

P137373

K.P.

137373

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТИМИРЯЗЕВСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ

ТРУДЫ

Е. С. СМИРНОВ и А. Н. ЖЕЛОХОВЦЕВ
ИЗМЕНЕНИЕ ПРИЗНАКОВ *Calliphora*
erythrocephala Mg. ПОД ВЛИЯНИЕМ
СОКРАЩЕННОГО СРОКА
ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК

Б. С. КУЗИН

О ЗАВИСИМОСТИ МЕЖДУ ПРОДОЛ-
ЖИТЕЛЬНОСТЬЮ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК И
РАЗМЕРАМИ ПРИЗНАКОВ У ПАДАЛЬНОЙ
МУХИ (*Calliphora vomitoria* L.)

СЕВЕРНЫЙ ПЕЧАТНИК
ВОЛОГДА 1927



ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО ТИМИРЯЗЕВКОГО НАУЧНО-
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ИНСТИТУТА

изучения и пропаганды естественно-научных основ диалектического
материализма

Oekologische Abteilung

SERIE I, Abt. IV

Lieferung II

Eugen Smirnov und A. N. Zhelochovtsev

**Veränderung der Merkmale bei Calliphora
erythrocephala Mg. unter dem Einfluss
verkürzter Ernährungsperiode der Larve**

B. S. Kusin

**Ueber den Zusammenhang zwischen der
Ernährungsdauer der Larven und der
Merkmalgrösse bei Calliphora vomitoria L.**

«SEWERNY PETSCHATNIK»

WOLOGDA

1927

**ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТИМИРЯЗЕВСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ**

Е. С. Смирнов и А. Н. Желоховцев

Изменение признаков *Calliphora erythrocephala* Mg. под влиянием сокращенного срока питания личинок

Б. С. Кузин

О зависимости между продолжительностью питания личинок и размерами признаков у падальной мухи (*Calliphora vomitoria* L.)

„СЕВЕРНЫЙ ПЕЧАТНИК“

ВОЛОГДА

1927

Гублит № 1022 (Вологда).

Тираж 2000 экз.

Типография Полиграфтреста «Северный Печатник».

Изменение признаков *Calliphora erythrocephala* Mg. под влиянием сокращенного срока питания личинок

Е. С. Смирнов и А. Н. Желоховцев.

Изменение признаков *Calliphora erythrocephala* Mg. под влиянием сокращенного срока питания личинок.

Е. С. Смирнов и А. Н. Желоховцев.

Как показали исследования различных авторов (1, 2, 3), личинки мясных мух, в том числе и *Calliphora erythrocephala* Mg., способны значительно сокращать срок своего развития под влиянием недостаточного питания. Соответствующий эксперимент делается очень просто. Личинки снимаются с пищи—гниющего мяса—раньше, чем они его покинут добровольно. В этом случае происходит преждевременное превращение в куколку, которая получает размер, меньший нормального. Вылупляющиеся *imago* тоже мельче нормально питавшихся. Варьируя срок питания личинок, мы можем получить *imago* самых различных размеров—от очень крупного до карликового.

И. И. Ежиков (3, 4) обнаружил, что сокращение срока питания личинок ведет не только к уменьшению общей величины *imago*, но и сопровождается сильными изменениями внутреннего строения. Так, например, сокращается число яйцевых трубочек, и изменяется гистологическое строение яичника.

Мы поставили целью своих опытов получить материал для математического анализа происходящих у *C. erythrocephala* изменений, а также осветить экспериментально некоторые пункты теории вероятного филогенеза, принадлежащей одному из нас (5).

Постановка нашего опыта была аналогична той, которая применялась Е ж и к о в ы м (3). Личинки, происходившие от одной самки, были разделены на две серии, из которых одна служила контрольной, а другая была предназначена для опыта. Первые питались *ad libitum* и дали нормальных размеров *imago* (стадия личинки продолжалась около девяти суток), вторые же были сняты с мяса на пятые сутки, при чем *imago* получились значительно меньшей величины.

Сравнение обеих серий показало, что *imago* экспериментальной группы отличаются от контрольных не только размерами, но и целым рядом специфических особенностей. В качестве признаков в этом опыте мы брали исключительно особенности жилкования крыльев.

Крыло *Calliphora* (рис. 1) представляет собою систему продольных и поперечных жилок. Места встречи жилок или впадения их в край крыла образуют ряд постоянных точек. Расстояния между этими точками и являются признаками, удобными для точного измерения. В дальнейшем эти расстояния обозначаются нами двумя буквами, как это принято в геометрии для обозначения отрезков.—Так как в жилковании обнаружился значительный половой диморфизм, мы будем рассматривать признаки обоих полов отдельно.

Рассмотрим сначала, как изменяются абсолютные размеры признаков. Следующая таблица I показывает, как уменьшились средние величины 25 признаков в экспериментальной группе из 37 ♂♂ по сравнению с 42 контрольными*).

Таблица I (♂♂).

Признак.	Контр.	Экспер.	% уменьшения.	Отклонения от среднего % уменьшения.	Разности и их ошибки.
GB	28,02 ± 0,20	24,81 ± 0,28	11,46	— 0,54	3,21 ± 0,34
VI	60,35 ± 0,37	53,43 ± 0,50	11,47	— 0,53	6,92 ± 0,62
IK	20,11 ± 0,11	18,18 ± 0,14	9,60	— 2,40	1,93 ± 0,18
KL	4,69 ± 0,06	4,30 ± 0,06	8,32	— 3,68	0,39 ± 0,08
CG	43,55 ± 0,24	38,22 ± 0,29	12,24	+ 0,24	5,33 ± 0,37

*) Единица измерения для ♂♂ равна 0.04504 мм.

Признак	Контр.	Экспер.	% уменьшения.	Отклонения от % уменьшения.	Разности и их ошибки.
CB	71,39 ± 0,37	62,91 ± 0,53	11,88	— 0,12	8,48 ± 0,64
EB	67,20 ± 0,38	59,20 ± 0,51	11,91	— 0,09	8,00 ± 0,63
EF	19,31 ± 0,17	17,27 ± 0,23	10,57	— 1,43	2,04 ± 0,28
FI	107,52 ± 0,59	94,50 ± 0,80	12,11	+ 0,11	13,02 ± 0,99
FH	35,82 ± 0,19	32,71 ± 0,25	8,68	— 3,32	3,11 ± 0,31
HK	88,68 ± 0,54	76,76 ± 0,72	13,45	+ 1,45	11,92 ± 0,90
HA	6,24 ± 0,08	5,55 ± 0,06	11,06	— 0,94	0,69 ± 0,10
YX	20,40 ± 0,15	17,84 ± 0,20	12,55	+ 0,55	2,56 ± 0,25
XA	44,48 ± 0,23	40,06 ± 0,30	9,94	— 2,06	4,42 ± 0,37
AN	43,72 ± 0,27	37,69 ± 0,40	13,79	+ 1,79	6,03 ± 0,48
NM	17,03 ± 0,15	14,49 ± 0,15	14,92	+ 2,92	2,54 ± 0,21
ML	37,69 ± 0,31	33,25 ± 0,32	11,78	— 0,22	4,44 ± 0,44
VX	5,39 ± 0,06	4,58 ± 0,05	15,03	+ 3,03	0,81 ± 0,08
ON	38,28 ± 0,25	33,30 ± 0,27	13,01	+ 1,01	4,98 ± 0,36
YT	21,04 ± 0,13	18,28 ± 0,18	13,12	+ 1,12	2,76 ± 0,22
YV	22,93 ± 0,15	19,84 ± 0,22	13,48	+ 1,48	3,09 ± 0,26
VO	57,85 ± 0,28	51,30 ± 0,51	13,33	+ 1,33	6,55 ± 0,58
OP	13,70 ± 0,11	12,25 ± 0,12	10,58	— 1,42	1,45 ± 0,16
ST	6,50 ± 0,07	5,63 ± 0,06	13,39	+ 1,39	0,87 ± 0,09
YS	20,62 ± 0,12	18,06 ± 0,17	12,42	+ 0,42	2,56 ± 0,20

M = 12,00.

Несомненно, что абсолютные размеры признаков уменьшаются; однако, это уменьшение распределяется по крылу неравномерно. В четвертой колонне таблицы мы находим цифры, показывающие, на сколько процентов уменьшился тот или иной признак в экспериментальной серии по сравнению с контрольной. Среднее уменьшение равно 12%. Уклонения от этой цифры довольно значительны, как в положительную, так и в отрицательную сторону. Пятая колонна таблицы содержит размеры этих уклонений. Самое сильное уменьшение (+2,92%) падает на признак NM, самое слабое — на KL (—3,68%).

Рассматривая распределение этих цифр по крылу, мы находим довольно ясную закономерность (для наглядности на рис. 1 нанесены цифры сокращения отрезков жилок, при чем положительные уклонения от среднего % уменьшения обозначены жирным шрифтом, а отрицательные снабжены знаком—).

Уклонения однородные в общем располагаются зонами, направленными, приблизительно, перпендикулярно длинной оси крыла, при чем районы удлинения и укорочения жилок чередуются. Так, при основании крыла располагается зона укорочения. Целая группа отрезков (YX, YT, YV, YS, XV, ST) претерпевает более или менее сильное сокращение, при чем особенно выдается в этом отношении XV. Это—все жилки, замыкающие заднюю базальную и анальную ячейки. Далее к переднему краю крыла расположен признак EF, который, напротив, сильно удлинен по отношению к среднему % укорочения, и, таким образом, зона сокращения в этом месте прерывается. То же можно сказать и о признаке EB, который, хоть и очень слабо, удлинен. Наконец, CG снова укорочен.

Следующая зона состоит из удлиненных жилок (GB, EB, YX, FH, HA, HA), но не доходит до заднего края крыла: вслед за удлиненным отрезком HA расположен укороченный VO. Особенно значительно удлинение FH и HA. Между FH и EB заходит длинная жилка FI из соседней зоны укорочения.— Эта последняя зона самая широкая и располагается параллельно заднему краю крыла. В нее входят отрезки: FH, HK, AN, NM, NO и VO, в числе которых находятся самые длинные. Эта зона не прерывается, но на переднем краю ограничена удлиненным отрезком BI, который поэтому приходится отнести к следующей зоне удлинения (или, с равным правом, к предыдущей).

Вершинная часть крыла снова удлинена. Сюда относятся: BI, IK, KL, LM и OP. Среди этих отрезков наиболее удлиненный—KL, который по своему абсолютному размеру, напротив, является самым коротким.

Конечно, далеко не все приведенные цифры достаточно надежны, но общий характер зональных укорочений и удлинений крыла достаточно ясен.

Из сказанного следует, что уменьшение общих размеров крыла вызывает непропорциональное изменение жилкования. Для более строгого доказательства этого положения мы должны вычислить отношения различных признаков «уменьшенного» крыла к соответствующим признакам нормального и показать, что они достаточно отличаются друг от друга. Таблица II содержит эти данные.

Таблица II (δ ♂).

И Н Д Е К С Ы.		Разности индексов.
$\frac{fh}{FH}$	0.9132 ± 0.0085	$\frac{fh}{FH} - \frac{hk}{HK} = 0.0477 \pm 0.0129$
$\frac{hk}{HK}$	0.8655 ± 0.0097	$\frac{xa}{XA} - \frac{an}{AN} = 0.0385 \pm 0.0133$
$\frac{xa}{XA}$	0.9006 ± 0.0082	$\frac{xa}{XA} - \frac{nm}{NM} = 0.0498 \pm 0.0141$
$\frac{an}{AN}$	0.8621 ± 0.0105	$\frac{xa}{XA} - \frac{vx}{VX} = 0.0509 \pm 0.0156$
$\frac{nm}{NM}$	0.8508 ± 0.0115	$\frac{yx}{YX} - \frac{xa}{XA} = 0.0261 \pm 0.0143$
$\frac{vx}{VX}$	0.8497 ± 0.0133	$\frac{ml}{ML} - \frac{kl}{KL} = 0.0346 \pm 0.0242$
$\frac{yx}{YX}$	0.8745 ± 0.0117	$\frac{kl}{KL} - \frac{an}{AN} = 0.0547 \pm 0.0239$
$\frac{ml}{ML}$	0.8822 ± 0.0111	$\frac{vx}{VX} - \frac{kl}{KL} = 0.0671 \pm 0.0253$
$\frac{kl}{KL}$	0.9168 ± 0.0215	

Здесь в первой колонке даны величины отношений (индексы) и их средние квадратические ошибки, при чем признак уменьшенного крыла обозначен малыми буквами. Все эти величины представляют собой средние арифметические названных выше контрольной и экспериментальной групп. Во второй

колонне даны разности восьми индексов и соответствующие ошибки. В некоторых случаях результат вполне надежен. Так, напр., отрезок hk уменьшен значительно сильнее, чем fh ; при этом разность индексов превышает соответственную ошибку почти в 4 раза. Вполне надежна и разность индексов ($ха : ХА$) и ($vx : VX$), так как здесь она превышает свою ошибку более чем втрое. В других случаях превышение может быть и меньшим, например, для индексов ($ух : YX$) и ($ха : ХА$), где оно не достигает трех раз.

В общем, непропорциональность изменения отдельных жилок и их отрезков можно считать вполне доказанной. Особенно резким и характерным является изменение отношения fh и hk . Первый признак как бы удлиняется за счет второго. Это изменение можно рассматривать, как передвижение верхнего конца дискоидальной поперечной жилки HA в апикальном направлении (см. рис. 1). Точка H , передвигаясь апикально, естественно изменяет отношение отрезков в пользу fh . Аналогично этому происходит возрастание длины $ха$ и одновременное сокращение $ап$. Это можно истолковать, как передвижение по направлению к вершине крыла нижнего конца A поперечной дискоидальной жилки HA . Таким образом, вся эта жилка совершает апикальное движение. — (К изменению отношения $ХА : AN$ мы еще вернемся).

Непропорциональность изменения жилкования можно показать и другим способом, — сравнивая индексы признаков, с одной стороны — контрольного, с другой — экспериментально измененного крыла. Так, например,

$$\frac{AX}{\bar{XN}} = 0.9066 \quad \text{а} \quad \frac{ax}{\bar{xn}} = 0.9642.$$

Здесь разность отношений составляет 0.0576, а ее средняя квадратическая ошибка $m_D = 0.00696$, т.е. первая превышает вторую в 8,27 раз, — результат вполне надежный.

Обращаясь теперь к изменению признаков у самок, мы должны сначала отметить довольно значительный половой диморфизм в жилковании крыльев нашего вида. Эта тема была затронута нами лишь отчасти, но, несомненно, заслуживает

внимания. Особенно интересно было бы выяснить, в какой степени реагирует каждый пол на сокращение срока питания личинок. Кроме того, возникает вопрос, насколько изменяется в условиях эксперимента и самый половой диморфизм. Последний пункт мы думаем разобрать более подробно в последующей статье, а здесь коснемся лишь первого.

Сравнивая процент уменьшения отдельных признаков жилкования ♂♂ и ♀♀, мы ясно видим, что самки реагируют на одно и то же воздействие более резким укорочением жилок, чем самцы. Следующая таблица III содержит эти данные.

Таблица III (♂♂ и ♀♀).

Признак.	% уменьшения ♀♀	% уменьшения ♂♂	Разности индексов и их ср. квадр. ошибки.
BI	15,94	11,47	$(bi : BI)_{\sigma} - (bi : BI)_{\phi} = 0.04465 \pm 0.0145$
IK	13,18	9,60	$(ik : IK)_{\sigma} - (ik : IK)_{\phi} = 0.0358 \pm 0.0113$
FH	12,35	8,68	$(fh : FH)_{\sigma} - (fh : FH)_{\phi} = 0.0367 \pm 0.0109$
HK	17,09	13,45	$(hk : HK)_{\sigma} - (hk : HK)_{\phi} = 0.0364 \pm 0.0129$
XA	13,37	9,94	$(xa : XA)_{\sigma} - (xa : XA)_{\phi} = 0.0342 \pm 0.0111$
AN	19,47	13,79	$(an : AN)_{\sigma} - (an : AN)_{\phi} = 0.0468 \pm 0.0138$

Здесь приведен % уменьшения для 6 признаков ♂♂ и ♀♀, а также разности индексов обоих полов и соответствующие ошибки. Совершенно ясно, что % уменьшения ♀♀ больше, чем у ♂♂. При этом межполовые отличия часто превышают разницу между парой признаков одного и того же пола.

(Число ♀♀ контрольной группы = 47, экспериментальной — 50).

Самки послужили нам также для более детального изучения тех изменений, которые претерпевают индексные признаки.

В таблице IV приводятся три характерных индекса, численных для контрольной и экспериментальной групп самок.

Таблица IV (♀ ♀)

1. FH : HK = 0.3966 ± 0.0018	fh : hk = 0.421 ± 0.0022	D ₁ = 0.0244 ± 0.0029
2. XA : AN = 0.9066 ± 0.0050	xa : an = 0.9642 ± 0.0048	D ₂ = 0.0576 ± 0.00696
3. BI : IK = 3.057 ± 0.0152	bi : ik = 2.957 ± 0.0155	D ₃ = 0.1000 ± 0.0217

Изменение индексов не может подлежать никакому сомнению, так как разности их во много раз превышают соответственные ошибки. Отношение разности [(FH : HK) — (fh : hk)] к средней квадратической ошибке равно 8.41, а соотв. отношения для [(XA : AN) : (xa : an)] и [(BI : IK) — (bi : ik)] равны 8,23 и 4,61.

II.

Не только средние арифметические, но и другие характеристики распределения подверглись в условиях нашего опыта более или менее резкому изменению. В таблице V приведены средние квадратические отклонения и коэффициенты изменчивости 25 признаков для контрольной и экспериментальной групп (♂ ♂). Из 25 признаков 20 обнаруживают более или менее сильное увеличение среднего квадратического отклонения в экспериментальной серии и только 5 — уменьшение его. Такое соотношение не может быть случайным, тем более, что аналогичное явление наблюдается и у самок. В виду этого, даже не вычисляя ошибок разностей средних квадр. отклонений контрольной и экспериментальной групп, мы заключаем о закономерном возрастании их в условиях нашего эксперимента.

Таблица V (♂ ♂).

	К О Н Т Р.		Э К С П Е Р И М.		
	σ	C%		σ	C%
GB	1,28	4,56	gb	1,73	6,97
BI	2,38	3,94	bi	3,06	5,73
IK	0,69	3,43	ik	0,85	4,67
KL	0,40	8,53	kl	0,51	11,86

К О Н Т Р.			Э К С П Е Р И М.		
	σ	C%		σ	C%
CG	1,58	3,63	cg	1,79	4,68
CB	2,42	3,39	cb	3,20	5,09
EB	2,45	3,64	eb	3,15	5,32
EF	1,09	5,64	ef	1,49	8,63
FI	3,85	3,58	fi	4,87	5,15
FH	1,25	3,49	fh	1,55	4,74
HK	3,52	3,97	hk	4,36	5,68
HA	0,50	8,01	ha	0,39	7,03
YX	0,95	4,66	yx	1,22	6,83
XA	1,50	3,37	xa	1,82	4,54
AN	1,74	3,98	an	2,46	6,53
NM	1,00	5,87	nm	0,93	6,42
ML	2,04	5,41	ml	1,92	5,77
VX	0,42	7,79	vx	0,28	5,57
ON	1,64	4,28	on	1,67	5,76
YT	0,86	4,09	yt	1,11	6,07
YV	0,98	4,27	yv	1,35	6,80
VO	1,85	3,20	vo	3,10	6,04
OP	0,70	5,11	op	0,73	6,10
ST	0,49	7,54	st	0,37	6,57
YS	0,78	3,78	ys	1,01	5,59

Еще яснее обнаруживается возрастание коэффициентов вариации С, приведенных в той же таблице V. Здесь только три признака из 25, именно: HA, VX и ST, дают убывание С.

Такое же регулярное возрастание обеих характеристик в экспериментальной группе мы встречаем и у самок (табл. VI*).

*) Единица измерения для ♀ ♀ равна 0,02539 mm.

Все шесть рассмотренных признаков дают возрастание среднего квадратического отклонения и коэффициента изменчивости, притом весьма значительное.

Таблица VI (♀ ♀).

К О Н Т Р.			Э К С П Е Р И М.		
	σ	C%		σ	C%
BI	3,97	3,04	bi	6,21	5,66
IK	1,60	3,74	ik	1,86	5,01
FH	2,40	3,19	fh	2,93	4,46
HK	6,36	3,36	hk	9,81	6,25
XA	2,92	3,26	xa	3,91	5,04
AN	3,47	3,51	an	5,51	6,84

Что эта разница реальна, показывает и величина ошибок разностей. Так, напр., для среднего квадр. отклонения признака AN разность $D = 2,04 \pm 0,66$, т.-е. превышает свою ошибку более чем втрое. Для признака AX, $D = 1,11 \pm 0,50$. Здесь превышение более чем вдвое, следовательно, разница не вполне надежна.

Сопоставляя все данные относительно σ и C для самцов и самок, мы можем констатировать, как общее явление, возрастание их в условиях эксперимента.

Один из нас уже имел случай указывать на те изменения, которые происходят вследствие сокращения срока питания личинок *Calliphora erythrocephala* с коэффициентами корреляции (6). В настоящей работе мы подвергли этот пункт более подробному рассмотрению, при чем изменения корреляций нам удалось подтвердить.

В следующей таблице VII приводятся коэффициенты r для трех пар признаков (абсолютных) контрольной и экспериментальной групп ♀ ♀. Как видно из этой таблицы, все три коэффициента в экспериментальной группе выше, при чем для пары признаков XA и AN разность r контрольной и экспериментальной групп почти вчетверо превышает ошибку. Для двух

других пар признаков отношение разности к ошибке менее благоприятно, не достигая трех.

Таблица VII (♀ ♀).

$$\begin{array}{l}
 r_{XA,AN} = 0.356 \pm 0.123 \\
 r_{xa,an} = 0.849 \pm 0.041 \\
 r_{FH,HK} = 0.589 \pm 0.092 \\
 r_{fh,hk} = 0.832 \pm 0.045 \\
 r_{BI,IK} = 0.461 \pm 0.113 \\
 r_{bi,ik} = 0.782 \pm 0.089
 \end{array}
 \left.
 \begin{array}{l}
 D = 0.493 \pm 0.130 \\
 D : m_D = 3.79 \\
 D = 0.243 \pm 0.103 \\
 D : m_D = 2.36 \\
 D = 0.321 \pm 0.144 \\
 D : m_D = 2.23
 \end{array}
 \right\}$$

Нужно заметить, что возрастание r происходит, несмотря на увеличивающееся среднее квадратическое отклонение.

Таким образом, изменение тесноты связи признаков в условиях опыта можно считать доказанным. Возникает вопрос, меняется ли также и форма связи их?

Для разрешения этого вопроса нужно сравнить коэффициенты регрессии признаков контрольной и экспериментальной групп. В таблице VIII даны величины R для 6 пар признаков. Сами по себе, эти коэффициенты достаточно высоки по сравнению с соответствующими ошибками и, следовательно, достаточно надежны. Менее благополучно с разностями R контрольной и экспериментальной групп. Вполне надежна разность $(\frac{R_{AN}}{AX} - \frac{R_{an}}{ax})$, так как в 4,07 раз превышает ошибку. Большое

превышение разности над ошибкой имеет место по отношению к R_{XA} и R_{xa} , хотя и не достигает трех раз. В общем же,

все шесть разностей сильно превышают соответственные ошибки, и этот результат нельзя считать случайным: мы можем

Таблица VIII (♀ ♀).

$$\begin{array}{l}
 R_{XA} = 0.300 \pm 0.110 \\
 \frac{R_{XA}}{AN} \\
 R_{xa} = 0.603 \pm 0.055 \\
 \frac{R_{xa}}{an} \\
 R_{AN} = 0.423 \pm 0.156 \\
 \frac{R_{AN}}{AX} \\
 R_{an} = 1.196 \pm 0.110 \\
 \frac{R_{an}}{ax}
 \end{array}
 \left.
 \begin{array}{l}
 D = 0.303 \pm 0.123 \\
 D : m_D = 2.46 \\
 D = 0.773 \pm 0.190 \\
 D : m_D = 4.07
 \end{array}
 \right\}$$

$$\begin{array}{l}
 R_{\overline{FH}} = 0.209 \pm 0.041 \\
 R_{\overline{fh}} = 0.295 \pm 0.029 \\
 R_{\overline{HK}} \\
 R_{\overline{hk}} \\
 R_{\overline{BI}} = 1.661 \pm 0.321 \\
 R_{\overline{Bi}} = 2.340 \pm 0.226 \\
 R_{\overline{IK}} \\
 R_{\overline{ik}} \\
 R_{\overline{IK}} = 0.134 \pm 0.037 \\
 R_{\overline{ik}} = 0.217 \pm 0.040
 \end{array}
 \left.
 \begin{array}{l}
 \right\} D = 0.086 \pm 0.050 \\
 \left.
 \begin{array}{l}
 \right\} D : m_D = 1.73 \\
 \left.
 \begin{array}{l}
 \right\} D = 0.679 \pm 0.392 \\
 \left.
 \begin{array}{l}
 \right\} D : m_D = 1.73 \\
 \left.
 \begin{array}{l}
 \right\} D = 1.225 \pm 0.673 \\
 \left.
 \begin{array}{l}
 \right\} D : m_D = 1.82 \\
 \left.
 \begin{array}{l}
 \right\} D = 0.083 \pm 0.054 \\
 \left.
 \begin{array}{l}
 \right\} D : m_D = 1.54
 \end{array}
 \end{array}
 \end{array}
 \end{array}
 \end{array}
 \end{array}
 \end{array}$$

считать изменение формы связи в экспериментальных условиях доказанным. Между прочим, отметим, что во всех шести случаях коэффициент регрессии повышается.

Изменение тесноты, а, в особенности, формы связи признаков при переходе от контрольной группы особей к экспериментальной, имеет большой теоретический интерес, о чем будет сказано ниже. Рис. 2 и 3 показывают нам, как изменилось поле корреляции признаков AN и XA при переходе от контрольной группы к экспериментальной.

До сих пор мы рассматривали корреляцию признаков абсолютных. Разберем теперь более подробно пару признаков XA и (XA : AN), из которых второй, следовательно, является индексным. Для контрольной группы

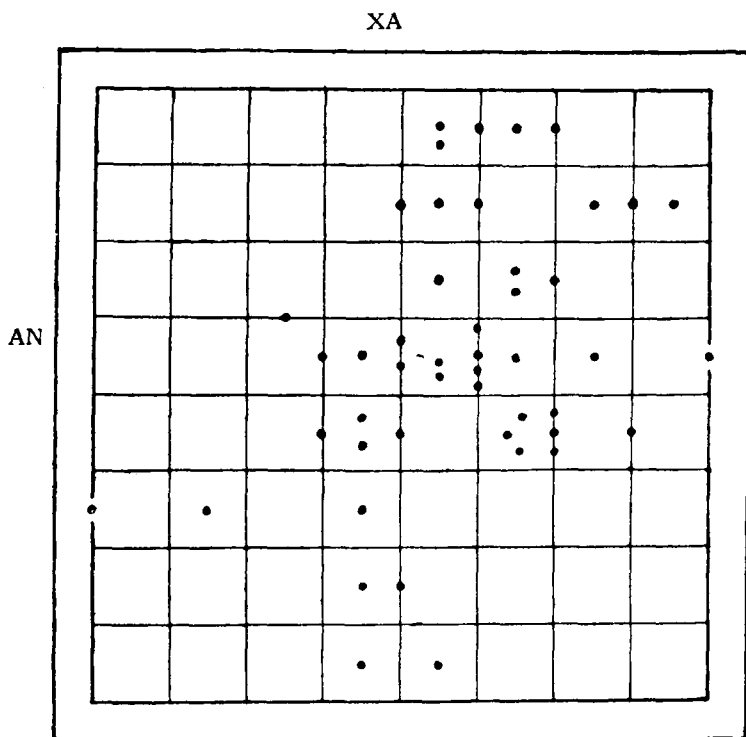
$$r_{XA, \frac{XA}{AN}} = 0,546 \pm 0,099,$$

для экспериментальной

$$r_{xa, \frac{xa}{an}} = -0,197 \pm 0,11.$$

$$\text{Разность } r_{XA, \frac{XA}{AN}} - r_{xa, \frac{xa}{an}} = 0,743 \pm 0,148,$$

т.-е. превышение ее над средней квадратической ошибкой равно 5,02 раз. Таким образом, здесь имеется резкое изменение коэффициента при переходе от контрольной группы к экспериментальной, притом сопряженное с переменной знака + на —.



Р и с. 2. Корреляция признаков ХА и АН (контр.).

Для коэффициентов регрессии мы имеем следующие цифры:

$$R_{\frac{ХА}{ХА:АН}} = 44,73 \pm 9,69, \quad R_{\frac{ха}{ха:ан}} = -23,32 \pm 13,56.$$

Разность их $D = 68,05 \pm 16,67$. Обратнo:

$$\left. \begin{aligned} R_{\frac{ХА:АН}{ХА}} &= 0,0067 \pm 0,0014 \\ R_{\frac{ан:ха}{ха}} &= -0,0017 \pm 0,0009 \end{aligned} \right\} \begin{aligned} D &= 0,0084 \pm 0,0017 \\ D : mD &= 4,94. \end{aligned}$$

Рис. 4 изображает поле корреляции, построенное совместно для контрольной и экспериментальной групп по признакам XA и (XA : AN). В правой части находится поле контрольной группы, в левой—экспериментальной¹⁾ Как видно из рисунка, оба поля соприкасаются друг с другом, но центры ха

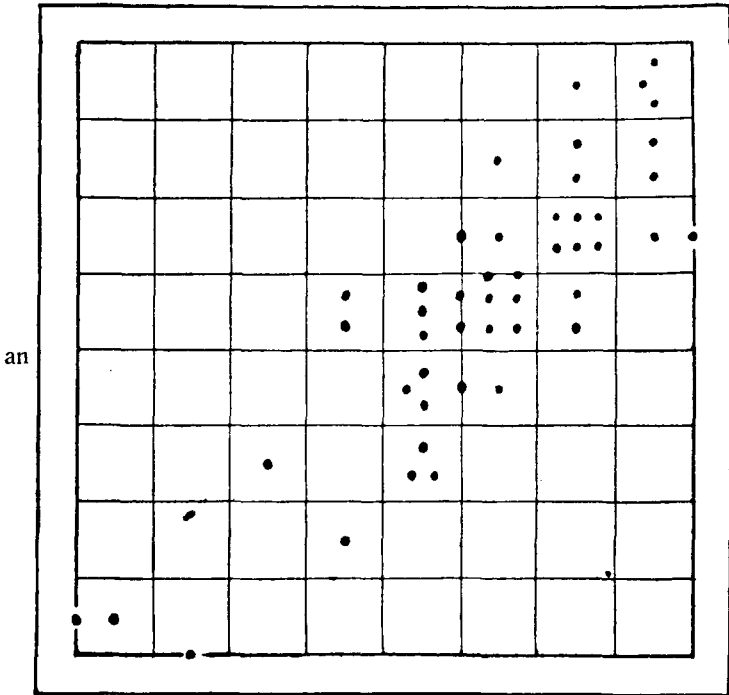


Рис. 3. Корреляция признаков ха и ан (эксперим.).

распределения их O (контр.) и O_1 (эксперим.) далеко отстоят один от другого. Уравнения регрессии для контрольного поля имеют следующий вид:

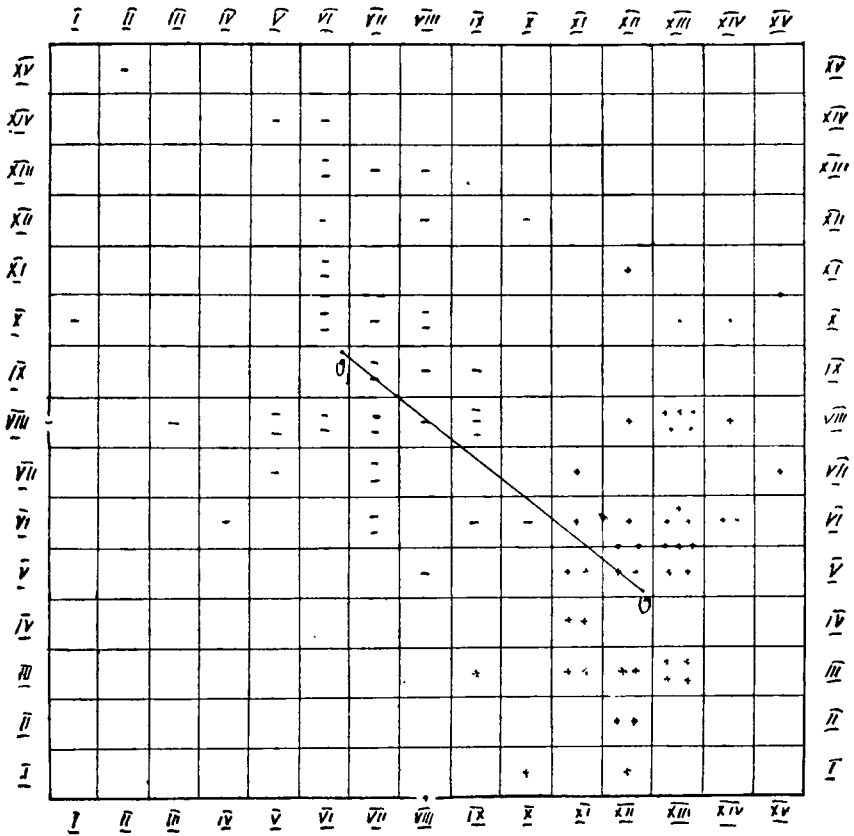
$$\frac{XA}{AN} = \frac{\overline{XA}}{\overline{AN}} + R_{\frac{XA}{AN} : \frac{XA}{AN}} (XA - \overline{XA}) \pm \frac{\sigma_{XA}}{\overline{AN}} \sqrt{1-r^2} \quad (1)$$

$$XA = \overline{XA} + R_{\frac{XA}{AN} : \frac{XA}{AN}} \left(\frac{XA}{AN} - \frac{\overline{XA}}{\overline{AN}} \right) \pm \sigma_{XA} \sqrt{1-r^2} \quad (2)$$

¹⁾ Варианты контрольной группы обозначены знаками минус, а варианты экспериментальной—знаками плюс.

Из рисунка ясно видно, что экспериментальное поле является по сравнению с контрольным резко смещенным влево и вверх.

Признак ХА (по абсолютным размерам) в экспериментальной группе сильно уменьшен. Как видно из уравнения (1), признак (ХА : АN)—согласно закону регрессии в контрольном поле—должен при этом условии тоже уменьшиться.



Если мы центр распределения экспериментальной группы станем считать вариантом контрольной, то его абсцисса, равная 77,64 (средняя арифметическая признака АN), должна будет иметь ординату, которая определится из уравнения (1):

$$\frac{XA}{AN} = 0,9066 + 0,0067 (77,64 - 89,62) \pm 0,0299$$

$$\frac{XA}{AN} = 0,8263 \pm 0,0299.$$

Таков, следовательно, был бы размер признака $\frac{XA}{AN}$, если бы центр распределения экспериментальной группы подчинялся закону регрессии контрольной. На самом же деле он равен 0,9642, т.-е. превышает вычисленный на 0,1379. Ошибка определения $(XA : AN)$ по AN из уравнения регрессии равна 0,0299. Следовательно, фактическая ошибка в $0,1379 : 0,0299 = 4,61$ раз превышает вычисленную. Другими словами, такой размер признака $(XA : AN)$ при заданной величине XA является совершенно невероятным для контрольного корреляционного поля, т.-е. взятый вариант не подчиняется существующему здесь закону регрессии $(XA : AN)$ относительно XA . Обращаясь к рисунку, мы видим, что центр распределения экспериментальной группы по размеру признака XA лежит в VI-м классе. Если бы он подчинялся закону регрессии контрольной группы, выраженному уравнением (1), то по признаку $(XA : AN)$ он должен был бы находиться одним классом ниже I-го; фактически же он принадлежит к IX-му классу!

Сделаем теперь обратное вычисление. Допустим опять-таки, что центр распределения экспериментальной группы является точкой контрольного поля. Его ордината равна 0,9642 (средний размер признака $(XA : AN)$ экспериментальной группы). Какова должна быть абсцисса (т.-е. средняя арифметическая XA), если бы он действительно принадлежал контрольному полю и подчинялся его законам?

На этот вопрос дает ответ уравнение (2). Подставив здесь соответственные величины, получим:

$$XA = 89,62 + 44,73 (0,9642 - 0,9066) = 92,196 \pm 2,448.$$

Фактически же $x_a = 77,64$, след., разность $XA - x_a = 14,556$, т.-е. она в 5,94 раз превышает среднюю квадратическую ошибку. Из этого следует, что центр распределения экспериментальной группы совершенно не подчиняется закону регрессии XA относительно $(XA : AN)$, существующему в контрольном поле. Обращаясь к нашему чертежу, мы находим, что точка O_1 по своей ординате относится к IX-му классу, что является для контрольной группы маловероятным, хоть и возможным. Однако, при этом условии ее абсцисса должна бы принадлежать

к XIV-му классу, тогда как в действительности она относится всего лишь к VI-му. Смещение равно восьми классам!

Все сказанное достаточно ясно показывает, что переход от контрольной группы особей к экспериментальной носит совершенно иной характер, чем переход от индивида к индивиду в пределах контрольной группы. В последнем случае уменьшение признака ХА влечет за собою и уменьшение его относительно АN. Обращаясь к рис. 1, мы видим, что это означает. Очевидно, что здесь ХА изменяется быстрее своего соседа АN. Поэтому, при возрастании, его отношение к АN увеличивается, а при уменьшении, которое опять-таки идет быстрее, чем у АN, оно уменьшается.

Перейдя теперь к измененному типу, мы сразу совершаем резкое уменьшение АХ. И вот, вместо ожидаемого уменьшения также и его отношения к АN, мы вдруг встречаем неожиданное увеличение (ХА : АN).

Таким образом, на этом примере можно ясно показать противоречие, существующее между индивидуальной изменчивостью и изменением группы как целого. К тому же в экспериментальной группе существует уже иная форма связи рассматриваемых признаков, чем в контрольной. Поэтому, если мы ограничим контрольное и экспериментальное поля корреляции эллипсами определенной вероятности, то переход от контрольного поля к экспериментальному можно характеризовать как сложное движение первого эллипса, которое можно разложить на поступательное, вращательное и центробежное. Поступательное движение заключается в перенесении поля в целом; центр эллипса совершает только это движение. Движение вращательное выражается в изменении наклона оси эллипса к осям координат; это изменение отражается и на вращении линий регрессии. В нашем примере они вращаются около центра эллипса в направлении часовой стрелки. Наконец, центробежное движение выражается в разжимании эллипса, вследствие чего точки эллиптической орбиты удаляются от центра. На рис. 5 дано схематическое изображение передвижения эллипса равновероятности. «Контрольный эллипс» (справа внизу) отличается от «экспериментального» по положению, размеру и форме. Абсцисса центра переместилась в отрицательном

направлении, ордината—в положительном. Размеры эллипса равновероятности возрасли, а ось его, которая была наклонена

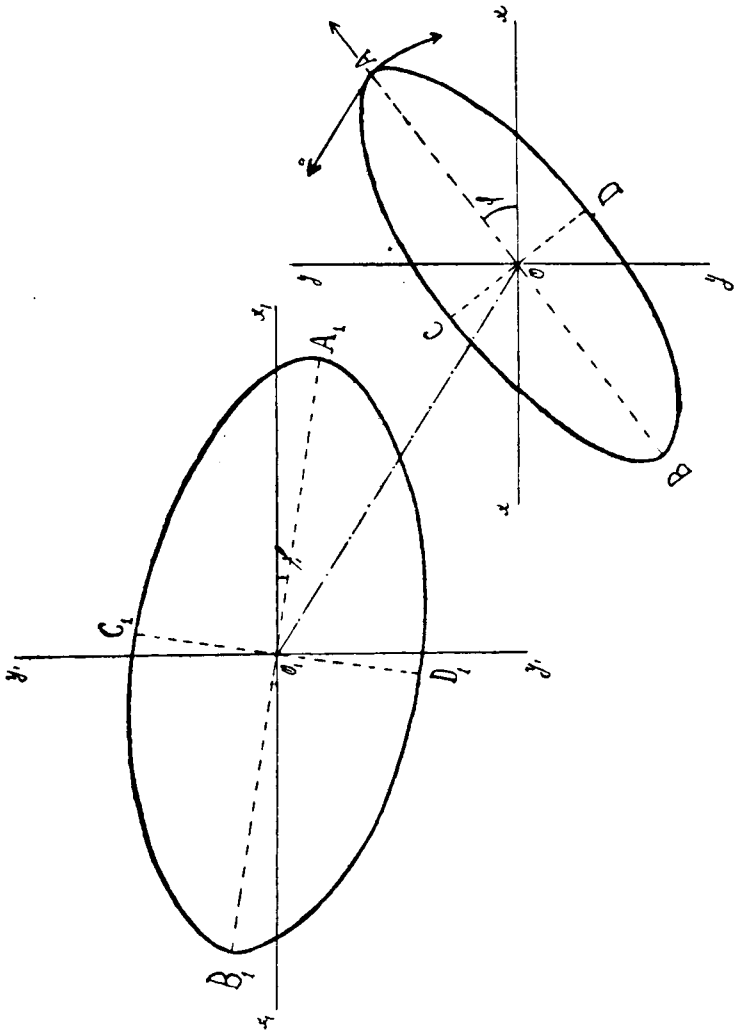


Рис. 5.

под положительным углом, теперь расположена под небольшим отрицательным.

В заключение мы должны отметить еще один пункт. Абсолютный размер признака ХА теснейшим образом связан

с общими размерами тела. Таким образом, если величина тела возрастает, то вслед за возрастанием абсолютного размера XA увеличивается и величина его отношения к AN . Наоборот, при уменьшении массы тела, уменьшается и это отношение.

При переходе же от контрольной группы к экспериментальной, что сопряжено с резким уменьшением общих размеров тела, получается увеличение отношения ($XA : AN$). Следовательно, экземпляры из экспериментальной серии, одинаковые по размерам с индивидами из контрольной, заметно отличаются от них по величине ($XA : AN$).

III.

Переходя к оценке результатов опыта, мы прежде всего должны поставить вопрос: имеет ли место в данном случае голодание? Нам кажется, что на этот вопрос следует ответить отрицательно, так как с понятием голодания всегда связаны представления о патологических изменениях организма. В нашем же опыте ничего подобного констатировать не приходится. Маленькие *Calliphora* ведут себя, в общем, как нормальные, не обнаруживают в своем строении ничего болезненного и, как показал еще Вейсман (1), способны размножаться.—Другое происходит в том случае, если личинки *Calliphora* снимаются с пищи слишком рано. Процент смертности личинок здесь резко увеличивается, так же, как и смертность куколок. Самое обычное явление при резком сокращении количества пищи—это невыход *itago* из куколочной оболочки. Нередко вылупляющиеся *itago* имеют искривленные конечности, крылья и т. п. Таким образом, мы переходим здесь предел, за которым начинаются уже патологические явления.

Но ведь и другие экологические факторы действуют аналогично количеству пищи. Из многочисленных опытов, особенно над бабочками, известно, что воздействие черезчур сильно повышенной или пониженной температуры вызывает тоже болезненные явления,—в то время, как умеренное охлаждение или нагревание вызывает появление специфических особенностей отнюдь не патологического свойства.—Влияние влажности, качества пищи и т. д., очевидно, вполне аналогично.

Следовательно, можно указать довольно широкие пределы, внутри которых воздействие экологического фактора влечет за собой изменение организма, которое не имеет никаких признаков болезненности.

Обращаясь к полученным нами изменениям *C. erythroserphala*, мы находим здесь характерные нарушения пропорций жилок, которые, как было указано выше, отличны от обычных индивидуальных колебаний. А priori можно бы ожидать и пропорционального уменьшения крыла со всеми его признаками, но на деле оно происходит различно в разных зонах. Благодаря этому мы можем констатировать в крыле *Calliphora* районы различной степени устойчивости, и некоторые из них особенно консервативны, так как лишь слабо поддаются изменяющему действию.—Оба пола реагируют аналогично, но при этом самки изменяются сильнее, чем самцы.

Факт непропорционального изменения тела в условиях недостаточного питания или полного голодания был неоднократно констатирован различными авторами (напр., 7, 9, 8, 10).

Как было указано выше, изменение крыла *Calliphora erythroserphala* далеко не ограничивается простым уменьшением средних признаков или их отношений. Меняется степень их изменчивости, а также форма и теснота связи признаков. Возрастание коэффициентов изменчивости явилось несколько неожиданным. Ведь в нашей экспериментальной серии условия жизни личинок были более однородны, чем в контрольной, и можно было бы ожидать, что изменчивость уменьшится. Повидимому, приходится допустить, что усиление ее вызвано необычностью условий среды, к которым отдельные индивиды приспособились различно. Наша популяция, следовательно, сделалась более разнородной.

Несравненно большее значение имеет изменение в экспериментальных условиях коэффициентов корреляции и регрессии. Наблюдавшееся в целом ряде признаков усиление тесноты связи признаков тем более интересно, что оно происходило несмотря на сильное возрастание средних квадратических отклонений, которые, как известно, возрастая, должны уменьшать

величину r . Связь этих признаков стала более тесной, несмотря на усиление изменчивости.

Изменение коэффициентов корреляции в условиях эксперимента отмечалось отдельными авторами.

Интересные результаты получил Humbert (10): *Silene postiflora*, выросшая на более и на менее плодородной земле, обнаруживала разницу в коэффициентах изменчивости и корреляции. У растений с более плодородной почвы коэффициент изменчивости был ниже, а коэффициент корреляции— выше. — Sumner показал, что изменение r имеет место в условиях эксперимента (воздействие различных температур на мышей). Впрочем, данные этого автора не достаточно надежны — вследствие малого числа особей и, в результате этого, слишком больших вероятных ошибок.—В работе Е. С. Смирнова (6) указывается изменение r для признаков жилкования крыльев *C. erythrocephala* в условиях недостаточного питания их личинок, но не приведена ошибка разности обоих коэффициентов корреляции.

Главным результатом нашего опыта следует все же считать изменение в экспериментальных условиях формы связи признаков, выраженной посредством коэффициентов регрессии. Таким путем удастся доказать, что изменение группы в целом может происходить в направлении, обратном тому, которое имеет место в пределах этой группы, — поскольку оно выражается в виде индивидуальной изменчивости. Этот факт находится в полном соответствии с теорией вероятного филогенеза Е. С. Смирнова (5). Согласно этой теории, филогенетические изменения систематических групп различного порядка происходят независимо друг от друга, и изменение, напр., вида может идти в направлении, противоположном родовому изменению. Точно так же и индивидуальное изменение лишь слабо зависит от расового.

Уже давно Чепурковский (13) показал, что корреляции индивидуальные и расовые могут быть противоположны по знаку. Таким образом, является возможным сравнить групповое изменение *Calliphora* с филогенезом расы. Эта аналогия оправдывается доказанным нами изменением коэффициентов корреляции и регрессии в условиях измененной внешней

среды. Для того, чтобы аналогия стала более полной, нам нужно доказать, что признаки, приобретенные под влиянием воздействия извне, могут стать наследственными и укрепиться в дальнейших поколениях. В этом случае имело бы место образование настоящей новой расы.—Соответствующие эксперименты и являются нашей ближайшей задачей.

Москва, июль 1925 г.

Примечание при чтении корректуры. В виду долгого срока печатания настоящего выпуска «Трудов», авторы напечатали перевод своей статьи за границей (Roux'Archiv f. Entwicklungsmech d. Org., Bd. 108. 1926).

Список цитированной литературы.

1. Weismann, A. Aeussere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena, 1894.
 2. Herms, W. B. An Ecological and Experimental Study of Sarcophagidae etc.—*Journ. Exp. Zool.*, IV. 1907.
 3. Ежиков, И. И. О влиянии голодания на метаморфоз мясных мух.—*Русск. Зоолог. Журнал*, II. 1917.
 4. Ежиков, И. И. Об анатомической изменчивости под прямым влиянием внешних условий.—*Русск. Зоолог. Журнал*, III. 1922.
 5. Smirnov, E. Ueber die Phylogenese der Kongregationen.—*Biologia Generalis*, II. 1926.
 6. Смирнов, Е. С. О строении систематических категорий.—*Русск. Зоолог. Журнал*, III. 1923.
 7. Kammerer, P. Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei *Proteus anguinus*.—*Arch. f. Entwicklungsmech.*, XXXIII. 1911—12.
 8. Tornier, G. Nachweis über das Entstehen von Albinismus, Melanismus und Neotenie bei Fröschen.—*Zoolog. Anzeiger*, XXXII. 1908.
 9. Podhradsky, J. Das Wachstum beim absoluten Hungern.—*Arch. f. Entwicklungsmech.*, LII (XCVII). 1923.
 10. Krizenecky, J. Untersuchungen über die Assimilationsfähigkeit der Wassertiere für die im Wasser gelösten Nährstoffe.—*Biologia Generalis*, I. 1925.
 11. Humbert, E. P. A quantitative Study of Variation, Natural and Induced, in pure Lines of *Silene Noctiflora*.—*Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre*, IV. 1911.
 12. Sumner, F. B. Some Studies of Experimental Influence, Heredity, Correllation and Growth, in White Mouse.—*Journ. Exp. Zool.*, XVIII. 1915.
 13. Tshepourkovsky, E. Contribution to the Study of interracial Correlation.—*Biometrica*, IV. 1905.
-

**О зависимости между продолжительностью питания личинок и размерами признаков у падальной мухи
(*Calliphora vomitoria* L.)**

Б. С. Кузин

О зависимости между продолжительностью питания личинок и размерами признаков у падальной мухи (*Calliphora vomitoria* L.)

Б. С. Кузин.

Объектом настоящего исследования была большая синяя падальная муха, *Calliphora vomitoria* L. Известно, что под влиянием голодания (1, 2, 3) многие виды наших мясных и падальных мух (рода *Sarcophaga*, *Calliphora*, *Lucilia* и др.) ускоряют свой метаморфоз, т.-е., в случае недостатка пищи, личинки их кончают свое питание и начинают заукляться раньше, чем это происходит нормально, когда личинки питаются «досыта», т.-е. по истечении определенного срока питания сами сползают с пищи. В соответствии с более ранним зауклением, мухи, личинки которых подвергались голоданию, раньше вылупляются из куколок.

Влияние голодания на метаморфоз, как насекомых, так и позвоночных животных,—тема уже давно разработанная (4, 5, 6, 7, 8). И. И. Ежиков (1) дает краткую сводку по этому вопросу. Но в данном случае не это составляло предмет моей работы.

В своих работах Ежиков указывает, что голодание личинок мясных мух имело своим последствием не только ускорение метаморфоза, но и уменьшение общих размеров куколок и вышедших из них насекомых. Опыты Пиктэ (9) также показывают, что бабочки под влиянием недостаточного питания уменьшаются в своих размерах. Но ни там ни здесь не приводится точных данных, выражающих зависимость между количеством потребляемой пищи и размером различных признаков.

Обычно, излюбленным экспериментальным воздействием среды на организм было воздействие температурное. Это вполне понятно, так как оно поддается наиболее точному измерению,

и его легче всего регулировать, создавая более или менее полный ряд воздействий повышающейся или понижающейся интенсивности.

Р. Герш (11) в последнее время опубликовала работу по влиянию температуры на количество фасеток в глазах у *Drosophila*. Она обнаружила тесную и очень закономерную зависимость между количеством фасеток и той температурой, в которой воспитывались мушки. опыты ставились в пределах от 15° до 31° С. Температура в опыте градуировалась в промежутке между этими двумя крайними значениями с интервалами в 2°. С повышением температуры количество фасеток довольно правильно уменьшалось от 1010 до 613 у самцов и от 1074 до 606 у самок (даты для мух с нормально развитыми глазами). При более высоких температурах (от 27° до 31°) уменьшение шло менее резко; при более низких (от 15° до 19°), наоборот, более интенсивно. Однако, автор не считает возможным установить, имеется ли в данном случае простая линейная зависимость, или связь между температурой и числом фасеток выражается экспоненциальной кривой. Судя по тому, что между температурой и интенсивностью жизненных процессов (в известных температурных пределах) имеется связь явно прямолинейного характера (см. Серебровский, 10), следовало бы ожидать, что и в данном случае зависимость должна быть, вероятнее всего, прямолинейной.

Я остановился на опытах Р. Герш по той причине, что они интересны для меня, как одна из попыток установления зависимости между более или менее точно градуированным воздействием и поддающимся учету изменением признака. Однако, между воздействиями температуры и питания есть большое принципиальное различие. Различие это, как мы увидим далее, отражается и на форме связи между количеством пищи и развитием признака. Температура в отношении организма может представлять крайние условия: границы существования—это максимальная и минимальная температуры. Между этими двумя точками лежит температурный оптимум, представляющий наиболее благоприятные условия существования. Поэтому организмы, в той мере, в какой их развитие определяется внешними условиями, тут, как и при всяких

других оптимальных условиях существования, в большинстве своих признаков достигают максимального развития. По обе же стороны от этого оптимума развитие признака закономерно уменьшается ¹⁾).

Изучение зависимости между степенью развития частей и питанием, рассуждая теоретически, может дать лишь две точки: точку минимума, соответствующую минимальному количеству потребленной пищи, и точку максимума, для случая достаточно большого ее количества. Оптимум здесь, таким образом, совпадает с максимумом. Дать животному пищи более, чем оно потребляет нормально, не всегда бывает возможно. Если же это удастся сделать, то тогда устанавливается лишь новый оптимум условий питания, соответствующий новому максимальному количеству потребленной пищи. Признаки в таком случае не идут на убыль, как это бывает, когда оптимум переходит в положительную сторону при другого рода воздействиях, например, при температурных. Они (признаки) так же, как и при обычном (дооптимальном) увеличении количества пищи, изменяются в положительную сторону.

В. Гермс (3) считает, что и условия питания имеют также свое оптимальное значение, отличное от максимального. К этому заключению его привел следующий факт. В его опытах с падальными мухами (*Lucilia caesar* L.) ему приходилось наблюдать, что не все личинки этих мух сползали с пищи по окончании нормального периода питания. Некоторые из них продолжали питаться и дольше. Они так совсем и не сходили с пищи и, достигнув ненормально больших размеров и веса, гибли в ней. Гибель их и чрезмерное питание он ставит в прямую причинную связь, рассматривая первую, как следствие второго.—Личинки перешли оптимальные условия питания и вследствие этого погибли,—так рассуждает Гермс. Однако, мне кажется, тот факт, что эти личинки не развивались дальше и гибли, не позволяет нам заключать о существовании оптимума питания. Мы могли бы придти к такому заключению лишь в том случае, если бы личинки, сойдя в конце концов с пищи,

¹⁾ Нужно помнить, что только-что изложенные опыты Р. Герш ставились лишь в очень небольших, сравнительно, температурных границах.

обнаруживали развитие признаков, соответствующее их развитию при недостаточном питании. В данном же случае вероятнее всего предположить, что чрезмерное питание и гибель личинок не стоят между собой в непосредственной причинной зависимости, а связаны лишь коррелятивно, являясь следствиями одной общей, третьей, причины, повидимому, патологического характера.

Пиктэ (9), экспериментируя над влиянием пищи на бабочек, нашел, что, чем обильнее питание гусеницы, тем крупнее общие размеры бабочки и тем больше количество пигмента на крыльях; в результате же ослабленного питания гусеницы размеры бабочки уменьшаются, и пигментация ослабляется иногда вплоть до полного альбинизма. Желая добиться эффекта чрезмерного питания, Пиктэ кормил гусениц более питательной пищей, чем та, которую они едят в природных условиях. Благодаря этому, они, питаясь столько же времени, сколько питаются обычно, получали в результате больше пищи, чем потребляют нормально. В результате такого питания гусениц, получились бабочки размерами больше нормальных и с большим развитием пигмента.

И здесь мы видим, что при переходе через оптимальные условия питания достигается лишь новое максимальное значение развития признаков. Следовательно, когда мы имеем дело с воздействием питания на развитие признаков, оптимальное воздействие этого фактора совпадает с максимальным.

Вот те соображения, которые стоят в связи с моими опытами. Следовательно, главным вопросом я для данного случая поставил: какова точная зависимость между размерами признака и количеством потребленной пищи?

Объект опыта, *Calliphora vomitoria* L., был избран мною по причине тех удобств, которые он представляет. Прежде всего, относительно *Calliphora* было уже доказано (1, 2), что-она может начать закуклиться задолго до нормального срока окончания питания (почти за 4 суток). Это дает возможность разбить эту разницу времени на довольно большое число отдельных периодов, дающих заметно ощутимую разницу в питании. Полный жизненный цикл эта муха совершает довольно быстро (от кладки до кладки проходит около $1\frac{1}{2}$ месяцев), что

позволяет произвести опыт в сравнительно короткий промежуток времени.

Опыты — всего их было два — производились следующим образом. В первом случае было взято несколько самок. Они были пойманы в пределах Москвы, близ старого трупа собаки. Затем каждая из самок была помещена в отдельную небольшую баночку с куском мяса. Сверху баночка завязывалась марлей. 31 июля, около 9 ч. вечера, самки начали откладывать яйца. Сами они после этого гибли. Для опытов мною были взяты три кладки, №№ 1, 2 и 4, заключавшие наибольшее количество яиц (около 400 штук). Вместе с кусочком мяса они были перенесены в более просторные банки и туда же было подложено еще немного мяса. 1-го августа, в 7 ч. вечера, т.-е. приблизительно через сутки, из яиц вывелись личинки. Дав им некоторое время на питание, я через 2½ суток отсадил из каждой из трех культур по 35 личинок в отдельные баночки, не содержавшие корма. Эти первые серии личинок, взятых на голодание, в соответствии с принадлежностью их к культурам 1, 2 или 4, обозначены мною как «серия 1а», «серия 2а» и «серия 4а».

С этого времени (9 часов пополуночи 4-го августа) я начал через каждые 12 часов снимать новые порции личинок с мяса. Вечером того же дня (9 часов) из культур 1, 2 и 4 были взяты, соответственно, серии 1b, 2b и 4b; на следующий день (5 VIII) в 9 ч. утра — серии 1c, 2c и 4c, и т. д. Последние порции личинок (серии h) были взяты 7 VIII в 9 часов пополудни. Больше я уже личинок с мяса не снимал, потому что мне хотелось иметь в своем распоряжении «контрольную» серию, т.-е. личинок, питавшихся нормальное количество времени и сползших с мяса самостоятельно. Этот уход личинок с мяса произошел во всех трех культурах в различное время. В культуре 1 миграция началась 8 VIII около 9 ч. пополуночи; личинки двинулись очень дружно, и на другой же день к вечеру на мясе осталось их очень мало. Утром 9 VIII начали покидать мясо личинки культуры 2, а утром 10 VIII то же началось и в культуре 4. В этих двух культурах личинки сползали с пищи очень постепенно, и весь этот процесс затянулся довольно надолго.

Первые куколки были мною замечены 10 VIII в 11½ ч. пополуночи в сериях 1d, 2d, 1e, 2e, 1f и 2f. Повидимому, закукление в этих сериях началось еще с прошлого дня, но не было замечено мною при предыдущих просмотрах банок с личинками. Куколок было уже довольно много. Вечером того же дня появились куколки в серии 4d. Далее, день за днем, наступало закукление во все более поздних сериях, и 13 VIII начали закукляться личинки последних серий — 2h и «контрольных» (не голодавшие личинки). В течение закукления мне не удалось наблюдать того явления, которое описывает И. И. Ежиков под названием «эпидемии закукления», т.-е. особенно усиленного закукления личинок в определенное время, в отличие от более или менее постепенного течения этого процесса до и после этого периода. Во всех моих сериях закукление шло довольно беспорядочно: в одних более, в других менее энергично. В каждой из серий у меня было гораздо меньше мух, чем в опытах Ежикова; этим, я думаю, и следует объяснить тот факт, что мне не удалось подметить никакой закономерности в течении процесса закукления.

В промежуток времени между прекращением питания и закуклением личинок в опыт вкрадывается большая часть всяких привходящих и вредящих ясности результатов обстоятельств. Так, например, в одной из банок, где находятся личинки, вода, прибавляемая постоянно для поддержания известной влажности, может испариться скорее, чем в другой. Между тем, личинкам необходима довольно большая влажность, и в совсем сухом помещении они заметно страдают; они сильно копошатся, как муравьи в обеспокоенном муравейнике, и, конечно, благодаря этому, усиленно расходуют питательный материал. Поддерживать же постоянную влажность (не слишком большую) не всегда удается. Кроме того, разница температуры и освещения, различная вентиляция и пр., все это может создавать различия в общей обстановке жизни личинок, что, конечно, вредно отражается на результатах опыта.

Во время опыта отсаженные на голодание личинки частично погибали. Часть их (ранние серии) еще недостаточно питалась для того, чтобы быть в состоянии продолжать метаморфоз. Так совершенно погибли первые серии—а и b. В серии

2с две личинки закуклились, но все же были настолько слабы, что из одной из них совсем ничего не вышло, а из другой крошечная мушка вылезла из куколочной оболочки только наполовину и как бы застряла в ней; лобный пузырь у нее не втянулся в голову, так и оставшись торчать. Это последнее, впрочем, бывает вообще у недоразвившихся мух. Таким образом, мне удалось получить вполне развитых мух, только начиная с серии d, т.-е. из личинок, питавшихся не менее 4-х суток. Повидимому, этот срок питания личинок и является минимальным для появления нормально развитых *imagines* (при температуре моего опыта).

Кроме того, каждая серия теряла по несколько экземпляров. — Часть личинок расплодилось благодаря техническим несовершенствам постановки опыта, часть из оставшихся не закукливалась, из некоторых куколок мухи не вылуплялись. Эти потери в отдельных случаях значительно уменьшили количество вышедших *imagines* против желаемого. Особенно страдали, как и следовало ожидать, ранние серии, где до стадии *imago* доходила подчас лишь очень небольшая часть первоначального количества отсаженных личинок. От этих потерь меньше всего пострадали серии, взятые из культуры 2. Поэтому я и исследовал лишь мух, полученных из личинок, отсаженных из этой культуры.

23 августа в сериях 2d и 2e появились мухи, только что вышедшие из куколок. Вскоре мухи стали появляться и во всех других сериях культуры 2. В то же, приблизительно, время они начали выводиться и в сериях культур 1 и 4.

В сериях, сильно голодавших, значительно преобладали самцы. В менее голодавших сериях обоих полов было приблизительно поровну. В сериях же контрольных и совсем мало голодавших замечалось даже довольно значительное преобладание самок.

Все мухи культуры 2 были зафиксированы. Из культуры же 1 мною было взято из каждой серии по парочке (♂ и ♀) и отсажено в отдельные банки, куда им были положены пища и мясо на тот случай, если они отложат яйца. Кроме этих парочек, в одну из банок я посадил четырех самцов и столько же самок из серии «1 контрольной», также положив им пищи и мяса. Кормил я мух сахарным сиропом и виноградом.

Отсаженные парочки так и погибли, не отложив яиц. Но одна из самок «массовой» культуры отложила небольшую кладку. Другие самки этой культуры, судя по их сильно раздувшемуся от большого количества яиц брюшку, также были готовы отложить яйца, но я не воспользовался ими, а взял для продолжения опыта лишь эту единственную кладку.

Личинки из нее вывелись 13 IX около 10 часов утра. 17 IX в 9 часов утра была отсажена на голодание первая серия личинок 1кF₂a. В дальнейшем я буду обозначать все эти отсаженные в различное время серии 1кF₂a, 1кF₂b, 1кF₂c и т. д., в зависимости от времени снятия личинок с мяса. В этом опыте, как и в первом, личинки снимались с мяса через определенные промежутки времени, но на этот раз промежутки были уменьшены. Снятие производилось не два раза в сутки, а три раза — в 9 часов утра, в 4 часа дня и в 12 часов ночи. Разбить сутки на одинаковые (восьмичасовые) промежутки мне не удалось по чисто-техническим причинам. В первый день (серии 1кF₂a, 1кF₂b и 1кF₂c), учитывая большую смертность молодых личинок, я снимал их по 30 штук в каждую серию, но следующие серии брались только из 20 личинок, так как вся кладка была очень невелика, и я боялся, что не хватит личинок. Несмотря на это, мне так и не удалось оставить «контрольную серию». Последние 8 личинок (серия 1кF₂k) были сняты еще до того времени, когда они должны были начать миграцию сами. Но я думаю, что эту последнюю серию 1кF₂k можно вполне приравнять к контрольной, так как в первом опыте миграция с мяса началась около 180-го часа жизни личинок, а эта серия была взята на 175-м часу. Конечно, тут остается в силе момент насильственного снятия с пищи, который, как мы увидим далее, играет, быть может, некоторую роль.

Последняя порция личинок (серия 1кF₂k) была взята 20 IX в 4 часа дня. Всего, таким образом, получилось 11 серий (от 1кF₂a до 1кF₂k). Серия 1кF₂a погибла, не дав ни одного imago. В этом опыте взрослые мухи получились лишь начиная с серии 1кF₂b (103 часа жизни личинок), т.-е. и тут минимальный срок питания очень близок к тому, который был установлен в первом опыте.

Второй опыт протекал более гладко. Личинок гибло значительно меньше, закручивались они дружнее, и процент куколок, не давших взрослых насекомых, был гораздо меньше. Я думаю, что причиной этого был, главным образом, некоторый навык с моей стороны. К сожалению, все же из серии 1 к F₂ с личинки расплозились. Их осталось всего две, и из этих двух лишь одна дала imago (самку).

Полученные, таким образом, от двух опытов мухи были измерены. Мне было безразлично, какие признаки брать для этой цели. Важно было лишь, чтобы они были достаточно легко измеримы. По совету Е. С. Смирнова, также работавшего по изучению влияния питания на мух и ранее занимавшегося точным учетом признаков у этих насекомых, я выбрал крыло мухи, как наиболее удобный для точного измерения орган. Кроме того, жилкование крыла дает много определенных точек, и, благодаря этому, на одном крыле можно взять много признаков.

Я выбрал пять признаков жилкования крыльев. Признаки эти соответствовали расстояниям между отдельными пунктами крыла. Некоторые из них выражали в то же время и длину той или иной жилки, другие же являлись просто лишь расстояниями между двумя постоянными точками. Признаки были следующие: 1) длина костальной жилки (AB) от точки A (см. рисунок) до B; эта величина получалась из сложения отрезков AF+FE+ED+DC+CB; 2) расстояние HG от H (переднего конца жилки r—m) до G (точка впадения жилки m в M₁₊₂); 3) расстояние FH от F (точки впадения, S с в C) до H (переднего конца жилки r—m); 4) IJ—длина M₃+Cu₁; 5) JG—длина m (обозначения жилок даны по Comstock and Needham (12)). Измерения производились с бинокулярной лупой при помощи окуляр-микрометра. Все цифры, приводимые в дальнейшем изложении, обозначают количество делений линейки микрометра. Измерения производились лишь на одном (правом) крыле. Крыло отрезалось от груди возможно ближе у основания, клалось на предметное стекло в каплю спирта с глицерином, накрывалось покровным стеклышком и измерялось.

В виду существования заметных различий в размерах признаков у разных полов, в каждой серии самцы и самки измерялись отдельно, и все дальнейшие вычисления делались отдельно для самцов и для самок.

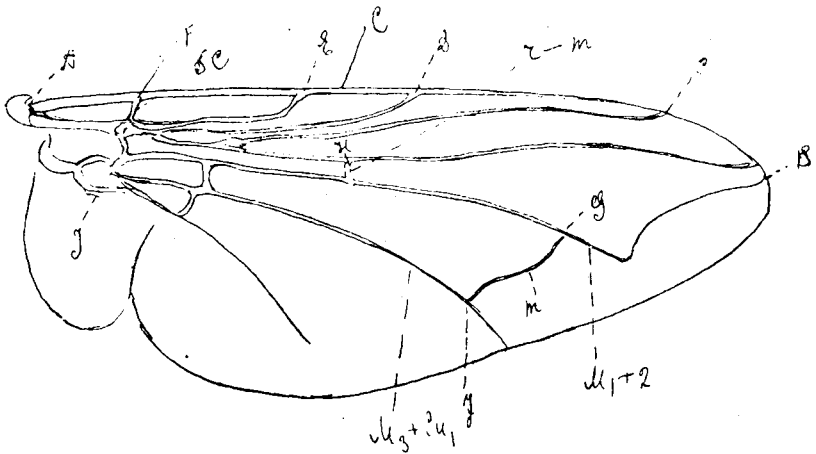


Рис. А. Правое крыло *Calliphorae vomitoriae* L.

Измерив всех мух одного пола в каждой серии, я для каждого признака вычислял его среднюю арифметическую. Конечно, для каждой полученной цифры возможна большая ошибка, так как насекомых в каждой серии было очень немного, при чем это небольшое количество их уменьшалось еще благодаря тому, что оба пола приходилось рассматривать порознь. Однако, та довольно ясная закономерность, которая наблюдалась в размерах признаков у мух различных серий, позволяет думать, что ошибка никоим образом не уничтожает результатов. Было бы интересно вычислить для каждого случая коэффициент изменчивости, но, в виду очень небольшого количества особей, я этого не делал.

Далее я привожу таблицы измерений. Цифры этих таблиц представляют собой средние величины признаков. В каждом горизонтальном ряду даются средние одного и того же признака в различных сериях; вертикальные ряды дают средние различных признаков в одной серии. Обозначения серий даны сверху над вертикальными столбцами, там же указана

продолжительность питания личинки в часах и количество измеренных особей. Сбоку каждого горизонтального ряда указано наименование признака.

Таблица 1. Опыт I. ♂♂

ПРИЗНАК \ СЕРИЯ	2 d	2 e	2 f	2 g	2 h	Контр.
	98 ч. 6 экз.	100 ч. 5 экз.	122 ч. 11 экз.	134 ч. 9 экз.	146 ч. 2 экз.	182 ч. 10 экз.
AB	17,30	19,04	20,01	21,24	21,35	20,25
HG	4,43	4,90	5,20	5,43	5,35	5,40
FH	5,37	6,34	6,43	6,90	7,00	6,40
IJ	7,57	8,44	8,59	9,17	9,20	8,83
JG	3,53	3,86	4,04	4,23	4,30	4,19

Таблица 2. Опыт I. ♂♂

ПРИЗНАК \ СЕРИЯ	2 a	2 e	2 f	2 g	2 h	Контр.
	98 ч. 2 экз.	100 ч. 4 экз.	122 ч. 14 экз.	134 ч. 8 экз.	146 ч. 6 экз.	182 ч. 8 экз.
AB	18,50	20,56	21,97	22,57	23,58	22,60
HG	5,05	5,70	6,20	6,22	6,32	6,35
FH	5,80	6,73	7,03	7,17	7,62	7,22
IJ	8,45	9,60	10,21	10,41	10,82	10,55
JG	3,45	4,00	4,23	4,29	4,45	4,40

Изменение размеров признаков, приводимых на этих таблицах, изображено на графиках (рис. 1—10). По оси абсцисс отложены сроки питания личинок в часах (сроки эти обозначаются наименованием серий). Каждое деление соответствует одному часу. На оси ординат обозначены средние размеры признака, выраженные в делениях измерительной линейки окуляр-микрометра.

Опыт II дает такую картину:

Таблица 3. Опыт II. ♂♂

СЕРИЯ ПРИЗНАК	СЕРИЯ									
	1 kF ₂ b 103 ч. 4 экз.	1 kF ₂ c ²⁾ 111 ч. 0 экз.	1 kF ₂ d 120 ч. 5 экз.	1 kF ₂ e 127 ч. 4 экз.	1 kF ₂ f 135 ч. 5 экз.	1 kF ₂ g 144 ч. 7 экз.	1 kF ₂ h 152 ч. 10 экз.	1 kF ₂ i 159 ч. 10 экз.	1 kF ₂ j 168 ч. 7 экз.	1 kF ₂ k 175 ч. 3 экз.
AB	18,05	—	20,60	19,83	20,44	20,63	21,07	21,60	21,19	21,70
HG	4,55	—	5,04	5,05	5,26	5,31	5,33	5,53	5,36	5,57
FH	5,93	—	6,48	6,28	6,39	6,53	6,71	6,81	6,76	6,83
IJ	7,83	—	8,64	8,55	8,78	8,90	9,10	9,24	9,17	9,23
JG	3,48	—	3,88	3,78	3,86	3,96	4,00	4,13	4,06	4,13

Табл. 4. Опыт II ♀♀

СЕРИЯ ПРИЗНАК	СЕРИЯ									
	1 kF ₂ b 103 ч. 2 экз.	1 kF ₂ c ¹⁾ 111 ч. 1 экз.	1 kF ₂ d 120 ч. 5 экз.	1 kF ₂ e 127 ч. 5 экз.	1 kF ₂ f 135 ч. 13 экз.	1 kF ₂ g 144 ч. 12 экз.	1 kF ₂ h 152 ч. 8 экз.	1 kF ₂ i 158 ч. 11 экз.	1 kF ₂ j 168 ч. 11 экз.	1 kF ₂ k 175 ч. 4 экз.
AB	19,40	19,10	21,80	22,12	22,45	22,93	23,45	23,54	22,97	24,00
HG	5,40	5,70	5,76	6,06	6,19	6,19	6,55	6,55	6,37	6,67
FH	6,35	6,20	6,76	7,02	6,21	6,21	7,41	7,45	7,22	7,47
IJ	9,00	8,60	9,74	10,20	10,42	10,42	10,89	10,93	10,53	11,00
JG	3,70	3,50	3,86	4,06	4,06	4,24	4,33	4,36	4,23	4,37

¹⁾ В серии 1 kF₂ с самцов не было.

²⁾ Я думаю, что исключительно малые размеры признаков единственной самки в серии 1 kF₂ с можно объяснить отрицательным отбором, происшедшим вследствие того, что все почти личинки этой серии уползли из банки, куда они были отсажены. При этом остались, повидимому, лишь наиболее слабые из них. Куколка одной из этих оставшихся погибла и совсем не дала imago; куколка другой дала эту необычайно маленькую мушку. Нужно сказать, что в каждой серии были экзemplяры, по размерам своих признаков трансгрессировавшие за средние данные признаков обеих соседних серий.

Графическое изображение изменения признаков в опыте II дано на рис. 11—20.

Для того, чтобы иметь возможность сравнить между собой изменения различных признаков, я выразил их в процентах арифметической средней данного ряда признаков. Например, возьмем признак АВ в опыте I (Табл. 2 ♀♀). Средние этого признака по различным сериям изменяются от 18,50 до 23,58 делений линейки окуляр-микрометра. Суммировав все средние этого ряда и разделив их на 6 (число серий), мы получим среднюю арифметическую средних размеров признака. Для данного случая эта средняя равна 21,63. К ней и были отнесены все средние данного ряда и выражены в процентах ее. Это было сделано для каждого признака.

Таким образом, взвешены были лишь кривые признаков, относящиеся к самкам опытов I и II. Результаты приводятся на следующих таблицах (5 и 6). В них вертикальные ряды опять соответствуют отдельным сериям, а в горизонтальных размеры признаков даются в процентах средней арифметической данного ряда средних.

5. Изменение размеров признаков ♀♀ опыта I, выраженных в процентах средней.

СЕРИЯ ПРИЗНАК	2 d 98 ч.	2 e 110 ч.	2 f 122 ч.	2 g 134 ч.	2 h 146 ч.	2 контр. 182 ч.
AB . . .	85,58	95,05	101,11	104,35	109,01	104,48
HG . . .	84,59	95,48	103,85	104,19	105,58	106,37
FN . . .	83,70	97,22	101,44	103,46	109,96	104,18
IJ . . .	84,42*	95,90*	101,00	104,00	108,09*	105,39*
JG . . .	83,33	96,62	102,18*	103,62	107,49	106,28
Сумма . .	421,62	480,27	509,58	519,62	540,41	526,70
Средняя . .	84,32	96,05	101,92	103,92	108,08	105,34

После этой операции, когда признаки стали сравнимы между собой, я смог суммировать различные признаки в пределах одной серии, а затем, разделив полученную для каждой серии сумму на 5 (число признаков), получить среднее выражение размера некоторого отвлеченного линейного признака на крыле, вычисленное в процентах средней. Ряд таких выражений и дает картину изменения расстояний между отдельными точками крыла вообще. Суммы и средние приведены на таблицах 5 и 6 снизу. Графическое их изображение дается на рис. 21 (для опыта I) и 22 (для опыта II).

Табл. 6. Изменение размеров признаков ♀ опыта II, выраженных в процентах средней.

ПРИЗНАК	СЕРИЯ									
	1 K ₂ b 103 д.	1 K ₂ c 111 д.	1 K ₂ d 120 д.	1 K ₂ e 127 д.	1 K ₂ f 135 д.	1 K ₂ g 144 д.	1 K ₂ h 152 д.	1 K ₂ i 150 д.	1 K ₂ j 168 д.	1 K ₂ k 175 д.
AB	87,47	86,16	98,29	99,72	101,22	103,4	105,73	106,18	103,56	108,21
HG	88,66	92,53	93,51	98,38	100,49	103,25	106,33	106,33*	103,41	108,28
FN	90,20	88,07*	96,02	99,72	102,41	103,55*	105,26	105,82	102,56	106,11
IJ	88,24*	84,31	95,49*	100,00	102,16*	104,21	106,76	107,16	103,24*	107,84*
JG	90,69	85,78	94,37	99,51*	102,45	103,94	106,13*	106,86	103,68	107,11
Сумма	444,26	436,85	477,68	497,33	508,73	518,35	530,21	532,35	516,45	537,55
Среднее	88,85	87,35	95,56	99,47	101,75	103,67	106,04	106,47	103,29	107,51

Конечно, как было уже сказано, количество мух во многих сериях было недостаточным. Поэтому приводимые кривые изменения признаков не могут дать картины достаточной точности. Но все же известные выводы на основании полученных цифр сделать можно. В этих опытах малое количество исследованных экземпляров в каждой серии компенсируется до известной степени количеством отдельных проб (серий).

Прежде всего, совершенно очевиден экспоненциальный характер кривых. При взгляде на кривые видно, что наибольшее значение в развитии признаков мух имеют первые дни питания личинок. Несомненно, что развитие признаков imago стоит в тесной связи с ростом личинки. Это видно и прямо на глаз и особенно ясно из сравнения приводимых кривых с кривыми веса личинок различного возраста, которые дает Негтс (3). Подобные же кривые получил и Минот (13), следя за возрастным изменением веса морских свинок. Мною также были взвешены куколки различных серий опыта I. И в этом случае кривые изменения веса куколок и кривые изменения признаков взрослых насекомых чрезвычайно схожи между собой. Изменение веса куколок Calliphora приводится на таблице 7. Графически это изображено на рис. 23.

Таблица 7. Изменение веса куколок.

СЕРИЯ.	2 d.	2 e.	2 f.	2 g.	2 контр.
Вес 10 куколок в дециграммах	2,94	3,86	5,48	6,66	6,26

Куколки взвешивались на чувствительных химических весах с точностью до 1 миллиграмма. Из каждой серии было взято по 10 куколок (кроме серии 2h, для которой по техническим обстоятельствам взвешивание не могло быть проделано). Эти куколки взвешивались не каждая порознь, а все 10 вместе. Это, во-первых, значительно уменьшало кропотливую работу точного взвешивания, а, во-вторых, уменьшало ошибку. Таким образом, приводимые на таблице 7 и рис. 23 цифры относятся

к десяти куколкам. Конечно, тут было упущено одно довольно важное обстоятельство: взвешиваемые куколки были не одного возраста; обмен веществ, происходящий у них непрерывно, оказал более сильное влияние на тех куколок, личинки которых были раньше сняты с мяса. Но все же те изменения веса, которые происходят вследствие обмена веществ, ничтожно малы в сравнении с увеличением их роста от питания, и картина мало проигрывает в ясности.

Эти кривые изменения веса животных являются в то же время и кривыми изменения роста, так как рост—это увеличение объема организмов (см. Davenport, 14), а объем пропорционален весу. Было естественно ожидать, что увеличение объема животного должно отозваться и на его линейных признаках. Но в данном случае мы рассматриваем признаки животного не в той стадии, в которой происходило питание, а в той, которой оно достигло после метаморфоза. Вывод, который отсюда можно сделать, это тот, что признаки имаго изменяются в соответствии с ростом его личинки.

И в кривых роста и в кривых изменения размеров признаков сразу можно отметить более резкий подъем в начале их и более пологую правую часть. Это свидетельствует о том, что рост идет наиболее интенсивно в первый период жизни (и питания) животного. В соответствии с этим и размеры признаков изменяются от серии к серии более энергично в сериях раньше снятых с мяса, чем в последующих. В этих кривых всегда имеется пункт перелома, характеризующий переход от более интенсивного роста к менее интенсивному. Для *Salipha* мы можем сказать, что наиболее энергичный рост личинок происходит в течение первых 120-ти—125-ти часов жизни, и где-то между 125-ю и 135-ю часами лежит этот пункт перелома. В этом отношении кривые обоих опытов, дают довольно согласные показания.

Интересны результаты взвешивания кривых, т.-е. выражения среднего размера данного признака в каждой серии в процентах средней из всего ряда средних этого признака (см. табл. 5 и 6). Мы можем видеть, что размер каждого из взятых признаков, в пределах данной серии, выражается приблизительно одним и тем же процентом средней. Крайне

небольшие отличия в цифрах, характеризующих развитие признака в той или иной серии, не имеют тенденции правильно увеличиваться или уменьшаться ни в более голодавших сериях, ни в менее голодавших. Это свидетельствует о том, что взятые для изучения признаки изменяются одинаковым темпом, и что голодание не изменяет относительного темпа изменения признаков. Е. С. Смирнов (15) нашел, что коэффициенты корреляции между признаками жилкования крыльев у *Calliphora erythrocephala* Mg. изменялись в зависимости от продолжительности питания личинок; при этом у голодавших (карликовых) мух коэффициенты корреляции были выше, чем у нормально питавшихся. Полученные мною цифры не дают материала для суждения об изменении коэффициентов корреляции. Очень вероятно, что и здесь он изменяется, но, во всяком случае, относительный темп изменения признаков остается постоянным. Это обстоятельство тем более интересно, что на опыте установлено (Е. С. Смирнов и А. Н. Желоховец, 16), что при голодании личинок различные жилки крыла значительно смещаются друг относительно друга, и отношения размеров жилок меняются.

Как уже говорилось, выразив размеры признаков в процентах средней, я вычислил общую процентную величину для линейных признаков крыла каждой серии вообще (нижняя строчка таблиц 5 и 6). Получился некоторый ряд чисел, выражающих эти средние размеры признаков в процентах средней. Было интересно проследить, какой из признаков реальных наиболее полно соответствует в своих изменениях этому «идеальному» ряду. С этой целью я отметил знаком * в каждом вертикальном ряду таблиц 5 и 6 цифру того признака, который наиболее приближается по своим размерам к среднему значению размеров линейного признака для данной серии. И в первом и во втором опытах таким признаком оказался IJ (длина $M_3 + Cu$). В первом опыте из шести серий этот признак является наиболее близким к средней в пяти из них. Во втором же из десяти серий в пяти размеры этого признака наиболее (в сравнении с другими признаками) приближаются к средней. Таким образом, из всех других взятых признаков IJ оказался наиболее правильно реагирующим на питание личинки

Е. С. Смирнов (17 и 18) предлагает термин «признак-индикатор» для признаков, наиболее отчетливо характеризующих систематическую категорию. Мне кажется, что этот удачный термин может быть вполне приложен и к нашему признаку IJ. Ведь систематическую категорию именно и характеризуют те признаки, которые наиболее полно следовали в своем развитии за изменениями данной категории или, иначе говоря, наиболее чутко и правильно реагировали на те воздействия, которым она подвергалась. Несомненно, что если бы из каждой из полученных серий удалось каким-либо путем получить наследственно закрепленную систематическую категорию, и если бы нам требовалось построить естественную (не филогенетическую, конечно) систему этих единиц, то наиболее подходящим признаком для такого построения (из взятых нами в этой работе) был бы признак IJ, так как он лучше всего отражает те условия, которые создали эту единицу. А так как воздействие питания личинок правильно отражается на размерах признаков мух, то и большинство их (и, прежде всего, другие признаки-индикаторы) изменятся, вероятнее всего, в соответствии с нашим признаком IJ, и наши воображаемые новые систематические единицы составят настоящую естественную систематическую категорию.

Нам приходилось несколько раз сослаться на недостаток материала, и это обстоятельство не дало возможности изучить многого из того, что могли бы дать эти опыты в том случае, если бы в нашем распоряжении было большее количество индивидов. Но одно все же совершенно несомненно: размеры признаков изменяются закономерно в связи с продолжительностью питания личинок, во-первых, а, во-вторых, признаки изменяются как нечто целое, в согласии друг с другом. Мы отмечаем это для того, чтобы указать на то обстоятельство, что недостаток пищи является не просто фактором, вызывающим лишь общее депрессивное состояние. Так как мы имеем перед собой столь правильное и определенно направленное изменение всех взятых признаков, а не простое расстройство всей их системы, то мы смело можем утверждать, что по крайней мере для взятого нами объекта «голодание» является до известной степени специфическим воздействием. Опыты

Смирнова и Желоховцева, показавшие, что и различные точки крыла *Calliphora* в результате голодания смещаются правильно и закономерно, дают несомненное подтверждение этому взгляду. Быть может, конечно, этот вывод приложим лишь к тем насекомым, у которых сокращение метаморфоза не представляет исключительного явления и встречается как правило и в природных условиях. Но так как питание животных, а, следовательно, и их рост, постоянно варьирует даже и в природе, то нужно думать, что такое постоянное и обычное воздействие, как голодание, у всех животных вызывает вполне закономерную и специфическую реакцию.

В заключение нужно сказать несколько слов об одном явлении, с которым пришлось столкнуться при обработке результатов опыта. При взгляде на кривые, относящиеся к опыту I (рис. 1—10 и 23), бросается в глаза понижение кривой в правой части, происходящее вследствие уменьшения размеров признаков мух «контрольной» серии в сравнении с серией предыдущей. Казалось бы, что личинки, питавшиеся дольше прочих, должны были бы дать мух с наибольшими размерами признаков. А, между тем, размеры их признаков значительно уступают таковым тех мух, чьи личинки питались 36-ю часами меньше (серия 2h). В опыте II, где контрольной серии нет, и последние личинки (серия 1 к F₂ K) сняты с мяса насильственно, нет и понижения кривой, которая явно, хотя и несколько зигзагообразно, поднимается от более ранних серий к более поздним. Мне кажется, что самый момент насильственного снятия имеет большое значение. Повидимому, личинки, сошедшие с мяса не сами, а снятые с него, окукляются скорее. Наоборот, личинки, мигрировавшие с мяса нормальным образом, проводят больший промежуток времени, не питаясь и не окукляясь. На это можно смотреть, как на некоторое приспособление инстинкта, выработавшееся в природе: когда личинка бывает потревожена, она стремится скорее закончить свой метаморфоз¹⁾. Как показал Негмс (3), после миграции личинки сильно теряют в весе так как питательного материала в организм уже больше не

¹⁾ Нужно заметить, что процесс окукления у личинок, самостоятельно мигрировавших, начался довольно поздно (в сравнении с нормальным) и протекал очень медленно.

поступает, а, между тем, жизненные процессы идут не менее интенсивно, чем в период питания, и питательный материал расходуется; впрочем, главная потеря в весе происходит за счет воды. Такая потеря в весе, конечно, должна отразиться и на размерах признаков imago.

Быть может, в потере веса куколок и в соответственном уменьшении размеров признаков у мух играет роль и самое явление миграции. Это массовый процесс, очень бурный и очень энергичный, почему, вероятно, он требует большого расхода питательного материала.

Однако, очень возможно, что данное понижение кривой представляет собой чисто-случайное явление, и ему вообще нельзя придавать серьезного значения. Во всяком случае, это следует проверить и до проверки воздержаться от окончательного вывода.

В заключение я считаю своим приятным долгом высказать свою искреннюю благодарность следующим лицам, оказавшим мне содействие в моей работе: проф. Г. А. Коженикову, Е. С. Смирнову и И. И. Ежикову за ценные советы и за указание литературы; за последнее—также и В. В. Алпатову.

Благодарю также моих товарищей по лаборатории А. Н. Желуховцева и Б. Б. Родендорфа за ту помощь, которую они оказали мне в постановке опытов.

Москва, июль 1925 г.

Перечень цитированной литературы.

1. И. И. Ежиков. О влиянии голодания на метаморфоз мясных мух.—Русск. Зоол. Журнал, т. II. 1917.
2. Е го же. Об анатомической изменчивости под прямым влиянием внешних условий.—Русск. Зоол. Журнал, т. III. 1922.
3. W. B. Herms. An Ecological and Experimental Study on Sarcophagidae with Relation to Lake Débris.—Journ. of Experim. Zoology, V. IV, № 1. 1907.
4. C. Keller. Die Wirkung des Nahrungsentzuges auf Phylloxera vastatrix.—Zool. Anzeiger., Bd. 10. 1887.
5. J. Krizenecky. Ueber die beschleunigende Einwirkung des Hungers auf die Metamorphose.—Biol. Centralblatt, Bd. XXXIV. 1914.
6. D. Barfurth. Versuche über die Verwandlung der Froschlärven.—Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 29. 1887.
7. Е го же. Der Hunger als förderndes Prinzip in der Natur.—Ibidem.
8. P. Kammerer. Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei *Proteus anguineus* Laur.—Arch. f. Entwicklungsmechanik d. Organismen, Bd. 33, Heft 3 u. 4. 1905.
9. A. Pictet. Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons. Genève. 1912.
10. А. С. Серебровский. Влияние температуры на *Parataesium caudatum*.—Ученые Записки Университета имени Шанявского. Отд. естественно-исторический. Том I, выпуск 3. 1916.

11. R. K. Hersh. The effect of temperature upon the full-eyed race of *Drosophila*.—*Journ. of Experim. Zoology*, Vol. 39, № 1. 1924.
12. Comstock and Needham. The wings of insects.—*American Naturalist*, Vol XXVII.
13. C. S. Minot. Senescence and rejuvenation.—*Journ. of Physiology*, Vol. XII, № 2. 1891.
14. C. B. Davenport. *Experimental Morphology*. Part II, New-York. 1899.
15. Е. С. Смирнов. О строении систематических категорий.—*Русск. Зоол. Журнал*, т. III, вып. 3—4. 1923.
16. Е. С. Смирнов и А. Н. Желоховцев. Изменение признаков *Calliphora erythrocephala* Mg. под влиянием сокращенного срока питания личинок. (В рукописи).
17. Е. С. Смирнов. Анализ распределения и соотношения признаков в систематических категориях.—*Доклады Российской Академии Наук*. 1924. О. Ф. М.
18. Его же. Probleme der exakten Systematik und Wege zu ihrer Lösung.—*Zool. Anzeiger*, Bd. LXI. 1924.

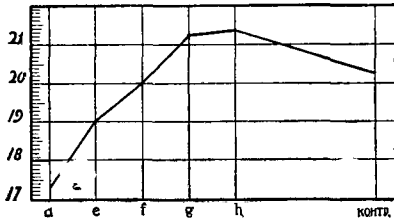


Рис. 1.

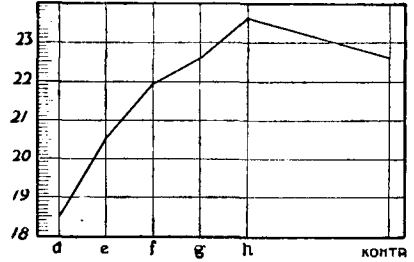


Рис. 6.

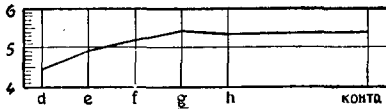


Рис. 2.

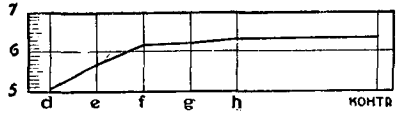


Рис. 7.

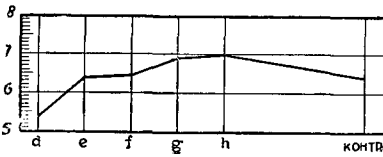


Рис. 3.

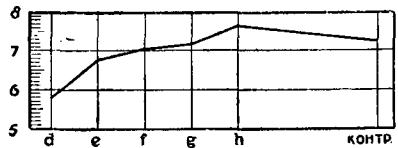


Рис. 8

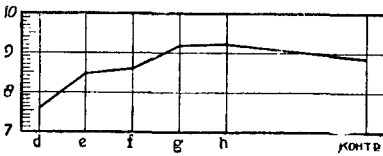


Рис. 4.

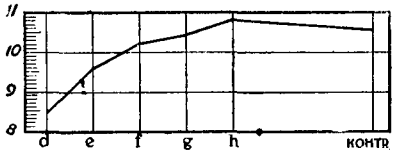


Рис. 9.

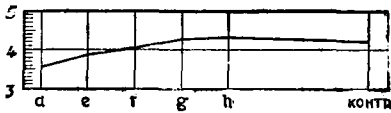


Рис. 5.

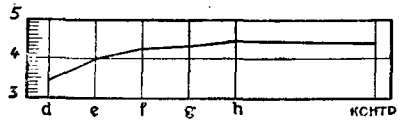


Рис. 10.

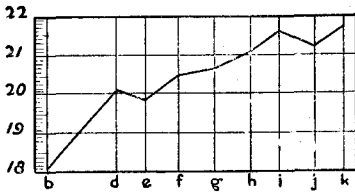


Рис. 11.

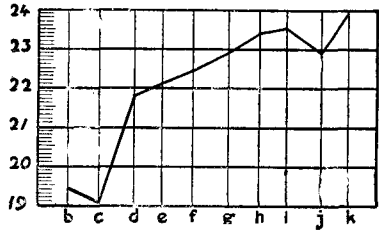


Рис. 16.

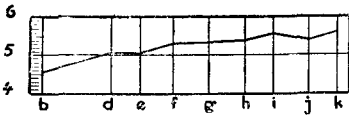


Рис. 12.

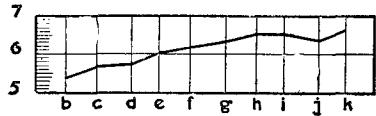


Рис. 17.

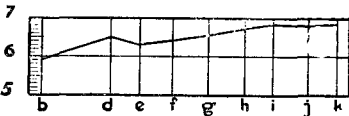


Рис. 13.

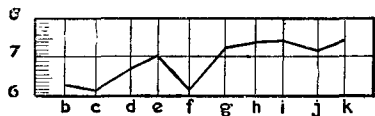


Рис. 18.

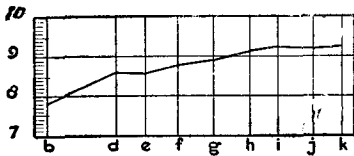


Рис. 14.

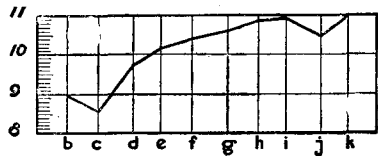


Рис. 19.

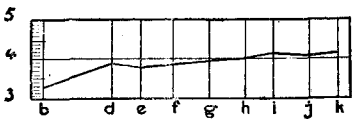


Рис. 15.

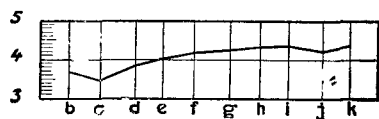


Рис. 20.

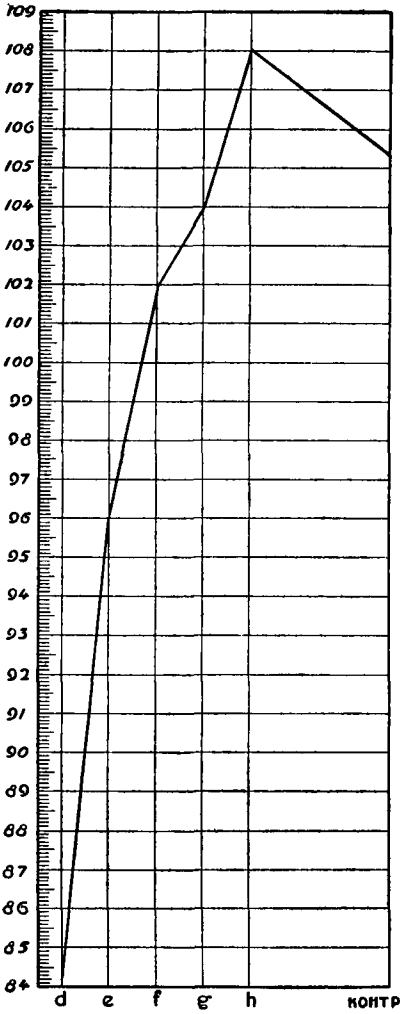


Рис. 21.

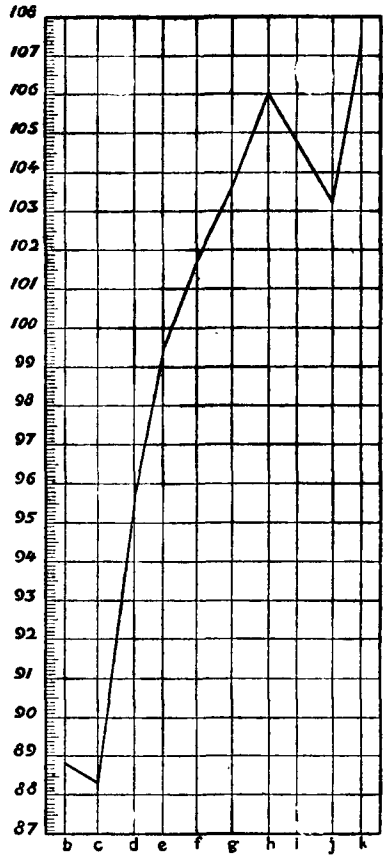


Рис. 22.

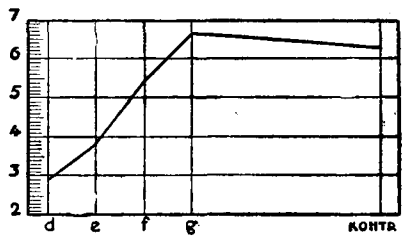


Рис. 23.

Объяснение рисунков.

- Рис. 1. Кривая изменения размеров признака АВ у ♂♂ опыта I.
Рис. 2. Кривая изменения размеров признака НГ у ♂♂ опыта I.
Рис. 3. Кривая изменения размеров признака FH у ♂♂ опыта I.
Рис. 4. Кривая изменения размеров признака IJ у ♂♂ опыта I.
Рис. 5. Кривая изменения размеров признака JG у ♂♂ опыта I.
Рис. 6. Кривая изменения размеров признака АВ у ♀♀ опыта I.
Рис. 7. Кривая изменения размеров признака НГ у ♀♀ опыта I.
Рис. 8. Кривая изменения размеров признака FH у ♀♀ опыта I.
Рис. 9. Кривая изменения размеров признака IJ у ♀♀ опыта I.
Рис. 10. Кривая изменения размеров признака JG у ♀♀ опыта I.
Рис. 11. Кривая изменения размеров признака АВ у ♂♂ опыта II.
Рис. 12. Кривая изменения размеров признака НГ у ♂♂ опыта II.
Рис. 13. Кривая изменения размеров признака FH у ♂♂ опыта II.
Рис. 14. Кривая изменения размеров признака IJ у ♂♂ опыта II.
Рис. 15. Кривая изменения размеров признака JG у ♂♂ опыта II.
Рис. 16. Кривая изменения размеров признака АВ у ♀♀ опыта II.
Рис. 17. Кривая изменения размеров признака НГ у ♀♀ опыта II.
Рис. 18. Кривая изменения размеров признака FH у ♀♀ опыта II.
Рис. 19. Кривая изменения размеров признака IJ у ♀♀ опыта II.
Рис. 20. Кривая изменения размеров признака JG у ♀♀ опыта II.
Рис. 21. Графическое изображение изменения линейных признаков крыла ♀♀ опыта I (к табл. 5).
Рис. 22. Графическое изображение изменения линейных признаков крыла ♀♀ опыта II (к табл. 6).
Рис. 23. Кривая изменения веса куколок в опыте I.
-

