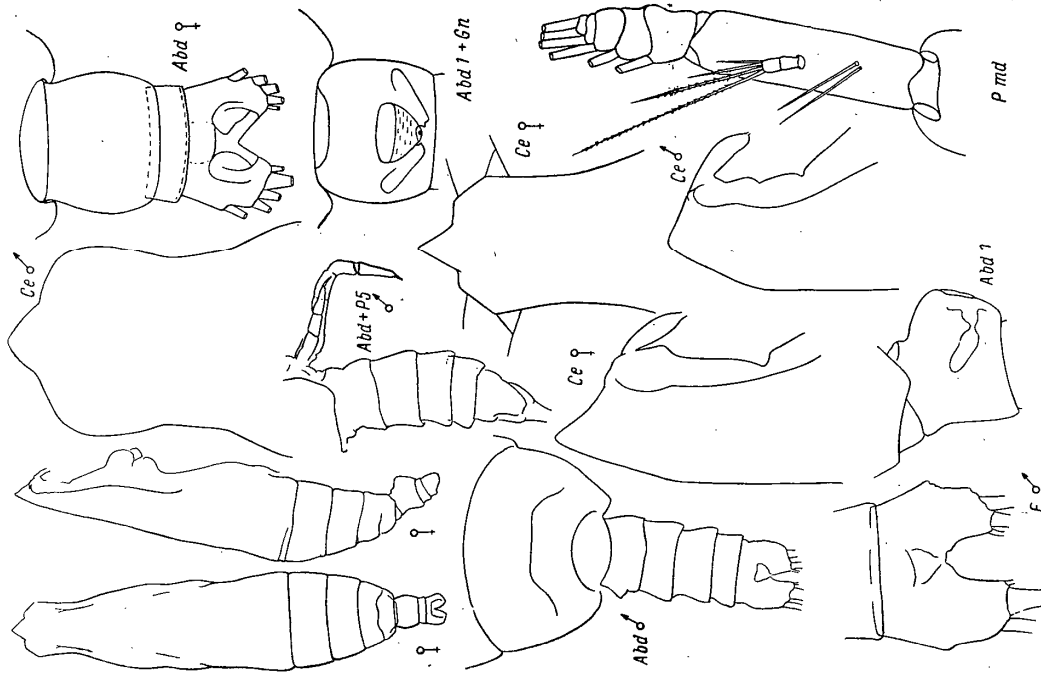


Рис. 96. *Eucalanus attenuatus* (Dana). Самка, самец. Самка: Се (со спиной), Abd, Abd1+Gn, P. md — по: Par k, 1968; остальные рисунки — по: Fleming, 1973.

сжатия цефалон треугольной формы (вид со спины). Верхняя часть цефалона заострена и не искривлена вентрально (вид сбоку). Задние углы 5-го сегмента го- ракса закруглены. Абдомен составляет около 1/7 длины цефалоторака; из 2 сегментов.

В проксимальной части основания мандибулярного щупика 2 щетинки; эндоподит отходит примерно от середины базиподита.

С а м е ц. Длина 2.93—3.50 мм. Передний конец цефалона закруглен (вид со спины и сбоку). Ноги P5 одноветвистые; левая четырехчленная, длиннее

С а м е ц. Длина 4.8—5.4 мм. Форма тела, как у самки, но передний край цефалона больше пригнут.

Антеннулы симметричные, превышают длину тела на 4—6 члеников. Основание мандибулярного щупика с 1—2 щетинками в проксимальной части или они отсутствуют. Плавательные ноги

такого же, как и у самки, строения. Ноги P5 четырехчленные, одноветвистые, правая короче левой, достигает дистального конца ее 2 членика. Шип на наружном крае 3-го членика левой ноги заходит за границу 3—4-го члеников на 1/2 своей длины.

О к р а с к а. Необыкновенно прозрачные коленоподы, жировые капли иногда окрашены в оранжевый цвет.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Северная часть Тихого океана, Берингово, Охотское и Японское моря. В Арктическом бассейне в районе 75° с. ш., в Чукотском море и в море Бофорта.

Э к о л о г и я. Встречен в ловах от 0 до 4000 м.

Э к о н о м и ч е с к о е з н а ч е н и е большое, играет существенную роль в питании промысловых рыб, составляя зачастую, например у берегов Камчатки, до 60% от состава пищи сельди.

П р о с м о т р е н о 112 ♀ и 9 ♂ из 23 проб из Японского, Охотского и Берингова морей и Арктического бассейна.

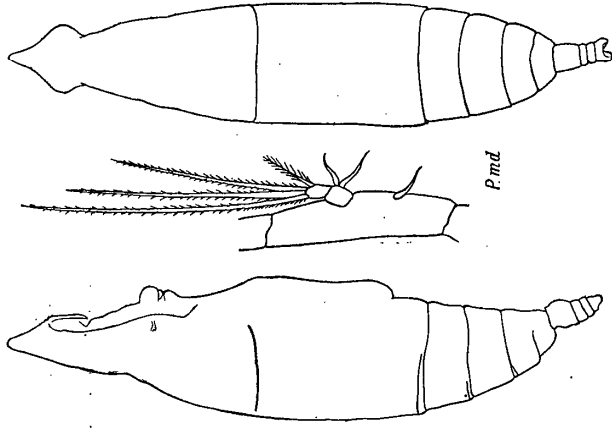


Рис. 95. *Eucalanus californicus* Johnson. Самка.

Общий вид — по: Fleming, 1973; P. md — по: Johnson, 1938.

4. *Eucalanus californicus* Johnson, 1938 (рис. 95).

Johnson, 1938 : 169, 170, fig. 22; Бродский, 1950 : 104, рис. 27.

С а м к а. Длина 5.9—7.0 мм. По форме тела сходен с *E. bingii*. Отличается от *E. bingii* большей длиной левой антеннулы, она превышает тело на 5—6 члеников, в то время как правая — на 3—4 членика (такой же длины как у *E. bingii*); основание мандибулярного щупика с 1 щетинкой в проксимальной части. Дистальный членик экзоподита P1 с 2 наружными шипами.

С а м е ц. Трудно отличим от *E. bingii* вследствие рудиментарных ротовых частей. На основании мандибулярного щупика, как отмечает Джонсон (Johnson, 1938), есть только маленькая папилла или рубец, которые могут говорить о количестве щетинки, присутствовавших у неполовозрелых стадий. У самцов *E. californicus* IV и V стадий на основании мандибулярного щупика — 1 щетинка.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Северная часть Тихого океана, от берегов Калифорнии (между 50 и 30° с. ш.) до вод у Японии.

Э к о л о г и я. Вид отмечен Джонсоном (Johnson, 1938) со значительных глубин.

5. *Eucalanus attenuatus* (Dana, 1849) (рис. 96).

D a n a, 1849 : 18 (*Calanus*); 1855 : 4080, pl. 75, fig. 2 (*Calanus*); V e r g o o r t, 1949 : 95 (part.), fig. 7a—c; S e w e l l, 1947 : 39, text-fig. 7A, 8a—F (*pseudotenuatus*); Бродский,

правой трехчленковой, дистальный членик последней доходит до середины 2-го членика левой P5.

Распространение. Широко распространен в тропической и экваториальной частях Тихого и Индийского океанов. На севере Тихого океана доходит до южной части Японского моря, встречается и в водах у южных Курил.

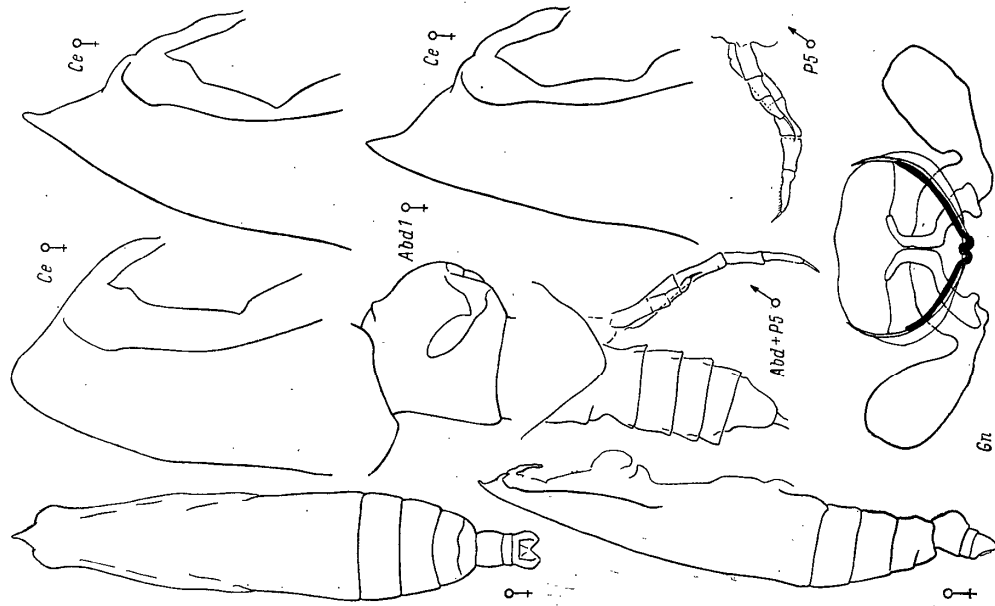


Рис. 97. *Eucalanus sewelli* Fleming. Самка, самец.

Gn — Гвинейский залив, оригинал; остальные рисунки — по: Fleming, 1973.

Экология. Вид приурочен преимущественно к приповерхностным слоям вод.

6. *Eucalanus sewelli* Fleming, 1973 (рис. 97).

Vegorot, 1949: 95 (part.), fig. 7d-f (*attenuatus*); Sewell, 1947: 39, text-fig. 7B (*attenuatus*); Бродский, 1962: 113, рис. 14 (*attenuatus*); Fleming, 1973: 992, fig. 1r, 15c, 18b-d, o, r.

Самка. Длина 3.89—6.10 мм. Передняя часть цефалона с небольшими латеральными расширениями на уровне основания антеннул, впереди от антеннул сжата и anteriорнее сжатия имеет вид треугольника, иногда слегка вытя-

нутого у вершины. Вершина заострена (вид со спины) и слегка искривлена вентрально (вид сбоку). Абдомен из 2 сегментов, составляет $\frac{1}{8}$ от длины цефалоторакса. Задние углы последнего торакального сегмента закруглены.

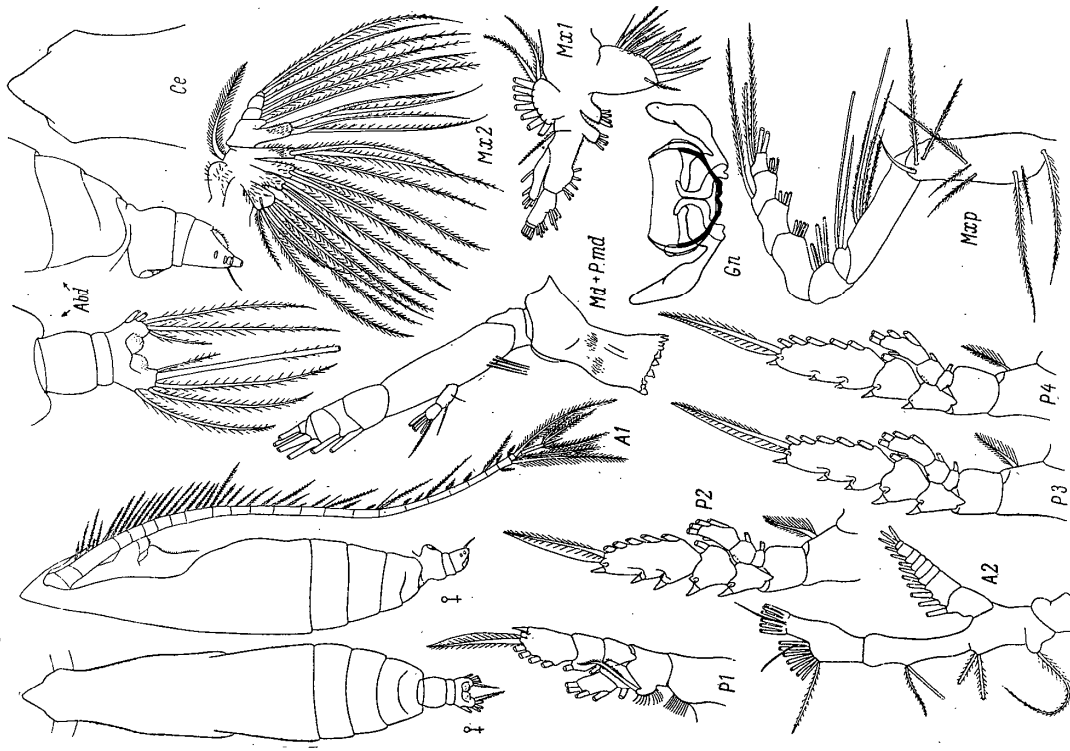


Рис. 98. *Eucalanus parki* Fleming. Самка.

Gn — северная часть Тихого океана, оригинал; остальные рисунки — по: Park, 1968.

Антеннул превосходят длину тела на 6—7 члеников. Основание мандибулярного щупика в проксимальной части с 2 щетинками. Максиллула с 3 внутренними лопастями. На дистальном членике экзоподита P1—1 наружный шип.

Самец. Длина 2.89—4.58 мм. Основание мандибулярного щупика с 2 щетинками в проксимальной его части. Левая и правая P5 одноветвистые, левая нога четырех-, правая трехчленковая; дистальный членик последней доходит до середины 2-го членика левой ноги.

Типовое местонахождение. Юго-восточная часть Тихого океана (38°48' ю. ш., 83°20' в. д.).

Распространение. Вид встречается в тропических и субтропических водах Атлантического, Тихого и Индийского океанов. Экология. Встречен в ловах от 0 до 352 м. Просмотрено 26 ♀ и 2 ♂ из 2 проб из Гвинейского залива и Тихого океана.

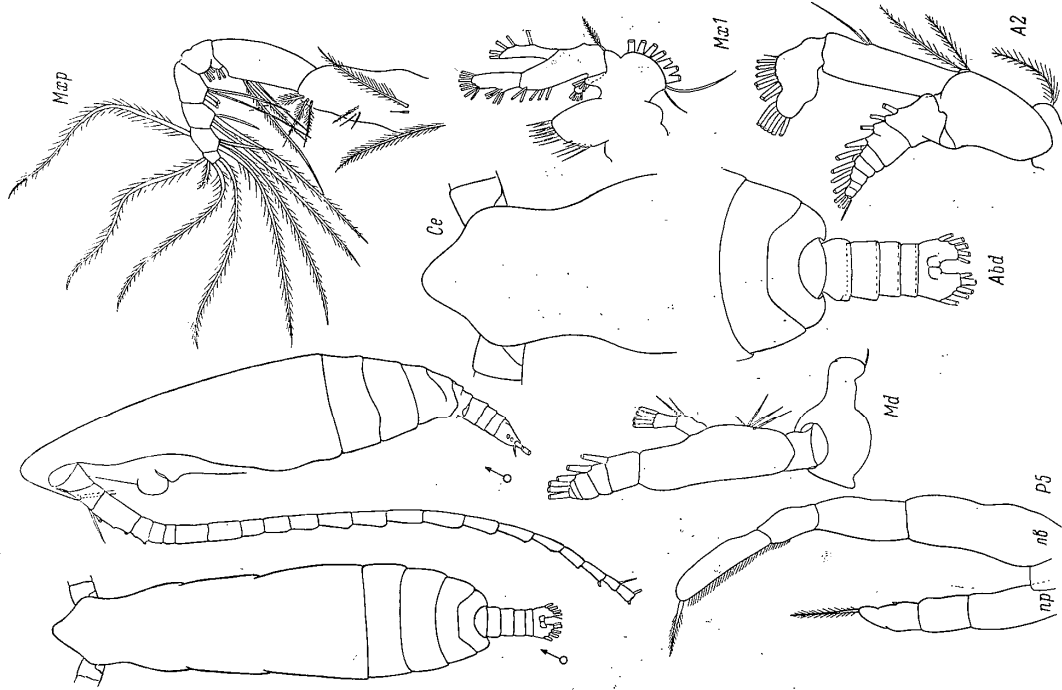


Рис. 99. *Eucalanus parki* Fleminger. Самец (по: Park, 1968).

7. *Eucalanus parki* Fleminger, 1973 (рис. 98, 99).

Park, 1968: 553, pl. 4, fig. 16, 17, pl. 2, fig. 1—46, pl. 3, fig. 1—13 (*attenuatus*); Fleming, 1973: 995, fig. 4s, 4sa, 4se, f. 1, m, s, t; Гелетин, 1973: 1786, рис. 2, 5, 6, 8, 10, 11 (*quadriseptosus*).

Самка. Длина 6.40—7.17 мм. Передняя часть цефалона с небольшими латеральными расширениями в области приращения антеннул, сжата клиреци от основания последних и антериорнее сжата треугольной формы (вид со спины). Вершина цефалона пригнуплена. Задние углы 5-го сегмента торакса закруглены. Абдомен из 2 сегментов, в 7—8 раз короче цефалоторакса.

Антеннула превышает длину тела на 5—6 члеников. Основание мандибулярного щупика в проксимальной части с 4 щетинками. Максиллула с 3 внутренними лопастями. Дистальный членик экзоподита P1 с 1 наружным щипом.

Самец. Длина 5.20—6.00 мм. Вершина головы (вид со спины) почти треугольная, но больше закруглена и менее вытянута, чем у самки. Сроение цефалоторакса, как у самки. Абдомен составляет около $\frac{1}{6}$ длины цефалоторакса.

Антеннула превышает длину тела на 6—7 члеников. Мандибулы немного рудиментарны, но основание щупика, как и у самки несет 4 щетинки. Максиллула, максилла и максиллипеда отличаются от таковых самки лишь меньшими размерами. Плавательные ноги, как у самки. Правая и левая ноги P5 одновеликостепенные; левая четырехчлениковая, правая с 3 ясно видимыми члениками (разделение между 4-м и 3-м члениками практически незаметно). Правая нога короче левой, доходит до середины второго членика левой ноги.

Типовое местонахождение. Северная часть Тихого океана (40°26' с. ш., 146°37' в. д.).

Распространение. Северная часть и умеренные широты Тихого океана.

Экология. Встречен в лове 0—500 м.

Просмотрено 2 ♀ из 1 пробы из северной части Тихого океана.

IV. СЕМ. PARACALANIDAE Giesbrecht, 1892

Копеподы размером около 1 мм (минимальный размер 0.42 мм — самцы *Delius nidus*). Тело стройное или коренастое, наиболее широким может быть в первой, второй или последней трети цефалоторакса.

Линия спины у самок в передней части цефалоторакса (вид сбоку) более или менее выгнутая. У самок некоторых родов на спине имеется горб в виде кила (*Acrocalanus*, *Bestiola*, *Paracalanus*). Цефалон и 1-й тораксальный сегмент и 4—5-й сегменты торакса разделены полностью, частично или слиты. Рострум раздвоенный: с тонкими нитями (*Acrocalanus*, *Calocalanus*, *Paracalanus*), укороченный и утолщенный (*Delius*, *Bestiola*) или массивный (*Parvocalanus*). Абдомен самки из 2, 3 или 4 сегментов, самца — пятичлениковый. У самки абдомен в 3, 4 или более раз короче цефалоторакса. У самца он длиннее. Генитальное отверстие у самца находится слева (у *Calocalanus* слева или справа).

Антеннулы самки 23—25-члениковые (в одном случае первые 8 члеников практически полностью слиты — *Delius nidus*), самца — из 16—20 члеников. Длина антеннул варьирует, они могут быть короче или длиннее тела. Роговые придатки самки нормально развиты, у самок рудиментарны. Наружный край 2—3-го члеников экзоподитов P2—P4 зазубрен или гладкий. Экзоподит P1 одно- или двухчлениковый, эта же ветвь у P2 может быть двух-трехчлениковой. Эндито- и экзоподиты остальных плавательных ног трехчлениковые. На поверхности плавательных ног имеется вооружение щипками. Аппикальные щипы экзоподитов P2—P4 не зазубрены. У самок и самцов P5 одновеликостепенные. У самок эта пара ног иногда совсем отсутствует (*Acrocalanus*) или имеется только левая (*Delius*). Если есть и правая и левая P5, то они симметричны и представлены только коксоподитами (*Bestiola*), либо ноги двух-трех члениковые (*Paracalanus*, *Parvocalanus*), либо трех-четырёхчлениковые (*Calocalanus*).

У самок P5 сильно редуцирована, правая нога иногда может отсутствовать (*Acrocalanus*, *Delius*), либо состоять только из коксоподита (*Bestiola*), или иметь 2—3 членика (*Paracalanus*, *Parvocalanus*) или 4 членика (*Calocalanus*). Левая нога этой пары всегда всегда пятичлениковая.

В семействе 6 родов: *Acrocalanus*, *Bestiola*, *Calocalanus*, *Delius*, *Paracalanus* и *Parvocalanus*, здесь описываем один род — *Paracalanus*, остальные характерны для тропических вод.

Типовой род — *Paracalanus* Boeck, 1864.

Род PARACALANUS Boeck, 1864

Мелкие копеподы с овальной формой тела, стройные или коренастые. Линия спины (вид сбоку) самки и самца более или менее выгнутая. У самок *Paracalanus* (вид сбоку) в первой четверти цефалоторакса есть горб в виде кила.

Передний конец цефалона и задние углы последнего торакального сегмента закруглены. Цефалон и 1-й сегмент торакса слиты (может быть виден шов), 4-й и 5-й сегменты слиты (иногда полностью), если есть шов, он обычно заметен со спины или сбоку. Рострум из 2 тонких нитей. Абдомен самки четырех-, самца пятисегментный. Генитальный сегмент у обоих полов лишен вооружения или с группой шипиков на боковой поверхности в проксимальной части сегмента, либо шипики расположены в дистальной части сегмента параллельно его заднему краю. Каудальные ветви и их щетинки симметричные.

Антеннулы самки 23—25-члениковые (1—2-й и 8—9-й членики иногда слиты; *P. denudatus*, *P. aculeatus*). Антеннулы самцов из 19 члеников (1—6-й и 7—8-й членики слиты) утолщены в проксимальной части. Длина антеннул варьирует в пределах рода, иногда они доходят до конца цефалоторакса (*P. parvus*) или до середины абдомена (*P. parvus*), или они равны длине тела и даже превышают ее (*P. aculeatus*, *P. denudatus*). Ротовые части самки обычного для семейства строения, самца — рудиментарны. Плавающие ноги (P1—P4) с трехчлениковыми ветвями, кроме экзоподита P1: он двухчлениковый. Наружный край 3-го членика экзоподита P2—P4 зазубрен. У самцов *P. parvus* есть зазубренность и на наружном крае 2-го членика экзоподита P2—P4, (у самки *P. quasimodo* зазубренность на этом членике есть только у P4). Коксодит P2—P4 с поверхностью ными и краевыми шипами или они отсутствуют. Такое же вооружение имеется на бази-, эндо- и экзоподитах плавательных ног (не на всех члениках). У обоих полов есть P5. У самки она одноветвиная, двухчлениковая, симметричная. В дистальной части 2-го членика имеется внутренняя довольно длинная щетинка и наружный шип, иногда есть дополнительные маленькие шипики. У самца P5 одноветвиная, асимметричная: правая нога двухчлениковая, namного короче левой, пятичлениковой.

В роде 10 видов: *P. aculeatus*, *P. denudatus*, *P. indicus*, *P. intermedius*, *P. parvus*, *P. parvus*, *P. rugmaeus*, *P. quasimodo*, *P. setigellus*, *P. tropicus*. Здесь описываем один вид — *P. parvus*.

Типовой вид рода: *Paracalanus parvus* (Claus, 1863).

4. *Paracalanus parvus* (Claus, 1863) (рис. 100).

Claus, 1863: 473, pl. 26, fig. 10—14, pl. 27, fig. 1—4 (*Calanus*); Sterl y, 1905: 140, fig. 12; Rose, 1933: 73, fig. 25; Mori, 1937: 29, pl. 11, figs. 44—45; Verwoort, 1943: 130; Бродский, 1950: 107, рис. 33; Verwoort, 1951: 3, fig. 1 sheet 35; Shen et Bai, 1956: 183, 219, pl. 2, fig. 7—11, pl. 2, fig. 12—16 (*intermedius*); Такака, 1956с: 369; 1960: 27; Verwoort, 1962: 396, fig. 1, 2; 1963: 112; Вовшан, 1971: 28, fig. 23b—p.

Самка. Длина 0.70—1.30 мм. Тело стройное. Передний конец цефалона плавно закруглен (вид со спины и сбоку), сбоку линия спины умеренно выпуклая. Цефалон и 1-й торакальный и 4—5-й сегменты торакса слиты. Абдомен составляет 3, 4 длины цефалоторакса. Генитальный сегмент лишен шипиков.

Антеннулы достигают середины абдомена.² 25-члениковые (1—2-й и 8—9-й сегменты разделены). Наружный край 3-го членика экзоподита P2—P4 зазубрен. Первый и второй членики экзоподита P2—P4 с гладким наружным краем, несут по 1 наружному шипу. Третий членик экзоподита P2—P4 несет 2 наружных шипа в своей дистальной части. Апикальные шипы P2—P4 гладкие. Вооружение задней и передней поверхности плавательных ног слабое и, по-видимому, сильно варьирует у этого вида.³ Коксодиты P2—P4 экземплярно *P. parvus* из Японского моря (залив Петра Великого и Амурский) обычно

¹ Некоторые авторы в описании вида или изображении его на рисунках указывают на наличие в той или иной степени заметного шва между цефалонем и 1-м торакальным сегментом (Такака, 1956; Verwoort, 1962). Иногда также отмечается шов между 4-м и 5-м сегментами (Вовшан, 1971).

² Длина антеннул *P. parvus*, по-видимому, варьирует. Так, антеннулы могут заходить за середину абдомена (Mori, 1937), достигая середины его 4-го сегмента (Verwoort, 1962), конца абдомена (Такака, 1956с) или середины каудальных ветвей (Вовшан, 1971).

³ Ряд авторов отмечает присутствие поверхности и краевых шипов на коксодите, имеются различия и в описании и изображении вооружения остальных частей конечности (Rose, 1933; Бродский, 1950; Verwoort, 1962; Вовшан, 1971).

лишены поверхностных и краевых шипиков (но иногда они присутствуют). На задней поверхности базиподита P2—P3 в дистальной части обычно располо-

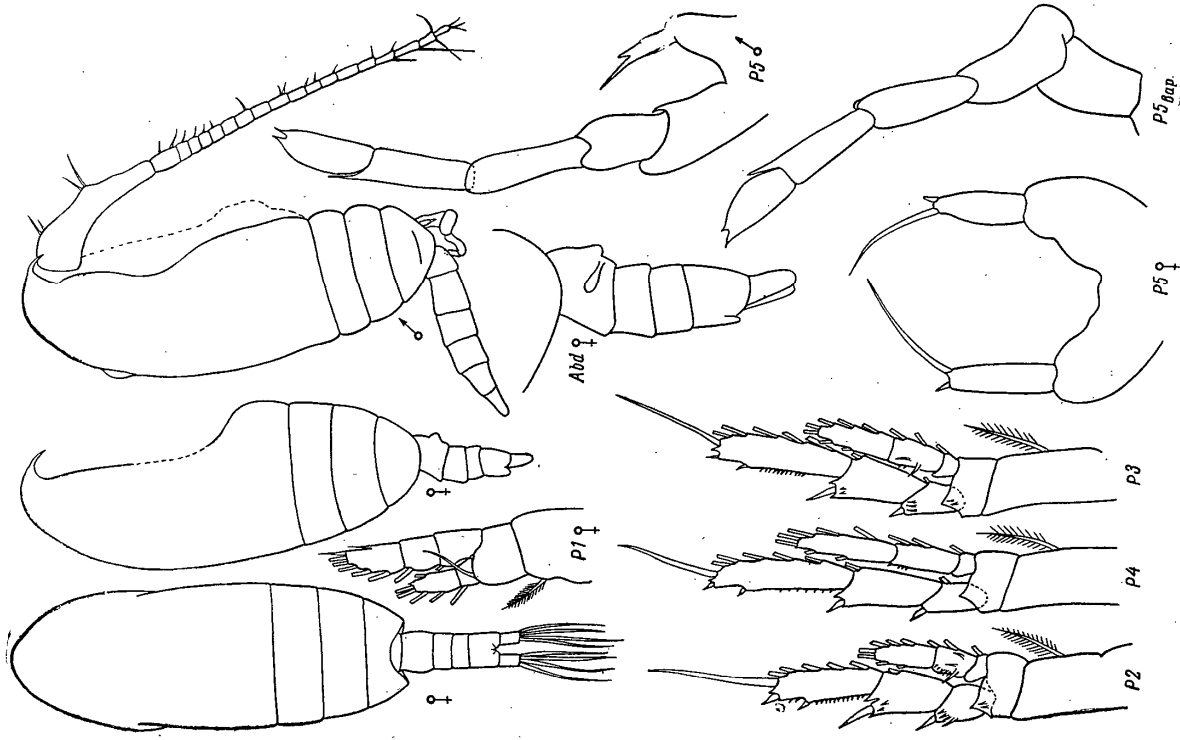


Рис. 100. *Paracalanus parvus* (Claus). Самка, самец.

Вариант P5 самца — по: Бродский, 1950; остальные рисунки — Японское море, оригинал.

жены 2 небольших шипика. Первый членик экзоподита P2 имеет 4 шипика, 2-й членик экзоподита P2—P3 с 2 шипиками. Шипики есть и на задней поверхности 2-го членика экзоподита P2—P3; на P2 3 крупных и на P3 2 шипика, кроме того, имеются более мелкие шипики, расположенные почти у внутреннего края членика. P4 лишена всякого вооружения на своей поверхности; на внутреннем крае 2-го членика экзоподита имеются 3 шипика.

Р5 одновствистая, симметричная, двухчлениковая. На вершине 2-го членика есть 1 короткий наружный шип¹ и 1 длинная внутренняя щетинка, превращающаяся в длину членика примерно в 1.25 раза.

Самец. Длина 0.74—1.4 мм. Форма тела почти как у самки. В первой четверти цефалоторакса имеется горб, хорошо различимый при рассматривании рачка сбоку. Шов между 4-м и 5-м сегментами торакса обычно виден. Абдомен составляет около 2.3—2.6 длины цефалоторакса. Второй сегмент абдомена самый длинный.

Антеннула утолщена в проксимальной части, достигает середины абдомена, с обычными для самцов сенсорными органами (эстетасками). Плавательные ноги отличаются от таковых самки: во-первых, зазубренностью наружного края 2-го членика экзоподита Р2—Р4 (на экзоподите Р2, кроме того, шипики на поверхности членика расположены очень близко к краю); во-вторых, наличием волосков у основания внутренней щетинки коксиподита Р2—Р3 и, в-третьих, присутствием 3, расположенных вдоль оси членика, шипов на 3-м членике экзоподита Р3. Кроме того, наружный край экзоподитов Р2—Р4 зазубрен мельче, чем у самки. Правая нога Р5 двухчлениковая, примерно такой же длины, как коксиподит левой. Левая Р5 пятичлениковая. Второй членик правой Р5 с 2 апикальными шипами, причем внутренний более длинный. Пятый членик левой ноги с 2 короткими и тонкими шипами. 4-й с дистальным наружным острем выростом, плотно прилегающим к наружному краю 5-го членика.

Окраска. Самка прозрачная, красивого голубоватого цвета с ярко-оранжевыми каплями жира, иногда с широкой красной полосой, идущей вдоль торакса. Самец также прозрачен, одноцветно желтоватый, иногда с красными пятнышками на головном отделе и 3-м торакальном сегменте.

Распространение. Один из широко распространенных видов. Заселяет Японское море, северную часть Тихого океана, заходит с теплыми водами в южную часть Берингова моря и в самую южную часть Охотского моря. Найден в Балтийском и Черном морях, в Атлантическом океане, Ламанше, Северном море, у берегов Норвегии, Британских островах, в Средиземном, Адриатическом, Красном морях, отмечен в Индийском и Тихом океанах. В морях Арктического бассейна и антарктических водах этот вид не встречен. Нельзя указать на определенное распределение этого вида может быть уточнено при установлении различных форм, населяющих разные районы Мирового океана.

Экология. Вид тепловодный, характерен для поверхностных слоев, на глубинах, при низкой температуре воды, не встречается. Найден как в открытом море, так и вблизи берегов. Отдельные авторы отмечают эвригалинность этого вида. Характерной особенностью является появление в больших количествах — этот вид зачастую образует так называемый «монопланктон» или «чистые культуры» наподобие *Calanus finmarchicus* или *Calanus plumchrus*.

Экономическое значение, несмотря на малые размеры, значительное благодаря появлению в массовых количествах. Большое количество рачков этого вида найдено в желудках дальневосточной сардины (Бродский, 1950).

Просмотрено 30 ♀ и 15 ♂ из 9 проб из Японского моря и южной части Охотского моря.

V. СЕМ. MECYNOCERIDAE Andronov, 1973

Копеподы размером около 1 мм (0.92—1.24 мм). Рostrum раздвоенный из 2 тонких нитей, широко разставленных при основании. Тело удлинненное, причём у самок больше вытянуто, чем у самцов. Цефалон и 1-й торакальный сегмент и 4-й и 5-й торакальные сегменты разделены у обоих полов. Передний конец цефалона и задние углы последнего торакального сегмента закруглены. У самцов в передней половине цефалона на спинной стороне имеется горб в виде кила (вид сбоку).

¹ По рисунку, приводимому Фернуртом (Fernholm, 1962), видно, что наружный шип у его экземпляров значительно длиннее (он составляет около 1/6 длины внутренней щетинки), чем у описываемых здесь особей, у которых он составляет около 1/5—1/7 длины внутренней щетинки.

Абдомен самки из 3 сегментов, в 4.5 раза короче цефалоторакса, самца из 5 сегментов, составляет 1/3 длины цефалоторакса. Сперматеки самки почти шарообразной формы (вид со спины и сбоку). Генитальное отверстие самца с правой стороны. Каудальные ветви с 4 апикальными щетинками.

Антеннулы самки 24-члениковые, в 3 раза длиннее тела, снабжены длинными щетинками; у самцов 20-члениковые, немного превышают длину тела. 8—9-й членики антеннул всегда разделены. Экзоподит Р1 трехчлениковый, эндоподит одноподчлениковый, на базиподите есть внутренняя щетинка. Остальные пары

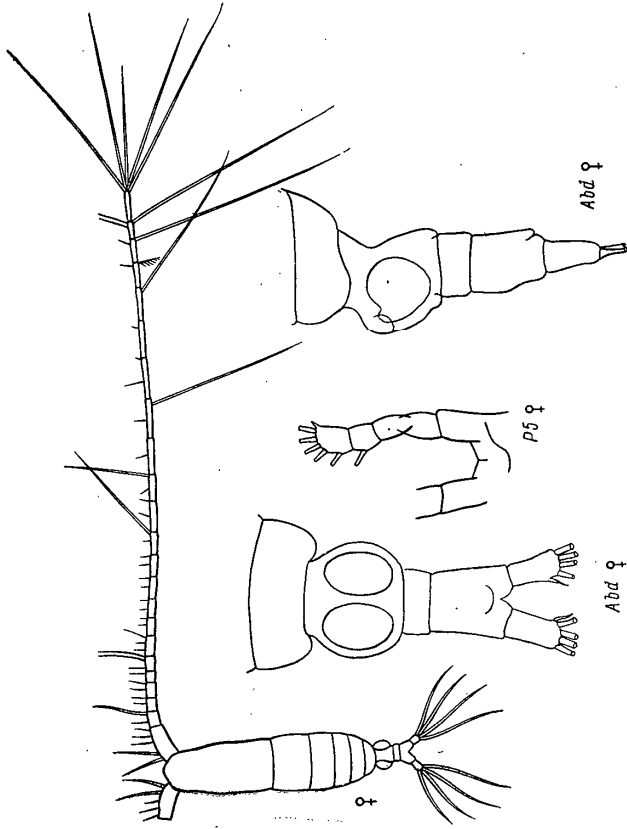


Рис. 101. *Mecynocera clausi* Thompson. Самка.

Общий вид, P5 — по: Rose, 1933; остальные рисунки — по: Андронов, 1970.

плавательных ног (P2—P4) с трехчлениковыми ветвями. 3-й членик экзоподита P2—P4 с 2 наружными шипами. На 2-м членике эндоподитов P2—P4 1 щетинка, на 3-м членике эндоподита P3—P4 5 щетинок. У обоих полов есть P5 одновствистая и пятичлениковая.

В семействе 1 род — *Mecynocera*.

Типовой род — *Mecynocera* Thompson, 1888.

1. Род MECYNOCERA Thompson, 1888

Типовой вид *Mecynocera clausi* Thompson, 1888. Род моногибридный.

1. *Mecynocera clausi* Thompson, 1888 (рис. 101, 102).

Андронов, 1970: 980, рис. 1 (1—3), 2 (1—13); 1973: 1716, рис. а, б.

Самка. Длина 0.9—1.24 мм. Генитальный сегмент широкий, его наибольшая ширина примерно вдвое больше ширины следующего сегмента. Каудальные ветви и абдомен симметричные.¹

Антенны с эндоподитом такой же длины, что экзоподит. Проксимальная часть первого членика эндоподита максиллипец с рядом зубчиков.

¹ Для экземпляров из юго-восточной Атлантики отмечена некоторая асимметрия каудальных ветвей за счет небольшого выроста на внутренней стороне правой ветви (Андронов, 1970).

Самец. Длина 1.04—1.12 мм. Наибольшая ширина тела в передней трети. Ротовые придатки рудиментарны, мандибула, вероятно, отсутствует. Плавающие ноги как у самки. P5 ассиметричная, одноветвистая с пятичлениковыми левой и правой ногами. Левая нога короче правой. Дистальные членики P5 несут по 1 большому апикальному шипу и по маленькому зубчику с наружной стороны.

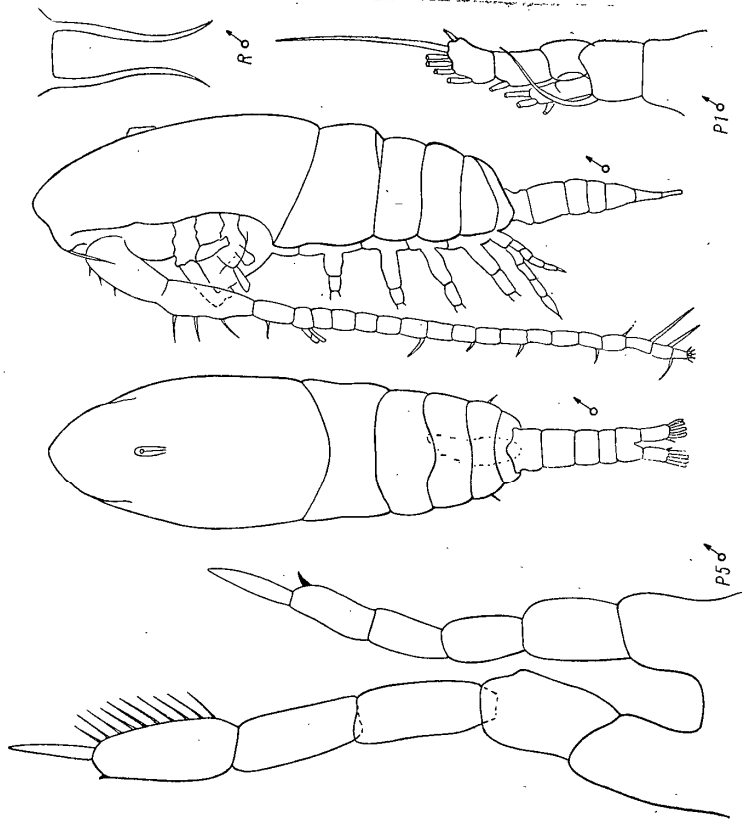


Рис. 102. *Mesocera clausi* Thompson. Самец.

P5 — по: Андронов, 1973; остальные рисунки — по: Андронов, 1970.

Окразка. Тело очень прозрачное, иногда в задней части тела немного красного пигмента.

Распространение. Распространен в тропической, субтропической и в северо-восточной частях Атлантического океана, в Индийском и Тихом океанах, заходит в южную часть Японского моря. Отмечен в Гвинейском заливе, у побережья Анголы, в Средиземном море.

VI. СЕМ. PSEUDOCALANIDAE Sars, 1902

Копеподы большей частью мелкие (около 2 мм и менее), за исключением родов *Drepanopsis* и *Fargania*. Рострум присутствует у всех родов, кроме р. *Drepanopsis* (некоторые виды этого рода рострума не имеют). Рострум может быть в виде двух тонких нитей или коротких и крепких игловидных выростов, что наблюдается у самок р. *Clausocalanus* (у самок этого рода рострум частично или полностью редуцирован). Цефалоторакс почти правильно овальной формы (в р. *Microcalanus* он несколько расширен в передней трети). Цефалон почти всегда слит с 1-м торакальным сегментом, 4-й торакальный сегмент — с 5-м (в р. *Drepanopsis* те и другие раздельные, в р. *Drepanopsis* разделены только 2 последних торакальных сегмента). Задние углы последнего торакального сегмента,

как правило, закруглены, иногда они оттянуты назад и более или менее заострены (род *Drepanopsis*), но никогда не несут шипов. Длина abdomena и цефалоторакса относится как 1 : 2.5—3, у некоторых видов р. *Drepanopsis* — как 1 : 4. Абдомен самки четырехсегментный, самца — пятисегментный.

Антендулы у самки 22—24-члениковые, у самца число члеников колеблется от 17 до 23. Экзоподит антенны с удлинненным дистальным члеником, шести-семичлениковый, в большинстве случаев в 1.5 раза и более длиннее эндоподита (в р. *Drepanopsis* обе ветви антенны почти равны по длине, или иногда эндоподит слегка длиннее). Ротовые придатки у самок в большинстве случаев в той или иной степени редуцированы. Экзоподиты P1—P4 трехчлениковые. 1—3-й членики экзоподита P1 несут по 1 наружному шипу каждый (в р. *Microcalanus* 4-й членик без шипа). Дистальный членик экзоподита P1 с 1 наружным шипом и 4 щетинками. Дистальные членики экзоподитов P2—P4 с 4 внутренними щетинками и 3—4 шипами, один из которых — апикальный, очень длинный, широкий, с более или менее грубой зазубренностью по наружному краю, причем размеры и характер зазубренности у разных родов варьируют. Наружные края дистальных члеников экзоподитов никогда не бывают зазубрены. Эндоподит P1 одночлениковый, P2 — двухчлениковый, P3—P4 — трехчлениковый (в р. *Drepanopus* членистость иная). Число щетинок на дистальных члениках экзоподитов P1—P4 равно 5 (на эндоподите P1 у *Microcalanus* 4 щетинки). На задней поверхности экзоподитов и протоподитов плавательных ног в некоторых родах имеются ряды мелких шипиков. P5 у самки в родах *Pseudocalanus* и *Microcalanus* отсутствует, в р. *Stenocalanus* есть только одна нога, у остальных родов P5 одноветвистая, двух-трехчлениковая, симметричная или лишь слегка ассиметричная. P5 самца одноветвистая, удлинненная, ассиметричная (в р. *Drepanopsis* сохраняются одночлениковые экзоподиты на обеих ногах).

В семейство входят роды: *Pseudocalanus*, *Microcalanus*, *Clausocalanus*, *Stenocalanus*, *Drepanopus*, *Fargania* и *Spiciripes*. Мы не описываем здесь род *Fargania*, поскольку он не представлен в наших водах. Отнесение р. *Spiciripes* к сем. *Pseudocalanidae* представляется нам несколько сомнительным, поэтому при составлении описания семейства признаки этого рода не учитывались. Характеристику же вида *Spiciripes panseni*, единственного в р. *Spiciripes* (Grice, Hulsemann, 1965), приводим в качестве «Дополнения».

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ СЕМ. PSEUDOCALANIDAE

По самкам и самцам

- 1(2). Наружные шипы экзоподитов P3 и P4 гребенчатые. P5 самки ассиметричная, присутствует только одна нога 4. *Stenocalanus* Gsbr.
- 2 (1). Наружные шипы экзоподитов P3 и P4 не гребенчатые, гладкие. P5 самки представлена двумя симметричными ногами либо отсутствует.
- 3 (4). Дистальные края базиподитов P2 и P3 в 1.5 раза шире проксимальных и несут 2—3 или более острых зубцов. Рострум самки в виде двух коротких и крепких игловидных выростов, самца — частично или полностью редуцирован 3. *Clausocalanus* Gsbr.
- 4 (3). Дистальные края базиподитов P2 и P3 без зубцов. Рострум в виде двух тонких нитей или отсутствует.
- 5 (8). P5 самки представлена двумя одноветвистыми, симметричными ногами; P5 самца либо двуветвистая, либо с рудиментами экзоподитов.
- 6 (7). На задней поверхности экзоподитов, а иногда и базиподитов P1—P4 вооружение из разного размера шипов. Задние углы последнего торакального сегмента вытянуты в острия 6. *Drepanopsis* Wolfenden
- 7 (6). На задней поверхности экзоподитов и базиподитов P1—P4 вооружения нет. Задние углы последнего торакального сегмента закруглены 5. *Drepanopus* Brady
- 8 (5). P5 у самки отсутствует; P5 самца одноветвистая.
- 9 (10). Первый членик экзоподита P1 с наружным шипом, эндоподит этой же ноги с 5 щетинками. Дистальный членик правой P5 самца длинный, шиповидный 1. *Pseudocalanus* Boeck

10 (9). Первый членик экзоподита P1 без наружного шипа, эндоподит этой же ноги с 4 щетинками. Дистальный членик правой P5 самца округлой формы 2. *Microcalanus* Sars

1. Род PSEUDOCALANUS Воеск, 1872

Крöуег, 1848: 543, 552 (*Calanus*); Воеск, 1864: 234 (*Clausia*); Клаус, 1881: 321 (*Clausia*); Гесбрехт, 1881: 258 (*Lucillus*); 1882: 163, Таб. 2, фиг. 14, 17 (*Lucillus*); Санд, 1892: 170, pl. 2, fig. 1—13 (*Clausia*).

Копеоды мелкие, длина тела не более 2.5 мм, в большинстве случаев значительно меньше. Рострум в виде двух тонких нитей. Тело стройное. Цефалоторакс удлиненно-овальный, с плавно закругленным передним концом. Цефалон слит с 4-м торакальным сегментом, 4-й торакальный сегмент — с 5-м, задние углы последнего плавно закруглены, не выгнуты, или выгнуты очень незначительно. Антеннулы у обоих полов короче тела. У самки они 23—24-члениковые, у самца — 19-члениковые. Антенна с шести-семичлениковым экзоподитом, в 1.5 раза превышающим по длине эндоподит, дистальный членик экзоподита очень длинный. Экзоподиты P1—P4 трехчлениковые. Экзоподит P1 с 3 шипами, дистальный членик его с 1 шипом и 4-щетинками. Дистальные членики экзоподитов P2—P4 с 3 наружными шипами, 3 внутренними щетинками, 1 грубо зазубренным апикальным шипом и 1 ашикальной щетинкой.

У самки P5 отсутствует, редко сохраняются рудименты этой пары ног. У самца P5 одностовая, асимметричная, всегда длиннее абдомена. Правая нога короче левой, трехчлениковая (не считая базального членика), но граница между 2-м и 3-м члениками часто неясна; дистальный членик стилетообразный. Левая нога четырехчлениковая (не считая базального членика), дистальный ее членик очень мал.

В роде 3 вида. Здесь приводим описание всех видов.

Типовой вид *Calanus minutus* Крöуег, 1848.

Помимо вида *Calanus minutus* Крöуег, 1848, в роде *P. elongatus* и *P. gracilis* нами использована работа Ю. В. Гелетина (1977), но следует отметить допущенную этим автором неточность, которую приведем в дальнейшем с осложнениями в работе над вышеуказанными видами. Так, заключение Виборга (Wiborg, 1954), а вслед за ним и Гелетина, что Вит (With, 1915) идентифицирует *P. minutus* (Крöуег) и *P. gracilis* Sars ошибочно. Исходя из этого ошибочного толкования работы Витта, Гелетин в своей статье пишет о двух видах — *P. elongatus* и *P. minutus* (подразумеваемая под последним *P. gracilis*), в то время как все систематики до и после него, наоборот, идентифицируют *P. minutus* и *P. elongatus*, считая *P. minutus* старшим синонимом *P. elongatus*. На самом деле Вит, как справедливо отмечает сам же Гелетин (Гелетин, 1977: 82), рассматривает все три вида р. *Pseudocalanus* — *P. elongatus*, *P. gracilis* и *P. major* как варианты ранее описанного *P. minutus* (В дальнейшем все исследователи признают видовую самостоятельность вышеупомянутых форм).

Мы считаем все три вида — *P. elongatus*, *P. gracilis* и *P. major* — самостоятельными. Что же касается *P. minutus* и *P. elongatus*, то здесь мы присоединяемся к мнению большинства авторов и идентифицируем *P. minutus* и *P. elongatus*, считая первый старшим синонимом.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ PSEUDOCALANUS

По 1 самкам и 1 самцам

- 1 (2). Антеннулы доходят до конца 4-го сегмента абдомена. Абдомен в 3 раза короче цефалоторакса. При рассматривании сбоку передний конец тела самки приблизительно треугольной формы, вершина цефалона высокая. Базальный членик правой P5 самца длиннее такового же левой ноги 3. *P. gracilis* Sars
- 2 (1). Антеннулы доходят до конца 2-го сегмента абдомена. Абдомен в 2 раза короче цефалоторакса. При рассматривании сбоку передний конец тела самки плавно округлен; вершина цефалона либо низкая, либо совсем

не выражена. Длина базальных члеников обеих ног P5 самца примерно одинаковая.

3 (4). Длина тела самки 1.0—1.4 мм, длина тела самца 0.85—1.1 мм. Вершина цефалона самки при рассматривании сбоку низкая. Линия «лоба» покатая 1. *P. minutus* (Крöуег)

4 (3). Длина тела самки 2.1—2.4 мм, длина тела самца 1.8—2.0 мм. Вершина цефалона самки при рассматривании сбоку совсем не выражена, цефалон плоский. Линия «лоба» почти прямая 2. *P. major* Sars

1. *Pseudocalanus minutus* (Крöуег, 1848) (рис. 103).

Крöуег, 1848: 543, 552 (*Calanus minutus*); Воеск, 1864: 234 (*Clausia elongata*); 1872: 37 (*elongatus*); частично; Гесбрехт, 1892: 197, Таб. 10, фиг. 23, 31 (*elongatus*); Санд, 1892: 170, pl. 2, fig. 1—13 (*Clausia elongata*); Ванhöфен, 1897: 278, pl. 1, fig. 6 (*elongatus*); Sars, 1901: 20, pl. 10—11 (*elongatus*); With, 1915: 57, pl. 1, fig. 8, text-fig. 13a—f, 14a—c; Морт, 1937: 36, pl. 15, fig. 1—7; Бродский, 1948b: 43, табл. 8; рис. 7—10 (*elongatus*); 1950: 112, рис. 34, рис. 2, 4, 6 (рис. 3, 5, 6 (*elongatus*)).

Самка. Длина 1.0—1.4 мм. Тело стройное. Цефалоторакс удлиненно-овальный, симметричный как относительно продольной, так и относительно поперечной оси тела. При рассматривании со спины вершина цефалона несколько сужена и плавно закруглена. Сбоку передний конец тела плавно округлый; вершина цефалона низкая, располагается около продольной оси тела; линия «лоба» (т. е. линия от вершины головы до рострума) покатая. При рассматривании сбоку на спинной линии цефалоторакса нет заметного «перелома», который отмечен для *P. gracilis*. Абдомен примерно в 2 раза короче цефалоторакса. Вентральный выступ генитального сегмента сильно выдается. Антеннулы достигают заднего конца 2-го сегмента абдомена. Строение ротовых частей и плавательных ног типичное для видов рода *Pseudocalanus*.

Самец. Длина 0.85—1.10 мм. Тело заметно тоньше, изящнее, чем у самки. Абдомен более чем в 2 раза короче цефалоторакса. Анальный сегмент исключительно мал; при рассматривании сбоку его почти грудно обнаружить. Антеннулы достигают заднего конца 2-го сегмента абдомена, P5 значительно длиннее левой ноги одинакова; левая нога четырехчлениковая, с очень коротким, опущенным по внутреннему краю дистальным члеником; правая — трехчлениковая, стилетообразная в своей дистальной части.

Окрутка. Рачки прозрачны. В живом или свежеефиксированном состоянии выступ генитального сегмента у самки зеленого цвета, глаз красно-коричневый. У самца глаз темно-красный, жировая кашля блестящая и бесцветная, края ее ярко-красные.

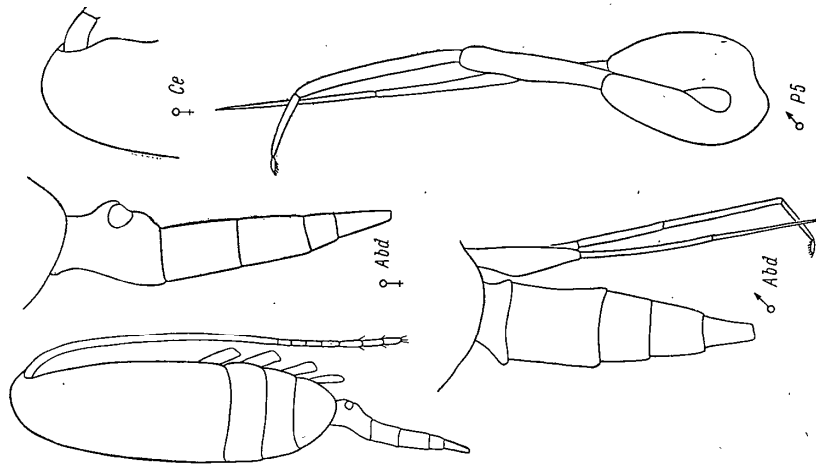


Рис. 103. *Pseudocalanus minutus* (Крöуег). Самка, самец (по: Гелетин, 1977).

Примечание. Исследованные нами экземпляры из залива Посыета и Чукотского моря по всем основным морфологическим признакам соответствуют приводимому описанию и только по длине тела рачки из Чукотского моря превосходят вышеописанных.

Типовое местонахождение: у западного побережья Шпицбергена.

Распространение. Принадлежит к наиболее широко распространенным видам северного полушария, охватывая почти целиком Бореальную и Североокеанскую умеренную области и значительную часть Арктической области. Южная граница вида в Бореальной области проходит в районе Азорских островов — в восточной Атлантике и у берегов Северной Каролины — в западной, в Черном море, но отсутствует в Средиземном. В Североокеанской умеренной области вид распространен повсюду от ее северных границ до южного побережья Хоккайдо и залива Посыета.

Экология. Обитает как в открытом море, так и у берегов, но в прибрежных районах более обилён. Вид поверхностных слоев воды (до 20—50 м). Некоторые авторы считают его даже обитателем приповерхностного слоя — 0—25 м и даже 0—10 м, что для бореальных океанических каланоида явление исключительно редкое. Эвритермный вид: крайние температурные пределы обитания 0,65—23,9°, но максимум развития приурочен к температурам 3—8°. Вид встречен при колебаниях солёности от 7,2 до 37,2⁰‰.

Промоностроено 50 ♀ и 42 ♂ из залива Посыета (Японское море) и 30 ♀ и 14 ♂ из Чукотского моря.

2. *Pseudocalanus major* Sars, 1900 (рис. 104).

Sars, 1900 : 69, pl. 20; Бродский, 1950 : 114, рис. 36.

Самка. Длина 2,1—2,4 мм. Тело менее стройное, чем у *P. minutus*. Цефалоторакс продолговато-овальный. При рассматривании со спины цефалоторакса заметно расширен в средней части, суживаясь постепенно кпереди и кзади. Сбоку линия спины значительно более выпуклая, чем у двух других видов рода; передний конец тела плавно закруглен. При рассматривании сбоку передняя часть головы практически не поднята над уровнем прикрепления антеннул, и, таким образом, вершина цефалона, а вместе с тем и линия «лаба» как таковые не выражены. Антеннулы 23-члениковые, достигают конца 2-го сегмента abdomen. Экзоподит антенны значительно длиннее эндоподита и состоит из 6 члеников. Строение остальных ротовых частей и плавательных ног типичное для рода.

Самец. Длина 1,8—2,0 мм. Тело стройнее и тоньше, чем у самки. Анальный сегмент abdomen очень мал. P5 резко ассиметричный, односторонний, левая нога немного длиннее правой. Левая нога состоит из четырех (не считая базального) отчетливо разделенных между собой члеников; 1-й и 2-й членики примерно равной длины; 3-й членик короткий, он в 2,3 раза короче 2-го членика; дистальный членик этой ноги длиннее и уже, чем у типового вида. Правая нога трехчлениковая (не считая базального членика), узкая и стилетообразная в дистальной части; 1-й членик примерно в 1,5 раза длиннее 2-го; граница между 2-м и 3-м члениками часто бывает не видна.

Типовое местонахождение: северные Новосибирских островов. Распространение. Отмечен для всех краевых морей Северного Ледовитого океана, преимущественно вблизи островов и материковых побережий.

Экология. Холодноводный вид. Приурочен к прибрежным значительно опресненным районам моря.

3. *Pseudocalanus gracilis* Sars, 1903 (рис. 105).

Sars, 1903 : 454, Suppl., pl. 1; Могі, 1937 : 36, pl. 14, fig. 12—17; Бродский, 1950 : 113, рис. 35; Гелетин, 1977 : 84, рис. 2, 3, 5, 7, рис. 3, 4, 5, 7 (*minutus*).

Самка. Длина тела 1,30—2,20 мм. Цефалоторакс при рассматривании со спины удлинено-овальный, с почти параллельными краями. Сбоку линия спины

в верхней трети почти прямая, идущая под углом к продольной оси тела, а дальше линия спины идет почти параллельно этой оси. В результате на спинной стороне намечается некоторый перелом, делящий ее, начиная от вершины, в отношении приблизительно 1 : 2. Передний конец тела (вид сбоку) почти тре-

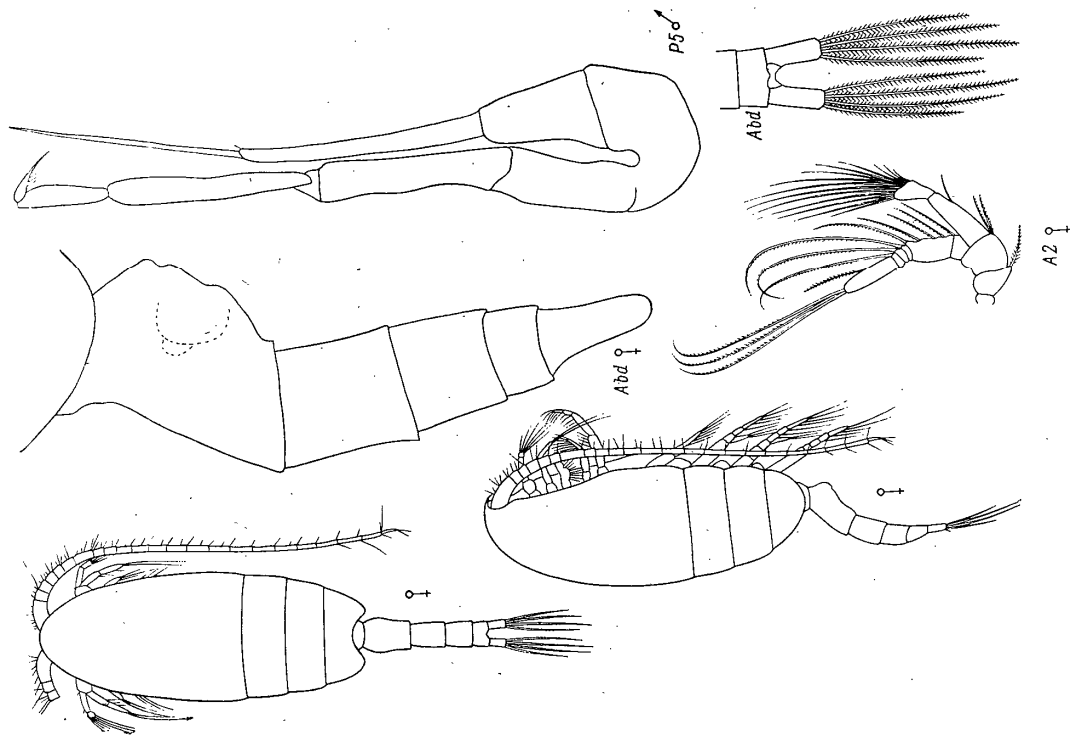


Рис. 104. *Pseudocalanus major* Sars. Самка, самец.

Abd самки сбоку и P5 самца — по: Бродский, 1950; остальные рисунки — по: Sars, 1900.

угольной формы; вершина цефалона высокая, смещена к дорсальной стороне. Линия «лаба» скошенная. Abdomen примерно в 3 раза короче цефалоторакса. Антеннулы достигают заднего конца 4-го сегмента abdomen. Строение ротовых частей и плавательных ног типичное для рода.

Самец. Длина 1,10—1,40 мм. Тело тоньше и стройнее, чем у самки. Abdomen в 3 раза короче цефалоторакса, с очень коротким анальным сегментом. Антеннулы доходят до заднего конца четвертого сегмента abdomen. P5 длин-

ная: почти весь дистальный членок правой ноги, имеющий вид стилета, выходит за пределы абдомена. Базальный членок правой P5 заметно длиннее такового левой ноги и иногда несет на себе следы деления пополам. Правая нога — трехчлениковая, дистальный ее членок стилетообразный. Левая нога четырех-

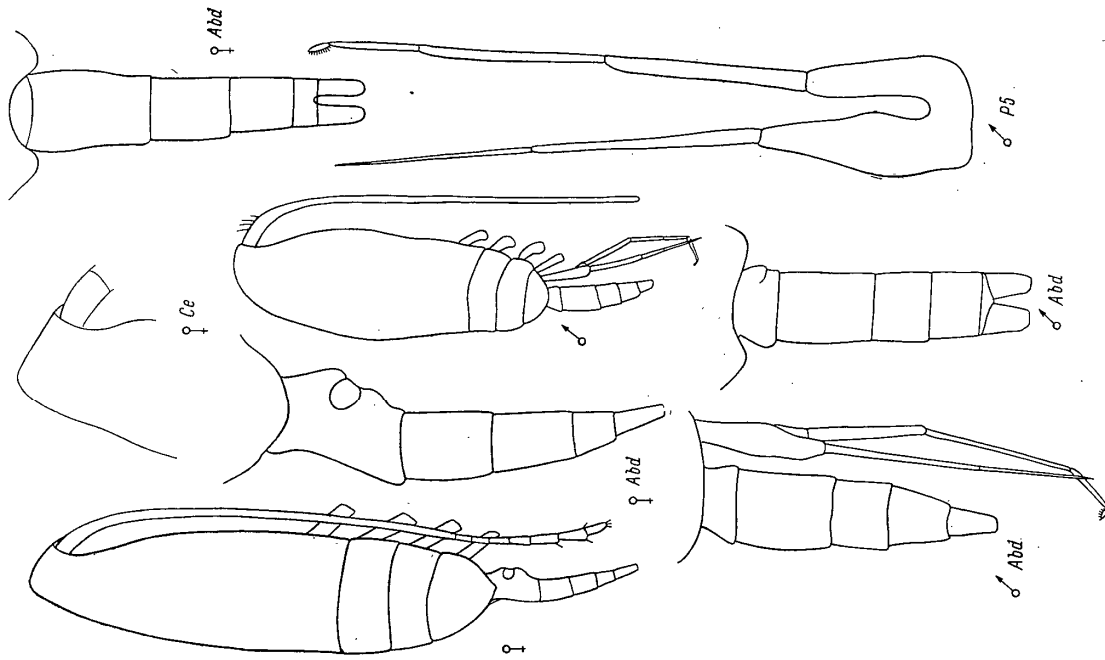


Рис. 405. *Pseudocalanus gracilis* Sars. Самка, самец (по: Гелетин, 1977).

члениковая, с маленьким опушенным по внутреннему краю дистальным члеником.

О к р а с к а. Самка и самец почти прозрачны.

П р и м е ч а н и е. По нашим материалам, особи этого вида из Чукотского моря имеют такую же форму тела, вершину головы, линию лба и относительно длину антеннул, как и экземпляры, исследованные Гелетиным из северной части Тихого океана, но у первых относительно более длинный абдомен

у самки (он в 2.5 раза короче цефалоторакса) и несколько более крупные размеры.

Т и п о в о е м е с т о н а х о ж д е н и е: в районе Медвежьего острова. Р а с п р о с т р а н е н и е. Северные районы Бореальной, Сенеро-тихоокеанской умеренной областей, Арктическая область.

Э к о л о г и я. Обитатель открытых районов моря. В отличие от *P. minutus*, населяющего самые поверхностные воды, данный вид характерен для слоев 25—200 м. Температурный и соленостный режим обитания вида установить достаточно трудно, поскольку до самого последнего времени исследователи смешивали его с *P. minutus*.

П р о с м о т р е н о 36 ♀ и 20 ♂ из Чукотского моря.

2. Род MICROCALANUS Sars, 1901

Sars, 1900: 69 (*Pseudocalanus*, частично).

Очень мелкие копеподы, длина тела редко превышает 1 мм. Ротрум из 2 коротких и тонких нитей. Цефалоторакс удлинено-овальный, несколько расширен в передней трети. Цефалон слит с 1-м торакальным сегментом, 4-й торакальный сегмент — с 5-м, задние углы последнего короткие, закругленные. Длина каудальных ветвей лишь немного превышает их ширину; они несут 4 длинные апикальные щетинки и 1 очень маленькую щетинку на дорсальной поверхности, во внутреннем углу. Экзоподиты P1—P4 трехчлениковые. Эндоподит P1 одночлениковый с 4 (вместо 5 у других родов) щетинками; P2 — двухчлениковый; P3—P4 — трехчлениковый. Первый членок экзоподита P1 без наружного шипа, дистальный с 4 щетинками и одним наружным шипом. Дистальные членики экзоподитов P2—P4 с 3 наружными шипами, 3 внутренними щетинками и 1 апикальной и 1, широким и длинным, зазубренным по наружному краю апикальным шипом.

С а м к а. Абдомен короткий, он составляет немногим более $\frac{1}{3}$ длины цефалоторакса. Генитальный сегмент короткий и широкий, анальный сегмент лишь немногим короче 3-го абдоминального сегмента. Число члеников антеннул колеблется от 22 до 24, чаще всего их 23. Экзоподит антенны в 1.5 раза длиннее эндоподита и вооружен 9 щетинками, на 2-м его членике всего 1 щетинка; дистальный членок эндоподита с 13—15 щетинками. Дистальный членок эндоподита мандибулярного щупика с 8 щетинками. Жующий край мандибулярной пластинки с 7—9 зубцами. На 2-й внутренней лопасти максиллы 3 щетинки; на 3-й — 2; на 1-м членике эндоподита — 4. Проксимальная лопасть максиллы с 3 щетинками; три следующие лопасти с 2 щетинками каждая; эндоподит пятичлениковый. Максиллипеда семичлениковая, ее протоподит с 5 длинными опушенными щетинками. P5 отсутствует.

С а м е ц. Абдомен относительно более длинный, чем у самки; он в 2 раза короче цефалоторакса; 2-й абдоминальный сегмент в 1.5—2 раза длиннее каждого из остальных. Антеннула 22-члениковая; проксимальная часть ее заметно расширена и обильно вооружена эстетасками и щетинками. Антенна и мандибулярный щупик развиты лучше, чем у самки. Остальные ротовые придатки частично редуцированы. P5 одноветвистая, асимметричная, маленькая. Левая нога пятичлениковая, более чем в 2 раза длиннее правой, с очень коротким дистальным члеником. Правая нога двух-трехчлениковая.

В роде 2 вида, оба описываем здесь.

Т и п о в о й в и д *Pseudocalanus rugtaegus* Sars, 1900.

П р и м е ч а н и е. Целый ряд особенностей — малые размеры рачков, изменчивость длины антеннул, субъективность взгляда на характер зазубренности апикальных шипов P2—P4, а также частое отсутствие в ловах самцов, определение по которым вести надежнее и проще, чем по самкам, — затрудняет различение этих 2 видов и зачастую приводит к их смешению, что отмечалось и ранее (Wolfenden, 1908; Tanaka, 1956b, 1960; Verwoort, 1957, и др.).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ MICROCALANUS

По самкам и самцам

1 (2). Антеннулы достигают каудальных ветвей. Апикальные шипы экзоподитов P2—P4 узкие, тонко зазубрены. Правая P5 самца равна половине длины левой ноги 1. *M. rugnaeus* (Sars).

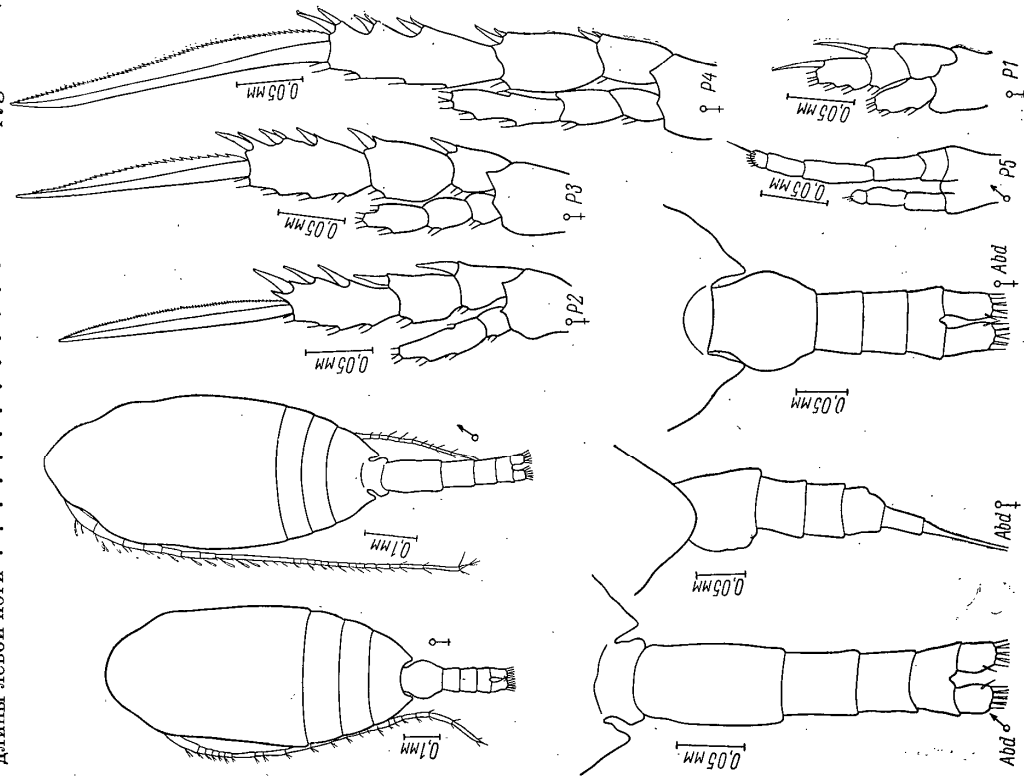


Рис. 106. *Microcalanus rugnaeus* (Sars). Самка, самец. Охотское море, оригинал.

2 (1). Антеннулы достигают первого сегмента живота. Апикальные шипы экзоподитов P2—P4 широкие, грубо зазубрены. Правая P5 самца равна 1/3 длины левой ноги 2. *M. pusillus* Sars.

1. *Microcalanus rugnaeus* (Sars, 1900) (рис. 106).

Sars, 1900: 73, pl. 21 (*Pseudocalanus*, самка); 77, pl. 22, fig. 13—14 (*Sptrocalanus lot-gloris*, самец); Giesbrecht, 1902: 20, taf. 2, fig. 1—5 (*Pseudocalanus*, частично); Бродский, 1950: 115, рис. 37 (частично); Такака, 1960: 35, pl. 13, fig. 1—9 (частично).

Самка. Длина 0.70—0.88 мм. Форма тела и роострум характерны для рода в целом. Вершина цефалона неясно треугольной формы. Задние углы последнего торакального сегмента образуют небольшие округлые выступы,

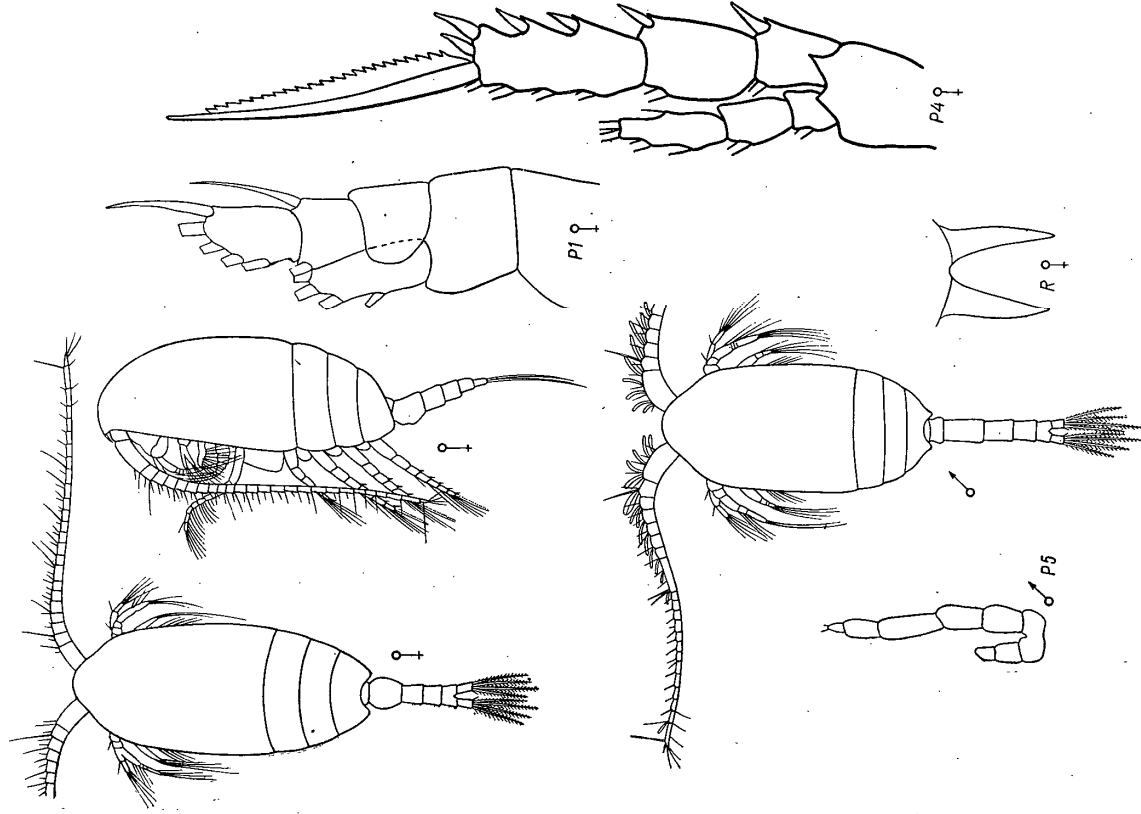


Рис. 107. *Microcalanus pusillus* Sars. Самка, самец.

P1, P4, P5 самки — по: Бродский, 1950; остальные рисунки — по: Sars, 1903.

имеющие при основании изгиб. Генитальный сегмент живота равен по длине 2 последующим сегментам вместе взятым и значительно расширен по бокам в средней части. Вентральный выступ большой. Антеннулы, как правило, достигают каудальных ветвей, но иногда могут быть несколько короче, доходя лишь до 3—4-го сегментов живота. Число члеников антеннулы колеблется от

22 до 24. Ротовые части и P1—P4 характерного для рода строения. Апикальные щипы экзоподитов P2—P4 тонко зазубрены по наружному краю.

Самец. Длина 0.80—1.08 мм. Цефалоторакс заметно расширен в передней трети и резко суживается кпереди. Вершина цефалона ярковыраженной треугольной формы. Выступы на последнем торакальном сегменте обособлены резче, чем у самки. Абдомен составляет более $\frac{1}{3}$ длины цефалоторакса. 2-й абдоминальный сегмент превышает по длине 2 последующие. P5 односторонне, резко асимметричная; правая нога равна $\frac{1}{6}$ длины левой и состоит из 3 члеников; левая нога пятичлениковая, дистальный членик самый маленький и несет по внутреннему краю пучок длинных волосков и щетинку.

Окраска. Рачки прозрачны и почти бесцветны.

Типовое местонахождение: севернее Новосибирских островов. Распространение. Типично биоплярный вид. Населяет все краевые моря Северного Ледовитого океана, а также Северное и Норвежское моря. Встречен в северной части Тихого океана и в морях Японском, Охотском и Беринговом. Отмечается для вод Антарктики и Субантарктики.

Экология. Холодноводный вид открытого моря. В самых поверхностных слоях воды не обнаружен. Лишь с глубины 50 м начинает встречаться в сколько-нибудь значительных количествах и обитает до больших глубин (2000 м и более).

Просмотрено 3 ♀ 4 ♂ из Охотского моря; 2 ♀ 1 ♂ из Японского моря; 15 ♀ 3 ♂ V стадии из центральной части Северного Ледовитого океана.

2. *Microcalanus pusillus* Sars, 1903 (рис. 107).

Sars, 1903: 156, suppl., pl. 2, fig. 4; Wolfenden, 1908: 44, pl. 2, fig. 5; Бродский, 1950: 116, рис. 38 (частично); Такака, 1960: 35, pl. 13, fig. 1—9 (*rugatus*, частично).

Самка. Длина 0.60—0.70 мм. Форма тела очень напоминает *M. rugatus*. Вершина цефалона неясно треугольной формы. Задние углы последнего торакального сегмента закруглены и слегка изогнуты при основании. Генитальный сегмент абдомена сильно вздут по бокам в средней части и несет большой вентральный выступ. Антеннулы 24-члениковые, значительно короче, чем у *M. rugatus* — они достигают лишь генитального сегмента абдомена. Апикальные щипы экзоподитов P2—P4 значительно шире и грубее зазубрены по наружному краю по сравнению с предыдущим видом.

Самец. Длина 0.7 мм. По форме тела отличается от самки: цефалоторакс более короткий и заметно шире в передней трети, треугольная форма головы выражена резче. Задние углы последнего торакального сегмента образуют характерные маленькие округлые выросты, изогнутые при основании. Абдомен длинный (более половины длины цефалоторакса). P5 асимметричная, односторонне; правая нога равна $\frac{1}{3}$ длины левой и состоит из 2 свободных члеников; левая — из 5, последний из которых несет 2 апикальные щетинки.

Окраска. Рачки обоих полов характеризуются высокой прозрачностью тела и отсутствием какой бы то ни было пигментации.

Типовое местонахождение: у западного побережья Норвегии. Распространение. Северная часть Атлантического океана и прилегающая к ней моря. Северная часть Тихого океана с морями Японским, Охотским и Беринговым. Антарктика и Субантарктика.

Экология. Вид открытого моря, преимущественно глубинных слоев воды. В поверхностных водах не встречается. Из-за частого смешения с *M. rugatus* полнее охарактеризовать экологию не представляется возможным.

Просмотрено 3 ♀ из Берингова моря.

3. Род CLAUSSOCALANUS Giesbrecht, 1888

Dana, 1849: 12 (*Calanus*); Claus, 1863: 173 (*Calanus*); 1881: 314 (*Eucalanus*)-

Копеподы мелкие, длина тела менее 2 мм. Цефалоторакс удлинено-овальный. Цефалон слит с 1-м торакальным сегментом; 4-й торакальный сегмент — с 5-м; задние углы последнего плавно закруглены, иногда слетка оттянуты назад.

Внутренняя каудальная щетинка очень мала, расположена на дорсальной поверхности каудальной ветви; наружная — в виде короткого латерального шипа; обе апикальные и обе субапикальные каудальные щетинки длинные, хорошо развиты. Экзоподит антенны в 1.5 раза длиннее эндоподита. Экзоподиты P1—P4 трехчлениковые. Эндоподит P1 одночлениковый с 5 щетинками, P2 — двухчлениковый, P3—P4 — трехчлениковый. Дистальный членик эндоподита P4 несет 4 щетинки и 1 наружный шип. Дистальные членики экзоподитов P2—P4 с 3 наружными шипами, 3 внутренними щетинками, 1 широким и грубо зазубренным апикальным шипом и 1 апикальной щетинкой. Дистальные края базиподитов P2 и P3 в 1.5 раза шире их проксимальных краев и несут 2—3 или более игловидных зубцов, варьирующих по форме и размеру. На задней поверхности протоподитов и эндоподитов плавающих ног у некоторых видов имеются ряды мелких шипиков.

Самка. Рострум из 2 крепких, игловидных выростов. Абдомен четырехсегментный, с заметно расширенным по бокам генитальным сегментом. Антеннулы 23-члениковые, со слившимися 8—9-м и 24—25-м члениками; у всех видов, за исключением *C. furcatus*, имеются эстетаски на члениках 2-м, 3, 5, 7-м, с 10-го по 17-й, 19-м и слившимся членикам 8—9-м и 24—25-м, 18-й членик может нести 1 эстетаск или быть без него. Экзоподит антенны с 12—13 щетинками, дистальный членик эндоподита с 16 щетинками. Дистальный членик эндоподита мандибулярного щупика с 11 щетинками. Жующий край мандибулярной пластинки с 1 вентральным, 3 центральными, 4 дорсальными зубцами и 1 дорсальной щетинкой; у вентрального края 2 группы щетинок. На 2-й внутренней лопасти максилулы 5 щетинок, на 3-й — 4; на 2-м членике протоподита 5 щетинок; 1-й членик эндоподита с двумя группами из 4 и 5 щетинок; 2-й членик с 7 апикальными щетинками. Первая внутренняя лопасть максиллы с 5 щетинками, 2—4-я — с 3, 5-я внутренняя лопасть (1-й членик эндоподита) — с 4 щетинками. Число члеников максиллы колеблется от 7 до 8. Протоподит максиллы с четырьмя группами из 1, 2, 3 и 3 щетинок; 1-й членик эндоподита с 3 щетинками в средней части и 2 дистальными; 2-й членик с 4 щетинками, 3-й — тоже с 4, 4-й с 3 щетинками, 5-й — с 3 и 1 наружной; 6-й — с 4 апикальными щетинками. P5 односторонняя, двуапикальная (не считая базальной членика); симметричная; дистальный край апикального членика глубоко раздвоен и иногда несет по краям вооружение из шипиков и иглоцек.

Самец. Рострум в виде относительно небольшого выступа, хорошо видного с вентральной стороны и сбоку (у *C. furcatus* рострум совсем не развит). Абдомен пятисегментный, анальный сегмент очень короткий. Антеннулы 17-члениковые, членики 1—2-й, 13—14-й, 15—16-й, 20—21-й и 24—25-й полностью слиты и часть члеников имеет неполное слияние с соседними. Ротовые части по сравнению с самками редуцированы. В строении P2 и P3 наблюдается половой диморфизм, проявляющийся в иной длине наружных шипов 1-го и 3-го члеников экзоподита, и апикальных шипов, а часто также в количестве и форме игловидных зубцов на дистальном крае базиподита. P5 односторонняя, резко асимметричная. Длинная нога P5 и генитальное отверстие у всех видов, кроме *C. furcatus*, с левой стороны (у *C. furcatus* обычно справа). Длинная нога пятичлениковая с очень коротким 5-м члеником, расположенным субапикально по отношению к 4-му членику. Короткая нога одно-, двух- или трехчлениковая и, как правило, короче 1-го членика длинной ноги.

В роде 14 видов. Описываем здесь 3.

Типовой вид *Calanus arcuicornis* Dana, 1849.

Примечание. В монографии Фроста и Флемингера (Frost, Fleming, 1968) приводится 13 видов рода *Claussocalanus*, 5 из которых новые: *C. lividus*, *C. ingens*, *C. jobei*, *C. brevipres*, *C. paragarvens*.

Авторы делают эти виды на 3 группы:

Группа I:

C. masigophorus (Claus, 1863)

C. lividus Frost, Fleming, 1968

1. Фрост и Флемингер не включают в свой список *C. abibus* Brodsky, описанный по самцу.

почти в 3 раза короче цефалоторака. Генитальный сегмент абдомена заметно шире и длиннее каждого из последующих, он превышает в 1.5 раза по длине 3-й абдоминальный сегмент. При рассматривании сбоку ventральный выступ генитального сегмента почти не виден, иногда наблюдается даже небольшая вогнутость в области сперматек. Дорсальная доля сперматеки обычно меньше ventральной; при рассматривании сбоку она пальцевидной формы, прямая или

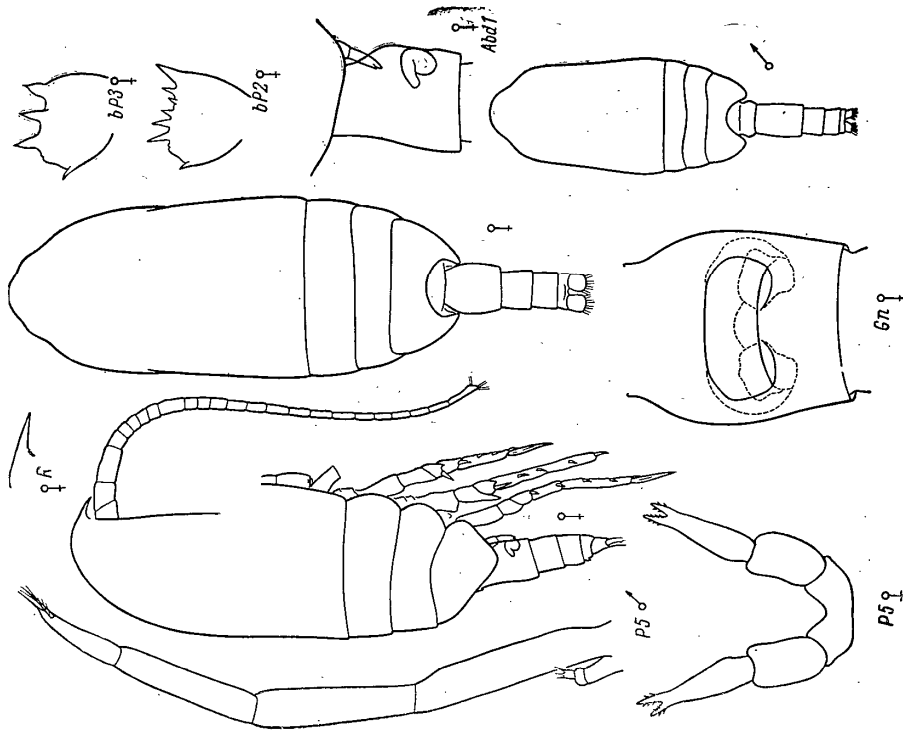


Рис. 108. *Clausocalanus arcuicornis* (Dana). Самка, самец (по: Frost, Fleminger, 1968).

слегка изогнутая; в области присоединения к ventральной доле не сужена и направлена дорсально, или дорсально и назад. Дорсальная доля сперматеки при рассматривании с ventральной стороны едва видима в области присоединения к ventральной доле. Каудальные ветви короткие, их длина не превышает ширину.

Строение антенн, ротовых частей, а также P1 и P4 обычное для видов этого рода. P2 и P3 со следующими особенностями: дистальный край базиподита P2 несет от 5 до 9 мелких иглообразных зубцов, разных по длине; на дистальном крае базиподита P3 чаще всего 2—3 иглообразных зубца, неодинаковых по форме (иногда их бывает 4). P5 симметричная, одноветвистая, двухчлениковая (не считая базального членика). Апикальный край его глубоко вырезанный и вооружен по наружному и внутреннему краям редкими мелкими шипиками.

VI. СЕМ. PSEUDOCALANIDAE

C. ingens Frost, Fleminger, 1968
C. laticeps Farran, 1929

Группа II:

C. arcuicornis (Dana, 1849)
C. farrani Sewell, 1929
C. jobei Frost, Fleminger, 1968
C. minor Sewell, 1929
C. paululus Farran, 1926

Группа III:

C. peregrus Farran, 1926
C. brevipes Frost, Fleminger, 1968
C. paraperegrus Frost, Fleminger, 1968
C. furcatus (Brady, 1883)

Критериями разделения видов на группы явились следующие признаки: строение сперматек, наличие или отсутствие эстегаска на 18-м членике антенн, длина апикального членика P5, характер прикрепления сперматогора (в случае его наличия) — у самки; форма передней части цефалоторака и положение сперматогора внутри тела и семенного пузырька — у самца.

Что касается рассмотренных нами видов, то *C. arcuicornis* несет все признаки II группы, *C. furcatus* — III группы. Отнесение *C. dubius* к какой-либо из групп видов пока затруднительно из-за отсутствия самки.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *CLAUSOCALANUS*

По самкам и самцам

- 1 (2). Дистальный край базиподита P2 с 2—3 крупными зубцами. Рострум самца хорошо развит, сильно выдается ventрально, на вершине расширен и несет 2 буртка. Короткая нога P5 самца достигает проксимальной части 2-го членика длинной ноги; дистальный членик короткой ноги яйцевидный, крупный, вооружения не несет. 3. *C. dubius* Brodsky
- 2 (1). Дистальный край базиподита P2 несет большое число (5—9) мелких игловидных зубцов. Рострум у самца развит слабо и либо совсем не выдается ventрально, либо выдается очень слабо в виде шиповидного образования. Короткая нога P5 самца составляет менее $\frac{1}{8}$ первого членика длинной ноги; дистальный членик короткой ноги очень мал и вооружен. (3 (4). Рострум у самки, при рассматривании сбоку, короткий, толстый при основании, прямой, или очень слабо изогнут. Апикальный членик P5 самки вооружен дистально мелкими, редкими шипиками. Рострум самца шиповидный, слабо выдается ventрально. Короткая ветвь P5 самца трехчлениковая. 1. *C. arcuicornis* (Dana)
- 4 (3). Рострум у самки, при рассматривании сбоку, тонкий, длинный, изогнутый. Апикальный членик P5 самки никогда не несет вооружения. Рострум самца развит очень слабо, ventрально не выдается. Короткая ветвь P5 самца двухчлениковая. 2. *C. furcatus* (Brady)

1. *Clausocalanus arcuicornis* (Dana, 1849) (рис. 108).

Dana, 1849: 42 (*Calanus arcuicornis*); Giesbrecht, 1892: 185, taf. 10, fig. 8, 46, 49, taf. 36, fig. 30; Tappan, 1956c: 383, fig. 11a (*arcuicornis major*); Tappan, 1960: 30, pl. 10, fig. 2—3; Frost, Fleminger, 1968: 46, pl. 29—33.

Самка. Длина 1.45—1.62 мм. Рострум, при рассматривании сбоку, короткий, толстый при основании, обычно прямой, или слегка изогнут ventрально. Цефалоторак со спини удлинено-овальной формы, передний конец плавно закруглен либо слегка треугольной формы; задние углы последнего торакального сегмента вытянуты в короткие, закругленные, слегка вогнутые вовнутрь выступы. При рассматривании сбоку эти выступы выглядят как углы. Абдомен

пина цефалона усеченная. Задние углы последнего торакального сегмента образуют маленькие, округлые выступы, плавно закругленные, если рассматривать сбоку. 2-й сегмент абдомена лишь ненамного короче 3-го и 4-го сегментов, взятых вместе.

Дистальный край базиподита P3 с 2—3 игловидными зубцами, варьирующими по размеру, форме и расстоянию между ними. P5 одноветвистая, резко

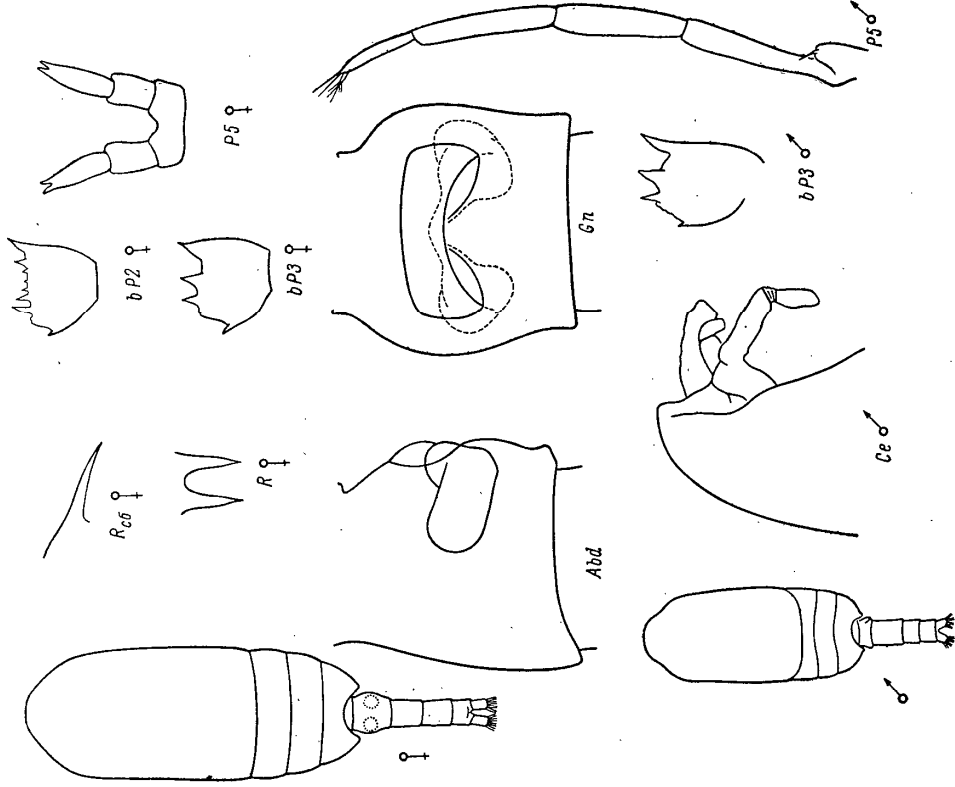


Рис. 109. *Clausocalanus furcatus* (Brady). Самка (по: Frost, Fleming, 1968).

асимметричная. Более длинная нога и генитальное отверстие с правой стороны (в очень редких случаях — слева). Длинная нога P5 превышает по длине абдомен, состоит из 5 члеников, из которых 2 последние вооружены длинными щетинками. Короткая нога двухчлениковая с очень маленьким дистальным члеником, ее длина составляет менее $\frac{1}{3}$ длины 4-го членика длинной ноги.

Типовое местонахождение: Тихий океан, у берегов Вальпараисо.

Распространение. Тропики и субтропики всех трех океанов, южная часть Борнейской области; проникает в самые южные районы Севернотихоокеанской умеренной области. В Атлантическом океане у европейского побережья этот тепловодный вид встречается довольно далеко на севере — до 46° с. ш., в Бискайском заливе и в Средиземном море, в то время как вдоль американ-

Самец. Длина 0.97—1.47 мм. Рострум, при рассматривании сбоку, широко-видный и слабо выдается наружу вентрально. Форма тела отличается от самки: при рассматривании со спины цефалоторакс сужен в передней части, передний конец тупо срезан. Задние углы последнего торакального сегмента короче и округлые; при рассматривании сбоку они не образуют столь ярко выраженного угла, как у самки. 2-й сегмент абдомена равен или даже превышает по длине 2 последующих сегмента, взятых вместе. P5 асимметричная, одноветвистая. Более длинная нога и генитальная пора (отверстие) расположены слева. Левая нога пятичлениковая, превышает по длине абдомен. В дистальной части 4-го членика и на 5-м членике имеется вооружение в виде длинных, тонких и прямых щетинок. Правая нога трехчлениковая, короткая (ее длина составляет менее $\frac{1}{3}$ длины первого членика левой ноги); 3-й членик этой ноги очень мал и вооружен по дистальному краю.

Типовое местонахождение: море Фиджи (32° ю. ш., 178° в. д.). Распространение. Распространен вид исключительно широко: тропики и субтропики Атлантического, Тихого и Индийского океанов, южные районы Борнейской и Севернотихоокеанской умеренной областей, северные районы Ноталайской области. В Атлантике вдоль европейских берегов проникает до 47° с. ш. (Бискайский залив), обычен в Средиземном море, у американских берегов вид не встречен севернее 40° с. ш. В открытых районах Тихого океана проникновение вида на север идет вплоть до 50° с. ш.: вид отмечен для южной части Японского моря, юго-западного побережья Сахалина, Южных Курильских островов и самой южной части Охотского моря.

Экология. Тепловодный вид открытых районов моря. Характерен для поверхностных слоев воды. В умеренных водах служит показателем проникновения сюда теплового течения.

2. *Clausocalanus furcatus* (Brady, 1883) (рис. 109).

Brady, 1883: 77, tab. 4, fig. 1—2; tab. 24, fig. 42—45 (*Drepanopus*); Giesbrecht, 1892: 186, Taf. 36, fig. 32, 33, 35; Faggin, 1949: 293, 297, text-fig. 11, 16, 17; Tanaka, 1960: 34, pl. 12, fig. 9 (*pergens*); Бродский, 1962a: 116, рис. 24; Frost, Fleming, 1968: 76, Pl. 64—67.

Самка. Длина 0.94—1.31 мм. Рострум, при рассматривании сбоку, сравнительно тонкий, длинный и изогнут вентрально. Цефалоторакс удлиненно-овальный с плавно закругленным передним концом. Задние углы последнего торакального сегмента образуют слегка выгнутые, округлые выступы. Абдомен в 2.35 раза короче цефалоторакса. Генитальный сегмент немного длиннее, или почти равен по длине последующему сегменту и равен или немного короче 3-го абдоминального сегмента. Вентральная поверхность генитального сегмента, при рассматривании абдомена сбоку, имеет волнообразные очертания. Вентральная доля сперматеки, при рассматривании сбоку, относительно мала, дорсальная — крупная, округлая. Дорсальная доля в месте присоединения к вентральной доле сужена и направлена дорсально; она хорошо видна при рассматривании сбоку, со спины и вентрально. Длина каудальных ветвей вдвое превышает их ширину.

Антеннудлы со следующими особенностями: членики со 2-го по 7-й, с 10-го по 19-й, 22-й и слившиеся членики 24—25-й несут по 1 эстетаску каждый, а на слившихся 8—9-м члениках 2 эстетаски. Строение ротовых частей, а также P1 и P4 типичное для видов рода *Clausocalanus*. P2 и P3 со следующими особенностями: дистальный край базиподита P2 несет ряд мелких шпировидных зубцов, количество, длина и расположение которых могут сильно варьировать; на дистальном крае базиподита P3 2 или 3 крупных острых зубца; расстояние между вторым и третьим зубцами в 1.5 раза меньше ширины проксимальной части третьего зубца. P5 одноветвистая, двухчлениковая, обычно симметричная, или слегка асимметричная. Дистальный край апикального членика глубоко вырезан и никогда не несет вооружения.

Самец. Длина 0.70—0.92 мм. Рострум развит слабо и, при рассматривании сбоку, вентрально не выдается. Тело несколько более коренастое, чем у самки. При рассматривании со спины цефалоторакс спереди резко сужен, вер-

ского берега вид не заходит севернее 40° с. ш. В Тихом океане (как на севере, так и на юге) ареал вида ограничен субтропиками и лишь недалеко от берегов Японии отмечены находения вида на 40° с. ш., куда он проникает с теплым течением.

Э к о л о г и я. Океанический, тепловодный вид. Населяет преимущественно поверхностные слои воды, где может быть достаточно обилием.

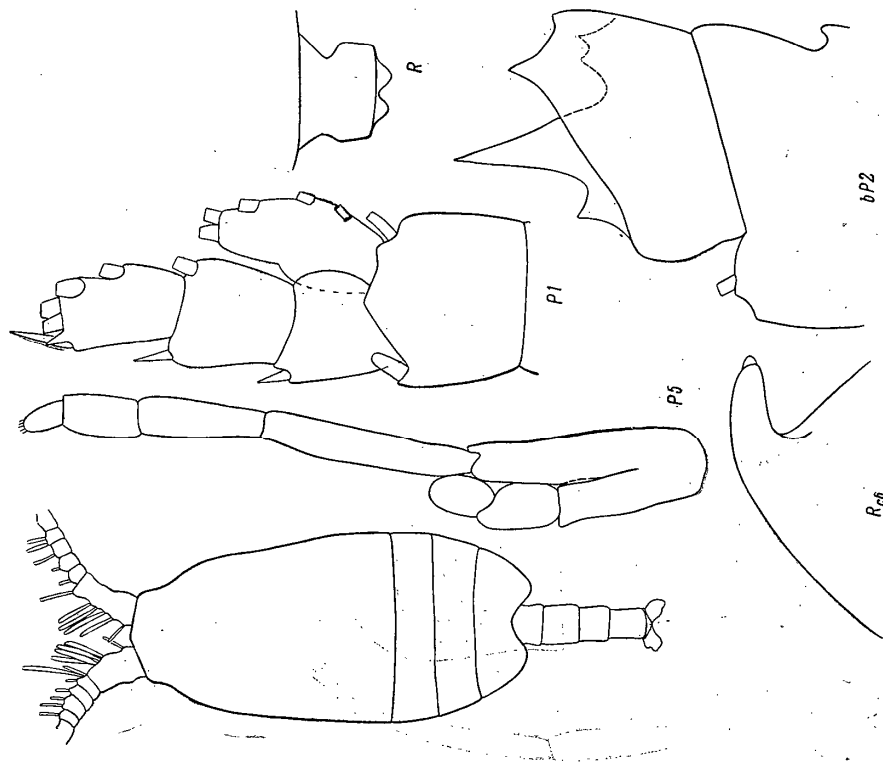


Рис. 110. *Clausocalanus dubius* Brodsky. Самец (по: Бродский, 1950).

3. *Clausocalanus dubius* Brodsky, 1950 (рис. 110).

Б р о д с к и й, 1950 : 149, рис. 41.

С а м к а неизвестна.

При рассматривании сбоку он сильно выдается вентрально и несколько назад. Верхняя роstrума расширена и несет 2 бугорка. Тело довольно коренастое. При рассматривании со спины цефалоторакс заметно сужен спереди; передний конец его в форме тупого треугольника. Задние углы последнего торакального сегмента образуют широкие, закругленные выступы. 2-й сегмент абдомена по длине равен 3-му и несколько короче 4-го, анальный сегмент очень мал.

Антеннулы по длине равны телу и обильно вооружены эстетасками. У P1 наружные шипы 1-го и 2-го члеников экзоподита короткие; на наружном дистальном крае базиподита имеется толстый, с закругленной вершиной шип, ко-

торый, однако, не всегда хорошо виден. Дистальные края базиподитов P2 и P3 с 2—3 крупными, острыми зубцами. P5 одноставная, резко асимметричная. Более длинная ветвь и генигальное отверстие расположены с левой стороны. Левая нога пятичлениковая, дистальный членик ее относительно крупный, овальный по форме и несет на вершине вооружение из нескольких щетинок. Правая нога трехчлениковая, сравнительно длинная — она достигает проксимальной части 2-го членика левой ноги; дистальный ее членик яйцевидный, никакого вооружения не несет.

Т и п о в о е м е с т о н а х о ж д е н и е: северная часть Тихого океана, 0—3000 м.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Охотское море, северо-западная часть Тихого океана.

Э к о л о г и я неизвестна. Предполагательно, это тепловодный вид поверхностных слоев воды.

Просмотрено 4 ♂ из Охотского моря и 5 ♂ из северо-западной части Тихого океана.

4. Род STENOCALANUS Giesbrecht, 1888

Копеподы мелкие — 1.0—1.5 мм, причем самец обычно крупнее самки. Рострум из 2 тонких и длинных нитей. Цефалон слит с 1-м торакальным сегментом, 4-й торакальный сегмент — с 5-м, задние углы последнего закруглены и не вытянуты. Длина каудальных ветвей в 2 раза больше ширины. Наружная каудальная щетинка отсутствует. Экзоподиты P1—P4 трехчлениковые. Эндоподит P1 одночлениковый с 5 щетинками, P2 — двухчлениковый, P3—P4 — трехчлениковый. Дистальный членик экзоподита P1 с 4 щетинками и 1 наружным шипом. Дистальные членики экзоподитов P2—P4 с 3 наружными шипами, 3 внутренними щетинками, большим зазубренным апикальным шипом и 1 апикальной щетинкой. Наружные шипы P3 и P4 с внутренней стороны гребенчатые (степень зазубренности и самое ее наличие подвержены сильной индивидуальной изменчивости). Иногда на задней поверхности эндо- и протоподитов плавательных ног имеются ряды шипиков.

С а м к а. Антеннулы 22—24-члениковые, равны длине тела или превышают ее. Экзоподит антенны в 1.5 раза длиннее эндоподита и несет 12 щетинок; дистальный членик эндоподита имеет 16 щетинок. Дистальный членик эндоподита мандибулярного щупика с 11 щетинками. На 2-й внутренней лопасти максиллулы 5 щетинок; на 3-й—4; 1-й членик эндоподита с 5 щетинками. Проксимальная внутренняя лопасть максиллы с 5 щетинками, 3 следующих с 3 щетинками каждая; эндоподит пятичлениковый, 1-й его членик с 4 щетинками, 2—4-й — с 1 щетинкой каждый, дистальный членик с 3 щетинками. Максиллипеда семичлениковая, проксимальный и следующий за ним членик почти равны по длине. Имеется только одна нога P5, она очень мала, состоит из 2—3 члеников (часто нога вообще отсутствует).

С а м е ц. Антеннулы 21—22-члениковые. Членики 1—2-й, 8—9-й слиты, причем последние отделены от следующих за ними члеников неполной перегородкой. Экзоподит антенны вдвое превышает по длине эндоподит. В отличие от самки у антенны отсутствуют: 2 щетинки на 1-м членике эндоподита, 2 щетинки на внутренней лопасти 2-го членика эндоподита и по 2 щетинки на двух первых члениках экзоподита. Жевательная пластинка мандибулы редуцирована в округлый отросток. Мандибулярный щупик отличается от такового самки следующим: отсутствуют 3 щетинки на основании щупика, 3 щетинки на 1-м членике эндоподита и 2 щетинки на 2-м. Максиллула со следами редукции проксимальных члеников, число и размеры редуцированных щетинок колеблется у правой и левой максилл, а также у разных видов и даже особей одного и того же вида. Щетинки проксимальных лопастей максиллы значительно короче и тоньше, чем у самки, и число их варьирует; 4-й и 5-й членики эндоподита, взятые вместе, с 4 щетинками, включая 1-ю очень тонкую щетинку на дистальном конце членика. Максиллипеда отличается от такового же у самки следующим: 8 щетинок на протоподите и 1 наружной щетинки на 5-м членике эндоподита.

P1 отличается от таковой у самки отсутствием наружных шипов на 1-м и 2-м члениках экзоподита. Шипики на дистальном крае задней поверхности базиподита P2—P3 (в тех случаях, когда они вообще есть) по форме и размерам

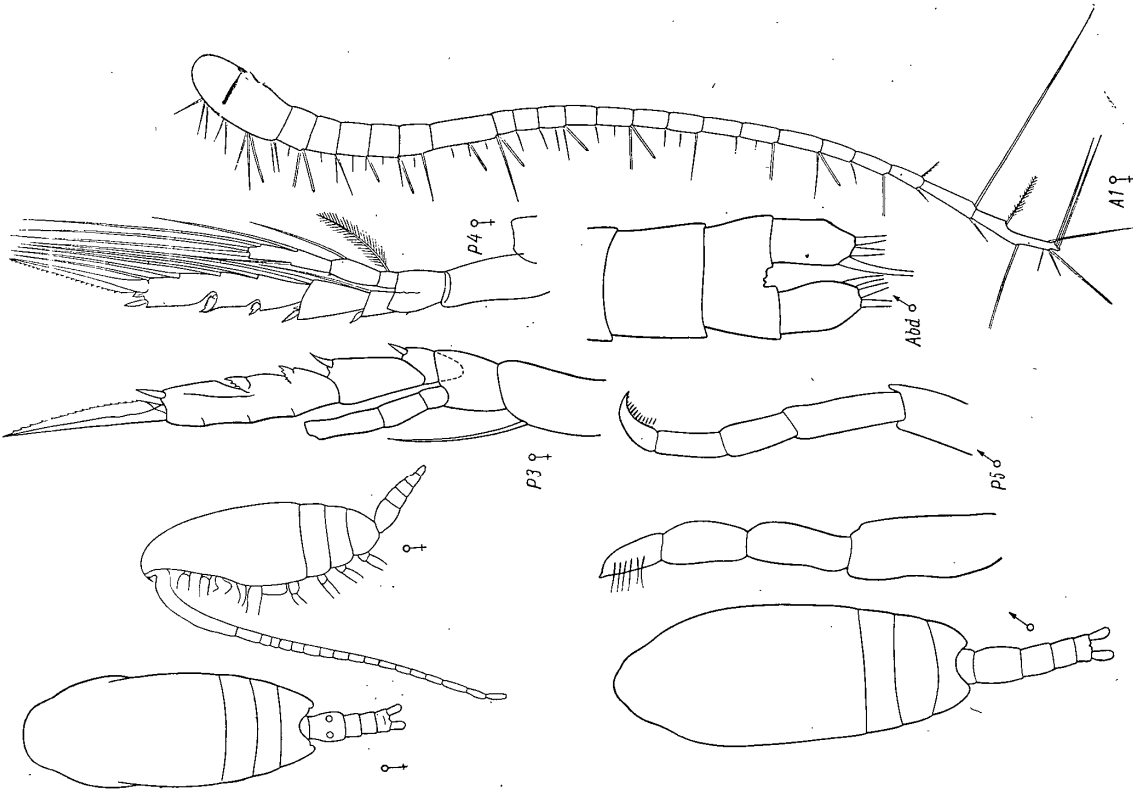


Рис. 411. *Stenocalanus vanus* Giesbrecht. Самка, самец.

Вид сбоку. A1, P4 самки — по: Giesbrecht, 1892; вид со спины, P3 самки — по: Tanaka, 1937; вид со спины, Abd, P5 левая самца — по: Esterly, 1924.

иные, чем у самки. P4 такая же, как у самки. P5 одноветвистая, резко асимметричная. Левая нога 4—5-члениковая с маленьким опушенным апикальным члеником, правая — короткая, одно-двухчлениковая либо даже полностью атрофирована, и на месте ее остается лишь небольшой буторок.

В роде 2 вида. Описываем здесь один из них, поскольку второй (*Stenocalanus*

citer) найден только в водах Антарктики и Субантарктики (Негел, Bowman, 1974). *Stenocalanus longicornis*, описанный Мори (Mori, 1937), мы, вслед за Танакой (Tanaka, 1956c), считаем синонимом ранее описанного *Stenocalanus vanus*. Типовой вид *Stenocalanus vanus* Giesbrecht, 1888.

1. *Stenocalanus vanus* Giesbrecht, 1888. (рис. 111).

Giesbrecht, 1888: 335; 1892: 194, taf. 10, fig. 20, 24, 26, taf. 36, fig. 28; Esterly, 1924: 91, fig. D, E; Tanaka, 1937: 253, fig. 3 a—c; Mori, 1937: 37, pl. 15, fig. 8—16 (*longicornis*); Бродский, 1950: 120, рис. 42; Tanaka, 1956: 384.

Самка. Длина 0.95—1.27 мм. Рострум в виде двух тонких нитей. Цефалоторакс удлиненно-овальный, с закругленным передним концом. Задние углы последнего торакального сегмента закруглены. Абдомен в 3.5 раза короче цефалоторакса. Генитальный сегмент живота в 2 раза длиннее второго абдоминального сегмента. Антеннулы превышают длину тела на 1—2 последних членика; число члеников колеблется от 22 до 24. Ротовые части и P1—P2 обычного для рода строения. P3 со следующими особенностями: 1-й и 2-й наружные шипы 3-го членика экзоподита грубо зазубрены по внутреннему краю, образуя своеобразную гребенку. У P4 наружный шип 2-го членика экзоподита мелко зазубрен изнутри; 1-й и 2-й наружные шипы 3-го членика экзоподита гребенчатые по внутреннему краю. P5 большей частью отсутствует. В тех же случаях, когда P5 есть, она очень мала, присутствует только одна левая, состоящая из 3 члеников. Форма и величина дистального членика P5 — могут варьировать.

Самец. Длина 1.08—1.40 мм. Цефалоторакс удлиненно-овальный, несколько более тонкий, чем у самки. Передний конец его плавно закруглен. Задние углы последнего торакального сегмента не вытянутые, округлые. Абдомен вдвое короче цефалоторакса; 2-й сегмент живота самый длинный, он почти в 2 раза превышает последующий. Каудальные ветви прямые, относительно короткие — их длина лишь вдвое больше ширины. Антеннулы длиннее тела, 24-члениковые. P1—P4 такого же, как у самки, строения. P5 резко асимметричная: левая нога длинная, тонкая, из 4—5 узких и длинных члеников, последний из которых заострен апикально и вооружен по внутреннему краю рядом тонких волосков; правая нога либо отсутствует вовсе, либо представлена небольшим буторком.

Типовое местонахождение: Тихий океан, 14° с. ш., 132° з. д., 400 м.

Распространение. Распространен очень широко: тропики и субтропики всех трех океанов, Борнеальная и Северитихоокеанская умеренная области, Антарктика.

Экология. Вид открытых районов моря, с очень широким диапазоном обитания по вертикали — от поверхностных слоев воды до глубины в несколько тысяч метров. Горизонт массовой встречаемости вида находится в прямой зависимости от широты местобитания: в холодных и умеренных водах вид держится близко к поверхности, в тропических и субтропических широтах — в глубинных слоях воды.

Просмотрено 7 ♀ и 1 ♂ из моря Дейвиса.

5. Род DREPANOPUS Brady, 1883

Копелоды мелкие. Рострум в виде двух тонких нитей. Цефалон отделен от 4-го торакального сегмента, 4-й торакальный сегмент — от 5-го. Задние углы последнего торакального сегмента плавно закруглены, не вытянуты. Абдомен у самки длинный — составляет примерно половину длины цефалоторакса; у самца — короткий (до 1/3 длины цефалоторакса). Генитальный сегмент живота самки по длине равняется двум последующим вместе взятым.

Антеннулы у обоих полов короче тела, у самки 23—24-члениковые, у самца — 23-члениковые. Экзоподит антенны в 1.5 раза длиннее эндоподита, с удлиненным дистальным члеником. Экзоподиты P1—P4 трехчлениковые. Экзоподит P1 с 3 наружными шипами. Дистальный членик экзоподита P1 с 1 наружным шипом и 4 шипиками. Дистальные членики экзоподитов P2—P4 с 2—3 наружными шипами, 3 внутренними шипиками, 1 грубовоззубренным апикальным шипом и

4 апикальной щетинкой. Эндоподит Р1 одночлениковый с 5 щетинками; Р2 — одно-двухчлениковый с 6 щетинками, Р3 — двух-трехчлениковый, Р4 — трехчлениковый. Р5 самки одновставая, симметричная, состоит из 2 члеников; дистальный членик длинный, серповидно изогнутый. Р5 самца асимметричная, одновставая или с рудиментарными эндоподитами. Правая нога трехчлениковая, дистальный членик длинный, серповидно изогнутый; левая нога трех-пятичлениковая, с коротким дистальным члеником.

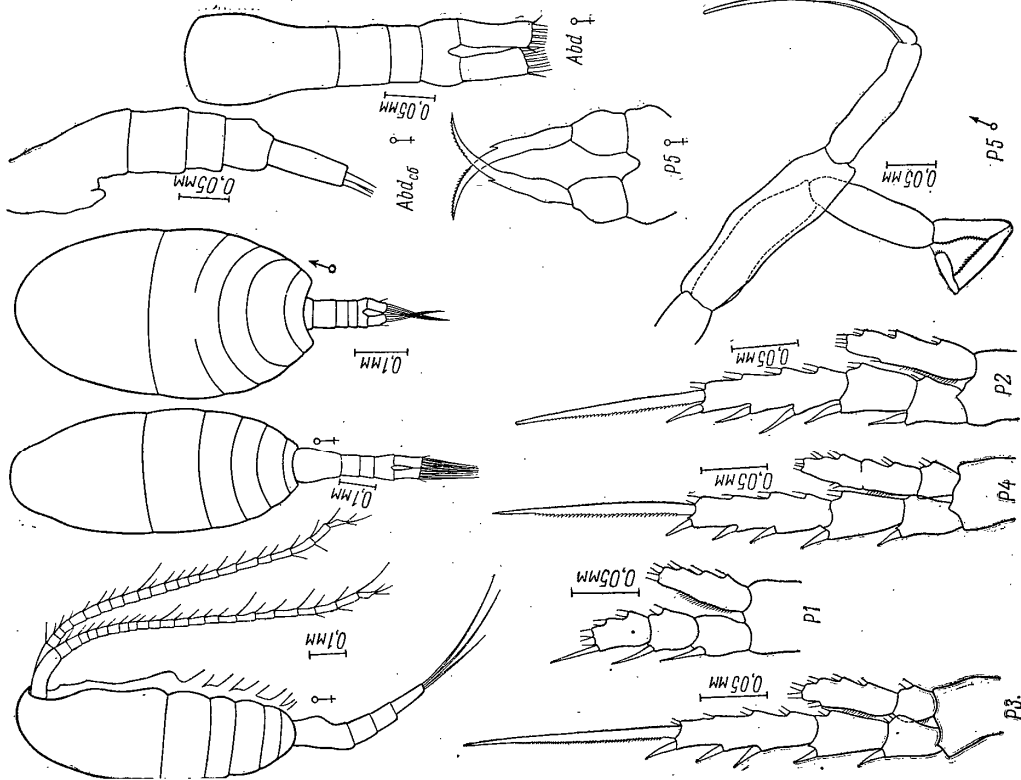


Рис. 112. *Drepanopus bungei* Sars. Самка, самец. Море Лаптевых, оригинал.

В роде 4 вида, описываем здесь один из них.

Типовой вид *Drepanopus restinatus* Brady, 1883.

Drepanopus bungei Sars, 1898 (рис. 112).

Sars, 1898: 44, pl. 9 (самка); Яснов, 1927: 16, рис. 2—3 (самец); Бродский, 1950: 138, рис. 57.

Самка. Длина 1.10—1.30 мм. Тело стройное, тонкое с удлиненно-овальным цефалотораксом. При рассматривании со спины передний конец цефалона

плавно закруглен. Последний торакальный сегмент очень мал по сравнению со всеми предыдущими, его задние углы не выгнуты, плавно округлы. Абдомен составляет менее $1/2$ длины цефалоторакса. Генитальный сегмент по длине равен 2 последующим взятым вместе и заметно расширен в проксимальной части. Каудальные ветви прямые, немного длиннее анального сегмента; каждая из них несет по 4 длинные, тонко опушенные апикальные щетинки и по 2 коротких тонких зубчика: более крупный наружный и более мелкий — внутренний.

Антеннулы доходят до анального сегмента абдомена; они 23-члениковые, 7—8-й членики слиты. Экзоподит антенны семичлениковый значительно превышает по длине эндоподит, 2-й и последний членики экзоподита гораздо длиннее всех остальных. В строении плавательных ног следующие особенности: эндоподит Р2 одночлениковый, Р3 — двухчлениковый, Р4 — трехчлениковый, но с неясной границей между двумя последними члениками. Р5 одновставая, симметричная, двухчлениковая; дистальный членик узкий и длинный, серповидно изогнут; апикальная его часть заострена и вооружена по наружному краю рядом очень тонких зубчиков.

Самец. Длина 0.75—1.10 мм. Тело короткое, коренастое, цефалоторакс почти правильно овальный. Задние углы последнего торакального сегмента закруглены, не выгнуты. Абдомен короткий (в 3.5 раза короче цефалоторакса). Р5 одновставая, асимметричная. Правая нога трехчлениковая, со стилетовидным серповидно изогнутым дистальным члеником, несущим в первой своей трети тонкую прозрачную пластинку. Левая нога пятичлениковая, с коротким дистальным члеником, снабженным на конде пучком коротких, тонких щетинок и 1 длинной щетинкой.

Типовое место обитания: устье р. Яны, поверхностный лов. Распространение. Эндемик высокой Арктики. Встречен в морях Карском, Лаптевых и Восточно-Сибирском (до 80° с. ш.). Реликтовые популяции *D. bungei* отмечаются также для фьордов Канадской Арктики и для озера Туборг на Земле Элсмера.

Экология. Неритический солоноватоводный вид. Встречен в устьях рек, лагунах, опресненных бухтах и мелководных заливах. Выносит значительные колебания солёности: 8—31‰. Вид типично арктический по своему происхождению и обитанию.

Просмотрено 16 ♀ и 7 ♂ из моря Лаптевых (Земля Бунге).

6. Род DREPANOPSIS Wollenden, 1914

Копеподы среднего размера (2—4 мм). Рострум отсутствует или в виде двух мелких округлых выростов. Тело крепкое, коренастое с удлиненно-овальным цефалотораксом и коротким абдоменом (абдомен в 3—5 раз короче цефалоторакса). Цефалон слит с тораксом или отделен от него; 2 последних торакальных сегмента разделены. Задние углы последнего у самки оттянуты назад, с более или менее заостренными вершинами; у самца — округлые.

Антеннулы достигают конца каудальных ветвей. У самки они 24-члениковые и обильно вооружены щетинками, у самца — 22-члениковые. Антенны с почти равными ветвями, эндоподит лишь слегка превышает по длине экзоподит. Эндоподит мандибулы очень мал. Максиллула короткая, слабо развитая. Экзоподиты Р1—Р4 трехчлениковые. Дистальный членик экзоподита Р1 с 1 наружным шином, 2 внутренними, 2 апикальными щетинками и небольшим шишником, расположенным апикально. Дистальные членики экзоподитов Р2—Р4 с 4 внутренними щетинками, 3 наружными шишами, 1 грубозаубренным апикальным шишом и маленьким шишником при его основании. Эндоподит Р1 одночлениковый с 5 щетинками; Р2 — двухчлениковый с 6 щетинками; Р3—Р4 — трехчлениковый с 7 щетинками. Задняя поверхность эндоподитов, а иногда и базиподитов Р4—Р5 вооружена мелкими шишами, но на некоторых члениках их может и не быть. Р5 самки одновставая, симметричная, трехчлениковая с 2—3 длинными изогнутыми апикальными щетинками на дистальном членике. У самца Р5 двухветвистая длинная, асимметричная; правая нога значительно длиннее левой. Экзоподит правой ноги трехчлениковый, с коротким дистальным чле-

ником, несущим на конце 2 апикальные щетинки и группу волосков; эндоподит — одночлениковый. Левая нога с трехчлениковым экзоподитом, вооруженным

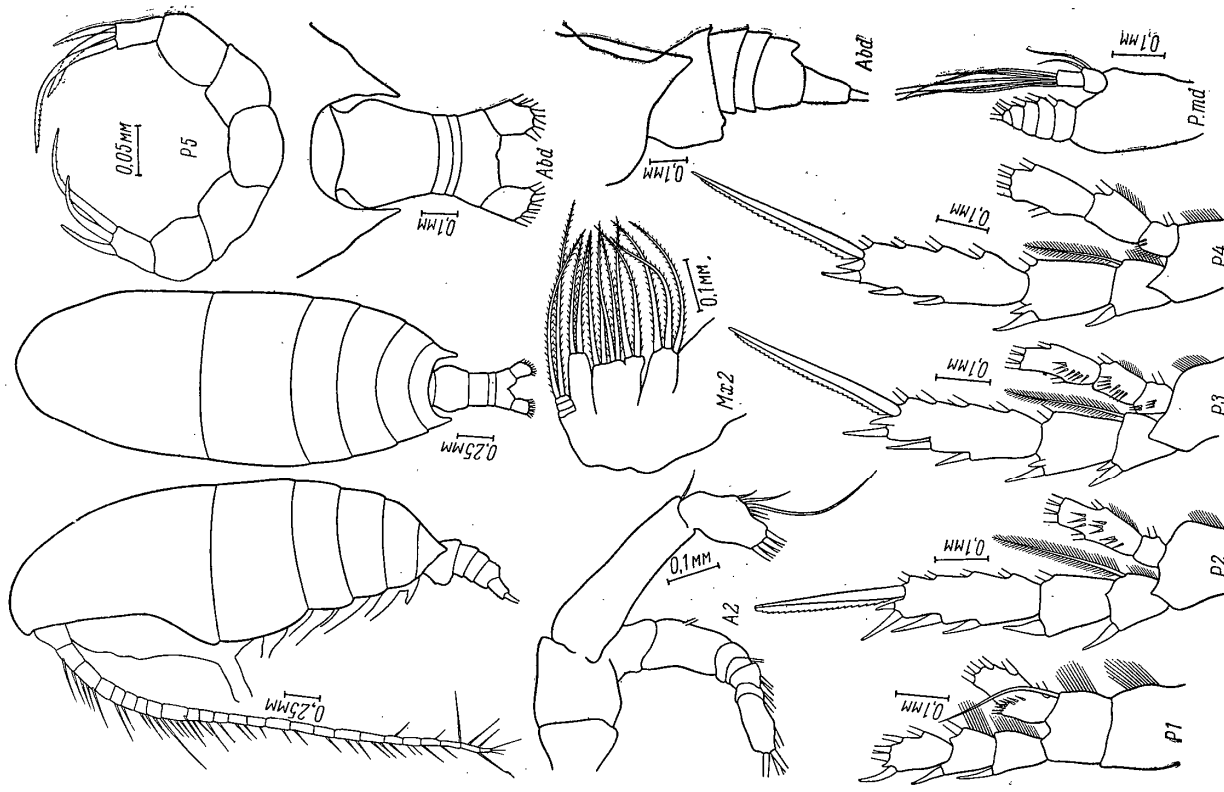


Рис. 143. *Drepanopsis pacificus* Brodsky. Самка. Тихий океан, у Курильских островов, оригинал.

1 тонким и острым шипом на дистальном наружном крае первого членика и 2 шипами на вершине дистального членика; эндоподит одночлениковый.

В роде 3 вида, описываем здесь 1 из них.

Типовой вид *Drepanopsis frigidus* Wolfenden, 1911.

Примечание. Танака (Tanaka, 1956e) в первоописании *Drepanopsis ogilbyi* ничего не говорит о P5 самки, хотя наличие P5 — родовой признак. Возможно, здесь Танакой допущена ошибка, поэтому при составлении диаграммы рода и таблицы для определения родов нами этот факт не учтен сознательно.

1. *Drepanopsis pacificus* Brodsky, 1950 (рис. 143).

Бродский, 1950 : 438, рис. 58.

Самка. Длина 3.3—3.8 мм. Тело удлиненно-овальное, плотное. Вершина цефалона слегка треугольной формы. Задние углы последнего торакального сегмента выгнуты в острия, достигающие последней трети тентакляного сегмента абдомена. Абдомен в 3.5—4 раза короче цефалоторака. Генитальный сегмент абдомена короткий и широкий — ширина его примерно равна собственной длине; вентральный выступ сильно выдающийся, округлый. Задние края всех члеников сегментов абдомена несут по бокам короткие зубчики. Кaudальные ветви симметричные, короткие.

Антеннулы 24-члениковые, равны длине тела и обильно вооружены длинными щетинками. Обе ветви антенны почти равной длины, экзоподит антенны с 8 щетинками; дистальный членик эндоподита с 12—13 щетинками. Дистальный членик эндоподита мандибулярного щупика с 7 щетинками, проксимальный — с 2; экзоподит несет 6 щетинок. Щетинки максиллы толстые, грубо опущенные; первая внутренняя лопасть несет 3 щетины. На задней поверхности эндоподита P1 ряд крупных острых шипиков; у P2—P3 шипиками вооружены все членики эндоподитов; у P4 2 небольших шипика только на 1-м членике эндоподита. У некоторых особей ряды шипиков наблюдались на протоподитах. Вообще количество, величина и форма шипиков, а также само их наличие или отсутствие на тех или иных члениках P1—P4, подвержено большой индивидуальной изменчивости. P5 очень мала, однозвездчатая, трехчлениковая, симметричная. Дистальный ее членик несет апиально 3 крупные неправильно изогнутые и мелко зубчатые по краям щетинки, внутренняя из которых самая длинная.

Самец неизвестен.

Типовое местонахождение. Северная часть Тихого океана, горизонт 1000—4000 м.

Распространение. Прикурильские воды Тихого океана, Тихий океан вблизи средней Камчатки.

Экология. Вид глубинных слоев воды (1000—4000 м) открытых районов моря.

Просмотрено 12 ♀ из прикурильских вод Тихого океана.

Дополнение к сем. PSEUDOCALANIDAE

Spicipes nansenii Grice et Hulsemann, 1965.

Grice et Hulsemann, 1965 : 225, fig. 5 a—п.

Самка. Длина тела 1.18 мм. Цефалон и 1-й торакальный сегмент, а также 4-й и 5-й сегменты торакса разделены. Рострум маленький, округлый. Абдомен четырехсегментный, каудальные ветви превышают по длине анальный сегмент. Антеннулы 23-члениковые, достигают конца каудальных ветвей; 8—9-й и 24—25-й членики слиты. Экзоподит антенны длиннее эндоподита. Экзоподит и эндоподит мандибулы почти равны по длине; жующий край мандибулярной пластинки с мелкими игловидными зубцами. Максиллула хорошо развита. Максилла с 5 лопастями, каждая из которых несет щетинки. Максиллифера с длинным протоподитом и пещерчлениковым эндоподитом. Экзоподит P1 одночлениковый, P2—P4 — трехчлениковый. Эндоподиты P1—P4 одночлениковые. Дистальный членик экзоподита P2 и P3 с 2 наружными шипами и 4 внутренними щетинками. Апиальные шипы P2 и P3 с грубой зубчатостью по наружному

краю. Р5 трехчлениковая, дистальный ее членик несет одну длинную шлооб-разную щетинку.

С а м е ц. Неизвестен.

П р и м е ч а н и е. Несмотря на то что был найден единственный экземпляр самки описываемого выше вида, авторы (Grise, Hulsemann, 1965) считают возможным выделить его в новый род. Этот род стоит ближе всего к р. *Fargania* Sars, 1920, от которого отличается следующим: расчленением плавающих ног — одночлениковый экзоподит Р1 и одночлениковые экзоподиты Р2—Р4; наличием только двух (вместо трех) наружных шипов на дистальном членике экзоподита Р2 и Р3. До нахождения дополнительных экземпляров исследуемого вида давать характеристику рода считаем нецелесообразным.

VII. СЕМ. SPINOCALANIDAE Verwoort, 1951

Обычно мелкие и средних размеров копеподы, близкие по строению к *Pseudocalanidae*, вместе с которыми первоначально объединялись в одно семейство.

Коксодит Р1 без внутренней щетинки, базиподит с маленькой щетинкой дистально и наружного края и длинной изогнутой опушенной щетинкой на передней поверхности у основания экзоподита; экзоподит трехчлениковый: 1-й членик не всегда имеет наружный дистальный шип, внутренних щетинок нет, 2-й членик с 1 наружным шипом и 1 внутренней щетинкой; 3-й членик с 1 наружным дистальным шипом, 4 внутренними щетинками и 1 длинной, крепкой, опушенной по внутреннему краю и зазубренной по наружному апикальной щетинкой; экзоподит одночлениковый, наружный край дистально с лопастевидным округленным придатком, внутренних с 1—3 щетинками, терминально имеются 2 щетинки (всего 3—5 щетинок).

Коксодит Р2—Р4 с внутренней опушенной щетинкой (за исключением *Mitocalanus stassus*; у самцов эта щетинка на Р4 иногда отсутствует); поверхность и край базиподита часто без вооружения. Экзоподит Р2 двухчлениковый: 1-й членик с 1 внутренней щетинкой, 2-й членик с 2 внутренними, 2 апикальными и 0—4 наружной щетинкой. Экзоподит Р3—Р4 трехчлениковый: 1-й членик без вооружения на поверхностях, с 1 внутренней щетинкой; 2-й членик с шиповидно заостренным наружным краем, на внутреннем крае 4 щетинки; 3-й членик с 2 внутренними, 2 апикальными и 0—2 наружными щетинками. Экзоподит Р2—Р4 трехчлениковый: 1-й членик без шипиков на задней поверхности, с 1 наружным шипом и 1 внутренней щетинкой; 2-й членик с 1 наружным шипом и коротким шиповидным придатком у его основания, на внутреннем крае 1 щетинка; 3-й членик с 3 наружными шипами, 5 внутренними щетинками и 1 апикальным шипом с перепончатым зазубренным окаймленным по наружному краю. Поверхность отдельных члеников плавающих ног у *Spinocalanus*, *Mosacilla* с шипами и шипиками, чаще расположенными рядами, иногда группами, у *Mitocalanus* и *Tetartiflora* — без вооружения.

Внутренняя каудальная щетинка длиннее каудальных ветвей, направлена вентрально или в виде рудимента; 4 апикальные щетинки хорошо развиты, но очень хрупкие, наружная щетинка маленькая или отсутствует.

С а м к а. Длина обычно 0.8—3.6 мм, два вида крупнее: 4.2—4.7 мм. Рострум в виде 2 симметричных или асимметричных длинных и крепких шиповидных выростов (*Mosacilla*) или единственного удлиненного тупого конуса (*Tetartiflora*), его нет совсем у *Spinocalanus* и *Mitocalanus*. Цефалоторакс со спинной стороны удлиненно-овальный или почти яйцевидный, наибольшая ширина его чаще на уровне 1-го сегмента торакса. Цефалон и торакс часто разделены; 1—4-й сегменты торакса иногда с латеральными шипиками (у *Spinocalanus*), 4—5-й сегменты торакса тоже обычно разделены, и, по-видимому, никогда полностью не сливаются; задние углы последнего иногда удлинены, но никогда не бывают заостренными. Абдомен из 4 сегментов, генитальный сегмент самый длинный с вентральным выступом, при рассмотривании сбоку составляющим $1/4$ — $1/2$ толщины следующего сегмента, анальный сегмент обычно длиннее в $2/3$ каудальных ветвей или равен им; длина каудальных ветвей равна своей ши-

рине или не более чем в 2.5 раза превышает ее (одна ветвь иногда длиннее и шире).

Антеннула доходит до анального сегмента или превышает длину тела, про-стираясь за каудальные ветви на 3—4 членика (за исключением *Spinocalanus angusticeps*, *S. validus*, *S. magnus* и *Mitocalanus ovalis*, у которых антеннула коротче); 8-й и 9-й членики обычно слиты, никогда не бывают полностью разделены; членики 9-й и 10-й разделены (частично слиты у *Mitocalanus heteroae*), дистальные членики, в том числе 24-й и 25-й, разделены.

Коксодит антенны с волосками или щетинками в проксимальной части и опушенной щетинкой в дистальной; базиподит с 2 почти равными щетинками; экзоподит равен или превышает по длине экзоподит; экзоподит семичлениковый, первый членик с 1—2 щетинками или без щетинок; 2-й и 3-й иногда частично или полностью слитые, и здесь имеются 1—2 щетинки или их нет совсем, членики с 3—6-й каждый с 1 щетинкой, 7-й членик с 1 щетинкой посредине и 3 апикальными; экзоподит двухчлениковый, 1-й членик в 2—3 раза длиннее 2-го, с 2 неравными щетинками; 2-й — с 2 лопастями, внутренняя с 9, наружная с 7 щетинками и пучком волосков по наружному краю.

Длина базиподита мандибулы равна примерно 1.3 своей ширины (несколько длиннее у *Mitocalanus major*); экзоподит пятичлениковый, 1—4-й членики каждый с 1 длинной щетинкой, 5-й — с 2 апикальными щетинками; экзоподит двухчлениковый; 1-й членик без мешковидного выроста на внутреннем крае, с 4 внутренними дистальными щетинками (*S. antarcticus* и *S. magnus* — с 2 и, по-видимому, *Tetartiflora naso* — с 3); 2-й — с 11 щетинками.

Гнастоба максиллулы с 9 крепкими, когтевидными шиповатыми краевыми щетинками, и 3—4 проксимальными задними щетинками или без них, на задней поверхности гнастобы часто имеются шипики и зубчики; на передней поверхности почти всегда имеется 1 щетинка у основания проксимальной краевой когтевидной щетинки, также часто имеется 1 дистальная щетинка и (или) ряд щетинок почти в средней части лопасти. 2-я и 3-я внутренние лопасти максиллулы примерно равной длины, 2-я — с 4, 5 или 6 щетинками (исключение: *Spinocalanus rotaris* — 2—3 и *Mitocalanus ovalis* — 2 щетинки); 3-я — с 3—4 щетинками, края ее с жесткими волосками; 4-й членик протоподита с 5 внутренними щетинками (у *Mitocalanus rotaris* их 4, у *Mitocalanus stassus* их 7 и у *M. ovalis* — 2). Дистальный членик экзоподита обычно хорошо отчленен, с 7 щетинками (у *M. stassus* — 9), тогда как проксимальная часть экзоподита нечетко расчленена на 2 членика, количество щетинок варьирует в разных родах. Первая внешняя лопасть максиллулы ромбовидная, с 9 щетинками; 2-я лопасть обычно отсутствует, у нескольких видов она маленькая, голая или с 1 небольшой щетинкой. Экзоподит максиллулы в виде хорошо развитой лопасти немного меньших размеров, чем 4-й членик, к проксимальной части которого экзоподит прикреплен. Он имеет 11 длинных щетинок и по краю — волоски.

Длина максиллы в 1.5—2 раза больше ее ширины. Первая лопасть с апикальным когтевидным шипиком и 6 щетинками (2 проксимальные щетинки обычно маленькие); лопасти 2—4-я каждая с 3 щетинками, 5-я — с 4 щетинками (проксимальная щетинка иногда сильно редуцирована), 6-я лопасть маленькая или редуцирована совсем, с 2-щетинками (1 щетинка маленькая). Дистальная часть экзоподита трехчлениковая, 1-й и 2-й членики каждый с 1 длинной и обычно 1 редуцированной задней щетинкой; 3-й — с 3 длинными щетинками. Одна щетинка на 4-й и 5-й лопастях угловатая, укорочена, с когтевидной зазубренной вершиной. Щетинка наружного края протоподита и 1-го членика экзоподита

1-й членик шестичленикового экзоподита максиллулы равен по длине или чуть длиннее одночленикового протоподита и оба вместе они превышают длину дистальной части. 1-й членик экзоподита с 3 щетинками в средней части и с проксимальным продольным рядом волосков, шипиков или зубчиков (по см. *Tetartiflora naso*); иногда в наружном крае протоподита и 1-го членика экзоподита имеется один, реже несколько попеременных рядов шипов, шипиков и (или) щетинок; длина 3-го членика больше, чем соседних, 2-й членик имеет 2+3—4 щетинки, 3-й — 4 щетинки, 4-й — 3 (*Spinocalanus elongatus* — 2, см. также *Tetartiflora naso*); 5-й — 3+4 наружную и 6-й — 2 внутренние, 1 наружную и

1 ашикальную щетинки. Внутренний край 2—4-го и 6-го члеников иногда бывает с шипиками (волосками), Р5 отсутствует (по см. *Monacilla tyrica*).

С а м е ц. Длина обычно 0.7—3.0 мм, один вид 4.4—5.0 мм. Форма цефалоторакса варьирует у разных видов и обычно иная, чем у самки, более угловатая. Рострум в виде небольшого шиповидного выступа, длинного тупого конуса или вовсе отсутствует. Наибольшая ширина тела находится в области цефалона или 1-го сегмента торакса, которые бывают разделены или частично слиты. 1—4-й сегменты торакса без латеральных шипиков, 4-й и 5-й сегменты разделены, последний по крайней мере слегка удлинненный, но никогда не бывает заостренным.

Абдомен пятичлениковый, 2-й сегмент самый длинный, 5-й, анальный, — самый короткий, не длиннее каудальных ветвей. Длина каудальных ветвей такая же, как их ширина, или вдвое больше.

Длина антенн варьирует: самые короткие доходят до конца 4-го сегмента торакса, самые длинные превышают длину тела на 3 членика, членики 8-й и 9-й слиты, 10-й бывает частично или полностью слитым с 9-м, но иногда хорошо отделен от него; членики 20-й и 21-й с заметно морщинистыми краями и сливаются только на одной стороне; на правой антеннule у видов с более крупным протоподитом левой Р5 и на левой у видов с более крупным протоподитом правой Р5; дистальные членики, в том числе 24-й и 25-й разделены, иногда 25-й членик бывает редуцирован; у *Tenerifortia nava* все дистальные членики после 10-го более или менее слиты. Экзоподит антенны в 2 раза длиннее эндоподита, т. е. первый членик эндоподита обычно короткий. Базиподит мандибулы (основание пупика) вздутый, ширина его почти равна длине, мандибулярная пластинка и щетинки базиподита (их количество и размер) редуцированы. Ветви мандибулы, как у самки, но щетинки эндоподита иногда длиннее, а краевые щетинки первого членика эндоподита бывают редуцированы.

Гнатобаза и другие внутренние придатки максиллулы сильно, редуцированы и слабо хитинизированы, наружные придатки, как у самки. Размер лопастей максиллы уменьшен, но они шире, чем у самки (особенно у *Mitocalanus* spp.), щетинки редуцированные и тонкие. Сегментация максиллипы (искл. *Monacilla tyrica*), как у самки, число внутренних щетинок обычно тоже, как у самки, но они короче (*S. polaris* с уменьшенным числом щетинок); оба крупных проксимальных членика без поперецных рядов из шипиков; наружные щетинки 5—6-го члеников обычно рудиментарные или отсутствуют совсем. Плавательные ноги Р1—Р4 обычно как у самок, хотя поверхность вооружения иногда немного отличается; число щетинок ветвей идентично таковому самки. Р5 одноветвистая или двухветвистая, протоподиты неравной длины, обычно длиннее левой (left-handed виды по: Damkaer, 1975), по у 2 видов *Spinocalanus* spp. — длиннее правой (right-handed виды).

З а м е ч а н и е. Фервурт (Verwoort, 1951) выделил Spinocalanidae из Pseudocalanidae и дал первое определение семейства, куда включил роды *Spinocalanus*, *Monacilla* и *Mitocalanus*. Грайс и Хальсманн (Grise, Hulsemann, 1965) сюда же отнесли *Tenerifortia* (*Tanythinus* Faugan). Здесь описываются все 4 рода.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ СЕМ. SPINOCALANIDAE

П о с а м к а м и с а м ц а м

- 1 (4). 1-й членик экзоподита Р1 с наружным шипом, редуцированным у самок; задняя поверхность 2-го членика эндоподита Р2—Р4 с 2 рядами шипиков, у некоторых видов один ряд редуцирован до маленьких шипиков; 2-й членик антеннулы в 1.5 раза больше первого, Р5 самца большей частью двухветвистая, если одноветвистая, то резко асимметричная.
- 2 (3). Рострум отсутствует. У самок также обычно полностью редуцирован анальный сегмент абдомена 1. *Spinocalanus* Gsbr.
- 3 (2). Рострум у самки в виде 2-х шиповидных выростов, у самца в виде тупого конуса. Анальный сегмент у самца длиной в половину каудальной ветви 3. *Monacilla* Sars

4 (1). Первый членик экзоподита Р1 без наружного шипа; задняя поверхность 2-го членика эндоподита Р2—Р4 без шипиков; 1-й и 2-й членики антеннулы почти равных размеров. Р5 самца одноветвистая, асимметричная или имеется только экзоподит левой ноги, правой ноги нет.

5 (6). Рострум отсутствует. Цефалон с темной поперецной полосой примерно посередине. Абдомен самки не менее чем в 4 раза короче цефалоторакса. Длина каудальных ветвей не больше чем в 1.5 раза превышает ширину. Р5 одноветвистая, экзоподит имеется на обеих ногах 2. *Mitocalanus* Faugan

6 (5). Рострум в виде неразделенного конусовидного придатка. Цефалон без темной поперецной полосы. Абдомен самки примерно в 3 раза короче цефалоторакса. Р5 асимметричная, имеется только экзоподит левой ноги 4. *Tenerifortia* Grise et Hulsemann

1. Род SPINOCALANUS Giesbrecht, 1888

Рострум отсутствует. Цефалон и 1-й торакальный сегмент, 4-й и 5-й сегменты торакса могут быть частично или полностью слитыми, но чаще разделены. Каудальные ветви и их щетинки иногда бывают асимметричными. 3-й членик эндоподита максиллипы примерно в 2 раза длиннее каждого из соседних члеников (в остальных родах семейства он не такой длинный). 1-й членик экзоподита Р1 с наружным шипом; эндоподит с 1—3 внутренними щетинками. 2-й членик эндоподита Р2 с 1 наружной щетинкой или без щетинок. 3-й членик эндоподита Р3—Р4 с 2 наружными щетинками (*S. polaris* с 1 наружной щетинкой). Задняя поверхность члеников плавательных ног с шипиками, расположенными в ряд или группами.

С а м к а. Длина 0.8—3.5 мм, один вид крупнее — до 4.7 мм. Цефалоторакс со спинки удлиненно- или широкоовальный. Задние углы 5-го сегмента торакса иногда удлинены в виде лопастей, чаще сегмент очень короткий, всегда округленный. 1—4-й сегменты торакса у некоторых видов с латеральными шипиками, 1 которые иногда варьируют по числу и расположению на левой и правой стороне или полностью отсутствуют на одной из сторон. Цефалоторакс чаще в 2.5—3.5 раза длиннее абдомена (у *S. angusticeps*, *S. antarcticus* и *S. validus* длиннее в 4 с лишним раза). Длина каудальных ветвей равна собственной ширине или в 2 раза больше ее.

2-й членик антеннулы примерно в 1.5 раза длиннее 1-го, членики 8-й и 9-й слиты. Антеннулы равны длине тела или превосходят ее на 1—4 членика, и только у *S. magnus* и *S. validus* короче тела (у *S. angusticeps* антеннула невестна), вооружение члеников в типичных случаях следующее: 1-й членик имеет 3 щетинки; 2-й — 6 щетинок и 1 эстетаск; 3-й, 4-й, 6—8-й, 11-й, 15—18-й и 22—24-й — по 2 щетинки каждый; по одной щетинке имеют членики 10-й, 13-й, 21-й, по две щетинки и одному эстетаску — членики 9-й, 12-й, 14-й и 19-й, дистальный 25-й членик имеет 5 щетинок и 1 эстетаск.

Экзоподит антенны длиннее эндоподита на 1/3 своей длины; 1-й членик экзоподита с 0—2 щетинками, 2-й и 3-й членики слиты, с 1—2 щетинками. Базиподит мандибулы с 4 щетинками, а также обычно на передней поверхности с рядом длинных шипиков дистально и группой шипиков посередине, на 1-м членике эндоподита тоже имеется ряд длинных шипиков. Гнатобаза максиллулы на задней поверхности обычно с вооружением в виде шипиков и зубчиков; проксимально обычно имеются 3—4 задние краевые щетинки, дистальная щетинка на передней поверхности иногда отсутствует; 2-я внутренняя лопасть с 5—6 щетинками, 3-я — с 4 щетинками (у *S. polaris* 2—3 щетинки?); эндоподит с 4, 5 и 7 щетинками; 4-й членик протоподита с 5 щетинками дистально на внутреннем

1 Впервые латеральные шипики на сегментах торакса были обнаружены у *S. spinulosus* Faugan, 1908. К настоящему времени известно еще 7 видов с латеральными шипиками: *S. horridus*, *S. longispinus*, *S. stellatus*, *S. pteropus*, *S. isiatius*, *S. horpittes* и *S. oligospinus*. Эти виды характеризуются также сходным вооружением поверхности члеников плавательных ног. Однако они хорошо отличаются пропорциями тела, расположением латеральных шипиков на тораксе, наличием и размерами шипов на двух проксимальных члениках максиллипы, наличием или отсутствием шипиков у основания пятой лопасти максиллы.

крае. Длина максиллы в 1.5—1.7 раза больше собственной ширины, проксимально наружный край всегда в различной степени вздут и обычно покрыт волосками или шипиками; наружная щетинка имеется, по-видимому, не всегда; 5-я лопасть с 4 крепкими щетинками, у основания этой лопасти на задней поверхности иногда бывают шипики; 6-я лопасть с 2 щетинками (1 коротенькая). Протоподит максиллипеды иногда с поперечным рядом шипов в средней части наружного края. 4-й членик эндоподита максиллипеды тоже иногда с поперечным рядом шипов в проксимальной трети наружного края, на внутреннем крае посредине 2 щетинки и 1 немного дистальнее; в проксимальной части у внутреннего края имеется длинный ряд жестких волосков или щетинок; форма наружных щетинок 5—6-го члеников эндоподита варьирует у видов.

3-й членик экзоподита R1 иногда с шипиками на задней поверхности. 2-й членик экзоподита R2—R4 с 1 рядом шипиков дистально на передней поверхности. Задняя поверхность 2-го членика экзоподита R2 с 1 рядом шипов (у *S. hirtus*, по-видимому, 2 ряда; шипы отсутствуют у *S. angusticeps* и *S. validus*); на R3—R4 здесь 1—2 ряда шипов. Задняя поверхность 3-го членика экзоподита R2—R3 с 1—3 рядами или группами шипов (у *S. angusticeps* и *S. validus* на R3 шипов нет); на R4 часто без шипов. Апикальный шип экзоподита R2—R4 грубо зазубрен по наружному краю, (первичных зубцов 20—50), окаймление шипа узкое. Задняя поверхность 2-го членика эндоподита R2—R4 с 2 рядами шипов, один ряд у нескольких видов редуцирован до мелких шипиков; 3-й членик R3—R4 — обычно с 2 рядами шипов. Коксоподит R4 обычно имеет поперечный ряд щетинок (у *S. rolaris* — шипиков) у основания внутренней щетинки.

С а м е ц. Длина 0.9—2.9 мм, один вид до 5.08 мм. Тело обычно более угловатое, чем у самки, чаще с латеральными выдутыми в передней трети цефалона и с медиальным бугром на латеральном конце, 2-й и 3-й сегменты торакса часто выступают. Цефалон чаще налегает на 1-й сегмент торакса (раздельные у *S. magnus*, *S. angusticeps* и *S. antarcticus*). Цефалоторакс в 1.7—2.7 раза длиннее абдомена. Анальный сегмент обычно редуцирован полностью, у *S. angusticeps*, *S. antarcticus*, *S. magnus* и *S. validus* — он длиной в 1/2—2/3 каудальных ветвей. Длина каудальных ветвей равна собственной ширине или в 2 раза больше ее.

У антеннулы 2-й членик длиннее 1-го. Вооружение члеников антеннулы следующие: 1-й, 10-й, 13-й, 16—18-й, 21-й членики имеют 1 щетинку, 1 эстетаск; 15-й и 19-й — или 1 щетинку и 1 эстетаск, или 2 щетинки и 1 эстетаск; членики 6-й, 11-й, 15-й, 22-й и 23-й имеют 2 щетинки, 1 эстетаск; 4-й и 8-й — 2 щетинки, 1 эстетаск или 2 щетинки, 2 эстетаска; 3-й, 5-й, 7-й, 9-й — 2 щетинки, 2 эстетаска; 2-й — 6 щетинок, 4 эстетаска; 24-й — 2 щетинки, 25-й — 5 щетинок, 1 эстетаск. Вооружение 20-го членика варьирует: на одной стороне 0 или 1 щетинка, на другой — 1 щетинка или 1 эстетаск. Ротовые конечности с редуцированными внутренними придатками, наружные — как у самки.

Плавательные ноги обычно, как у самки, но иногда шипики на поверхности члеников распластаются не рядами, а кольцом. Коксоподит R4 не всегда с внутренней щетинкой, поперечный ряд щетинок у внутреннего края отсутствует. R5 чаще двухветвистая, и обычно с более крупным левым протоподитом (у *S. rolaris* и *S. similis* более крупный правый протоподит), или одноветвистая и очень сильно ассиметричная; экзоподит обычно трехчлениковый; у видов с более крупным левым протоподитом Re1 и Re2 обычно более или менее слиты.

Г и п о в о й вид *Spinocalanus abyssalis* Giesbrecht, 1888. В роде к настоящему времени насчитывается примерно 1 28 видов: здесь описывается 21, для 14 из них даны диагнозы и самок, и самцов. Не приведены здесь *S. usitatus*, *S. hoplites*, *S. aspinosus*, *S. oligospinosus*, *S. pteronius* и *S. parabyssalis* из Карибского моря (Park, 1970), а также *S. terralogae* (Damkaer, 1975) из антарктических вод.

Распространение видов обычно весьма широкое. Виды глубоководные, с большим диапазоном вертикального распространения.

1 Дамкер (Damkaer, 1975) насчитывает всего 19 видов в этом роде, сведения в синонимы ряд видов, описанных К. А. Бродским, 1950. Здесь дается переописание этих видов.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ SPINOCALANUS¹

По с а м к а м (четыре пары ног)

- 1 (12). Задние углы последнего торакального сегмента вытянуты в лопасти.
- 2 (9). Эндоподит R1 с 3 внутренними щетинками, 2-й членик эндоподита R2 с 1 наружной щетинкой.
- 3 (6). Задняя поверхность 2—3-го члеников экзоподита R2—R3 и 2-го членика экзоподита R4 с одним косым рядом длинных шипов; на задней поверхности 3-го членика экзоподита R4 шипов нет. Наружные щетинки двух дистальных члеников максиллипеды также же длинные и крепкие, как внутренние щетинки. 2-я щетинка левой каудальной ветви толще остальных.
- 4 (5). Цефалоторакс со спинной стороны широкоовальный, наибольшая его ширина находится посредине, передний конец широкоокругленный, сбоку спина выгнутая, левая каудальная ветвь заметно шире правой; 3—4-й членики эндоподита максиллипеды с шипиками на поверхности. Длина 2.25—3.15 мм 4. *S. antarcticus* Wolf.
- 5 (4). Цефалоторакс со спинной стороны удлиненно-овальный, наибольшая его ширина находится казди от середины, передний конец треугольной формы; сбоку спина почти прямая, левая каудальная ветвь немного шире правой; все членики эндоподита максиллипеды без шипиков на поверхности. Длина 1.87—3.1 мм 3. *S. magnus* Wolf.
- 6 (3). Задняя поверхность 2—3-го члеников экзоподита R2 без вооружения, 2—3-го члеников экзоподита R3—R4 покрыта шипиками вдоль всего членика. Наружные щетинки двух дистальных члеников максиллипеды сравнительно короткие. Каудальные щетинки симметричные.
- 7 (8). Длина тела меньше 3 мм. Наружный шип 1-го членика экзоподита R2 изогнут вовнутрь в виде когтя. Наружный шип 1-го членика экзоподита R4 заметно короче, чем на дистальных члениках. Длина 1.87—2.3 мм 9. *S. angusticeps* Sars.
- 8 (7). Длина тела больше 3 мм. Наружный шип 1-го членика экзоподита R2 короткий, прямой. Наружные шипы экзоподита R1 все примерно одинаковы, короче соответствующих члеников и не доходят до основания последующего шипа. Длина 3.7—4.7 мм 8. *S. validus* Sars.
- 9 (2). Вооружение названных члеников иное.
- 10 (14). Эндоподит R1 с 1 внутренней щетинкой. 2-й членик эндоподита R2 без наружных щетинок. 3-й членик эндоподита R3—R4 с 1 наружной щетинкой. Протоподит максиллипеды с 4 поперечными рядами шипиков у наружного края. Наружная лопасть экзоподита R1 редуцированная, без шипиков; на 3-м членике экзоподита R1 шипиков нет; наружные шипы экзоподита R1 все почти равных размеров. Длина 1.17—1.6 мм 18. *S. polaris* Brodsky.
- 11 (10). Эндоподит R1 с 2 внутренними щетинками. 2-й членик эндоподита R2 с 1 наружной щетинкой; 3-й членик эндоподита R3—R4 с 2 щетинками. Протоподит максиллипеды с 2 поперечными рядами шипиков. Наружная лопасть экзоподита R1 с шипиками, 3-й членик экзоподита с шипиками на задней поверхности; проксимальный наружный шип экзоподита короткий, в 1/3 длины дистальных шипов. Длина 1.29—1.47 мм. Самец неизвестен 19. *S. abruptus* Grice et Hulsemann.
- 12 (1). Последний торакальный сегмент короткий, задние углы его не вытянуты в лопасти.
- 13 (20). 2-й членик эндоподита R2 без наружной щетинки. Сегменты торакса без латеральных шипиков.
- 14 (17). На максиллипед поперечный ряд шипов у наружного края имеется только на 1-м членике эндоподита (2-м проксимальном членике).
- 15 (16). Тело удлиненно-овальное, длина цефалоторакса больше чем в 2.4 раза превышает собственную ширину. На гнатооблазе максиллулы проксимально

¹ В таблицу не включен *S. profundalis* stat. nov. (описание его дано под № 20), поскольку у него неизвестно строение R1—R2, которые были обломаны.

- ная когтевидная щетинка (S7)¹ постепенно сужается к концу. 3-й членик экзоподита P1 и P4 с шипиками на задней поверхности. Длина 0.85—1.32 мм. Супраанальная пластинка с длинными волосками 1. *S. abyssalis* Gsbr.
- 16 (15). Тело широкоовальное, длина цефалоторакса меньше чем в 2.4 раза превышает собственную ширину. На гнатобазе максиллы основание проксимальной когтевидной щетинки (S7) вздучно в виде лувковички. 3-й членик экзоподита P1 и P4 без шипиков на задней поверхности. Длина 0.8—1.3 мм. Супраанальная пластинка без волосков 2. *S. longicornis* Sars
- 17 (14). Два проксимальных членика максиллы с попережным рядом шипов.
- 18 (19). Размер тела до 1.5 мм, тело широкоовальное. Протоподит максиллы с попережным рядом коротких шипов и 2—3 попережными рядами мелких зубчиков; 2-й и 6-й членики эндоподита максиллы без шипиков у внутреннего края. Наружный шип 1-го членика экзоподита P2 и P3 не короче, чем шип 2-го членика. 3-й членик экзоподита P1 с шипиками. Длина 1.03—1.5 мм 4. *S. similis* Brodsky.
- 19 (18). Рачки крупнее 1.5 мм, тело удлиненно-овальное, стройное. Протоподит максиллы с 3—4 попережными рядами шипиков, у внутреннего края 2-го и 6-го члеников эндоподита максиллы имеется по пучку шипиков. Наружный шип 1-го членика экзоподита P2 и P3 мельче, чем шип 2-го членика. 3-й членик экзоподита P1 без шипиков на задней поверхности. Длина 1.5—1.8 мм 16. *S. elongatus* Brodsky.
- 20 (13). 2-й членик эндоподита P2 с 1 наружной щетинкой. Сегменты торакса иногда с латеральными шипиками.
- 21 (28). Сегменты торакса с латеральными шипиками на обеих или только на одной стороне.
- 22 (23). На максилле попережный ряд шипов имеется только на 2-м проксимальном членике, шипы крупные, в $\frac{1}{3}$ длины членика. Латеральные шипы на тораксе расположены слева и справа довольно равномерно. Длина 1.67—2.0 мм 6. *S. spinosus* Fagan
- 23 (22). На максилле попережный ряд шипов имеется на двух проксимальных члениках.
- 24 (25). 1—4-й сегменты торакса с шипиками на левой и правой стороне довольно равномерно. Тело удлиненно-овальное, с узкими крыловидными складками по бокам цефалона. Длина и ширина члеников живота почти одинаковая. На эндоподите максиллы шипы примерно в 2 раза крупнее, чем на протоподите. Длина 2.0—2.47 мм 7. *S. horridus* Wolf.
- 25 (24). Расположение латеральных шипиков на тораксе иное.
- 26 (27). Тело широкоовальное, коренастое; крыловидные складки по бокам цефалона узкие. Латеральные шипики на 1-м сегменте торакса имеются на обеих сторонах, на 2—4-м сегментах иногда только на одной стороне. Ширина сегментов живота больше или равна их длине. На протоподите максиллы попережный ряд шипов расположен на высоком бугре, шипы небольшие, в $\frac{1}{7}$ длины членика. Длина 2.4—3.4 мм 12. *S. stellatus* Brodsky
- 27 (26). Тело удлиненно-овальное, стройное. Цефалон с широкими крыловидными складками покровов по бокам. Латеральные шипики на 1—4-м сегментах торакса имеются только слева. Длина сегментов живота больше их ширины. На протоподите максиллы попережный ряд шипов длиной в $\frac{1}{5}$ членика, расположен на невысоком бугре. Длина 2.28—2.6 мм 10. *S. longispinus* Brodsky
- 28 (21). Сегменты торакса без латеральных шипиков.
- 29 (30). Задние углы 5-го сегмента торакса и поверхность каудальных ветвей покрыты волосками. На третьем членике экзоподита P2 довольно мелкие шипики расположены по всей длине. Длина тела 2.42—3.58 мм. Самец неизвестен 5. *S. hirtus* Sars

¹ Нумерацию щетинок гнатобазы максиллы см.: Giesbrecht, 1892.

- 30 (29). Задние углы последнего торакального сегмента и поверхность каудальных ветвей без волосков. На 3-м членике экзоподита P2 2 ряда довольно крепких шипиков.
- 31 (32). 3-й членик экзоподита P1 с шипиками на задней поверхности. Длина 2.0—2.4 мм 14. *S. spinipes* Brodsky
- 32 (31). 3-й членик экзоподита P1 без шипиков на задней поверхности. Длина 1.4—1.95 мм 11. *S. breviceaudatus* Brodsky
- П о с а м ц а м (пять пар ног)
- 1 (4). P5 одноветвистая, резко асимметричная: вся правая нога (протоподит и экзоподит вместе) равна коксиподиту левой.
- 2 (3). Протоподит и экзоподит левой P5 почти равны по длине. Протоподит левой ноги почти равен длине живота. Длина тела 1.66—2.32 мм 4. *S. antarcticus* Wolf.
- 3 (2). Протоподит левой ноги равен по длине 1-му членику экзоподита и доходит только до середины живота. Длина 1.59—1.76 мм 9. *S. angusticeps* Sars
- 4 (4). P5 двухветвистая, асимметрия выражена в значительно меньшей степени, одна нога не более чем на 2 дистальных членика длиннее другой.
- 5 (8). Протоподит правой ноги больше, чем левой, правая нога длиннее левой.
- 6 (7). Эндоподиты обеих ног короткие, почти равной длины, расширенная их часть (основание) короче половины 1-го членика экзоподита своей ноги. Тело широкоовальное, длина 1.44—1.68 мм 18. *S. polaris* Brodsky
- 7 (6). Весь эндоподит левой ноги почти в 2 раза длиннее, чем на правой; основание 1-го членика экзоподита длиннее 1-го членика экзоподита своей ноги. Тело удлиненно-овальное, длина 1.4—1.6 мм 17. *S. similis* Brodsky
- 8 (5). Протоподит левой ноги больше, чем правой. Ноги равной длины или одна длиннее другой.
- 9 (18). 1-й членик антенн с шипиками, расположенными пучком или в ряд.
- 40 (13). Шипы на 1-м членике антенн до проксимального конца базиподита (12). Базиподит правой P5 доходит до проксимального конца базиподита левой. Расширенная часть (основание) эндоподитов обеих ног немного длиннее 1-го членика экзоподита своей ноги. Длина 1.8 мм. Самка неизвестна 15. *S. pseudospinipes* Brodsky
- 42 (11). Базиподит правой P5 доходит до дистальной половины базиподита левой ноги. Основание эндоподитов обеих ног короче 1-го членика экзоподита этой же ноги. Длина 0.9—1.22 мм 1. *S. abyssalis* Gsbr.
- 43 (10). Шипы на 1-м членике антенн расположены звездообразным пучком.
- 14 (15). На дорсальной стороне цефалона чуть ниже уровня прикрепления антенн имеется группа шипов, расположенных овальным пятном. Длина 2.9 мм. Самка неизвестна 13. *S. dorsispinosus* Brodsky
- 15 (14). Шипов на дорсальной стороне цефалона нет.
- 16 (17). Левая нога длиннее правой на половину дистального членика. Оба апикальные щетинки экзоподита правой ноги не короче членика, удлиненные. Основания эндоподитов на обеих ногах заходят за середину 1-го членика экзоподита. Длина 2.55—2.9 мм 12. *S. stellatus* Brodsky
- 17 (16). Левая и правая ноги почти равной длины. Одна из апикальных щетинок экзоподита правой ноги чуть длиннее членика, другая — коротенькая. Основание эндоподита левой ноги меньше половины 1-го членика экзоподита своей ноги, правой — длиннее. Длина 2.1—2.52 мм 10. *S. longispinus* Brodsky
- 48 (9). Шипов на поверхности 1-го членика антенн нет.
- 19 (20). Тело крупнее 4 мм, сегменты торакса выступающие по бокам, короткие, на 3-м сегменте торакса на боках имеется по бугорку 8. *S. validus* Sars.
- 20 (19). Длина тела меньше 4 мм. Латеральных бугорков на 3-м сегменте торакса нет.

- 21 (22). Форма тела самца почти сходная с телом самки, цефалон и 1-й сегмент торакса разделные, длина цефалона и торакса относятся как 1 : 1, антеннулы доходят до конца каудальных ветвей. Эндоподиты P5 шиловидные, на обеих ногах почти равной длины, расширенная часть обеих (без апикальной щетинки) равна длине 1-го членика экзоподита своей ноги. Длина 1.8—2.43 мм 3. *S. magnus* Wolf.
- 22 (21). Самец по форме тела хорошо отличается от самки. Сегменты торакса короткие, все вместе не менее чем в 2 раза короче цефалона, антеннулы не доходят до каудальных ветвей. Если эндоподиты P5 равной длины на обеих ногах, то они короче 1-го членика экзоподита своей ноги.
- 23 (24). Эндоподиты P5 равной длины, основание их короче половины длины 1-го членика экзоподита своей ноги. Длина 1.0—1.4 мм 2. *S. longicornis* Sars
- 24 (23). Эндоподиты P5 не равной длины.
- 25 (26). Основание эндоподита левой P5 равно длине 1-го членика экзоподита этой же ноги, правой — в 1.5 раза длиннее 1-го членика экзоподита своей ноги. Длина 1.5—1.72 мм 11. *S. brevicaudatus* Brodsky
- 26 (25). Основание эндоподита левой P5 составляет не более половины длины 1-го членика экзоподита этой же ноги или же не длиннее этого членика. Основание эндоподита правой P5 чуть длиннее 1-го членика экзоподита своей ноги или равно ему.
- 27 (30). Левая и правая ноги почти равной длины.
- 28 (29). Эндоподит левой ноги не имеет расширенного основания, очень тонкий, не длиннее первого членика экзоподита этой же ноги. Длина 1.45—1.7 мм 24. *S. macrocephalon* sp. nov.
- 29 (28). Основание эндоподита левой ноги составляет около половины длины первого членика экзоподита этой же ноги, апикальная щетинка доходит до середины второго членика. Дорсальная часть цефалона не полностью прикрывает первый тораксальный сегмент. Длина 1.4—1.76 мм 16. *S. elongatus* Brodsky
- 30 (27). Левая нога (без апикальных щетинок) на дистальный членик длиннее правой. Основания эндоподитов равны 1-му членику экзоподита своей ноги. Длина 2.0—2.15 мм 14. *S. spinipes* Brodsky

1. *Spinocalanus abyssalis* Giesbrecht, 1888 (рис. 144, 145).

Giesbrecht, 1888: 335; 1892: 209, tab. 13, fig. 42—48, tab. 36, fig. 49; Faran et Verwoort, 1951d: 2—3, fig. 4f, h (var. *pygmaeus*, part.); Park, 1970: 480, fig. 13—22; Damkaert, 1975: 47, fig. 4—10, 143 (part., только самка); Roe, 1975: 298, fig. 1a—j (*Spinocalanus? abyssalis*, самец); по *S. abyssalis* Sars, 1903; With, 1915; Farran, 1926; Jespersen, 1934.

Самка. — Длина 0.85—1.32 мм. Цефалоторакс со спинной стороны удлиненно-овальный, длина его в 2.4 раза больше ширины; передний конец плавно округлен. Сбоку слитна, начиная с середины цефалона, плавно скошена к вентральной стороне. 4-й и 5-й сегменты торакса могут быть разделены или частично слитными латерально, задние углы последнего сегмента широко закругленные, сегменты торакса без латеральных шпиконок. Цефалоторакс в 3 раза длиннее абдомена. Длина генитального сегмента немного больше его ширины, вентральный выступ сильно развит, толщиной в половину следующего сегмента; нижняя (постерIORная) его часть массивная, нависает над следующим сегментом. Длина каудальных ветвей в 2 раза больше их ширины, они симметричные. Супраанальная пластинка с бахромой из длинных волосков.

Антеннула заходит за каудальные ветви на 4 членика; вооружение члеников типичное для рода. 1-й членик экзоподита антенны с 1 или 2 щетинками, 2-й — по одному ряду щетинок. Жующий край мандибулы с 4 крепкими высокими и 4 более мелкими и более тесно расположенными на дорсальном краю зубцами и гибкой щетинкой. Гнатобаза максиллулы проксимальна с грубой шипов на задней поверхности. Дистальная щетинка на передней поверхности отсутствует. У максиллы наружная щетинка длинная; на задней поверхности у основания

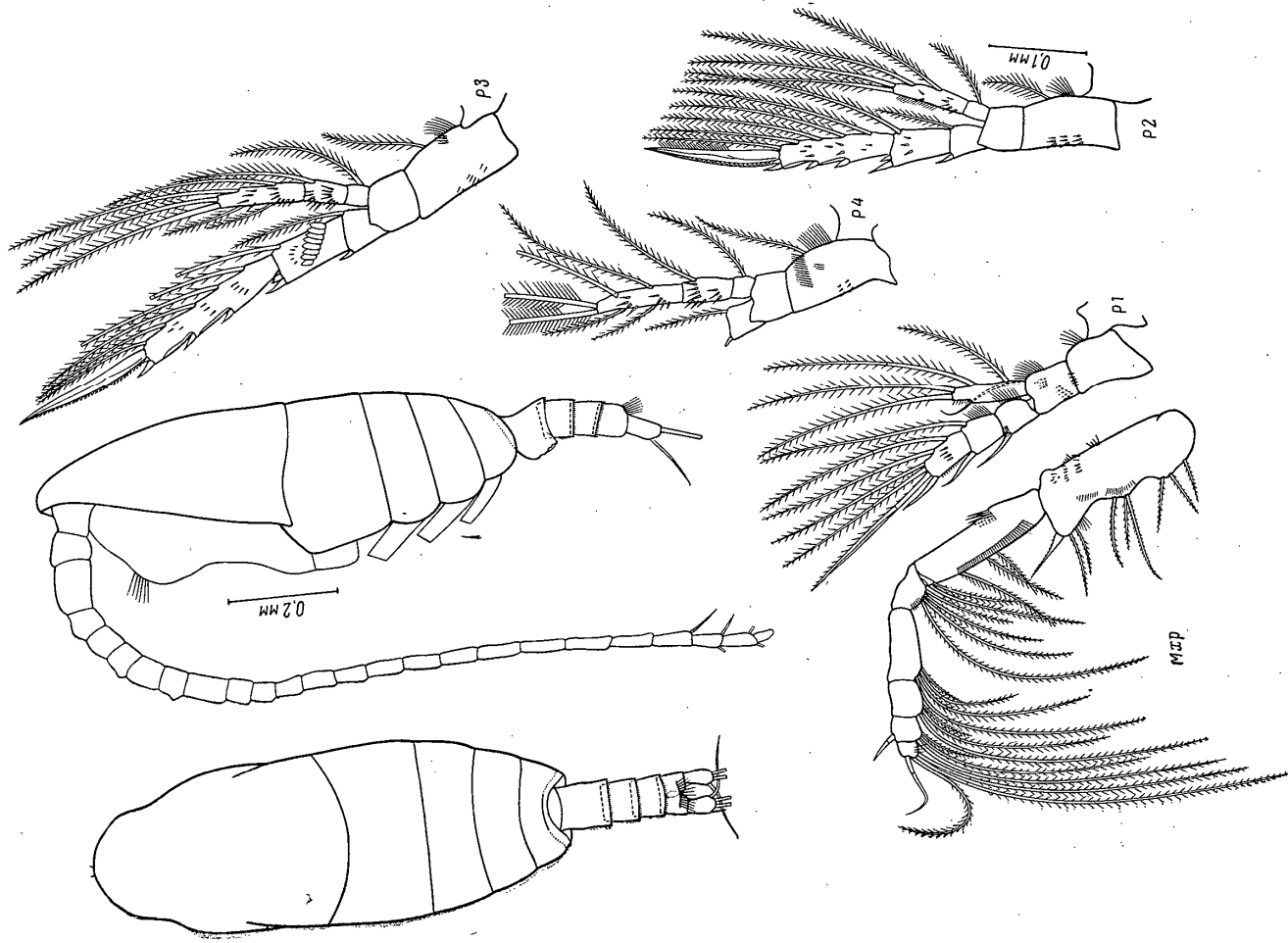


Рис. 144. *Spinocalanus abyssalis* Giesbrecht. Самка. Южная часть Охотского моря, оригинал.

лопасти 5-й имеют шипики. 1-й членок эндоподита максиллипеды у некоторых экземпляров с попережным рядом довольно коротких шипов у наружного края, протоподит попережного гребня шипов у наружного края не имеет, 2-й и 6-й членки эндоподита с шипиками у внутреннего края. Коксоподит и базиподит P1 с редкими щетинками, внутренний край с волосками; членки экзоподита с длинными наружными шипами, вершины которых заходят за основание последующего шипа; 3-й членок иногда бывает с шипиками на задней поверхности. Эндоподит с 2 внутренними щетинками. 2-й членок экзоподита



Рис. 145. *Spinocalanus abyssalis* Giesbrecht. Самец (по: Roe, 1975).

дита P2 с 1 рядом коротких шпиков дистально на задней поверхности; на 3-м членке — 3 ряда шпиков; на 2-м членке эндоподита P2 2 ряда шпиков; наружной щетинки нет. 2-й и 3-й членки экзоподита P3 и P4 с 2 рядами шпиков. На задней поверхности 2-го членка экзоподита P3 и P4 имеется проксимальный ряд из 8—9 широких, уплощенных, клиновидно заостренных шипов и дистальный ряд из 5—6 шпиков; на 3-м членке P3—P4 2—3 группы шпиков (для P4 данные по: Dainkaev, 1975). Апикальный шип экзоподита P2 много длиннее членка, на P3 — короче членка; число зубцов на наружном крае этих шипов следующее: на P2 — 24—38; на P3 — 27—34 и на P4 — 25—29.

С а м е ц. Длина 0,9?—1,2 мм. Со спины цефалоторакс яйцевидный, сбоку спина выгнутая, передний и задний концы плавно округлены. Цефалон и 1-й сегмент торакса слиты, 5-й сегмент, по-видимому, тоже не отделен полностью от 4-го, задние края 3-го сегмента торакса выступающие. Цефалоторакс в 1,7 раза длиннее abdomen.

Антеннулы доходят до середины 2-го сегмента abdomen, 1-й членок с рядом мелких шпиков у дистального края. Коксоподит P4 с шипиками на наружной поверхности, но внутренней щетинки нет. P5 двувостчатая, доходит до конца

2-го сегмента abdomen; левый протоподит крупнее правого; правый базиподит доходит до второй трети левого, последний доходит до середины 1-го членка экзоподита правой ноги. Левая нога длиннее правой на половину дистального членка, левый экзоподит немного длиннее правого, дистальный членок экзоподита левой ноги довольно широкий с 2 маленькими апикальными щетинками; членки экзоподита в порядке уменьшения длины располагаются так: слева — $1=2 > 3$; справа $2=3 > 1$. Правый экзоподит длиннее и тоньше левого. Проксимальная расширенная часть обоих эндоподитов примерно одинаковой длины. Левый эндоподит доходит до середины 3?-го членка левого экзоподита.

Т и п о в о е м е с т о н а х о ж д е н и е. Центральная часть Тихого океана, 1000—4000 м.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Тихий океан от 60° с. ш. до 75° ю. ш. Северная часть Атлантики. Карибское море. Имеются также указания нахождение *S. abyssalis* в Индо-Тихоокеанской области и приантарктических водах. Следует, однако, помнить, что этот вид часто смешивали по крайней мере с такими видами, как *S. longicornis*, *S. breviscaudatus*, *S. horridus*, *S. spinipes* и *S. tergallae*, и многие из старых указаний, не подтвержденных описанием и рисунками, требуют уточнения.

Э к о л о г и я. Океанический, по-видимому, батипелагический вид, встречается на различных горизонтах от 100 м до 4000 м.

П р о с м о т р е н о 3 ♀ и 2 проб из южной части Охотского моря.

П р и м е ч а н и е. Первоописание *S. abyssalis* у В. Гисбрехта (Giesbrecht, 1888, 1892) неполное (не приведены рисунки тела и P2), что в дальнейшем привело к смешению его с другими видами. Так Carc (Sars, 1900) свет в синоним к *S. abyssalis* недостоаточно точно описанный им вид *S. longicornis* Арктического бассейна (Sars, 1900), а также *S. longicornis*, обнаруженный им в Норвежском море (Sars, 1903) (последний фактически оказался самостоятельным видом *S. breviscaudatus* Brodsky, 1950). Характеристика *S. abyssalis* в результате стала менее четкой. Позже было установлено, что сходное вооружение шипами задней поверхности плавательных ног, которое послужило Carcu основой для сведения в синонимы выше названных форм, часто бывает у синонимов и характерно для нескольких видов. Увеличил путаницу Фарран (Farraan, 1926), который предложил название *S. abyssalis* var. *rugicaudus* для более мелких экземпляров из двух обнаруженных им в Бискайском заливе размерных групп этого вида. Более крупные особи, таким образом, стали как бы типовой формой, хотя первоописание у Гисбрехта сделано по мелкому экземпляру.

К. А. Бродский (1950) восстановил видовую самостоятельность *S. abyssalis* Giesbrecht, 1888, *S. longicornis* Sars, 1900 и *S. breviscaudatus* Brodsky, 1950 (последний описан как *S. longicornis* и *S. abyssalis* у Carca (Sars, 1903)), но почти не дополнил первоописания этих видов и не указал на ошибки, содержащиеся в описании *S. longicornis* у Carca (Sars, 1900). Крупная форма *S. abyssalis* в Бискайском заливе, отмеченная Фарраном (Farraan, 1926), возможно, представляет собой *S. breviscaudatus*. Таким образом, характеристика *S. abyssalis* оставалась довольно расплывчатой вплоть до работы Д. Дамкера (Dainkaev, 1975), где дано первоописание этого вида с хорошими рисунками по экземплярам из тропической части Тихого океана вблизи от места, где были получены экземпляры Гисбрехтом. *S. abyssalis* из Карибского моря (Park, 1970), судя по рисункам, имеет более короткий наружный шип 1-го членка экзоподита P1. Но изменчивость этого признака неизвестна и других существенных отличий от тихоокеанских экземпляров не найдено.

Нет пока полной ясности в отношении самцов *S. abyssalis*. Дамкер приводит краткое описание без рисунков экземпляра из Тихого океана и идентифицирует с ним самцов, описанных Парк (Park, 1970) из Карибского моря как *S. rabbyssalis*. Мы склонны в отличие от Дамкера пока рассматривать последний вид как самостоятельный (см. также примечание к *S. longicornis*). Описание (и рисунки) самца *S. abyssalis* здесь даем по Рой (Roe, 1975). Оно сделано по экземплярам из северо-восточной части Атлантики (18° с. ш., 25° в. д.) и несколько отличается от приведенного у Дамкера. От самцов *S. rabbyssalis* Park, 1970 описанные Рой самцы отличаются более выступающими задними краями 3-го сегмента торакса и несколько иным строением P5.

2. *Spinocalanus longicornis* Sars, 1900 (рис. 116, 117).

Sars, 1900: 75, tab. 22, fig. 1—12 (только самка); Mrazek, 1902: 509—512, 521, tab. 4, fig. 1—12, tab. 5, fig. 1 (*schaudini*); Fargan, 1926: 243 (var. *pygmaeus*, part.); Бродский, 1950: 133, рис. 54; Vidal, 1971: 19, 24, fig. 48—49, 52—55; Damkaer, 1975: 20, fig. 11—34.

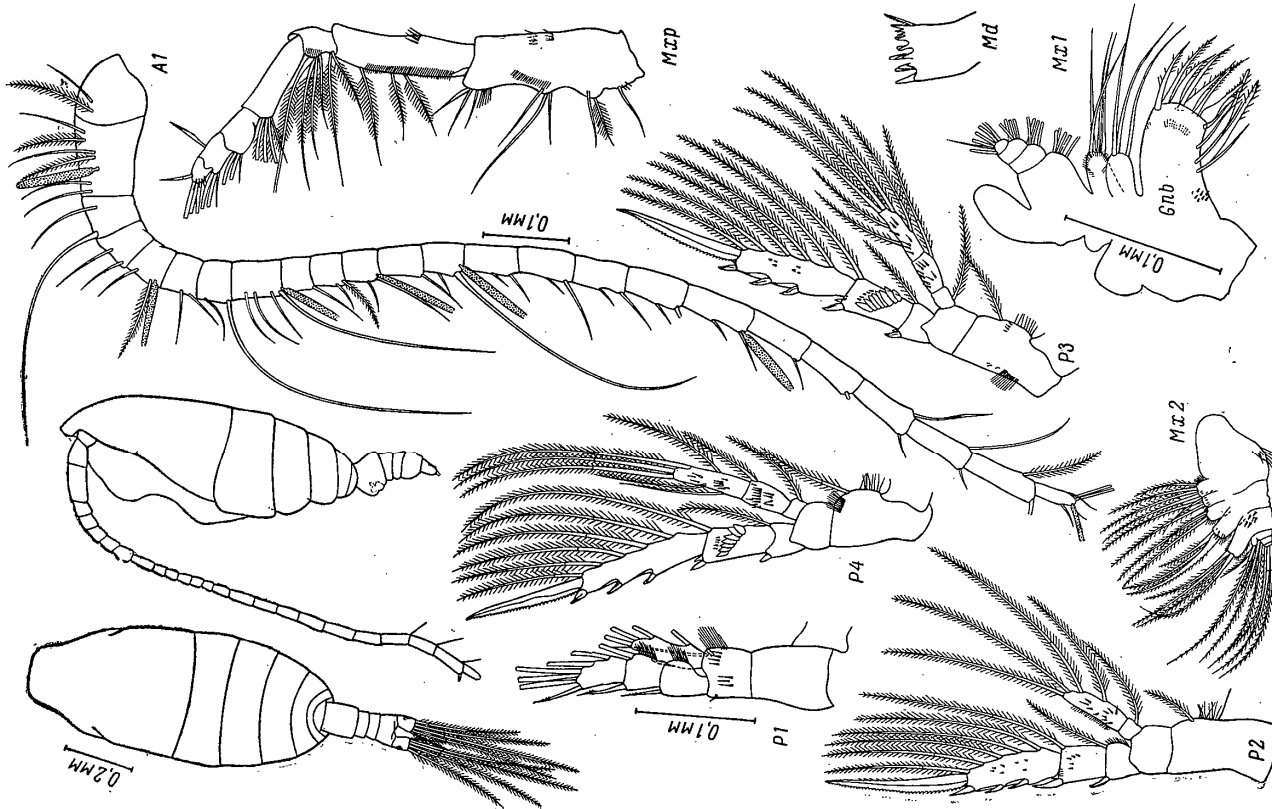


Рис. 116. *Spinocalanus longicornis* Sars. Самка. A1 — по: Damkaer, 1975; остальные рисунки — Арктический бассейн, оригинал.

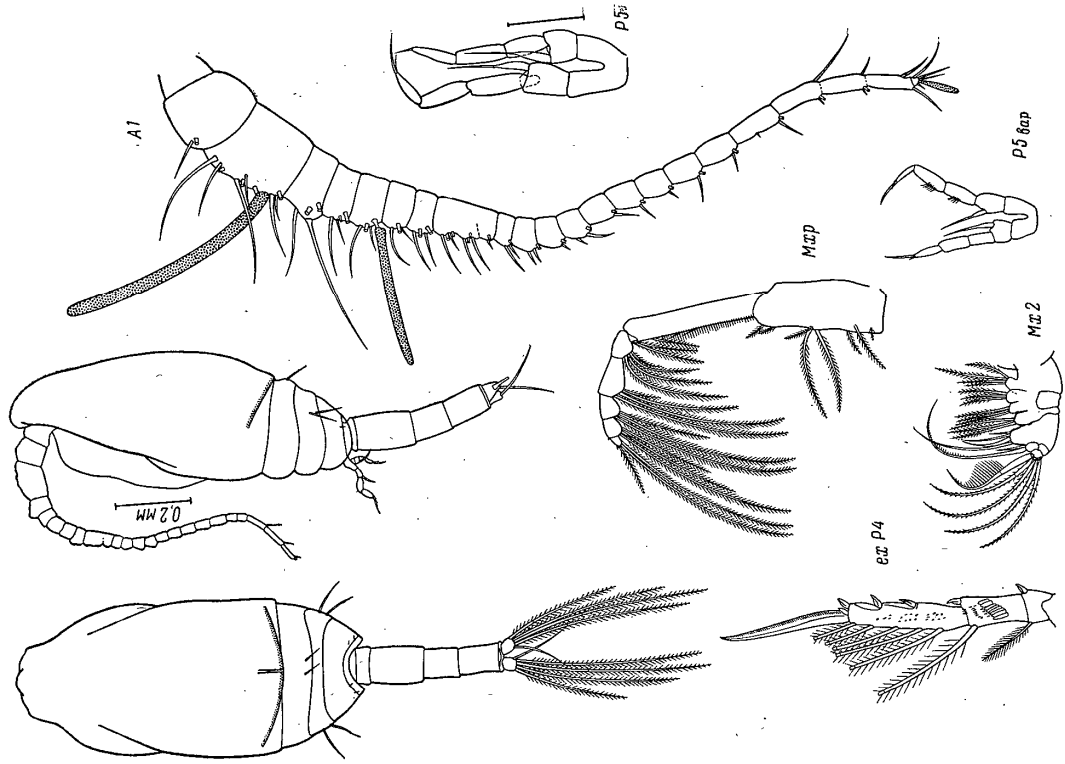


Рис. 117. *Spinocalanus longicornis* Sars. Самец. P5вар, A1 и экзоподит P4 — по: Damkaer, 1975; остальные рисунки — Арктический бассейн, оригинал.

Самка. Длина (0.8?) 0.90—1.30 мм. Цефалоторакс овальный (яйцевидный), длина его менее чем в 2.4 раза превышает ширину; передний конец почти усеченный, сбоку спина слабо выпуклая, передний конец от 1/5 длины кошпен к вентральной стороне. 4-й и 5-й сегменты обычно разделены, иногда частично слитые, задние углы последнего широкоокругленные. Сегменты торакса без латеральных шпиков. Цефалоторакс примерно в 3.5 раза длиннее abdomen. Ширина генитального сегмента почти равна его длине (по:

Sars, 1900 со спин в передней половине генитальный сегмент слегка вздутый). Вентральный выступ генитального сегмента толщиной в четверть следующего сегмента абдомена. Кaudальные ветви симметричные, длина их в 1.5 раза больше ширины, на их наружных краях имеется по группе щипков. Супраанальная пластинка не окаймлена волосками. Антеннулы выходят за каудальные ветви на 3—4 членка, вооружение отличается от типичного для рода на 1-м членке, где имеется 2 щетинки вместо 3. Строение ротовых конечностей, как у *S. abyssalis*, за исключением того, что основание проксимальной когтевидной щетинки гнатобазы максиллулы вздута в виде луковички, на максиллипе поперечные щипы у наружного края 1-го членка эндоподита мельче и на дистальном членке эндоподита имеются 2 уплощенные голые щетинки (1 наружная и 1 апикальная), а не 1 наружная. Вооружение P1 тоже в основном, как у *S. abyssalis*, наружные щипы экзоподита доходят до или заходят за основание следующего членка без щипов на задней поверхности, по наружному краю длина членников, начиная от проксимального, относятся как 1:0.9:1.1.

Вооружение P2—P4 тоже почти как у *S. abyssalis*, за исключением того, что на 3-м членке экзоподита P4 на задней поверхности щипов нет. Апикальная щетинка экзоподита на P2 не менее чем в 1.5 раза длиннее самого членка, на P3 — слегка длиннее членка. Число зубцов на апикальных щипах на P2 — 31—44, на P3 — 30—43, на P4 — 24—35.

Самец. Длина 1.0—1.4 мм. Со спинной стороны цефалоторакс яйцевидный, передний конец усеченный (почти перпендикулярен продольной оси тела), имеет небольшой выступ медиально, в передней $\frac{1}{3}$ длины имеются латеральные выступы; при рассматривании сбоку спина слабо выпуклая, цефалоторакс длавно округлен спереди и сзади. Абдомен в 2 раза короче цефалоторакса. Длина 2—4-го сегментов абдомена в 1.5—2 раза превосходит ширину; 1-й и особенно 5-й сегменты очень короткие. Длина каудальных ветвей чуть больше их ширины, они симметричные.

Антеннула доходит до конца 4-го сегмента торакса. Отличия в вооружении от типичного для рода следующие: на 4-м членке — 2 щетинки, на 8-м — 2 щетинки, 2 эстетаска, на 15-м — 1 щетинка, 1 эстетаск, на 19-м — 1 щетинка, 1 эстетаск; справа на 20-м членке — 1 щетинка; слева на этом членке — 1 эстетаск.

Мандибулярная пластинка, гнатобазы максиллулы и максилла редуцированы, рудименты вооружения имеются. На максилле щетинки 5-й лопасти голые, остальные длинные щетинки эндоподита более крепкие и широкие, чем у самки, и с более крепкими щипками; щипков у основания 5-й лопасти нет, наружной щетинки нет. На максиллипе наружные щетинки двух последних членников эндоподита рудиментарные; поверхность всех членников без щипков.

P1, как у самки, только наружные щипы экзоподита шире, короче и с гладкими вершинами. P2 тоже, как у самки, но наружные щипы экзоподита длиннее, чем у самки. Коксодит P4 без вооружения, 1—3-й членки эндоподита, как у самки, но щипков в каждом ряду больше. Задняя поверхность 2-го членка экзоподита P4 с рядом из 8 уплощенных клиновидных щипков; дистальнее кругом расположены 15 мелких щипков; 3-й членок с тремя продольными группами щипков; зазубренность апикального шипа более мелкая, чем у самки, имеется около 50 зубчиков. P5 доходит до конца 2-го сегмента абдомена, двухветвистая. Левая нога длиннее правой почти на дистальный членок; левый багзитопит доходит до половины — второй трети длины правого 1-го членка экзоподита. Эндоподиты рудиментарные, одночлениковые, шпильчатые, почти одинаковой длины; левый эндоподит (включая дистальную щетинку) доходит до первой трети длины 2-го членка леного экзоподита; правый эндоподит доходит до 3-го членка правого экзоподита. Внутренний край левого 1-го и 2-го членников экзоподита с длинными волосками. Дистальные членники обоих экзоподитов с двумя апикальными щетинками: короткой и несколько более длинной.

Замечание. Самка *S. longicornis* отличается от *S. abyssalis* пропорциями тела, а также наличием измененной когтевидной щетинки со вздутым в виде луковички основанием на гнатобазе максиллулы, более мелкими щипками

на наружном крае 1-го членка эндоподита максиллидеды, наличием 2 уплощенных голых щетинок на дистальном членке максиллидеды и отсутствии щипов на 3-м членке экзоподита P4. Наружный шип 2-го членка экзоподита P2 доходит до основания проксимального шипа 3-го членка.

Типовое местонахождение. Евразийская часть Арктического бассейна, глубина 100 м.

Распространение. Центральная часть Арктического бассейна, Северо-восточная часть Тихого океана, Северная часть Атлантического океана с приполярными морями.

Экология. В Тихом и Атлантическом океанах вид встречается на глубине более 200 м, в Арктическом бассейне — на меньших глубинах, вплоть до приповерхностных слоев.

Промоностроено 350 ♀ и 18 ♂ из Арктического бассейна и Охотского моря (26 проб).

Причине. Sars (Sars, 1900) в первоописании самки не отметил наличие хорошо развитых щипов на задней поверхности экзоподитов P2—P4 и ошибочно указал наличие наружной щетинки на 2-м членке эндоподита P2. Дамкер (Damkaer, 1975) переследовал препараты Сарса и уточнил все эти детали. В работе Сарса (Sars, 1900) фактически дано описание самца *Mitostolanus*, а не самца *S. longicornis*. По данным Дамкера, щипы на 1-м членке эндоподита максиллидеды имеются у *S. longicornis* не постоянно. В Арктическом бассейне встречаются особи с поперечным рядом щипов на левой и правой конечностях, особи с щипами только на левой конечности, а также особи, вообще не имеющие поперечного ряда щипов на максиллиде. В синоним к *S. longicornis* Sars, 1900 Дамкер (Damkaer, 1975) свел описанных из Карибского моря самок *S. parabyssalis* Park, 1970. Но у последних, судя по рисункам Парка, основание проксимальной щетинки жутоющего края гнатобазы максиллулы не вздута в виде луковички, ряд щетинок на передней поверхности гнатобазы отсутствует, наружный шип 2-го членка экзоподита P2 не доходит до основания следующего, наружный шип 1-го членка экзоподита P1 тоже короткий, поэтому мы считаем *S. parabyssalis* Park, 1970 самостоятельным видом.

Таким образом, к настоящему времени известно 5 видов *Spinocalanus* (*S. abyssalis*, *S. longicornis*, *S. elongatus*, *S. similis* и *S. parabyssalis*) с двумя внутренними щетинками на эндоподите P1, без наружных щетинок на 2-м членке экзоподита P2—P4, с рядом уплощенных щипков на 2-м членке экзоподита P3—P4 и без вооружения из щипков на тораксе. Самцы этих видов также характеризируются рядом групповых признаков: небольшой асимметрией P5, короткой утолщенной частью эндоподитов, не превышающей длины 1-го членка экзоподита своей ноги на одной или на обеих ногах и хорошо отличающейся от самок формой тела.

3. *Spinocalanus magnus* Wolfenden, 1904 (рис. 118 и 119).

Wolfenden, 1904: 148; Farran, 1905: 30, pl. 3, fig. 1—12; Sars, 1907: 5 (attribution); Wolfenden, 1914: 216, fig. 8, pl. 26, fig. 3—5; Sars, 1924—1925: 33, pl. 9, fig. 8—15; Rose, 1937: 151, fig. 1—3 (*heterocaudatus*, non Rose, 1924: 345—348, 15 figs.); Mori, 1942: 568, pl. 14, fig. 1—6 (*pacificus*); Davis, 1949: 22, fig. 25—26; Бродский, 1950: 423, рис. 43 (частично, только из Тихого океана); Парка, 1956: 394, fig. 15; Grice, 1971: 275, fig. 1, 3 G—H; Damkaer, 1975: 26, fig. 35—42.

Самка. Длина 1.87—3.1 мм. Тело стройное, удлиненное, со спинной стороны передний конец треугольной формы; цефалоторакс с наибольшей шириной немного кзади от середины, задние углы 5-го сегмента торакса удлиненные, круто округленные доходят примерно до середины генитального сегмента (их длина варьирует) и тесно прилегают к нему; сбоку передний конец сегмента округленный, вершина головы высокая, сдвинута к спине; наибольшая толщина цефалоторакса (в области 1-го сегмента торакса) в 2.6—3 раза меньше его длины, спина слабо выпуклая. Сегменты торакса без латеральных щипков. Цефалоторакс в 3.3—5.2 раз длиннее абдомена. Генитальный сегмент немного длиннее, чем два следующих; вентральный выступ выдается примерно на $\frac{1}{3}$ толщины следующего сегмента верхний и нижний (задний) его края почти

параллельны друг другу. Свободный край щитка генитального поля утолщен в медиальной части. Анальный сегмент равен по длине предыдущему. Длина

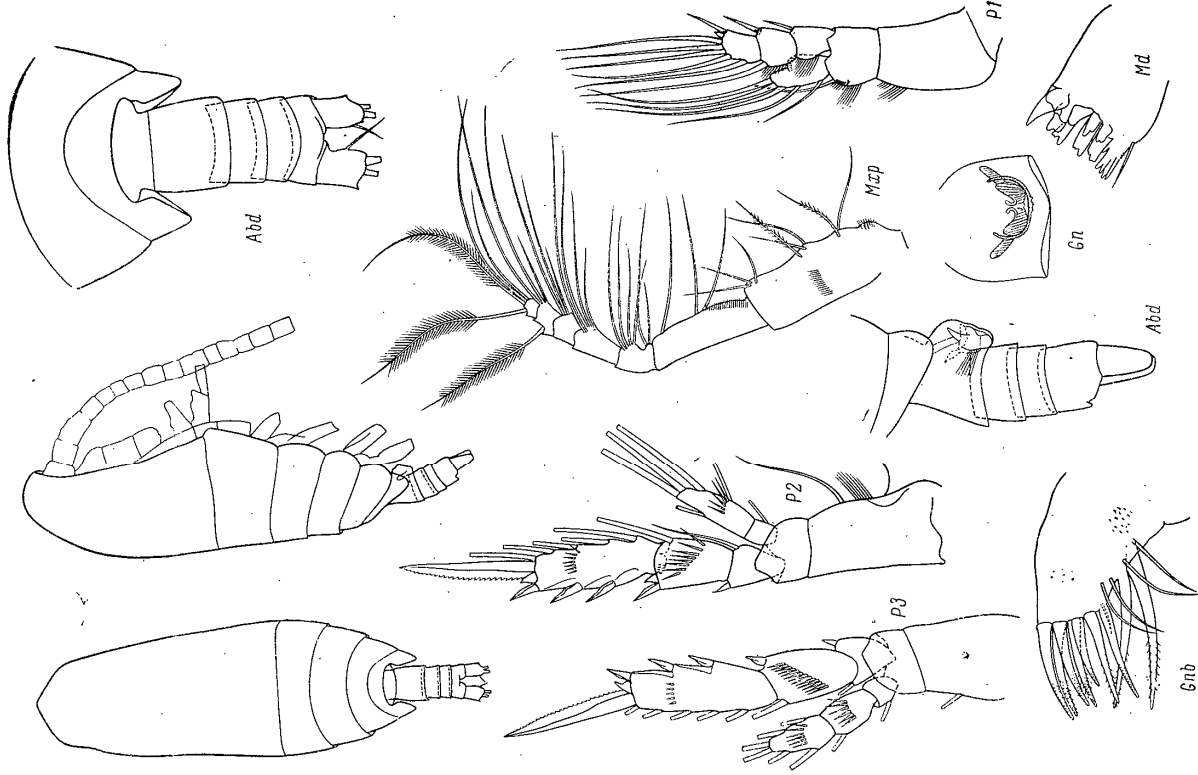


Рис. 148. *Spinocalanus magnus* Wolfenden. Самка. Гвинейский залив, оригинал.

каудальных ветвей немного больше ширины, левая ветвь немного крупнее правой, вторая апикальная щетинка левой ветви толще и длиннее остальных, расположение внутренних щетинок асимметричное. Антенулы 24-члениковые (8-й и 9-й членики слиты), могут немного заходить за каудальные ветви. Наружный край максиллы проксимально вздут, но вооружения здесь не имеет, на-

ручаяя щетинка отсутствует, шпоров у основания 5-й лопасти нет. 2-я внутренняя лопасть максиллулы с 5 щетинками, эндоподит имеет всего 15 щетинок. 2 проксимальных членика максиллулы без поперечного гребня шпоров у наружного края, на протоподите на передней поверхности посередине имеется ряд шпиков, продольный ряд жестких волосков на 1-м членике эндоподита. Доходит до проксимальной щетинки; наружные щетинки двух дистальных члеников эндоподита крепкие, длинные, в редких волосках, шпиков у внутреннего края 3-го и 4-го члеников эндоподита нет (в отличие от *S. antarcticus*).

Коксоподит P1 с волосками на внутреннем крае, базиподит — с волосками и шпиками на внутреннем крае и поперечным рядом мелких шпиков дистально у наружного края. 1—2-й членики экзоподита P1 тоже с рядом мелких шпиков дистально у наружного края, 3-й членик без шпиков на поверхности; наружные шпика с шероховатыми вершинами, проксимальный почти доходит до основания среднего шпика, средний — заходит за основание дистального шпика, последний немного крупнее; эндоподит с 3 внутренними щетинками, внутренняя его лопасть с поперечным рядом шпиков на передней поверхности. Коксоподит P2—P3 с волосками проксимально от внутренней щетинки, поверхность голая, коксоподит P4 на задней поверхности с рядом шпиков проксимально и поперечным рядом шпиков у основания внутренней щетинки.

Наружный шип 1-го членика экзоподита P2 меньше дистальных, он прямой, не изогнут как у *S. angusticeps*. 2-й членик эндоподита P2 с 1 наружной щетинкой. 2-й членик экзоподита P2—P4 с косым рядом длинных шпоров на задней поверхности и рядом шпиков у дистального края на передней поверхности, 3-й членик экзоподита P2—P3 с поперечным рядом крепких шпоров на задней поверхности на уровне среднего наружного шпика, на P4 — шпоров нет, 2-й членик эндоподита P3—P4 с рядом длинных шпоров проксимально и у дистального наружного угла еще ряд более мелких шпоров, переходящий на переднюю сторону, на P2 на этом членике только один ряд шпоров. 3-й членик эндоподита P3—P4 с одним рядом длинных шпоров на задней поверхности дистально. Апикальный шип экзоподита имеет 24—29 зубцов на P2; 20—25 — на P3; 24—25 — на P4.

С а м е ц. Длина 1.80—2.43 мм. Тело, почти как у самки. Со спинной стороны цефалоторакс удлиненно-овальный, передний конец с медиальным выступом. Цефалон почти равен тораксу, они разделены, задние углы 5-го сегмента торакса округленные; при рассмотрении сбоку спинная сторона цефалона от середины резко скошена к вентральной стороне. Цефалоторакс в 2.5 раза длиннее абдомена. Анальный сегмент длиной в $\frac{2}{3}$ каудальных ветвей. Длина каудальных ветвей почти в 2 раза больше ширины, они симметричные. Антенулы доходят до конца каудальных ветвей, 1-й членик без пучка шпиков или щетинок, членики 8-й и 9-й слитые, длинные, 25-й членик не редуцирован. Отклонение в вооружении следующее: на 4-м и 8-м члениках имеется по 2 щетинки и 1 эстагаску, на 15-м и 19-м члениках — по 1 щетинке и 1 эстагаску, справа 20-й членик без вооружения, слева — с 1 эстагаском. Коксоподит P4 с внутренней щетинкой, доходящей до середины базиподита. P5 двухветвистая, доходящая почти до заднего края 3-го сегмента абдомена. Протоподит левой ноги немного длиннее, чем правой; левый базиподит слегка не доходит до середины правого 1-го членика экзоподита. Правая нога немного

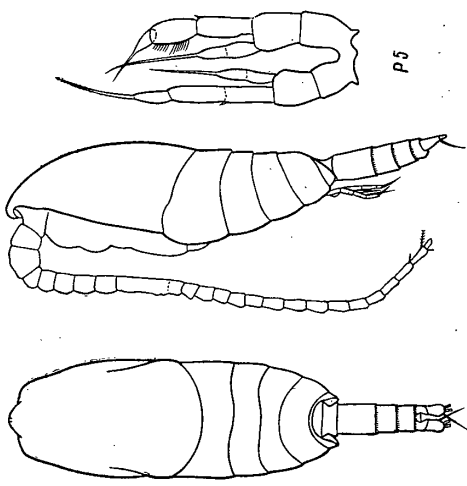


Рис. 149. *Spinocalanus magnus* Wolfenden. Самец (по: Damkaer, 1975).

длинее левой, ее экзоподит, включая апикальную щетинку, длиннее левого, правый эндоподит, напротив, короче. Размер члеников экзоподита на левой ноге $1 > 2 > 3$, на правой $1 = 2 > 3$. 1-й членик экзоподита на обеих ногах с короткой уплотненной щетинкой на наружном крае дистально. Посередине обоих эндоподитов имеются следы шва. Внутренний край 2-го членика левого экзоподита с длинными волосками. Последний членик экзоподита обеих ног только с 1 уплотненной щетинкой.

Примечание. Первописание Вольфендена (Wolfenden, 1904) было очень кратким. Первым привел подробное описание вида Фарран (Farrah, 1905), но отметил, что плавающие ноги, как у *S. abyssalis*, что неверно; однако эндоподит P1 он правильно изобразил с 5 щетинками (у Rose, (1937) P1 описана неверно). Фарран отметил асимметрию каудальных ветвей, но, по-видимому, ошибочно указал более крупную правую ветвь.

Роз (Rose, 1937) описал из Алжирского залива вид *S. heterosaidatus*, который фактически отличается от *S. magnus* только более длинными задними углами 5-го сегмента торакса: они доходят до конца генитального сегмента. Больше нахождения *S. heterosaidatus* в литературе не сообщалось, напротив, *S. magnus* встречен в Алжирском заливе неоднократно. Возможно, как предполагает Дамкер, Роз имел дело с уродливым экземпляром. Самец, описанный Розом, как *S. heterosaidatus*, по мнению Фервурта (Vervoort, 1946), вообще не относится к роду *Spinocalanus*.

Вид *S. pacificus*, описанный Мори (Mori, 1942) из района Палао, по мнению Дамкера (Damkaer, 1975), представляет собой самку V колеподиной стадии *S. magnus*.

Описание самца этого вида имеется у Танаки (Tanaka, 1956с) и Дамкера (Damkaer, 1975). Мы приводим последнее с сокращениями. Самцы *S. spinipes*, описанные Дамкером в синоним к *S. magnus*, отличаются от самцов последнего более короткими и выступающими члениками торакса (см. описание *S. spinipes*), а также более асимметричной P5 и не могут быть сведены в синоним к последнему.

Из Тихого океана *S. magnus* описан рядом авторов (Davies, 1949; Бродский, 1950; Танака, 1956с; Дамкаер, 1975). Вооружение поверхности члеников плавательных ног тихоокеанских экземпляров полностью соответствует таковому атлантических (и сопредельных морей), по форме тела, на наш взгляд, у первых отличается (см.: Танака, 1956с, fig. 15; Дамкаер, 1975, fig. 35—40): передний конец широко округленный, а не треугольный, наибольшая ширина цефалоторакса в передней трети, а не кзади от середины, задние углы 5-го сегмента торакса менее удлиненные. Возможно, в Тихом океане предельно по крайней мере другой подвид *S. magnus*, что предполагал уже К. А. Бродский (1950). Типовое местонахождение. Северо-восточная Атлантика, 500—1800 м.

Распространение. Атлантический океан за исключением приарктических морей, Средиземное и Карибское моря. Антарктика. Индийский океан? Тихий океан — умеренные воды и центральная часть.

Экология. Вид с широким диапазоном вертикального распространения: в Атлантике, и в Тихом океане встречен в приповерхностных горизонтах 50—100 м, и на больших глубинах 1000—2000 м.

Просмотрено 10 ♀ (1 проба) из Гвианейского залива.

4. *Spinocalanus antarcticus* Wolfenden, 1906 (рис. 120 и 121).

Wolfenden, 1906: 43, pl. 14, fig. 6—9; 1914: 217, fig. 9; Бродский, 1950: 423, рис. 43 (*magnus*, part.; только из Ледовитого океана); Johnson, 1963: 94, fig. 2 (*Spinocalanus? sp.*); Bradford, 1971: 48, fig. 28—29 (*magnus*); Virda, 1971: 18, 23, fig. 34—35, 38, 40—41 (*magnus*); Дамкаер, 1975: 30, fig. 43—66; по *S. magnus* Wolfenden, 1904.

Самка. Длина 2.25—3.15 мм. Цефалоторакс со спины широкоовальный, крепкий, с большим диаметром поперечного сечения, чем у *S. magnus*, и наибольшей шириной посередине. Толщина цефалоторакса в 2—2.5 раза меньше его длины. Передний конец широко округленный, сбоку спина выпуклая, от уровня



Рис. 120. *Spinocalanus antarcticus* Wolfenden. Самка. Аргтигский бассейн, оригинал.

соответственно 4, 4 и 7 щетинок. У максиллы проксимальная часть наружного края задута и иногда бывает покрыта шипиками, наружная щетинка отсутствует, на 1-й лопасти 6 щетинок, у основания 5-й лопасти шипиков нет. Два проксимальных членика максиллинеды без поперечного гребня шипов у наружного края, на протоподите на наружной поверхности посередине имеется поперечный ряд жестких волосков, на 1-м членике эндоподита продольный ряд волосков, внутреннего края доходит до проксимальной щетинки (а не до дистальной, как у большинства видов); у внутреннего края 3-го и 4-го члеников эндоподита имеется по группе шипиков, на 2-м и 6-м члениках шипиков нет; наружные щетинки дистальных члеников длинные, крепкие, в волосках.

Строение P1—P4 в общих чертах, как у *S. magius*, но на 3-м членике экзоподита P4 на задней поверхности вооружения нет, а на передней поверхности имеется ряд коротеньких шипиков на уровне срединного наружного шипа. Аликальный шип экзоподита имеет зубчиков на P2—36—44; на P3—32—40 на P4—31—44.

Самец. Длина 1.66—2.32 мм. Цефалоторакс со спинной стороны широко-овальный. Цефалон и торакс раздельные, почти равной длины, задние углы 5-го сегмента торакса почти не удлинены, широко округленные. Абдомен в 2.5 раза короче цефалоторакса. Анальный сегмент длиной в $\frac{2}{3}$ каудальных ветвей. Длина каудальных ветвей в 1.5 раза больше ширины, левая ветвь немного крупнее правой, 2-я щетинка левой ветви немного длиннее, чем правая; внутренняя щетинка редуцирована, короткая наружная щетинка имеется.

Антеннулы заходят за каудальные ветви на 2—3 членика, проксимальный членик без шипов и щетинок, 8-й и 9-й членики слиты, 25-й не редуцирован; отклонения в вооружении следующие: на 4-м и 8-м члениках имеется по 2 щетинки и 1 эстетаску, на 15-м и 19-м члениках — по 1 щетинке и 1 эстетаску, на 20-м членике правой антеннулы — 1 щетинка, левой — 4 эстетаск. Мандибулярная пластинка редуцированная, с рудиментами зубцов. Максиллипеда с рудиментарными щетинками на протоподите, внутренние щетинки двух дистальных члеников несколько уплощенные, без вооружения, их наружные щетинки рудиментарные. Коксоподит и базиподит P4 с волосками на внутреннем крае, поверхность эндоподита голая; проксимальный наружный шип экзоподита почти доходит до основания следующего, дистальные немного длиннее, поверхность третьего членика без шипиков. P2—P4 как у самки, но на передней поверхности 3-го членика экзоподита P4 отсутствует ряд шипиков. Аликальный шип экзоподита на P2—P4 с более мелкой зазубренностью (зубцов около 50). P5 одноветвистая, сильно асимметричная. Правая нога доходит до середины 3-го сегмента абдомена, и короче коксоподита левой, левая — значительно превосходит длину абдомена. Длина члеников экзоподита уменьшается дистально на обеих ногах, 3-й членик экзоподита на правой ноге с аликальной щетинкой, на левой ноге — с короткими волосками на нескольких внутренней проксимальной части и с аликальным пальцевидным выростом. Протоподит и экзоподит левой ноги почти равны по длине.

Замечание. *S. magius* и *S. antarcticus* — виды, хорошо отличающиеся от прочих видов *Spinocalanus*, но довольно сходные между собой. Самка *S. antarcticus* отличается от *S. magius* формой тела, резко выраженной асимметрией каудальных ветвей, наличием шипиков на поверхности 3-го и 4-го члеников эндоподита максиллинеды и наличием шипиков на 3-м членике экзоподита P1 (иногда шипики имеются только на одной ноге).

Типовое местонахождение. Идроканский сектор Антарктики, 1200 м.

Распространение. Антарктика. Арктический бассейн, Гренландское, Норвежское и Охотское моря.

Экология. Встречен на различных горизонтах от 200 до 4000 м. Просмотрено 135 ♀ и 8 ♂ из 33 проб из Арктического бассейна, Норвежского, Гренландского и Охотского морей.

Примечание. У Вольфендена (Wolffenden, 1906, 1914) *S. antarcticus* изображен с почти не удлиненными задними углами 5-го сегмента торакса, что Дамкер (Damkaer, 1975), исследовавший экземпляры из арктических и антарктических вод, относит за счет неточности рисунка Вольфендена, Дамкер,

прикрепления антенн скошенная к вентральной стороне. Шов между цефалон и 1-м сегментом торакса слабо заметный, 4-й и 5-й сегменты торакса раздельные, последний с удлиненными и округленными задними углами, доходящими до середины генитального сегмента. Сегменты торакса без латеральных шипиков. Цефалоторакс в 4.2—5 раз длиннее абдомена. Проксимальная часть генитального сегмента абдомена на спинной стороне, по-видимому, иногда бывает с шипиками (по: Damkaer, 1975, fig. 45); мы этих шипиков не обнаружили ни у одного экземпляра. Толщина генитального сегмента почти равна его длине.

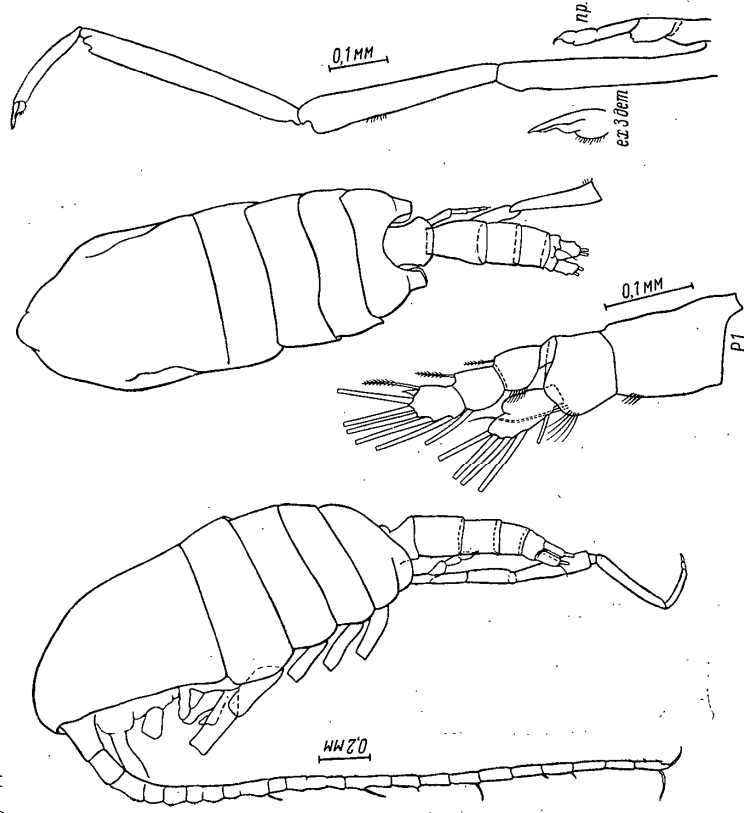


Рис. 124. *Spinocalanus antarcticus* Wolffenden. Самец. Арктический бассейн, оригинал.

Вентральный выступ толщиной в $\frac{1}{3}$ следующего сегмента абдомена. Шиток генитального поля с шириной, в 1.5 раза превышающей его длину, свободный край округленный. Дорсальная часть сперматек мешковидная, удлиненная, резко отклонена к переднему кону рачка. Длина каудальных ветвей больше их ширины; левая ветвь заметно крупнее правой, каудальные щетинки тоже асимметричные, 2-я аликальная щетинка левой ветви самая толстая и длинная, длина ее превышает 6 мм, расположение внутренних щетинок асимметричное; иногда имеется наружная латеральная коротенькая щетинка.

Антеннулы длиннее тела на 1—3 членика. 1-й членик экзоподита антенн без щетинок, 2-й — с 2 щетинками. 4-й членик эндоподита мандибулы с 2 щетинками и с шипиками на поверхности, 2-й — с 10 щетинками. Мандибулярная пластинка с пучком шипиков почти посередине наружной поверхности, на жующем крае вентрально 5 крупных зубцов и дорсально 4 узких, плотно сидящих на высоком основании, покрытом волосками, и дорсальная щетинка. На гнатобазе максиллы на передней поверхности отсутствует ряд щетинок, параллельный жевательному краю, задняя поверхность покрыта редкими мелкими шипиками, в проксимальной части имеется группа крепких шипов, 2-я внутренняя лопасть с 6 щетинками, 3-я — с 4 и членики эндоподита имеют

к сожалению, не отметил, по экземплярам из какого района сделан рисунок самки в его работе, самцов он исследовал только из Арктического бассейна. Самки, изображенные у Дамкера, а также исследованные нами, отличаются от первоописания также длиной антеннул, прерывающих длину тела на 1-3 членика. По данным Вольфендена, антеннула *S. antarcticus* короткая, достигающая до 2-го сегмента абдомена. По поводу этого отличия Дамкер не сделал никаких замечаний. Распространение вида здесь приводится по данным последнего, но остается весьма желательным тщательно сравнить экземпляры из бассейнов Арктики и Антарктики.

5. *Spinocalanus hirtus* Sars, 1907 (рис. 122).

Sars, 1907 : 5; 1924, pl. 9, fig. 1-7 (*S. hirtipes*, *larsus calami*); 1925 : 32; Damskaer, 1975 : 35.

Самка. Длина 2.12—3.58 мм. Тело коренастое, цефалоторакс со спинной стороны яйцевидный, передний конец от уровня антенн сужен, широко округленный, сбоку цефалон заметно сужается к переднему концу, спина почти прямая. Цефалон и 1-й сегмент торакса раздельные, почти равной длины, 5-й сегмент отделен от 4-го плохо заметным швом. Задние углы 5-го сегмента слегка удлинены, округленные, с жесткими волосками. Цефалоторакс в 3.5—4 раза длиннее абдомена. Генитальный сегмент по длине равен двум последующим, в задней части немного вздут по бокам (вид со спины). Длина каудальных ветвей немного больше собственной ширины, со спинной стороны они покрыты тонкими волосками. Антеннулы почти равны по длине телу. Эндоподит Р1 с 2 внутренними щетинками (всего щетинок 4). Поверхность коксоподита Р1—Р4 плотно покрыта короткими волосками. 2-й членок экзоподита Р2—Р4 с двумя рядами узких, острых щипков, 3-й членок — с короткими щипками вдоль всей задней поверхности членика. 2-й и 3-й членки эндоподита Р2 и Р3 тоже на задней поверхности имеют по 2 ряда довольно длинных щипков. 2-й членок эндоподита Р2 с 1 наружной щетинкой.

Самец неизвестен.

Примечание. Вид, по-видимому, редкий. Сарс (Sars, 1907, 1924, 1925) описал этот вид по единственной самке. В дальнейшем он встречен всего дважды: 1 экземпляр в Арафурском море на глубине 653—1000 м (Verwoort, 1949) и 2 экземпляра в восточной части Северной Атлантики (вблизи от места, где пойман типовой экземпляр (Grise, Hulsemann, 1965), но последние крупнее типового экземпляра и коксоподиты Р1—Р4 имеют только 2 ряда волосков, а не сплошь покрыты ими).

Типовое местонахождение. Северо-восточная Атлантика. 0—5000 м.

Распространение. Северная Атлантика. Индо-Тихоокеанская область (Арафурское море).

6. *Spinocalanus spinosus* Fagan, 1908 (рис. 123).

Fagan, 1908 : 27, pl. 1, fig. 40; Fagan et Verwoort, 1951d : 2, figs. 4b, d—e; Park, 1970 : 485, fig. 37—42; Damskaer, 1975 : 36, fig. 84.

Самка. Длина 1.67—2.0 мм. Цефалоторакс со спины удлинено-овальный, передний конец округленный, сбоку спина выгнутая, плавно скошенная к ventральной стороне спереди и сзади. Задние углы свободного 5-го сегмента торакса широко округленные. 1—4-й сегменты торакса с laterальными щипками, число которых уменьшается кзади; слева и справа чисто щипков примерно одинаковое. Цефалоторакс в 2.5—3 раза длиннее абдомена. У генитального сегмента длина и ширина почти одинаковые, ventральный выступ равен 1/3 толщины следующего сегмента. На ventральной стороне 1-го—3-го сегментов абдомена имеются длинные волоски (не изображены у Park, 1970).

Каудальные ветви симметричные, длина их в 1.5 раза больше ширины. Антеннула немного длиннее тела, 8-й и 9-й членки полностью слиты. 1-й и 2-й членки экзоподита антенны, по-видимому, с 2 щетинками каждый.

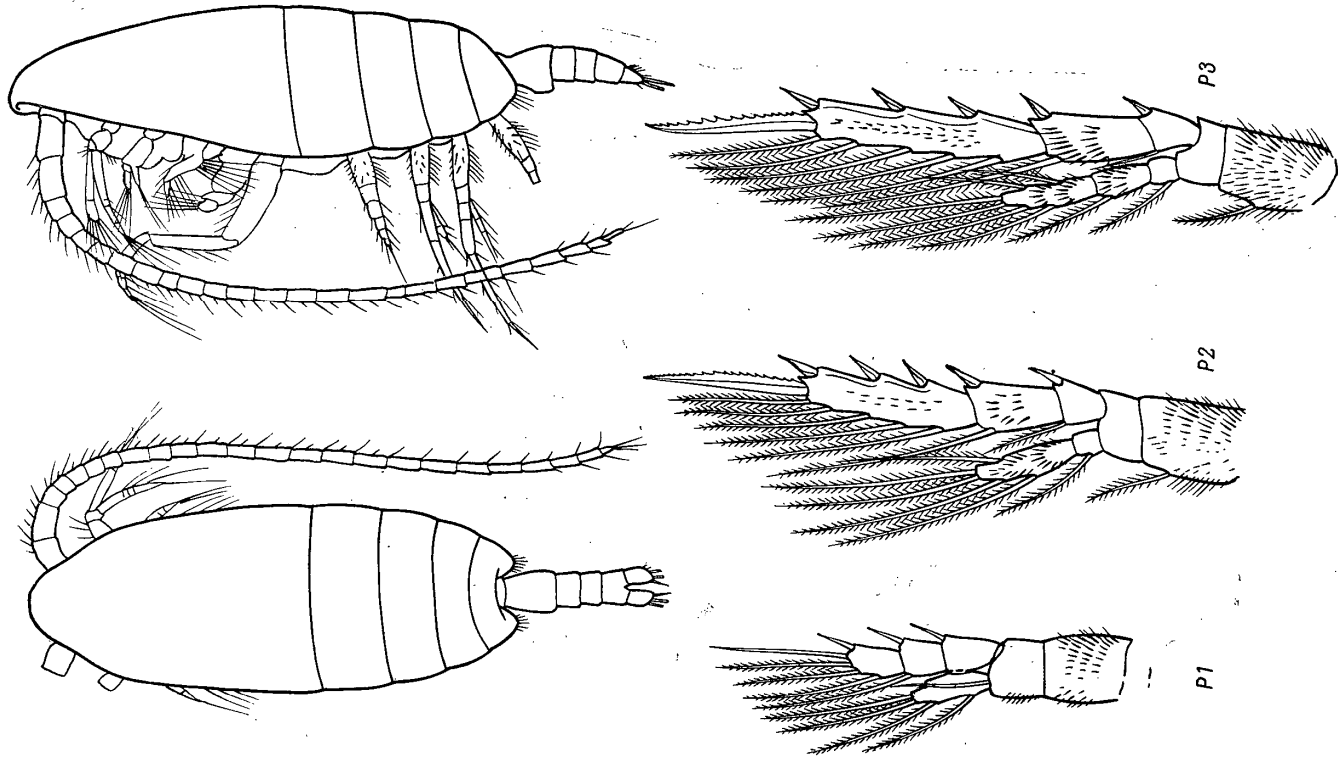


Рис. 122. *Spinocalanus hirtus* Sars. Самка (по: Sars, 1924).

2-я и 3-я внутренние лопасти максиллулы с 6 и 4 щетинками соответственно, 4-й членик — с 5 щетинками и членики эндоподита с 4, 5 и 7 щетинками соответственно. Ведущая проксимальная часть наружного края максиллы по-

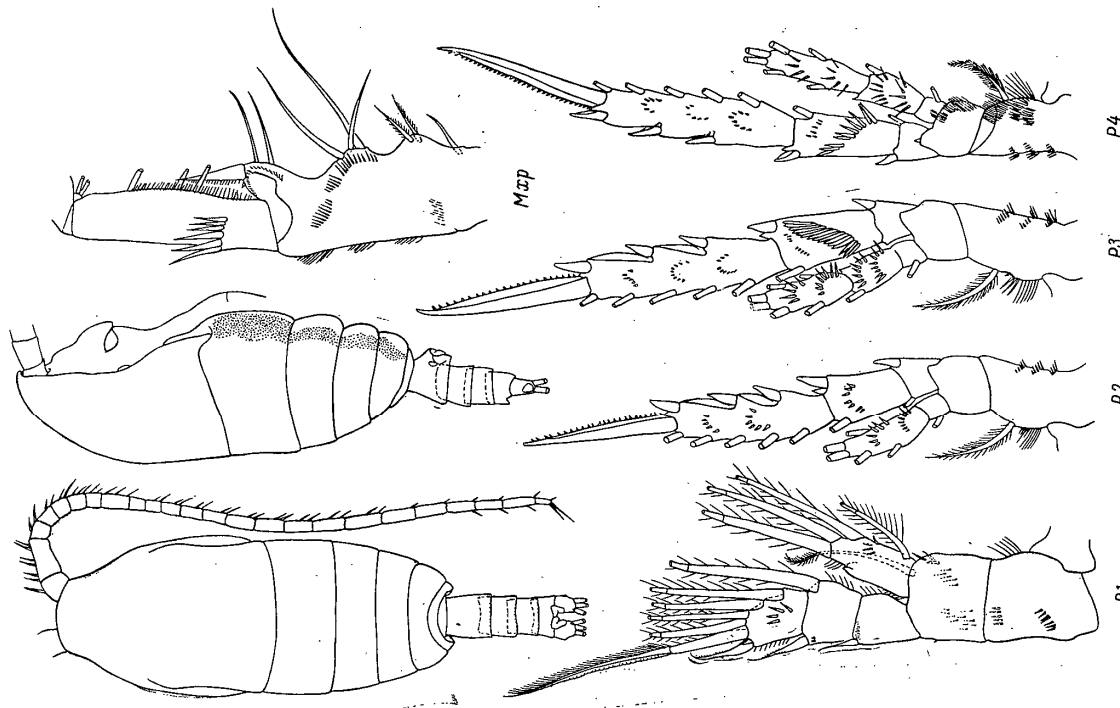


Рис. 123. *Spinocalanus spinosus* Gattap. Самка.
P1 — по: Damkaer, 1975; остальные рисунки — по: Park, 1970.

крыта щетинками, наружная щетинка имеется, у основания 5-й лопасти на дорсальной стороне щетинков нет. На максиллипеде поперечный ряд щетинков имеется только на 2-м проксимальном членике, щипы крепкие, длиной не менее 1/4 членика. Наружные щетинки двух дистальных члеников максиллипеды уплощенные, заостренные к концам, без вооружения. Эндоподит P1 с 2 втулками щетинками; наружный щип 1-го членика экзоподита короче дистальных, последние примерно равных размеров, крепкие, длинное членика, дисталь-

ный членик экзоподита с 3—4 щипками на задней поверхности. Коксоподит P2—P4 с 3—4 рядами щипков у наружного края. На P2 2-й членик эндоподита и 3-й членик экзоподита на задней поверхности с 2 рядами щипов, 2-й членик экзоподита — с одним рядом щипов. У P3—P4 вооружение ветвей сходное: на 2-м и 3-м члениках эндоподита по 2 ряда длинных щипов, на 3-м членике экзоподита — 3 ряда щипков, на 2-м членике экзоподита проксимально короткий ряд длинных, слегка уплощенных щипов и дистальнее ряд из коротких щипков.

Самец неизвестен.

Типовое местонахождение. Северо-восточная Атлантика, 600—1800 м.

Распространение. Северо-восток Атлантического океана, Карибское море. Центральная часть Тихого океана.

Экология. Вид батипелагический, в поверхностной зоне не встречается.

Примечание. *S. spinosus*, по-видимому, часто смешивали с более крупным видом *S. horridus* Wolfenden, 1911. Но последний отличается наличием поперечного гребня щипов также и на 1-м проксимальном членике (пропоподите) максиллипеды.

7. *Spinocalanus horridus* Wolfenden, 1911 (рис. 124).

Wolfenden, 1911: 216, fig. 7, pl. 25, fig. 1, 2; Tanaka, 1937a: 253, fig. 4 a—e (*abyssalis*, part., только самка); 1936c: 390, fig. 14 (*spinosus*); Minoda, 1971: 22 (*abyssalis*, part., только 1.95—2.2 мм); Park, 1970: 491, fig. 66—70; Damkaer, 1975: 37 (part.);? Roy, 1975: 304, fig. 3 (*Spinocalanus* sp. A).

Самка. Длина 2.0—2.47 мм. Со спини цефалоторакс овальный, спереди округленный, при рассматривании сбоку спина выпуклая, впереди скошенная. Боковой край цефалона с узкой прозрачной складкой, более заметной со спины, но менее выраженной, чем у *S. longispinus* Vrotsky, 1950 (см. дальше) или у *S. riegolini* Park, 1970. Цефалон и 1-й сегмент торакса разделены частично, 4-й и 5-й — полностью, последний с широко округленными задними углами. Латеральные поверхности 1—4-го сегментов торакса слева и справа густо покрыты щипками (латеральные щипки). Абдомен в 2.5—3 раза короче цефалоторакса; длина сегментов при рассматривании сбоку равна их толщине. Вентральный выступ генитального сегмента массивный, плавных очертаний, составляет около 1/3 толщины следующего сегмента. Длина вентрального выступа и полная длина следующего сегмента относятся как 1 : 1.3. Ширина щипка генитального поля почти равна длине и составляет менее половины ширины самого сегмента. Сперматеки округлые. Задние края сегментов живота окаймлены щипками. Каудальные ветви симметричные, по длине несколько превышающие собственную ширину, с поперечным рядом волосков посредине дорсальной стороны.

Антенулы на 3—4 членика длиннее тела. Ведущая часть наружного края максиллы покрыта щипками, у основания 5-й лопасти щипки иногда имеются. Максиллипеда с поперечным рядом щипов на наружных краях пропоподита и 1-го членика эндоподита, на последнем они почти в 2 раза крупнее и составляют около 1/3 длины своего членика; в остальном вооружение пропоподита и эндоподита, как у *S. longispinus* и *S. stellatus*. Вооружение остальных ротовых конечностей и плавательных ног сходное с *S. longispinus*, но на поверхности пропоподита P1 щипки отсутствуют. Характерные черты самки этого вида: большая длина щипов наружного края на 1-м членике эндоподита, чем на пропоподите максиллипеды, щипки на латеральных поверхностях 1—4-го сегментов торакса расположены слева и справа довольно равномерно.

Примечание. Дамкер (Damkaer, 1975), по нашему мнению, ошибочно свел в синоним к этому виду *S. dorsispinosus*, *S. spinipes*, *S. stellatus* и *S. longispinus* (см. примечание к последнему). Самцы из Арктического бассейна, описанные Дамкером как *S. horridus*, по-видимому, представляют собой самцов *S. longispinus*. Самцы же *S. horridus*, возможно, описаны Рой (Roy, 1975) как *Spinocalanus* sp. A. Они лишь незначительно мельче самок (1.75—2.2 мм), с лущком

шишков на 1-м членике антеннулы, близки в этом отношении и по строению конечностей самцам *S. stellatus* и *S. longispinus*, отличаюсь от них размером тела, пропорциями и строением P5. Типовое место нахождения. Тропическая часть Атлантики; 0—1200 м.

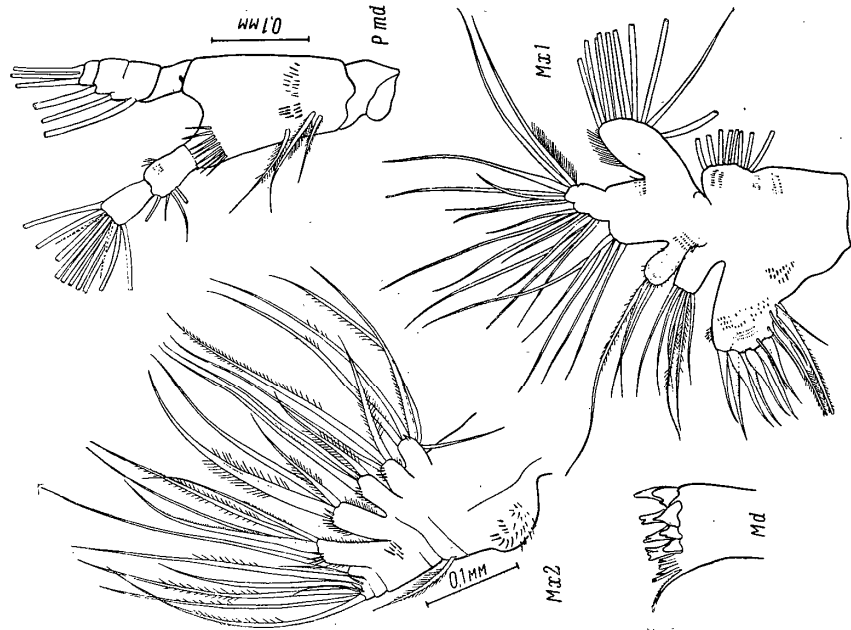


Рис. 124. *Spinoacalanus horridus* Wolfenden. Самка. Северная Атлантика, оригинал.

Распространение. Атлантический и Тихий океаны. Достоверных находений в Арктическом бассейне нет, поскольку там его смешивали с *S. longispinus* и *S. stellatus*. Экология. Вид, по-видимому, батипелагический, найден в ловах 509—1900 м, но в основном в тотальных ловах с глубин 1200 м и более. Просмотрено 6 ♀ из Северной Атлантики.

8. *Spinoacalanus validus* Sars, 1920 (рис. 125, 126)

Sars, 1920 : 2; 1924, 1925 : 29, pl. 7, fig. 1—15; Grice et Hulsemann, 1967 : 21, fig. 28; Dackauer, 1975 : 41.

Самка. Длина 3.7—4.7 мм. Цефалоторакс со спиной удлинено-овальной, наибольшая ширина его в задней трети, впереди он слегка и постепенно сужается, передний конец почти усеченный (очень широко округленный), сбоку спина почти прямая, скошенная к вентральной стороне в самой передней части. Цефалон и 1-й сегмент торакса слитые, 4-й и 5-й сегменты торакса разделены слабым швом, последний с удлиненными и узко округленными задними углами,

доходящими до середины генитального сегмента или постериорнее. Сегменты торакса без латеральных шпиков. Цефалоторакс почти в 4.5 раза длиннее абдомена. Кaudальные ветви короткие, длина и ширина их одинаковые.

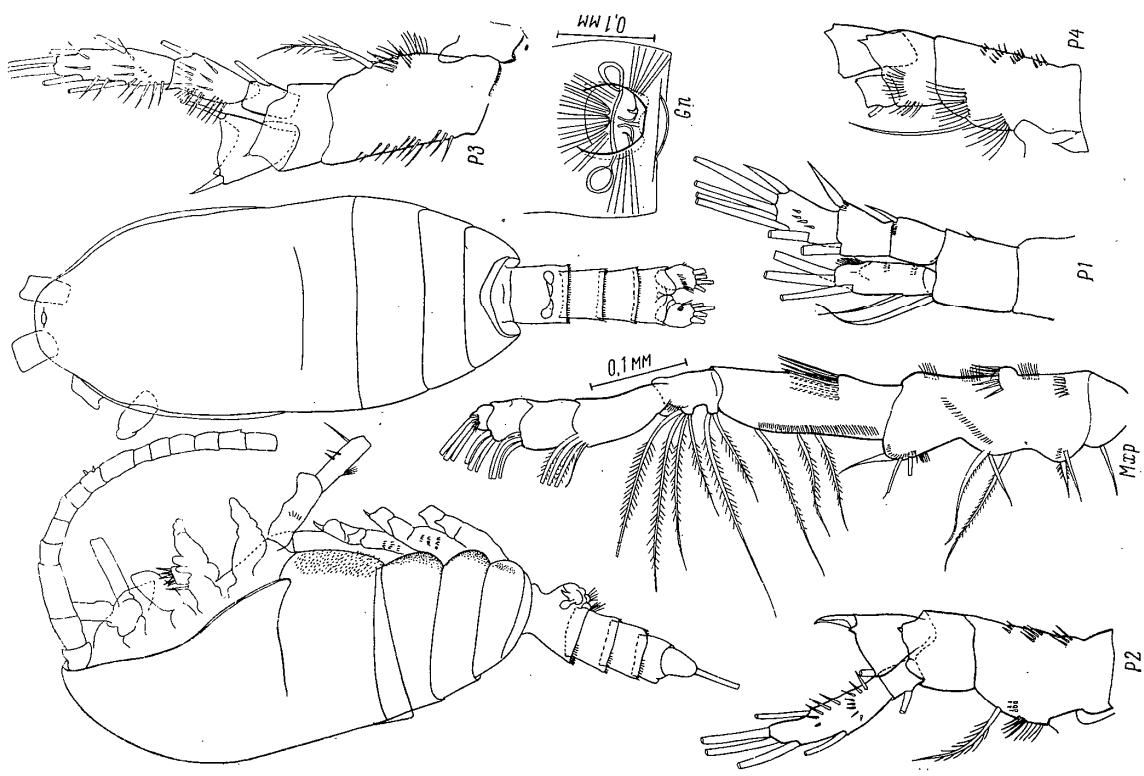


Рис. 124 (продолжение).

Антеннулы слегка превышают длину цефалоторакса. Максиллипеда не имеет поперечных рядов шпиков на двух проксимальных члениках и без шпиков на внутреннем крае дистального членика эндоподита. Коксоподит и базиподит P1 с волосками на внутреннем крае; 3-й членик экзоподита P1 без шпиков на поверхности, наружные шипы экзоподита короче соответствующих члеников; эндоподит с 3 внутренними щетинками. Коксоподит P2—P4 с волосками на внутреннем и наружном краях; у основания внутренней щетинки имеется косой ряд шпиков. 2-й и 3-й членики экзоподита P3—P4 с многочисленными

шишками вдоль членика, дистальные членики эндоподита P2—P4 тоже довольно беспорядочно покрыты шипиками по всей своей длине. Наружный шип 1-го членика экзоподита P2 маленький и прямой, 2-й членик эндоподита P2 с 1 наружной щетинкой.

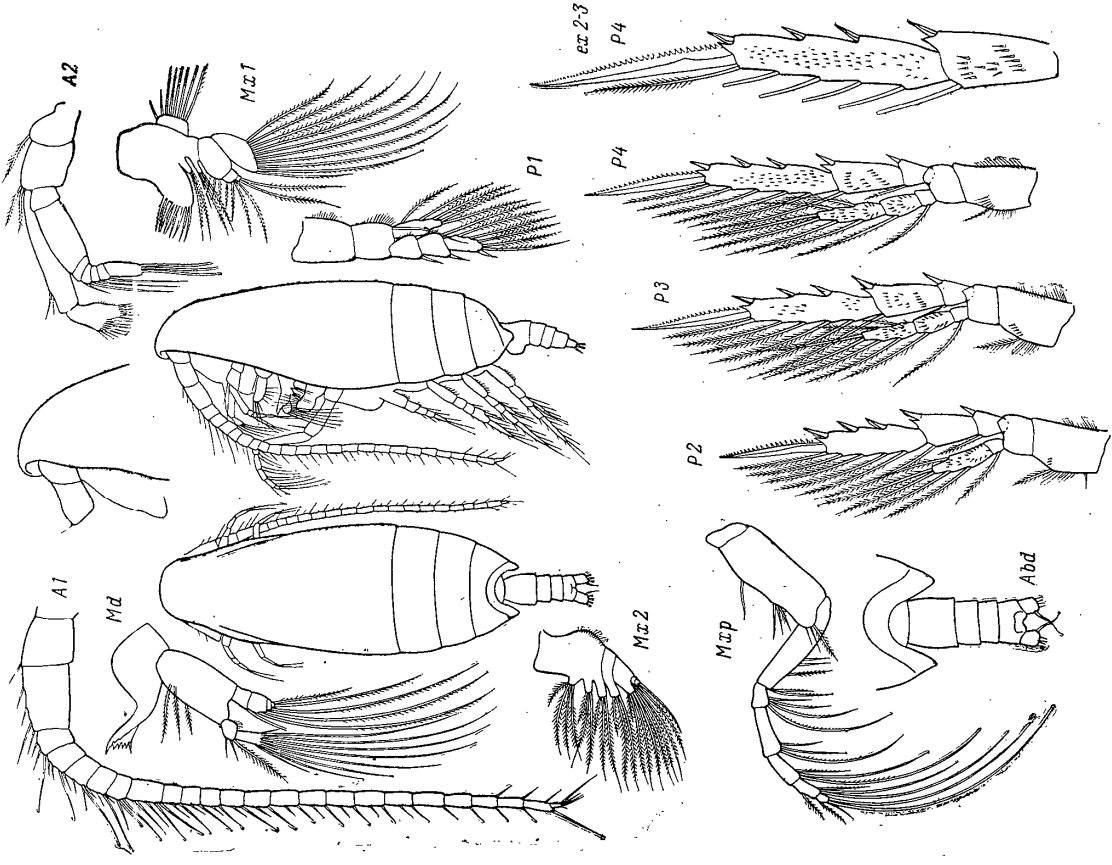


Рис. 125. *Spinocalanus validus* Sars. Самка (по: Sars, 1924).

Самец. Длина 4,40—5,08 мм. Со спинной стороны цефалоторакс удлиненно-овальный, передний конец с медиальным бугром, задние края 2-го и, особенно, 3-го сегментов торакса выступающие. Цефалон и 1-й сегмент торакса, а также 4-й и 5-й сегменты торакса слитые. На 3-м сегменте торакса имеется бугорку на боках. Цефалоторакс в 2,3 раза длиннее abdomen. Анальный сегмент не редуцирован, длиной в 2/3 каудальных ветвей. Максиллярный сегмент с толстой апикальной щетинкой, окаймленной волосками, наружные

щетки двух дистальных члеников редуцированные, внутренний край последнего членика без шипиков. Наружный шип 1-го членика экзоподита P1 очень широкий, прямой. На задней поверхности 3-го членика экзоподита P1 шипиков нет. Коксодит P4 без внутренней щетинки, наружная поверхность со щетинками проксимально и шипами дистально; задняя поверхность 2-го членика эндоподита с 1 проксимальным рядом и 1 дистальным лучком шипов, 3-й членик с 2 пучками шипов. P5 двухветвистые, протоподит левой ноги (по: Grice, Hulsemann, (1967)

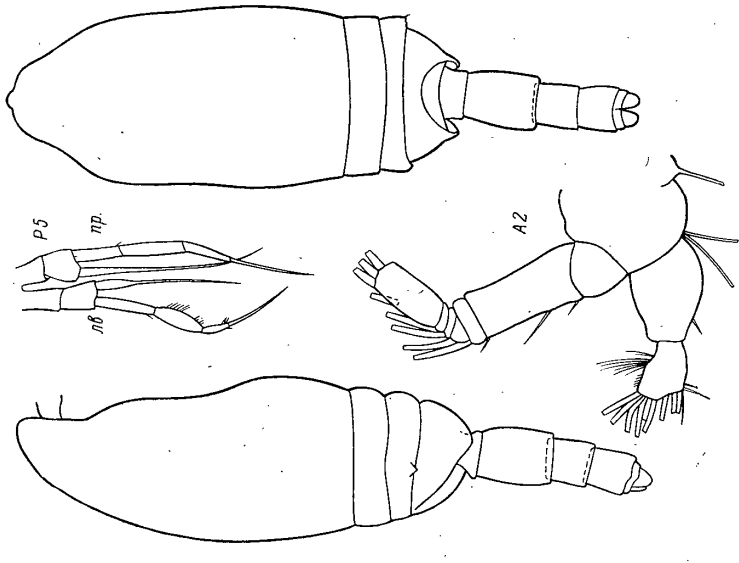


Рис. 126. *Spinocalanus validus* Sars. Самец (по: Grice, Hulsemann, 1967).

семанн, (1967) — это правая нога, но Даткаер (1975) показал, что это левая нога) немного длиннее правого; правый эндоподит немного длиннее левого, в целом ноги почти одинаковой длины. 2-й и 3-й членики экзоподита левой ноги с волосками на внутреннем крае, причем первый из них несколько вздутый, овальной формы. Дистальный членик обоих экзоподитов с длинной уплотненной апикальной щетинкой.

Типовое местонахождение. Северо-восточная Атлантика, 0—1400 м.

Распространение. Северо-восточная часть Атлантического океана до Гибралтарского пролива, западная часть Индийского океана, Индо-Тихоокеанская область.

Экология. Абиссо-батипелагический вид, найден в ловах от 300 до 4000 м.

9. *Spinocalanus angusticeps* Sars, 1920 (рис. 127 и 128).

Sars, 1920: 3; 1924, 1925: 30, pl. 8, fig. 1—9; T anak a, 1956c: 394, fig. 17 (*longipes*); Grice et Hulsemann, 1967: 21, fig. 26—27 (*longipes*); D a m k a e r, 1975: 42; fig. 85; non *Spinocalanus* sp. J o h n s o n, 1963; W h e l e r, 1970.

С а м к а. Длина 1.98—2.50 мм. Цефалоторакс при рассматривании со спины заметно суженный к усеченному переднему конду, сбоку спина почти прямая, передний конец тоже суженный. Цефалон и 1-й сегмент торакса, а также 4-й

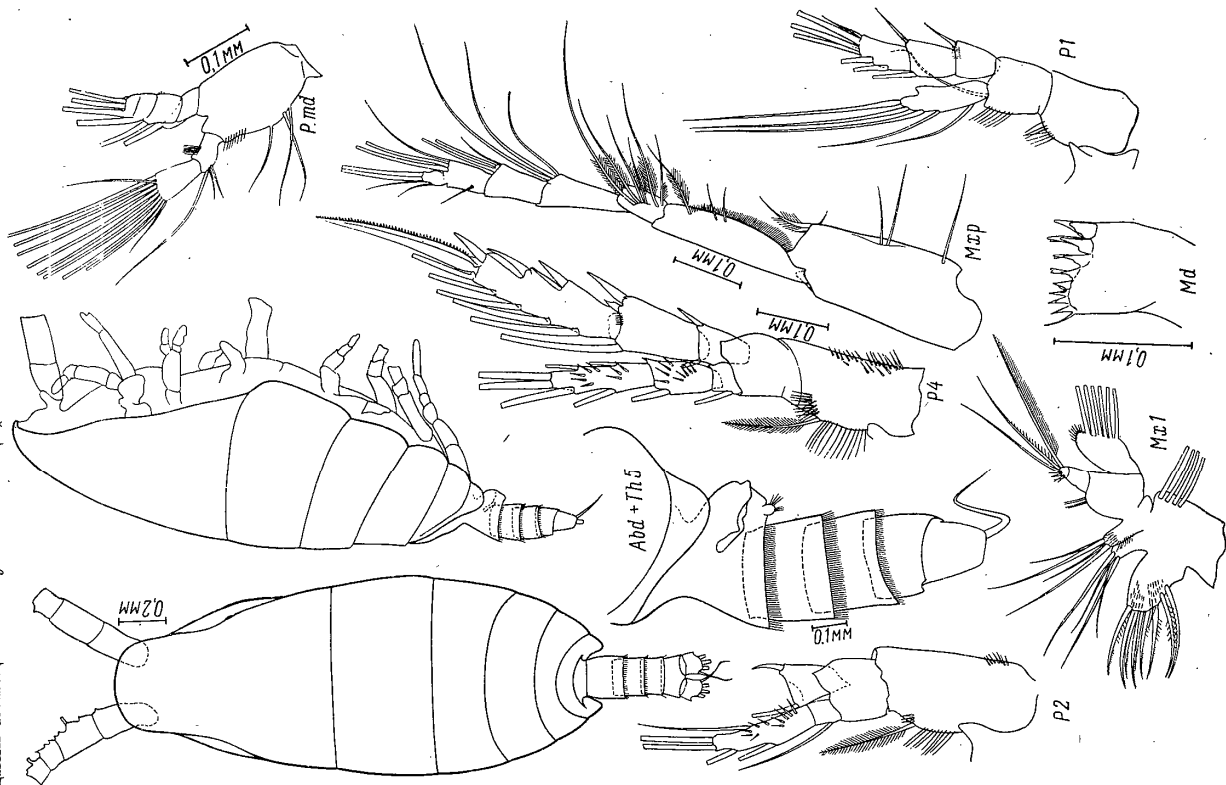


Рис. 127. *Spinocalanus angusticeps* Sars. Самка. Северная Атлантика, оригинал.

и 5-й сегменты торакса разделены; задние углы последнего слегка удлинённые, округлённые. Сегменты торакса без латеральных шпиков. Абдомен более, чем в 4 раза короче цефалоторакса. Длина и ширина генитального сегмента почти одинаковые, ventральный выступ при рассматривании сбоку равен

$\frac{1}{3}$ толщины следующего сегмента. Длина каудальных ветвей немного больше их ширины, ветви и их щетинки симметричны. На жующем крае гнатопазы максиллы 9 щетинок (4 проксимальные задние щетинки отсутствуют), на передней поверхности имеется 1 проксимальная щетинка (ряд щетинок, параллельный жующему краю и дистальная щетинка отсутствуют); задняя поверхность в шипиках. 5-я лопать максиллы без шпиков у основания. Два прокси-

мальных членика максиллипеды без поперечных рядов шпиков у наружного края; наружные щетинки двух дистальных члеников довольно короткие, в редких волосках. Коксоподит и базиподит P1 с волосками на внутреннем крае, эндоподит с 3 внутренними щетинками (всего 5 щетинок); 1—2-й членики эндоподита на передней поверхности дистально у наружного края имеют по ряду шпиков, 3-й членик без вооружения на поверхности; проксимальный наружный шип эндоподита короче дистальных, не доходит до основания следующего шипа. Коксоподит P2 с шипиками в проксимальной части наружного края и волосками на внутреннем крае, 2-й членик эндоподита с 1 наружной щетинкой, на задней поверхности имеется 2 группы шпиков; наружный шип 1-го членика эндоподита длинный, изогнут внутрь в виде когтя, дистальные шипы тоже длинные, но прямые; 2-й членик эндоподита с шипиками дистально на передней поверхности, 3-й членик без вооружения, апикальный шип с 30—32 зубцами. Коксоподит P3 с шипиками у наружного края и волосками и шипиками у внутренне-го. 2-й членик эндоподита P3 с шипиками вдоль всего членика, 3-й членик с двумя группами шпиков; 2-й и 3-й членики эндоподита P3—P4 с двумя рядами длинных шпиков. Коксоподит P4 на внутреннем крае с волосками и поперечным рядом шпиков у основания внутренней щетинки, на наружном крае имеются шипики.

С а м е ц. Длина 1.59—1.76 мм. Цефалоторакс со спины широкоовальный, торакса, а также 4-й и 5-й сегменты торакса разделены почти полностью. Цефалоторакс в 2.5 раза длиннее абдомена. Анальный сегмент длиной в половину каудальных ветвей, последние симметричны, длина их немного больше собственной ширины. Антеннулы доходят до конца каудальных ветвей, строение их типичное для самцов с более крупным протоподитом левой P5, 25-й членик не редуцирован. Экзоподит антенны в 1.25 раза длиннее эндоподита. Жующие части ротовых конечностей редуцированные. Максиллипада без поперечных рядов шпиков на двух проксимальных члениках, наружные щетинки двух дистальных члеников эндоподита редуцированные.

Наружный шип 1-го членика экзоподита P1 короче чем на дистальных члениках, равен половине длины 2-го членика, эндоподит с 3 внутренними щетинками. Членики протоподитов P2—P4 с шипиками (дистальные членики ветвей этих ног были обломаны). Наружный шип 1-го членика экзоподита P2 прямой, не изогнут в виде когтя, как у самки. P5 одноветвистая, сильно асимметричная;

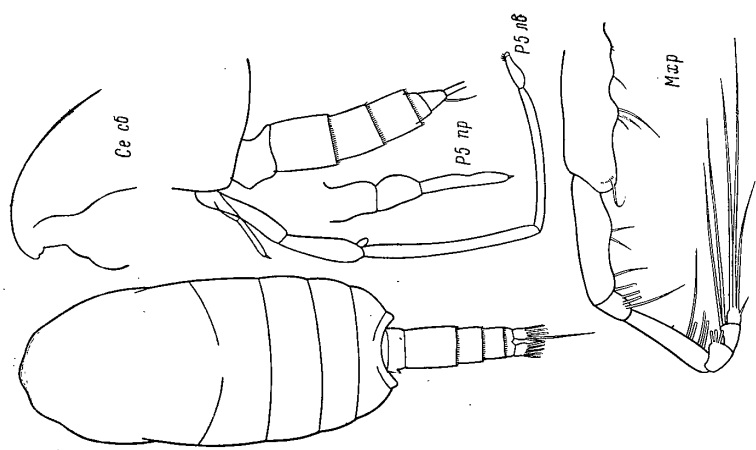


Рис. 128. *Spinocalanus angusticeps* Sars. Самец (по: Tanaka, 1956b).

правая нога равна только коксоподиту левой, экзоподит правой ноги без заметного деления на членики. 1-й и 2-й членики экзоподита левой ноги очень длинные, почти равных размеров, оба членика протоподита равны по длине 1-му членику экзоподита, дистальный членик экзоподита короткий, с пальцевидным выростом на конце. На левой ноге имеется очень небольшая рудимент экзоподита.

Примечание. Описание самца здесь приведено по Танаке (Tanaka, 1956c) с дополнениями по Дамкаеру (Damkaer, 1975). Первый (Tanaka, 1956c) описал из залива Сагами единственного самца *S. longipes*; в этом же записе одновременно были найдены самки *S. angusticeps*, самец которого ранее не был описан. Позже Грайс и Хальсманн (Grice, Pulsemann, 1967) обнаружили самцов такого же строения в Индийском океане. Дамкер исследовал одного самца из их сборов, и, по его мнению (Damkaer, 1975), самец *S. longipes* фактически представляет собой самца *S. angusticeps*. В пользу этого свидетельствуют следующие факты. Этот последний вид имеет 3 внутренние щетинки на экзоподите P1, наряду с тремя другими видами: *S. antarcticus*, *S. magnus* и *S. volidus*. Все 4 вида, кроме того, имеют удлиненные задние углы 5-го сегмента торакса. Самцы трех последних видов уже описаны, причем самец *S. antarcticus* имеет одностороннюю, сильно асимметричную P5, резко отличающуюся от типичной для р. *Spinocalanus*. P5 самца, описанного Танакой, имеет много общих черт с P5 *S. antarcticus* и вполне возможно, что действительно самец, описанный этим автором, относится к виду из этой же группы — *S. angusticeps*. Типовое местонахождение. Северо-восточная Атлантика, 0—2000 м.

Распространение. Атлантический океан: восточная, северо-восточная и северо-западная части. Тихий океан: северо-западная и юго-западная части. Западная часть Индийского океана.

Экология. Глубоководный вид, встречается на горизонтах 2000—4000 м, 700—1200 м и выше.

Просмотрено 2 ♀ из Северной Атлантики.

10. *Spinocalanus longispinus* Brodsky, 1950 (рис. 129 и 130).

Бродский, 1950: 131, рис. 54; Дамкаер, 1975: 37, fig. 69—77 (*horridus*, part.); non *S. horridus* Wolfenden, 1911.

Самка. Длина 2.28—3.2 мм. Тело со спинной стороны удлинненно-овальное, стройное; цефалоторакс с почти параллельными боками, передний конец широко округленный; шов между цефаломом и первым сегментом торакса слабо заметный. Боковые края цефалона продолжают в виде двух тонких прозрачных складок, которые со спинной стороны видны как «крылья». Эти крыловидные складки доходят до середины 1-го сегмента торакса, в постериорной своей части они более широкие, чем спереди. Сбоку спина слабо выпуклая, в передней трети сильно скошенная к вентральной стороне. 4-й и 5-й сегменты торакса разделены, последний очень короткий с широко округленными задними углами. На левой стороне 1—4-го сегментов торакса имеются многочисленные крупные, почти одинаковых размеров латеральные шипики, иногда на 1-м сегменте эти шипики бывают расположены в виде пятна у переднего края; на правой стороне латеральных шипиков нет. Абдомен короче цефалоторакса почти в 3 раза. Длина сегментов абдомена больше их ширины. Вентральный выступ генитального сегмента с почти прямоугольными очертаниями, составляет ободок примерно 1/4 толщины следующего сегмента. Длина вентрального выступа и полная длина следующего сегмента относятся как 1 : 1.6—1.7. Шиток генитальной поля (с вентральной стороны) с плавно округленным свободным краем, без заметных вдавлений (которые отмечены у *S. stellatus* и *S. spinipes*). Шпирна антеролатеральных углов шитка. Каудальные ветви симметричные, длина их немного превышает ширину и равна предыдущему сегменту абдомена.

Антеннулы длиннее тела на полтора-два дистальных членика. Основание щупика мандибулы на передней поверхности имеет в центре полосу из длинных шипиков, а дистально у основания экзоподита — ряд ши-

пиков, поверхность 1-го членика экзоподита тоже с шипиками. Задняя поверхность гнатобазы максиллулы в мелких шипиках, проксимальнее гнатобазы имеется группа крупных шипов, на передней поверхности параллельно краю-

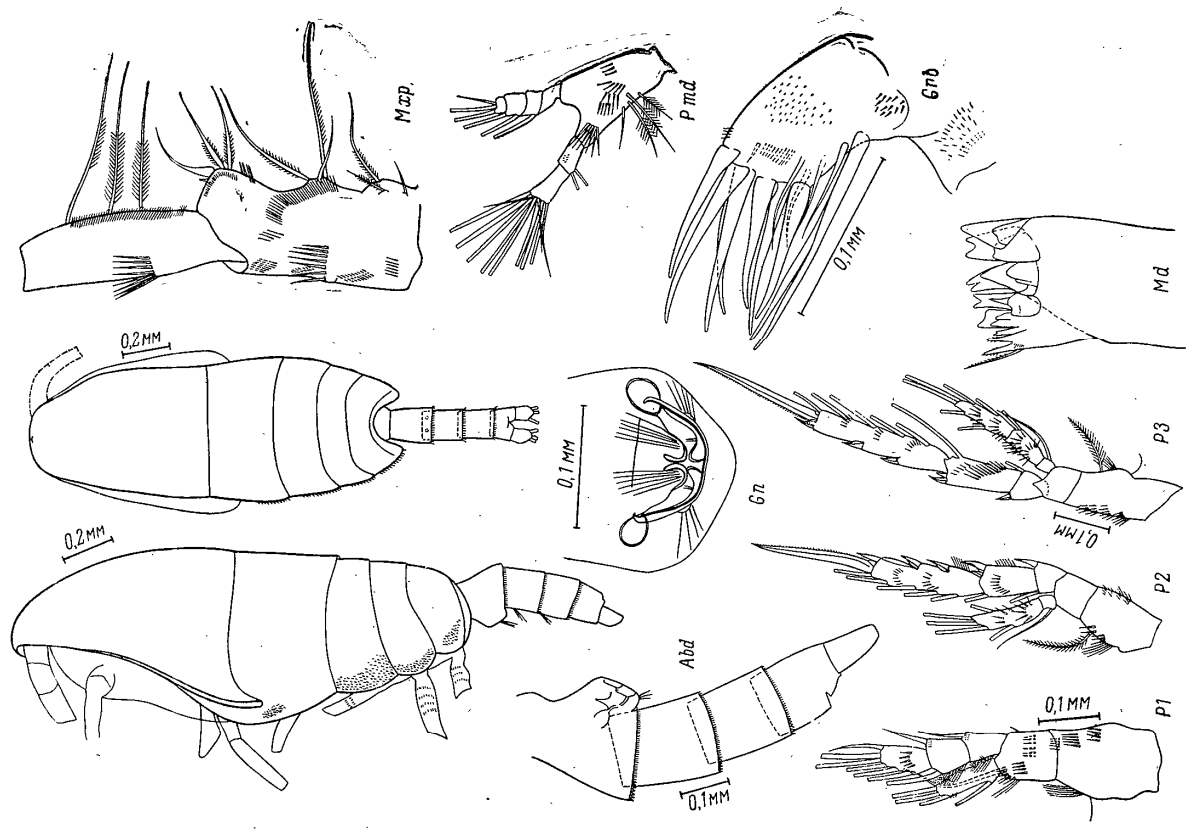


Рис. 129. *Spinocalanus longispinus* Brodsky. Самка. Гренландское море, оригинал.

дому краю расположен короткий ряд шипиков и дистальная щетинка, наружная лопасть и 4-й членик протоподита также имеют на передней поверхности по поперечному ряду шипиков. Максилла проксимально на наружном крае вадута и покрыта шипиками; наружная щетинка немного выступает за конец экзоподита, двусторонне опущена; на 1-й лопасти 4 длинные щетинки и 2 ко-

ротике голые; шипиков у основания 5-й лопасти (1-й лопасти эндоподита) нет. На протоподите и 1-м членике эндоподита максиллипеды у наружного края

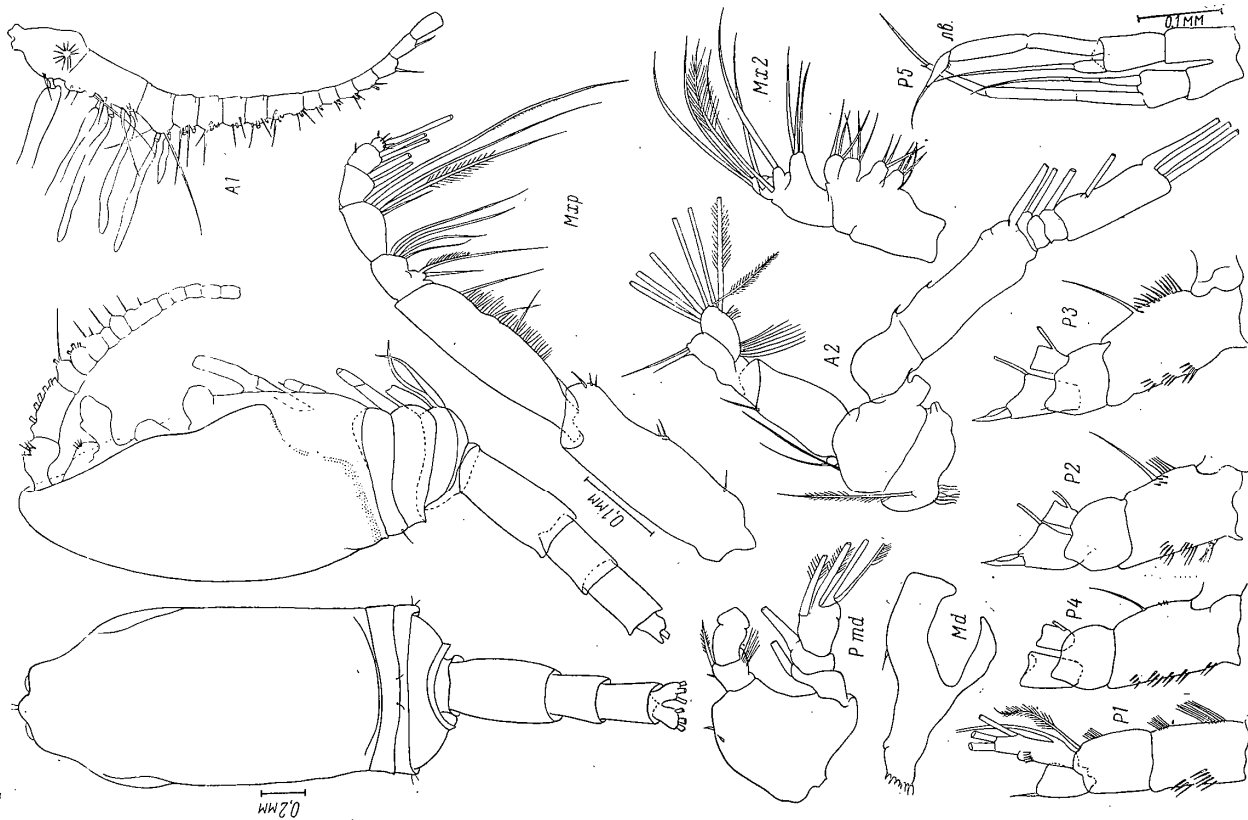


Рис. 130. *Spinocalanus longispinus* Brodsky. Самец. Арктический бассейн, оригинал.

(на наружной поверхности) имеется по поперечному ряду шипов, почти равной длины на обоих члениках или немного более длинных на 2-м; шипы протоподита расположены на небольшом бутре; на протоподите вблизи наружного края на внутренней поверхности имеется 3 продольных ряда волосков (не изобра-

жены у Damkaer, 1975, fig. 73), на 2-м и 6-м члениках эндоподита имеется по группе шипиков у внутреннего края.

У P1 на коксоподите и базиподите волоски на внутреннем крае и поперечные ряды шипиков на поверхности члеников, дистальный членик экзоподита с группой шипиков на задней поверхности, наружные шипы 2-го и 3-го члеников экзоподита почти равной длины, шип 4-го членика тоньше их, доходит до основания следующего. Вооружение задней поверхности у наружного края коксоподитов P2—P4 обильное, особенно на P4, где шипики могут покрывать всю верхнюю поверхность членика. В остальном вооружение P2—P4, как у *S. spinosus*.

Самец. Длина тела 2,1—2,6 мм. Со спишной стороны цефалоторакс более угловатый, чем у самки, наибольшая ширина на уровне первой четверти его длины, к переднему концу цефалон довольно резко сужен, передний конец усеченный, медиальный бутор хорошо выражен. Сбоку спина слегка выпуклая. Цефалон и 1-й сегмент торакса разделены только частично, 4-й и 5-й сегменты разделены. Абдомен почти в 2 раза короче цефалоторакса. Анальный сегмент исчерзующе мал, длина и ширина каудальных ветвей одинаковые. Антеннулы доходят до конца цефалоторакса, 1-й членик с заметным звездообразным пучком щетинок на антеродорсальной поверхности; уклонения в вооружении следующих члеников: на 4-м и 8-м члениках имеется по 2 щетинки и 2 эстетаска, на 15- и 19-м члениках по 1 щетинке и 1 эстетаску; на 9-м членике 2 щетинки и 1 эстетаск; членики после 16-го были обломаны. Мандибулярная пластинка с рудиментарными 8 зубцов; пучок значительно более широкий, чем у самки, с двумя рудиментарными внутренними щетинками, без вооружения на поверхности. Максиллула, максилла и максиллипеда тоже рудиментарные, слабо хитинизированные. У максиллы щетинки пяти внутренних лопасти короткие, рудиментарные, дистальные щетинки крепкие, довольно толстые, одна из щетинок терминального членика опущена, наружной щетинки нет. У максиллипеды поперечные ряды шипов у наружного края протоподита и 1-го членика эндоподита отсутствуют, на дистальном членике шипики на внутреннем крае имеются, как у самки. Коксоподит P1 без внутренней щетинки, вооружение коксоподитов P2—P4 обильное, как у самок (2-й и 3-й членики экзоподита P3 и P4 у всех экземпляров были обломаны). P5 двухветвистая, доходит до дистальной трети 2-го сегмента абдомена. Протоподит левой ноги крупнее, чем правой, последний доходит до середины левого базиподита; левый базиподит доходит до середины 1-го членика правого экзоподита. Левая и правая ноги почти одинаковой длины. Левый экзоподит короче и слегка толще правого. У левого экзоподита членики $1=2 > 3$, у правого $1=3 < 2$; дистальные членики обоих экзоподитов ацикально с 1 коротенькой и 1 умеренно длинной углошпанными щетинками. Основание левого эндоподита короткое, толстое, не доходит до середины 1-го членика своего экзоподита, дистальная его часть достигает конца 3-го членика левого экзоподита. Основание правого эндоподита нечетко поделено на 2 части, заканчивается эндоподит на уровне проксимальной трети дистального членика своего экзоподита.

Причине. В первоописании складка покровов по бокам цефалона у *S. longispinus* не отмечена, как и ряд других видоспецифичных черт (латеральные шипики только на левой стороне торакса, поперечные шипы у наружного края двух проксимальных члеников максиллипеды). Крыловидные складки покровов по бокам цефалона впервые отмечены Парк (Park, 1970) у *S. pteronotus* из Карибского моря. Этот вид близок к *S. longispinus*, но отличается от него наличием латеральных шипиков на обеих сторонах торакса, наличием шипиков у основания 5-й лопасти максиллы и несколько более короткими поперечными шипами (равными $1/6-1/7$ длины члеников) на двух проксимальных члениках максиллипеды.

Дамкер (Damkaer, 1975) свел *S. longispinus* и ряд других видов, описанных К. А. Бродским (1950) из Полярного бассейна и северной части Тихого океана (*S. stellatus*, *S. spinipes*, *S. dorsispinosus*), в синоним к *S. horridus* Wolfenden, 1914. Однако вывод Дамкера об идентичности этих видов неверен. Названная выше группа видов перерислована нами. Виды эти, действительно, как мы уже говорили выше, имеют довольно сходное строение плавательных и ротовых конечностей. Однако теперь стало очевидно, что вооружение конечностей

У спинкалюсов часто оказывается общим для группы видов, а не видоспецифичным, как это предполагалось на первых этапах исследования. Названные выше виды — это хорошие виды, которые подобно описанным Парк (Park, 1970) из Карибского моря, различаются между собой комплексом черт: пропорциями тела, вооружением торакса латеральными щетинками, размерами шипов двух проксимальных члеников максиллипеды, а также строением гениталий. Эти виды также хорошо отличаются от описания *S. horridus* у Вольфендена (Wolfenden, 1914) и Парк (Park, 1970); таким образом, достоверных указаний нахождение *S. horridus* в Арктическом бассейне нет.

Мы считаем относящимся к *S. longispinus* описание самца *S. horridus*, сделанное Дамкром (Damkroet, 1975) по экземплярам из Арктического бассейна. Самец *S. horridus* — вида, близкого к *S. longispinus*, скорее всего, описан Рой (Roe, 1975) как *Spinocalanus* sp. A из вод тропической Атлантики (в этих же пробах встречены и самки *S. horridus*). Он сходен с описанным выше самцом *S. longispinus* из Арктического бассейна по составу вооружения плавающих ног, наличию звездообразного пучка щетинок на 1-м членике антеннул, но отличается от него более короткими и выступающими сегментами торакса, более длинными антеннулами, доходящими до заднего конца 2-го сегмента абдомена (а не до конца торакса), более длинной 5-й парой ног, доходящей до начала 3-го сегмента абдомена, и более длинными эндоподитами и их апикальными щетинками, при несколько более мелких размерах тела (1.75—2.2 мм, среднее 1.91 мм).

Типовое местонахождение. Северный Ледовитый океан, Арктический бассейн, 400—2500 м.

Распространение. Арктический бассейн, Норвежское и Гренландское моря.

Экология. Океантический, глубоководный вид, найден на различных горизонтах в пределах 200—2500 м.

Синтип ♀ за № 1/39795 хранятся в коллекциях ЗИН АН СССР. Просмотрено 37 самок и 1 самец из 18 проб из Арктического бассейна и Норвежского и Гренландского морей.

14. *Spinocalanus brevicaudatus* Brodsky, 1950 (рис. 131 и 132).

Sars, 1903: 22, tab. 12 (*longicornis* ♀); 157, suppl., tab. III, fig. 2 (*abyssalis* ♂); With, 1945: 69, fig. 15; tab. 4, fig. 10 a-b (*abyssalis*); Tanka, 1937a: 253, fig. 4 d, e (*abyssalis*, part., только самец); Brodskiy, 1950: 134—136; рис. 55, 130—131, рис. 50 (*Spinocalanus* sp., part., только самец); P 127—128, рис. 46 (*pseudospinipes*, part., только самка); Raug and Veruort, 1951d: 2, fig. a-d, 1 (*abyssalis*, part.); Семенова, 1962b: 1571, рис. 1—4; Дамкроет, 1975: 53, fig. 130—136; Roe, 1975: 299, fig. 4.

Самка. Длина 1.4—1.95 (2.4?) мм. Цефалоторакс со спинной стороны удлинено-овальный, передний конец широко округленный; сбоку спина выдвухлая, в передней трети скошенная к вентральной стороне. 4-й и 5-й сегменты торакса разделены плохо заметным швом, задние углы последнего округленные, не удлинены.

Сегменты торакса без латеральных шипиков. Абдомен более чем в 3 раза (чаще в 3.4—4.6 раза) короче цефалоторакса. Длина и ширина генитального сегмента почти одинаковые. Вентральный выступ генитального сегмента сбоку толщевой в 1/3 следующего сегмента. Каудальные ветви и щетинки симметричные, длина и ширина первых почти одинаковые; внутренняя щетинка длиннее каудальной ветви.

Антеннулы длиннее тела на 3—4 членика. На 1-м и 2-м члениках экзоподита антенны по 2 щетинки. Вооружение гнатобазы максиллуды как у *S. longispinus*, но на эпиподите и 4-м членике протоподита поперечных рядов шпиков нет. Основания 5-й лопасти максиллы на задней поверхности шпиков нет, наружная щетинка хорошо развита. Протоподит максиллипеды с тремя продольными рядами шпиков у наружного края; 4-й членик эндоподита с поперечным рядом небольших шпиков в проксимальной трети наружного края, внутренний продольный ряд волосков доходит только до срединной щетиночки;

наружные щетинки двух дистальных члеников толстые, уплощенные, заостренные к концам (другого строения, чем на рисунке у Sars (Sars, 1903)); последний членик с шпиками у внутреннего края.

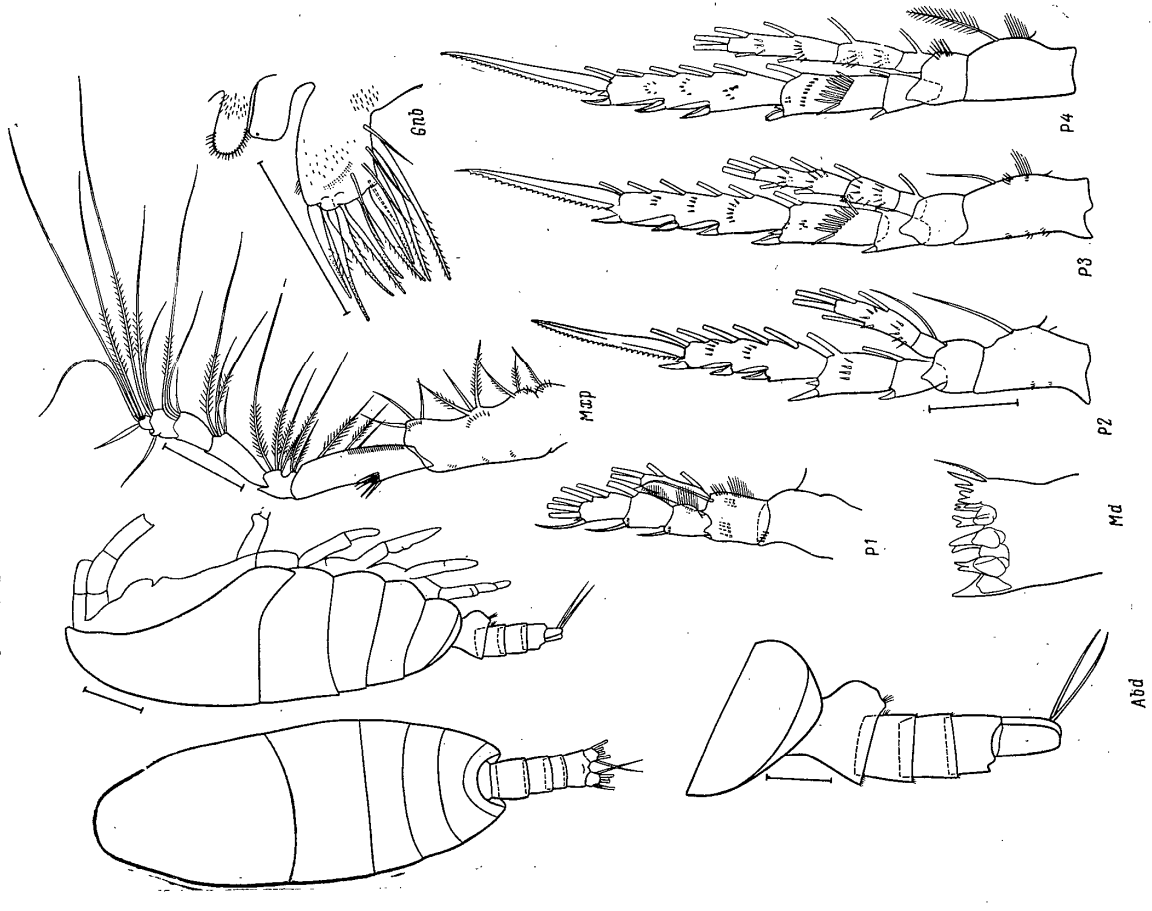


Рис. 131. *Spinocalanus brevicaudatus* Brodsky. Самка. Северо-западная Атлантика, оригинал.

Коксоподит, 4-й и 2-й членики экзоподита P1 с рядом шпиков дистально у наружного края (очень сходно с P1 *S. elongatus*); 3-й членик экзоподита без шпиков на задней поверхности, с 5 краевыми щетинками (у Sars не изображена одна из внутренних щетинок); наружные шипы экзоподита различной длины: проксимальный самый короткий и тонкий, немного не доходит до основания следующего шипа, средний крупнее, равен дистальному и его кончик может слегка заходить за основание последнего. Вооружение плавающих ног

по типу *S. longispinus* и *S. spinosus*, но на 3-м членике экзоподита P4 шипики расположены не в ряд, а тремя группами. Апикальные шипы экзоподитов имеют зубцов на P2 в среднем 25, на P3 — 21—25 и на P4—25—27.

Самец. Длина 1.3—1.72 мм. Цефалоторакс со спиной удлиненно-овальной, от уровня антенн несколько суженной, передний конец усеченный с небольшим медиальным бугром; сбоку спина выпуклая. Цефалон и 1-й сегмент

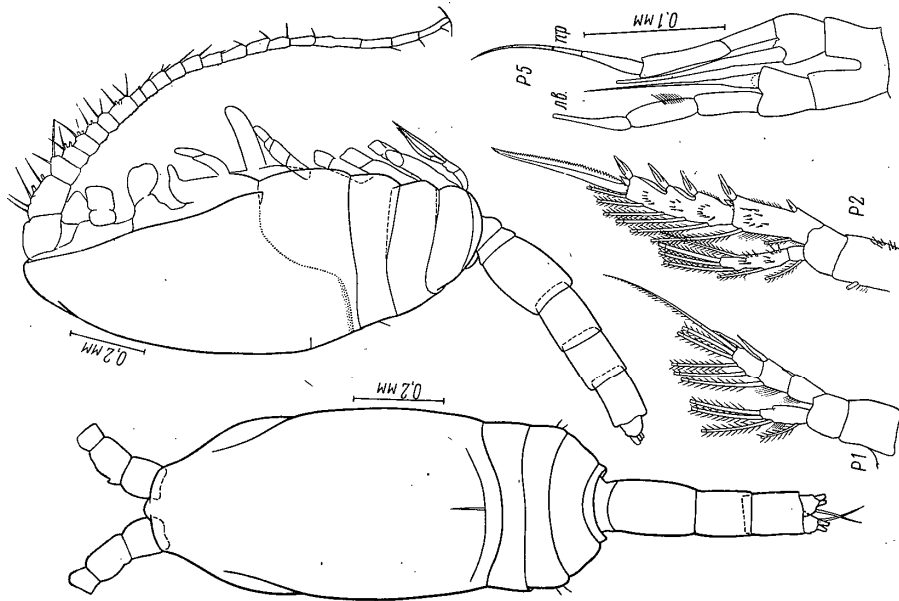


Рис. 132. *Spinocalanus brevicaudatus* Brodsky. Самец. Северо-западная Атлантика, оригинал.

торака слитые, их длина в 2.7 раза превышает длину 2—5-го сегментов торака. Цефалоторакс в 2—2.5 раза длиннее абдомена, последний довольно тонкий, анальный сегмент очень короткий: длина и ширина каудальных ветвей почти одинаковые, ветви и каудальные щетинки симметричные.

Антеннулы слегка превосходят цефалоторакс; отклонения в вооружении от типичного для рода следующие: на 4-м и 8-м члениках имеется по 2 щетинки и 2 эстетаска, на 15-м и 19-м члениках — по 1 щетинке и 1 эстетаску, на 20-членике левой антеннулы — 1 эстетаск.

Наружный шип 1-го членика экзоподита P1 короткий, 2-го — крепкий и длинный, заходящий за основание шипа 3-го членика. P2 как у самки, но шипики вооружения крепче, и на 3-м членике экзоподита 3 ряда шипиков; зубчиков на апикальном шипе больше — около 45. P3, как у самки, апикальный шип 3-го членика экзоподита в среднем с 48 зубцами. P4 тоже, как у самки, но коксо-

подит без вооружения на внутреннем крае, 2-й членик экзоподита с рядом уплощенных шипиков и дистальной группой зубчиков; шипики 3-го членика экзоподита крепче, апикальный шип с 54 зубцами. P5 двухветвистая, левый прогон подит длиннее правого, меньше чем на половину левого базиподита. Правые экзоподит, включая терминальную плетинку, и эндоподит немного больше левых. Длина члеников экзоподита: левого $1=2 > 3$, правого $2 > 1-3$. Эндоподиты с источающейся до волосовидной дистальной частью, доходят почти до середины апикальных щетинок экзоподитов. Внутренний край 2-го и 3-го члеников левого экзоподита с длинными волосками. Левая нога почти равна правой.

Примечание. В описании Сарса (Sars, 1903) самок из Эстерфиорда, определенных им как *S. longicornis* (а самцов как *S. abyssalis*), которых впоследствии Бродский (1950) выделил в самостоятельный вид *S. brevicaudatus*, имеются ошибки: на 2-м членике эндоподита P2 не показана 1 наружная щетинка, всего щетинок здесь изображено 4 вместо 5, не показано вооружение на задней поверхности члеников экзоподитов плавательных ног, не отмечено наличие переносного ряда шипов у наружного края 1-го членика эндоподита (2-го проксимального) максиллинеды. В этой же работе Сарс свел описываемую им форму из Эстерфиорда и ранее описанный из Арктического бассейна *S. longicornis* (Sars, 1900) в синоним к *S. abyssalis* Giesbrecht, 1888. Бродский (1950) восстановил видовую самостоятельность всех трех форм, но, к сожалению, не отметил неточности в описании формы, соответствующей *S. brevicaudatus* у Сарса (Sars, 1903) и неверно отметил, что на P1 самый короткий из наружных шипов экзоподита — средний. Семенова (1962), исследовавшая серию *S. brevicaudatus* из Норвежского моря и северо-западной Атлантики, показала, что самый короткий из наружных шипов экзоподита P1 — проксимальный, что мы наблюдали и в нашем материале. Дамкер (Damkaer, 1975) свел в синоним к *S. brevicaudatus* вид *S. pseudospinipes* Brodsky, 1950. Но самцы этого вида хорошо отличаются от самцов *S. brevicaudatus* (см. примечание к *S. pseudospinipes*) и не могут быть сведены в синоним к последнему. Дамкер относит к *S. brevicaudatus* также ряд указаний на *S. abyssalis* размером крупнее 1.4 мм, но, возможно, часть из них может относиться к таким новым видам, как *S. terranova*, *S. profundalis*. Типовое место нахождения — Северо-восточная Атлантика (Эстерфиорд), 400—600 м.

Распространение. Северная часть Атлантического и Тихого океанов, Норвежское море. Нахождения в Тихом и Индийском океанах, по-видимому, нуждаются в уточнении, так как там этот вид, возможно, путали с *S. abyssalis*, а также с *S. profundalis* Brodsky, 1955 stat. nov.

Экология. Глубоководный вид, встречается на различных глубинах от 200 до 4000 м.

Прозсмотрено 6 ♀ и 2 ♂ из северо-западной Атлантики.

12. *Spinocalanus stellatus* Brodsky, 1950 (рис. 133, 134).

Бродский, 1950: 125, рис. 44; non *S. stellatus* Vaupelet-Klein, 1970: 8, fig. 1 b-f; non *S. horridus* Damkaer, 1975.

Самка. Длина тела 2.4—3.4 мм. Цефалоторакс широкоовальный с большим диаметром поперечного сечения, чем у *S. longispinus*. Сбоку спинная сторона выпуклая, в передней трети плавно скошенная к вентральной стороне, вершина головы низкая, с пигментным пятном. Шов между цефалонем и 1-м сегментом торака слабо заметен. Вентролатеральный край покрылов цефалона с узкой прозрачной складкой. 4-й и 5-й сегменты торака раздельные, последний очень короткий, с широко округленными задними углами. Сегменты торака слева и справа снабжены латеральными шипиками: на 1-м сегменте они имеются всегда, на 2—3-м шипики мельче и спорадически на одной из сторон отсутствуют. Абдомен почти в 3.5 раза короче цефалоторакса. Толщина сегментов абдомена (при рассматривании сбоку) равна или больше их длины. Длина вентрального выступа генитального сегмента и длина следующего сегмента абдомена (сбоку) относятся друг к другу как 1:4, 1—1.4. Вентральный выступ

крупный (сильно развитый), составляет около $\frac{1}{3}$ толщины следующего сегмента, с прямоугольными очертаниями и массивным, нависающим нижним краем, который снабжен пучком тонких волосков. Ширина щитка генитального поля (при рассматривании с вентральной стороны) слегка превосходит его длину и составляет больше половины ширины сегмента; сперматеки округлые, но форма их варьирует до овальной, что, по-видимому, зависит от их наполнения. Щиток почти полностью прикрывает сперматеки, дорсальная часть которых располагается на уровне anterolateralных углов щитка. Задние края

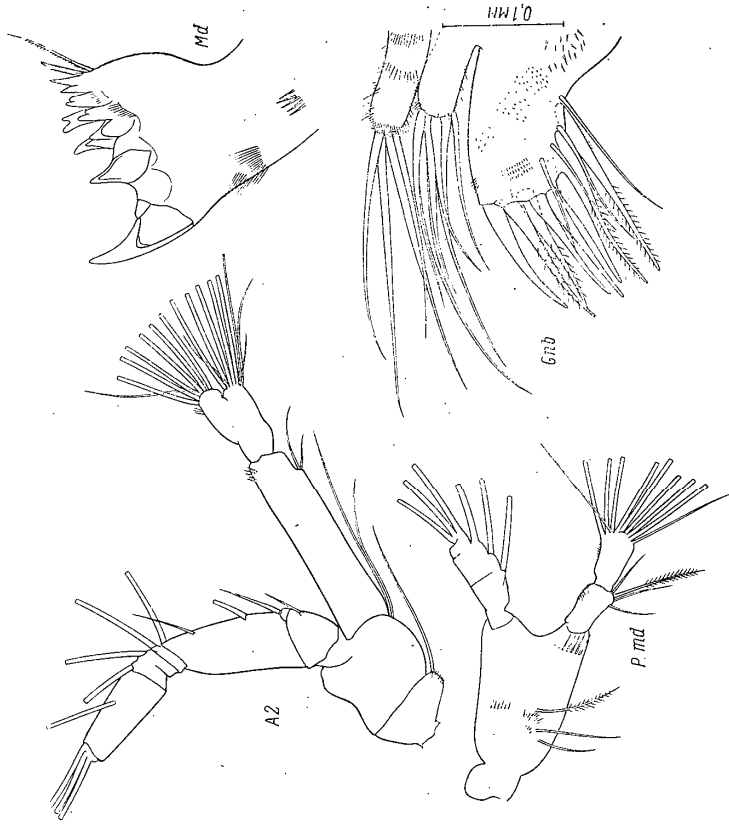


Рис. 133. *Spinocalanus stellatus* Brodsky. Самка. Охотское море, оригинал.

1—3-го сегментов abdomena с бахромой, 2-й членик вентрально с пучком волосков. Каудальные ветви симметричные, с длиной чуть превышающей их ширину, с поперечным рядом волосков посередине дорсальной стороны.

Антеннулы длиннее тела на 3—4 дистальные членика. На максилле вздутая часть наружного края покрыта шипиками, у основания 5-й лопасти шипиков нет. На максиллиде имеется поперечный ряд крупных шипов на наружном крае протоподита и 1-го членика эндоподита. Шипы протоподита крупнее и расположены на хорошо выраженном бугре (лучше заметен на непродавленной покровном стеклом конечности). Проксимальнее этого бугра имеется совсем небольшой бугорок с косым рядом более мелких шипиков. Кроме того, параллельно наружному краю на передней (внутренней) поверхности протоподита расположены три продольных ряда тонких волосков, вооружение внутреннего края типичное для рода; на 2-м и 6-м члениках эндоподита имеется по пучку шипиков у внутреннего края. Вооружение плавательных ног сходное с *S. longispinus*, но иногда на 2-м и 3-м члениках экзоподита P2 бывает на один ряд шипиков больше, т. е. соответственно 2 и 3 ряда. На P3, помимо вооружения задней поверхности члеников, сходного с *S. longispinus*, на 3-м членике эндоподита также на передней поверхности присутствует 3 равномерно расположенных ряда коротких шипиков. Коксоподит и базиподит P4 более обильно уса-

жены шипиками. Характерные черты самки этого вида, отличающие ее от близких видов *S. longispinus*, *S. horridus* и *S. ptericus*: коренчатая форма тела, латеральные шипики на обеих сторонах 1-го и иногда 1—3-го сегментов торакса, крупный бугор с крепкими шипами посредине наружного края протоподита

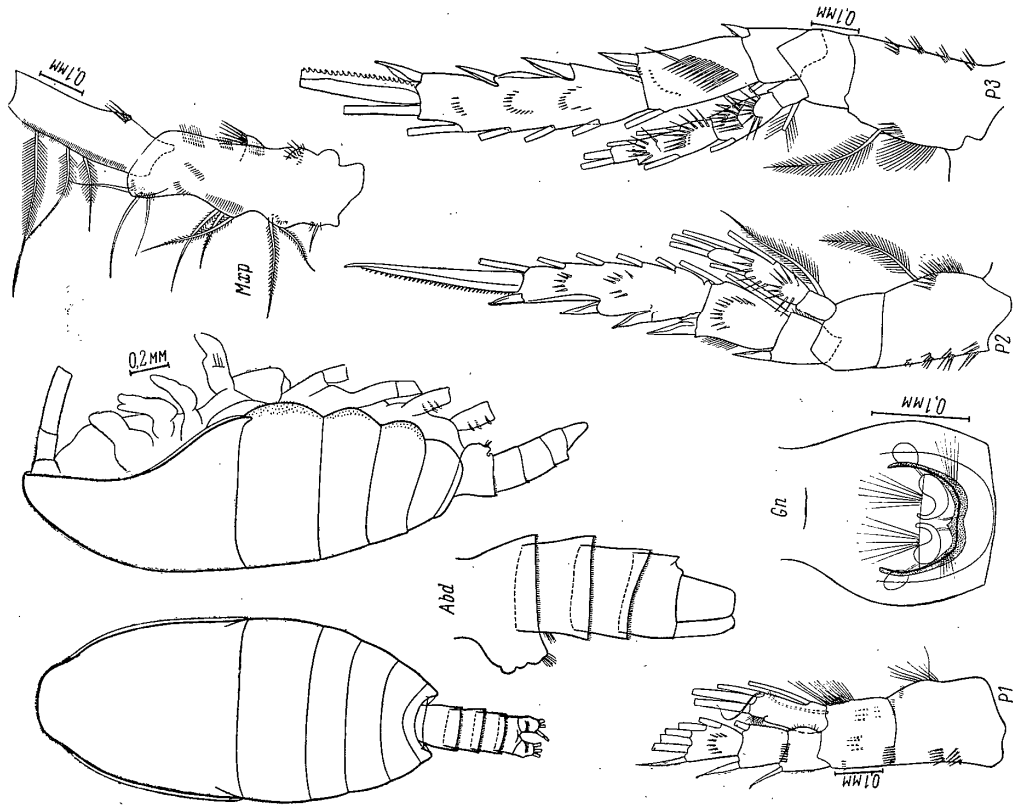


Рис. 133 (продолжение).

максиллиеды, которые немного больше шипов 1-го членика эндоподита, толщина сегментов abdomena; которая больше их длины, отсутствие шипиков у основания 5-й лопасти максиллы, форма генитального сегмента.

С а м е ч. Длина тела 2.55—2.9 мм, т. е. крупнее близких по строению самцов *S. longispinus* и *S. horridus*, также имеющих звездобразно расположенный на возвышенном пучок щетинок на anterodorsальной стороне 1-го членика антеннул. Цефалон в 3 раза длиннее торакса. По форме тела очень сходен с самцом *S. longispinus*, но отличается от последнего более крупными размерами и несколько иным строением P5: у *S. stellatus* левая нога (т. е. та, которая имеет более крупный протоподит) длиннее правой (а у *S. longispinus* ноги почти равной длины). Эндоподиты с истончающейся дистальной частью, левый немного

не доходит до конца дистального членика внешней ветви; последняя с одной короткой апикальной щетинкой и другой длиннее щетинки, на правой поге обе апикальные щетинки длиннее своего членика. Дистальные членики экзоподитов *S. longispinus* иного строения.

Типовое местонахождение. Тихий океан, 90 миль к юго-востоку от мыса Шилупского, 0—4000 м.

Распространение. Тихий океан, северо-западная часть, южные части Охотского и Берингова морей.

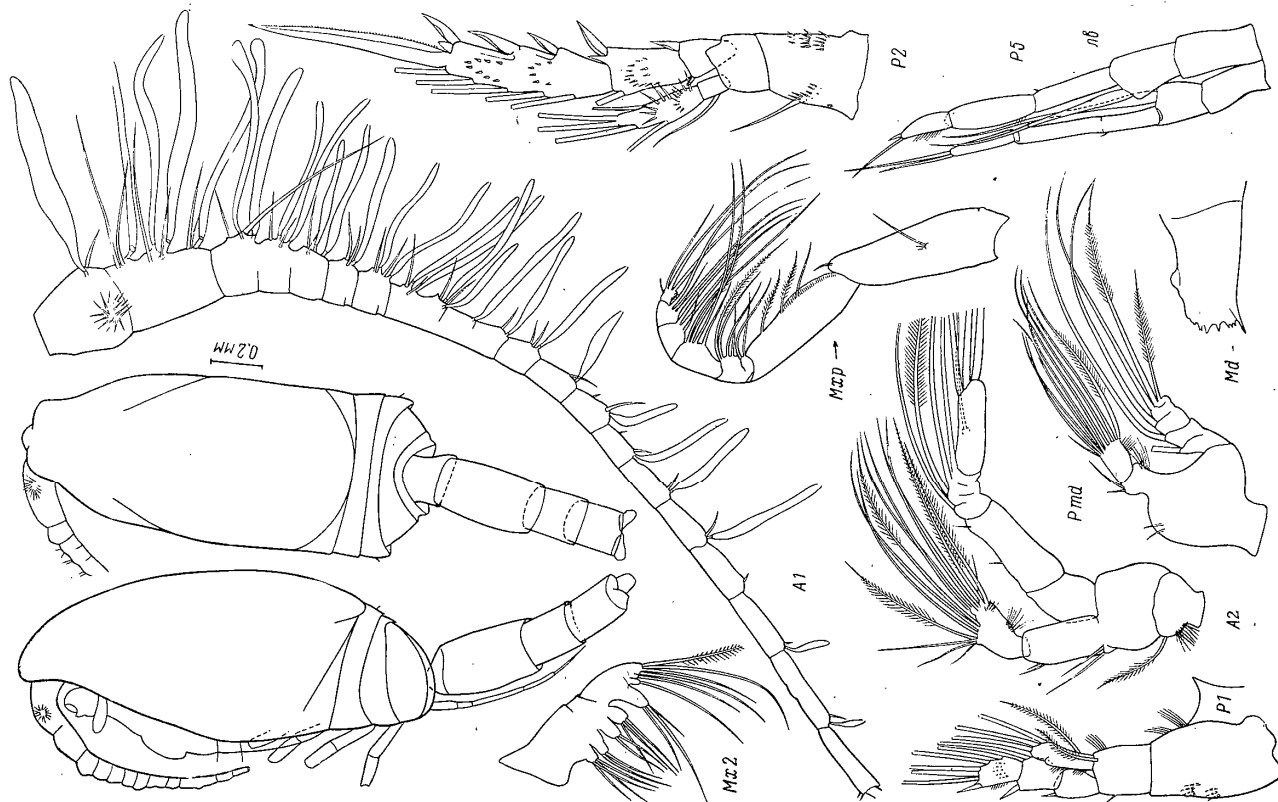


Рис. 134. *Spinocalanus stellatus* Brodsky. Самец. Охотское море, оригинал.

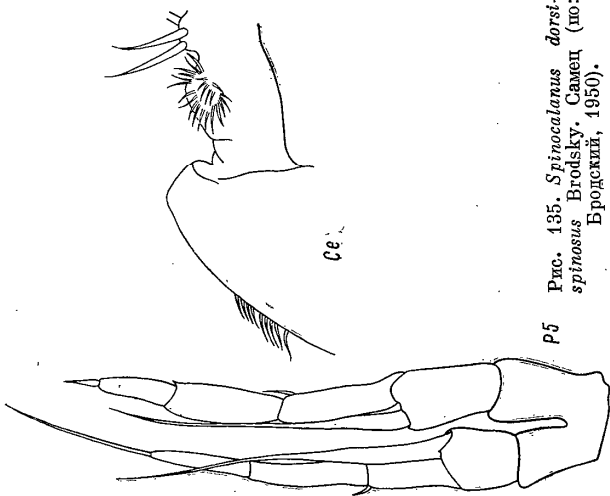


Рис. 135. *Spinocalanus dorsispinosus* Brodsky. Самец (по: Бродский, 1950).

Экология. Океанический абиссальный вид, найден в ловах с глубин 1000—4000 м.

Синтипы 3 ♂ и 29 ♀ за № 1/39791 хранятся в коллекции ЗИН АН СССР. Просмотрено 58 ♀ и 3 ♂ из 7 проб из северной части Тихого океана.

13. *Spinocalanus dorsispinosus* Brodsky, 1950 (рис. 135).¹

Бродский, 1950: 129, рис. 48; по *S. horridus* Danckaer, 1975.

Самка неизвестна.

Самец. Длина 2.9 мм. Очень близок к самцу вида *S. stellatus*, также имеет звездобразный пучок шипов на проксимальном членике антеннулы, размеры и общий облик тоже сходны. Отличается наличием группы шипов на спинной поверхности цефалона. Шипы эти располагаются пятном овальной формы. Отличается и строением P5, именно значительно более длинной апикальной щетинкой на дистальном членике экзоподита одной из ног и более короткой — на другой.

Типовое местонахождение. Тихий океан, 90 миль к юго-востоку от мыса Шилупского, 1000—4000 м.

Лектотип 1 ♂ за № 1/39796 хранится в коллекции Зоологического института АН СССР.

Распространение. Северо-западная часть Тихого океана.

Экология. Океанический абиссальный вид, найден в слое 1000—4000 м.

¹ Описываем этот вид по Бродскому (1950), так как переследование лектоптипа (экземпляр без плавающих ног) не дает возможности дополнить имеющееся описание.

14. *Spinocalanus spinipes* Brodsky, 1950 (рис. 136, 137).

Т а п а к а, 1937a : 253, fig. 4 a—d (*abyssalis*, part., только самка); Б р о д с к и й, 1950 : 426—427, рис. 45; ? У а н г е л - К л е й н, 1970 : 8—10, fig. 1 b—f (*stellatus*); п о п *S. horridus* Д а м к а е г, 1975.

С а м к а. Длина 2.0—2.5 мм. Тело со спиной стороны удлинено-овальное, передний конек плавно округлен. Цефалог и 1-й сегмент торакса и 4-й и 5-й сегменты раздельные, последний очень узкий с плавно округленными задними углами; сбоку спина почти прямая. Латеральные шипики на тораксе отсутствуют. Цефалоторакс в 3 раза длиннее абдомена. Длина члеников абдо-

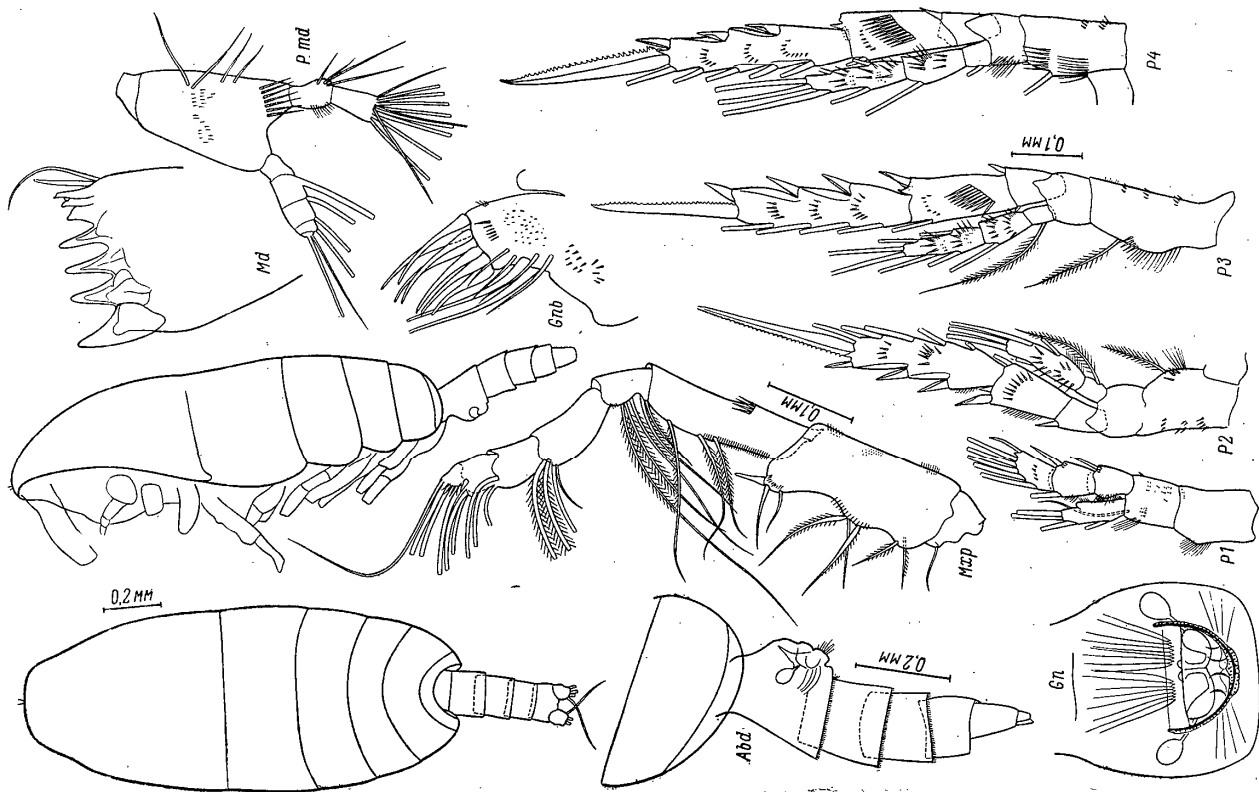


Рис. 136. *Spinocalanus spinipes* Brodsky. Самка. Северная часть Тихого океана, оригинал.

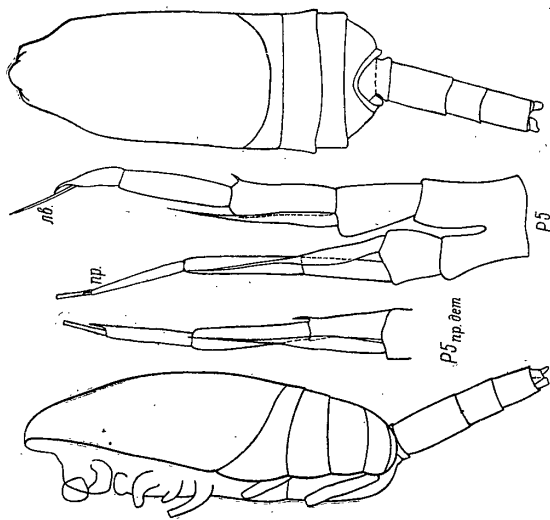


Рис. 137. *Spinocalanus spinipes* Brodsky. Самец (по: Бродский, 1950).

мена слегка больше их ширины (в 1.1—1.2 раза). Генитальный сегмент с вентральной стороны примерно равен по длине следующему сегменту. Сбоку вентральный выступ с более плавными очертаниями, чем у *S. longispinus* и менее развитый, чем у *S. stellatus*, составляя $\frac{1}{4}$ толщины 2-го сегмента абдомена, нижний край не такой массивный, с пучком щетинок, такой же пучок имеется и в проксимальной части следующего сегмента. Длина вентрального выступа (вид сбоку) и полная длина следующего сегмента абдомена относятся как 1 : 1.1—1.4. Щиток генитального поля (вентральный) край округленный, немного превосходящий его длину, задний (свободный) край округленный; дорсальные части сперматек не прикрываются щитком. Длина и ширина каудальных ветвей почти одинаковые.

Антеннулы длиннее тела на 2—3 членика. Ротовые части сходные с таковыми *S. longispinus*. 1-й и 2-й членики экзоподита антенны с 2 щетинками. Вооружение гнатобазы максиллулы, как у *S. stellatus*. Проксимальная часть наружного края максиллы вздутая и покрыта шипиками. Протоподит максиллы без поперечного ряда шипов у наружного края, но с 3 продолженными рядами волосков, 4-й членик эндоподита с поперечным рядом шипов; длина которых составляет примерно $\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{7}$ длины членика, на 2-м и 6-м члениках эндоподита имеется по пучку шипиков у внутреннего края. Вооружение плавательных ног сходно с *S. longispinus* и *S. stellatus*, но менее обильно. Коксоподит P1 с 1—2 рядами коротких шипиков дистально у наружного края, коксоподит P2 базиподит с волосками и шипиками у внутреннего края; эндоподит с 2 внутренними щетинками и пучками волосков у наружного края; 3-й членик экзоподита

чаще с 1 рядом шпиков в проксимальной части, наружные шипы члеников экзоподита, увеличивающихся в дистальном направлении размеров, проксимальный шип не доходит до основания следующего; внутренние края 1—2-го члеников экзоподита часто с длинными волосками. 2-й членик экзоподита P2 с 4 наружной щетинкой. На апикальном шипе экзоподита зубцов в среднем на P2 — 35, на P3 — 29.

Самец. Длина 2,0—2,15 мм. Цефалон и 1-й сегмент торакса разделные. Членики торакса длиннее, чем у *S. stellatus*, цефалон в 2 раза длиннее торакса.

Щупка щетинки на 1-м членике антенн нет. P5 двухветвистая, слегка асимметричная; протоподит более короткой (правой?) ноги базиподита другой. На левом экзоподите членики $1=2 > 3$, он короче и толще правого, у которого экзоподит длиннее левого, расширенная часть обоих экзоподитов не короче 1-го членика экзоподита своей ноги, на правой ноге экзоподит доходит до начала 3-го членика экзоподита, на левой — до середины 2-го членика экзоподита своей ноги.

Замечание. Самка отличается от *S. stellatus* и *S. longispinus* отсутствием шпиков на тораксе, длиной сегментов абдомена, которые слегка больше своей ширины (в 1,1—1,2 раза) и наличием поперечного ряда шпиков небольшого размера (в $\frac{1}{16}$ — $\frac{1}{7}$ часть длины членика) только на 1-м членике экзоподита максиллипеды.

Типовое местонахождение — Тихий океан, 90 миль к юго-востоку от мыса Шипунского, 0—4000 м.

Распространение. Тихий океан, северо-западная и северо-восточная части, южная часть Охотского моря, вполне вероятно найдены и на глубинах Берингова моря.

Экология. Океанический абиссальный вид, найден в ловах с 1000—4000 м и 0—4000 м.

Синтипы № 1/39792 8 ♀ и 2 ♂ хранятся в коллекции ЗИН АН СССР. Просмотрено 36 ♀ и 3 ♂ из 8 проб.

15. *Spinocalanus pseudospinipes* Brodsky, 1950 (рис. 138).¹

Бродский, 1950: 127, рис. 46 (только самец); non ♂ *S. brevicaudatus* Damska, 1975.

Самец. Длина единственного известного экземпляра 1,8 мм. Цефалон торакс вдвует по бокам в передней трети. Антеннулы доходят почти до конца 2-го сегмента абдомена, на проксимальных члениках дорсально имеются небольшой ряд коротких и тонких шпиков. P5 своеобразного строения, с очень коротким экзоподитом на одной ноге, его пилевидная часть сидит на бутылковидной проксимальной части. 2-й членик экзоподита этой же ноги широкий

¹ Описание по Бродскому, 1950.

и овально закруглен, апикальная щетинка дистального членика по длине равна самому членику, апикальная щетинка экзоподита другой ноги длинная, а эндоподит этой ноги с отстоящейся дистальной частью, доходит до проксимальной части апикальной щетинки.

Распространение. Найден в северной части Тихого океана. Экология. Океанический, абиссальный вид, найден в горизонте 1000—4000 м.

Примечание. Дамкер (Damska, 1975) считает *S. brevicaudatus* и *S. pseudospinipes* синонимами. По имеющемуся очень краткому описанию различий самок *S. pseudospinipes* и *S. brevicaudatus* действительно невозможно, но самцы этих видов хорошо отличаются между собой: ни форма тела, ни строение P5 у них не совпадают. У самца *S. pseudospinipes* торакс значительно короче цефалона, членики более выступающие. P5 у *S. pseudospinipes* более асимметрична: левый протоподит длиннее правого не менее, чем на $\frac{2}{3}$ длины своего базиподита (а не на $\frac{1}{3}$), 1-й членик экзоподита левой ноги доходит до конца 2-го членика экзоподита правой ноги и левая нога в целом длиннее правой почти на длину своего дистального членика (без учета апикальных щетинок); у *S. brevicaudatus* левая и правая P5 почти равной длины.

16. *Spinocalanus elongatus* Brodsky, 1950 (рис. 139, 140).

Бродский, 1950: 132, рис. 52 (part., ♀ самка и самец — вариант); Vidali, 1971: 18, 23, fig. 46—47, 50—51, 56—57; Damska, 1975: 46, fig. 98—112.

Самка. Длина 1,5—1,8 мм. Тело удлинненное, стройное. Со спинной стороны передний конец цефалоторакса широко округлен, от уровня антенн немало сужен и сзади тоже сужен, так что 5-й сегмент по ширине слабо отличается от сегментов абдомена; сбоку спина слабо выпуклая. 4-й и 5-й сегменты торакса разделные, последний короткий и узкий, с округленными задними углами. Сегменты торакса без латеральных шпиков. Абдомен в 3—3,5 раза короче цефалоторакса. Длина и ширина генитального сегмента почти одинаковы, немного короче двух последующих сегментов. Вентральный выступ гениальных сегмента толщиной в $\frac{1}{3}$ следующего сегмента, с округленными оперениями. Каудальные ветви и их щетинки слабо асимметричны: левая ветвь немного больше правой; 2-я щетинка левой ветви самая длинная, внутренняя щетинка правой ветви длиннее и с более длинным оперением, чем на левой ветви. Длина каудальных ветвей в 1,5 раза больше ширины.

Антеннулы превышает длину тела на 4—5 члеников, дистальные щетинки удлиненные, уклонение в вооружении от типичного для рода имеется только на 1-м членике, где всего 4 щетинки. 1-й членик экзоподита антенны с 1 щетинкой. Вооружение щупки мандибулы, как у *S. longispinus*. Мандибулярная пластинка с 5 высокими зубцами в коронках и 3 узкими дорсальными зубцами и дорсальной щетинкой. Вооружение гнатобазы максиллулы, как у *S. longispinus*, 2-я и 3-я внутренние лопасти с 4 щетинками каждая, 4-й членик протоподита имеет 5 щетинок и членики экзоподита соответственно 5, 5 и 7 щетинок. Наружный край максиллы проксимально вздут и покрыт шипиками, шипиков у основания 5-й лопасти нет. На наружной (задней) поверхности протоподита максиллипеды имеются 2—3 поперечных ряда тонких шпиков и дистально один длинный, косо тянущийся от внутреннего к наружному краю. 1-й членик экзоподита максиллипеды в проксимальной трети наружного края с поперечным рядом длинных (в $\frac{1}{4}$ членика) крепких шпиков; 2-й и 6-й членики экзоподита с шипиками у внутреннего края; наружные щетинки двух дистальных члеников голые, уплощенные, заостренные к концу.

Коксоподит и базиподит P1 с редкими рядами шпиков на передней поверхности и волосками на внутреннем крае; 1-й и 2-й членики экзоподита имеют по ряду мелких шпиков дистально у наружного края, поверхность 3-го членика без вооружения; наружные шипы экзоподита почти доходят до основания последующего шипа; эндоподит с 2 внутренними щетинками, его передняя поверхность дистально с редкими короткими волосками, а внутренняя лопасть апикально оттянута (заострена). Вооружение остальных плавающих ног

по типу *S. abyssalis*. 2-й членик эндоподита P2 без наружных щетинок, шипы проксимального ряда 2-го членика экзоподита P3—P4 не такие широкие, как у *S. abyssalis*.

Самец. Длина 1.4—1.8 мм. Цефалоторакс со спинной стороны удлинненно-овальный, с латеральными вздутыми в передней трети, сегменты торакса ла-

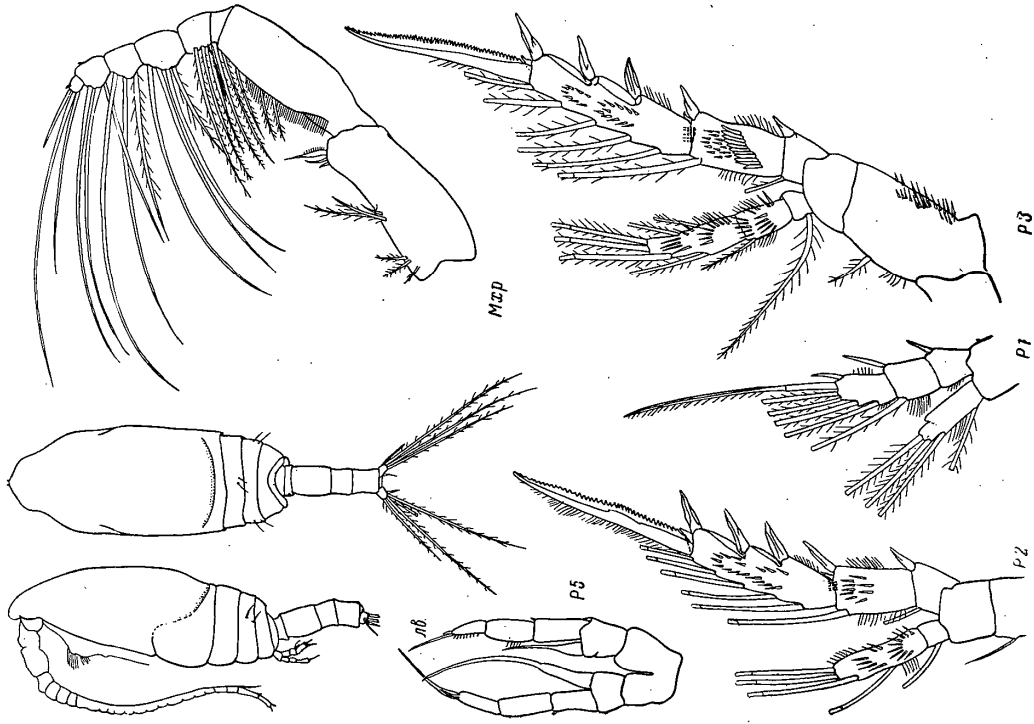


Рис. 140. *Spinocalanus elongatus* Brodsky. Самец (по: Damkaer, 1975).

терально не выступают. Цефалон и 1-й сегмент торакса частично слиты вентрально, 4-й и 5-й сегменты разделенные, последний короткий. Абдомен в 2.5 раза короче цефалоторакса. Каудальные ветви симметричные, длина и ширина их одинаковые.

Антеннулы доходят до 1-го сегмента abdomen; 1-й членик без шпиков, отклонения в вооружении следующие: на 4-м и 13-м члениках имеется по 2 щетинки и 2 эстетаска, на 15-м и 19-м — по 2 щетинки и 1 эстетаску, справа на 20-м членике вооружения нет, слева имеется 1 эстетаск. 1-й членик экзоподита антенны с редуцированными щетинками. Пластинка мандибулы и гнагобаза

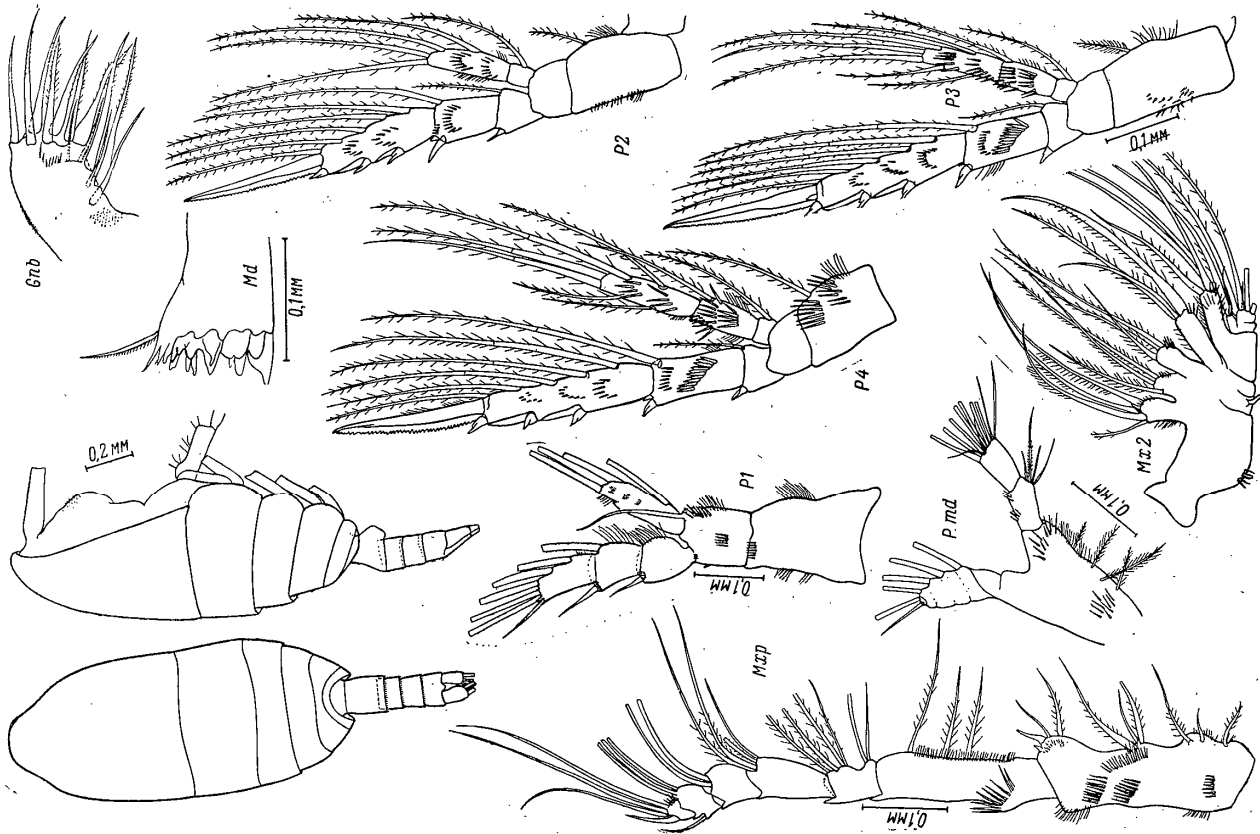


Рис. 139. *Spinocalanus elongatus* Brodsky. Самка. Арктический бассейн, оригинал.

максиллы редуцированные. Максилла с тонкой наружной щетинкой, проксимальные щетинки внутреннего края короче, чем у самки, дистальные — толще, поверхность внутренних лопастей голая. Протоподит максилледы с укороченными внутренними щетинками, поверхность без вооружения. 1-й членик эндоподита с продолжным рядом длинных жестких волосков, длинные щетинки дистальных члеников голые, не уплощенные, наружные щетинки редуцированы, шипиков на дистальном членике нет.

Поверхность члеников P1 без вооружения; наружный шип 1-го членика экзоподита доходит до середины следующего членика, наружный шип 2-го членика более крепкий, чем у самки. 2-й членик экзоподита P2 с 9 шипиками, расположенными группой (а не в ряд) у дистального конца; наружные шипы 2-го и 3-го члеников экзоподита длиннее, чем у самки, доходят до основания последнего шипа. Шипы проксимального ряда 2-го членика экзоподита P3 шире, чем у самки, дистально шипики расположены группой (а не в ряд); на 3-м членике экзоподита 2 группы шипов. Протоподит P4, эндоподит и 1-й членик экзоподита, как у самки. Аппикальные шипы экзоподитов плавательных ног с более мелкой зубчатостью: на P2 63—70 зубцов, на P3 примерно 64 зубца. P5 двухветвистая, доходит до конца 2-го сегмента абдомена; левый протоподит крупнее правого; левый базиподит доходит до первой трети 1-го членика правого экзоподита. Левый экзоподит слегка короче правого, левый эндоподит почти в 2 раза короче правого, он доходит только до середины 2-го членика левого экзоподита. Соотношение длины члеников левого экзоподита $1=2 > 3$, правого: $1=3 < 2$. Дистальные членики обоих экзоподитов имеют 1 короткую и 1 длинную аппикальные щетинки.

Примечание. Бродский (1950) описал как *S. elongatus* двух различных самцов, с различно выраженной асимметрией P5. Дамкер (Damkaer, 1975) совершенно правильно показал, что к *S. elongatus* относится только самец *S. elongatus* — вариант, а другой представляет собой самца *S. polaris* Brodsky, 1950. Типовое местонахождение. Северный Ледовитый океан, Арктический бассейн, 0—50 м.

Распространение. Известен только из Арктического бассейна. Экология. Океанический вид, найден в послонных ловах от 50 до 3800 м. Синтип 1 ♂ и 1 ♀ за № 1/39797 хранятся в коллекциях Зоологического института АН СССР.

Просмотрено 57 ♀ и 3 ♂ из 11 проб из центральной части Арктического бассейна.

17. *Spinocalanus similis* Brodsky, 1950 (рис. 141, 142).

Бродский, 1950: 128, рис. 47; 1955: 185, рис. 1 г (вар. *profundalis*, part., только самец); Damkaer, 1975: 44, fig. 86—87.

Самка. Длина 1.03—1.5 мм. Тело коренастое, цефалоторакс со спинной стороны широкоовальный, передний конец широко округлен, сбоку цефалоторакс сильно расширен в области 1-го торакального сегмента, спина выпуклая, передний конец суженный, вершина его плавно округленная, задние углы 5-го, очень короткого сегмента торакса, широко округленные. Сегменты торакса без лагеральных шипиков. Абдомен в 2.7—3 раза короче цефалоторакса. Длина генитального сегмента почти равна его ширине и только немного меньше длины двух последующих сегментов. Вентральный выступ (вид сбоку) равен $1/2$ толщине следующего сегмента, с округленными очертаниями. Анальный сегмент длиннее предыдущего и немного длиннее каудальных ветвей, последние симметричные. Супраанальная пластинка не окаймлена волосками.

Антеннула выходит за каудальные ветви примерно на 1 членик. 1-й членик экзоподита антенны с 4 щетинкой, 2-й — с 2. Щупик мандибулы и гнагобаза максиллуды, как у *S. longispiritus*. Проксимальная часть максиллы вудута и покрыта шипиками, наружная щетинка и шипы у основания 5-й лопасти имеются. В средней части протоподита максилледы у наружного края имеются поперечный ряд небольших шипиков, проксимальнее и дистальнее их — по ряду зубчиков; на 1-м членике эндоподита максилледы у наружного края попереч-

ный ряд из шипов длиной примерно в $1/4$ членика; наружные щетинки двух дистальных члеников эндоподита голые, уплощенные, заостренные на концах; на 2-м и 6-м члениках имеются шипики у внутреннего края.

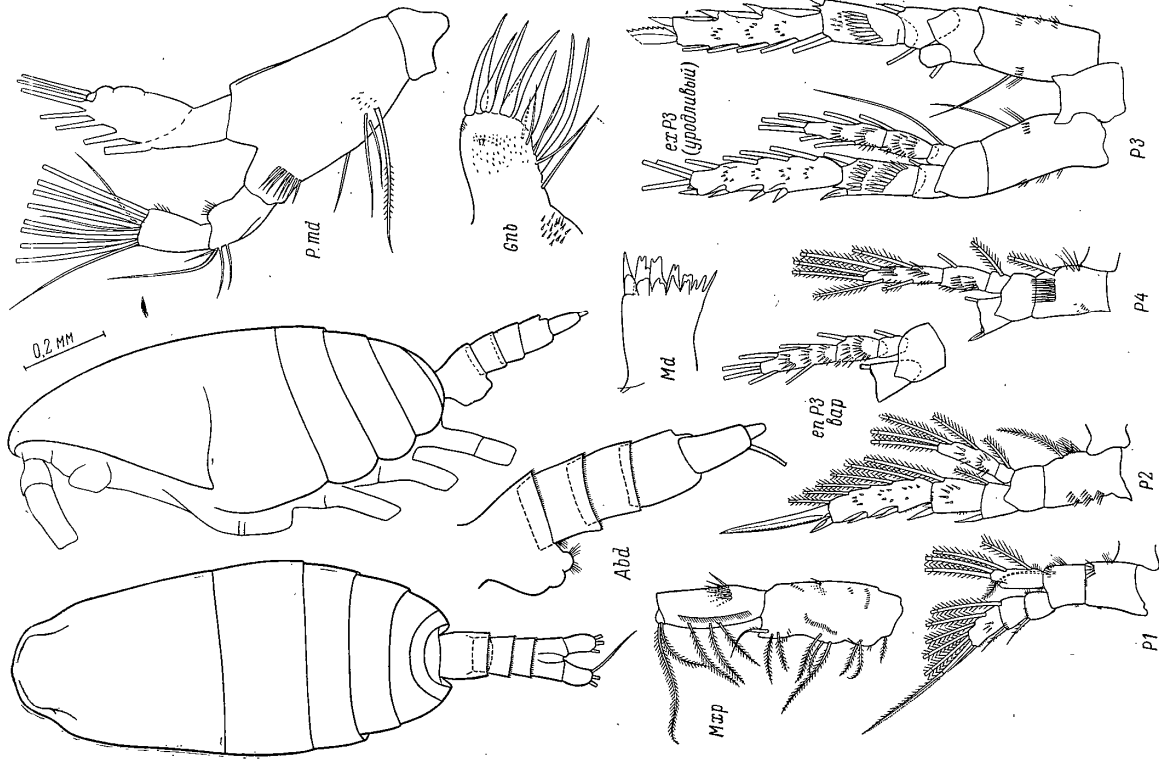


Рис. 141. *Spinocalanus similis* Brodsky. Самка. Тихий океан, оригинал.

Коксодит P1 с несколькими разной длины шипиками в дистальной части, внутренний край с волосками; на передней и задней поверхности базиподита у внутреннего края имеются волоски и шипики; наружные шипы экзоподита длинные и тонкие, вершинами заходят за основание последующего; дистальный членик экзоподита бывает или с 3—4 шипиками на задней поверхности или

базиподит и 1-й членик эндоподита и экзоподита этих ног тоже, как у самки. На 2-м членике эндоподита P2 проксимальный ряд шипов более короткий, дистальный из 5—6 крупных шипов. Коксоподит P4 на внутреннем крае вооружен не имеет, есть несколько коротких щетинок проксимально на наружной поверхности и крохотные шипики на передней поверхности дистально у наружного края. P5 двухветвистая, длиной до середины 2-го сегмента абдомена, асимметричная, правый протоподит длиннее левого (right-handed), последний доходит до середины правого базиподита; правый базиподит доходит до середины левого 1-го членика экзоподита. Правая нога немного длиннее левой, левый эндоподит длиннее правого, широкая проксимальная часть левого эндоподита почти в 2 раза длиннее правого (доходит до конца 2-го членика левого экзоподита). 4-й членик экзоподита обеих ног с короткой уплощенной щетинкой дистально на наружном крае. Внутренний край 2-го и 3-го члеников экзоподита правой ноги с длинными волосками. 3-й членик экзоподита обеих ног с одной маленькой и одной длинной уплощенными щетинками.

Примечание. В работе К. А. Бродского (1950) первописание самца очень кратко, имеется рисунок только P5 (см. P5 самец — вариант). Изображение P5 у Дамкера (Damkaer, 1975) несколько отличается от первописания. Возможно, тут проявляется географическая изменчивость: материал Бродского из северной части Тихого океана, Дамкера — из тропической, но для окончательного суждения данных недостаточно. P5 самца *S. similis* var. *profundalis* из района Курило-Камчатской впадины (Бродский, 1955) такая же, как в первописании (Бродский, 1950).

Типовое местонахождение. Тихий океан, 90 миль к юго-востоку от мыса Шипунского, 0—4000 м.

Распространение. Тихий океан, северо-западная и центральная части, южная часть Охотского моря, Берингово море.

Экология. Океанический, глубоководный вид: нижние слои батипелагиали и абиссаль.

Синтипы 3 ♀ за № 1/39793 хранятся в коллекциях ЗИН АН СССР. Просмотрено 9 ♀ из 2 проб из Охотского моря.

18. *Spinocalanus polaris* Brodsky, 1950 (рис. 143, 144).

Бродский, 1950: 133, рис. 53; 132, рис. 52 (*elongatus*, part., самец, но не самец — вариант); Grice et Hulsemann, 1965: 229, fig. 7 g; Park, 1970: 493, fig. 71—77; Vidal, 1971: 18, fig. 36—37, 39; Damkaer, 1975: 50, fig. 144—149.

Самка. Длина (1.02?) 1.47—1.6 мм. Цефалоторакс со спинной стороны яйцевидный с округленным передним концом, несколько суженным, начиная от 1/3 своей длины, латеральные вадугия на цефалоне отсутствуют. Цефалон и 1-й торакальный сегмент, а также 4-й и 5-й сегменты раздельные, задние углы последнего удлиненные, доходящие до середины генитального сегмента, последнее более узкие, чем у *S. antarcticus*; сбоку спина вышуклая, плавно сконченная спереди и сзади. Сегменты торакса без латеральных шипиков. Абдомен в 3.5—3.8 раза короче цефалоторакса. Длина генитального сегмента немного больше его ширины и чуть меньше двух последующих сегментов абдомена. Вентральный выступ в 1/2 толщины следующего сегмента, с угловатой нижней (задней) частью. Каудальные ветви симметричные, длина их равна 1.3 собственной ширины. Каудальные щетинки тоже симметричные.

Антеннулы по длине равны телу или превышают его на 1—2 членика. 4-й членик экзоподита антенны с 1 щетинкой. Поверхность щупика мандибулы без вооружения, на 1-м членике экзоподита дистально имеется ряд щетинок. Мандибулярная пластинка имеет 4 почти равных зубца вентрально; первый — односторонний, остальные — трехвершинные, далее — 4 более коротких dorsальных зубца и dorsальную щетинку; на наружной поверхности в средней части расположен поперечный ряд длинных шипиков. Гнатобаза максиллулы на задней поверхности имеет по группе шипиков проксимально, в центре и дистально; на передней поверхности дистальная щетинка отсутствует. Максилла слегка вадуга и покрыта шипиками в проксимальной части наружного края, наружная щетинка отсутствует, у основания 5-й лопасти шипиков нет. 4-й член-

без вооружения, эндоподит с 2 внутренними щетинками. 2-й членик эндоподита P2 без наружных щетинок.

Вооружение задней поверхности плавательных ног по типу *S. abyssalis*. 2-й членик экзоподита P3—P4 с двумя рядами шипов, нижний из расширенных пластинчатых шипов; дистальный членик с тремя группами шипов; 2-й и 3-й членики эндоподита с двумя рядами шипов. Коксоподиты P2—P4 с группами шипов у наружного края.

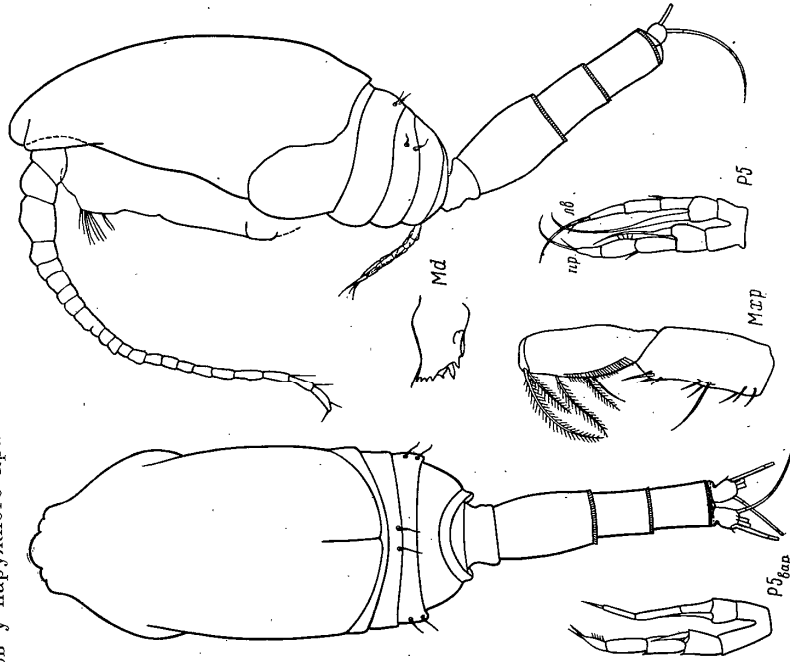


Рис. 142. *Spinocalanus similis* Brodsky. Самец (по: Damkaer, 1975; P5 вар. по: Бродский, 1950).

Самец.¹ Длина 1.4—1.6 мм. Цефалоторакс со спинной стороны удлиненно-овальным, слегка вадуг по бокам в передней трети, передний конец усеченный, с медальным бутром; сбоку спина сильновышуклая, передний и задний концы плавно округленные. Цефалон и 1-й сегмент торакса разделены. Цефалон почти в 3 раза превышает по длине торакс. Абдомен в 1.7 раза короче цефалоторакса. Длина каудальных ветвей в полтора раза больше их ширины, ветви симметричные, на месте наружной латеральной щетинки — жесткий волосок. Антеннулы доходят почти до конца цефалоторакса, 20-й и 21-й членики левой антеннулы слиты, как типично для самцов, с более крупным протоподитом правой P5; 4-й и 8-й членики антеннулы имеют по 2 щетинки и 2 эстетаску, 15-й и 19-й — по 1 щетинке и 1 эстетаску, 20-й слева — без вооружения, справа несет 1 эстетаску; остальные членики имеют типичное для рода вооружение. Наружние щетинки двух дистальных члеников эндоподита максиллулы голые редуцированные, на внутреннем крае дистального членика шипиков нет.

P4, как у самки, но наружные шипы экзоподита короче и шире. Коксоподит P2—P3 с более длинными, тонкими и многочисленными шипами, чем у самки;

¹ Описание дано по Дамкеру (Damkaer, 1975).

Коксоподит и базиподит P1 с несколькими рядами щетинок на передней поверхности, внутренний край 1-го с щетинками, второго — с волосками и щетинками. 1-й и 2-й членики экзоподита P1 с рядом щетинок дистально, наружные щетинки доходят до основания следующего; эндоподит имеет 1 внутреннюю щетинку (1) и 2 апикальные, у основания внутренней щетинки имеются щетинки. Вооружение поверхности плавательных ног несколько своеобразное: 2-й членик экзоподита P2—P4 имеет дистально один поперечный ряд щипов; 3-й членик экзоподита P1 с несколькими рядами щетинок на передней поверхности, внутренний край 1-го с щетинками, второго — с волосками и щетинками. 1-й и 2-й членики экзоподита P1 с рядом щетинок дистально, наружные щетинки доходят до основания следующего; эндоподит имеет 1 внутреннюю щетинку (1) и 2 апикальные, у основания внутренней щетинки имеются щетинки.

Вооружение поверхности плавательных ног несколько своеобразное: 2-й членик экзоподита P2—P4 имеет дистально один поперечный ряд щипов; 3-й членик экзоподита P1 с несколькими рядами щетинок на передней поверхности, внутренний край 1-го с щетинками, второго — с волосками и щетинками. 1-й и 2-й членики экзоподита P1 с рядом щетинок дистально, наружные щетинки доходят до основания следующего; эндоподит имеет 1 внутреннюю щетинку (1) и 2 апикальные, у основания внутренней щетинки имеются щетинки.

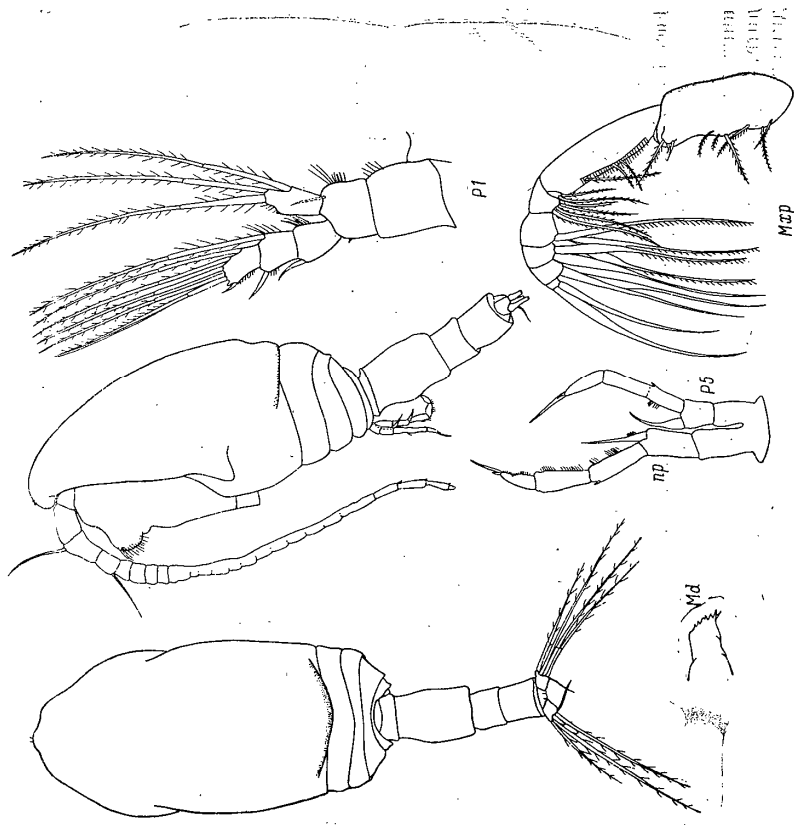


Рис. 144. *Spinocalanus polaris* Brodsky. Самец (по: Damkaer, 1975).

ник экзоподита на P2 и P3 с одной дистальной группой щетинок, на P4 — с тремя продольными группами зубчиков. Наружные щетинки дистальных члеников экзоподита P2—P4 значительно крупнее, чем проксимального, апикальный щип экзоподита этих ног грубо зазубренный, имеет 23—29 зубцов на P2 и по 20 зубцов на P3 и P4. 2-й членик эндоподита P2 без наружных щетинок, на P2—P4 он с двумя рядами щетинок, 3-й членик на P4 тоже с двумя рядами щетинок, на P3 имеются мелкие щетинки проксимально.

С а м е ц. Длина 1.44—1.68 мм. Тело характерной для самцов этого рода угловатой формы. Цефалон и 1-й сегмент торакса по бокам полностью слиты, длина цефалона и свободных сегментов торакса сбоку относятся как 3:1. Абдомен в 2 раза короче цефалоторакса, довольно крепкий. Каудальные ветви и их щетинки симметричные. Антеннула доходит до середины 2-го сегмента абдомена; слева членики 20-й и 21-й слиты, как обычно у самцов с более крупным протоподитом правой P5, 23-й членик редуцирован; уклонения в вооружении следующие: на 4-м членике имеется 2 щетинки, 1 эстетаск; на 8-м — 2 щетинки, 2 эстетаска; на 15-м — 1 щетинка, 1 эстетаск; на 19-м — 1 щетинка, 1 эстетаск; на 20-м справа — 1 щетинка; слева — без вооружения. 1-й членик

ник эндоподита максиллиеды без поперечного ряда щипов, но на коксоподите на передней поверхности имеется несколько рядов длинных тонких щипов:

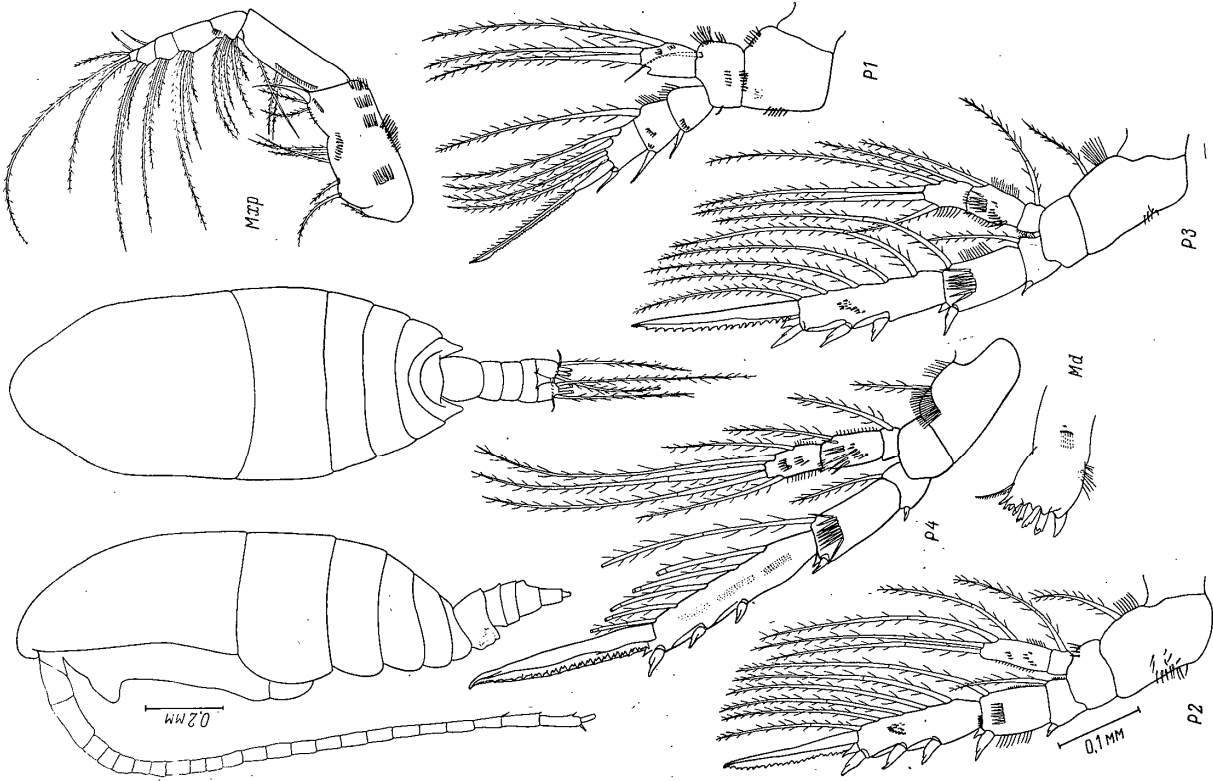


Рис. 143. *Spinocalanus polaris* Brodsky. Самка. Арктический бассейн, оригинал.

один поперечный ряд проксимально, три поперечных ряда дистально у наружного края и между ними продольный ряд у наружного края. 2-й членик эндоподита максиллиеды дистально у внутреннего края с продольным рядом жестких волосков; наружные щетинки двух дистальных члеников сравнительно короткие, слегка опушенные.

экзоподита антенны с 1 щетинкой. Мандибулярная пластинка редуцированная, рудименты дорсальных зубцов сравнительно длиннее вентральных. Длинные дистальные щетинки максиллы толще, чем у самки. Два проксимальных членика максиллы без поперечных рядов шипов, щетинки внутреннего края короче, чем у самки. Щетинки трех проксимальных члеников максиллы опушены, двух следующих опушены только на концах и сильно утолщены у основания, щетинки трех дистальных члеников утолщенные, без вооружения, наружные щетинки, по-видимому, редуцированы.

Поверхность члеников протоподита и экзоподита P1 практически без вооружения. P2—P3, как у самки, по апикальный шип экзоподита более мелко зубрен, зубцов на P2 66—69, на P3 примерно 73. Коксоподит P4 без вооружения (найден 1 экземпляр с рудиментом внутренней щетинки на правой ноге (Дамкаер, 1975)), P5 двухветвистая, доходящая до конца 2-го сегмента абдомена, правый протоподит крупнее левого почти на длину своего базиподита: правый базиподит доходит до начала 2-го членика левого экзоподита. Правая нога длиннее левой, правый и левый экзоподиты, включая их терминальные щетинки, почти равной длины; эндоподиты тоже почти равной длины, короткие, с расширенным основанием и истончающейся дистальной частью. Относительная длина члеников экзоподита следующая: правого $1=2 > 3$, левого $2 > 3 > 1$. Левый эндоподит доходит до середины левого 2-го членика экзоподита, правый — до первой трети правого 2-го членика экзоподита. Внутренний край правого экзоподита и эндоподита в волосках. Экзоподиты обеих ног с 1 короткой и 1 умеренной длинны утолщенными апикальными щетинками.

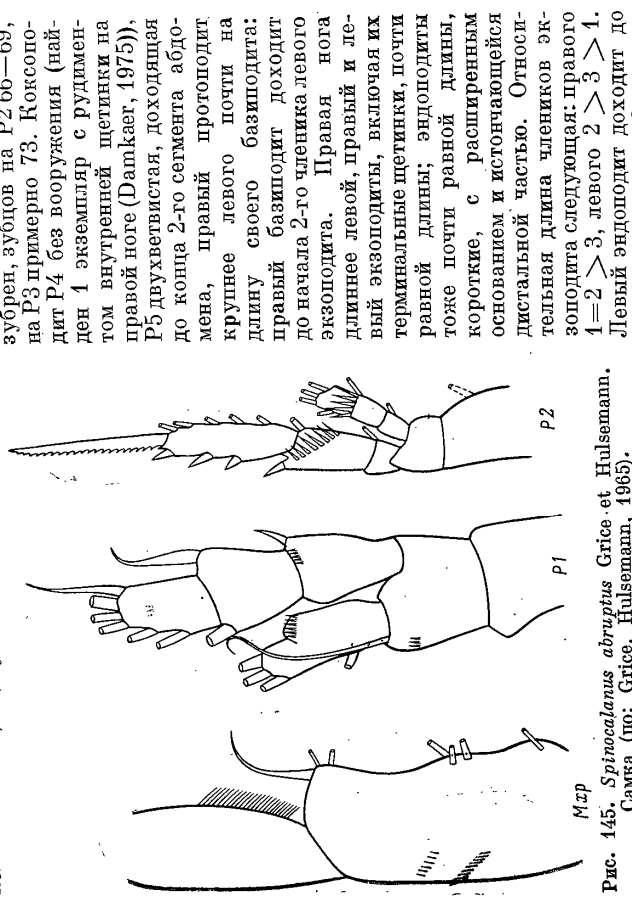


Рис. 145. *Spinocalanus abruptus* Grise et Hulsemann. Самка (по: Grise, Hulsemann, 1965).

При описании Бродский (1950) описал вид *S. polaris* только по самке. Первоописание самца *S. polaris* сделано Дамкером (Дамкаер, 1975) по экземплярам из Арктического бассейна. Этот же автор отметил, что P5 самца *S. elongatus* (но не самец — вариант) в работе Бродского фактически относится к самцу *S. polaris* (а *S. elongatus* соответствует P5 самца — «вариант» у Бродского, 1950, рис. 52). Парк (Park, 1970) указывает *S. polaris* для фауны Карбского моря (длина ♀ 1.02—1.06 мм). Рисунок рачка (общий вид) не приводится, отмечено, что по форме тела он сходен с *S. magnus*, Типичный же *S. polaris* хорошо отличается от *S. magnus* более широким пифалотораксом и относительно более длинным и массивным абдоменом. Строение конечностей, как уже отмечалось выше, в р. *Spinocalanus* обычно характерно для группы видов. Определение Парк поэтому пока представляется сомнительным.

Распространение. Арктический бассейн. Норвежское и Гренландское моря. Восточная Атлантика. Северо-западная часть Тихого океана, Охотское море.

Типовое местонахождение. Северный Ледовитый океан, 800—2500 м.

Экология. Океанический, глубоководный вид, найден на горизонте, 1500—5000 м и выше.

Синтипы 6 ♀ и 1 ♂ за № 1/39798 хранятся в коллекции ЗИН АН СССР. Просмотрено 36 ♀ и 3 ♂ из 14 проб из Арктического бассейна.

19. *Spinocalanus abruptus* Grise et Hulsemann, 1965 (рис. 145).¹

Grise et Hulsemann, 1965 : 227. fig. 6 m—p; Damkaer, 1975 : 57.

Самка. Длина 1.29—1.47 мм. Цефалоторакс со спиной стороны яйцевидный. 4-й и 5-й сегменты торакса раздельные, задние углы последнего удлиненные, длина их несколько варьирует (на рисунках (Grise, Hulsemann, 1965) изображены источно). Сегменты торакса без латеральных шипиков. Цефалоторакс в 4—4.5 раза длиннее абдомена. Каудальные ветви симметричные. Наружный край максиллы в проксимальной части вздут и покрыт шипиками, наружные щетинки нет, задняя поверхность у основания 5-й лопасти без шипиков. Два проксимальных членика максиллы без поперечных рядов шипов, коксоподит с несколькими поперечными рядами коротких щетиночек. Коксоподит P1 с шипиками на поверхности у наружного края, базиподит с короткой щетинкой у наружного края и с рядом шипиков на передней поверхности дистально у наружного края, внутренний край со щетиночками (не изображены у Grise, Hulsemann, 1965). Эндоподит P1 с 2 внутренними щетинками, наружная лопасть эндоподита с рядом шипиков; проксимальный шип экзоподита значительно короче (примерно в 1/3 дистальных), дистальный членик с шипиками на поверхности. 2-й членик эндоподита P2 с 1 наружной щетинкой и рядом шипов на поверхности, 2-й членик экзоподита с косым рядом шипов дистально, наружный шип 1-го членика экзоподита значительно короче, чем на дистальных члениках, коксоподит P2 с 1 внутренней щетинкой (не изображена у Grise, Hulsemann, 1965).

Самец. Неизвестен.

При описании *Spinocalanus abruptus* — это единственный вид из большой группы видов *Spinocalanus* с 2 внутренними щетинками на эндоподите P1 и 4 наружными щетинкой на 2-м членике эндоподита P2, который имеет удлиненные задние углы 5-го сегмента торакса и не имеет поперечных рядов шипов на проксимальных члениках максиллы.

Типовое местонахождение. Северо-восточная Атлантика, 1000—2800 м.

Распространение. Атлантический океан, северо-восточная часть. Западная часть Индийского океана.

Экология. Абиссальный вид, встречен в горизонте 1000—3000 м.

20. *Spinocalanus profundalis* Brodsky, 1955 stat. nov. (рис. 146).

Бродский, 1955 : 184, рис. 1 (*similis* var. *profundalis*, part., только самка).

Самка. Длина 1.45—1.85 мм. Цефалоторакс со спиной стороны широкоовальный, передний конец плавно округленный, сбоку спина слабо выпуклая. Цефалон и 4-й сегмент торакса раздельные, 4-й и 5-й сегменты слиты латерально, задние углы последнего широкоокругленные, не оттянутые. Сегменты торакса без латеральных шипиков. Цефалоторакс в 3 раза длиннее абдомена. Длина и ширина генитального сегмента почти одинаковые, вентральный край составляет 1/3 толщины следующего сегмента абдомена, постерорный край выступа массивный, слегка нависает над следующим сегментом. Анальный сегмент по длине равен предыдущему. Длина и ширина каудальных ветвей почти одинаковые, равны длине анального сегмента. Внутренняя щетинка каудальной ветви длиннее самой ветви.

Антеннулы плохо сохранившиеся. 1-й членик экзоподита антенны с 1 щетинкой, 2-й — с 2. Дорсальная сторона мандибулярной пластинки у места прикрепления к телу равномерно покрыта длинными щетинками, ниже вентрального зубца 2 пучка длинных щетинок, жующий край с 4 довольно высокими зубцами, имеющими коронки, и 4 более узкими, плотно расположенными зуб-

¹ Описание приводим по Дамкеру (Damkaer, 1975).

дами у дорсального края. Вооружение щупика мациллы своеобразно: имеется поперечная полоса шипиков на задней поверхности в проксимальной части и ряд

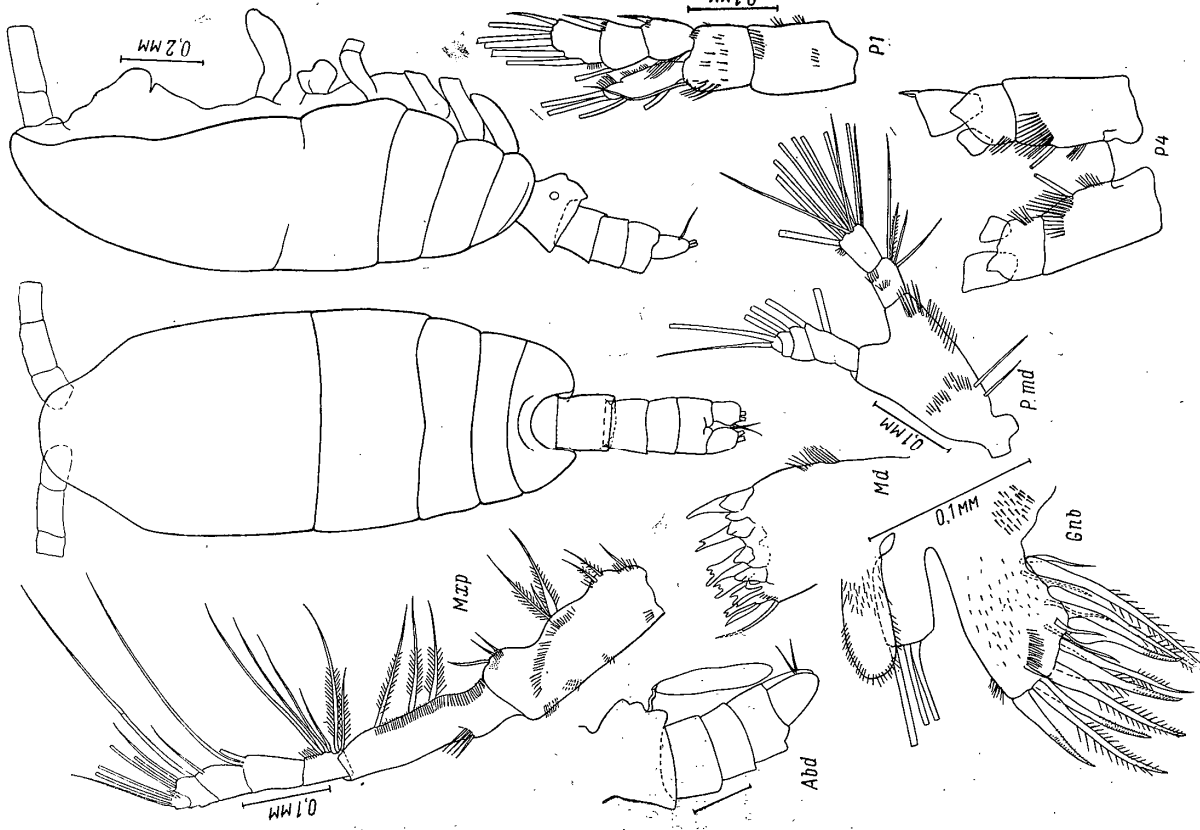


Рис. 146. *Spinocalanus profundalis* stat. nov. Brodsky. Самка. Северо-западная часть Тихого океана, оригинал.

длинных шипов у основания эндоподита (как у *S. longispinus*), но, помимо этого, имеется ряд длинных шипиков, тянущийся вдоль дистальной части внутреннего края; на передней поверхности 1-го члена эндоподита — поперечный ряд, а на задней поверхности — группа шипиков. Вооружение гнагобазы максиллулы как у *S. longispinus*. Проксимальный край максиллы вздут

и покрыт шипами, наружная щетинка имеется, шипиков у основания 5-й лопасти нет. Протоподит максиллипы без поперечного гребня шипов у наружного края. Здесь имеются 3 коротких продольных ряда волосков и проксимальнее их — поперечный ряд, по наружной поверхности от 3-й внутренней лопасти тянется длинный косой ряд из длинных волосков; 1-й членик эндоподита максиллипы с гребнем шипов, длиной в $\frac{1}{5}$ членика, ряд из длинных щетиночек вдоль внутреннего края доходит до дистальной щетинки; 2-й и 6-й членики с шипиками.

Коксоподит и базиподит P1 с шипиками на передней поверхности, внутренним край базиподита дистально с шипиками и волосками; эндоподит с 2 внутренними щетинками; проксимальный наружный шип эндоподита не доходит до основания последующего, дистальные шипы крупнее; на поверхности 3-го членика эндоподита шипиков нет. Остальные плавательные ноги были с обломанными ветвями. Коксоподит P2—P3 с внутренней щетинкой и 3 рядами шипиков у наружного края, базиподит без вооружения. Коксоподит P4 с поперечным рядом длинных щетинок у основания внутренней щетинки, базиподит с волосками у внутреннего края.

Самец. Незвестен.

Замечание. Отсутствие данных о вооружении 2-го членика эндоподита P2 не позволило включить вид в определительную таблицу видов рода. Описанный вид по строению ротовых конечностей ближе всего к *S. breviscaudatus* Brodsky, 1950, но у последнего продольный ряд щетиночек на первом членике эндоподита максиллипы доходит только до средней щетинки.

Типовое местонахождение. Тихий океан, Курило-Камчатская выдлина, 43°40' с. ш., 149°31' в. д., 8500—6000 м. Вид встречен один раз.

Лектотип ♀ (№ 1/39794a) и синтипы 22 ♀ (№ 1/39794) хранятся в коллекциях ЗИН АН СССР.

24. *Spinocalanus macrocephalon* sp. nov. (рис. 147).

Самка неизвестна.

Самец. Длина 1.45—1.75 мм. Тело со спини широкоовальное, передний конец немного суженный с невысоким медиальным бутром, сегменты торакса не выступающие. Дорсальная часть цефалона сильно развита и налегает на 1-й и 2-й торакальные сегменты, у последних свободными оказываются только латеральные части. При рассмотрении сбоку спина выпуклая. В своей дорсальной части цефалон почти в 6 раз длиннее торакса. 4-й и 5-й сегменты торакса раздельные, последний широко округленный. Абдомен в 2 раза короче цефалоторакса. 2-й и 4-й сегменты абдомена самые длинные, почти одинаковой длины, анальный сегмент рудиментарный, плохо различимый. Каудальные ветви симметричные, короткие, длина и ширина их одинаковые, внутренняя щетинка каудальной ветви короче самой ветви (остальные щетинки были обломаны).

Дистальные части антенн (начиная с 15 членика) обломаны. Отклонения в вооружении от типичного для рода у антеннул отмечены на 4-м членике, где имеется 2 щетинки и 1 эстетаск, на 8-м — 1 щетинка и 1 эстетаск, и на 9-м — 2 щетинки и 1 эстетаск; 7—9-й членики слиты; основания эстетасков крупные; поверхность 1-го членика без вооружения из шипиков. 1-й и 2-й членики эндоподита антенны без щетинок; на 2-м членике эндоподита 2 пучка длинных щетиночек, все щетинки антенны в жестких волосках. Щетинки базиподита мандибулярная пластинка и максилла сильно редуцированные. Щетинки 4 проксимальных лопастей максиллы короче и тоньше, чем у самки, дистальные нок на внутреннем крае, поверхность вооружение отсутствует; 1-й членик эндоподита с 2 средними и 1 дистальной щетинкой (как у самки), с продольным рядом длинных тонких волосков вдоль внутреннего края; 5 дистальных члеников эндоподита максиллипы укороченные, составляют вместе $\frac{1}{5}$ длины 1-го членика эндоподита; щетинки 4 дистальных члеников уплощенные, длинные. Эндоподит P1 с двумя внутренними щетинками, наружная лопасть слабо

развита. Коксоподит P₄ без внутренней щетинки. Ветви всех плавательных ног были обломаны.

P₅ доходит до середины 2-го сегмента abdomen. Левый протоподит немного крупнее правого, доходит до проксимальной трети 1-го членика экзоподита

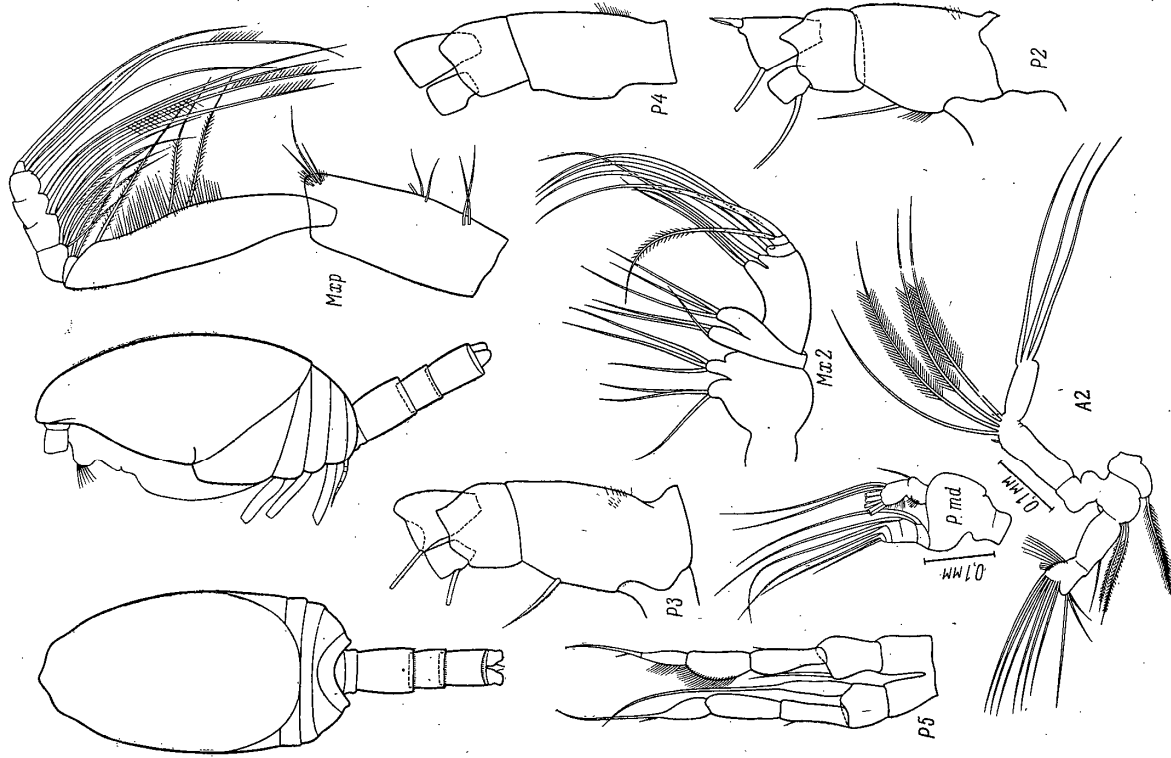


Рис. 147. *Spinocalanus macrocephalus* sp. nov. Самец, Охотское море, оригинал.

правой ноги, последний с короткой наружной щетинкой дистально. 2-й членик экзоподита левой ноги расширенный, его внутренний край выгнутый, в длинных волосках. Дистальный членик обоих экзоподитов с 2 апикальными щетинками, одна из них в половину длины дистального членика, другая почти в 2 раза длиннее его. Ноги почти равной длины или правая очень немного короче. Левый

экзоподит значительно короче и тоньше правого, не длиннее 1-го членика экзоподита своей ноги. Расширенная часть (основание) экзоподита правой ноги равна 1-му членику экзоподита той же ноги, а конец экзоподита доходит до середины длинной апикальной щетинки экзоподита.

З а м е ч а н и е. По общему виду и по наличию уплотненных щетинок на дистальных члениках экзоподита максиллипеды описанные самцы близки к *S. rotaris*, но хорошо отличаются от последних строением P₅ с неравными экзоподитами, с сильно редуцированным экзоподитом левой ноги.

Типовое местонахождение. Охотское море, 46°22' с. ш., 145°54' в. д., 0—3000 м. Встречен один раз.

Головши 1 ♂ № 1/64695 и паратип № 2/64696 хранятся в коллекции ЗИН АН СССР.

2. Род MIMOCALANUS Faggar, 1908

Рострум отсутствует. Цефалон и 1-й торакальный сегмент разделены (слиты у *M. major*). Задние углы 5-го, обычно свободного торакального сегмента слегка удлинены и закруглены, у самки они доходят до середины генитального сегмента abdomen. Кaudальные ветви симметричные, каудальных щетинок, по-видимому, 5 (но почти всегда 4 апикальные обломаны), никаких следов 6-й (наружной) щетинки, в отличие от других родов, не обнаружено; внутренняя щетинка или примерно в 3 раза длиннее каудальной ветви и направлена вентрально, или в виде рудимента.

На 1-м членике экзоподита P₁ наружного шипа нет; экзоподит с 1—2 внутренними щетинками. 2-й членик экзоподита P₂ с 0—1 наружной щетинкой. 3-й членик экзоподита P₃—P₄ с 0—1 наружной щетинкой. Шипов на задней поверхности плавательных ног нет.

С а м к а. Цефалоторакс по форме от почти яйцевидного до удлинено-овального. Большинство видов с сильной склеротизацией покровов примерно по середине цефалона, наблюдаемой в виде темной полосы. 1—4-й сегменты торакса без латеральных шипиков. Цефалоторакс в 4—5 раз длиннее abdomen. Длина каудальных ветвей не более чем в 1.5 раза превышает их ширину или равна ей. 2-й членик антеннул равен по длине 1-му (у *M. ovalis* он в 1.5 раза длиннее), 8-й и 9-й членики частично слиты (полностью слиты у *M. ovalis*, 9—11-й членики уже всех остальных. Антеннулы выступают за каудальные ветви на 1—4 членика (у *M. ovalis* она доходит только до генитального сегмента), вооружены члеников, как у самки рода *Spinocalanus*.

У антенны экзоподит длиннее экзоподита примерно на $\frac{1}{5}$; 1-й членик экзоподита без щетинок, 2-й и 3-й членики разделены, 2-й без щетинок. Базиподит мандибулы с 1—3 внутренними щетинками, поверхность базиподита и 1-го членика экзоподита без вооружения. Гнагобаза максиллулы с 9 краевыми щетинками, чаще без задних щетинок в проксимальной части, дистальная маленкая щетинка на передней поверхности имеется; 2-я и 3-я внутренние лопасти сравнительно большие, 2-я — с 2—4 щетинками, 3-я — с 3—5; экзоподит с 3—4 или 7 щетинками в проксимальной части, 3—4 или 7 в средней и 7 или 9 в дистальной (разделение на членики нечеткое); 2-я наружная лопасть иногда имеется, щетинка на ней всегда отсутствует.

Длина максиллы в 2 раза превышает ее ширину, бугор в проксимальной части наружного края и наружная щетинка отсутствуют; экзоподит, включая 5-ю внутреннюю лопасть, расположен по длинной оси тела, а не параллельно проксимальным внутренним лопастям; 5-я внутренняя лопасть выходит за дистальный край экзоподита, она с 3 крепкими (когтевидными) и 1 короткой щетинкой на задней поверхности у основания 5-й лопасти шипиков нет; 6-я лопасть рудиментарная, только с 1 щетинкой; дистальная часть экзоподита рудиментарная, со слабо выраженной членистостью.

Оба крупных проксимальных членика максиллипеды без поперечных рядов шипов; протоподит на внутреннем крае проксимально имеет 2 щетинки, посере-

1 Усиление склеротизации, по предположению Дамкера (Damkaer, 1975), служит для укрепления мест прикрепления мандибулярных мышц. Склеротизация редуцирована у взрослых самцов, у которых мандибула тоже редуцирована.

дние 3 и дистально 3—4 щетинки; 1-й членик эндоподита в проксимальной части имеет продольный ряд шпиков или зубчиков (у *M. ovalis* — жесткие волоски) и посередине 3 щетинки (*M. ovalis* с 2 щетинками посередине и 1 более дистальной); наружные щетинки 5—6-го членика эндоподита умеренной длины, с длинным, перисто-расположенным опушением, внутренний край 6-го членика без шпиков. На P2—P4 апикальный шип эндоподита мелко зазубрен на наружном крае (48—90 зубцов), наружное окаймление широкое. Коксоподит P4 с поперечным рядом тонких шпиков на задней поверхности проксимальнее внутренней щетинки (*M. stassus* не имеет ни поперечного ряда шпиков, ни внутренней щетинки).

Самец. Цефалоторакс со спинной стороны удлиненно-овальный или почти яйцевидный; форма переднего конца варьирует. Склеротизация в виде темной полосы посередине цефалоторакса у взрослых самцов редуцирована, у самок в колющидной стадии она, как у взрослой самки. Цефалон отделен от 1-го сегмента торакса. Цефалоторакс в 2.7—3.8 раза длиннее abdomen. Анальный сегмент короткий, длиной в $\frac{2}{3}$ каудальной ветви или равен ей. Длина каудальных ветвей равна собственной ширине или в 1.5 раза больше ее.

1-й и 2-й членики антенн почти равной длины, 10-й членик частично слит с 9-м, справа 20-й слит с 21-м, как обычно у видов с более крупным протоподитом левой P5, 25-й членик не редуцирован; 8—10-й членики самые узкие, основная эстетасков очень маленькие. Вооружение члеников антеннул такое же, как у самцов рода *Spinocalanus*, отличается только на 14-м членике, где вместо 2 щетинок и 1 эстетаска имеется 1 щетинка и 1 эстетаск. Плавательные ноги обычно, как у самки этого же вида, но коксоподит P4 без поперечного ряда шпиков на задней поверхности, внутренняя щетинка есть не у всех видов.

P5 одноветвистая, левый протоподит крупнее правого, экзоподит трехчлениковый, 1-й и 2-й членики индолта частично, редко полностью слиты.

Типовой вид *Mimoscalanus cultrifer* Fagran, 1908.

В роде 10 видов, здесь приводим описание 9, исключая *M. brodskii* Rasouls, 1974, известного пока только из Средиземного моря.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ MIMOSCALANUS

По самкам (четыре пары ног)

- 1 (6). Второй членик эндоподита P2 без наружной щетинки.
- 2 (3). Коксоподит P2—P3 без внутренней щетинки; 3-й членик эндоподита P3—P4 без наружных щетинок. Цефалоторакс широкоовальный. Длина 1.0—1.27 мм 9. *M. crassus* Park
- 3 (2). Коксоподит P2—P3 с внутренней щетинкой; 3-й членик эндоподита P3—P4 с 1 наружной щетинкой.
- 4 (5). Антеннула доходит только до конца генитального сегмента; 2-й членик антеннул в 1.5 раза длиннее 1-го. Наружная лопасть эндоподита P1 редуцированная. Цефалоторакс широкоовальный. Длина 1.16—1.52 6. *M. ovalis* Grise et Halsemann
- 5 (4). Антеннула немного заходит за каудальные ветви, 1-й и 2-й ее членики равной длины. Наружная лопасть эндоподита P1 хорошо развита. Цефалоторакс овальный (яйцевидный). Длина 1.0—1.7 мм 1. *M. cultrifer* Fagran
- 6 (1). Второй членик эндоподита P2 с 1 наружной щетинкой.
- 7 (8). Длина самки более 4.0 мм. Цефалоторакс удлиненно-овальный 3. *M. major* Sars
- 8 (7). Длина менее 4.0 мм.
- 9 (10). 2-й членик эндоподита P2—P4 шире других, уплощенный, с округленными краями. Длина 2.3—2.4 мм 4. *M. inflatus* Davis
- 10 (9). 2-й членик эндоподита P2—P4 не расширен, не шире других.
- 11 (14). 1-й и 3-й членики эндоподита P1 длиннее 2-го, наружный шип 2-го членика равен примерно $\frac{1}{2}$ длины 3-го.
- 12 (13). 4-й и 5-й сегменты торакса частично слиты. Внутренняя каудальная щетинка не редуцирована, примерно в 3 раза длиннее каудальной ветви. Длина менее 2.0 мм 7. *M. heronae* Damkaer

13 (12). 4-й и 5-й сегменты торакса разделены. Внутренняя каудальная щетинка не длиннее каудальной ветви. Наружный шип 1-го членика экзоподита P2 заметно меньше наружных шипов 3-го членика. Длина 2.10—2.64 мм. 2. *M. nudus* Fagran

14 (14). Членики экзоподита P1 примерно равной длины или уменьшаются к дистальному направлению; наружный шип 2-го членика больше половины длины 3-го членика.

15 (16). Наружный шип 2-го членика экзоподита P1 доходит до основания наружного шипа 3-го членика, оба шипа узкие, почти равных размеров. Дистальные членики экзоподита P1 примерно равной длины (по наружному краю). Наружный шип 1-го членика экзоподита P2 по коротке наружных шипов 3-го членика. Длина 2.0—2.4 мм 8. *M. damkaeri* sp. n.

16 (15). Наружный шип 2-го членика экзоподита P1 доходит до $\frac{2}{3}$ длины 3-го членика; наружный шип 3-го членика широкий, заметно крупнее остальных. Членики экзоподита P1 немного уменьшаются в размере от 1-го к 3-му. Наружный шип 1-го членика экзоподита P2 короткий, длиной не более $\frac{2}{3}$ наружных шипов 3-го членика. Длина 2.6—2.9 мм 5. *M. distinctocephalus* Brodsky

По самцам (пять пар ног)

1 (2). 2-й членик эндоподита P2 без наружной щетинки. Длина самца 1.0—1.36 мм 9. *M. crassus* Park

2 (4). 2-й членик эндоподита P2 с 1 наружной щетинкой.

3 (6). Передний конец цефалона с V-образной впадиной медиально.

4 (5). Левая P5 длиннее правой почти на дистальный членик, левый протоподит доходит почти до середины 1-го членика правого экзоподита. Сбоку линия спины цефалоторакса с горбом на уровне ротовой впадины и на спинной стороне на этом уровне 2 косых ряда шпиков. Длина 2.15—2.6 мм 8. *M. damkaeri* sp. n.

5 (4). Левая P5 почти равна правой, левый и правый протоподиты одинакового размера. Сбоку спина почти прямая, без шпиков на ней. Длина 1.9—2.37 мм 2. *M. nudus* Fagran

6 (3). Передний конец цефалона без впадины, лавно округленный.

7 (8). Дистальные членики P5 неравной длины, на левой ноге в 2 раза больше, чем на правой. Длина 2.5 мм 5. *M. distinctocephalus* Brodsky

8 (7). Дистальные членики P5 почти равных размеров. Длина 1.28 мм 7. *M. heronae* Damkaer

1. *Mimoscalanus cultrifer* Fagran, 1908 (рис. 148).

Fagran, 1908: 23, pl. 4, fig. 5—9; Vercoort, 1957: 42, fig. 11—15; Damkaer, 1975: 68, fig. 164—168.

Самка. Длина 1.0—1.7 (1.95) мм. Цефалоторакс со спинной стороны овальный, голова широко закруглена, с очень небольшим медиальным выступом, сбоку с выпуклой спиной, наибольшая ширина в области 1-го сегмента торакса. Цефалоторакс в 4 раза длиннее abdomen. Ширина генитального сегмента немного больше его длины. При рассматривании со спинной стороны боковые стенки генитального сегмента немного вздуты в передней трети; ventральный выступ небольшой. Длина каудальных ветвей немного больше их ширины, внутренняя каудальная щетинка рудиментарная, коротка каудальной ветви. Антеннула выступает за каудальные ветви на 3—4 членика, вооружение члеников типичное для рода. Базиподит мандибулы с 2-мя внутренними щетинками. Платобаза максиллуды, по-видимому, без проксимальных задних щетинок. У P1 наружный край базиподита и 1-го членика экзоподита дистально с 1—4 маленькими зубчиками; эндоподит с 2 внутренними щетинками. 2-й членик эндоподита P2 без наружных щетинок, эндоподит почти равен двум проксимальным членикам экзоподита; наружный шип 1-го членика экзоподита уже и немного длиннее наружных шипов 3-го членика, наружный шип 2-го

членка самый длинный, тоже узкий, доходит почти до середины 3-го членка; 3-й членок по длине равен двум проксимальным, его апикальный шип немного длиннее 3-го членка. 3-й членок эндоподита P3—P4 с 1 наружной щетинкой. P4 короче и меньше P3.

Самец. Не описан, хотя в литературе дважды было отмечено нахождение самца *M. cutrifiger* в северо-восточной (Grise, Hulsemann, 1965, размер 1.2 мм) и в северной (Roe, 1972, размер 1.14 мм) Атлантике.

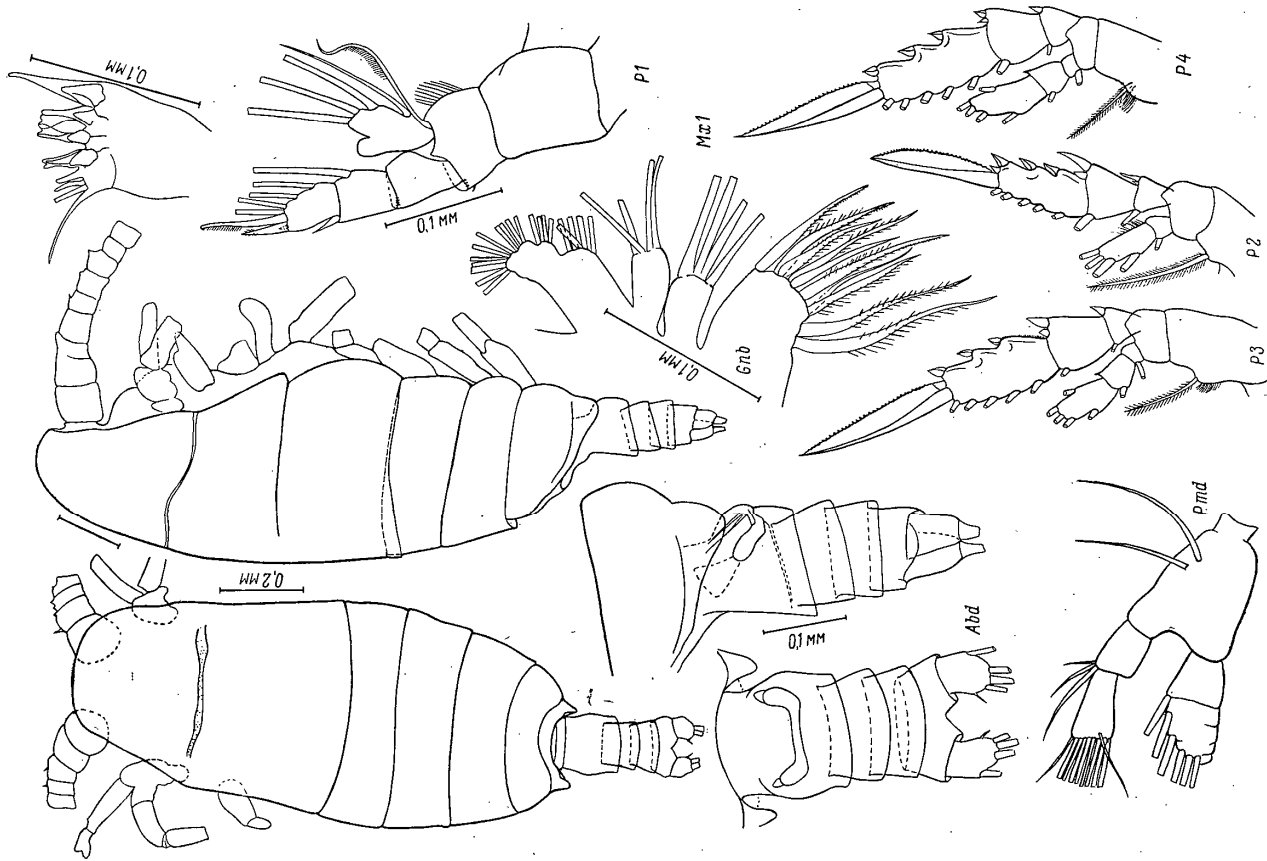


Рис. 148. *Mimocalanus cutrifiger* Farran. Самка. Северная Атлантика, оригинал.

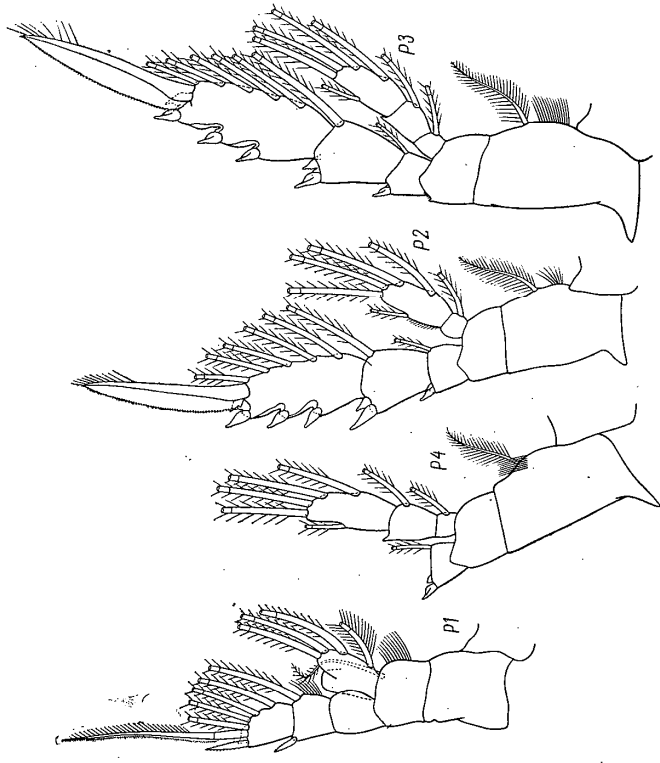


Рис. 149. *Mimocalanus nudus* Farran. Самка (по: Damkaer, 1975).

Типовое местонахождение. Северо-восточная Атлантика, 720—1800 м.

Распространение. Атлантический океан: северная, северо-восточная и западная части, Бискайский залив, Карибское море. Антарктика: тихоокеанский и индийский секторы. Тихий океан: юго-западная, северо-восточная и северо-западная части.

Экология. Ниже 250 м встречается на различных горизонтах до 4000 м. Просмотрено 5 ♀ из Северной Атлантики.

2. *Mimocalanus nudus* Farran, 1908 (рис. 149, 150).

Farran, 1908: 24, pl. 1, fig. 1—4; Farran et Veervoort, 1954e: 2, fig. 2, b—c, e—g; Grise et Hulsemann, 1965: 227, fig. 6a—i; Wheeler, 1970: 7, fig. 5—12 (*subciferus*, male); Damkaer, 1975: 69, fig. 176, 178—180 (part., только из Атлантического океана).

Самка. Длина тела 2.1—2.64 мм. По форме тела вид близок к *M. cutrifiger*, но крупнее, 4-й и 5-й торакальные сегменты разделены. Базиподит и 1-й членок эндоподита P1 дистально у наружного края с несколькими маленькими зубцами. Эндоподит P1 с 2 внутренними щетинками; членки эндоподита имеют следующую длину: 1=3 > 2; наружный шип второго членка экзоподита составляет не более 1/2 длины 3-го членка; вершины наружных шипов 2-го и 3-го членков в жестких щетиночках, наружный шип 3-го членка сравнительно широкий. 2-й членок эндоподита P2 с 1 наружной щетинкой, наружный шип

1-го членика экзоподита заметно меньше наружных шипов 3-го членика, наружный шип 2-го членика менее $1/3$ длины 3-го членика; апикальный шип 3-го членика и длина самого членика относятся как 4 : 3. Базиподит P3 с 2—3 острыми зубчиками дистально у наружного края; наружный шип 1-го членика экзоподита меньше, чем 2-го и 3-го члеников, последние почти равны между собой. Задняя поверхность коксоподита P4 с поперечным рядом очень тонких шипов у внутреннего края; наружные шипы члеников экзоподита сравнительно небольшие, из них шип 1-го членика самый мелкий; шипы 3-го членика гладкие,

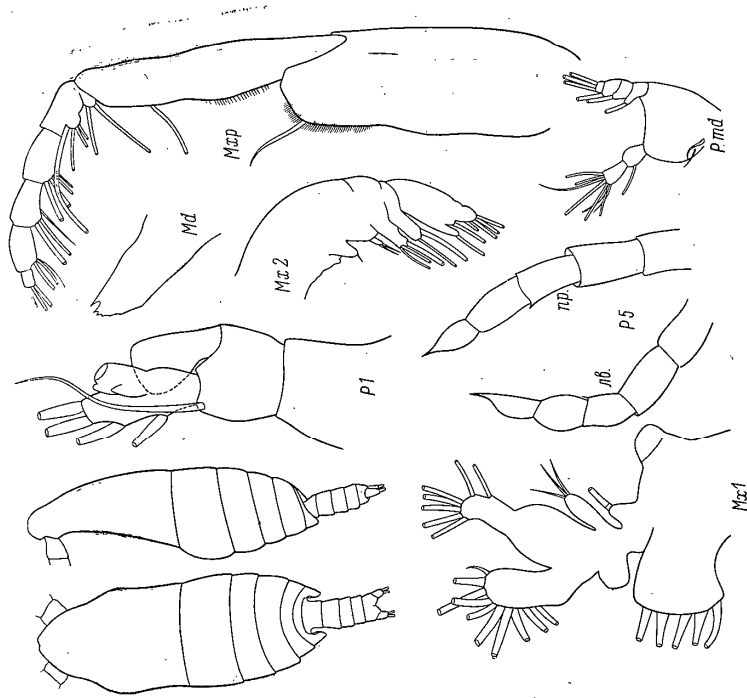


Рис. 150. *Mimocalanus nidus* Fagga. Самец (по: Grtse, Hulsemann, 1965).

апикальный шип экзоподита равен по длине наружному краю 3-го членика. Апикальный шип экзоподита имеет 52—65 зубцов на P2. 56—67 на P3 и в среднем 61 зубец на P4.

Самец. Длина тела 1.9—2.37 мм. Цефалоторакс удлиненно-овальный. При рассматривании со спинной стороны цефалон на уровне середины его длины с латеральными выступами, передний конец сужен и имеет медиальную V-образную впадину, край которой на спинной стороне усажены тонкими щетинками. Цефалон и торакс разделены, они равной длины. 4-й и 5-й сегменты торакса тоже разделены, задние углы последнего закруглены.

Антеннула 24-члениковая, превышает длину тела на 1—2 членика; проксимальные членики (2—8-й) с ланцетовидными эдегасками, основания эдегасков бокаловидные. Основание щупика мандибулы с 2 щетинками. Жевательная пластинка редуцированная, с рудиментами зубов. Гнатобаза максиллулы рудиментарная, без остатков вооружения; 2-я внутренняя лопасть имеет 1-щетинку, 3-я — 2—3; 4-й членик пропододита с рудиментами в виде 4-х заостренных шипов или без них. Экзоподит с 7—9 щетинками, экзоподит с 10. Мембрана рудиментарная, внутренние лопасти 1—5-я, хотя еще хорошо развиты,

1 Описание по Вилеру (Wheeler, 1970) с изменениями.

но 1-я без щетинок, остальные с 2—3 щетинками каждая, эндоподит гакже со щетинками. Два крупных проксимальных членика максиллулы, каждый с 1 дистальной щетинкой, дистальный конец 1-го и проксимальная часть 2-го слабее продольным рядом тонких волосков; 2—6-й членики эндоподита имеют соответственно 2+4; 4, 3, 3 и 3 вычурные щетинки, наружные щетинки 5—6-го члеников эндоподита, по-видимому, редуцированы.

Наружная лопасть эндоподита P1 хорошо развитая, с небольшим кратеро-видным вдавлением на дистальном конце, эндоподит имеет 2 апикальные и 2 внутренние щетинки. Базиподит P1 с несколькими маленькими щипками дистально у наружного края. У исследованных экземпляров экзоподит P1 и ветви P2—P4 были обломаны. P5 одновставчатая, левая нога очень немного длиннее правой; пропододиты обеих ног равных размеров; дистальные членики их экзоподитов тоже почти равных размеров, левый заканчивается 2 маленькими (на рисунке у Grtse, Hulsemann, 1965 показана 1 щетинка), правый — одной маленькой уплощенной щетинкой (вырослом).

Примечание. Самец *M. nidus* впервые был описан, но очень кратко Грайсом и Хальсманн (Grtse, Hulsemann, 1965) по экземпляру из северо-восточной Атлантики (Grise, Hulsemann, 1970). Затем Вилер (Wheeler, 1970) описал по 2 экземплярам (длина 2.02 и 1.9 мм) из северо-западной Атлантики самца нового вида *M. sulcifrons*. Вилер отметил, что описываемый им самец очень близок по строению к самцу *M. nidus*, отличаясь от него числом щетинок на ротовых конечностях, сличившимися 4-м и 5-м тораксальными сегментами и уникальной формой переднего конца цефалона с V-образным медиальным вдавлением. Первое из названных выше отличий, как показывает наш опыт изучения ротовых конечностей *M. nidus* и анализ приводимых авторами рисунков, несущественно и вполне может быть результатом разной сохранности экземпляров; второе, как показало исследование типового экземпляра из коллекции Вилера (голотип, самец длиной 1.9 мм) Дамкером (Damkaer, 1975). — результат неточности наблюдения. Третье отличие также, по-видимому, сомнительное, так как на рисунках Грайса и Хальсманн, 1965, (Grise, Hulsemann, рис. 6а—1) изображено медиальное углубление на переднем конце цефалона, хотя несколько меньших размеров. Таким образом, самцы, описанные Грайсом и Хальсманн и Вилером, по нашему мнению, оказываются идентичными в видовом отношении и, следовательно, *M. sulcifrons* Wheeler, 1970 — это младший синоним *M. nidus* Fagga, 1908.

Дамкер (Damkaer, 1975) также пришел к выводу об идентичности экземпляров, описанных Грайсом и Хальсманн и Вилером, однако он считает их относящимися не к *M. nidus* Fagga, 1908, а к *M. sulcifrons* Wheeler, что является результатом многократного представления о границах вида *M. nidus*. Дамкер идентифицирует *M. nidus* Fagga, 1908 из Северной Атлантики и тихоокеанский *M. distinctocephalus* Brodsky, 1950 — виды, очень близкие, но отличающиеся строением экзоподитов P1 (см. описание *M. distinctocephalus*). Поэтому он классифицирует найденного им самца из Тихого океана как *M. nidus* Fagga и дает описание самца *M. nidus* по этим тихоокеанским экземплярам, тогда как, очевидно, фактически он имеет дело с самцом *M. distinctocephalus*. В нашей работе мы приводим описание самца *M. distinctocephalus* по описанию самца *M. nidus* у Дамкера (Damkaer, 1975).

Типовое местонахождение. Северо-восточная Атлантика, 720—1440 м.

Распространение. Северная Атлантика, Карибское море. Экология. Глубоководный океантический вид.

3. *Mimocalanus major* Sars, 1920 (рис. 151).

Sars, 1920 : 4; Sars, 1924, 1925 : 35—36, pl. 10, fig. 1—16; Damkaer, 1975 : 72—73.

Самка. Длина единственного известного экземпляра 4.2 мм. Цефалоторакс со спинной стороны удлиненно-овальный, передний конец почти усеченный (широко округленный), сбоку спина прямая. Цефалон и 1-й сегмент торакса полностью слиты, 4-й и 5-й сегменты торакса разделены. Цефалоторакс почти

Самка. Длина 2.3—2.4 мм. Тело сбоку широкое, спина сильно выпуклая. Цефалон и 1-й сегмент торакса разделены плохо заметным швом. Цефалоторакс в 3—4 раза длиннее абдомена. Генитальный сегмент по длине равен двум последующим вместе взятым, которые имеют почти одинаковую длину. Антеннула 24-члениковая, доходит до анального сегмента. Эндоподит P1 с 2 внутренними щетинками, 2-й членик эндоподита P2 с 1 наружной и 3-й членик эндоподита

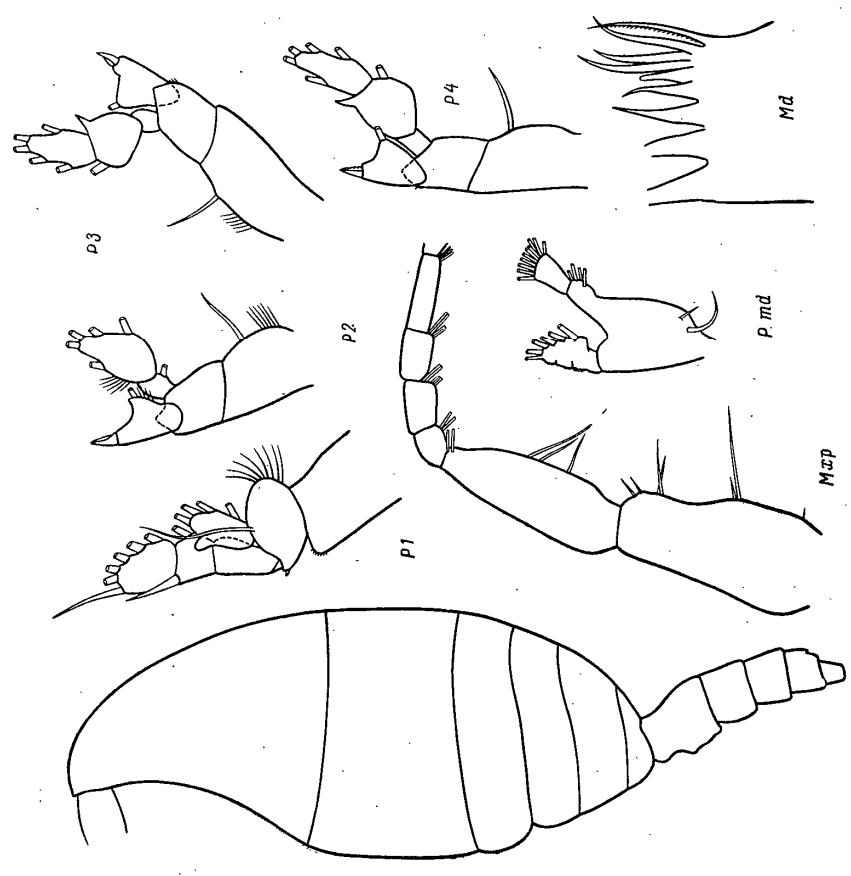


Рис. 152. *Mimocalanus inflatus* Davis. Самка (по: Grice, Hulsemann, 1965).

P3—P4 тоже с 1 наружной щетинкой. На P2—P4 2-й членик эндоподита уплощенный и более широкий, чем остальные.
Самец. Незвестен.

Примечание. Этот вид известен всего по двум самкам: 2.3 мм (Davies, 1949) и 2.4 мм (Grice, Hulsemann, 1965). В первоописании у Дэвиса не приведены рисунки и не описано вооружение плавательных ног. Таким образом, единственная достоверная и специфичная черта, которая объединяет эти 2 экземпляра и отличает от всех прочих видов рода, — это уплощенный широкий 2-й членик эндоподита P2—P4. В Индийском океане найдены 2 самки (1.76 и 2.01 мм), но с обломанными ногами, и их определение как *M. inflatus* по-прежнему только предположительное (Grice, Hulsemann, 1967).

Типовое местонахождение. Северо-восточная часть Тихого океана, 1900—2400 м. Другой экземпляр найден в северо-восточной части Атлантики, 1900—3000 м.

в 5 раз длиннее абдомена. Длина генитального сегмента немного меньше его ширины. Длина и ширина каудальных ветвей почти одинаковая.

Верхняя губа с 3 крупными буграми, расположенными медиовентрально треугольником. Антеннула, по-видимому, длиннее тела, имеет 2 (3?) крепкие пегинки anteriorно на 1-м членике. Эндоподит P1 с 2 внутренними щетинками. 2-й членик эндоподита P2 с 1 наружной щетинкой.

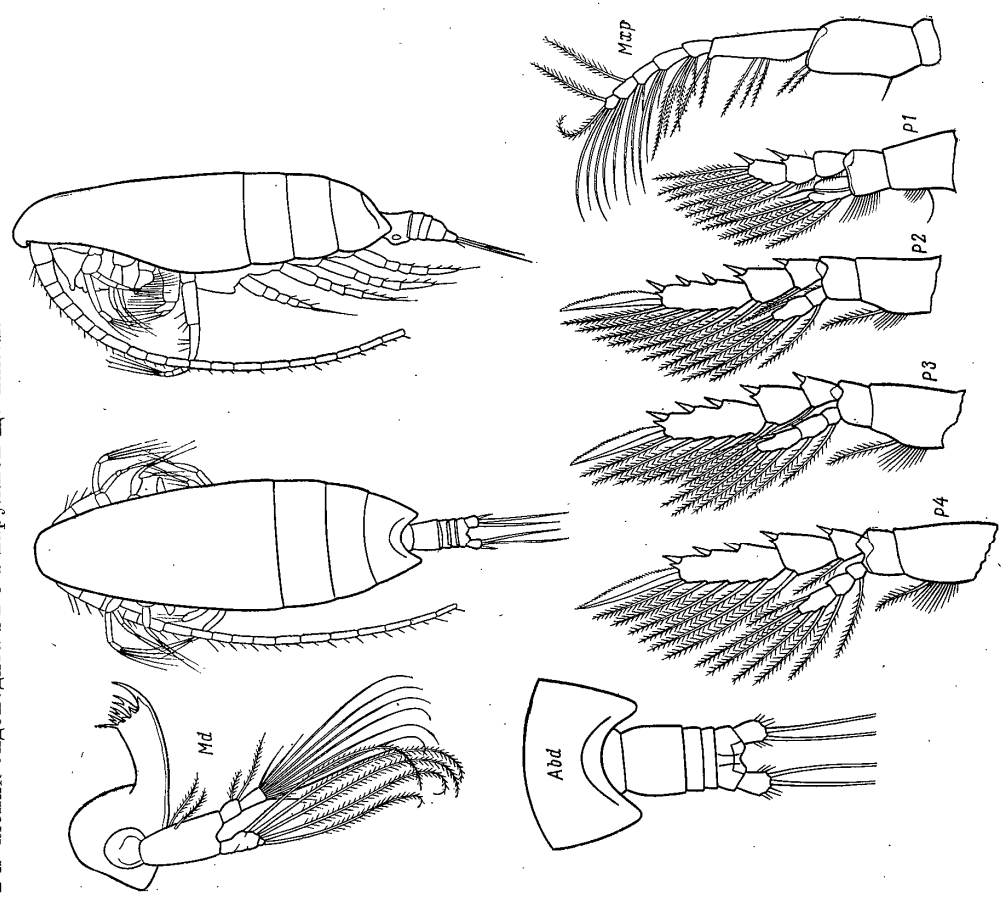


Рис. 151. *Mimocalanus major* Sars. Самка (по: Sars, 1924).

Примечание. Описание Сарса (Sars, 1925) сделано по единственному экземпляру, но оно достаточно полное. Этот вид имеет уникальные черты, не встречающиеся у других видов рода: полное слияние цефалона и 1-го сегмента торакса и наличие 2 (3 по Damkaer, 1975) крепких щетинок на 1-м членике аптеннулы.

Типовое местонахождение. Центральная часть Северной Атлантики, 0—3000 м. Встречен единственный раз.

4. *Mimocalanus inflatus* Davis, 1949 (рис. 152).

Davies, 1949: 24; Grice et Hulsemann, 1965: 227, fig. 50—51; 1967 (?): 20, fig. 16—18; Damkaer, 1975: 73.

5. *Mimocalanus distinctocephalus* Brodsky, 1950 (рис. 153, 154).

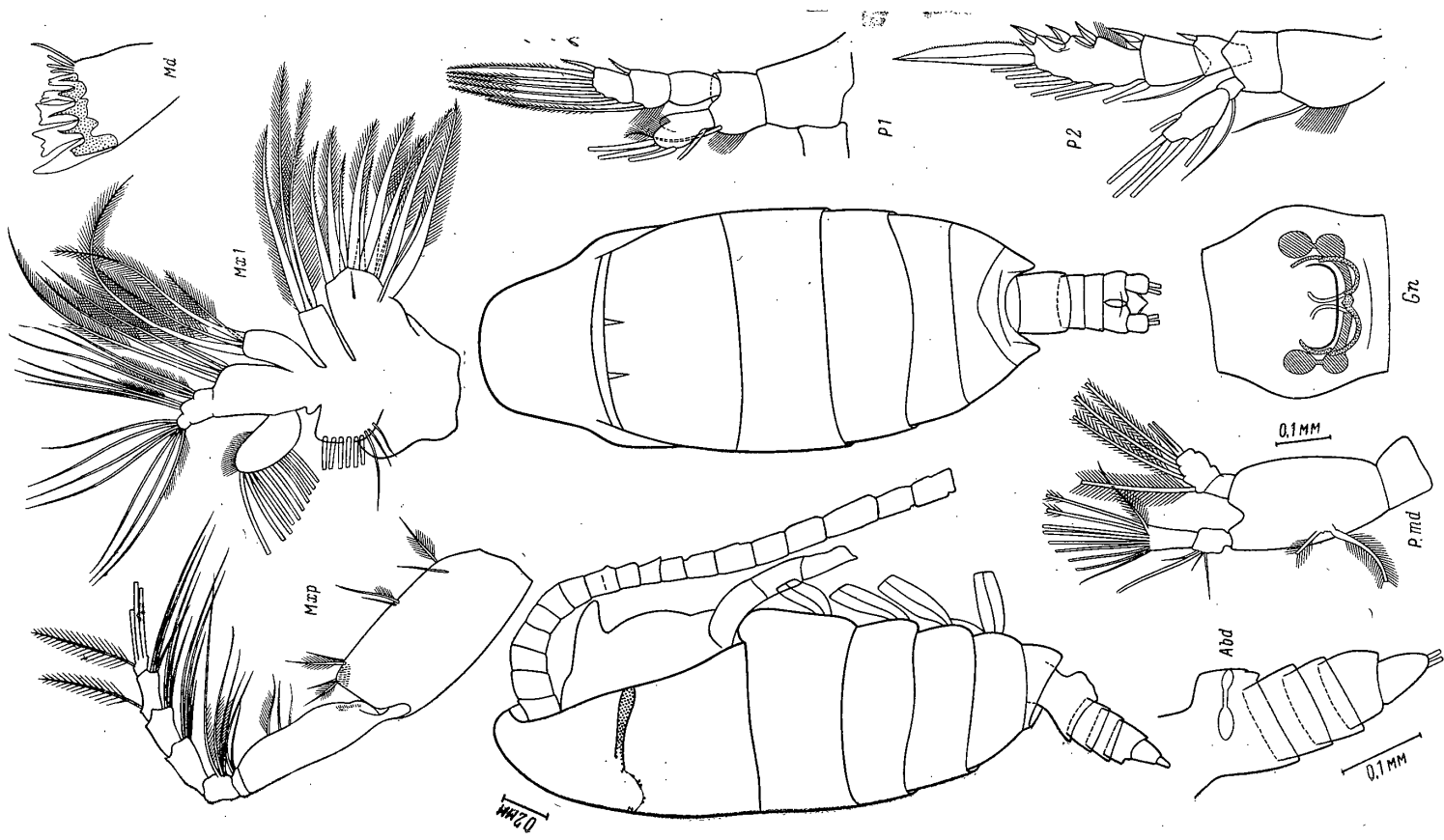
Бродский, 1950: 136, рис. 56; Дамкаер, 1975: 69—72, fig. 469—475, 177 (*nudus*, part., только из Тихого океана); non *M. nudus* Fagdan, 1908.

Самка. Длина 2,6—2,9 мм. Тело коренастое. Со спинной стороны цефалоторакс широкоовальный, примерно в средней части цефалона имеются небольшие боковые выступы с темной полосой между ними, передний конец цефалона широко закруглен. Сбоку вершина цефалона низкая, спинная сторона слабо выпуклая. Цефалон и 1-й сегмент торакса и 4-й и 5-й сегменты торакса разделены, задние углы последнего несколько оттянуты и выпукло закруглены. Абдомен в 4 раза короче цефалоторакса. Антериорная (верхняя) часть вентрального выступа в $1/3$ толщины следующего сегмента абдомена, постериорная меньше, аггериорный и постериорный углы вентрального выступа заметно отличаются: первый почти прямой, последний — тупой. Сперматеки парные, каждая состоит из 2 шаровидных (в наполненном состоянии) резервуаров: вентрального и антериорального, соединенных протоком. При рассматривании с вентральной стороны сперматеки видны по бокам крышечки, которая прикрывает только выводные протоки сперматек. Крышечка небольшая, слегка поперечно-овальная, постериорный (свободный) край ее округленный. 2—4-й сегменты абдомена примерно одинаковой длины. Длина каудальных ветвей равна 1,3 собственной ширины. Внутренняя каудальная щетинка рудиментарная, короче каудальной ветви.

Основание щупика мандибулы с 2 крепкими внутренними щетинками. Мандибулярная пластинка с высоким вентральным зубцом, четырем двух-трехвершинными центральными зубцами резко уменьшающихся к дорсальной стороне размеров и 3 узкими дорсальными зубцами. Дорсальная щетинка почти в 2 раза длиннее дорсальных зубцов. На гнатобазе максиллулы имеется только 1 проксимальная задняя щетинка, дистальная щетинка на передней поверхности сравнительно длинная, выходит за край гнатобазы; 2-я внутренняя лопасть имеет 4 щетинки, 3-я — 3 длинных и 1 в половин их длины, 4-й членок протоподита — 4 и членки эндоподита 3, 4 и 7 щетинок соответственно; экзоподит с 11 и 1-я внешняя лопасть с 7 длинными и 2 короткими щетинками, 2-я внешняя лопасть без щетинок. Максилла и максилледа типичного для рода строения.

Эндоподит P1 с 2 внутренними щетинками, длина членков экзоподита немного убывает от проксимального к дистальным, наружные шипы 2-го и 3-го членков экзоподита P1 в жестких щетиночках, наружный шип 2-го членка больше $2/3$ длины 3-го членка. 2-й членок эндоподита P2 с 1 наружной щетинкой; наружный шип 1-го членка экзоподита составляет примерно $2/3$ от длины наружных шипов 3-го членка, наружный шип 2-го членка доходит до основания проксимального наружного шипа 3-го членка, составляя по длине почти $1/3$ этого членка; апикальный зазубренный шип (52 зубца) немного превышает по длине терминальный членок (отношение их 4:3). P3—P4 у исследованных экземпляров были с обломанными ветвями.

Самец. Длина 2,5 мм. Со спинной стороны цефалоторакс почти яйцевидный, в передней трети с латеральными вздутыми, передний конец округленный, с большим медиальным выступом; сбоку тело стройное, с почти прямой спинной и низкой вершиной. Абдомен в 3,5 раза короче цефалоторакса. Длина каудальных ветвей в 1,5 раза больше собственной ширины. Антенулы длиннее тела на 2 членка; уклонения в вооружении отмечены на 7-м членике, где 2 щетинки и 1 эстетаск и на 9-м — 1 щетинка и 1 эстетаск. Мандибулярная пластинка с 5 крепкими со стглаженными вершинами зубцами у вентрального и 3 щетинкоподобными отростками у дорсального края. Гнатобазы максиллулы сильно редуцирована и имеет только 2—3 узких выступа на внутреннем крае и дистально на передней поверхности группу шипиков. Протоподит максиллиды с 3 нервными щетинками в дистальной части; 1-й членок эндоподита на внутреннем крае в середине своей длины с 2 короткими и 1 длинной щетинкой; внешние щетинки дистальных членков рудиментарны или отсутствуют совсем.

Рис. 153. *Mimocalanus distinctocephalus* Brodsky. Самка. Охотское море, оригинал.

относительной длиннй наружных шипов этих члеников, числом и формой зубцов жующего края мандибулы, размерами тела, а также числом щетинок на ротовых конечностях.

Типовое место нахождениe. Тихий океан, 90 миль к юго-востоку от мыса Шипунского, 1000—4000 м.

Распространение. Северная часть Тихого океана, южная часть Охотского моря.

Экология. Океанический глубоководный вид, найден на горизонтах 6000—8500 м, 1000—4000 м, 0—800 м.

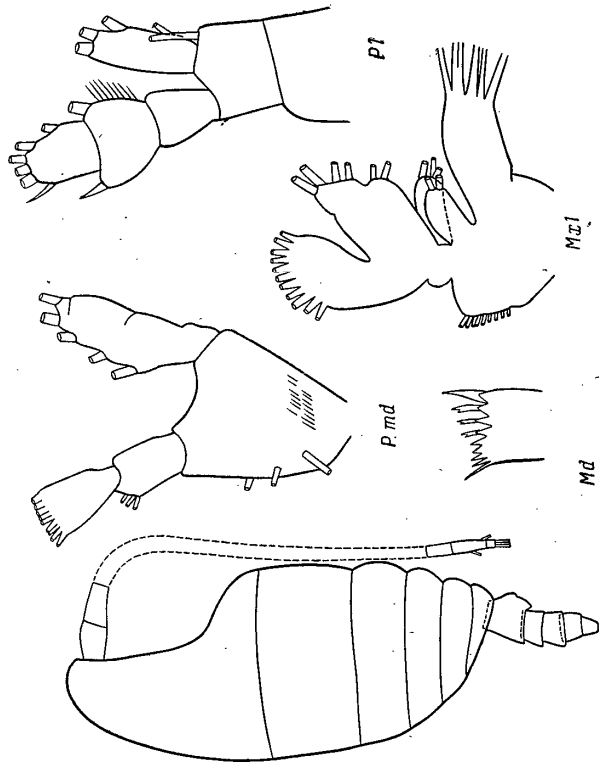


Рис. 155. *Mimocalanus ovalis* (Grice et Hulsemann). Самка (по: Grice, Hulsemann, 1967).

Слинтны 2 ♀ за № 1/39799 хранятся в коллекции ЗИН АН СССР. Просмотрено 15 ♀ из 6 проб из Тихого океана и Охотского моря.

6. *Mimocalanus ovalis* (Grice et Hulsemann, 1965) (рис. 155).

Grice et Hulsemann, 1965: 229, fig. 7 b-f (*Spinocalanus*); Damkaer, 1975: 73.

Самка. Длина 1.16—1.52 мм. Цефалоторакс со спинной стороны широко-овальный, передний конец широко закруглен, сбоку спина выпуклая. Цефалон и торакс, а также 4-й и 5-й сегменты торакса разделены, последний с широко округленными задними углами. Цефалоторакс в 3.5 раза длиннее абдомена. Длина генитального сегмента немного больше его ширины, вентральный выступ сбоку толщиной в 1/2 следующего сегмента абдомена. Длина и ширина каудальных ветвей примерно одинаковые.

Антеннулы доходят только до середины генитального сегмента, 2-й членик в 1.5 раза длиннее 1-го, 8-й и 9-й полностью слиты, дистальный членик сравнительно короткий и широк; членики от 8-го до 24-го с 1—2 рядами крохотных зубчиков на вентральной и дорсальной поверхностях (не встречаются больше ни у одного из видов семейства Spinocalanidae); вооружение члеников гишичное для рода. Основание щупика мандибулы с 3 внутренними щетинками и процессивно с грудной щипкой. Максиллула с 2 щетинками на 2-й внутренней лопасти, экзоподиты 3 — на 3-ей и 2 — на 4-м сегменте основания; экзоподит имеет 4 щетинки, экзоподит

Наружный шип 2-го членика экзоподита P4, как у самки, а 3-го — более узкий. Наружный шип 1-го членика экзоподита P2, как у самки. P5 доходит до середины 3-го сегмента абдомена; левый и правый коксоподиты равных размеров, левый базиподит крупнее правого, доходит до 1/3 длины 1-го членика правого экзоподита; левый экзоподит длиннее правого больше чем на дистальный членик; длина члеников экзоподита следующая: левого 1=2=3, правого 1=2 > 3; дистальный членик правого экзоподита значительно меньше остальных; 1-й членик экзоподита обоих ног дистально с утолщенной наружной щетинкой,

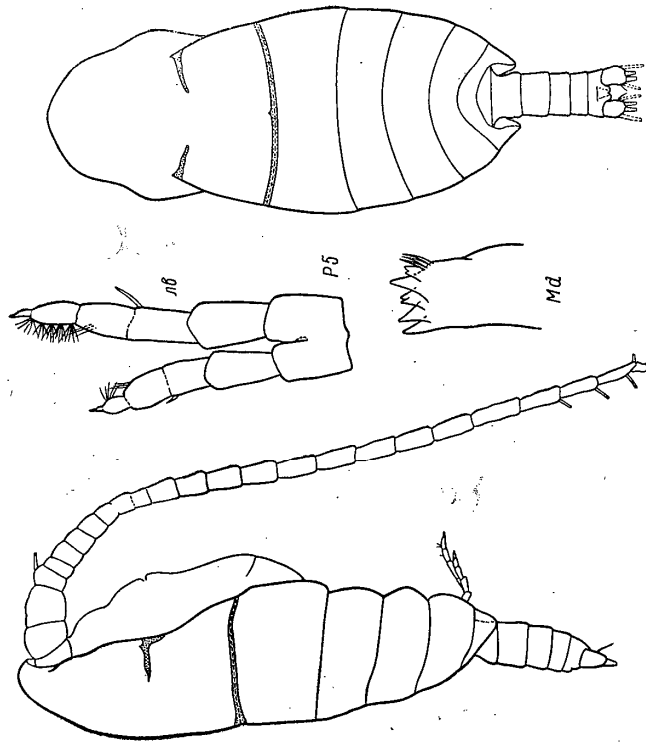


Рис. 154. *Mimocalanus distinctocephalus* Brodsky. Самец (по: Damkaer, 1975).

левая щетинка в 2 раза длиннее правой. 1-й и 2-й членики обоих экзоподитов почти слиты, внутренние края 2-го и 3-го члеников с длинными волосками, на левой ноге волоски расположены пучками; каждый экзоподит с коротким утолщенным апикальным отростком (щетинкой).

Примечание. Дамкер (Damkaer, 1975), сравнивший строение конечностей типового экземпляра *M. nidus* Fagtap, 1908 и тихоокеанского *M. distinctocephalus*, свел последний вид в синоним к первому, отметив у них вариабельность в строении экзоподитов P1 (см.: Damkaer, 1975, fig. 176, 177). По нашим наблюдениям, у тихоокеанских экземпляров строение экзоподитов P1 уточнено, что отличает от такового *M. nidus* Fagtap, 1908. Различия в размерах тела, строение экзоподитов P4, а также распространение в различных океанах, по нашему мнению, делает преждевременным вывод Дамкера. Мы склоняемся в пользу точки зрения о видовой самостоятельности *M. nidus* Fagtap, 1908 и *M. distinctocephalus* Brodsky, 1950. Впервые описанные Дамкером как *M. nidus*, самцы из Тихого океана, по-видимому, представляют собой самцов *M. distinctocephalus*, описание которых здесь мы и приводим по Дамкеру, 1975 (см. также примечание к *M. nidus*).

Определенные как *M. distinctocephalus*, экземпляры из Средиземного моря (Boucher, de Bovée, 1970) фактически представляют собой новый эндемичный вид *M. brodskii* Razouls, 1974. Последний, как показала работа Разулы (Razouls, 1974), отличается от тихоокеанского *M. distinctocephalus* одинаковой длиной 1-го и 2-го члеников экзоподита P2 (отношение 1:1 вместо 1:1.31) и большей

подит — 14. Протоподит максиллиеды с рядом тонких шпиков в средней части на передней поверхности и 4 пучками тонких шпиков на наружной (постеральной) поверхности; на передней поверхности у дистальной лопасти 2 щетинки. 1 длинный заостренный отросток и мелкие шпиклы у их оснований; 1-й членник эндоподита проксимально с продольным рядом жестких волосков, 2 щетинками посередине и 1 более дистально; 2-й членник эндоподита с двумя

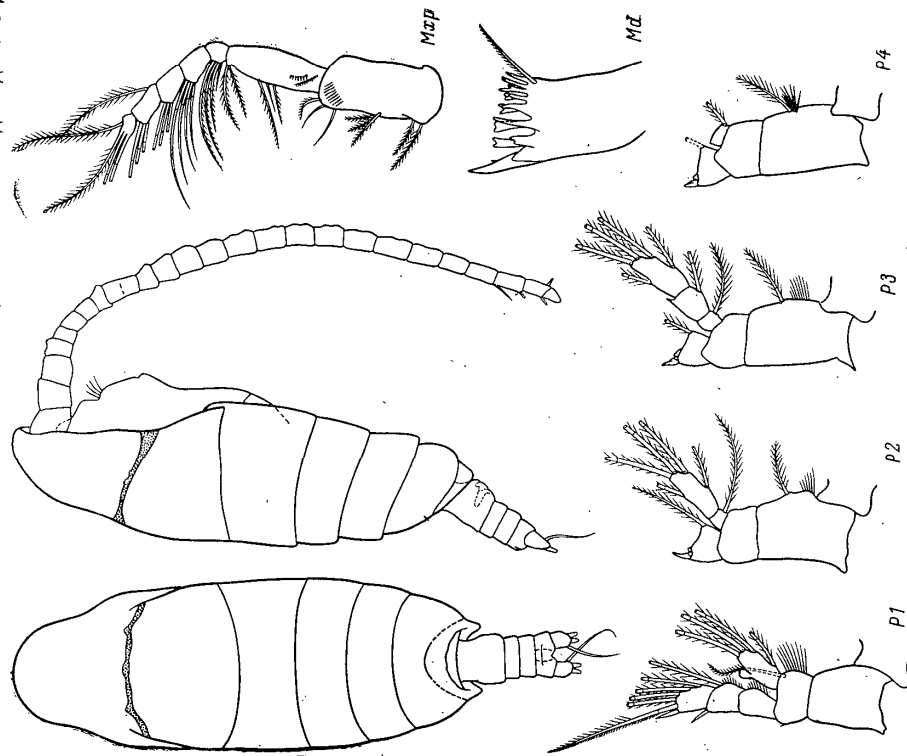


Рис. 156. *Mimocalanus heronae* Damkaer. Самка (по: Damkaer, 1975).

лопастями с 2 и 4 щетинками соответственно, остальные членники ромбовидные, дистальные щетинки внутреннего края короткие, апикальная щетинка толстая, по-видимому, очень длинная, наружные щетинки сравнительно толстые, с длинными волосками по обеим сторонам.

Базиподит P1 без волосков на внутреннем крае, эндоподит с 2 внутренними щетинками, наружная лопасть эндоподита редуцирована до маленькой пластинки. 2-й членник эндоподита P2 без наружных щетинок, 3-й членник эндоподита P3—P4 с 1 наружной щетинкой, коксоподит P2—P3 с волосками и 1 щетинкой на внутреннем крае, передняя поверхность у наружного края с редкими шпиками (2-й и 3-й членники экзоподита P2—P4 были обломаны).

Самец. Незвестен.
Промежуточное между *Spinocalanus* и *Mimocalanus*. С первыми его сближает относительная длина 1-го и 2-го членников антеннулы и полное слияние 8-го и 9-го ее членников, расположение щетинок на 1-м членнике эндоподита максилли-

еды. С *Mimocalanus* его сближают следующие признаки: отсутствие вздутия наружного края максиллы, отсутствие наружного шипа на 1-м членнике экзоподита P1, отсутствие шпиков на поверхности членников плавающих ног, число щетинок на эндоподитах плавающих ног, наличие только 3 щетинок на основании щипка мандибулы, форма наружных щетинок 5-го и 6-го членников эндоподита максиллиеды. Однако отсутствие данных о вооружении членников экзоподитов торакальных ног (были обломаны), а также своеобразное вооружение максиллулы делает помещение этого вида в род *Mimocalanus* пока несомненно условным. Возможно, это представитель нового рода, промежуточного между *Spinocalanus* и *Mimocalanus*. Дамкер (Damkaer, 1975) сводит в синоним к *M. ovalis* вид *Spinocalanus septuosus* из западной части Индийского океана, кратко описанный и плохо иллюстрированный Грейсом и Хальсеманн (Grise, Hulsemann, 1967). Отсутствие данных об экзоподитах и эндоподитах всех плавающих ног и плохая сохранность переисследованного Дамкером голотипа делает эту идентификацию сомнительной.

Типовое местонахождение. Северо-восточная Атлантика, 1900—5000 м.

Распространение. Северо-восточная часть Атлантики.

Экология. Абиссальный вид, встречен в ловах с 4000—5000 м, 3000—4000 и 1900—3000 м.

7. *Mimocalanus heronae* Damkaer, 1975 (рис. 156, 157).

Танака, 1956с: 387, fig. 13 (*cutrifer*); по *M. cutrifer* Фагган, 1908; Дамкаер, 1975: 80, fig. 216—226.

Самка. Длина 4.23—4.95 мм. Цефалоторакс со спины удлиненно-овальный, передний конец округленный сбоку шипа слабывыпуклая. 4-й и 5-й сегменты торакса частично слиты. Абдомен почти в 4 раза короче цефалоторакса. Ширина генитального сегмента немного больше его длины, вентральный выступ при рассматривании сбоку составляет $\frac{1}{3}$ от толщины следующего сегмента абдомена. Длина каудальной ветви слегка больше собственной ширины, внутренняя каудальная щетинка длиннее каудальной ветви.

Антеннулы превосходят длину тела на 1 членник; 8-й и 9-й (10-й?) членники частично слиты, дистальные членники широкие. Вооружение членников антеннулы типичное для рода. Базиподит мандибулы с 2 внутренними короткими щетинками, проксимальная толстая, без вооружения, дистальная опушена. Жующий край мандибулярной пластинки имеет 1 высокий вентральный двухвершинный зубец, 4 двух- или трехвершинных постепенно уменьшающихся зубца, 2 узких двухвершинных зубца, 1 тонкий заостренный и 1 дорсальный щетинку.

Гнатобаза максиллулы без проксимальных задних щетинок, дистальная щетинка на передней поверхности короткая, эндоподит с 3 проксимальными, 3 средними и 7 апикальными щетинками. Первый (длинный) членник эндоподита максиллиеды на передней поверхности имеет проксимально ряд коротких волосков и параллельно ему ряд зубчиков; наружные щетинки двух дистальных членников эндоподита длинные, с длинным перистым опушением, апикальная щетинка тоже опушена; внутренние щетинки 3—6-го членников без вооружения.

Первый членник экзоподита P1 с 1—3 маленькими зубчиками дистально у наружного края; наружный шип 2-го членника не превышает $\frac{2}{3}$ длины 3-го членника, наружный шип последнего узкий; наружная лопасть эндоподита умеренных размеров с небольшим бугорком апикально. Наружные шипы 1-го и 3-го членников экзоподита P2 одинаковой длины, наружный шип 2-го членника более крупный, доходит до основания проксимального наружного шипа 3-го членника,

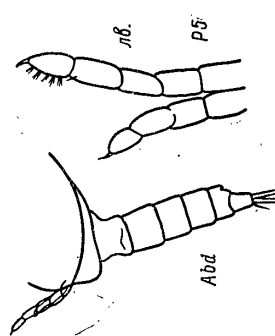


Рис. 157. *Mimocalanus heronae* Damkaer. Самец (по: Tanaka, 1956с).

составляя около $1/3$ длины этого членика. Коксоподит P4 с попережным рядом тонких одинаковых щетинок проксимально от внутренней щетинки.

Самец. Длина единственного известного экземпляра 1,28 мм. Форма тела, как у самки. Цефалоторакс в 3,25 раза длиннее абдомена. Антеннула превышает длину тела на 2 членика. Ротовые и плавающие конечности, как у самки. Правая P5 четырехчленная, так как 1-й и 2-й членики, по-видимому, слиты, дистальный членик сравнительно широкий; левая P5 пятичленная, превышает длину правой на полтора дистальных членика, дистальный членик с волосками.

Примечание. У Дамкера (Damkaer, 1975) в первоописании *M. heronae* из Тихого океана даны об экзоподитах P2—P4, к сожалению, отсутствуют (были обломаны). Выше описание экзоподита P2 приведено по данным Такаки (Tanaka, 1965с) для *M. cultrifer* из Тихого же океана, которых Дамкер считает конспецифичными *M. heronae*. Дамкер также считает конспецифичным *M. heronae* средиземноморский вид, описанный Бушером и де Бове (Boucher, de Bovée, 1970) как *M. distinctocephalus*. К. Разулем (Razouls, 1974) было показано, что средиземноморский вид — это новый вид *M. brodskii*, хорошо отличающийся от *M. distinctocephalus* Brodsky, 1950 соотношением длины члеников экзоподита P2 и размером их наружных шипов (см. примечание к *M. distinctocephalus*). Оказывается, что средиземноморский *M. brodskii* Razouls, 1974 хорошо отличается и от *M. heronae* Damkaer, 1975 (ср.: Такака, 1956b, fig. 13 f) средним экзоподитом P2: у *M. heronae* соотношение 1-го и 2-го члеников экзоподита равно примерно 1 : 2 (у *M. brodskii* 1 : 4); наружный шип 1-го членика такой же длины, как и наружные шипы 3-го (у средиземноморского вида уже и длиннее их); наружный шип 2-го членика не более $1/3$ длины 3-го членика и ходит только до основания проксимального наружного шипа этого членика (у *M. brodskii* этот шип доходит до основания 2-го наружного шипа 3-го членика, составляя около $1/2$ длины 3-го членика). Кратко описанные Грайсом (Grise, 1971) экземпляры *M. cultrifer* из Средиземного моря за отсутствием достаточных данных, мы, в отличие от Дамкера, не склонны сводить в синоним к *M. heronae*. Достоверной областью распространения последнего в этом случае оказывается только Тихий океан.

Типовое местонахождение. Центральная и северо-восточная части Тихого океана.

Распространение. Тихий океан, северная и центральная части. Экология. Батипелагический вид, обнаружен на различных горизонтах от 0 до 1000 м.

8. *Mimocalanus damkaeri* sp. nov. (рис. 158, 159).

Vidal, 1971: 17, fig. 60—63 (*distinctocephalus*); по *M. distinctocephalus* Brodsky, 1950; Damkaer, 1975: 76, fig. 192—215 (*sulcifrons*); по *M. sulcifrons* Wheeler, 1970.

Самка. Длина 2,05—2,50 мм. Цефалоторакс со спинной стороны удлиненно-овальный с широко закругленным передним концом, на котором имеются 2 дорсолатеральных бугорка; цефалон примерно посередине своей длины с латеральными выступами. Сбоку цефалоторакс с почти прямой спиной, плавно округленным передним концом и значительным расширением в области 1-го сегмента торакса. 4-й и 5-й сегменты торакса разделены. Цефалоторакс в 4,5 раза длиннее абдомена. Длина генитального сегмента составляет $2/3$ собственной ширины, вентральный выступ равен $1/3$ толщины следующего сегмента абдомена. Длина каудальной ветви в 1,5 раза больше собственной ширины. Внутренняя каудальная щетинка рудиментарная, короче каудальной ветви, опущена.

Антеннулы превышают длину тела на 4 членика, дистальные членики сравнительно широкие, 3 предпоследних почти одинаковой длины; вооружение члеников типичное для рода.

Основание пулика мандибулы с 3 внутренними щетинками. Мандибулярная пластинка с длинным островеириным вентральным зубцом, тремя двух-трех-вершинными центральными зубцами, двумя узкими дорсальными зубцами и

дорсальной щетинкой. Гналобаза максиллулы без проксимальных задних щетинок, дистальная щетинка на передней поверхности имеется только на левой конечности, она выступает за край гналобазы, эндоподит с 3 проксимальными и 3 средними щетинками. Протоподит максиллипеды с группой коротких редких

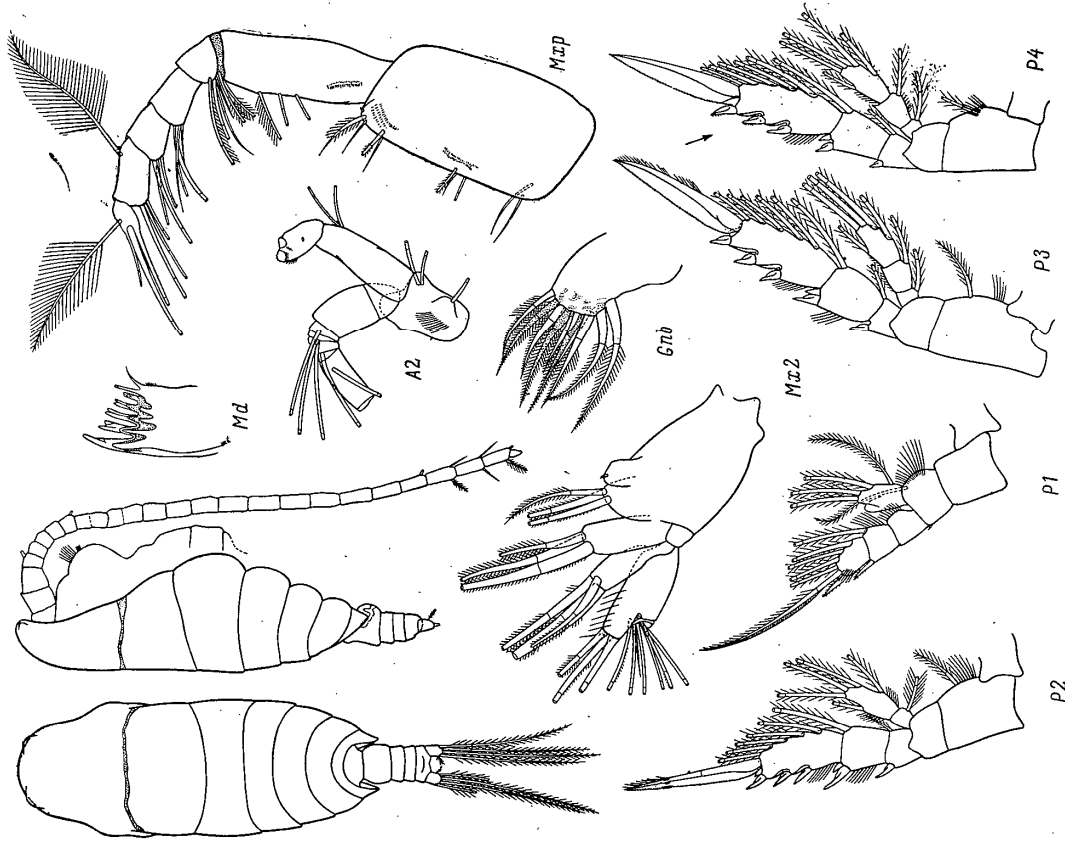


Рис. 158. *Mimocalanus damkaeri* sp. nov. Самка (по: Damkaer, 1975).

зубчиков на передней (внутренней) поверхности у средней группы щетинок; дистальная лопасть с 4 короткими щетинками и коротким притупленным отростком, у их основания имеется группа шипиков; 1-й членик эндоподита на передней поверхности в проксимальной части с коротким продольным рядом сравнительно толстых шипиков неодинаковой длины, параллельно этому ряду идет ряд более тонких и коротких шипиков; внутренние и апикальные щетинки 3—6-го члеников эндоподита без вооружения; наружные щетинки 5—6-го члеников длинные, с очень длинным перистым опушением.

Базиподит и 1-й членик экзоподита P1 с 2—3 маленькими зубчиками дистально на наружном крае; наружный шип 2-го членика экзоподита доходит до основания наружного шипа 3-го членика, членики экзоподита примерно равной длины. Базиподит P2 с 3—4 маленькими тупыми зубчиками в дистальной части

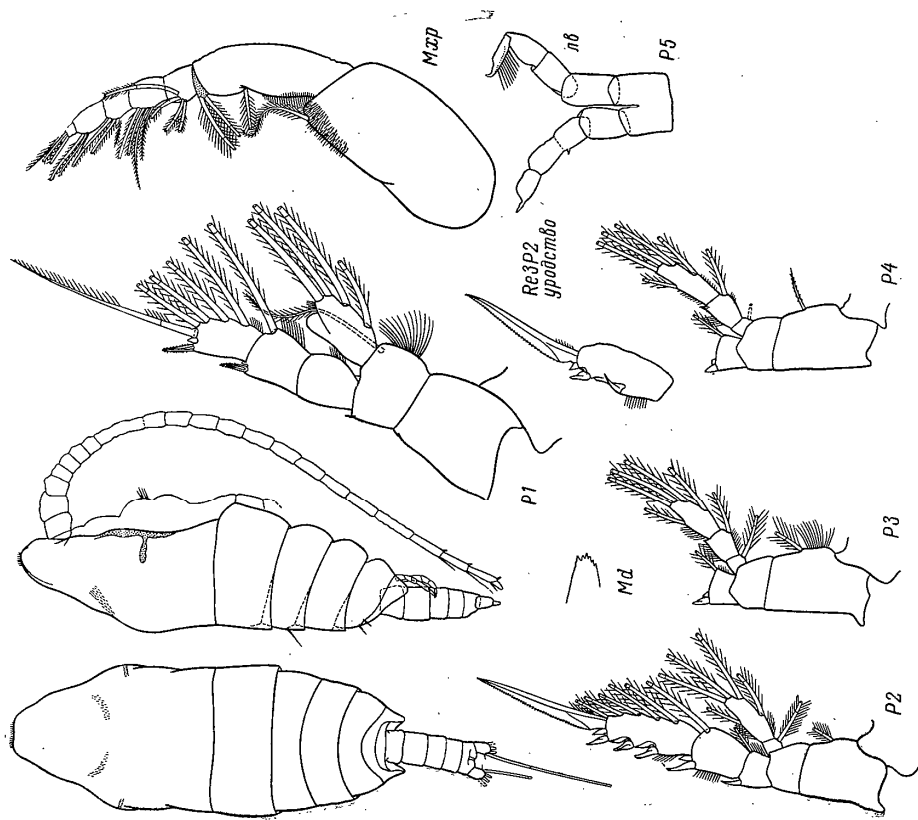


Рис. 159. *Mimoscalanus damkaeri* sp. nov. Самец (по: Damkaer, 1975).

наружного края; наружный шип 1-го членика экзоподита равен по длине наружным шипам 3-го членика и они немного короче наружного шипа 2-го членика. P3 сходна с P2. Коксолодит P4 с поперечным рядом очень тонких одинаковых шипиков на задней поверхности; наружные шипы 3-го членика экзоподита мелко зазубрены. Апикальный шип экзоподита имеет на наружном крае P2 79—90 зубчиков, на P3—80—89, на P4—73—83 зубчика.

Самец. Длина 2.15—2.60 мм. Вершина цефалона с небольшим медальным углублением, окаймленным короткими волосками. Цефалон со спинной стороны с небольшими боковыми выступами примерно посередине своей длины, впереди от них цефалон сужен. На спинной стороне на этом уровне имеются два косых ряда из плоских выступающих хрупких шипов. Сбоку спинная сторона цефалоторакса с «торбом» на уровне ротового отверстия (и латеральных выступов), чуть постерiores косоуго ряда шипов. 4-й и 5-й сегменты торакса разделены, последний с оттянутыми и закругленными задними углами. Цефалото-

ракс в 3.7 раза длиннее abdomena, сегменты последнего примерно равны по длине. Длина каудальных ветвей равна 1.3 собственной ширины.

Антенулы выходят за каудальные ветви на 1 членик; вооружение члеников типичное для рода, за исключением 8-го членика, где 2 щетинки и 2 эстетаска, и 11-го, где 2 щетинки и 1 эстетаск. Мандибулярная пластинка с 6—7 рудиментарными зубцами примерно равных размеров. Гнатобаза максиллулы с 6—7 рудиментарными щетинками, похожими на зубчики; внутренние лопасти 2-я и 3-я рудиментарные, с 1 и 2 щетинками соответственно; 4-я наружная лопасть с длинными опушенными щетинками; экзоподит, как у самки. У максиллы 1-я лопасть с 3—4 короткими щетинками, 2-я—4-я лопасти с 3 более длинными щетинками каждая, 5-я лопасть с 2 длинными щетинками, 6-я лопасть и 3-й и 4-й членики эндоподита с 1 длинной, грубо опушенной щетинкой, 5-й членик с 3 длинными щетинками. Протоподит максиллпеды дистально у внутреннего края с рядом густых волосков, 1-й членик эндоподита проксимально с густым продольным рядом жестких волосков, внутренние и апикальные щетинки члеников эндоподита опушенные, наружные щетинки отсутствуют (возможно были обломаны).

Наружный шип 2-го членика экзоподита P1 доходит до середины 3-го членика экзоподита P2 примерно такой же длины, как и наружные шипы 3-го членика, апикальный шип экзоподита с 69—76 зубцами. У исследованных экземпляров 2-й и 3-й членики экзоподитов P3—P4 отсутствовали, внутренняя щетинка коксолодита P4 доходит до середины базиподита.

P5 доходит до дистального края 3-го сегмента abdomena. Левая нога длиннее правой почти на дистальный членик; протоподит левой ноги доходит до середины 1-го членика экзоподита правой, экзоподит левой ноги длиннее, чем правой и членики последнего равных размеров, тогда как на левом экзоподите $2 > 1 > 3$. 1-й членик экзоподита на обеих ногах с плоской щетинкой дистально на наружном крае. 1—2-й членики правого экзоподита более или менее слиты. Внутренний край 3-го членика левого экзоподита с длинными волосками. Дистальный членик обоих экзоподитов с короткой уплощенной апикальной щетинкой.

Примечание. Описание и рисунок самки и самца даны здесь по Дамкеру (Damkaer, 1975), который сделал их по экземплярам из Арктического бассейна, откуда он исследовал 15 самок (длина 2.05—2.4 мм) и 4 самца (длина 2.15—2.6 мм). Дамкер отнес их к *M. sulcifrons* Wheeler, 1970, голотип (1 самец, размер 1.9 мм) которого он также исследовал. По нашему мнению, описанные Дамкером экземпляры не могут быть определены как *M. sulcifrons*. Этот последний вид был описан Вилером (Wheeler, 1970) по двум экземплярам самок из северо-западной Атлантики (22°40' с. ш., 68°53' з. д.). При сравнении описаний и рисунков Дамкера и Вилера выявляются следующие отличия. У самца, описанного Дамкером, медальное углубление на переднем конце цефалона менее глубокое и в целом форма тела иная: спинная сторона цефалона на уровне ротового отверстия сильно выгнута, как бы с «торбом» и впереди от него имеются 2 косых ряда шипиков; на дистальном крае внешней лопасти эндоподита P1 у него отсутствует кратерообразное углубление; на мандибулярной пластинке и на гнатобаза максиллулы имеются рудименты вооружения в числе 6—7 (вместо их полного отсутствия на максиллуле и двух рудиментов на мандибулярной пластинке на рисунках Вилера (Wheeler, 1970, рис. 10, 14); 3-й членик экзоподита левой P5 более длинный и узкий).

Названных отличий, по нашему мнению, достаточно, чтобы считать экземпляры, описанные Дамкером и Вилером, относящимися к разным видам. В нашей работе мы относим описанные Дамкером экземпляры из Арктического бассейна к новому виду *M. damkaeri* sp. nov. Что касается *M. sulcifrons* Wheeler, 1970, то мы его считаем младшим синонимом *M. nidus* Faggan, 1908 (см. примечание к этому виду).

Материалы по описываемому нами новому виду, определенные Дамкером как *M. sulcifrons*, по-видимому, хранятся в Вашингтонском университете и могут рассматриваться как синтипы.

Типовое местонахождение. Канадский сектор Арктики, 1990—2500 м.

Распространен в Арктике. Пока достоверно только Арктический бассейн. Экология. Батипелагический вид, найден на глубинах от 1500 до 2500 м. Просмотрено 3 ♀ из центральной части Арктического бассейна.

9. *Mimocalanus crassus* Park, 1970 (рис. 160).

Р а т к, 1970 : 478, fig. 1—12; Damkaer, 1975 : 74, fig. 181—191.

С а м к а. Длина 0.95—1.27 мм. Цефалоторакс со спинной стороны широко-овальный (яйцевидный), передний конец широко закруглен. Сбоку спина сильно выпуклая. Цефалоп и торакс, а также 4-й и 5-й сегменты торакса разделены. Цефалоторакс в 4.3 раза длиннее абдомена. Длина генитального сегмента составляет $\frac{3}{4}$ от его ширины, вентральный выступ небольшой, в $\frac{1}{4}$ толщины (вид сбоку) следующего сегмента абдомена. Длина каудальной ветви немного больше собственной ширины.

Антеннула превышает длину тела на 2 членника, дистальные членники умеренной длины и ширины. Вооружение антеннул типичное для рода. 2-й и 3-й членники экзоподита антенны разделены. Базиподит мандибулы с 3 внутренними щетинками, мандибулярная пластинка сравнительно широкая, имеет высокий с округленной вершиной вентральный зубец, 2 центральных, 3 плотно сидящих дорсальных щетинками на задней поверхности. Гнатобаза максиллулы с 4 прокси-мальной зубца и дорсальную щетинку. Дистальная щетинка на передней поверхности короткая и жесткая; наружная лопасть с 9 щетинками, дистальный членник протоподита с 7 членниками эндоподита с 7, 7 и 9 щетинками соответственно (1-й и 2-й членники эндоподита почти полностью слиты). Протоподит максиллулы на внутреннем крае имеет 3 группы щетинок (2, 3 и 3 щетинки + 1 короткий тупой отросток соответственно), возле срединной и дистальной групп имеются щипки; 1-й членник эндоподита с коротким продольным рядом щипков проксимально; наружные щетинки 5—6-го членников экзоподита тонкие, длинные, негусто опущенные. Наружный шип 2-го членника экзоподита R1 заходит за основание наружного шипа 3-го членника, оба шипа узкие, превышают по длине соответствующий им членник, вершины их в щетиночках. Эндоподит R1 с несильно развитой наружной лопастью, на правой ноге он несет 2 внутренние щетинки, на левой — одну (!) Наружный шип 1-го членника экзоподита R1 с несильно развитыми шипами 2-го и 3-го членников, последние почти одинаковых размеров. 2-й членник эндоподита R2 без наружных щетинок. Базиподит R3 с 2—3 маленькими зубцами дистально на наружном крае. 3-й членник эндоподита R3—R4 без наружных щетинок. Коксоподит R2—R4 без внутренней щетинки. Наружные шипы экзоподита R4 мельче, чем на R2—R3. Апликальный шип экзоподита имеет на R2 55—63 зубца, на R3 — в среднем 55 и на R4 — 48.

С а м е ц. Длина 1.04—1.36 мм. Цефалоторакс со спинной стороны широко-овальный, в передней четверти с небольшими латеральными выступами, передний конец плавно округленный. Сбоку спина слегка вогнута в средней части и плавно скошена к вентральной стороне на концах. Цефалоторакс в 2.75—3.0 раза длиннее абдомена. Длина и ширина каудальных ветвей одинаковая. Антеннулы доходят до середины 2-го сегмента абдомена; 8-й и 9-й членники сравнительно длинные; уклонения в вооружении на 8-м и 11-м членниках, где имеется по 2 щетинки и 1 эстетаску; на остальных членниках вооружение типичное для рода. Мандибулярная пластинка с 6 рудиментарными зубцами и крошечной дорсальной щетинкой. Гнатобаза максиллулы имеет 1—2 рудиментарные щетинки. R1, как у самки, вооружение щетинками на эндоподитах левой и правой ног также асимметричное. R2, как у самки, но на наружных шипах 3-го членника экзоподита резко изогнуты у вершины. 2-й и 3-й членники экзоподитов R3—R4 у исследованных экземпляров были обломаны, в остальном R3 и R4, как у самки, но наружный край базиподита дистально без зубцов и наружный шиповидный отросток на 2-м членнике эндоподита отсутствует.

R5 достигает дистального края 3-го сегмента абдомена. Левая и правая ноги почти равной длины, но протоподиты слегка асимметричны: левый кокоподит доходит до $\frac{1}{4}$ длины правого базиподита, левый базиподит доходит до половины длины 1-го членника правого экзоподита; правый экзоподит, включая

апикальную щетинку, немного длиннее левого, и членники его примерно равных размеров, тогда как у левого экзоподита $2 > 1 > 3$. 4-й членник обоих экзоподитов

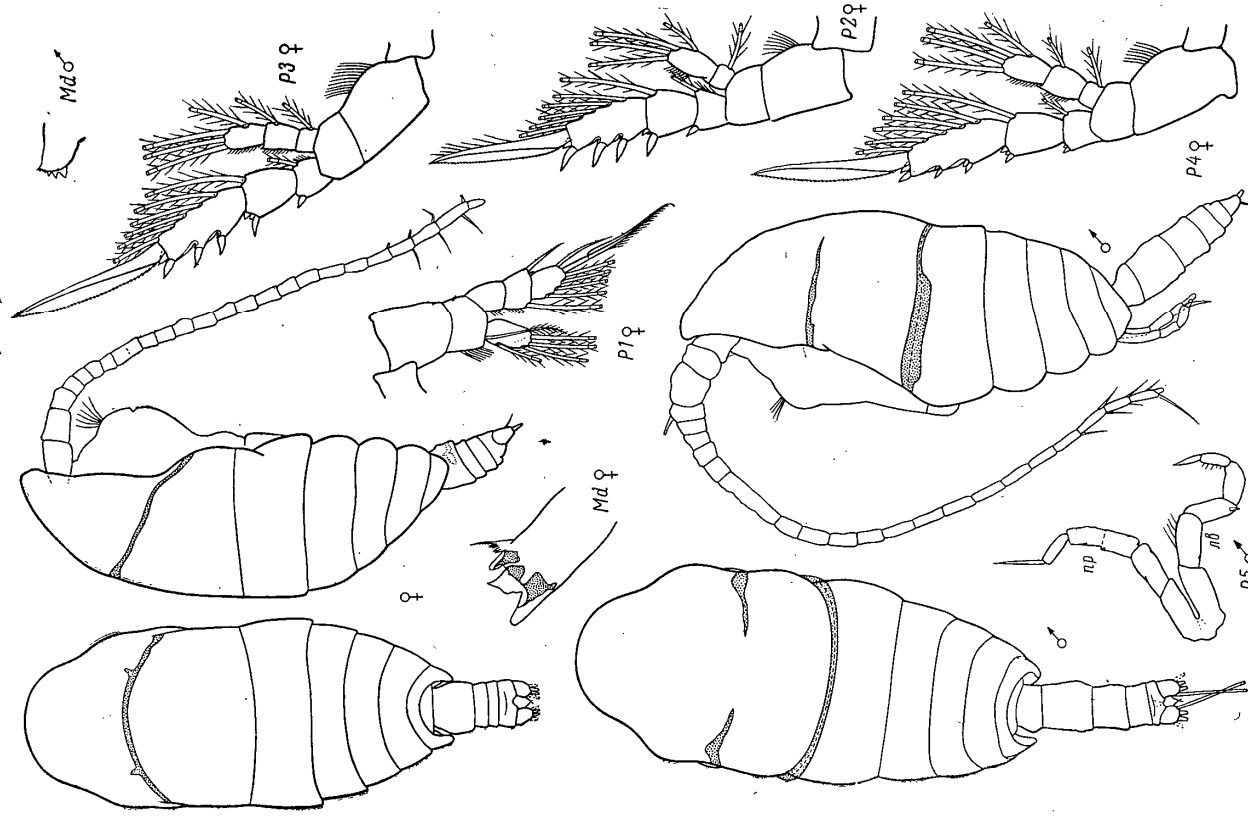


Рис. 160. *Mimocalanus crassus* Park. Самка, самец (по: Damkaer, 1975).

дитов с короткой углошенной щетинкой дистально на наружном крае, причем левая шире, чем правая. На правой ноге 1-й и 2-й членники почти слиты. Внутренний край левого базиподита и 3-го членника экзоподита с длинными волосками. Каждый экзоподит с довольно длинной апикальной щетинкой, более длинной справа.

Самец. Взрослый самец известен для *M. tyrica* и описан еще один самец *Monacilla* sp. (= *M. tyrica* Wheeler, 1970).
 Типовой вид *Monacilla tyrica* Sars, 1905.
 Известно 4 вида этого рода, один из них описан по самцу. Здесь приводим описание всех видов.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ MONACILLA

- 1 (2). Цефалоторакс удлинено-овальный, передний конец с гребнем. (Самец неизвестен)
 - 2 (4). Цефалоторакс широкоовальный (яйцевидный), передний конец без гребня.
 - 3 (4). Генитальный сегмент симметричный. Поперечный ряд шипиков на дорсальной стороне коксоподита Р4 равной длины на левой и правой ногах, шипики длинные, выходят за край коксоподита. (Самец неизвестен)
 - 4 (3). Генитальный сегмент асимметричный, сильнее выгнут справа. Поперечный ряд шипиков на дорсальной стороне коксоподита Р4 длиннее на левой ноге, иногда на правой совсем отсутствует
- 4а. Самец. Длина 1.59—2.3 мм. Наружный шип 1-го членика экзоподита Р4 редуцирован до крошечной щетинки; наружный шип 2-го членика экзоподита Р4 котевидно изогнут, эндоподит левой Р5 шиловидный, правый значительно короче, в виде пластинки
- 4б. Самец. Длина 1.01 мм. Эндоподит левой Р5 не шиловидный, а колбовидный, заканчивающийся маленьким шипом

1. *Monacilla tyrica* Sars, 1905 (рис. 161, 162).

Sars, 1905: 9; Farran, 1908: 25, pl. 1, fig. 41—47 (*Oxyacalanus spifer*); A. Scott, 1909: 33, pl. 2, fig. 9—21 (*Oxyacalanus semispiratus*); 35, pl. 3, fig. 17—29 (*M. dubia*); Sars, 1924: 1925: 38, pl. 11, fig. 1—10; Farran, 1926: 245; Wilson, 1950: 266, pl. 26, fig. 379 (*semispiratus*); 267, pl. 26, fig. 380; Такака, 1956: 396, fig. 181; 398, fig. 19 (var. *asymmetrical*); Grice, 1971: 276, fig. 2J—K, 3A—B; Damkaer, 1975: 64—65.

Самка. Длина 1.95—2.5 мм. Цефалоторакс со спинной стороны овальный, передний конец округленный, без гребня; сбоку спина выгнутая, передний и задний концы плавно округлены. Рострум симметричный, в виде двух крепких, направленных вентрально шиловидных придатков. Цефалон и 1-й сегмент торакса отделены плохо заметным швом, 4-й и 5-й сегменты частично (как в нашем материале) или полностью слиты. Цефалоторакс в 3.5—4.5 раза длиннее абдомена. Генитальный сегмент асимметричный, с более выпуклой правой стороной. Каудальные ветви симметричные, длина их примерно в 1.5 раза больше собственной ширины, у просматриваемых нами самок внутренних край олушен, внутренние щетинки короче каудальных ветвей.

Антеннуды 24-члениковые, симметричные, доходят почти до анального сегмента, 2-й членик немного длиннее 1-го, 8-й и 9-й слиты, в нашем материале 2-й членик с рядом шипиков у дистального края на обеих антеннудях. Семичлениковый экзоподит антенны немного длиннее эндоподита; 1-й членик с 1 щетинкой, 2-й — с 3 и у просматриваемых нами самок с рядом шипиков и волосками малой щетинки. Щупик мандибулы с 4 внутренними щетинками и волосками у их основания, 1-й членик эндоподита с 4 щетинками. Гнатобаза максиллуды с дистальной щетинкой на передней поверхности (как у *Spinocalanus longispiratus*). Максилла с наружной щетинкой. У наружного края протоподита максиллуды имеется поперечный ряд шипов длиной в $\frac{1}{6}$ членика, в проксимальной трети 1-го членика эндоподита шипики более мелкие. Базиподит Р1 с шипиками на передней поверхности, внутренняя лопасть эндоподита с шипиками. Коксоподит Р2 с шипиками у наружного края; на 2-м членике эндоподита и 3-м членике экзоподита по 2 ряда шипиков. Коксоподит Р3 обхватно с 2 рядами тонких шипиков на поверхности; 2-й и 3-й членики эндоподита и 3-й членик экзоподита с 2 рядами шипиков на задней поверхности, 2-й членик экзоподита с 1 рядом

Примечание. Описание и рисунки приведены по Дамкеру (Damkaer, 1975). По-видимому, они сделаны этим автором по экземплярам из Арктического бассейна, откуда он исследовал большой материал. Обращает на себя внимание то, что экземпляры, описанные у Дамкера, не совсем идентичны изображенным у Парк (Park, 1970) из Карибского моря, во-первых строгим гомогального пола: при рассматривании сбоку сперматеки располагаются параллельно заднему краю генитального сегмента абдомена (на рис. 2 у Парк они отклонены антериорно); во-вторых, членики экзоподита Р1 почти равной длины, их наружные шипы длиннее самих члеников (на рис. 8 у Парк 2-й членик экзоподита Р1 короче 1-го и 3-го, оба наружных шипа равны по длине 3-му членику). Еще сильнее различаются самцы строением Р5. У самца, описанного Дамкером, левая и правая ноги почти равной длины, у самца из Карибского моря (Park, 1970, fig. 12) левая? нога длиннее правой на 1.5 дистальных членика, форма и пропорции члеников иные (общий вид самца, к сожалению, у Парк не изображен). Возможно, Дамкер имел дело с другим, ранее не описанным видом Арктического бассейна.

Типовое местонахождение. Карибское море, 487—2800 м. Распространение. Карибское море, Арктический бассейн. Экология. Океанический, батипелагический вид, встречается в ловах от 400 до 3000 м.

3. Род MONACILLA Sars, 1905

Oxyacalanus Farran, 1908; *Hypiscalanus* Wolfenden, 1941.

Рострум раздвоенный. Задние углы 5-го сегмента торакса удлинены и округлены. Каудальные ветви и их щетинки симметричные. 1-й членик экзоподита Р4 с наружным шипом, рудиментарным у самок; 1-й и 2-й членики экзоподита вместе длиннее, чем 3-й; эндоподит с 3 внутренними щетинками. 2-й членик эндоподита Р2 с 4 наружной щетинкой. 3-й членик эндоподита Р3—Р4 с 2 наружными щетинками. Задняя поверхность отдельных члеников плавающих ног с рядами шипиков.

Самка. Цефалоторакс со спинной стороны овальный или удлинено-овальный, передний конец округленный или с гребнем. Рострум раздвоенный, из 2 вентрально направленных остриев, иногда асимметричных. Сегменты торакса без латеральных шипиков. Задние углы 5-го сегмента торакса удлинены, округленные. Цефалоторакс в 3—3.5 раза длиннее абдомена. Генитальный сегмент иногда асимметричный, выступающий вентрально на $\frac{1}{6}$ толщины следующего сегмента абдомена. Длина каудальных ветвей в 1.5—2 раза больше их ширины.

2-й членик антеннуды в 1.5 раза длиннее 1-го, 8-й и 9-й слиты. Экзоподит антенны примерно на $\frac{1}{3}$ длиннее эндоподита, 2-й членик с 2—3 щетинками и частично слит с третьим. Основание щупика мандибулы с 4 внутренними щетинками. Гнатобаза максиллуды, как у *Spinocalanus*, дистальная щетинка на передней поверхности иногда, по-видимому, отсутствует, 2-я и 3-я внутренние лопасти с 5 и 4 щетинками соответственно, 4-й членик основания с 5 щетинками. Длина максиллы в 1.5 раза больше ширины, проксимальное воздушное отверстие края без вооружения, наружная щетинка, по-видимому, иногда отсутствует; основание 5-й лопасти шипиков нет. Протоподит максиллуды с поперечным гребнем шипов посередине наружного края или без него; 1-й членик эндоподита иногда с гребнем небольших шипов; протоподит на внутреннем крае имеет 4 группы с 1, 2, 3 и 4—6 щетинками соответственно, 1-й членик эндоподита с проксимальным рядом жестких волосков, 2 щетинками посередине и одной более дистально; наружные щетинки 5—6-го членика сравнительно короткие и тонкие, опушенные, внутренний край дистального членика без шипиков.

3-й членик экзоподита Р1 без шипиков на задней поверхности. Апикальный шип экзоподита Р2—Р4 мелко зазубрен по внешнему краю. 2-й членик эндоподита Р2—Р4 с 2 рядами шипиков и 3-й членик на Р3—Р4 тоже с 2 рядами шипиков на задней поверхности. Коксоподит Р4 с поперечным рядом длинных шипиков на задней поверхности у внутреннего края, иногда они асимметричные или отсутствуют на правой ноге.

шишков на задней поверхности и рядом шишков у дистального края на передней (у просматриваемых нами самок ряды шишков на коксоподите P3 отсутствуют, а на базиподите имеется ряд длинных шпиков). Коксоподит P4 с рядом длинных шпиков у основания внутренней щетинки, эти шпиклы иногда бывают сильнее развиты на левой ноге (*M. typica* var. *asymetrica* по: Такака, 1956с). Иногда на правой ноге эти шпиклы вообще отсутствуют (см.: Scott, 1909; Farran, 1926). В нашем материале на правой ноге проксимальнее этого ряда имеется

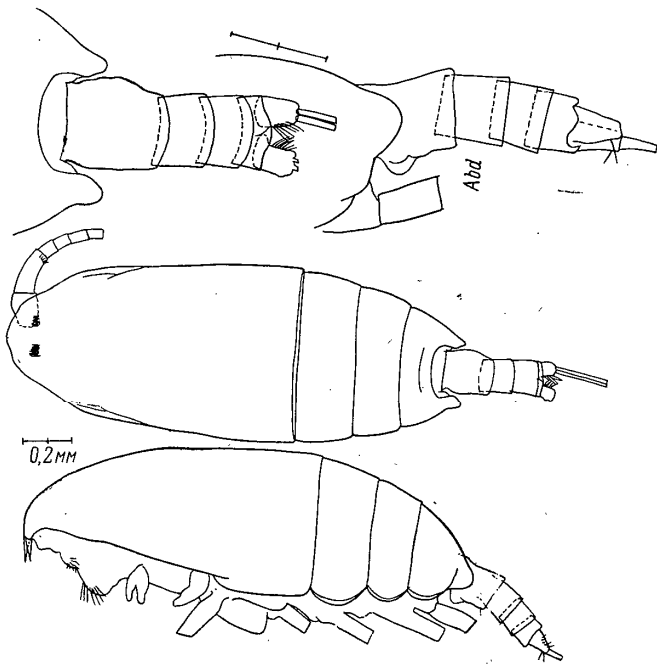


Рис. 161. *Monacilla typica* Sars. Самка.

P₄вар — по: Такака, 1937 (*Monacilla typica* var. *asymetrica*); остальные рисунки — северо-западная часть Тихого океана, оригинал.

еще такой же ряд шишков. 2-й и 3-й членики эндоподита P4 с 2 рядами шпиков, 3-й членик экзоподита иногда с шпиками вдоль всего членика.

С а м е ц. Длина 1.59—2.3 мм. Цефалоторакс со спинной стороны яйцевидный, передний конец несколько угловатый, с небольшим медиальным вдавлением; сбоку спина выгнутая, передний и задний концы плавно округлены. Рострум в виде выступа с округленной вершиной, неочевидно раздвоенной. Цефалон и 1-й сегмент горакса разделены, 4-й и 5-й слиты. Цефалоторакс в 2.5 раза длиннее абдомена. Анальный сегмент редуцированный. Длина каудальных ветвей немного больше их ширины. Каудальные щетинки сравнительно толстые.

Антеннулы доходят до 3-го сегмента абдомена. 2-й их членик длиннее 1-го, членики 9-й и 10-й слиты, на правой антеннуле также слиты 20-й и 21-й членики, 25-й членик редуцирован. Внутренние лопасти максиллулы, мандибулярная пластинка и максилла рудиментарные. Проксимальные щетинки максиллы короткие, дистальные более толстые, чем у самки. 2 проксимальных длинных членика максиллипеды без вооружения на поверхностях, щетинки внутреннего края рудиментарные; следующий за ними членик почти такой же длинный (по-видимому, это слившиеся 2-й и 3-й членики) с 5 щетинками; 2 дистальных членика (6-й членик, по-видимому, редуцирован) очень маленькие, с 3 щетинками каждый, проксимальная щетинка короткая, другие 2 длинные, толстые, с крепким редким вооружением по внутреннему краю, наружные щетинки редуцированы. Наружный шип 1-го членика экзоподита P1 редуцирован до крохотной щетинки,

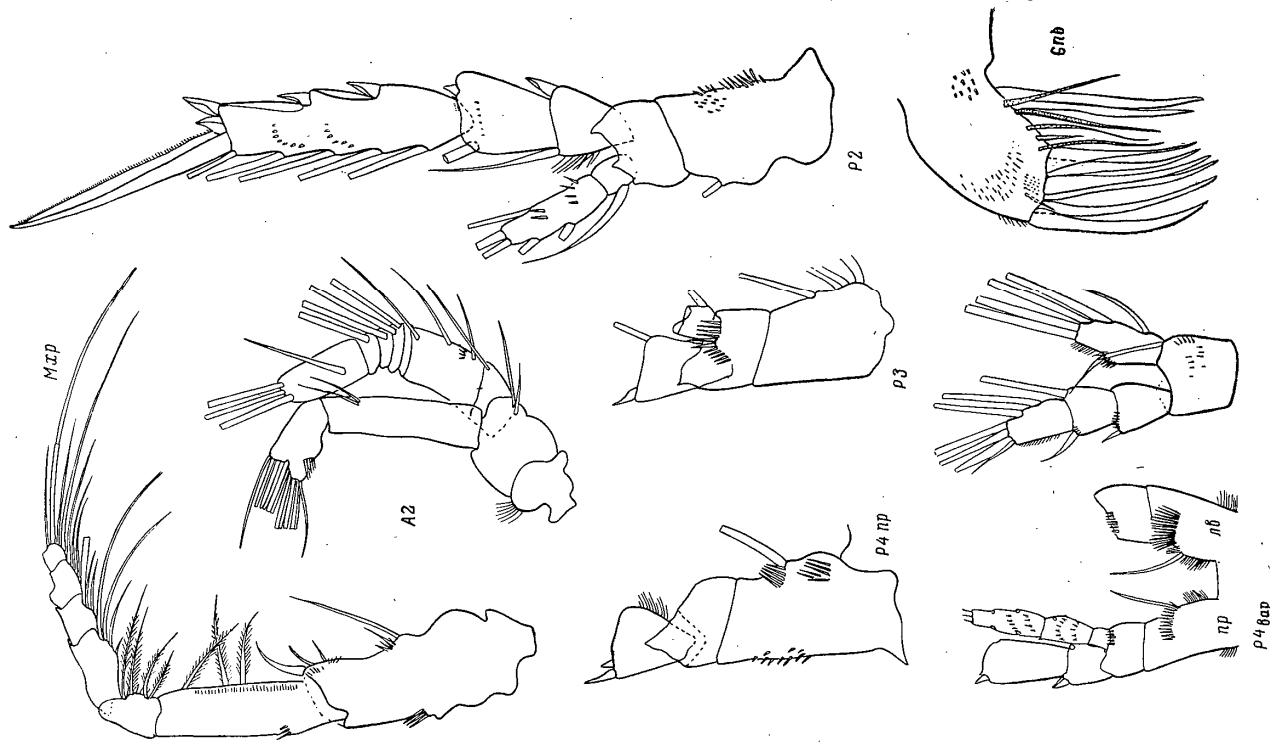


Рис. 161 (продолжение).

наружный шип 2-го членика в виде загнутого внутрь когтя. Кокосподит P4 на задней поверхности без поперечного ряда шипиков, внутренний край со щетинкой. P5 двухветвистая, левый протоподит слегка крупнее правого; левая

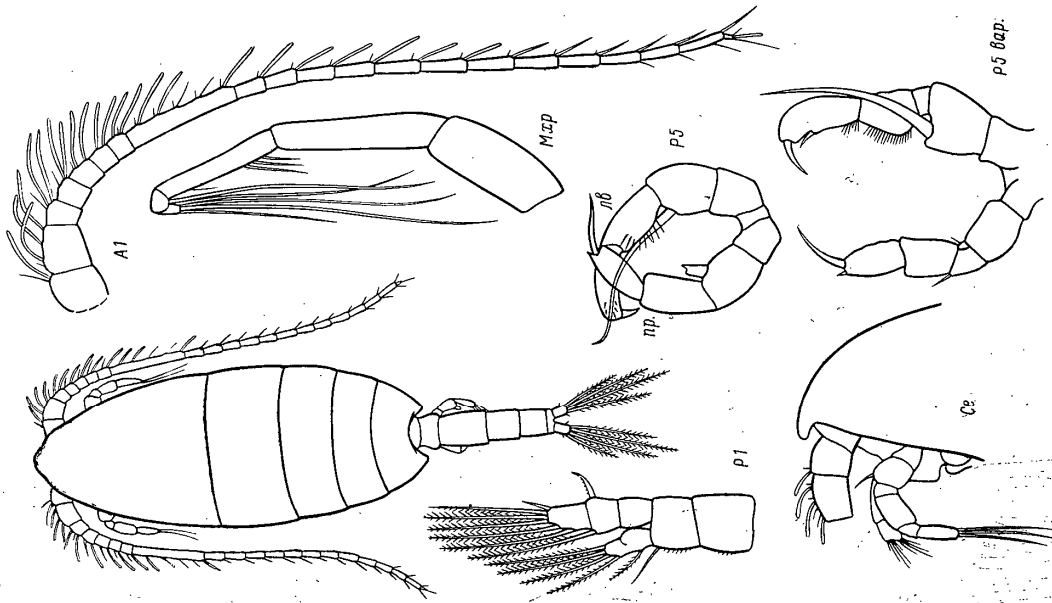


Рис. 162. *Monacilla typica* Sars. Самец.

Рисунки — по: Wilson, 1950; остальные рисунки — по: Sars, 1924.

нога немного длиннее правой, левый и правый экзоподиты примерно одинаковой длины, левый шиловидный эндоподит значительно длиннее правого, имеющего вид небольшой пластинки.

Примечание. Сарс (Sars, 1905, 1925) отметил, что иногда у самки имеется P5, редуцированная до простого выроста (шипа). Никто из последующих исследователей не встретил самку с рудиментом P5. Сарс в первоописании (Sars, 1905) и в довольно подробном переописании самки и самца (Sars, 1925), по-видимому, ошибочно не указал наличие шипиков на поверхности протоподита макродователей и члеников экзоподитов P2—P4, которые найдены другими исследователями у этого вида из различных районов. По Сарсу (Sars, 1924, 1925),

экзоподиты P5 самца двухчлениковые, по Скотту (Scott, 1909) и Дамкеру (Damkaer, 1975) — трехчлениковые. Вильсон (Wilson, 1950) обнаружил экземпляры с подобными отличиями P5 самцов в одной и той же пробе, отнеся их к различным видам (*M. typica* и *M. semispirina*). Дамкер (Damkaer, 1975) считает эти формы одним видом, и мы пока принимаем его точку зрения, поскольку описание *M. semispirina* у Вильсона (1950) отсутствует, приведен только рисунок P5. Однако отмечаемая морфологическая изменчивость и очень широкое распространение *M. typica* — это, скорее всего, результат недостаточной изученности вида. Но для окончательного суждения требуется переписать указанные формы.

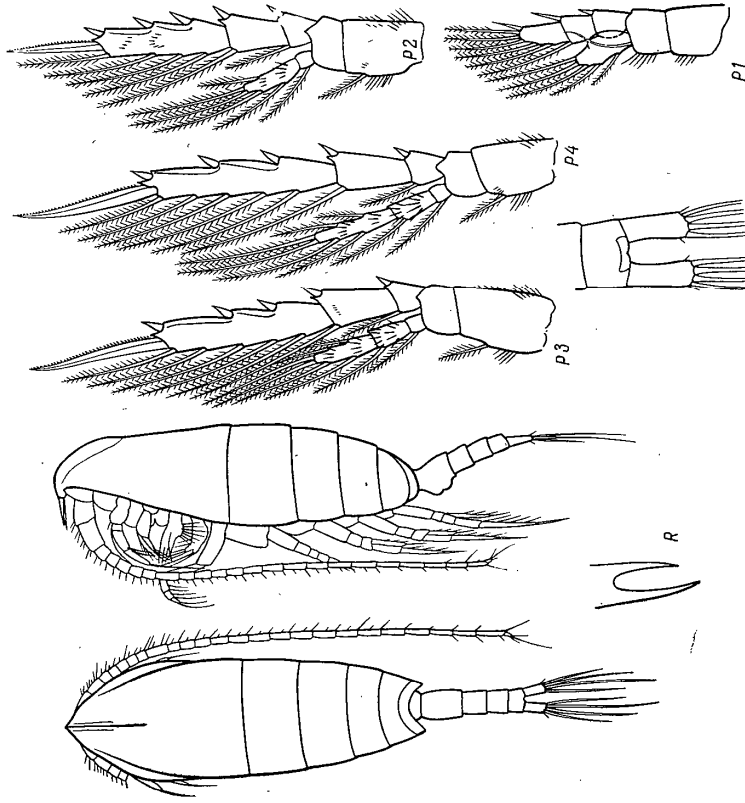


Рис. 163. *Monacilla tenera* Sars. Самка: (по: Sars, 1924).

Типовое местонахождение. Восточная и северо-восточная Атлантика, 1000—1200 м.

Распространение. Атлантический океан: восточная, северо-восточная, центральная, юго-восточная и северо-западная части; Средиземное и Карибское моря. Индийский океан, Индо-Тихоокеанская область, Тихий океан.

Экология. Встречен как в поверхностной зоне, в горизонте 0—180 м, так и в глубоководной от 300 до 5000 м.

Просмотрено 2 ♀ из северо-западной части Тихого океана.

2. *Monacilla tenera* Sars, 1907 (рис. 163).

Sars, 1907: 6; Wolfenden, 1914: 249, pl. 25, fig. 6—11 (*Hypiscalanus gracilis*); Sars, 1924, 1925: 40, pl. 42, fig. 44—48; Фагган, 1926: 245, pl. 6, fig. 13—14; Оугов и Фоуо, 1967: 42, fig. 224, 228, 231, 232; Дамкаер, 1975: 65.

Самка. Длина 1.8—2.3 мм. Цефалоторакс со спиной стороны удлинено-овальный, передний концев с заметным гребнем; при рассматривании сбоку спинная прямая. Рострум асимметричный, из двух вентрально направленных шиловид-

ных придатков, левый длиннее, чем правый. Цефалон и 1-й сегмент торакса, 4-й и 5-й сегменты разделены. Цефалоторакс в 3 раза длиннее абдомена. Генитальный сегмент симметричный, по длине почти равен двум следующим вместе взятым. Длина каудальных ветвей в 2 раза больше их ширины. Антеннулы тонкие, доходят до анального сегмента. Максиллипеды без поперечного ряда шипов на проподите. Плавательные ноги, как у *M. tyrica*: шипики на задней поверхности ветвей P3—P4 имеются, но, по-видимому, иногда коксодит P4 бывает без поперечного ряда шипиков на задней поверхности у основания внутренней щетинки.

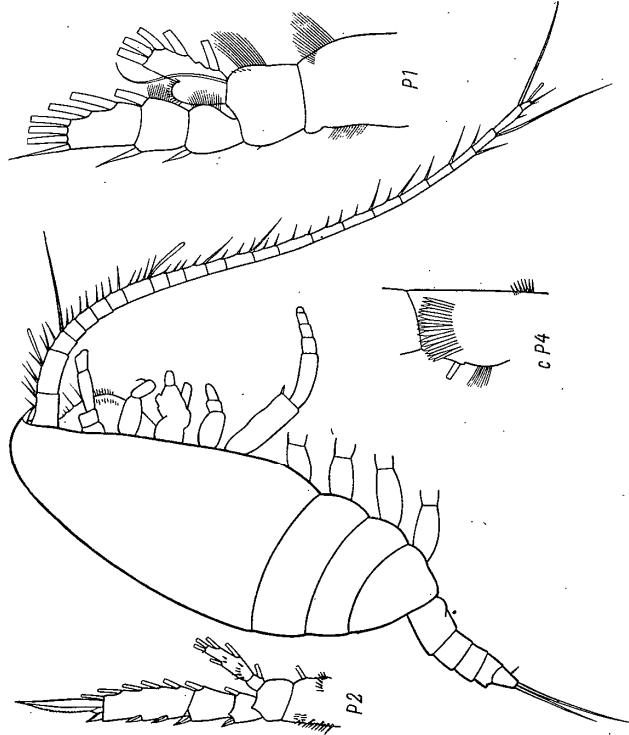


Рис. 164. *Monacilla gracilis* (Wolfenden). Самка (по: Wolfenden, 1941).

Самец. Взрослый самец неизвестен. Овре и Фойо (Ovre, Fojo, 1967) кратко описали самца V стадии, не указав размера. Абдомен самца указан пятисегментным, что вообще характерно для взрослых самцов, но строение P5 такое, как типично для коксодитов V стадии. Гребень и роstrum, как у самки. Типовое местонахождение. Центральная часть Северной Атлантики, 0—3000 м.

Распространение. Атлантический океан: центральная, северо-восточная, восточная и северо-западная части; Карибское море. Индийский океан: северо-западная, западная и юго-западная части.

Экология. Вид батипелагический, неоднократно встречен на глубинах от 900 до 4000 м, но дважды найден в поверхностных горизонтах в веритической области (у Азорских островов Сарсом и у островов Зеленого мыса Вольфенден), что, возможно, связано с подпитием глубинных вод.

3. *Monacilla gracilis* (Wolfenden, 1941) (рис. 164).

Wolfenden, 1941: 224, fig. 10, pl. 25, fig. 42—44 (*Oxycalanus*); Такака, 1956b: 398, fig. 20; Дамкаер, 1975: 66.

Самка. Длина 1.8—2.25 мм. Цефалоторакс со спиной широкоовальный, в 3 раза длиннее абдомена, в целом по форме тела сходна с *M. tyrica*. Хорошо отличается от последней тем, что генитальный сегмент симметричный, ventralный выступ менее развитый, поперечный ряд щетинок на задней стороне коксодитов.

подита P4 у основания внутренней щетинки одинаковой длины на левой и правой ногах, переходит к границе коксодита. На задней поверхности ветвей P3—P4 имеются ряды шипиков, коксодиты также с шипиками у наружного края. Самец. Неизвестен.

Примечание. Не исключена возможность, что экземпляры, описанные Такакой (Такака, 1956с), относятся к другому виду, что предполагал еще Фервурт (Fervort, 1963).

Типовое местонахождение. Центральная часть Атлантики, 0—3000 м. Распространение. Атлантика. Северо-западная часть Тихого океана.

Экология. Вид встречен в тотальных ловах 0—3000 м и 0—1000 м. В коллекциях ЗИН АН СССР отсутствует.

Дополнение к роду MONACILLA

Wheeler, 1970: 9, fig. 21—22 (*tyrica*); Дамкаер, 1975: 66; по *M. tyrica* Sars, 1905.

Самка. Неизвестна.

Самец. Известен только 1 экземпляр, длина 1.01 мм. По форме тела похож на *M. tyrica*, но эндоподит левой P5 не шиловидный, а колбасовидный, заканчивающийся маленьким шипом.

Примечание. Видер описал найденного им в Северной Атлантике самца как *M. tyrica*, отмечив, что от описанных Сарсом (Sars, 1924, 1925) экземпляров он отличается меньшими размерами и иной формой эндоподита левой P5. Вслед за Дамкером (Дамкаер, 1975) мы вполне допускаем, что это самец какого-то другого вида, что можно будет установить, только исследовав дополнительный материал. Фервурт (Fervort, 1946) также сообщил о нахождении одного самца *M. tyrica* длиной 1.01 мм в Индо-Тихоокеанской области. Отсутствие описания и рисунков не позволяет, однако, с уверенностью идентифицировать этот экземпляр с *Monacilla sp.*

Местонахождение. Атлантика (26°59' с. ш., 70°06' з. д.), 2000—4000 м.

4. Род TENERIFORMA Grise et Hulsemann, 1967

Tapyrhinus Farghan, 1936; по *Tapyrhinus* Manpeghheim, 1852.

Роstrum не разделен, в виде тупого конуса. Наружного шипа на первом членике экзоподита P1 нет; 1-й и 2-й членики экзоподита вместе только слегка длиннее 3-го; эндоподит P1 с 2 внутренними щетинками. Поверхность члеников тораксальных ног без шипиков. Каудальные ветви симметричные, длина их в 2—2.5 раза больше их ширины, т. е. они длиннее, чем в прочих родах.

Самка. Роstrum направлен ventralно. Цефалоторакс со спиной стороны удлиненно-овальный, передний конец округленный, сбоку спина почти прямая. Задние углы 5-го сегмента торакса слегка удлиненные, округленные, доходят до первой трети генитального сегмента. 1—4-й сегменты торакса без лагеральных шипиков. Цефалоторакс в 3—3.5 раза длиннее абдомена. Ventralный выступ генитального сегмента небольшой, в 1/4 толщину остальных сегментов абдомена. Антеннула доходит до анального сегмента; ее 1-й—2-й проксимальные членики почти равной длины, 8-й и 9-й слиты. Эндоподит и экзоподит антенны почти равной длины; первый членик экзоподита с 1 щетинкой, второй — с 3.

1 Описание по Дамкеру (Дамкаер, 1975) с изменениями.

Основание щупика мандибулы с 3 щетинками. Два проксимальных крупных членика максиллипеды без поперечных рядов шипиков, 2-й членик также не имеет проксимально продольного ряда из жестких волосков, на внутреннем

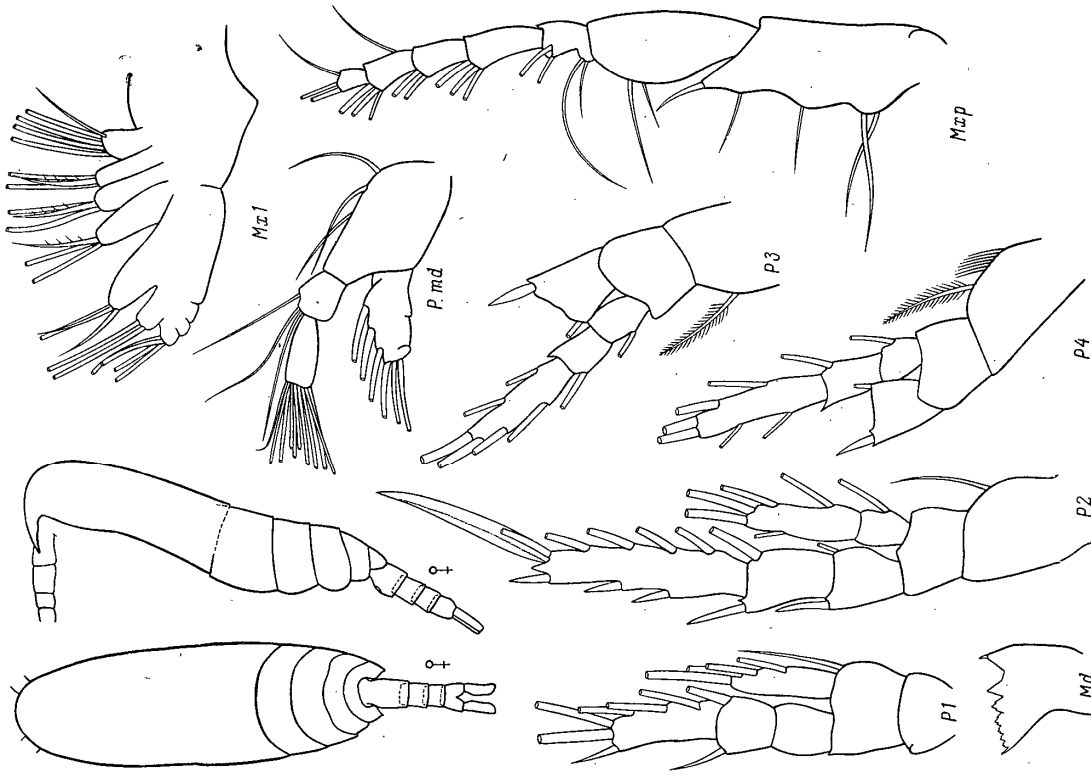


Рис. 166. *Teneiforma naso* (Fagga). Самка (по: Grise, Hulsemann, 1965).

крае в средней части всего 2 щетинки, на остальных члениках эндоподита проксимальная щетинка, имеющаяся у других родов семейства, редуцирована; наружные щетинки 5—6-го члеников эндоподита умеренной длины, по-видимому, без вооружения. Аликвальный шип эндоподита P2-P4 на наружном крае не очень мелко зазубрен, наружная кромка узкая.

Самец. Рострум направлен вентрально и слегка назад. Со спины тело удлинненное, передний конец цефалона округленный, сбоку спина почти прямая, вершина головы сдвинута к спинной стороне. Цефалон и первый сегмент торакса разделены, задние углы 5-го свободного сегмента немного удлинены.

Цефалоторакс в 3 раза длиннее abdomen. Анальный сегмент длиной в $\frac{2}{3}$ каудальных ветвей, последние примерно равны по длине двум дистальным сегментам abdomen. Антеннула доходит до конца каудальных ветвей; длина ее двух проксимальных члеников почти одинаковая, 9-й и 10-й слиты; все последующие членики разделены. Правая антеннула у исследованного экземпляра утрачена, у левой 20-й и 21-й членики разделены, как у видов с более крупным протоподитом левой ноги, 25-й членик не редуцирован. P5 одноветвистая, сильно асимметричная, левый протоподит значительно более крупный, чем правый; правый базиподит (B2) редуцирован до маленького бугорка, правый

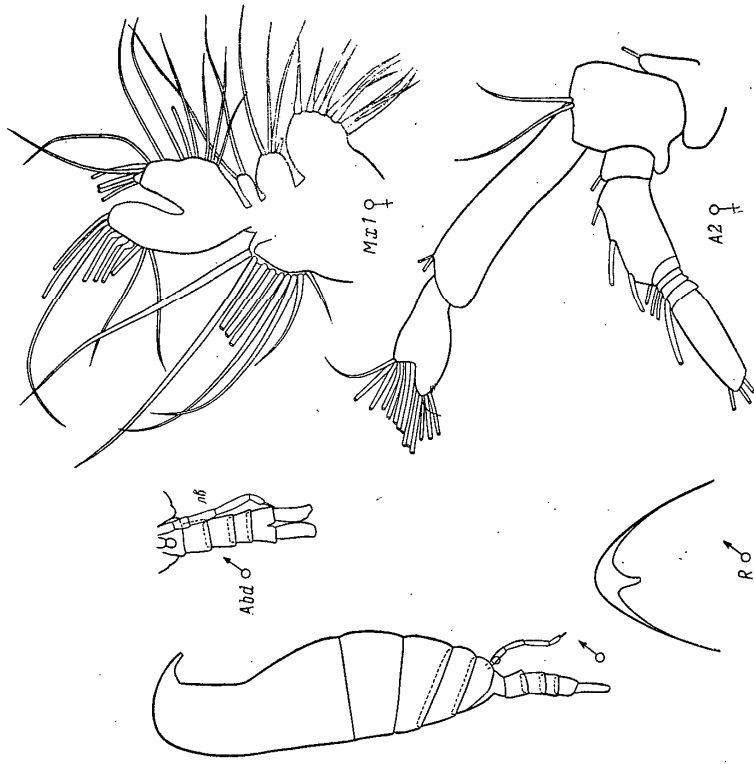


Рис. 167. *Teneiforma naso* (Fagga). Самец.

A2, Mx1 самки, по: Grise, Hulsemann, 1965; остальные рисунки — по: Grise, Hulsemann, 1967.

экзоподит полностью отсутствует. Левый коксоподит доходит до середины правого базиподита; левый экзоподит трехчлениковый: 1-й членик с короткой наружной дистальной щетинкой, внутренний край 3-го членика в длинных волюсах, терминальная щетинка короткая. Самый длинный членик левого экзоподита 2-й, самый короткий — 3-й.

Монотипический род.
Типовой вид *Tanyrhinus naso* Fagga, 1936.

4. *Teneiforma naso* (Fagga, 1936) (рис. 166, 167).

Fagga, 1936 : 86, fig. 4 (*Tanyrhinus naso*); Grise et Hulsemann, 1965 : 234, fig. 8 (*Tanyrhinus naso*); 1967 : 22, fig. 36—38; Wheeler, 1970 : 9, fig. 27—28; Daish & Kerr, 1975 : 82, fig. 224.

Описание см.: диагноз рода.

Самка. Длина 0.89—1.2 мм.

Самец. Длина единственного известного экземпляра 0.92 мм.

Типовое местонахождение. Юго-западная часть Тихого океана, 0—600 м.

Распространение. Тихий океан. Западная часть Индийского океана, Атлантический океан: северо-восточная и западная части, Карибское море. Экология. Батидельтический вид, найден на различных горизонтах: 0—600, 750—3000, 480—3000, 2000—4000 м.

Примечание. Известно всего около 12 экз. этого вида. В первоописании (Fragap, 1936), сделанном по одному экземпляру, отмечено отсутствие наружного шипа на 2-м членике экзоподита P1. У всех найденных в последующем экземпляров этот шип хорошо развит. Фарран также не отметил наличие маленькой наружной щетинки на 2-м членике эндоподита P2 и двух маленьких наружных щетинок на 3-м членике эндоподита P4.

Таблица 22

Распределение описанных в 1-м томе видов *Salapoidea* по зоогеографическим областям

Области	Число видов	%
Арктическая	42	16.1
Североатлантическая (Бореальная)	16	22.0
Арктическая + Североатлантическая	3	4.0
Северитихоокеанская	14	19.1
Арктическая + Северитихоокеанская	1	1.4
Арктическая + Северитихоск. + Североатл.	4	4.4
Североатлантическая + Северитихоокеанская	13	18.0
Тропическая	5	7.0
Тропическая + Северитихоокеанская	8	11.0
Всего	73	100

ЛИТЕРАТУРА

- Андронов В. Н. Некоторые вопросы систематики семейства *Rapacalanidae* (*Soropera*). — Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 7, с. 980—985.
- Андронов В. Н. Систематическое положение *Mesocystis clausi* Thompson, 1888 (*Soropera*, *Salapoidea*). — Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 11, с. 1719—1721.
- Андронов В. Н. Филогенетические отношения крупных таксонов подотряда *Calapoidea* (*Soropera*, *Soropera*). — Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 7, с. 1002—1012.
- Атлас Арктики. Л., 1981. 128 с., 14 карт.
- Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., 1952. 698 с.
- Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Изд. 3-е. М., 1964, т. 1. 431 с.; 1964, т. 2. 445 с.
- Беклемишев К. В. Обнаружение кремневых образований в кожных покровах низших ракообразных. — Докл. АН СССР, 1954, т. 97, № 3, с. 543—545.
- Беклемишев К. В. К анатомии жевательного аппарата копепоид. Сообщение П. Жулоцкий край, мандрибул у некоторых *Calanidae* и *Eucalanidae*. — Тр. Ин-та океанолог., 1959, т. 30, с. 148—155.
- Беклемишев К. В., Экология и биогеография пелагиал. М., 1969. 291 с.
- Беклемишев К. В., Парин Н. В., Семин Г. И. Пелагиаль. — В кн.: Биология океана. Т. 4. Биологическая структура океана. М., 1977, с. 219—261.
- Бирштейн Я. А. Класс *Struvasa*. — В кн.: Основы палеонтологии. М., 1960, т. 8, с. 201—214.
- Бирштейн Я. А. Подтип жабродышащие (*Branchiata*). — В кн.: Жизнь животных. М., 1968, т. 2, с. 377—529.
- Бирштейн Я. А., Виноградов М. Е., Чиндинова Ю. Г. Вертикальная зональность планктона Курило-Камчатской впадины. — Докл. АН СССР, 1954, т. 95, № 2, с. 389—392.
- Богоров В. Г. Распространение солоноватоводной фауны планктона в сибирских поллярных морях. — Докл. АН СССР, 1944, т. 44, № 5, с. 208—210.
- Богоров В. Г. Вертикальное распределение зоопланктона и вертикальное расчленение вод. — Тр. Ин-та океанолог. АН СССР, 1948, т. 2, с. 43—59.
- Богоров В. Г. Планктон Мирового океана. М., 1974. 319 с.
- Богоров В. Г., Зенкевич Л. А., Расе Т. С. Мировой океан и его сырьевые ресурсы. — Изв. АН СССР, 1957, сер. геогр., № 5, с. 38—49.
- Бродский К. А. К биологии и систематике восточного рачка (*Calanus cristatus* Kr.). — Вестн. Дальневост. фил. АН СССР, 1938а, т. 29, вып. 2, с. 147—172.
- Бродский К. А. К экологии и морфологии восточного рачка *Calanus tonsus* Brady (= *C. plumichirus* Matukawa) дальневосточных морей. — Докл. АН СССР, 1938б, т. 19, № 1—2, с. 123—126.
- Бродский К. А. Обзор количественного распределения и состав зоопланктона с.-в. части Японского моря. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. 7, вып. 2, с. 158—216.
- Бродский К. А. Асимметрия у свободноживущих восточных рачков (*Calapoidea*) как признак специализации. — Докл. АН СССР, 1948а, т. 63, № 4, с. 451—453.
- Бродский К. А. Свободноживущие восточные рачки (*Soropera*) Японского моря. — Изв. Тихоокеанск. науч.-иссл. ин-та морск. рыб. х-ва и океаногр., 1948б, т. 26, с. 3—130.
- Бродский К. А. Восточные рачки *Salapoidea* дальневосточных морей СССР и Польного бассейна. М.; Л., 1950. 442 с. — (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР, т. 35).
- Бродский К. А. К фауне восточных рачков *Salapoidea* Курило-Камчатской впадины. — Тр. Ин-та океаногр. АН СССР, 1955, т. 12, с. 184—204.
- Бродский К. А. Фауна восточных рачков (*Salapoidea*) и зоогеографическое районирование северной части Тихого океана и сопредельных вод. М.; Л., 1957. 222 с.
- Бродский К. А. О филогенетических отношениях некоторых видов *Calanus* (*Soropera*) северного и южного полушарий. — Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 10, с. 1537—1553.
- Бродский К. А. Зоогеографические зоны южной части Тихого океана и близлежащее распространение некоторых *Salapoidea*. — Тр. Океаногр. комис. АН СССР, 1960, т. 10, вып. 4, с. 8—13.
- Бродский К. А. К фауне и распространению восточных рачков *Salapoidea* поверхности вод северо-западной части Тихого океана. — В кн.: Иссл. фауны дальневост. морей СССР. Л., 1962а, вып. 8, с. 91—166.
- Бродский К. А. Опыт биометрического анализа морфологической изменчивости *Calanus pacificus* Brodsky (*Soropera*). — Докл. АН СССР, 1962б, т. 142, № 6, с. 1416—1419.
- Бродский К. А. Ареалы массовых видов рода *Calanus* южного полушария. — Докл. АН СССР, 1962в, т. 143, № 3, с. 709—712.

- Бродский К. А. Изменчивость и систематика видов рода *Calanus* (Copepoda). 1. *Calanus pacificus* Brodsky, 1948 и *C. sinicus* Brodsky, 1965. — В кн.: Иссл. фауны морей. Л., 1965а, т. 3 (11), с. 22—71.
- Бродский К. А. Систематика морских планктонных организмов и океанология. — Океанология, 1965б, т. 5, вып. 4, с. 577—591.
- Бродский К. А. Типы гентидий самки и геронтерность рода *Calanus* (Copepoda). — Докл. АН СССР, 1967а, т. 178, № 1, с. 222—225.
- Бродский К. А. Распространение и изменчивость длины особей видов веслоногих рачков семейства Calanidae (Copepoda) в южном полушарии (по сборам СЛЭ, 1955—1958 гг.). — В кн.: Иссл. фауны морей. Л., 1967б, т. 4 (12), с. 190—219.
- Бродский К. А. Филогения семейства Calanidae (Copepoda) на основе сравнительно-морфологического анализа признаков. — В кн.: Иссл. фауны морей. Л., 1972, т. 12 (20), с. 5—110.
- Бродский К. А. О связи филогении пелагических организмов (на примере сем. Calanidae, Copepoda) с зональностью Мирового океана. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1974, т. 53, с. 92—105.
- Бродский К. А. О ревициях и новых классификациях Calanoidea (Copepoda). — В кн.: Иссл. фауны морей. Л., 1976, т. 18 (26), с. 5—40.
- Бродский К. А., Никитин М. М. Гидробиологические работы. — В кн.: Материалы научно-исследовательской дрейфующей станции 1950/51 года. М., 1955, т. 1, с. 404—410.
- Бродский К. А., Павиткина Е. А. Планктон центральной части Арктического бассейна. — В кн.: Вопросы географии, 1976, вып. 101, с. 148—167.
- Виноградов М. Е. Суточные вертикальные миграции зоопланктона в дальневосточных морях. — Тр. Ин-та океанологии. АН СССР, 1954, т. 8, с. 164—199.
- Виноградов М. Е. Характер вертикального распределения зоопланктона в водах Курило-Камчатского восточного моря. — Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1955а, т. 12, с. 177—183.
- Виноградов М. Е. Вертикальное распределение и миграции зоопланктона Охотского и Берингова морей и северо-западной части Тихого океана. Автореф. канд. дис. М., 1955б. 14 с.
- Виноградов М. Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М., 1968. 319 с.
- Виркетис М. А. Зоопланктон Белого моря. — В кн.: Иссл. морей СССР. Л., 1926, вып. 3, с. 1—47.
- Виркетис М. А. Некоторые данные о зоопланктоне Баренцева моря по Кольскому меридиану. — Тр. Ин-та по изуч. Севера, 1928, вып. 37, с. 17—25.
- Виркетис М. А. Зоопланктон как индикатор гидрологического режима Карского моря. — Пробл. Арктики, 1944, № 1, с. 67—101.
- Владимирская Е. В. Планктон и бентос у южного побережья Каспия. — Тр. Всесоюз. в.-л. ин-та морск. рыб. х-ва и океаногр., 1973, т. 80, с. 40—47.
- Вышкарева Н. В. Строение мандибул рачков рода *Calanus* s. l. в связи с широтной зональностью. — В кн.: Иссл. фауны морей. Л., 1972а, т. 12 (20), с. 161—171.
- Вышкарева Н. В. О филогенетических взаимоотношениях в пределах рода *Calanus* s. l. на основании морфо-функциональных особенностей ротового аппарата. — Докл. АН СССР, 1972б, т. 202, № 6, с. 1454—1456.
- Вышкарева Н. В. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus* s. l. (Copepoda, Calanoidea). I. Сравнительная морфология ротовых конечностей и их онтогенез. — В кн.: Иссл. фауны морей. Л., 1976, т. 18 (26), с. 11—69.
- Вышкарева Н. В. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus* s. l. (Copepoda, Calanoidea). II. Функционирование ротового комплекса и питание каланусов. — В кн.: Иссл. фауны морей. Л., 1977а, т. 19 (27), с. 5—28.
- Вышкарева Н. В. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus* s. l. (Copepoda, Calanoidea). III. Морфофункциональные группы видов *Calanus* s. l. IV. Адаптивные черты строения ротового аппарата каланусов. — В кн.: Иссл. фауны морей. Л., 1977б, т. 20 (28), с. 96—143.
- Вышкарева Н. В., Лутельмахер Б. Л. К вопросу об улавливающей способности фильтративного аппарата некоторых Calanidae. — Гидробиол. журн., 1971, т. 7, № 3, с. 66—72.
- Гейрих А. К. Распространение *Calanus tenuicornis* Dana и *Calanus ichti* Voigtman в северной части Тихого океана. — Докл. АН СССР, 1957, т. 116, № 4, с. 691—693.
- Гелетин Ю. В. *Eucalanus attenuatus* s. l. (Calanoidea, Eucalidae) в северо-западной части Тихого океана. — Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 12, с. 1783—1788.
- Гелетин Ю. В. Формирование абдомена в онтогенезе у копепоидов родов *Eucalanus* и *Rhincalanus* (Calanoidea, Eucalidae) и новая система этих копепоидов. — В кн.: Иссл. фауны морей. Л., 1976, т. 18 (26), с. 75—93.
- Гелетин Ю. В. Таксономия, логное распределение и отношение к температуре воды копепоид рода *Pseudocalanus* (Calanoidea, Pseudocalanidae) на северо-западе Тихого океана. — В кн.: Иссл. фауны морей. Л., 1977, т. 20 (28), с. 82—96.
- Гелтнер М. В. Строение и таксономическая значимость гентидального комплекса копепоид семейства Euchaetidae (Calanoidea). — Океанология, 1968, т. 8, вып. 4, с. 680—692.
- Гелтнер М. В. К фауне веслоногих (Copepoda, Calanoidea) Курило-Камчатского желоба. Семейства Euchaetidae, Lucicutiidae, Heterothabidae. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1971, т. 92, с. 73—161.
- Гелтнер М. В. Анализ таксономии и закономерностей вертикального распределения веслоногих ракообразных (Copepoda, Calanoidea) на примере семейств Euchaetidae, Lucicutiidae и Heterothabidae в сев.-зап. части Тихого океана. Автореф. канд. дис. М., 1973. 17 с.
- Грузов Л. Н. Состав и распределение зоопланктона в северной части Атлантического океана в июне 1959 г. — Тр. Атлантическ. науч.-иссл. ин-та морск. рыб. х-ва и океаногр., 1963, вып. 10, с. 46—53.
- Дегтярева А. А. Развитие планктона в весенне-летний период на нерестилищах и на путях дрейфа личинок промысловых рыб Баренцева моря. — Матер. сессии ученого совета ПИРО по результатам исследований в 1962—1963 гг. Мурманск, 1964, с. 59—64.
- Дегтярева А. А. Зоопланктон юго-западной части Баренцева и северо-восточной части Норвежского морей в 1959—1961 гг. — Матер. рыбоох. иссл. северного бассейна. Мурманск, 1966, вып. 7, с. 70—83.
- Дегтярева А. А. Планктонные исследования у северо-западного побережья Норвегии и в Баренцевом море в 1962—1963 гг. — Матер. рыбоох. иссл. северного бассейна. Мурманск, 1971, вып. 17, с. 96—112.
- Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М., 1975. 559 с.
- Долгоноская М. А. Опряд казановиды — Calanoidea. — В кн.: Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев, 1969, т. 2, с. 34—47.
- Зверева Ж. А. О функциональном значении морфологических образований на гентидальном сегменте самки *Rhincalanus*. — В кн.: Иссл. фауны морей. Л., 1976, т. 18 (26), с. 70—74.
- Зеликман Э. А. Материалы о распределении и размещении энфауны в прибрежной зоне Мурмана. — Тр. Мурман. биол. ст. АН СССР, 1958, т. 4, с. 79—117.
- Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. М., 1963. 739 с.
- Камшилов М. М., Зеликман Э. А. О видном составе зоопланктона прибрежья Восточного Мурмана. — Тр. Мурманск. биол. ст. АН СССР, 1958, т. 4, с. 44—44.
- Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л., 1969, т. 1. 657 с.
- Ковалев А. В. О систематическом положении и распространении *Senjorages krogeri* vag. *ronitica* Kagawa (Crustacea, Copepoda). — В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. М., 1967а, с. 94—99.
- Ковалев А. В. Изменчивость и некоторые экологические особенности *Soropoda* черноморского планктонного комплекса в морях Средиземноморского бассейна. Автореф. канд. дис. Л., 1967б, 17 с.
- Кос М. С. *Soropoda* и *Cladocera* неарктического планктона Приморья и Южно-Курильских островов. — Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 5, с. 665—660.
- Кос М. С. О нахождении видов рода *Calanus* в составе фауны бентоса. — Зоол. журн., 1969, т. 48, вып. 4, с. 605—607.
- Кос М. С. Внутривидовая дифференциация *Calanus plumchirus* Marukawa. — В кн.: Иссл. фауны морей. Л., 1972, т. 12 (20), с. 111—115.
- Кос М. С. Зоопланктон залива Посьета. — В кн.: Прибрежные сообщества дальневосточных морей. Владивосток, 1976, с. 64—93.
- Кос М. С. Сезонные изменения в составе, структуре и распределении зоопланктона залива Посьета (Японское море). — В кн.: Иссл. фауны морей. Л., 1977а, т. 19 (27), с. 29—55.
- Кос М. С. Виды рода *Eurytemora* (Soropoda, Calanoidea) северной части Тихого океана: систематика, распространение, изменчивость. — В кн.: Иссл. фауны морей. Л., 1977б, т. 20 (28), с. 20—53.
- Котляр Л. К. Распределение зоопланктона в северной части Охотского моря в августе 1964. — Изв. Тихоокеанск. науч.-иссл. ин-та морск. рыб. х-ва и океаногр., 1967, т. 61, с. 41—51.
- Котляр Л. К. Закономерности развития и количественного распределения зоопланктона как кормовой базы сельди в северо-восточной части Охотского моря. — Изв. Тихоокеанск. науч.-иссл. ин-та морск. рыб. х-ва и океаногр., 1970, т. 74, с. 59—73.
- Котляр Л. К., Чернышский В. И. Распределение характерных представителей *Calanoidea* в зависимости от режима года и некоторые черты их экологии. — Изв. Тихоокеанск. науч.-иссл. ин-та морск. рыб. х-ва и океаногр., 1970, т. 74, с. 35—49.
- Кун М. С. Географическая изменчивость некоторых видов рода *Calanus* в Японском море. — Зоол. журн., 1969, т. 48, вып. 7, с. 995—1002.
- Кун М. С. Зоопланктон дальневосточных морей. М., 1975. 148 с.
- Линко А. К. Исследования над составом и жизнью планктона Баренцева моря. Экспедиция для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана. СПб, 1907. 245 с.
- Мантейфель Б. П. Планктон и сельдь в Баренцевом море. — Тр. Полярн. ин-та морск. рыб. х-ва и океаногр., 1944, вып. 7, с. 125—218.
- Маршалева Е. Л. Каланиды рода *Jaschnovia* пом. п. (*Derjuginia* Jaschnov пом. p. gaeoss.) (Calanoidea, Acteidae). — В кн.: Иссл. фауны морей. Л., 1980, т. 25 (33), с. 63—75.
- Миронов Г. Н. К анатомии мандибул *Acartia clausi* Gsbt. — Тр. Севастоп. биол. ст., 1963, т. 16, с. 113—118.
- Морской атлас. Т. 2. М., Л., 1953, т. 38.
- Мэджсон Ф. Д. Абиссальная зона. — В кн.: Океанографическая энциклопедия. Л., 1974, с. 5—8.
- Новиков Н. И. Подкласс Maxillopoda Dahl, 1956. Огрид Soropoda — В кн.: Основы палеонтологии. М., 1960, т. 8, с. 253—254.
- Океанографическая энциклопедия. Л., 1974. 631 с.
- Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 2. Свободноживущие беспозвоночные. Ракообразные. Киев, 1969. 533 с.
- Павиткина Е. А. Сезонные изменения в планктоне и кормовые миграции сельди. — Тр. Полярн. в.-л. ин-та морск. рыб. х-ва и океаногр., 1956, вып. 9, с. 93—123.

Павинские Е. А. О биологических сезонах в зоопланктоне Девисова пролива. — В кн.: Исл. фауны морей. Л., 1972, т. 12 (20), с. 172—215.

Павинские Е. А. Сезонные изменения возрастного состава популяций веслоногих рачков *Calanoida* в Арктическом бассейне. — В кн.: Исл. фауны морей. Л., 1977, т. 19 (27), с. 56—73.

Перес Ж.-М. Жизнь в океане. Л., 1959, 288 с.

Петина Т. С. Питание веслоногого рачка *Acartia clausi* Gsbr. — Тр. Севастоп. биол. ст., 1959, т. 4, с. 72—100.

Петина Т. С. О способах движения и захвата пищи у *Calanus helgolandicus* (Claus). — В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. М., 1967, с. 109—124.

Петина Т. С. О влиянии пищевого поведения на механизм потребления пищи морскими копеподами. — В кн.: Исследования механизмов функционирования в морских экосистемах с применением математич. моделирования. Киев, 1977, с. 28—36.

Прыгушкова Р. В. Описание ранее неизвестного самца *Neoscelicthya farrugi* Smirnov (Copepoda) из Белого моря. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1972, т. 52, с. 251—252.

Прыгушкова Р. В. Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чупа Белого моря. — В кн.: Исл. фауны морей. Л., 1974, т. 13 (21), с. 4—55.

Прыгушкова Р. В. Некоторые особенности распределения зоопланктона в различных районах Кандалакшского залива (Белое море). — В кн.: Биология моря, 1977, вып. 2, с. 27—33.

Рылов В. М. Пресноводные *Calanoida* СССР. — В кн.: Определитель организмов пресных вод СССР. А. Пресноводная фауна. Л., 1930, вып. 1, с. 288 с.

Сажина Л. И. Развитие черноморских Соперода. Л. Научно-издательские студии *Calanus helgolandicus* (Claus). — Тр. Севастоп. биол. ст., 1961, т. 14, с. 102—108.

Сажина Л. И. Развитие и размножение массовых пелагических Соперода Черного моря. Автореф. канд. дис. Севастополь, 1969, 27 с.

Сажина Л. И. Плодовитость массовых пелагических Соперода Черного моря. — Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 4, с. 586—588.

Семеновна Г. Б. Распределение планктона в северной части Северного моря в 1957 г. — Тр. Бат. науч.-иссл. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., 1958, вып. 4, с. 79—91.

Семеновна Т. Н. Зоопланктон района Ньюфаундлендских банков весной 1960. — В кн.: Северные рыбохозяйственные исследования в сев.-зап. части Атлантического океана. М., 1962а, с. 201—209.

Семеновна Т. Н. О диатоме вида *Spinocalanus brevisulatus* Brodsky, 1950 (Copepoda, *Calanoida*). — Зоол. журн., 1962б, т. 41, вып. 10, с. 1571—1574.

Смирнов С. С. К морфологии рудиментарных ног у Соперода. — Докл. АН СССР, 1935а, т. 4 (9), № 1, с. 401—404.

(Смирнов С. С.) Smirnov S. S. Über die angebliche *Oithrix bidentata* Farran aus dem Weissen Meer. — Zool. Anz., 1935b, Bd 109, Hf 9/19, S. 259—263.

Тимохина А. Ф. Распределение зоопланктона в водных массах Норвежского моря весной и осенью 1959. — Тр. Веес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., 1965, т. 57, с. 405—422.

(Федотов Д. М.) Fedotov D. On the relations between the Crustacea, Trilobita, Merostomata and Arachnida. — Изв. Росс. акад. наук, сер. 6, 1924, т. 18, с. 383—408.

Федотов Д. М. Филогенетические отношения членистоногих. — В кн.: Вопр. общ. зоол. и мед. паразитол. М., 1962, с. 256—277.

Федотов Д. М. Эволюция и филогенез беспозвоночных животных. М., 1966, 404 с.

Херцберг Дж. Морская экология. — В кн.: Океанографическая энциклопедия. Л., 1974, с. 296—299.

Хмыльникова В. Л. Распределение зоопланктона в юго-западной части Карского моря. — Тр. Арктич. ин-та, 1946, т. 193, с. 5—44.

Численко Л. Л. О соотношении размеров самки с размерами и числом яиц у *Nauphaucoida* (Crustacea, Copepoda). — Докл. АН СССР, 1965, т. 161, № 3, с. 724—727.

Шувалов В. С. Географическая изменчивость некоторых видов сем. Oithridae (Copepoda, Cyclopoidea). — В кн.: Исл. фауны морей. Л., 1972, т. 12 (20), с. 146—161.

Эпштейн Л. М. Зоопланктон Онежского залива и его значение в питании сельди и молоди рыб. — Матер. по компл. изуч. Белого моря, 1957а, вып. 1, с. 315—349.

Эпштейн Л. М. Зоопланктон воронки Белого моря у западного побережья Калининской земли. — Матер. по компл. изуч. Белого моря, 1957б, вып. 1, с. 350—354.

Яшинов В. А. Зоопланктон Карского моря. — Тр. Павлуч. морск. ин-та, 1927, т. 2, вып. 2, с. 1—49.

Яшинов В. А. Планктонная продуктивность северных морей СССР. М., 1940, 84 с.

Яшинов В. А. Распространение арктической пелагической фауны Арктики. — Бюлл. Моск. о-ва испит. природы, отч. биол., 1946, т. 54, № 6, с. 40—50.

Яшинов В. А. Морфология, распространение и систематика *Calanus finmarchicus* s. l. — Зоол. журн., 1955, т. 34, вып. 6, с. 1240—1223.

Яшинов В. А. Сравнительная морфология видов *Calanus finmarchicus* s. l. — Зоол. журн., 1957а, т. 36, вып. 2, с. 191—198.

Яшинов В. А. Тихоокеанские виды *Calanus finmarchicus* s. l. — Изв. Тихоокеанск. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., 1957б, т. 44, с. 253—255.

Яшинов В. А. Больные массы и планктон. 2. *Calanus glacialis* и *Calanus pacificus* как индикаторы определенных водных масс морей Тихого океана. — Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 7, с. 1005—1024.

(Яшинов В. А.) Jaschnov W. A. Distribution of *Calanus* species in the sea of the Northern Hemisphere. — Int. Rev. ges. Hydrobiol., 1970, vol. 55, N 2, p. 489—224.

(Яшинов В. А.) Jaschnov W. A. On the systematic status of *Calanus glacialis*, *Calanus finmarchicus* and *Calanus helgolandicus*. — Crustaceana, 1972, vol. 22, pt. 33, p. 279—284.

Anraku M., Omori M. Preliminary survey of the relationship between the feeding habit and the structure of the mouth-parts of marine copepods. — Limnol., Oceanogr., 1963, vol. 8, p. 116—126.

Barnes A. T., Case J. T. Bioluminescence in the mesopelagic copepod *Gaussia princeps* (T. Scott). — J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1972, vol. 8 (1), p. 53—73.

Bayly I. A. E. Parasitic castration of a freshwater calanoid copepod by a cestode cysticeroid stage. — Crustaceana, 1963, vol. 5, p. 75—80.

Björnberg T. Four new species of Megacalanidae (Crustacea: Copepoda). — Antarct. Res. Ser. 1, 1968, vol. 1, p. 73—90.

Blades P. I. Molting behaviour of *Centropages typicus* (Copepoda, Calanoida). — Mar. Biol., 1977, vol. 40, N 1, p. 57—64.

Boeck A. Oversigt over de ved Norges Kyster jagttagne Copepoder, henhørende til *Calanidernes*, Cyclopteridernes og Harpacticidernes Familier. — Forh. Vidensk. Selsk. Krist., 1864, p. 226—282.

Boeck A. Nye Slaegter og Arter af Saltvands Copepoder. — Forh. Vidensk. Selsk. Krist., 1872, p. 35—60.

Borgmann U. Analysis of copepod heart rates using Archhenius plots. — Can. J. Zool., 1973, vol. 51 (8), p. 898—896.

Borradaile L. A. Notes upon crustacean limbs. — Ann. Mag. nat. hist., 1926, vol. 27, N 98, p. 193—243.

Borradaile L. A., Potts F. A. Crustacea, Subclass 3, Copepoda. — In: The Invertebrata. Cambridge. The Univ. Press, 1959, p. 383—388.

Boucher J., de Boyve F. *Mimocalanus distinctocephalus* Brodsky, 1950 (Copepoda, Calanoida) genre nouveau pour la Méditerranée, nouvelle description. — Vie et milieu, ser. B: oceanogr., 1970, t. 21, N 3, p. 527—534.

Bouligand Y. Les ultrastructures du muscle squelettique chez les copepodes. — Vie et milieu, suppl. 17, 1964, p. 263—282.

Bouligand Y. Le tegument de quelques copepodes et ses dependances musculaires et sensorielles. — Mem. Mus. nat. hist. natur., 1966, N 4, p. 189—206.

Bowman T. E. A new copepod of the genus *Calanus* from the Northeastern Pacific with notes on *Calanus tenuicornis* Dana. — Pacific Sci., 1955, vol. 9, N 4, p. 443—422.

Bowman T. E. The Distribution of calanoid copepods off the Southeastern United States between Cape Hatteras and Southern Florida. — Smithsonian Contribs Zool., 1971, vol. 96, p. 1—58.

Bradford J. M. The fauna of the Ross Sea. Part 8. Pelagic Copepoda. — N. Z. Dep. Sci. Ind. Res. Bull., 1971, vol. 206, p. 9—31.

Bradford J. M., Jillett J. A revision of generic definitions in the Calanidae (Copepoda, Calanoida). — Crustaceana, 1974, vol. 27, pt. 1, p. 5—16.

Brady G. S. Report on the Copepoda obtained by H. M. S. «Challenger» during the years 1873—1876. Res. of the voyage of H. M. S. «Challenger», Zool. — Rep. Sci., 1883, vol. 8, pt. 23, 142 p.

Breeman P. J., van. Copepoden. — Nord. plankton, Zool. teil., 1908, Bd 4, N 8, 264 S.

Brehm V. Ordnung der Crustacea Entomostraca Copepoda. — In: Handbuch der Zool. Berlin, Leipzig, 1926—1927, S. 435—496.

Broch H. Einige Probleme der biogeographischen Abgrenzung der Arktischen Region. — Mitteil. Zool., Berlin, 1933, Bd 19, 98 S.

Campbell M. H. The life history and postembryonic development of the copepods *Calanus tonus* Brady and *Euchaeta japonica* Marukawa. — J. Biol. Res. Board Canada, 1934, vol. 1, N 1, p. 1—65.

Cannon H. G. On the feeding mechanism of the copepods *Calanus finmarchicus* and *Diaptomus gracilis*. — Brit. J. Exper. Biol., 1928, vol. 6, N 2, p. 131—144.

Cannon H. G., Manton S. M. On the feeding mechanism of a mysid crustacean, *Hemimysis lamorinae*. — Trans. Roy. Soc., Edinburgh, 1926, vol. 55, pt. 4, N 10, p. 219—253.

Canu E. Les copepodes du Boulonnais. — Trav. Lab. zool. mar. Wimereux, 1892, vol. 6, 292 p.

Chatton E. Les peridiniens parasites; morphologie, reproduction, éthologie. — Arch. zool. exper. gén., 1920, t. 59, 475 p.

Chen Qing-choo. A study of the breeding periods, variation in sex ratio and in size of *Calanus sinicus* Brodsky. — Oceanol. et Limnol. sinica, 1964, vol. 6, N 3, p. 272—288.

Christofferson J. P. Evidence for the controlled release of a crustacean sex pheromone. — J. chem. Ecol., 1978, vol. 4, N 6, p. 633—639.

Chun C. Die pelagische Tierwelt in grösseren Meerestiefen. Leipzig, 1890, 19 S.

Chun C. Die Vertikale Verbreitung des marinen Plankton. — Compte-Rendus, VI Congr. Intern. Zool., 1905, p. 143—128.

Claus C. Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands der Nordsee und des Mittelmeeres Leipzig, 1863, 230 S.

Claus C. Die Copepoden. — Fauna von Nizza. Ein Beitrag zur Charakteristik der Formen und deren Abänderungen im Sinne Darwins. — Schr. Ges. Naturwiss. Marburg. Suppl. 1, 1866, S. 1—34.

Claus C. Die Schatendrüse der Copepoden. — Sitzungber. Math., Nat., Kl. Konigl. Ak. Wiss. Wien., 1872, Bd 74, An. I, S. 717—729.

Claus C. Neue Beiträge zur Kenntnis der Copepoden unter besonderer Berücksichtigung der Triester Fauna. — Arb. zool. Inst. Wien, 1881, Bd 3, S. 313—332.

- Conover R. J. An intersex in *Calanus hyperboreus*. — Crustaceana, 1965, vol. 8, N 2, p. 153—158.
- Corkett C. J., McLaren I. A. The biology of *Pseudocalanus*. — Adv. Mar. Biol., 1978, vol. 15, p. 231 p.
- Cragg I. B. Future research on the southern cold temperate zone. — Proc. Roy. Soc., B, 1960, vol. 152, p. 672—673.
- Cressey R., Patterson C. Fossil parasitic Copepods from lower cretaceous fish. — Science, 1973, vol. 180, N 4092, p. 1283—1285.
- Dahl F. Über horizontale und vertikale Verbreitung der Copepoden im Ozean. — Verb. deutsch. Zool. Ges. München, 1894, 137 S.
- Dahl E. Frontal organs in free-living copepods. — Fysiogr. sällsk. forh., K., 1953, vol. 23, N 5, p. 1—7.
- Dahl E. Some crustacean relationships. — In: Bertil Hanström zool. pap. honour of his 65-th birthday, 1956, p. 139—147.
- Dakin W. J. Notes on the alimentary canal and food of the copepods. — Intern. Rev. Hydrobiol. und Hydrograph., 1908, vol. 1, N 6, 772 p.
- Damas D., Koefoed E. Le plankton de la mer du Groenland. — In: Croisière Oceanogr, Belgica Mer du Groenland 1905, 1909, p. 347—453.
- Damkaer D. M. Calanoid copepods of the genera *Spinocalanus* and *Mimocalanus* from the Central Arctic Ocean, with a review of the Spinocalanidae. — NOAA Technical Rep., Seattle, 1975, 88 p.
- Dana J. D. Notice of some Genera of Cyclopacea. — Ann. Mag. Nat. Hist., 1846, vol. 18, p. 184—185.
- Dana J. D. Conspectus crustaceorum in orbis terrarum circumnavigatione C. Wilkes, e classe reipublica foederatae duce, collectorum. — Proc. Amer. Acad. Arts. and sci., 1847, vol. 1, p. 149—155; 1849, vol. 2, p. 8—61.
- Dana J. D. Crustacea. — In: U. S. exploring exped. during the years 1838—1842 under the command of Charles Wilkes, 1852 [text], vol. 13, pt 2, p. 1019—1262; 1855 [atlas], p. 70—88.
- Davis C. C. The pelagic Copepoda of the northeastern Pacific Ocean. — Univ. Wash. Publ., Biol., 1949, vol. 14, p. 118.
- Donaghy P. L., Small L. F. Food selection capabilities of the estuarine copepod *Acartia clausi*. — Mar. Biol., 1979, vol. 52, N 2, p. 137—146.
- Dunbar M. T., Harding G. Arctic Ocean water masses and plankton. A reappraisal. — In: Arctic drifting Stations, Washington, 1968, p. 315—326.
- Dunham P. J. Sex phenomones in Crustacea. — Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc., 1978, vol. 53, N 4, p. 555—583.
- Ehrhardt J. P., Seguin G. Le plankton: composition, écologie, pollution. Ecologie fondamentale et appliquée. Paris, 1978, 210 p.
- Ekman S. Tiefgeographie des Meeres. Leipzig, 1935, 542 S.
- Ekman S. Zoogeography of the Sea. London, 1953a, 417 p.
- Ekman S. Betrachtungen über die Fauna der abyssalen Ozeanboden. — 14-th Intern. Zool. Congr. Copenhagen, 1953b, 6 S.
- Eloåsson R. The nauplius eye and frontal organs of the non Malacostraca (Crustacea). — Sarsia, 1966, vol. 25, N 4, p. 1—128.
- Eloåsson R. The ultrastructure of a chemoreceptor organ in the head of Copepod Crustaceans. — Acta Zool., 1971, vol. 52, N 2, p. 299—315.
- Esterly C. O. The Pelagic Copepoda of the San Diego Region. — Univ. California Publ. Zool., 1905, vol. 2, N 4, p. 143—233.
- Esterly C. O. The feeding habits and food of pelagic copepods and the question of nutrition by organic substances in solution in the water. — Univ. Calif. publ. zool., 1916, vol. 16, p. 171—184.
- Esterly C. O. The free-swimming copepoda of San Francisco Bay. — Univ. Calif. Publ. Zool., 1924, vol. 26, N 5, p. 81—129.
- Fahrenbach W. H. The biology of a harpacticoid copepod. — Extrait de «La Cellule», 1962, t. 42, fas. 3, p. 303—376.
- Farran G. P. Report on the Copepoda of the Atlantic slope off Counties Mayo and Galway. — Ann. Rep. Fish. Irel. 1902—1903, Pt. 2, App. 2, Sci. Invest, 1905, p. 23—52.
- Farran G. P. Second report on the Copepoda of the Irish Atlantic Slope. — Rep. Sea inland fish. Irel., 1906, Pt. 2, Sci. Invest., 1908, p. 19—120.
- Farran G. P. Biscayan plankton collected during a Cruise of H. M. S. «Research», 1900. Pt. XIV. The Copepoda. — J. Linn. Soc. London, Zool., 1926, vol. 36, p. 219—310.
- Farran G. P. Crustacea. Pt X. Copepoda. [Brit. Antarctic (Terra Nova) Exped. 1910]. — Nat. Hist. Rep., Zool., 1929, vol. 8, N 3, p. 203—306.
- Farran G. P. Copepoda. [Brit. Mus. (Nat. Hist.), Great Barrier Reef Exped. 1928—1929]. — Nat. Hist. Rep., 1936, vol. 5, N 3, p. 73—142.
- Farran G. P. Note on the nomenclature of the copepod genus *Megacalanus* Wollenden and allied genera. — Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 11, 1939, vol. 4, p. 355—361.
- Farran G. P. The seasonal and vertical distribution of the Copepoda. [Great Barrier Reef Exped., 1928—1929]. — Sci. Rep., 1949, vol. 2, N 2, p. 291—312.
- Farran G. P., Vervoort W. Copepoda, sub-order: Calanoida, family: Megacalanidae. — Cons. intern. expl. mer. Zooplankton, 1951a, sheet 33, p. 2—4.
- Farran G. P., Vervoort W. Copepoda, sub-order: Calanoida, Family: Eucalanidae. — Cons. intern. expl. mer. Zooplankton, 1951b, sheet 34, p. 2—4.

- Farran G. P., Vervoort W. Copepoda, sub-order: Calanoida, family: Paracalanidae. — Cons. intern. expl. mer. Zooplankton, 1951c, sheet 35, p. 2—4.
- Farran G. P., Vervoort W. Copepoda, sub-order: Calanoida, family: Spinocalanidae, genera *Spinocalanus*. — Cons. intern. expl. mer. Zooplankton, 1951d, sheet 39, p. 1—4.
- Farran G. P., Vervoort W. Copepoda, sub-order: Calanoida, family: Spinocalanidae, genera *Mimocalanus*, *Monacilla*. — Cons. intern. expl. mer. Zooplankton, 1951e, sheet 40, p. 1—3.
- Fernlund P., Josefsson L. Crustacean colorchange hormone: aminoacid sequence and chemical synthesis. — Science, 1972, vol. 177, N 4044, p. 173—174.
- Fleminger A. Taxonomy, distribution and polymorphism in the *Labidocera jollae* group with remarks on evolution within the group (Copepoda: Calanoida). — Proc. U. S. Nat. Mus., 1967, vol. 120, N 3567, p. 1—61.
- Fleminger A. Pattern, number, variability and taxonomic significance of integumental organs in the genus *Eucalanus* (Copepoda, Calanoida). — Fish. Bull., 1973, vol. 71, N 4, p. 965—1040.
- Fleminger A., Hulsemann K. Systematics and distribution of the four sibling species comprising the genus *Pontellina* Dana (Copepoda, Calanoida). — Fish. Bull., 1974, vol. 72, N 1, p. 63—120.
- Fosshagen A. Marine biological investigations in the Bahamas. 17. Platycopiidae (Copepoda, Calanoida) from the Bahamas. — Sarsia, 1972, vol. 48, p. 51—59.
- Fowler G. H. Contributions to our knowledge of the plankton of the Faeroe Channel. Report on the Copepoda. — In: Appendix Proc. Zool. Soc., London, 1898, p. 540—566.
- Frost B. W. Taxonomic status of *Calanus finmarchicus* and *C. glacialis* (Copepoda) with special reference to adult males. — J. Fish. Res. Board Canada, 1971, vol. 28, N 1, p. 29—30.
- Frost B. W. *Calanus marshalliae*, a new species of Calanoid copepod closely allied to the sibling species *C. finmarchicus* and *C. glacialis*. — Mar. Biol., 1974, vol. 26, N 1, p. 77—99.
- Frost B., Fleminger A. A revision of the genus *Clauseocalanus* (Copepoda: Calanoida) with remarks on distributional patterns in diagnostic characters. — Bull. Scripps inst. Oceanogr. Univ. California, 1968, vol. 12, 235 p.
- Gaudy R. Etude expérimentale de la ponte chez trois espèces de copépodes pélagiques (*Centropages typicus*, *Acartia clausi* et *Temora stylifera*). — Mar. Biol., 1971, vol. 2, N 1, p. 65—70.
- Gauld D. T. Swimming and feeding in crustacean larvae: the naupliar larva. — Proc. Zool. Soc., London, 1959, vol. 132, N 1, p. 37—50.
- Giesbrecht W. Vorläufige Mitteilung aus einer Arbeit über die freilebenden Copepoden des Kieler Hafens. — Zool. Anz., 1881, Bd 4, S. 254—258.
- Giesbrecht W. Die freilebenden Copepoden der Kieler Fördrde. — In: Jahresbericht Commis. Wiss. Unters. deutschen Meere Kiel, für 1877—1881, 1882, Jg. 7—11. Abt. 1, S. 85—168.
- Giesbrecht W. Elenco dei copepodi pelagici raccolti dal tenente di vascello Gaetano Chierchia durante il viaggio della R. Corvetta «Vettor Pisani» negli anni 1882—1885 e dal tenente oli vascello Francesco Orsini nel Mar Rosso, nel 1884. — Rend. Acc. Lincei (4), 1888, vol. 4, sem. 2, p. 284—287; 330—338.
- Giesbrecht W. Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres. (Abschnitte). Berlin, 1892. 831 S. (Fauna und Flora des Golfes von Neapel).
- Giesbrecht W. Copepoden Expédition Antarctique Belgae. (Résultats du Voyage du S. Y. «Belgica» en 1897—1898—1899. Zoologie). 1902. 49 p.
- Gobillard M. O. Sur une Gregarine parasite de copepodes pelagiques. — Vie et milieu, 1963, t. 14, N 1, p. 97—105.
- Goodsir H. D. S. Account of the madre of fishermen and descriptions of some new species of crustaceans. The genus *Cetochilus*, belonging to the order Copepoda and the family Pontellidae of M. Edwards on a new genus. — New phil. j., 1843, vol. 35, p. 102—104; 336—339.
- Gowindaratnu P. Neurosecretion and neurosecretory cells in calanoid copepod, *Hellodiaptomus* sp. — Current sci. (India), 1968, vol. 37, N 23, p. 672—673.
- Grainger E. H. The copepods *Calanus glacialis* Jaschnov and *Calanus finmarchicus* (Gumner) in Canadian Arctic-Subarctic waters. — J. Fish. Res. Board Canada, 1961, vol. 18, N 5, p. 663—678.
- Gran H. H. Plankton des norwegischen Nordmeeres, von biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten behandelt. — Rep. Norweg. Fish. Invest., 1902, Bd 2, N 5, 222 p.
- Grice G. D. Calanoid copepods from equatorial water of the Pacific Ocean. — Fish. Bull., 1962, vol. 61, p. 171—246.
- Grice G. D. Deep water calanoid copepods from the Mediterranean Sea. Family Spinocalanidae. — Cahiers Biol. Mar., 1971, t. 12, fasc. 3, p. 272—281.
- Grice G. D., Gibson V. R. Resting eggs in *Pontella meadi* (Copepoda: Calanoida). — J. Fish. Res. Board Canada, 1977, vol. 34, N 3, p. 440—442.
- Grice G. D., Hulsemann K. Abundance, vertical distribution and taxonomy of calanoid copepods at selected stations in the Northeast Atlantic. — J. Zool., 1965, vol. 146, p. 213—262.
- Grice G. D., Hulsemann K. Bathypelagic calanoid copepods of the Western Indian Ocean. — Proc. U. S. Nat. Mus., 1967, vol. 122, N 3583, p. 1—67.
- Grice G. D., Lawson T. J. Use of the scanning electron microscope in morphological studies of copepods. — Crustaceana, 1971, vol. 21, pt. 1, p. 111—113.
- Grobhen C. Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis*. — Arb. zool. Inst., Wien, 1881, Bd 3, S. 1—40.

- Gunnerus J. E. Nogle smaa rare mestendelen nye norske sødyr beskrevens. — In: Skr. Kjöbenhavnse selsk. Videnskabsers Selskab. 1765—1769, Bd 10, N 1770. 175 S.
- Gurney R. British fresh water copepods. London, 1934, vol. 1, 238 p.
- Baekel E. Plankton-Studien. — Jen. Zetschr. Naturwiss., 1891, Bd 25, N. F., Bd 18, H. 1—2, 117 S.
- Hansen H. G. Studies on Arthropoda. II. On the comparative morphology of the appendages in the Arthropoda. A. Crustacea. Copenhagen, 1925. 176 p.
- Hansström B. Vergleichende Anatomie der Nervensystems der wirbellosen Tiere. Berlin, 1928a. 628 S.
- Hansström B. Beiträge zur Kenntniss des zentralen Nervensystems der Ostracoden und Copepoden. — Zool. Anz., Leipzig, 1928b, Bd 64, S. 31—38.
- Harding J. P. The chromosomes of *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus*. — Crustaceana, 1963, vol. 6, pt. 2, p. 81—88.
- Hartog M. M. The morphology of Cyclops and the relations of the Copepoda. — Trans. Linn. Soc. London (Zool.), ser. 2, 1888, vol. 5, p. 46.
- Heberer G. Die Spermato-genese der Copepoden. — Z. wiss. Zool., Bd 423, S. 555—646.
- Heberer G. Die Struktur der Oocyten von *Eucalanus elongatus* Dana, mit Bemerkungen über den Bau des weiblichen Genitalapparates. (Cytologische Mitteilungen I). — Z. wiss. Zool., 1930, Bd 136, S. 455—494.
- Heberer G. Die Spermato-genese der Copepoden. II. Das Conjugations und Reduktionsproblem in der Spermato-genese der calanoiden Copepoden mit einem Anhang über die Spermato-genese von *Sapphirina ovalacellata* (Dana). — Z. wiss. Zool., 1932a, Bd 142, S. 491—553.
- Heberer G. Untersuchungen über Bau und Funktion der Genitalorgane der Copepoden. I: Der männliche Genitalapparat der calanoiden Copepoden. — Z. mikr.-anat. Forsch. Leipzig, 1932b, Bd 31, S. 250—424.
- Heegaard P. Remarks on the phylogeny of the arthropods. — Arkiv zool., 1945, Bd 37 A, Hf. 3, S. 4—15.
- Hennig W. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin, 1950. 370 S.
- Heron G. A., Bowman T. E. Postnuptial developmental stages of the copepod Crustaceans *Clausocalanus laticeps*, *C. brevipipes*, and *Ctenocalanus citer* (Calanoida: Pseudocalanidae). — In: Antarctic res. ser., vol. 17, Biology Antarctic Seas IV, p. 141—166.
- Hessler R. R. The Cephalocarida. — Mem. Connect. Acad. arts and sci., 1964, vol. 16, p. 7—96.
- Hopkins C. C. E. The relationship between maternal body size and clutch size, developmental time and egg mortality in *Euchaeta norvegica* (Copepoda: Calanoida) from Loch Etive, Scotland. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1977, vol. 57, N 3, p. 723—733.
- Hopkins C. C. E. The male genitalsystem and function in *Euchaeta norvegica* Boeck (Copepoda: Calanoida). — J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1978, vol. 35, N 3, p. 197—232.
- Hopkins C. C. E., Machin D. Patterns of spermatophore distribution and placement in *Euchaeta norvegica* (Copepoda: Calanoida). — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1977, vol. 57, N 1, p. 113—134.
- Hopkins C. C. E., Mauchline J., McLusky D. S. Structure and function of the fifth pair of pleopods of male *Euchaeta norvegica* (Copepoda, Calanoida). — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1978, vol. 58, N 3, p. 631—637.
- Howse H. D., Woodmansee R. A., Hawkins W. E., Perry H. M. Ultrastructure of the heart of the copepod *Aomalocera ornata* Sutcliffe. — Trans. Amer. Microscop. Soc., 1975, vol. 4, N 1, p. 1—23.
- Hulsemann K. A revision of the genus *Lucicutia* (Copepoda: Calanoida) with a key to its species. — Bull. mar. sci., 1966, vol. 16, N 4, p. 702—747.
- Jepps M. W. On the protozoan parasites of *Calanus finmarchicus* in the Clyde sea area. — Quart. J. micr. sci., 1937, vol. 79, p. 589—658.
- Jespersen P. The «Gothab» expedition. 1928: Copepoda. — Medd. Grønland, 1934, vol. 79, N 10, p. 1—166.
- Johnson M. W. The development stages of the copepod *Eucalanus elongatus* Dana var. *bungii* Giesbr. — Trans. Amer. Microscop. Soc., 1937, vol. 54, N 4, p. 79—98.
- Johnson M. W. Concerning the copepod *Eucalanus elongatus* Dana and its varieties in the northeast Pacific. — Bull. Scripps. Inst. Oceanogr. Univ. Calif., Tech. ser., 1938, vol. 4, p. 165—180.
- Johnson M. W. *Bathycalanus sverdrupi* n. sp. a copepod crustacean from great depths in the Pacific Ocean. — Proc. Calif. Acad. Sci., 1958, vol. 29, N 6, p. 257—265.
- Johnson M. W. Zooplankton collections from the high Polar Basin with special reference to the Copepoda. — Limnol., Oceanogr., 1963, vol. 8, p. 89—102.
- Kaestner A. Lehrbuch der speziellen Zoologie. Teil I. Wirbellose, 4 Lief. Jena, 1959, S. 659—979.
- Kashahara S., Uye S., Onoh T. Calanoid Copepod eggs in sea — bottom muds. — Mar. Biol., 1974, vol. 26, N 2, p. 167—172.
- Katona S. K. Evidence for sex pheromones in planktonic copepods. — Limnol., Oceanogr., 1973, vol. 18, N 4, p. 574—583.
- Katona S. K. Copulation in the copepod *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880). — Crustaceana, 1975, vol. 28, pt. 1, p. 89—95.
- Koehl M. A. R., Stricker J. Rudl. Copepod feeding currents: Food capture at low Reynolds number. — Limnol., Oceanogr., 1981, v. 26, N 6, p. 1062—1073.
- Koga F. On the pelagic eggs of Copepoda. — J. Oceanogr. Soc. Japan., 1968, vol. 24, N 1, p. 16—20.
- Krøyer H. III. Oversigt af de Grønlandske Kraebdyr, ledsaget af nogle zoologisk-geografiske

- Bemaerkninger. — In: Danske Vidensk. Selsk., Naturvidensk. Math. Afhandl., 1838, 7 Deel, S. 301—326.
- Krøyer H. Crustaceans. — In: Voyages en Scandinavie, en Laponie, au Spitzberg et aux Féroë pendant les années 1838, 1839 et 1840 sur la corvette «La Recherche»/Ed. M. P. Gaimard. Paris, 1845, Atlas, Taf. 41—43.
- Krøyer H. Karolinoligske Bidrag. — In: Naturhist. Tidsskrift., Kjöbenhavn, 1949, Bd 2, S. 527—605.
- Landry M. R. Detection of prey by *Calanus pacificus*: implications of the first antennae. — Limnol., Oceanogr., 1980, vol. 25, N 3, p. 545—549.
- Lang B. T. Taxonomic review and geographical survey of the copepods genera *Eucalanus* and *Rhincalanus* in the Pacific Ocean. San Diego, 1965. 300 p.
- Lang K. A contribution to the question of the mouth parts of the Copepoda. — Arkiv zool., 1947, Bd 38, Hf 2, S. 1—24.
- Lang K. Copepoda «Notodelphyoidea» from the swedish west coast with an outline on the systematics of the copepods. — Arkiv zool., 1948, Bd 40 A, Hf 14, S. 1—36.
- Leach W. E. Entomostracés. — In: Dictionnaire Sci. Nat. Strasbourg et Paris, 1819, t. 14, p. 524—543.
- Lee C. M. Structure and function of the spermatophore and its coupling device in the Centropagidae (Copepoda: Calanoida). — Bull. Mar. Ecol., 1972, vol. 8, p. 1—20.
- Lo Bianco. Pelagische Tiefseefische in der umgebung von Capri. Jena, 1904, 91 S.
- Lowe E. The anatomy of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 1935, vol. 58, p. 561—603.
- Lowndes A. G. The swimming and feeding of certain calanoid copepods. — Proc. Zool. Soc., London, 1935, pt. 3, p. 687—715.
- Lubbock J. On some arctic species of Calanidae. — Ann. Mag. Nat. Hist., 1854, vol. 14, p. 125—129.
- Manton S. M. Introduction to classification of Arthropoda. — In: Treatise on invertebrate paleontology. Part R. Arthropoda 4, 1969a, vol. 1, p. 3—14.
- Manton S. M. Evolution and affinities of Onychophora, Myriapoda, Hexapoda, and Crustacea. — In: Treatise on invertebrate paleontology. Part R. Arthropoda 4, 1969b, vol. 1, p. 45—56.
- Marshall S. M., Orr A. P. The biology of a marine copepod. (*Calanus finmarchicus* (Gunnerus)). Edinburgh, 1955a, vol. 8, 188 p.; 2d ed. Edinburgh, London, 1972. 195 p.
- Marshall S. M., Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VIII. Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V *Calanus*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1955b, vol. 34, N 3, p. 195—529.
- Marshall S. M., Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. IX. Feeding and digestion in the young stages. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1956, vol. 35, N 3, p. 587—603.
- Marukawa H. Plankton list and some new species of Copepoda from the northern waters of Japan. — Bull. Inst. Oceanogr., 1921, N 384. 15 p.
- Matthews J. B. L. Experimental investigations of the systematic status of *Calanus finmarchicus* and *C. glacialis* (Crustacea: Copepoda). — In: Some contemp. stud. mar. sci. London, 1966, p. 479—492.
- Matthews J. B. L. *Calanus finmarchicus* s. l. in the North Atlantic. The relationships between *Calanus finmarchicus* s. str., *C. glacialis* and *C. helgolandicus*. — Bull. Mar. Ecol., 1967, vol. 6, N 6, p. 159—179.
- Minoda T. Seasonal distribution of Copepoda in the Arctic Ocean from June to December, 1964. — Repr. from: Records of Oceanographic works in Japan, 1967, vol. 9, N 1, p. 161—168.
- Minoda T. Pelagic Copepoda in the Bering Sea and the North-Western North Pacific with special reference to their vertical distribution. — Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ., 1971, vol. 18, N 1, p. 1—47.
- Moore R. C. Euthycarinoidea. — In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R. Arthropoda 4, 1969, vol. 1, p. 196—499.
- Mori T. The pelagic copepoda from the neighbouring waters of Japan. Tokyo, 1937. 150 p.
- Mori T. Systematic studies of the plankton organisms occurring in Iwawama Bay, Palao. IV. Copepoda from the Bay and adjacent waters. — Palao Trop. Biol. St. Stud., 1942, vol. 2, № 3, p. 549—580.
- Mrazek A. Arktische Copepoden. — Fauna Arct., 1902, vol. 2, p. 499—528.
- Nicol J. A. C. Observation on the luminescence in pelagic animals. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1958, vol. 37, N 2, p. 705—752.
- Østvedt O. J. Zooplankton investigations from weather ship «M» in the Norwegian Sea, 1948—1949. — Hvalråd. Skr., 1955, Bd 40. 93 S.
- Owre H., Føyo M. Copepods of the Florida Current. (Fauna Caribaea, N 1. Crustacea, pt. 1: Copepoda). 1967, 137 p.
- Palmer A. R. Copepoda. — In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R. Arthropoda 4, 1969, vol. 1, p. 200—203.
- Park T. S. The biology of a Calanoid copepod *Epilabdocera amphitrites* McMurrich. — La Cellule, 1966, t. 64, fasc. 2, p. 129—252.
- Park T. S. Calanoid copepods from the central North Pacific Ocean. — Fish. bull., 1968, vol. 66, N 3, p. 527—572.
- Park T. S. Calanoid copepods from the Caribbean Sea and Gulf of Mexico. 2. New species and new records from plankton samples. — Bull. Mar. Sci., 1970, vol. 27, p. 272—546.
- Perryman J. C. The functional morphology of the skelet musculature of larvae and adult stages of the copepod crustacean *Calanus*, together with an account of the change undergone by this system during the larval development. Otago, 1961, 97 p.

- Pesta O.** Euthycarcinus kessleri Handlirsch und die recenten Copepoden. — Zool. Anz., 1914, Bd 45, N 1, S. 44—47.
- Piveteau J.** (edit.). Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R. Arthropoda 4, 1953, vol. 1. 398 p.
- Rader B.** *Rhinocalanus cornutus* (Copepoda): trunk skeletomusculature. — Trans. Amer. Microscop. Soc., 1970, vol. 89, N 1, p. 75—99.
- Razouls C.** Description des appendices buccaux de *Mimocalanus distinctocephalus* Brodsky, 1950 (Copepoda, Calanoida) et validité de la forme Méditerranéenne de J. Bouchez et F. de Bovee, 1970. — Vie et Milieu, ser. A, 1974, t. 24, N 3, p. 497—504.
- Rees C. B.** The distribution of *Calanus finmarchicus* (Gunn.) and its two forms in the North sea. — Hull. Bull. Mar. Ecol., 1949, vol. 2, N 14, p. 215—275.
- Richard J.** Recherches sur le système glandulaire et sur le système nerveux des copépodes libres d'eau douce, suivies d'une révision des espèces de ce groupe qui vivent en France. — Ann. Sci. Nat., Paris, Ser. 7 (Zool.), 1891, t. 12, p. 122—270.
- Richman S., Loya Y., Slobodkin L. B.** The rate of mucus production by the coral reef copepod *Acartia* negiensis. — Limnol., Oceanogr., 1975, vol. 20, N 6, p. 918—923.
- Roe H. S., J.** Some new and rare species of calanoid copepods from the Northeastern Atlantic. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool., London, 1975, vol. 28, N 7, p. 297—372.
- Rose M.** Copépodes pélagiques particulièrement de surface provenant des Campagnes scientifiques de S. A. S. le Prince Albert 1-er de Monaco. — Res. Camp. Sci. Albert 1-er, 1929, fasc. 78, p. 132.
- Rose M.** Faune de France. Copépodes pélagiques. Paris, 1933. 374 p.
- Rose M.** Copépodes bathypélagiques de la Baie d'Alger. Descriptions d'espèces nouvelles. — Ann. Inst. océanogr., Nouv. Ser., 1937, t. 17, fasc. 2, p. 151—174.
- Rose M., Synicalanus heterocadatus** Rose, 1937 (Copepoda). — Bull. Mus. natl. hist. nat., Paris, ser. 2, 1942, t. 14, N 5, p. 345—348.
- Rosenberg G. G.** Filmed observations of filter feeding in the marine planktonic copepod *Acartia clausi*. — Limnol., Oceanogr., 1980, vol. 25, N 4, p. 738—742.
- Roussel de Vauzème.** Description du *Cetochilus australis*, nouveau genre de Crustacé Branchiopode. — Ann. Sci. Nat., Paris, 1834, t. 1, p. 333—338.
- Russell D. J., Norris R. E.** Ecology and taxonomy of an epizoitic diatom. — Pacific Sci., 1971, vol. 25, N 3, p. 357—368.
- Sanders H. L.** The Cephalocarida, a new subclass of Crustacea from Long Island Sound. — Proc. Nat. Acad. Sci., 1955, vol. 44, N 4, p. 61—66.
- Sanders H. L.** The Cephalocarida and crustacean phylogeny. — Systematic Zoology, 1957, vol. 6, N 3, p. 142—148.
- Sanders H. L.** New light on the crustaceans. — Nat. Hist., 1959, vol. 68, N 2, p. 86—91.
- Sars G. O.** Fauna Norvegica. Bd I. Phyllocarida and Phyllozoa. Christiania, 1896. 140 p.
- Sars G. O.** The Cladocera, Copepoda and Ostracoda of the Jana Expedition. — Ann. Mus. zool. Acad. Imp. Sci. de St.-Petersbourg, 1898, vol. 3, p. 1—36.
- Sars G. O.** Crustacea. The Norwegian North Polar expedition 1893—1896. — Sci. Res., 1900, vol. 4, pt. 5, 441 p.
- Sars G. O.** An account of the Crustacea of Norway. Vol. 4. Copepoda: Calanoida. Bergen, 1903. 171 p.
- Sars G. O.** Liste préliminaire des Calanoidés recueillis pendant les campagnes de S. A. S. le Prince Albert de Monaco, avec diagnoses des genres et des espèces nouvelles (1-^{re} partie). — Bull. Mus. océanogr. Monaco, 1905, N 26, p. 1—22.
- Sars G. O.** Notes supplémentaires sur les calanoides de la Princesse Alice. (Corrections et additions). — Bull. Inst. océanogr. Monaco, 1907, N 101, p. 1—27.
- Sars G. O.** Copepoda Harpacticoida. An account of the Crustacea of Norway. Bergen, 1911, vol. 5, 449 p.
- Sars G. O.** Calanoidés recueillis pendant les campagnes de S. A. S. le Prince Albert de Monaco (Nouveau supplément). — Bull. Inst. océanogr. Monaco, 1920, N 377, p. 1—20.
- Sars G. O.** Copépodes particulièrement bathypélagiques provenant des campagnes scientifiques du Prince Albert 1-er de Monaco. — (Res. Camp. Sci. Albert de Monaco, N 69). 1924 [atlas]; 1925 [text], 408 p.
- Schmaus H. P.** Die *Rhinocalanus* Arten, ihre Systematik, Entwicklung und Verbreitung. — Zool. Anz., 1917, Bd 48, N 14, S. 305—368.
- Schmitt W. L.** Crustaceans, 1973. 204 p.
- Scott A.** The Copepoda of the Siboga expeditions. Part 4. Freeswimming, littoral and semi-parasitic Copepoda. Siboga Exped. Leyden, 1909, vol. 29a. 323 p.
- Scott T.** Report on Entomostraca from the Gulf of Guinea. Collected by John Rattray. — Trans. Linn. Soc. London, Zool., 1894, vol. 6, pt. 1, p. 1—161.
- Sewell S.** Notes on the biological work of the R. I. M. S. «Investigator» during survey seasons 1910—11 and 1911—12. — J. Proc. Asiatic Sci. Bengal (n. s.), 1913, vol. 9, N 8—9. 329 p.
- Sewell S.** The Copepoda of Indian seas (Calanoida), pt. 1. — Mem. Ind. Mus., 1929, vol. 10. 221 p.
- Sewell S.** The Copepoda of Indian seas: Calanoida (continued), pt. 2. — Mem. Ind. Mus., 1932, vol. 10, p. 223—407.
- Sewell S.** The free-swimming planktonic Copepoda of the J. Murray exped. Systematic account. — Sci. Rep., 1947, vol. 8, N 1. 303 p.
- Sewell S.** The epibionts and parasites of the planktonic Copepoda of the Arabian Sea. — Sci. Rep. Murray Exp., 1951, vol. 9, N 4, p. 255—394.

- Shen C. J., Bai C. A.** The marine Copepoda from the spawning ground of *Pneumatophorus japonicus* (Houttuyn) of Chefoo, China. — Acta zool. sinica, 1956, vol. 8, N 2, p. 247—234.
- Snodgrass R. E.** Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. — Smiths. Misc. Coll., Washington, 1938, vol. 97, N 6, 159 p.
- Soyer M. O.** Une nouvelle Eugregarine parasite de Sapphirinidae (Copepoda, Podoplea). — Vie et milieu, 1965, t. 16, N 1, p. 243—251.
- Steuer A.** Bausteine zur einer Monographie der Copepoda-Gattung *Acartia*. — Arb. zool. Inst. Wien., 1923, Bd 1, Hf 5, S. 91—144.
- Steuer A.** Copepoda VI. Pleuromamma Giesbrecht 1898 der Deutschen Tiefsee Expedition. — Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee Exped. «Valdivia» 1898—1899. 1932, Bd 24, Hf 1, S. 3—119.
- Steuer A.** Zur planmäßigen Erforschung der geographischen Verbreitung des Haliplanktons besonders der Copepoden. — Zoogeographica, 1933, I, Pt. 3, S. 269—302.
- Störmer L.** On the relationships and phylogeny of fossil and recent Arachniformia. — Skr. Norske vid. Akad., Oslo, Mat. nat. klasse 5, 1944, Bd 4, Hf 5, S. 1—158.
- Sullivan B. K., Miller C. B., Peterson W. I., Soeldner A. H.** A scanning electron microscope study of the mandibular Morphology of boreal Copepods. — Mar. Biol., 1975, vol. 30, p. 175—182.
- Tanaka O.** Copepods from the deep water of Suruga Bay. — Jap. J. Zool., 1937a, vol. 7, N 2, p. 251—271.
- Tanaka O.** Notes on *Calanus cristatus* Kröyer. — Jap. J. Zool., 1937b, vol. 7, N 4, p. 599—601.
- Tanaka O.** Copepods from the deep water of Suruga Bay. — Jap. J. Zool., 1938a, vol. 7, N 2, p. 251—271.
- Tanaka O.** Notes on *Calanus cristatus* Kröyer. — Jap. J. Zool., 1938b, vol. 7, N 4, p. 599—601.
- Tanaka O.** Note on *C. tonsus* Brady in Japanese Waters. — J. Oceanogr. Soc. Jap., 1954, vol. 10, N 1, p. 1—11.
- Tanaka O.** Further note on *Calanus tonsus* Brady in Japanese waters. — J. Oceanogr. Soc. Jap., 1956a, vol. 12, N 2, p. 4—4.
- Tanaka O.** The pelagic Copepods of the Izu region, middle Japan. Systematic account I. Families Calanidae and Eucalanidae. — Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 1956b, vol. 5, N 2, p. 251—272.
- Tanaka O.** The pelagic copepods of the Izu region, middle Japan. Systematic account II. Families Paracalanidae and Pseudocalanidae. — Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 1956c, vol. 5, N 3, p. 367—406.
- Tanaka O.** Rare species of Copepoda, Calanoida, taken from the Izu region. — Breviora, 1957, N 64, p. 1—8.
- Tanaka O.** Biological results of the Japanese Antarctic Research Expedition. 10. Pelagic Copepoda. — Spec. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 1960, vol. 10, p. 1—95.
- Tanaka O., Omori M.** Large-sized pelagic copepods in the northwestern Pacific Ocean adjacent to Japan. — Inform. Bull. on Planktonology in Japan, 1967, p. 239—260.
- Thompson J. C.** Copepoda of Madeira and the Canara Islands, with Descriptions of New Genera and species. — J. Linn. Soc. Lond., Zool., 1888, v. 20, p. 145—156.
- Ussing H. H.** The biology of some important plankton animals in the fjords of East Greenland. — Medd. Grenland, 1938, vol. 100, p. 1—108.
- Vaisière R.** Morphologie et histologie comparées des yeux des crustacés copépodes. — Arch. Zool. Exper. Gen., 1961, vol. 100, p. 1—125.
- Vaisière R., Hamine M. M.** Contribution à l'étude cytochimique des yeux de copépodes. — Bull. Inst. Oceanogr. Monaco, 1963, vol. 60 (1262), p. 1—12.
- Vaisière R., Boulay M.-F.** Ultrastructure et formation de la région lamellaire des yeux médians de copepodes Pontellidés. — C. R. Acad. Sci., Paris, 1971, Ser. D, vol. 272, N 4, p. 610—613.
- Van Den Bosch Aguilar M. P.** Aspects cytologiques de la neurosecretion chez les Entomostraces. — Ann. Soc. R. Zool. Belg., 1973, vol. 103, N 4, p. 406—407.
- Vanhoffen E.** Die Fauna und Flora Grönlands. (Drugsalski Grönland-Expedition der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin, 1891—93). 1897, Bd 2, S. 1—383.
- Vaupel-Klein J. C.** von. Notes on a small collection of calanoid copepods from the northeastern Pacific, including the description of a new species of *Undinella* (Fam. Tharybidae). — Zool. Verhandlungen, 1970, N 110, p. 1—43.
- Vaupel-Klein J. C.** von. A new character with systematic value in *Eucheirella* (Copepoda, Calanoida). — Zool. Mededel. Leiden, 1972, vol. 47, p. 497—512.
- Vervoort W.** Biological Results of the Snellius Expedition XV. The Bathypelagic Copepoda Calanoida of the Snellius Expedition. 4. Families Calanidae, Eucalanidae, Paracalanidae, and Pseudocalanidae. — Temminckia, 1949, vol. 8, 181 p.
- Vervoort W.** Plankton copepods from the Atlantic sector of the Antarctic. — Verh. Konink. Nederl. Akad. Wetens., Afd. Natuurkunde, Amsterdam, Sect. 2, 1951, vol. 47, N 4, p. 1—156.
- Vervoort W.** Copepods from antarctic and sub-antarctic plankton samples. — In: B. A. N. Z. Antarctic. res. exp. 1929—1931. Rep. ser. B., Zoology and botany. 1957, vol. 3, 160 p.
- Vervoort W.** Report on some copepods collected during the Melanesia Expedition of the Osaka Museum of Nat. hist. — Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 1962, vol. 10, N 2, p. 393—470.
- Vervoort W.** Pelagic Copepoda. Part 4. Copepoda Calanoida of the families Calanidae up to and including Euchaetidae. — Atlantida rep., 1963, N 7, p. 77—194.
- Vidal J.** Taxonomic guides to Arctic zooplankton (IV): Key to the calanoid copepods of the Central Arctic Ocean. Univ. South Calif. dep. Biol. Sci. — Tech. rep., 1971, vol. 5. 128 p.

- Wheeler J. R. Atlantic deep-sea calanoid Copepoda. — *Smiths. contribs zool.*, 1970, vol. 55, p. 1—31.
- Wilborg K. F. Investigations on zooplankton in coastal and offshore waters of western and northwestern Norway. — *Rep. Norwegian fish. mar. Invest.*, 1954, vol. 14, N 1. 246 p.
- Wilborg K. F. Zooplankton in relation to hydrography in the Norwegian Sea. — *Fiskeridirekt. Skr.*, 1955, vol. 14, N 4, p. 1—66.
- Wilborg K. F. Fishery and commercial exploitation of *Calanus finmarchicus* in Norway. — *J. Cons. Int. Expl. Mer.*, 1976, vol. 36, N 3, p. 251—258.
- Wilson C. B. The classification of the Copepoda. — *Zool. Anz.*, 1910, vol. 35, p. 609—620.
- Wilson C. B. The Copepod Crustaceans of Chesapeake Bay. — *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 1932, vol. 80, pt. 15, p. 1—54.
- Wilson C. B. The copepods of the plankton gathered during the last cruise of the Carnegie. — *In: Cruise VII Carnegie 1928—1929. Sci. res., Biol.* 1. 1942. 237 p.
- Wilson C. B. Copepods gathered by the United States fisheries steamer «Albatross» from 1887 to 1909, chiefly in the Pacific Ocean. — *U. S. Nat. Mus. Bull.*, 1950, vol. 100, N 14, p. 141—441.
- With C. Copepoda 1. Calanoida, Amphascandria. — *Danish. Ingolf-Exped.*, 1915, vol. 3, N 4. 280 p.
- Wolfenden R. N. Notes on the Copepoda of the North Atlantic Sea and the Farøe Channel. — *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 1904, vol. 7, p. 110—146.
- Wolfenden R. N. Plankton studies, preliminary notes upon new or interesting species. *Copepoda*. London, 1905, Pt. I, 24 p.
- Wolfenden R. N. Plankton studies: preliminary notes upon new or interesting species. *Copepoda*. London, 1906, Pt. II. P. 25—44.
- Wolfenden R. N. Copepoda National Antarctic Expedition 1901—1904. (*Nat. hist.*, vol. 4, Zoology, Crustacea, 8). 1908. 46 p.
- Wolfenden R. N. Die marinen Copepoden der deutschen Südpolar Expedition 1901—1903. — *In: Deutsch. Südpolar Exped.*, 1911, Bd 7 (zool.), Hf 4, S. 181—380.
- Zimmer C. Crustacea. — *In: Handbuch der Zoologie von W. Kükenthal*. Berlin; Leipzig, 1927, p. 277—304.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ КАЛАНОИДА¹

- abdominalis, Centropages 16, 105, 106, 107, 110, 111, 113, 114, 118
- abdominalis, Pleuromamma 127, 130
- abruptus, Spinocalanus 8, 247, 298, * 299, 336
- abyssalis, Chiridiella 127
- abyssalis, Scolethricella 130
- abyssalis, Spinocalanus 7, 124, 129, 246, 248, 250, 251, * 252, * 253, 256, 257, 260, 267, 278, 281, 287, 336
- Acartia 39, 94, 126, 128, 150
- Acartiidae 16, 86, 87, 88, 95, 142, 145
- Aerocalanus 213
- aculeatus, Paracalanus 214
- acuta, Euchaeta 130
- acutifrons, Haloptilus 120, 127
- aethiopica, Candacia 81
- Aetideidae 18, 24, 42, 75, 85, 87, 144, 145, 147
- affinis, Eurytemora 131
- affinis, Scaphocalanus 116, 117, 130
- Amalothrix sp. 124, 127, 129
- americana, Eurytemora 111, 114
- Amphascandria 6, 44, 85, 87
- amphitriticos, Epilabidocera 39, 43, * 50, 51, * 53, * 56, * 58, * 60, * 62, 63, 65, * 66, 69, * 70, 71, * 72, * 73, * 74, * 77, 81, 82, 83, * 84, 95, 106, 107, 110, 114, 118
- angusticeps, Spinocalanus 7, 243, 245—247, 249, 259, 271, 272, * 273, * 274
- anomala, Leucutia 120
- Anomalocera 39, 128
- antarcticus, Spinocalanus 7, 120, 127, 129, 243, 245, 246, 247, 249, 259, 260, 261, * 262, * 263, 264, 274, 295
- antarcticus, Racovitzanus 108, 115, 116, 117
- aquaeductilis, Calanipeda 131
- Archicoepoda 13
- arcuicornis, Calanus 230
- arcuicornis, Clausocalanus 7, 110, 127, 130, 229, 230, 231, * 335
- arcuicornis major, Clausocalanus 230
- Arietellidae 18, 33, 86, 88, 143, 145
- Arietellinae 143
- armata, Candacia 124, 127, 129, 130
- armatus, Aetideus 127, 129, 130
- armatus, Pseudoaetideus 127, 129
- aspinosus, Spinocalanus 246
- asymmetrica, Eurytemora 16, 107, 115
- asymmetrica, Metridia 116
- asymmetrica var. Monacilla typica 325, 326
- atlantica f., Rhincalanus 205
- atlanticus, Eucalanus 208
- attenuatus, Calanus 208
- attenuatus, Eucalanus 7, 21, * 204, 208, 209, * 210, 212, 334
- attenuatus s. l., Eucalanus 209
- Augaptilina 29
- Augaptilidae 18, 24—26, 29, 32, 72, 86, 88, 126, 135, 141, 143, 145
- Augaptiloidea 86, 89
- Augaptilus 141
- australis, Calanus 150, 152
- barbata, Pareuchaeta 117, 120, 127
- Bathycalanus 6, 20, 146, 190, 191, 193
- Bathypontia 143, 146
- Bathypontidae 86, 88, 143, 146
- Bathypontioidea 86, 89
- Besifolia 213
- bidentata, Oëthrix 125, 127
- biflora, Acartia 107, 111, 125, 131
- bipinnata, Candacia 105, 110
- bipinnata, Labidocera 106
- birostrata, Pareuchaeta 108, 116
- borealis, Pleuromamma 130
- borealis, Xanthocalanus 127
- Bradycalanus 6, 146, 190, 191, 198
- bradyi, Bathycalanus 6, 117, 193, 195, * 334
- bradyi, Bradydium 124, 127
- bradyi, Centropages 18, 130
- bradyi, Megacalanus 195
- bradyi, Pareuchaeta 127, 129
- brevicaudatus, Spinocalanus 7, 127, 249, 250, 253, 278, 279, * 280, * 281, 288, 289, 301
- brevicornis, Scaphocalanus 30, * 120, 127, 129
- brevipes, Clausocalanus 229, 230
- brevirostris, Gaidius 116, 117
- brevirostris, Pareuchaeta 116
- brevis, Temorites 116, 120, 121, 127, 129
- brevispinus, Gaidius 115, 116, 117, 120, 124, 127, 129
- brodskii, Mimocalanus 304, 318
- brodskii, Euaugetillus 127
- brunescens, Labidocera 131
- bungei, Drepanopus 7, 123, 238, * 239, 336
- bungii, Eucalanus 7, 25, 98, 102, 103, 106, 108—116, 118, 121, 204, 206, 207, * 208, 335
- bungii, Eucalanus elongatus 207
- Calanidae 6, 14, 15, 26, 34, 36, 42, 44, 45, 64, 85, 87, 88, 89, 91, 92, 98, 142, 146, 147, 148—150, 185, 190, 334
- Calanina 87, 88
- Calanoida 3, 6, 9—11, 13, 15, 16, 18, 19, 25—29, 31, 39, 45, 50, 51, 53, 72, 80, 85, 88, 90, 91—93, 98, 121, 122, 124, 128, 139, 140, 148, 156, 179
- Calanoides 149

¹ Жирным шрифтом набраны названия родов и странниц с описанием таксона, курсивом — странниц, где приводятся синонимы; звездочкой отмечены странницы с рисунком вида.

- calanoides, Senecella 123
 Calanus 6, 19, 25, 26, 28, * 34, 36, * 39,
 41, 42, 44, 48, 51, 52, 64, 65, 76, 77,
 91-93, 97-100, 138, 149, 150, 152, 163,
 176, 179, 185, 190, 191, 200, 228
 Calanus s. l. 13, 31, 40, 91, 92
 Calanus s. str. 150, 151, 152
 Calanus sp. 33, * 46, 50, 98
 californicus, Eucalanus 7, 102, 204, 208, *
 335
 californicus, Calanus pacificus 6, 163, 164,
 167, 168, 170, 171, * 174, 334
 Caligi 13
 Caligoida 13
 Calocalanus 18, 213
 Candacia 28, * 39, 84
 Candaciidae 29, 33, 84, 86, 88, 103, 135,
 142, 145
 canadensis, Eurytemora 118
 Canthocalanus 149
 caspia, Heteroscope 131
 Centropages 15, 42, 72, 84, 94, 98, 128
 Centropages 15, 42, 72, 84, 94, 98, 128
 Centropages 16, 20, 84, 86, 88, 89, 95,
 103, 141, 146
 Centropagina 86, 88
 Centropagoidae 86, 89
 Cerpillobi 13
 Cetaculus 149, 160
 chilensis, Calanus 150, 152
 Chronostomata 13
 Chiridiella 14, 29, 120, 145
 Chiridiella sp. 30 *
 Chiridius 119
 Chironomus 144, 147
 Chondracanthi 13
 cifer, Cenocalanus 237
 clausi, Acartia 36, 106, 111, 114, 118, 126,
 127, 131
 clausi, Acartia (Acartiura) 131
 clausi, Acartia (Acartiura) 131
 clausi, Mecynocera 7, 105, 110, 112, 113,
 124, 127, 130, 217, * 218, * 335
 Clausia 220
 Clausocalanus 7, 103, 144, 218, 219, 228,
 230, 232
 Clausocalanus spp. 105
 columbae, Candacia 108, 109, 113, 116
 compactus, Heterorhabdus 43, * 108, 116,
 120, 127
 Cornucalanus 32, 39, 144, 147
 cornutus, Augaptilus 147
 cornutus, Rhincalanus 6, 50, 51, 54, 200,
 201, 202, * 335
 cornutus, Rhincalanus atlanticus 202
 cornutus, Rhincalanus cornutus 201
 Corycaeus 11
 Cosmocalanus 103, 146, 149
 crassus, Eucalanus 127
 crassus, Mimocalanus 8, 242, 243, 304, 305,
 322, 323, * 336
 cristatus, Calanus 6, 14, 17, 77, 93, 94,
 103, 105, 106, 108-116, 118, 121, 127,
 149, 150, 151, 155, 164, 176, 177, * 178, *
 179, 180, 183, 334
 Ctenocalanus 7, 144, 147, 219, 235
 cultrifer, Mimocalanus 8, 304, 305, 306, *
 307, 317, 318, 336
 curticauda, Euchirella 108, 127, 129
 Cyclopoida 10, 11, 13, 139
 damkaeri, Mimocalanus 8, 305, 318, 319, *
 320, * 321, 336
 danae, Acartia 105
 darwini, Undinula 105
 Delius 213

- glacialis, Calanus 6, 22, * 25, * 27, * 36-38,
 91, 98, 102, 107, 108, 110-115, 118-
 120, 122-128, 130, 137, * 149-152, 155,
 156, 157, * 159, 160, 162, 174, 334
 glacialis, Euchaeta 123
 glacialis, Pareuchaeta 119-124, 127, 129
 glacialis, Scolicthricella 116
 globulosa, Scolicthricella 116
 gracilis, Chiridius 124
 gracilis, Diaptomus 131
 gracilis, Eurytemora 118
 gracilis, Hyspicalanus 329
 gracilis, Monacilla 8, 325, 330, * 336
 gracilis, Neocalanus 10, 31, * 41, 42, * 103,
 130, 149, 184, 185
 gracilis, Oryzocalanus 330
 gracilis, Pleuromamma 130
 gracilis, Pseudocalanus 7, 114, 119, 124,
 127, 220, 221, 222, 224, * 336
 grimaldii, Limnocalanus 123, 124, 131
 Gymnoplea 6
 Haloptilus 14, 143
 hamatus, Centropages 124, 125, 127
 hebes, Euchaeta 127
 hecticus, Augaptilus 130
 helgae, Phyllopus 130
 helgolandicus, Calanus 6, 36-38, 91, 127,
 128, 130, 131, 149-152, 160, 161, * 162,
 163, 165, 167, 334
 herdmani, Eurytemora 107, 114, 118
 heronae, Mimocalanus 8, 304, 305, 316, *
 317, * 318, 336
 Heterarthrandria 19, 44, 85-87
 Heterocalanus 193
 heterodontus, Spinocalanus 260
 Heteroscope 31
 Heterorhabdidae 18, 25, 33, 41, 42, 72,
 86, 88, 143, 145
 Heterorhabdus 17, 25, 30, 41
 hirus, Spinocalanus 7, 246, 248, 264, 265*
 hiripes, Spinocalanus 264
 hirundo, Eurytemora 131
 hirundoides, Eurytemora 124, 131
 hoplites, Spinocalanus 245, 246
 horridus, Spinocalanus 7, 245, 248, 253,
 267, 268, * 269, * 274, 277, 278, 281, 283,
 285, 287
 hyalina, Calanella 205
 hyalinus, Eucalanus 7, 127, 202, 204, 205,
 206, * 335
 hyalinus, Eucalanus elongatus 205
 hyperboreus, Calanus 6, 36, 43, * 59, * 77,
 91, 93, 95, 98, 118-120, 122, 123, 124,
 126-130, 149, 150, 152, 174, 175, * 176,
 334
 hyperboreus, Euaugaptilus 120, 121, 127
 Hyspicalanus 324
 indicus, Cornucalanus 32, 116
 indicus, Paracalanus 214
 inflatus, Mimocalanus 8, 304, 310, 314, * 336
 ingens, Clausocalanus 229, 230
 intermedius, Gaetanus 108, 109, 112, 115,
 116
 intermedius, Paracalanus 214
 inermis, Eucalanus 203
 Isokrandria 85, 87, 88
 italica, Acartia (Acanthacartia) 131
 japonica, Labidocera 106
 japonica, Pareuchaeta 32, * 106, 108-114,
 113-116
 Jascynovia 123
 jobei, Clausocalanus 229, 230
 Johnsoni, Jascynovia 123, 127

- kessleri, Euthycarcinus 13
 kröyeri, Centropages 131
 kurilensis, Xanthocalanus 112
 Labidocera 39, 94
 lamellatus, Stephos 124
 laticeps, Clausocalanus 230
 latifrons, Spinocalanus 257
 Leisnetae, Acartia (Paracartia) 131
 Leisnetae 13
 Lernaeopodidae 13
 Lernaeopodidae 6, 111, 149, 184, 187,
 188, * 189, * 190, 334
 lividus, Clausocalanus 229
 longa, Metridia 102, 118-120, 123-127,
 129, 130
 longicornis, Ctenocalanus 237
 longicornis, Haloptilus 127, 130
 longicornis, Heterostylites 117, 130
 longicornis, Lucicutia 127, 129
 longicornis, Macrocalanus 191
 longicornis, Megacalanus 191
 longicornis, Spinocalanus 7, 120, 127, 226,
 248, 250, 253, 254, * 255, * 256, 257,
 273, 281
 longicornis, Temora 123-127, 129-131
 longimana, Candacia 130
 longipes, Spinocalanus 271, 274
 longipes, Tortanus 106
 longiremis, Acartia 107, 110-115, 118, 122,
 123-127, 131
 longispinus, Spinocalanus 7, 120, 127, 245,
 248, 249, 267, 268, 274, 275, * 276, * 277,
 278, 280, 282, 283, 285, 287-289, 292, *
 300
 Lophothrix 14
 lucens, Metridia 41, * 51, 54, * 55, * 102,
 124, 127, 129, 130
 Lucicutia 14, 18, 120, 126, 138
 Lucicutia sp. 129
 Lucicutidae 18, 41, 42, 72, 86, 88, 142, 145
 Lucullus 220
 Macrocalanus 191
 macrocephalon, Spinocalanus 8, 250, 300,
 301 *
 macrodactyla, Chiridiella 127, 129
 magna, Lucicutia 117
 magnus, Onchocalanus 30, * 108, 116, 117, 120,
 127, 129
 magnus, Scaphocalanus 108, 116, 117, 120,
 127, 129
 magnus, Spinocalanus 7, 116, 243, 245, 246,
 247, 250, 257, 258, * 259, * 260, 263, 274
 major, Heterostylites 108, 115-117
 major, Mimocalanus 8, 243, 304, 309, 310, *
 336
 major, Pseudocalanus 7, 123, 224, 222,
 223, * 336
 major, Undeuchaeta 127, 129, 130
 marinus, Pseudodiaptomus 106
 marshallae, Calanus 6, 102, 149, 152, 155,
 158, 159, * 334
 mastigophorus, Clausocalanus 229
 maximus, Bathycalanus 195
 Mecynocera 7, 217
 Mecynoceridae 4, 7, 85, 87, 135, 142, 147,
 216, 335
 mediterranea, Pontella 131
 medius, Scaphocalanus 116, 117
 Megacalanidae 6, 15, 20, 42, 87, 142, 146,
 190, 334
 Megacalanoida 87, 89
 Megacalanus 6, 146, 191, 199
 Mesocarteridae 87
 Mesocalanus 184, 185

- messinensis, Eucyrella 21
 Metridia 41, 50, 138
 Metrididae 20, 72, 84—86, 88, 141, 145
 Microcalanus 7, 144, 218, 219, 220, 225, 257
 Microcalanus 8, 14, 242, 244, 245, 303, 316, 317
 Mimocalanus spp. 244
 minor, Clausohabdus 230
 minor, Calanus 92, 103, 105, 130
 minor, Gaetanus 127, 129
 minor, Scolethricella 43, * 106—116, 118, 121, 124, 127, 129
 minutus, Calanus 20, 221
 minutus, Pseudocalanus 7, 43, * 103, 105—119, 121—127, 129—131, 220, 221, * 222, 225, 336
 Misophrioidae 13
 monachus, Eucalanus 130
 Monacilla 8, 242, 243, 244, 324, 336
 Monacilla sp. 8, 325, 331
 Monstrilloida 12, 13
 mucronatus, Eucalanus 105
 mucronata, Aetideopsis 120, 127, 130
 nanseni, Spicipes 219, 241, 336
 nanus, Paracalanus 214
 naso, Tanytrichus 333
 nasutus, Rhincalanus 6, 124, 127, 129, 130, 200, 202, * 335
 Neoaegaptilus 144
 Neocalanus 6, 149, 184, 185
 Neocalanus s. str. 184, 185
 norvegica, Candacia 127
 norvegica, Pareuchaeta 72, 77, 95, 120, 124, 127, 129, 130
 norvegicus, Heterorhabdus 30, 120, 124, 127, 129, 130
 nudus, Delius 213
 nudus, Mimocalanus 8, 305, 307, * 308, * 309, 312, 314, 321, 336
 oblonga, Undinella 40, 120, 127
 obtusifrons, Chiridius 120, 123, 127, 129
 oceanicus, Calanus pacificus 6, 91, 164, 165, 166, 167, 168, * 169, * 170, 174, 334
 okhotensis, Metridia 102, 103, 108, 110—112, 115
 oligospinosus, Spinocalanus 245, 246
 Onchocalanus 144, 147
 orbis, Drepanopsis 241
 orientalis var., Scolethricella minor 121
 ornata, Anomalocera 63
 ornatus, Hemicalanus 23*
 ovaliformis, Lucicutia 108, 116, 117
 ovalis, Mimocalanus 8, 243, 303, 304, 315, * 316, 317, 336
 ovata, Spinocalanus 315
 ovata, Scolethricella 108, 115, 116, 127, 129, 130
 Orycalanus 324
 Pachyptilus 15, 19, 143
 pacifica, Acartia 106
 pacifica, Chiridiella 40*
 pacifica, Eurytemora 106, 107, 110, 114, 118
 pacifica, Metridia 102, 103, 106—118, 121, 122
 pacifica, Pseudochirella 116, 117
 pacificus, Aetideus 105, 108, 116
 pacificus, Bradyidius 114, 115, 117
 pacificus, Calanus 6, 36, 59, * 91, 102, 105, 106—108, 110, 149—152, 162, 163, * 164, 165, 166, 167, 172, 174, 176, 334
 pacificus, Calanus pacificus 6, 164, 165, 166, * 167, * 334
 pacificus, Drepanorhabdus 116, 117
 pacificus, Pachyptilus 24, * 108, 115—117, 127
 pacificus, Spinocalanus 23*
 parafacifera, Candacia 115
 parapergens, Clausocalanus 105, 230
 Parapontella 28*
 Parapontellidae 86, 87, 135
 Parasephoecidae 17, 135
 Pareuchaeta 16, 18, 32, 63, 76, 84, 94, 120, 126
 Pareuchaeta 203
 parki, Eucalanus 7, 204, 211, * 212, * 335
 Parvocalanus 213
 parvus, Calanus 214
 parvus, Paracalanus 7, 105—107, 110, 122, 124, 127, 129—131, 214, 215, * 335
 patagoniensis, Calanoidea 149, 232
 patersoni, Anomalocera 72, 84, 124, 127, 129, 131
 paululus, Clausocalanus 230
 pauper, Canthocalanus 103
 pavlovskii, Pareuchaeta 116, 117
 pavo, Labidocera 105, 106
 pectinatus, Drepanopus 239
 pergens, Clausocalanus 230, 232
 persicus, Scotocalanus 127, 129
 Phaenidia 29, 41, 85, 87, 135, 147
 Philichthyes 13
 Phyllopinnae 143
 Phyllopinna 19
 pileatus, Eucalanus 36
 pileatus, Gaetanus 127, 129
 Platycopia 90
 Platycopiidae 86, 89—91
 Platycopioidae 86, 89
 Pleuromamma 14, 41, 63, 88, 90, 99, 103, 141
 plumbeus, Calanus 6, 17, * 22, * 24, * 25, * 29, * 44, * 45, * 46, * 47, * 48, 84, 91, 93, 97, 98, 105—118, 121, 128, 149—151, 164, 169, 178, 180, 181, * 182, * 183, 184, 216, 334
 plumbeus f., Calanus tonsus 180
 plumosa, Acartia 106
 polaris, Lucicutia 41, 120, 127
 polaris, Pareuchaeta 120, 127
 polaris, Pseudoaegaptilus 32, * 120
 polaris, Scaphocalanus 120
 polaris, Spinocalanus 8, 120, 127, 243—247, 249, 292, 295, 296, * 297, * 298
 polaris, Xanthocalanus 30, * 121
 polyspinus, Pseudochirella 108, 115, 117
 Pontella 94
 Pontellidae 14—16, 18, 20, 29, 42, 50, 64, 75, 76, 81, 84, 86—88, 91, 95, 105, 135, 144, 145
 Pontellina 87, 88
 pontica, Centropages kröyeri 131
 ponticus, Centropages 131
 ponticus var., Calanus belgolandicus 131, 160, 162
 poppei, Chiridius 23, 130
 princeps, Bathycalanus 130

- princeps, Megacalanus 6, 191, 192, * 195, 199, 334
 princeps, Metridia 127
 profundalis, Spinocalanus 8, 247, 281, 299, 300*
 profundalis var., Spinocalanus similis 292, 295, 299
 Progyrnoplea 89
 propinquus, Calanus 17, 92, 150, 178, 183
 Pseudochaeta 144
 pseudaffinis, Euaegaptilus 23*
 pseudodactynatus, Eucalanus 208
 Pseudoaegaptilus 143
 Pseudocalanidae 7, 18, 85, 87, 144, 147, 218, 219, 244, 335
 Pseudocalanoidea 87, 89
 Pseudocalanus 7, 38, 42, 123, 144, 219, 220, 221, 225, 226, 242
 Pseudocalanus sp. 143, 144
 Pseudochirella 40, 126
 Pseudochirella sp. 127, 129
 Pseudocyclopidae 86, 88, 89, 91
 Pseudocyclopididae 87, 89, 91
 Pseudocyclopoidea 86, 89
 Pseudodiaptomidae 76, 86, 88, 143, 146
 pseudooxycephalus, Haloptilus 108, 116
 pseudospinipes, Spinocalanus 7, 249, 278, 281, 288, * 289
 pseudotipicus enormis, Bradycalanus 199
 pteronus, Spinocalanus 245, 246, 267, 277, 283
 pusillus, Microcalanus 7, 124, 127, 226, 227, * 228, 336
 pustulifera, Pseudochirella 127, 129
 pygmaeus, Microcalanus 7, 106, 108—120, 122, 123, 124, 127, 129, 130, 214, 226, * 228, 336
 pygmaeus, Pseudocalanus 225, 226
 pygmaeus var., Spinocalanus abyssalis 250, 253, 255
 pyramidalis, Centraegaptilus 116
 Racovitzanus 99
 reducia, Chiridiella 120
 Rhincalanus 6, 14, 85, 142, 146, 199, 200
 richardi, Bathycalanus 6, 85, 142, 191, 193, 194, * 195, 196, 334
 Ridgewayia 20
 Ridgewayidae 20, 86
 Riocalanidae 87
 Riocalanoidea 87, 89
 robusta, Pleuromamma 127, 129, 130
 robustior, Neocalanus 41, 59, * 103, 184
 robustoides, Heterorhabdus 108, 116, 117
 robustus, Heterorhabdus 24, * 130
 rostrata, Aetideopsis 120, 127, 129, 130
 rostrata, Eucyrella 127, 129, 130
 rostrifrons, Calanus 207
 rostrifrons, Rhincalanus 6, 200, * 201, 202, 335
 rubra, Pareuchaeta 108, 116
 quadrisetosus, Eucalanus 212
 quasimodo, Paracalanus 214
 quinqueannulatus, Calanus 155
 salinus, Diaptomus 131
 Sapphirina 12, 84
 sarsi, Bradycalanus 6, 198, * 199, 334
 Seaphocalanus 14, 50, 119
 schauinslandi, Spinocalanus 255
 Soleocalanus 14
 Scolethricidae 29, 41, 85, 87, 99, 135, 144, 146
 Scolethrix 144

- Scotocalanus 14, 128, 135
 scutellata, Pleuromamma 108, 113, 115—117
 securifrons, Scotocalanus 127, 129
 semispina, Monacilla 325, 329
 semispinus, Orycalanus 325
 septentrionalis, Cetocheilus 155
 serrulus, Paracalanus 214
 sewelli, Eucalanus 7, 204, 210, * 335
 similimus, Calanus 150
 similis, Bradyidius 127
 similis, Metridia 115, 116, 117
 similis, Oithona 123
 similis, Spinocalanus 7, 108, 246, 248, 249, 257, 292, 293, * 294*
 simplex, Articulatus 32, 43, 116
 stunicus, Calanus 6, 102, 105, 149, 150, 152, 155, 164, 170, 172, * 173, * 185, 334
 Siphonostoma 11, 13
 spectabilis, Pseudochirella 120, 127
 Spicipes 219
 spinifer, Eucalanus 205
 spinifera, Pseudochirella 115—117
 spinifrons, Heterorhabdus 130
 spinipes, Spinocalanus 7, 108, 249, 250, 252, 260, 267, 277, 286, * 287*
 Spinocalanidae 7, 18, 42, 87, 124, 144, 147, 242—244, 336
 Spinocalanus 7, 14, 15, 28, 34, 41, 119, 120, 130, 242—244, 245, 247, 263, 274, 278, 299, 303, 304, 316, 317
 Spinocalanus sp. 116, 117, 126, 130, 244, 267, 271, 278
 spinosa, Eucyrella 127
 spinosus, Centropages 131
 spinosus, Spinocalanus 7, 245, 248, 264, 266, * 267, 277, 280
 spitsbergensis, Calanus 155
 stellatus, Spinocalanus 7, 108, 245, 248, 249, 267, 268, 277, 281, 282, * 283, * 284, * 285, 287, 288
 Stephidae 4, 87, 143, 147
 stylifera, Temora 105
 styliremis, Calocalanus 127, 130
 subbrevicornis, Scaphocalanus 116, 117
 Subeucalanus 203, 204
 Sulcanidae 86
 sulcifrons, Mimocalanus 307, 309, 318, 321
 tanneri, Heterorhabdus 108, 113, 116, 117
 Tanytrichus 244, 337
 Temora 33, * 34, 39, 72, 94, 126, 128, 146
 Temoridae 15, 85, 86, 88, 142, 146
 Temorina 85, 86, 88
 Tenorites 119, 146
 Tenorites 142, 146
 tenera, Monacilla 8, 325, 329, * 336
 Teneritormia 8, 147, 242, 244, 245, 331
 tenuicornis, Neocalanus 6, 33, * 105—107, 109, 127, 130, 149, 184, 185, 186, * 187, 189, 193, 334
 tenuiremis, Centropages 106
 tenuis, Calocalanus 127, 130
 tenuispinus, Gaidius 108, 116, 120, 127, 129, 130
 terranova, Spinocalanus 246, 253
 Tharyxidae 85, 87, 144, 147
 tolli, Jasnchnovia 111, 118, 122, 123, 125
 tonsa, Acartia 18, 131
 tonsa, Pareuchaeta 127
 tonsus, Calanus 150, 180
 Tortanidae 18, 86, 88, 91, 141, 145
 Tortanus 39
 tropicus, Paracalanus 214

Tropocalanus 184
tumida, *Ascartia* 43, 114, 118
typica, *Monacilla* 8, 244, 325, 326, * 327, *
 328, * 329, 330, 331, 336
typica, *Pseudorhaenna* 124
typica, *Rhinocalanus cornutus* 201
typica f., *Calanus tonsus* 180
typicus, *Bradycalanus* 199
typicus, *Centropages* 36, 81, 124, 126, 127, 129
Undeuchaeta 144, 147
Undina, 149
Undinella 112
Undinula 103, 146, 149
usitatus, *Spinocalanus* 245, 246
Valdiviella 145
valida, *Amallothrix* 115, 116, 117

validus, *Spinocalanus* 7, 243, 245—247, 249, 268, 269, 270, * 271, * 274
vanus, *Spinocalanus* 7, 127, 130, 236, * 237, 335
variabilis, *Gaidius* 108, 109, 113, 115—117
varicans, *Candacia* 130
velox, *Eurytemora* 131
ventriosus, *Spinocalanus* 317
venusta, *Metricida* 127, 130
vittata, *Scolecithricella* 130
vulgaris, *Undinula* 15, 41, 42, * 43 *
Xanthocalanus 29
Xanthocalanus sp. 127
xiphias, *Pleuromamma* 130
Zenkevitchiella 117, 135, 143, 146

О Г Л А В Л Е Н И Е

Стр.

Предисловие	3
Принятие в тексте и на рисунках сокращения	5
Систематический указатель видов	6
Общая часть (К. А. Бродский)	9
Характеристика отряда <i>Sorperoda</i> Milne-Edwards, 1840 — <i>Веслоногие ракообразные</i>	9
Морфологический очерк <i>Salapoidea</i>	13
Внешнее строение	13
Расчленение тела (13). — Конечности (18). Конечности головного отдела (синцефалона) и их развитие в онтогенезе (19). — Взаимное расположение ротовых конечностей (34). — Функционирование ротового аппарата и питание каланоида (35). — Конечности торакса (40). — Изменение расчленения конечностей торакса в онтогенезе (42).	
Внутреннее строение	50
Экзоскелет (51). — Эндооскелет (51). — Мускулатура (53). — Пищеварительная система (60). — Кровеносная система (63). — Органы выделения (71). — Кожные железы (72). — Половая система (72). — Нервная система (77). — Органы чувств (80). — Окраска (83). — «Гидростатический» орган (84).	
Классификация <i>Salapoidea</i>	85
Сведения по биологии <i>Salapoidea</i>	93
Циклы развития, эмбриогенез, онтогенез (93). — Линька (98). — Регенерация и уродства (99). Паразиты и эпизиты (99).	
Характеристика фауны <i>Salapoidea</i> морей СССР и сопредельных вод	100
Северная часть Тихого океана (102). — Японское море (105). — Охотское море (109). — Берингово море (112). — Чукотское море (117). — Центральная часть Арктического бассейна (119). — Восточно-Сибирское море (122). — Карское море (123). — Баренцево море (124). — Белое море (124). — Гренландское море (125). — Норвежское море (126). — Северная Атлантика (128). — Балтийское море (131). — Черное море (131). — Азовское море (131). — О вертикальном распределении каланоида (132).	
Техника определения и обработки материала	135
Систематическая часть	139
Диагноз подотряда <i>Salapoidea</i> (К. А. Бродский)	139
Таблица для определения семейств <i>Salapoidea</i> (К. А. Бродский, Е. Л. Маргасова) 141	
I. Сем. <i>Salanidae</i> (К. А. Бродский)	147
II. Сем. <i>Megacalanidae</i> (Е. Л. Маргасова)	190
III. Сем. <i>Eucalanidae</i> (Е. Л. Маргасова)	199
IV. Сем. <i>Paracalanidae</i> (Е. Л. Маргасова)	213
V. Сем. <i>Mesoposeididae</i> (Е. Л. Маргасова)	216
VI. Сем. <i>Pseudocalanidae</i> (М. С. Кос)	218
VII. Сем. <i>Spinocalanidae</i> (Н. В. Вышьярцева)	242
Литература	339
Алфавитный указатель латинских названий каланоида	351

Константин Абрамович Бродский,
Нина Васильевна Вышкарцева,
Марина Сергеевна Кос,
Елена Львовна Мархасева

**ВЕСЛОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ
(COPEPODA: SALANOIDA) МОРЕЙ СССР
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОД**

Том 1

В е р и и: Определители по фауне СССР,
издаваемые ЗИН АН СССР. Вып. 135.

*Утверждено к печати
Зоологическим институтом
Академии наук СССР*

Редактор издательства И. П. Дубровская
Художник М. О. Разулевич
Технический редактор Р. А. Комратьева
Корректоры Г. А. Александрова, А. З. Лакомская
и Т. Г. Эдельман

ИБ № 20413

Сдано в набор 31.08.82. Подписано к печати
25.11.83. М-19371. Формат 70×108¹/₁₆. Бумага
типографская № 2. Гарнитура обыкновенная.
Печать высокая. Усл. печ. л. 30.80. Усл. кр.-отт.
31.05. Уч.-изд. л. 36.8. Тираж 1250.
Тщ. зак. 1697. Цена 6 р.

Издательство «Наука». Ленинградское отделение.
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1.
Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства «Наука».
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.