

# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

59(05)

3-85

#150737

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

Т О М **XVII** В Ы П. 1  
VOLUME **XVII** FASC. 1

УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ И КОМПРОСА РСФСР  
НКЗ СССР • **БИОМЕДГИЗ** • МОСКВА • 1938



# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ  
FONDÉ PAR A. N. SEWERZOW

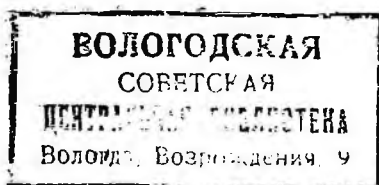
РЕДАКЦИЯ:

Акад. С. А. ЗЕРНОВ (отв. редактор),  
Л. Б. ЛЕВИНСОН (отв. секретарь)

RÉDACTION

S. A. SERNOV, L. B. LEVINSON

ТОМ XVII  
ВЫПУСК 1



УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР

НКЗДРАВ СССР. ГОСУДАРСТВЕННОЕ БИОЛОГИЧЕСКОЕ И МЕДИЦИНСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО  
МОСКВА—1938

150737.

59,  
3-85

Отв. редакция С. А. Зернов, Л. Б. Лезинсон

Сдан в производство 3.II.1937  
Подписан к печати 9.III.1938

Техн. редактор Е. Н. Болдырева  
Выпускающий М. В. Аксенфельд

Уполн. Главлита Б—38931.

Биомедгиз 68.

12 п. л. 18 авт. л.

Емк. п. л. 62 000 зн.

Заказ 1140

Тираж 1 800 экз.

15-я типография ОГИЗ треста «Полиграфкнига» Москва, Мал. Дмитровка, 18.

ФИЛОГЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В СССР ЗА 20 ЛЕТ

Проф. Д. М. Федотов

Из института эволюционной морфологии им. акад. А. Н. Северцова Академии наук СССР

Мощный подъем научной работы в нашей стране, начавшийся со времени Великой Октябрьской революции, сказался и на филогенетических исследованиях. Идея исторического развития животного мира все более и более охватывает исследования советских биологов. Филогения, дающая бесспорные доказательства эволюции животных, привлекает внимание не только зоологов, но и физиологов и биохимиков, вопросы филогении начинают разрабатываться также ими. Вместо отдельных филогенетических работ дореволюционного времени, советскими морфологами проведен целый ряд больших работ по крупным типам беспозвоночных, которые выясняют их филогенетические отношения и связь с другими типами. Большое количество более мелких работ по беспозвоночным выясняет родственные отношения и происхождение отдельных, небольших систематических групп беспозвоночных. Наконец, в целом ряде работ по паразитологии и сельскохозяйственной энтомологии также содержатся филогенетические заключения. Все они в целом сказались и сказываются на общей разработке филогении беспозвоночных, но перечисление их не представляется возможным в этом обзоре, в котором рассматриваются лишь главнейшие филогенетические исследования, начиная с простейших.

В крупнейшей монографии В. Т. Шевякова (1926), посвященной систематике, морфологии, физиологии, размножению, развитию филогении и экологии радиолярий-акантарий, даны соображения о происхождении радиолярий и о родственных отношениях среди радиолярий-акантарий. Автор считает, что радиолярии и солнечники произошли от голых, амебоидных корневожек со слабо дифференцированными экто- и эндоплазмой. Основания для таких соображений следующие. Примитивные представители отрядов *Holacantha*, *Chaupacantha* и некоторые из *Symphycantha* обладают мягким, метаболизирующим телом, а *Acanthochiasma fusiforme*, одна из наиболее примитивных форм семейства *Acanthochiasmidae* может принимать вид амобы и двигаться при помощи частью лобозных, частью разветвленных псевдоподий, типичных для корневожек. Круглая форма тела, тонкие неразветвленные с осевой нитью псевдоподии, типичное разделение протоплазмы на экто- и эндоплазму, отсутствие мембраны центральной капсулы сближают упомянутые выше три отряда радиолярий с солнечниками. Еще более полно сходство между солнечниками и стадиями развития радиолярий семейства *Acanthochiasmidae*. Примитивная организация *Acanthochiasma* и история развития акантарий говорят за то, что *Acanthochiasmidae* надо считать родоначальниками всех акантарий. Шевяков подчеркивает, что стадии развития большинства акантарий напоминают собой взрослых представителей *Acanthochiasmidae*, в частности, у тех и у других нет мембраны центральной капсулы,

нет мионем, имеется гомогенный слой галлерты вместо галлертной мантии и т. д. На основании совокупности данных Шевяков рисует также картину родственных отношений между семействами акантарий.

Эти данные Шевякова интересны не только тем, что они углубляют наши знания о филогенетических отношениях между радиоляриями, солнечниками и корненожками и дают многое для установления родственных отношений в пределах акантарий. Опровергая мнение А. Н. Северцова (1934) о будто бы отсутствии у простейших за исключением колониальных биченосцев онтогенеза, наблюдения В. Т. Шевякова дают вместе с тем примеры анаболии или надставок в развитии у акантарий одного из модусов филэмбриогенеза Северцова. Именно этим путем идет развитие большинства представителей акантарий сравнительно с их низшими формами из семейства *Acanthochiasmidae*. Надо, однако, помнить, что акантарии не являются исключением и что другие простейшие в своем онтогенезе также дают ряд убедительных примеров принципов филэмбриогенезов.

Специальных работ советских зоологов, посвященных филогенетическим отношениям между классами простейших, нет, но в обширной советской учебной литературе, а также в отдельных статьях (В. А. Догель, 1930, Д. М. Федотов, 1933, 1935) этот вопрос затрагивается. Основные положения В. А. Догеля, представляющие в общем мнение большинства, сводятся к признанию родоначальниками всех простейших—протомастигофор, от которых взяли начало мастигофоры, саркодовые и инфузории. Догель допускает двойственное происхождение споровиков, выводя телоспориций от мастигофор, а неоспориций—от саркодовых. Другая точка зрения проводится Д. М. Федотовым (1933, 1935), по которой исходной группой для всех простейших принимается класс саркодовых в лице амебоидных организмов, из которых в процессе эволюции возникают все остальные классы простейших. Дидактически это более удобно и понятно, однако по существу более правильно родоначальной группой всех простейших считать примитивных мастигофор, так как наиболее древние организмы, вероятно, обладали растительным способом питания. Кроме того, даже среди современных наиболее примитивных мастигофор, как известно, до известной степени сходятся основные черты растительного и животного мира. Различия между амебоидными корненожками и примитивными мастигофорами с их едва уплотненной протоплазмой и метаболизирующим телом сводится не столько к морфологическим, сколько к физиологическим особенностям—способу питания, растительному или животному.

В связи с вопросом о происхождении многоклеточных, который вкратце также затрагивался в работах наших зоологов, следует остановиться на двух статьях В. А. Догеля, посвященных происхождению среди простейших многоклеточности (1929, 1935). В первой статье Догель систематизирует фактический материал по умножению числа органелл у простейших и указывает на роль полимеризации как одного из принципов эволюции этого типа животных. Он различает среди простейших шесть категорий переходов от простого одноклеточного индивидуума к колониальному состоянию, от одноклеточности к многоклеточности. При простой полимеризации увеличивается число одной органеллы, например, жгутиков, при комплексной—умножается количество разных органелл—ядер, жгутов, сократительных вакуолей, скелетных частей, придатков тела и т. д. Повторяющиеся части—органеллы располагаются метамерно (*Cyctophantpha strobila*, *Taeniocystis mira*) или антимерно, в последнем случае они расположены или билатерально, или радиально-симметрично (камеры корненожек, раковинки, иглы радиолярий). Приводя возможные

причины развития полимеризации, например, недостаточность одной органеллы при увеличивающемся объеме простейшего, периодический рост раковины многокамерной корненожки, жизнь в кишечнике хозяина, Догель ставит полимеризацию в связь с бесполом размножением. Мысль о том, что многоклеточное состояние у простейших вызывается бесполом размножением, не доводимым до конца, Догель развивает в другой своей статье (1935), приводя примеры разных способов достижения простейшими многоклеточного состояния. Так, сомателлы, полимастигин и гипермастигин с их многими ядрами и многочисленными органеллами, а также двуядерные инфузории являются примерами приближения к многоклеточности без разделения плазматического тела. Грегарины с их протомеритом и дейтомеритом демонстрируют путь к многоклеточности через деление плазматического тела на участки. Многоклеточное состояние у паразитических панцирных биченосцев *Harlozoon* достигается сначала делением первоначально одной клетки на проксимальную и дистальную, а далее последовательным делением дистальной—генеративной клетки на многочисленные клетки, которые временно образуют многоклеточную пластинку. Отпадением всех дистальных клеток и превращением их в генеративные *Harlozoon* вновь переходит к одноклеточному состоянию. Сложный, отличный от упомянутых выше, путь достижения многоклеточного состояния, наблюдающийся в развитии спор слизистых споровиков и приводящий к сложной клеточной дифференцировке, носит, по мнению Догеля, характер адаптации к паразитическому образу жизни. Однако наиболее обычным путем возникновения многоклеточности у простейших является колониальность, также возникающая в результате недоденного до конца бесполого размножения, в итоге чего получается шаровидная колония у свободно подвижных и древовидная—у прикрепленных форм. Догель резонно считает, что из всех разнообразных путей достижения простейшими многоклеточности филогенетическое значение имеет лишь последний. Иными словами, он, как и Федотов (1933, 1935), придерживается общепринятого взгляда на происхождение многоклеточных от примитивных, колониальных биченосцев, имеющих известное сходство с вольвоксом. Оба автора единодушны также и в отрицании самостоятельного положения в системе и филогенетического значения *Mesozoa*, которые признаются ими деградировавшими вследствие паразитизма представителями разных классов многоклеточных. Этот взгляд на *Mesozoa* распространен в литературе и является выводом наиболее вероятным, но еще недостаточно доказанным.

Хотя специальных исследований советских зоологов по филогенезу губок не было, однако, в нашей литературе имеется ряд соображений о филогенетическом положении этого типа, основанных на индивидуальной интерпретации авторами особенностей строения и развития губок. Одни наши авторы придерживаются взгляда о происхождении губок от хоанофлагеллят, независимо от других многоклеточных (Догель, 1930, Матвеев, 1933 и др.), причем, однако, извращения пластов во время развития губок они не признают, т. е. принимают гомологию зародышевых пластов губок и других многоклеточных. Другие придерживаются взгляда Бюкли и Солласа на губок как на совершенно обособленную от других многоклеточных группу—*Parazoa*, и отрицает всякую гомологию между ними. Сюда можно отнести и П. П. Иванова (1937), который склонен отрицать наличие зародышевых пластов у губок, а отсюда он не принимает и извращения у них пластов. Отсутствие тканей у взрослых губок, наличие лишь поклеточной, факультативной дифференцировки, при которой морфологическое строение клетки тела губки определяется

функцией, которую клетка несет в данный момент, являются причинами, которые, по мнению Иванова, сказываются на характере эмбрионального развития губок. Понятие о зародышевых пластах других многоклеточных с их морфологическим и физиологическим содержанием едва ли применимо к губкам. Ресничные клетки амфибластулы губок—не энтодерма, а лишь рано специализировавшиеся в качестве двигательного аппарата клетки личинки. Эмбриональным характером обладают лишь зернистые клетки амфибластулы, так как при искусственном разъединении зернистых и мерцательных клеток (опыт Мааса) только полушарие зернистых клеток обладает способностью к дальнейшему развитию и дает целую губку. Поклеточная факультативная дифференцировка элементов тела губки и способность их за исключением хоаноцитов к передифференцировке, по мнению Иванова, отличают губок от других многоклеточных и сближают их с колониальными простейшими. К этим представлениям Иванова надо, однако, внести некоторые поправки. Согласно результатам недавних опытов Брендштеда (Копенгаген, 1936) с протираем бодяги через мельничный газ, губка представляет своеобразный симпласт, основное вещество которого представлено живой эктоплазмой клеток, а четыре категории клеток тела губки после протираения их через мельничный газ сохраняют свои свойства, реституируя губку без всякой или с незначительной метаплазией. Иными словами, хотя губки и являются всего лишь своеобразным симпластом, однако археоциты совсем не являются столь могущественными элементами, как предполагал Иванов, а клеточные элементы губок обладают значительной устойчивостью.

По мнению других наших авторов (В. М. Шимкевич, 1923, Д. М. Федотов, 1933, 1935, 1936), хотя губки и представляют боковую ветвь многоклеточных, эволюция которых шла в стороне от эволюции прочих типов, однако они произошли от общего с ними гастролоподобного предка. Крайняя примитивность строения и особенности онтогенетического развития (извращение зародышевых пластов) говорят за то, что губки очень рано отделились от общего ствола и, оставаясь прикрепленными формами, почти не эволюционировали. В то же время кишечнополостные, откуда взяли начало все остальные типы билатерально-симметричных животных, долгое время развивались как свободно плавающие формы, вторично пришедшие к прикрепленному образу жизни. На основании радиальной симметрии строения губки и кишечнополостные объединяются в группу *Radiata*, причем В. М. Шимкевич рассматривал их как подтипы, а Федотов—как самостоятельные типы.

Поклеточная хотя и фиксированная, а не факультативная дифференцировка элементов губок (Брендстед), парабазальные тельца воротничковых клеток губок, поразительно сходные с таковыми хоанофлагеллят (Дюбоск и Тюзе, Франция, 1934, 1937), отсутствие у губок ацетилхолина и холинэстеразы, этих химических компонентов нервного возбуждения, свойственных другим типам многоклеточных животных (школа Х. С. Коштоянца), существование у губок стадии стоматобластулы с отверстием и расположением жгутиковых клеток ресничками внутрь в полость стоматобластулы и последующее выворачивание их, удивительно сходные с процессами онтогенеза вольвокса (Дюбоск и Тюзе, 1937), подчеркивают примитивность губок и сходство с колониальными простейшими. Наряду с этим, по позднейшим данным двух последних авторов, сперматогенез, овогенез, оплодотворение и первые стадии развития губок протекают вполне по типу таковых у многоклеточных. Точно так же подкрепляются положения о гомологии зародышевых пластов губок с таковыми других типов. В связи с этим мне представляется необхо-



димым в онтогенезе губок, наряду с примитивными чертами раннего развития, перед достижением стадии амфибластулы (стомобластула с ее изменениями) видеть в более поздних стадиях развития, в превращениях частей амфибластулы, вторичные черты, более измененные сравнительно с чертами онтогенетического развития других типов многоклеточных, хотя бы кишечнополостных. Существование среди древнейших, ископаемых губок многих хорошо моделированных, радиально-симметричных форм, а также строение археоциат и их отношение к губкам (Вологдин А. Г.) заставляют думать, что современные губки являются более деградированными формами сравнительно с древними, ископаемыми их предками.

Сходство ранних этапов онтогенеза губок от стомобластулы до амфибластулы с таковыми у вольвоксов говорит о происхождении предков губок от шарообразных, колониальных простейших, от которых, надо думать, взяли начало и предки кишечнополостных. Но, в то время как предки кишечнополостных долгое время существовали и эволюционировали как свободноплавающие формы, за что говорит наличие уже в среднем кембрии хорошо дифференцированных сцифомедуз, и лишь позже перешли к прикрепленному образу жизни, губки сразу или вскоре после своего возникновения стали прикрепленными формами. Сидячий образ жизни и значительная пассивность в борьбе за существование привели не только к задержке эволюции, но и деградации в строении губок, они были факторами, определившими своеобразие в развитии губок. В силу этого даже современные губки по степени морфологической дифференцировки оказались недалеко ушедшими от колониальных простейших. Хоаноциты же могли быть и у предков кишечнополостных, но прогрессивная эволюция, приведшая к развитию активных, подвижных форм кишечнополостных, могла вызвать редукцию плазматических воротничков у клеток энтодермы, как ненужных при активном способе питания. Мне кажется, легче объяснить исчезновение хоаноцитов у предков кишечнополостных, приняв монофилитическое происхождение их и губок, чем, сводя губки к колонии воротничковых простейших, объяснить причины существования у губок типичных для многоклеточных способов сперматогенеза, овогенеза, оплодотворения, ранних стадий развития и наличия вторичных черт у более поздних стадий их онтогенеза, измененных сравнительно с чертами онтогенеза хотя бы кишечнополостных. Надо помнить, что на всех этих этапах онтогенеза губки более многоклеточны, чем во взрослом состоянии. Надо помнить так же и то, что шаровидная, плавающая колония биченосцев, бывшая прародителем многоклеточных животных, сильно отличалась морфологическими и физиологическими свойствами своих элементов от современных вольвоксов с их резко выраженными чертами растительных организмов.

В результате своеобразного пути эволюции губки заняли обособленное положение среди прочих многоклеточных; с кишечнополостными они связаны лишь несколькими, самыми общими чертами: радиальной симметрией, переходом главной оси зародыша в ось взрослого и развитием из двух слоев. При этом радиальная симметрия губок многолучевая, не ограниченная определенным числом элементов симметрии, тогда как у кишечнополостных преобладающей является четырехлучевая симметрия.

В статьях Догеля (1930) и Федотова (1933, 1935) о филогенетических отношениях между типами беспозвоночных даются в кратком виде построения филогении и кишечнополостных, идя от низших гидроидных к сцифомедузам, сцифополипам и гребневикам, причем в них среди квидарий преимущественное значение в эволюции приписывается прикрепленным формам — полипам. Впрочем, позже Фе-

дотов (1935) подчеркивает важную роль в эволюции кишечнополостных именно свободноплавающих форм. Исследуя мезоглею преимущественно гребневиков, Д. К. Третьяков (1930) сначала приходит к установлению сходства мезоглеи гребневиков и сцифомедуз, которое заключается в базофилии основного вещества, в уплотнении его до хрящеватой консистенции в слоях, граничащих с наружным эпителием тела, и в наличии в мезоглее клеток и опорных волокон. В следующей статье (1936) Третьяков дает соображения о филогенетических отношениях среди кишечнополостных, приписывая, что весьма интересно, главную роль в эволюции их свободноплавающим формам — медузам. Третьяков прежде всего указывает несостоятельность попыток некоторых зарубежных зоологов (Гадзи, 1923, Ус, 1932) доказать, что гребневики произошли от планарий. В частности, Третьяков возражает против признания в онтогенезе гребневиков типа развития плоских червей, сходясь с П. П. Ивановым в том, что у гребневиков нет зачатка мезодермы. У них существует зачаток лишь мускулатуры, одной ткани, а не мезодермы с ее многочисленными дериватами (Иванов). Подчеркивая существование четырехлучевой симметрии, столь характерной для гидромедуз, на стадиях развития коралловых полипов (*Edwardsia*), у сцифистом сцифомедуз и у личинок гребневиков, Третьяков приписывает этому филогенетическое значение и, исходя из четырехлучевой симметрии гидромедуз, ведет свое построение от медуз. Он полагает, что в эволюции гидрополипов последние дали начало передсцифоидной медузе. Исходя из симметрии и строения гастральной полости сцифополипов, Третьяков выводит их не от гидрополипа, а от гидромедузы (правильнее от передсцифоидной медузы). Путем дальнейшей эволюции передсцифоидной медузы от нее возникли и сцифомедузы, у которых передсцифоидный полип стал временной стадией онтогенеза. Наличие четырехлучевой симметрии в ряде строения развивающегося гребневика заставляет Третьякова выводить ктенофор не от личинки актиний, как думали некоторые другие зоологи (Гейдер), а от передсцифоидной медузы, в форме неотенической личинки последней. Таким образом, основным стволом в эволюции кишечнополостных, по Третьякову, являются гидромедуза, передсцифоидная медуза и гребневики, тогда как гидрополипы и сцифополипы являются боковыми его ветвями.

Преобладание в лучевом строении кишечнополостных именно четырехлучевой симметрии, у гидромедуз в наиболее резком виде, наличие ее, как отмечал Третьяков, на стадиях развития ряда представителей высших классов, более высокая организация медуз сравнительно с полипами, несущими черты известной деградации, связанные с прикрепленным образом жизни, полное отсутствие в онтогенезе гребневиков указаний на существование прикрепленных стадий, несомненно вторичный позднейший характер как ползающего образа жизни ктеноплан и целоплан, так и прикрепленного образа жизни *Tialfiella*, что ясно видно из их онтогенеза, заставляют признать основной группой в эволюции кишечнополостных свободноплавающие формы. Вопрос будет заключаться в том, признавать ли гребневиков, как думает Третьяков, возникшими от медуз, или рассматривать, как делает Мэкбрайд (1914), гребневиков основным стволом, а остальные классы кишечнополостных, перешедшие к прикрепленному образу жизни, его боковыми ветвями. Вся совокупность данных строения и в особенности онтогенеза кишечнополостных скорее говорит за то, что гребневики развились из каких-то медуз и притом до приобретения ими прикрепленных форм, так как и в организации, и в эмбриологии гребневиков ясно выражена более высокая степень развития сравнительно с таковыми остальных классов кишечнополостных.

Можно упомянуть еще о некоторых работах советских ученых, которые подкрепляют наши представления о низком положении кишечнополостных в системе животных. М. В. Остроумова (1937) на основании опытов по изучению организационного центра в гипостоме гидроида — *Moerisia*, делает сопоставление гастротрулы позвоночного, у которой организационный центр, связанный с губой blastopora, играет роль лишь в жизни зародыша, с гидроидом, как организмом, обладающим в гипостоме организационным центром, в течение всей своей жизни. Наконец, работами В. Н. Борсук и Н. А. Вержбинской (1933) и Н. А. Вержбинской (1935) по изучению биохимии мышечного сокращения у кишечнополостных установлено, что кишечнополостные, не считая губок, стоят ниже всех остальных типов многоклеточных. Вместо фосфагенов главным источником энергии мышечного сокращения у кишечнополостных служит ортофосфат. При сокращении мышц в анаэробных условиях, например у черноморской медузы *Pilema pulmo*, происходит распад лабильного фосфата, небольшое уменьшение количества стабильного фосфата и накопление ортофосфата.

Филогенетическим отношениям и системе плоских паразитических червей посвящена статья Б. К. Быховского (1937), в которой эти вопросы трактуются по-новому. Подобно Яницкому (Польша), Быховский придает значение основного филогенетического признака присутствию или отсутствию церкомера или прикрепительного диска с крючьями на заднем конце тела. Он имеется у личинок и у взрослых форм моногенетических сосальщиков, гомологом его Быховский считает заднюю часть онкосферы ленточных червей с ее крючками. Прикрепительный диск на заднем конце тела отсутствует как на стадиях развития, так и у взрослых форм дигенетических сосальщиков. На основе прежде всего этого Быховский резко разделяет сосальщиков на два класса: *Trematoda* — дигенетические сосальщики и *Monogenoidea* — моногенетические и объединяет последних вместе с ленточными червями в надкласс *Cercomorphae* (Janicki) Burchowsky. Указывая на ряд отличий в строении между дигенетическими и моногенетическими сосальщиками, Быховский сходство в строении их считает конвергенцией, не указывающей на филогенетическое родство. На основании анализа строения *Gyrocotylidae* и данных Рушковского (1932) о характере личинки *Gyrocotyle igna*, Быховский приходит к заключению о сходстве между *Gyrocotylidae* и моногенетическими сосальщиками. На этом основании он выделяет отряд *Gyrocotylidae* из ленточных червей и устанавливает для него новый класс — *Gyrocotylidea*, объединяя его с классом *Monogenoidea* в группу *Monogenoidei* (subsuper classis). Другую группу надкласса *Cercomorphae* составляют *Cestoidei* (новый subsuperclassis), в которую входит класс *Cestoidea* Rudolphi с подклассами *Cestodaria* и *Cestoda* Monticelli. Подклассу *Cestodaria* отвечает отряд *Amphilinidae* Poche, подкласс *Cestoda* сохраняется без изменений. Быховский предполагает, что плоские паразитические черви произошли от рабдоцелид в виде двух совершенно независимых ветвей. Одну ветвь составляют дигенетические сосальщики, другую — моногенетические и ленточные черви, причем во второй ветви сначала появились моногенетические черви, эктопаразиты, которые могли временно покидать своих хозяев. Эволюция этой группы быстро пошла по двум направлениям: одно, более раннее, в сторону эктопаразитизма, дало начало моногенетическим сосальщикам; другое, в сторону эндопаразитизма, привело к развитию ленточных червей. Быховский думает, что от направления, давшего начало моногенетическим сосальщикам, взяли начало *Gyrocotylidea*, приспособившиеся к эндопаразитизму и представленные в настоящее время малочисленными остатками. Он полагает,

что из ленточных червей раньше возникли Cestodaria, более древние формы которых в виде Procestodaria исчезли вместе с их предполагаемыми хозяевами — мезозойскими рептилиями.

Взгляды Быховского на филогенетические отношения и систему плоских паразитических червей пока недостаточно обоснованы фактами. Различиям в строении моногенетических и дигенетических сосальщиков он придает принципиальное значение, а сходству — значение конвергентных признаков. Чтобы подчеркнуть важное значение наличия прикрепительного диска с крючками на заднем конце, Быховский обходит различия в организации моногенетических сосальщиков и ленточных червей хотя бы в отношении половой системы, различия в которой он сам признает весьма значительными. Если не считать различий в деталях разных систем, вся совокупность основных черт строения моногенетических и дигенетических сосальщиков настолько отлична от основ строения ленточных червей, что вряд ли можно сосальщиков разбивать на два филогенетически далеких класса, а тем более нельзя объединять моногенетических сосальщиков с ленточными червями в один надкласс. Если онтогенез не даст дальнейших подтверждений сходства между ленточными червями и моногенетическими сосальщиками, придется признать конвергенцией образование заднего прикрепительного аппарата у обеих групп, как адаптивного признака, возникшего в связи с условиями личиночного развития тех и других. Проще отказаться от признания гомологии внешнего признака, чем принимать конвергентными ряд черт внутреннего строения моногенетических и дигенетических сосальщиков и закрывать глаза на ряд крупных различий в строении моногенетических сосальщиков и ленточных червей. Более обосновано у Быховского сравнение организации моногенетических сосальщиков и Gyrocotylidae; возможно, что он прав, сближая эти группы. Вряд ли также допустимо даже в виде схемы давать картину эволюции с указанием геологических периодов и объема ветвей в разные периоды для форм, ископаемых остатков которых не существует. Быховский несомненно прав в том, что ленточных червей нельзя выводить из дигенетических сосальщиков, они слишком специализированные группы, но, в сущности говоря, почти также специализированы и моногенетические сосальщики, чтобы можно было их считать родоначальниками ленточных червей. Палеонтологических доказательств большей древности моногенетических сосальщиков сравнительно с ленточными червями нет, анатомия их различна, а эмбриология тех и других, кроме раннего развития прикрепительного диска, пока никаких сходств не дает.

Нужны дальнейшие доказательства анатомической и эмбриологической близости моногенетических сосальщиков и ленточных червей для признания филогенетических предположений Быховского, пока же более правдоподобным будет допущение происхождения моногенетических и дигенетических сосальщиков от общего рабдоцельного предка. Ленточные черви также произошли от каких-то рабдоцелид, но предки их, вероятно, сначала были эктопаразитами, что привело к развитию у них сильных органов прикрепления, сравнимых, но не гомологичных с таковыми моногенетических сосальщиков, и которые сейчас проявляются в развитии ленточных червей в виде филогенетических «остатков». Морфологические различия между сосальщиками и ленточными червями велики, но они покрываются тем разнообразием, которое наблюдается у турбеллярий Rhabdocoela, ввиду чего вполне допустимо родоначальника как для сосальщиков, так и для ленточных червей выводить из этой группы червей.

Интересный анализ организации немертин, дающий возможность выяснить отношение немертин к плоским червям и их положение

в системе, дается Н. А. Ливановым<sup>1</sup>. Ливанов, исходя из представления об эволюции как процессе приспособительном, различает у немертин ряд черт прогрессивно-эволюционирующих, широко-адаптивных, связанных с активной подвижностью и с более совершенной ориентировкой в пространстве. К ним он относит: удлинненно-червеобразную форму тела, стабилизацию на переднем конце рта, образование головной лопасти, трубчатую форму кишечника и развитие анального отверстия, мощное развитие туловищной мускулатуры, дифференцировку головного мозга, церебральных органов и туловищной нервной системы, а также кровеносной системы. Развитие последней связано с трубчатой формой кишки и стабилизацией рта и с необходимостью питания прежде всего передней части тела (головной лопасти, головного мозга и церебральных органов). Признаком эксцессивно-адаптивным является хобот — орган нападения и защиты. В результате эволюции, связанной с активным, хищным образом жизни, у немертин достигается значительное повышение всей организации сравнительно со строением турбеллярий. Вместе с тем ряд черт строения немертин сохраняет примитивный характер, как, например, мерцательный покров, внутренняя мезенхима, простые мешчатые гонады и протонефридии. В дополнение к работе Ливанова можно упомянуть об исследованиях Г. А. Шмидта (1929—1937), который установил новый тип онтогенетического развития некоторых немертин и показал роль экологических моментов в эволюции типов эмбрионального развития этих червей.

После этого вряд ли можно оставлять немертин, как, к сожалению, часто еще делается и в советской, и в иностранной литературе, среди низших плоских червей. Ливанов прав, выделяя немертин из плоских червей и придавая им значение самостоятельного типа. Это тем более необходимо потому, что появление у немертин кровеносной системы связано с развитием у них впервые среди червей, стоящих ниже аннелид, целомических полостей. В онтогенезе немертин, как известно, имеется мезодермальный зачаток и развитие целома, а по некоторым авторам, части целома сохраняются и у взрослых немертин. Признавая немертин самостоятельным типом, никто не отказывается от признания филогенетических связей немертин с ресничными червями. Однако для более точного определения положения немертин в системе и их родственных отношений к другим червям необходим еще морфологический анализ эмбриогенеза, но для этого надо знать развитие примитивных немертин, которое не осложнено регрессивными процессами, столь резко выраженными в онтогенезе большинства немертин.

К работам по анатомии, эмбриологии и отчасти регенерации типичных кольчатых червей и мизостомид, которые выясняют их филогению, относятся исследования Н. А. Ливанова и его школы, С. И. Тимофеева, П. П. Иванова, Г. А. Шмидта, П. Г. Светлова, Д. М. Федотова и некоторых других. Кроме того, в статьях о филогении беспозвоночных В. А. Догеля и Д. М. Федотова, которые цитировались выше, затрагивается и филогения аннелид.

Ливанов (1924) на основании изучения нервной системы ряда полихет разработал понятие о невросомите аннелид, проверенное затем его учениками на других формах полихет, на олигохетах и пиявках. По Ливанову, невросомит полихет состоит из метамера брюшной нервной цепочки и трех пар кольцевых нервов. Нервы первой и третьей пары являются преимущественно двигательными и иннервируют кольцевую и продольную мускулатуру тела, вторая

<sup>1</sup> Данные морфологического анализа немертин, а также полихет и пиявок (см. ниже) взяты из любезно предоставленных Н. А. Ливановым рукописей.

пара нервов — преимущественно чувствительная и образована чувствительными нервами спинной и брюшной стенок тела и двигательными нервами параподий. Наиболее постоянными в невросомите являются первая и третья пары двигательных нервов, хотя их число может увеличиваться с увеличением длины сегмента. Средняя пара чувствительных нервов зависит от степени развития органов чувств, подвержена в силу этого изменениям у разных форм полихет и часто не бывает кольцевой. К исходному положению ближе всего стоит невросомит Eunicidae. Этот тип невросомита является общим также и для олигохет и пиявок, в нервной системе которых имеется ряд изменений, связанных с эволюцией этих групп и позволяющих делать известные филогенетические выводы. У ряда олигохет (Lumbriculidae) в связи с добавочной кольчатостью сегментов к трем парам невросомита добавляется четвертая пара двигательных (смешанных) нервов, которые в средних сегментах тела становятся кольцевыми; вторая пара чувствительных нервов, хотя нет параподий, содержит двигательные волокна, иннервирующие мускулатуру щетинок (Изосимов, 1926). Представители низших олигохет — Phreoguctidae (Егерев) имеют невросомит с тремя парами нервов. Для пиявок характерно, кроме наличия небольшого числа клеток глии и связанного с этим резкого обособления ганглиозных клеток в пакеты, существование также трех пар нервов в невросомите и обособление чувствительных нервов второй пары на спинной и брюшной нервы. Сходство состава невросомита из трех пар нервов у пиявок и низших олигохет Phreoguctida при наличии других общих черт между ними заставляет Ливанова искать предков пиявок среди именно этих форм олигохет. Lumbriculidae с их невросомитом из четырех пар нервов, вопреки мнению Михаельсена, нельзя ставить в близкие филогенетические отношения к пиявкам, так как нет никаких оснований допустить у последних редукцию четвертой пары нервов. Несомненно, что невросомит аннелид в разработке его Ливановым является важным морфологическим компонентом сегмента членистого червя и одним из критериев для установления филогенетических отношений кольчатых червей. В связи с этим важно было бы развить и применить к олигохетам и пиявкам понятие об ангиосомите, как метамере кровеносной системы, которое разработано С. И. Тимофеевым (1923—1930) на целом ряде полихет. Ангиосомит как метамера кровеносной системы, в котором главным морфологическим и функциональным элементами являются висцеральная и периферическая кровеносные дуги, образующие в каждой половине сегмента циркуляционное кольцо, обеспечивающее кровообращение внутри сегмента, также является важным компонентом сегмента аннелид, хотя и уступающим по своему филогенетическому значению невросомиту. Большая пластичность кровеносной системы сравнительно с нервной снижает филогенетическое значение ангиосомита сравнительно с невросомитом. Если при изучении различных семейств полихет, как показывают работы Тимофеева, кровеносная система при его постановке вопроса дает известные критерии примитивности и высоты организации полихет, то и для соображений о родственных отношениях между полихетами, олигохетами и пиявками в целом понятие об ангиосомите несомненно также даст новые критерии для выяснения их филогении.

В исследованиях Ливанова с его школой и Тимофеева внимание было обращено на изучение морфологических компонентов типичного сегмента тела взрослых аннелид. Не делалось попыток разграничить ларвальные и постларвальные сегменты, хотя указания на отличия в строении, например, ангиосомитов некоторого числа передних сегментов от других в работах Тимофеева даются. Между

тем для филогенетических отношений как между семействами полихет, олигохет и пиявок, так и между этими группами аннелид в целом несомненно является важным установление числа ларвальных сегментов. Как известно, П. П. Иванов (1923, 1928, 1937) считает кольчатых червей гетерономно-членистыми формами, состоящими из некоторого небольшого числа ларвальных (трохофоральных) сегментов и из постларвальных (метатрохофоральных) сегментов, принципиально отличных друг от друга анатомическими и эмбриологическими признаками и способом регенерации. Ларвальные сегменты возникают в теле личинки полихет, причем их мезодерма сразу сегментируется под влиянием эктодермальной сегментации в связи с появлением пароподий и ганглиозных утолщений нервной системы. Постларвальные же сегменты возникают из задней концевой зоны нарастающей в виде серии последовательно возникающих сомитов, причем мезодерма их еще до появления внешней членистости уже расчленена на метамеры. Таким образом, личиночному телу с небольшим числом личиночных сегментов противопоставляется зачаток туловища червя с его многочисленными постларвальными сегментами, но в итоге оба зачатка дают тело взрослого червя. Особенности строения пароподий или щетинок, отсутствие нефридиев или наличие аберрантных нефридиев, отсутствие околокишечного плексуса и иное расположение кровеносных сосудов, более глубокое положение и сближенное расположение ганглиев брюшной цепочки, отсутствие половых желез и схизоцельный характер полости тела характеризуют ларвальные сегменты взрослого червя. Восстановление при регенерации переднего конца тела полихет и олигохет лишь ларвальных сегментов дополняет характеристику этих сегментов. Иванов отмечает, что число ларвальных сегментов является постоянным для каждого семейства. Наиболее ясно, хотя не всегда, деление тела на ларвальные и постларвальные сегменты выражено у полихет как в онтогенезе, так и у взрослых. У олигохет анатомия и экспериментальные данные (Иванов, Ласточкин, 1922, Светлов, 1937) ясно доказывают существование ларвальных сегментов, но они плохо выражены у них в онтогенезе. Иванов ставит это в связь с отсутствием у олигохет личинок и деградацией поэтому личиночных признаков. Хотя трохофоральная мезодерма у олигохет обособляется раньше метатрохофоральной, но развитие ее происходит после образования передних постларвальных сегментов. Что касается пиявок, то у них к ларвальным сегментам Иванов относит передние 4—5, в частности, 5 передних сегментов *Acanthobdella*, имеющих щетинки и некоторые особенности мускулатуры и лишенные нефридиев. Однако в онтогенезе пиявок они выражены еще хуже, чем у олигохет. Иванов склонен видеть в головном зачатке Берга зачаток ларвальных сегментов пиявок. Несомненно, отклонения в развитии пиявок от типа развития полихет (личиночный тип развития глоссосифонид и несвободный личиночный тип развития ихтиобделлид и челюстных пиявок, Шмидт, 1936) должны были привести у них к деградации в развитии ларвальных сегментов еще в большей степени, чем у олигохет. Иванов, отмечая, что хотя онтогенез олигохет и пиявок в целом ясно указывает на происхождение тех и других от полихет, но однако филогенетические связи пиявок с олигохетами яснее по данным анатомии, чем эмбриологии.

Действительно, в организации взрослых пиявок черты ларвальности передних сегментов тела выражены ясно — сближенное расположение ганглиев брюшной цепочки, отсутствие нефридиев, существование кольцевых кровеносных сосудов, отсутствующих в других последующих сегментах, и некоторые другие черты отличают передние сегменты от прочих. Вопрос заключается лишь в том, сколько ларвальных сегментов имеется у пиявок—5 или 6. Данные анатомов

как советских (Ливанов), так и зарубежных (Скрибан и Аутрум) расходятся. Между тем для более точного выяснения филогенетических связей пиявок с той или иной группой олигохет необходимо точно установить, какое количество ларвальных сегментов имеется у пиявок, так как тогда у нас будет лишний критерий филогенетического характера. Иными словами, необходим морфологический анализ строения всех пиявок для установления у них числа ларвальных сегментов. Собственно говоря, таковой нужен и для олигохет. Исследования Светлова (1928) над развитием высших олигохет — дождевых червей, и Шмидта (1917—1936) над развитием пиявок, глоссосифонид и ихтиобделлид показали близость цитотипического периода онтогенеза олигохет и пиявок с таковым полихет, пояснили ряд особенностей цитотипического и органотипического периодов развития этих групп сравнительно с полихетами (изменение условий обитания, физиологические условия развития, Шмидт). Однако они мало дают для выяснения положения с ларвальными сегментами. Может быть, в этом отношении ответ даст онтогенез низших представителей глоссосифонид, у которых, по словесному сообщению Г. А. Шмидта, ему удалось найти и другие примитивные черты раннего онтогенеза полихет.

Возвращаясь к полихетам, надо остановиться на морфологическом анализе их организации, который дает Н. А. Ливанов. Свободноподвижный, хищный образ жизни полихет отразился на общем повышении всей их организации, сказался на выработке систем органов, присущих высшим типам, на развитии метамерии. Все это дало большие возможности полихетам в борьбе за существование и привело к развитию характерного плана строения. Ливанов отмечает у полихет ряд черт широко-адаптивных, прогрессивно эволюционирующих, и более узко-адаптивных. Такими широко-адаптивными чертами, связанными с движением и ориентировкой в пространстве, являются пароподии, дифференцировка их мускулатуры и отделение спинных мышц туловища от брюшных, а также развитие спинных и брюшных циррусов и жабр. Образование метамерного целома, имеющего опорное значение для внутренних органов, и связанное с развитием упомянутых черт, ведет к появлению другого комплекса прогрессивных, широко-адаптивных признаков строения. Происходит дифференцировка целомической мускулатуры (продольных лент) и двигательной части невросомита, появление пограничных образований, развитие кровеносной системы, метамерной выделительной системы и дифференцировка метамерных гонад. К признакам также широко-адаптивным, но обязанным своей дифференцировке более совершенной ориентировке в среде и не связанным с рассмотренными выше, Ливанов относит прогрессивное развитие головного мозга, органов чувств (антенны, глаза) и дифференцировку чувствительной части невросомита. Выработка кутикулярного покрова на смену ресничного низших червей и образование защитных трубок относятся к комплексу адаптивных признаков защитного значения. Наконец, в строении кишечника наблюдается развитие узко-адаптивных черт, связанных с использованием различного пищевого материала.

Такая картина организации полихет, являющейся результатом эволюции как адаптивного процесса, дает ясное представление о положении их в системе, об отношении к соседним типам животных; Ливанов правильно отмечает, что в сравнении, например, с немертиями, вся организация полихет является большим шагом вперед. Вместе с тем в таком изложении становится ясной возможная филогенетическая связь полихет как с соседними группами кольчатых червей, так и с другими типами, прежде всего с членистоногими.

Не останавливаясь на олигохетах, так как особенности их организации без особого труда связываются с переменной образа жизни



их полихетных предков, ушедших из моря в пресные воды и к жизни в земле, с чем связан также и ряд особенностей их онтогенеза (Светлов, Шмидт, Иванов), можно перейти к пиявкам в трактовке их организации, данной Ливановым.

Ливанов подчеркивает, что пиявки являются мелкими хищниками, ведущими эктопаразитический образ жизни, но с периодами свободного существования. Даже временный эктопаразитизм ведет к односторонней специализации, к приспособлениям для прикрепления к хозяину для получения пищи и сохранения пищевых запасов, для усиления размножения. Это ведет к появлению черт узко-адаптивных и порой эксцессивно-адаптивных. Прогрессивные широко-адаптивные черты, играющие столь важную роль в организации полихет с их активным, подвижным, хищным образом жизни, у пиявок, ведущих лишь временно свободное существование, не получают ведущего значения. В связи с таким образом жизни связано появление особенностей в строении пиявок, отличающих их от олигохет, филогенетически связанных с ними.

Ливанов различает следующие узко-адаптивные черты пиявок, связанные с эктопаразитизмом: образование задней присоски, стабилизация числа сегментов, выработка областей тела, вторичная кольчатость сегментов, исчезновение щетинок и образование передней присоски, редукция колец передних и задних сегментов, концентрация соответствующих ганглиев в подглоточную и анальную массы, смещение ануса. Образование задней присоски как органа прикрепления сказалось на развитии диагональной мускулатуры, на особом развитии мезенхимы с механической функцией и на редукции центрального целома. Другой ряд узко-отчасти эксцессивно-адаптивных черт, связан с паразитическим питанием, куда относятся образование хобота или челюстей, дифференцировка средней кишки с ее боковыми выростами как резервуара для запаса пищи, отсюда редукция и исчезновение кровеносной системы и параллельное развитие периферического целома. Наряду с этим в организации пиявок имеется ряд прогрессивно-типовых черт, как-то: замкнутые нефридии, образование из их воронок цилио-фагоцитарных органов, дифференцировка чувствительных нервов невросомита на спинной и брюшной нервы, своеобразное развитие глии и пакетирование ганглиозных клеток и некоторые другие. К типовым признакам Ливанов относит половой аппарат, но отмечает и в нем ряд эксцессивных признаков, полное отделение гонад от целома, развитие выводных протоков, гиподермальная импрегнация и т. д.

К сожалению, и здесь, как и в характеристике организации полихет, Ливанов не останавливается на ларвальных и постларвальных сегментах, отчего его анализы не вскрывают всей полноты морфологии аннелид. Все же и этот анализ, данный Ливановым, рисует яркую картину морфологии пиявок и их отношение к олигохетам. В своей работе (1931) Ливанов выясняет филогенетические отношения между этими группами в следующем виде. Он отрицает (вопреки мнению Михаельсена) значение *Agriodrillus vermivorus* как переходной формы между олигохетами и пиявками, доказывая возможность происхождения пиявок не от *Lumbriculidae*, а от более примитивных *Phreogryctidae*. Известное сходство *Agriodrillus* с пиявками является конвергенцией в связи с хищным образом жизни, что позже было доказано подробным исследованием Изосимова (1934). Общие черты в строении имеются не между *Lumbriculidae* и пиявками, а между пиявками и *Phreogryctidae*. Так, нефридии у *Phreogryctidae* начинаются с VII переднего сегмента, что типично для *Acanthobdella* и многих пиявок; невросомит у тех и других имеет три пары нервов, в передней части тела имеется 5 пар петель кровеносной системы. У *Phreo-*

gustidae и у тех пиявок, у которых существует кровеносная система, в спинном сосуде имеются метамерные клапаны, напоминающие метамерные скопления клеток в сосуде ихтиобделлид. У тех и у других мускулатура кишечника состоит из внутренних кольцевых и наружных продольных мышц. Организация Lumbriculidae в этих отношениях отлична и пиявки менее сходны с ними.

Что касается Branchiobdellidae, то они обладают рядом черт, сходных с таковыми пиявок, как, например, задняя присоска, стабилизация числа сегментов, образование областей тела, отсутствие щетинок, расположение мускулатуры кожномускульного мешка, строение нервной системы, брюшной цепочки и невросомита, положение гонад и т. д. Однако все эти признаки имеют иной характер, чем у пиявок. Так, число сегментов тела Branchiobdellidae вдвое меньше, чем у пиявок, задняя присоска образована всего двумя сегментами, диагональные мускулы проходят иначе, чем у пиявок, в невросомите нет дифференцированного спинного нерва, а кольцевые нервы проще и т. д. Типичное развитие целома, полное отсутствие мезенхимы, строение средней кишки, наличие в спинном кровеносном сосуде Herzogger и в особенности строение полового аппарата указывают на принадлежность Branchiobdellidae еще к олигохетам. Ливанов, выводя ствол пиявок от низших олигохет (Phreogryctidae), считает Branchiobdellidae боковой его ветвью, но находящейся еще в пределах олигохет. Принадлежность к пиявкам промежуточной группы акантобделлид, согласно еще прежним исследованиям Ливанова, несомненна, и отнесение их Михаэльсеном к олигохетам является ошибкой. Ливанов различает три филогенетические ветви пиявок: Acanthobdellea, Rhyncobdellea и Gnathobdellea, а предков олигохет и берущих от них начало пиявок он, естественно, видит в полихетах.

Из сопоставления организаций Phreogryctidae и пиявок, которое дается Ливановым, видно, что целый ряд общих черт между ними основан на сходном числе ларвальных (передних) сегментов и их признаках. Этим подчеркивается отмеченная выше необходимость точного анализа ларвальных сегментов у пиявок и Phreogryctidae.

Схема филогенетических отношений между основными группами кольчатых червей и, в частности, соотношений между семействами ринхобделлид, данная Ливановым на основании сравнительной анатомии, подтверждается эмбриологическими исследованиями Г. А. Шмидта (1917—1937).

Изучив в ряде работ эмбриональное развитие ихтиобделлид и отчасти глоссосифонид, Шмидт различает три исторические стадии или типа развития кольчатых червей: трохофорный с планктонной личинкой (архианнелиды и полихет), неличиночный, когда нет личинки (полихеты, низшие олигохеты — Microdrili, пиявки — глоссосифониды), и несвободный личиночный, когда имеется подвижный зародыш, живущий в коконе и заглатывающий белковую массу (высшие олигохеты — Megadrili, пиявки-ихтиобделлиды и челюстные). Происхождение и смена этих типов развития связаны с переменной предками условий жизни. В результате перехода полихетных предков из моря в пресные водоемы и приспособлений к новой среде возникли олигохеты и пиявки. В связи с этим из трохофорного, более примитивного, типа развития возник неличиночный тип. Крупные богатые желтком яйца, отсутствие личиночного питания, отсюда отсутствие или слабое развитие личиночных органов, другой тип развития экто-, энто-, и мезодермы и ряд вторичных черт характеризуют неличиночный тип развития. У форм, более специализированных по строению и экологии, из неличиночного типа возникает несвободный личиночный тип развития, у которого более специализированы сравнительно с неличиночным типом дробление и способы

образования зародышевых листков. Шмидт отмечает, что анатомические данные говорят об общности происхождения хоботных и челюстных пиявок и что глоссосифониды, в частности по своей организации (нервная система, кровеносная и лакунарная) и по образу жизни (эктопаразиты преимущественно улиток и вообще медленнодвигающихся животных), более примитивны, чем ихтиобделлиды. К таким выводам приводят и данные эмбриологии. Эмбриология глоссосифонид характеризуется следующим: крупные богатые желтком яйца, нежные коконы с малым количеством белковой жидкости, неличиночное развитие и почти полное отсутствие провизорных органов. Для ихтиобделлид характерны: крошечные яйца, толстые коконы с большой массой белка, несвободная личинка с провизорной глоткой с личиночным кожным эпителием, без головной лопасти и личиночных нефридиев. Ранние стадии развития: дробление, образование личиночной мезенхимы, развитие первичных зародышевых листков, вентральное положение зародышевых полос у ихтиобделлид отличаются от раннего развития глоссосифонид. Отличия их поздних стадий от таковых глоссосифонид состоят в дегенерации личиночной эктодермы, в образовании дефинитивных покровов из эктодермальных телобластических полос и в развитии центральной нервной системы из телобластических полос. Увеличение раннего зародыша ихтиобделлид ростом бластоцеля осмотическим путем Шмидт считает указанием на происхождение ихтиобделлид от форм с яйцами, богатыми желтком. Еще более важным в этом отношении является сходство поздних стадий развития ихтиобделлид и глоссосифонид, оно касается формы зародыша, строения зародышевых полос и их отношения к зачатку эктодермы и некоторых других черт стадий ихтиобделлид после окончания заглатывания желтка. Отсюда Шмидт делает вывод о происхождении эмбриональных приспособлений ихтиобделлид от таковых глоссосифонид, что вместе с анатомическими данными говорит о том, что ихтиобделлиды являются высоко специализированной ветвью глоссосифонид. Принимая мнение авторов об общем происхождении глоссосифонид и челюстных пиявок и основываясь на существовании ряда вторичных черт в строении челюстных пиявок, Шмидт приходит к заключению, что несвободный личиночный тип развития челюстных пиявок с рядом их провизорных органов развился от форм с неличиночным типом развития, имевших крупные богатые желтком яйца. Сравнение несвободных личиночных типов развития челюстных пиявок и ихтиобделлид показывает, что у личинок ихтиобделлид нет головной лопасти, которая обычно имеется у личинок челюстных пиявок, нет личиночных протонефридиев, личинка ихтиобделлид на ранних стадиях мало подвижна и шаровидна, тогда как у челюстных она подвижна уже на ранних стадиях. Если к этому добавить особенности дробления, вентральное положение зародышевых полос и отсутствие головного зачатка у ихтиобделлид, станет ясным, почему Шмидт, несмотря на существование у этих групп пиявок несвободного личиночного типа развития, считает, что личиночные типы развития челюстных пиявок и ихтиобделлид возникли параллельно.

Филогенетическую схему отношений между полихетами, олигохетами и пиявками на основе анатомических и эмбриологических данных с учетом экологии и физиологии онтогенеза Шмидт рисует в следующем виде. В основе всех трех групп стоит общий полихетный предок, от которого, с одной стороны, взяли начало современные полихеты, с другой, — произошел общий предок олигохет и пиявок. От родоначальной формы олигохет произошли две их ветви — *Microdrili* и *Megadrili*. Общий предок пиявок произошел от олигохетной формы и дал две ветви: *Acanthobdellea* и ветвь, разделившуюся

на две—*Rhynchobdellea* (Glossosiphonidae и Ichthyobdellidae) и *Arhynchobdellea* (Gnathobdellidae и Herpobdellidae).

Филогенетическая схема Шмидта вполне приемлема, а достоинство его работ, помимо тщательности и богатства фактического эмбриологического материала, заключается еще в том, что он учитывает роль образа жизни в истории развития формы и эволюции их онтогенеза, и экспериментами стремится связать особенности физиологии развития с морфологией онтогенеза пиявок, как это делает и Светлов (1928) по отношению к онтогенезу олигохет.

В определении филогенетического положения своеобразных кольчатых червей мизостомид до сих пор существуют две крайности. Иногда их помещают среди тардиград и пентастомид, чаще включают в число типичных полихет, порой даже просто как одно из семейств *Nereitopha*.

Федотов (1925—1937) в ряде работ дал морфологический анализ строения мизостомид и выяснил их положение в системе. Нахождение им в свое время *Protomyzostomum* с расположением параподий на краях тела в два ряда, с пятью парами боковых органов над параподиями, с длинной лестничного типа нервной системой, с кишечником с терминальным положением ротового и анального отверстий и наличием большого числа боковых ветвей средней кишки, а также с несколькими парами нефридиев делает совершенно ясной принадлежность мизостомид к кольчатым червям. Анализ строения мизостомид, состоящих из пяти сегментов, без резких границ между ними, глубокое положение в теле нервной системы, обычно сильно концентрированной, отсутствие настоящих диссепиментов и схизоцельный характер полости тела, положение нефридиев и половых желез, а также данные авторов об онтогенезе мизостомид (эктодермальная сегментация, вызванная закладкой параподий, нечленистый характер зачатка мезодермы и другие признаки), заставляют признать сегменты мизостомид ларвальными. Иными словами, мизостомиды состоят из одних лишь ларвальных сегментов и, лишенные зоны нарастания на заднем конце тела, не имеют постларвальных сегментов, характерных для многочленистых полихет. Отсюда можно сделать вывод о том, что мизостомиды являются потомками неотенической личинки полихеты. Приспособление к определенному образу жизни на иглокожих, преимущественно на морских лилиях, которое длится, судя по характерным деформациям скелета ископаемых морских лилий, несомненно с девона, а по не вполне еще доказанным данным—с силура, т. е. более 300 миллионов лет, привело к развитию крайней специализации и деградации в строении этих форм. Круглая форма тела, радиальное расположение параподий и боковых органов, превращение параподий в ходильные ножки, а боковых органов из органов чувств в присоски, разветвленный характер средней кишки, гермафродитизм и сильное развитие половой системы со сложными выводными и копулятивными органами и ряд других черт являются примерами идиоадаптаций к жизни на ограниченной площади, к почти сидячему образу жизни и к зависимости сохранения жизни от своего хозяина. Вместе с тем, такой образ жизни привел к появлению в строении мизостомид деградаций, как, например, редукция головы и головного мозга, отсутствие кровеносной и дыхательной систем, мелкие размеры и т. д. Таким образом, в результате состава тела мизостомид из одних ларвальных сегментов и крайне продолжительного приспособления к определенным и своеобразным условиям существования (на иглокожих) возникла аберрантная группа олигомерных кольчатых червей, вероятных потомков неотенической личинки каких-то древних полихет.

Среди советских авторов, работы которых посвящены филогении членистоногих или имеют значение для нее, можно отметить П. П. Иванова, Д. М. Федотова, А. А. Бирулю, Е. Н. Павловского, А. В. Мартынова, М. Н. Римского-Корсакова и ряд других, сюда относится также несколько работ школы Н. А. Ливанова. Филогенетические отношения между членистоногими рассматриваются также в статьях В. А. Догеля и Д. М. Федотова о филогении беспозвоночных. Прекрасные очерки происхождения основных групп членистоногих, равно как и всех других типов, даны В. М. Шимкевичем в его „Биологических основах зоологии“ (1, 1923), которые, несмотря на почти пятнадцатилетнюю давность, продолжают сохранять большой научный интерес.

Основные соображения Иванова (1928, 1933, 1937) о членистоногих сводятся к следующему. Членистоногие, подобно аннелидам, являются формами с терминальным ростом, у которых на заднем конце тела в зоне нарастания происходит сериальный рост тела. Они также состоят из небольшого числа ларвальных и значительного количества постларвальных или туловищных сегментов. Целомическая мезодерма ларвального отдела личинки или зародыша сразу распадается на небольшое, определенное число ларвальных сегментов, постоянное для определенных групп членистоногих. Подобно полихетам у водных членистоногих они составляют сегменты тела личинки. Это три сегмента с тремя парами конечностей науплиуса ракообразных, четыре сегмента с четырьмя парами головных конечностей мечехвостов и паукообразных, пять головных сегментов насекомых и т. д. Наиболее ясно выражены ларвальные сегменты у водных морских членистоногих — у ракообразных, трилобитов и мечехвостов, так как именно в морской среде возможна жизнь ларвального отдела как самостоятельного организма. У неводных членистоногих наблюдается, подобно тому, как и у олигохет, деградация ларвальных сегментов. Так, у мечехвостов наиболее слабо развит хелицерный сегмент, антенны также, надо думать, исчезли; у паукообразных деградация ларвальных сегментов выражается в запаздывании в образовании двух первых ларвальных сегментов с ротовыми конечностями, раньше которых закладываются два задних ларвальных и два первых постларвальных сегмента ходильных ножек. Положение с ларвальными сегментами у первичнотрахейных и многоножек неопределенно, повидимому, пять головных сегментов последних являются ларвальными. У насекомых пять головных сегментов с головными конечностями являются ларвальными, однако доминирующее значение у них приобретают грудные сегменты, что отражается на развитии ларвальных сегментов в онтогенезе.

В пользу толкования головных сегментов насекомых как ларвальных говорят также экспериментальные данные (Шнеттер) с перетяжкой яиц пчеды, которые показывают, что до дробления протоплазма яйца утолщена на месте, которое определяет границу переднего грудного сегмента, впереди этой границы идет впоследствии образование головных (ларвальных) сегментов, позади — образование остальных (постларвальных) сегментов. Далее Иванов указывает, что положение дорсального органа у артропод (на уровне третьей пары конечностей у ракообразных, в четвертом сегменте у мечехвостов, на уровне второй пары максилл у коллембол) является также границей между ларвальными и постларвальными сегментами членистоногих. Иванов склоняется к тому взгляду, что антенны членистоногих — преоральные придатки, гомологичные первичным щупальцам полихет, а не посторальные конечности. Остальная часть туловища членистоногих образована постларвальными сегментами, кото-

рые возникают один за другим спереди назад путем сериального роста зоны нарастания на заднем конце тела.

В этом отношении онтогенез, как и метамерная организация взрослых членистоногих, является сходным с таковым аннелид. Наибольшее сходство в анатомии и эмбриологии с аннелидами обнаруживают ракообразные, трилобиты и первичнотрахейные. По мнению Иванова, членистоногие являются полифилетичными. Три группы их: 1) ракообразные, 2) трилобиты, ракоскорпионы и паукообразные и 3) первичнотрахейные многоножки и насекомые, судя, по данным анатомии и эмбриологии (в частности, разное число ларвальных сегментов), настолько различны, что он допускает независимое происхождение каждой группы от аннелид.

Д. М. Федотов (1924), разобрав данные Улкота о древнейших ископаемых членистоногих, внес в них исправления: анализом данных о современных и ископаемых членистоногих и отчасти на основании изучения некоторых палеонтологических материалов он доказывает родство трилобитов, ракоскорпионов и паукообразных и отрицает его между трилобитами и ракообразными. Он допускает возможность полифилитического происхождения четырех групп членистоногих: 1) ракообразных, 2) ракоскорпионов, трилобитов и паукообразных, 3) многоножек и насекомых, 4) пантопод. Позже (1933, 1935) в согласии с П. П. Ивановым он допускает, что первые три ветви членистоногих произошли от разных групп кольчатых червей.

По наблюдениям Иванова, первые четыре сегмента головогруди мечехвоста развиваются отлично от всех остальных. Их мезодерма возникает из зачатка, независимо от мезодермы других сегментов, и сразу делится на четыре сегмента, которые не образуют целомических мешков, а распадаются на отдельные клетки. Остальная мезодерма мечехвоста последовательно сзади наперед расчленяется на сегменты, которые образуют замкнутые целомические мешки. Конечности первых четырех сегментов образуются иначе, чем остальных. Далее к первым четырем присоединяются V, VI и VII сегменты и образуют головогрудь мечехвоста, которая, таким образом, состоит из четырех ларвальных и трех постларвальных сегментов. Во время развития мечехвоста, кроме сегментов, которые образуют тело взрослого животного, закладывается еще 2—4 рудиментарных сегмента на заднем конце зародыша, и продуцируются мезодермальные клетки, не слагающиеся в сегменты. Несегментированный abdomen личинки мечехвоста не позволяет называть ее трилобитовой личинкой, однако эмбриология мечехвоста ясно указывает на родство его с трилобитами. Действительно, тело у мечехвостов разделено вдоль на средний и боковые отделы, как у трилобитов, имеется на заднем конце зародыша зона нарастания, как у низших трилобитов, передний отдел тела состоит из четырех сегментов, отличных по характеру мезодермы и закладке конечностей, подобно голове протасписовой личинки трилобитов, боковые органы отвечают по положению пандерным органам трилобитов, хвостовой стилет мечехвоста образуется, как хвостовые шипы низших трилобитов, из спинной части тела. Для трилобитов характерна протасписовая личинка с парой антенн и четырьмя парами ног, эта стадия проявляется в развитии мечехвостов (антенны редуцированы), что делает невозможным присоединять трилобитов к ракообразным, у которых науплиус имеет всего три ларвальных сегмента, с парой антенн и двумя парами расщепленных ножек. Отсюда Иванов приходит к заключению, что ракообразные и трилобиты являются двумя независимыми ветвями артропод, возникших самостоятельно от аннелид, ракоскорпионы же и паукообразные произошли от трилобитов.

Таковы основные представления Иванова и Федотова о филогенетических отношениях членистоногих. Подобные взгляды о полифилетичности членистоногих высказывались и до них в иностранной литературе, но ими они более обоснованы эмбриологическими данными (Иванов) и морфологическим анализом современных и ископаемых форм (Федотов и Иванов). Надо, однако, помнить, что число ларвальных сегментов у трахейных членистоногих точно не установлено и, может быть, оно различно в пределах этой группы. Оно равно пяти у многоножек, но меньше у первичнотрахейных и, видимо, больше у насекомых, у которых в последние годы было найдено до 7 сегментов головы. Новые данные по эмбриологии насекомых (Roopwall, 1937) и по морфологии головного мозга полихет и членистоногих, и нервной системы первичнотрахейных (работы школы А. Н. Ливанова) вопреки мнению Иванова говорят об антеннах насекомых и других артропод, как о посторальных конечностях, а об антеннальном сегменте, как о настоящем метамере.

В систематической монографии А. А. Бялиницкого—Бирули (1917) и в серии работ Е. Н. Павловского (1917—1926) по анатомии, постэмбриональному развитию и отчасти физиологии скорпионов даются филогенетические схемы ряда семейств этих паукообразных. Бируля на основании признаков внешней организации и отчасти литературных данных о внутренней организации скорпионов дает следующую картину их филогении. Высшим семейством являются Scorpionidae, от него переходная группа, семейство Vejovidae, ведет к наиболее древнему, первично организованному семейству Chactidae. Семейство Bothriuridae является, повидимому, боковой, специализированной ветвью ряда Chactidae. Семейство Buthidae отличается от всей этой группы семейств, однако ряд внешних, но филогенетически важных признаков родов Chaerilus и Calchas сближает корни семейства Chactidae с Buthidae. Скорпионов Бируля выводит от силурийских первичных скорпионов, близких к Gigantotraca.

Павловский на основании ряда черт внутренней организации—ядовитой железы, лимфоидной системы, мужского и женского полового аппарата, отчасти на признаках постэмбрионального развития—дает филогению современных семейств скорпионов, которая очень близка к схеме Бирули. Выводя семейства Vejovidae, Scorpionidae и Bothriuridae из семейства Chactidae и противопоставляя эту группу семейству Buthidae, Павловский вместе с тем отмечает, что семейства Chactidae и Buthidae обладают самой примитивной формой женского полового аппарата с тем отличием, что у Chactidae яичник восьми-дужный, а у Buthidae—десятидужный. Такое совпадение филогенетических схем, построенных на разных принципах, говорит за их правильность.

А. В. Мартынов на основании многочисленных исследований (1923—1937) над разнообразными ископаемыми, в особенности древними палеозойскими насекомыми, и широкого использования строения современных форм дает новую систему крылатых насекомых и выводы об их филогении. Признавая очень важное значение в эволюции и филогении насекомых крыла с его жилкованием, Мартынов изучает крыло с исторически-функциональной точки зрения. Изменения структуры крыльев в течение филогении он поясняет работой крыльев и контролем внешних условий. Строение крыла и его жилкование он ставит в зависимость от работы крыльев в полете и покое и устанавливает два типа крыльев: palaeala и palaeala+neala, а в связи с этим две главных группы крылатых насекомых Palaeoptera и Neoptera. К Palaeoptera относится ряд вымерших отрядов палеозойских насекомых и два современных отряда Agnatha и Odonata. Крылья у них не складываются на спине и являются древними крыльями,

полученными от их предков—первобытных насекомых. Большинство крылатых насекомых, в том числе главная масса современных, относится к Neoptera. Они складывают крылья на спине плоско или крышеобразно, при этом маленькая основная часть переднего крыла, называемая югальной областью, подгибается под ана-кубитальную часть вдоль определенной линии подгиба. В задних крыльях югальная область обычно сильно расширяется позади тоже расширенной анальной части, образуя значительную, а часто и большую часть всего анального веера (например, у прямокрылых); при складывании крыльев эта югальная часть таким же образом подгибается под остальную часть крыла. Таким образом, расширенное заднее крыло состоит из двух частей, косто-анальная часть его отвечает всему крылу Palaeoptera, а расширенная югальная часть, подгибающаяся в покое, является новоприобретением—*neala*. Крылья насекомых возникли из тергальных выростов второго и третьего грудных сегментов, причем у древнейших первобытных насекомых они имели характер надкрылий, были снабжены кровеносными синусами, куда заходили нервы, а позже стали заходить и трахеи. Такие предкрылья были сначала лишь органами планирования, и жилкование их было индифферентным, не механизированным для целей полета. В процессе эволюции этих примитивных насекомых, предки которых, вероятно, уже в силуре перешли от водного к наземному образу жизни, предкрылья стали развиваться как органы полета. Вероятно, уже в девоне произошло появление предков Palaeoptera и Neoptera. Предки Palaeoptera стали приспособляться к жизни в открытых местах, не обладали способностью складывать крылья на спине, что и не имело особого значения при их открытом образе жизни. Они быстро сделались летающими формами, жилкование их крыльев стало механизированным для целей полета. Эволюция Palaeoptera протекла быстро, уже в карбоне все Palaeoptera имели настоящие крылья, тогда же дифференцировались главнейшие отряды этой группы. Однако односторонняя эволюция к воздушному, открытому образу жизни, приведшая к быстрому расцвету древних Palaeoptera, была причиной их вымирания. При изменившихся условиях существования почти все Palaeoptera, крупные, с большими нескладывавшимися крыльями насекомые, вымерли к перми, не будучи в состоянии приспособиться к новым, изменившимся условиям. В девоне же началась эволюция примитивных Neoptera (Archineoptera), но их филогенетические изменения шли гораздо медленнее, чем у древних Palaeoptera. Они не могли вначале конкурировать с быстро развившимися Palaeoptera. Складывание крыльев на спине, которые у ряда Neoptera (например, надкрылья у таракановых) имели также защитное значение, позволило древним Neoptera заселять такие места, которые были недоступными для Palaeoptera с их нескладывавшимися крыльями, например, между листвой, под корой растений, в почве и т. д. Начальный ствол Neoptera начал распадаться на биологические и систематические группы, причем от него раньше всего, с одной стороны, отошла группа отрядов разных прямокрылых, с другой—Thysanoptera, Collembentia и Hemiptera. Несколько позже отделились таракановые и предки термитов, и от этой ветви отошел ствол насекомых с полным превращением. Мартынов подчеркивает черты сходства в жилковании крыльев таракановых и термитов, и между термитами и Holometabola, особенно их древними представителями, в первичной гонономии крыльев, в консистенции и судьбе анальной и югальной областей заднего крыла и т. д., что указывает на их родство.

Мартынов отмечает, что таракановые и прямокрылые развились раньше других отрядов Neoptera и стали крупными, подвижными формами, хотя и не сделались хорошими летунами. Гипотетичные



каменноугольные предки насекомых с полным превращением и предки термитов были мелкими, слабыми насекомыми, которые селились в укромных местах. Термиты в своих взрослых и нимфальных фазах приспособились к жизни в земле и внутри стволов деревьев, что при уклонении от конкуренции с другими насекомыми привело к сохранению большой примитивности в крыльях и в некоторых чертах внутреннего строения термитов, наряду с появлением у них признаков специализации. Предки *Holometabola*, по крайней мере на молодых фазах, также селились в укромных местах, как менее специализованные и более пластичные, *Neoptera* могли приспособиться к новым, изменившимся условиям существования, и в перми они уже вытеснили значительное количество рано и односторонне специализованных *Palaeoptera* и некоторых древних прямокрылых и тараканов. Эволюция *Holometabola* пошла по пути усвоения их взрослыми фазами свободного образа жизни, а их молодыми фазами—жизни внутри растений, в почве и вообще в тесных пространствах.

Этот очерк системы и филогении насекомых, сделанный по исследованиям Мартынова, не полон, так как не использована его большая работа «Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (*Pterygota*)». Часть I еще не напечатана. Однако ценность его метода функционально исторического подхода к изучению крыльев и их жилкования очевидна. В дальнейшем все же необходимы проверка и углубление его филогенетических соображений, особенно относительно насекомых с полным превращением данными анатомического и эмбриологического характера, в том числе и онтогенеза крыльев *Neoptera* с тем, чтобы найти в развитии зачатки обоих компонентов крыла *palaeala*—*neala*.

Низшие бескрылые насекомые, к сожалению, не изучались нашими зоологами, лишь М. Н. Римский-Корсаков, в свое время исследовавший организацию *Protura*, в небольшой статье (1931), отмечает примитивность, а не деградированность и геологическую древность бескрылых насекомых и говорит о вероятном происхождении ствола бескрылых насекомых со стволом крылатых от общего предка, близкого к многоножкам.

Работ по филогении моллюсков, если не считать статей Догеля и Федотова о филогении беспозвоночных и очерка в „Биологических основах зоологии“ Шимкевича, у нас не было. Однако надо упомянуть о крупных исследованиях Б. Н. Шванвича (1917) и А. В. Иванова (1937), посвященных изучению двух моллюсков, эндопаразитов в голотуриях, так как они показывают, насколько важно знание онтогенеза для понимания филогенетического положения животного. В то время как взрослые особи *Eptocolax* (Шванвич) и *Paedophogoriscus* (Иванов) имеют мешковидную форму и лишены почти всех типичных для моллюсков органов, что особенно резко выражено у самки *Eptocolax*, самец которого низведен до положения половой железы в теле самки, онтогенез их сопровождается развитием личинки, типичной для брюхоногих моллюсков. Наличие у этих форм личинки с геликоидной раковинкой, головной лопастью, ногой, мантией, типичной нервной системой и с кишечником, претерпевающей затем регрессивный метаморфоз, сразу дает представление о филогенетическом положении этих форм в системе вообще и среди брюхоногих моллюсков в частности.

К работам по филогении иглокожих, а также имеющих значение для нее относятся ряд исследований Д. М. Федотова (1923—1936) и некоторые работы Н. Н. Яковлева над ископаемыми иглокожими и статья Д. К. Третьякова (1932).

Федотов в ряде работ (1923, 1924, 1930, 1931, 1934, 1935) изучает строение осевого комплекса у иглокожих, устанавливает гомологию

его частей у разных классов, а также его значение для филогении. Известно, что радиально-симметричное тело иглокожего делится плоскостью симметрии на две половины; в ней лежит мадрепорит с порами или одна гидропора. У примитивных ископаемых, прикрепленных иглокожих, например, цистоидей, кроме гидропоры или мадрепорита, в этой плоскости были половое отверстие (следовательно, половая железа и кровеносные сосуды, служившие для ее питания) и анальное отверстие. У современных голотурий на переднем конце тела лежит половое отверстие и может находиться мадрепорит, т. е. отношения, близкие к цистоидеям. У морских ежей, звезд и офиур в плоскости симметрии по вертикальной оси животного проходит осевой комплекс, в образовании которого участвуют амбулакральная, кровеносная и половая системы и полость тела. Единственный поровый канал или многочисленные поровые каналы открываются в ампулу, с которой сообщается каменистый канал, открывающийся на другом конце в амбулакральное кольцо. Вдоль каменистого канала идет осевой орган, состоящий из оральной и аборальной частей, заключенных соответственно в левый и правый осевые синусы, они образованы главным образом кровеносными сосудами. С аборальной частью осевого органа связан половой тяж, дающий половые железы. У взрослых современных морских лилий по оси тела проходит осевой или дорсальный орган (авторов), осевых синусов нет, нет мадрепорита, но имеются многочисленные вторичные поровые каналы, прорывающиеся стенку чашечки и открывающиеся непосредственно в полость тела, а от амбулакрального кольца отходят многочисленные вторичные каменистые каналы, прямо открывающиеся в полость тела. В руках находятся половые тяжи, дающие начало половым железам. Согласно наблюдениям авторов и Федотова, у морских лилий на прикрепленной стадии в плоскости симметрии находится одна гидропора, открывающаяся в ампулу, в которую открывается также единственный каменистый канал, другим концом открывающийся в амбулакральное кольцо. Здесь же находится пучок кровеносных сосудов, идущих от кровеносного кольца и половой зачаток, а также зачаток собственно осевого органа. Сходство отношений этих частей с частями осевого комплекса морских звезд, ежей и офиур подчеркивается еще тем, что на стадиях развития их осевой комплекс также состоит из таких отдельных частей, которые во время метаморфоза радиально-симметричного иглокожего сближаются и составляют одно целое— осевой комплекс. Их самостоятельность доказана Федотовым и при регенерации. У морских лилий происходят вторичные изменения, первичные каменистый канал и поровый канал редуцируются, другие части (половой зачаток) смещаются. Пучок кровеносных сосудов морских лилий, идущий от кровеносного кольца, является гомологом оральной части осевого органа других классов, он сближается с осевым органом (авторов), а этот, связанный с половым тяжем, является гомологом аборальной части осевого органа морских звезд, ежей и офиур. Филогенетически важным моментом Федотов вместе с Геке-лем и Руссо считает положение у ряда взрослых ископаемых прикрепленных иглокожих и голотурий, а у остальных— на стадии развития, в плоскости симметрии— гидропоры, половой железы, каменистого канала и пучка кровеносных сосудов с участками вторичной полости тела (осевыми синусами).

Они являются остатками примитивных черт строения, сохранившимися от древних, билатерально-симметричных предков иглокожих.

В статье о гомологии целомов иглокожих, кишечножаберных и хордовых (1923) Федотов на основании анализа литературных данных проводит гомологию целома хобота кишечножаберных с перед-

ней парой целомов иглокожих, а также гомологию между целомами хобота, воротника и туловища кишечножаберных, передним, средним и задним целомами иглокожих и премандибулярным, мандибулярным и целомом туловища хордовых. Он подчеркивает филогенетическое значение в онтогенезе этих трех типов стадии с тремя парами целомов, признавая родство между иглокожими, кишечножаберными и хордовыми. Основные идеи этой статьи позже и независимо от нее были развиты Гисленом (1930).

В целом ряде работ (1923, 1924, 1925, 1926, 1927, 1930), посвященных морфологии, превращению и биологии многоветвистых офиур *Euryalae*, Федотов устанавливает в классе офиур два типа строения—типичные офиуры и многоветвистые, находит у вторых примитивные признаки, общие с морскими звездами, общие с типичными офиурами, и признаки вторичные, являющиеся результатом дальнейшей эволюции. Ряд анатомических данных и открытие им в онтогенезе многоветвистых офиур стадии офиуры определяют филогенетическое положение группы *Euryalae*, как происшедших от офиурных предков.

В одной из работ (1926) Федотов, переисследовав английский материал, дал обоснования для установления нового класса ископаемых иглокожих — *Ophiocistia*, объединяющего признаки офиур, морских ежей, звезд и цистоидей, но по основным чертам стоящего ближе к офиурам. Он рассматривает класс *Ophiocistia* как слепую, рано специализировавшуюся ветвь свободноподвижных иглокожих.

В ряде работ (1928, 1933, 1934, 1935, 1936) Федотов дает картину филогенетических отношений между всеми классами иглокожих, на основании данных по современным и ископаемым формам. Предками иглокожих были билатерально-симметричные, малочленистые формы, общие с предками кишечножаберных и хордовых. Наиболее близким к таким исходным формам является вымерший класс карпоидей, иглокожих, еще не обладавших радиальной симметрией и ведущих придонный образ жизни. С переходом к прикрепленному образу жизни у цистоидей, вероятно, возникших от форм, близких к примитивным карпоидеям, начала развиваться радиальная симметрия. Бластоидеи и морские лилии переходными формами филогенетически связаны с цистоидеями. От ствола цистоидей на ранних стадиях их филогенеза произошли текоидеи. Эволюция большинства прикрепленных форм иглокожих, начавшаяся, вероятно, в докембрии, происходила в течение палеозоя, к концу которого все они, кроме одного отряда морских лилий, большая часть которого приобрела подвижность, вымерли. Высокая специализация в итоге длительной эволюции и прикрепленный образ жизни были губительными для *Pelamatozoa* при изменении условий существования. В начале палеозоя начали развиваться представители свободно-подвижных иглокожих. Очень древнее происхождение имеют голотурии, возникшие в кембрии, повидимому, от каких-то примитивных цитоидей, морские звезды, офиуры и рано вымершие *Ophiocistia* филогенетически связаны с древними, примитивными текоидеями, их эволюция начиналась в кембрии-нижнем силуре. Морские ежи, впервые известные с нижнего силура, могли произойти от цистоидей непосредственно или от текоидей, но независимо от морских звезд. В эволюции свободноподвижных иглокожих сыграла важную роль смена функции амбулакральной системы, которая стала, вместо функции дыхания, имевшей место у прикрепленных иглокожих, нести функции органов движения, не утратив, однако, своей первоначальной функции. Это повело к общему повышению всей организации морских звезд, ежей, офиур и голотурий, а их подвижность дала ряд преимуществ в борьбе за существование, что и привело к эволюции этих классов.

В статье о филогении иглокожих Д. К. Третьяков (1932) высказывает соображения о предполагаемом предке иглокожих и о тех филогенетических изменениях, которые привели к организации этого типа. Он также приводит ряд анатомических и эмбриологических доказательств в пользу родства иглокожих и хордовых, но ряд его положений отличается от соображений Федотова, в частности, например, относительно гомологии целомов. Он приводит доводы против гомологии премандибулярного и мандибулярного целомов хордовых двум передним целомическим сегментам иглокожих.

Вопросу о филогенетических отношениях между всеми типами беспозвоночных посвящены очерки В. М. Шимкевича (1923), В. А. Догеля (1930), Д. М. Федотова (1933, 1935, 1936), А. А. Парамонова (1935), его касаются в своих учебниках В. А. Догель (1937), П. П. Иванов (1937), Б. С. Матвеев (1935), отчасти и Д. К. Третьяков в своей работе о происхождении хордовых (1929), И. И. Ежиков (1936) и некоторые другие. Большинство советских зоологов принимает деление всех билатерально-симметричных животных на первичноротых и вторичноротых, видя в этом и филогенетическое обоснование. Д. К. Третьяков, В. Н. Беклемишев и Д. М. Федотов считают при этом, что родоначальной формой для тех и других были ктенофороподобные предки.

Федотов (1936) отмечает, что за происхождение билатерально-симметричных животных от ктенофороподобных предков говорят многие черты их онтогенеза, сходные с гребневиками. Характер дробления и образования листков у гребневиков из всех кишечнополостных наиболее приближается к типам дробления и способам образования листков у билатерально-симметричных животных. Форма личинок с апикальным органом, наличие радиальной симметрии типа таковой у гребневиков, проявляющейся в форме зачатков мезенхимы, нервной системы, в расположении лопастей тела и групп ресничных клеток у ряда личинок, характер нервной системы личинок, развитие в виде карманов первичного кишечника целомических мешков и ряд других черт в онтогенезе различных типов билатерально-симметричных животных являются филогенетическими признаками, унаследованными от ктенофороподобных предков. Третьяков (1929, 1930, 1932) добавляет к этому еще ряд оснований, между прочим, существенное сходство в галлерте гребневиков и хордовых, все эти черты онтогенеза в разной мере выражены у различных типов билатерально-симметричных животных, наличие же ряда других кардинальных отличий, общих, с одной стороны, первичноротым, с другой—вторичноротым, говорит об очень раннем разделении предков тех и других от общей родоначальной формы.

Можно отметить следующие черты, характерные для первичноротых: образование дефинитивного рта насчет бластопора, образование анального отверстия на заднем конце зародыша, распространность спирального дробления, нередко ранняя детерминация его, самодифференцировка развития, ограниченность числа клеточных делений, завершение органотипического периода развития шестью синхронными делениями бластомер и начало образования зародышевых пластов со стадии 128 бластомер, телобластическая закладка органов и мезодермальных полосок отсутствие регенеративной способности и преобладание элементов проформации, развитие целома из мезодермальных полосок, развитие передней и задней кишки впячиванием эктодермы. К этим чертам онтогенеза надо добавить ряд особенностей взрослых первичноротых: наличие наружного скелета в виде кутикулы, хитина и раковин, ганглиозный характер центральной нервной системы, нередко паренхиматизация и подавление вторичной полости тела и кровеносной системы и образование в мышцах исклю-

чительно аргининофосфата, главного источника мышечного сокращения. Все типы настоящих червей, моллюски и членистоногие относятся к первичноротым.

У вторичноротых наблюдаются следующие особенности. Дефинитивный рот образуется заново, независимо от бластопора, последний часто переходит в анальное отверстие, отсутствует спиральный тип дробления, нередко поздняя детерминация; зависимый характер развития и эпигенетические черты его, длительный период клеточных делений и начало образования зародышевых пластов (гастроляция) на стадии 1000 и более бластомеров, сильная регулятивная способность стадий развития, инвагинационное образование гастролы, эпителиальное построение зародышевых пластов и органов, образование целомов энтероцельным способом, энтодермальное происхождение мезенхимы, неучастие или незначительное участие эктодермы в образовании кишечника, существованием трех пар целомов или в виде переходящей стадии развития, или в виде постоянного состояния. Далее можно отметить слабую склонность к развитию наружного скелета, в частности, кутикулы, наличие внутреннего скелета мезодермального происхождения, неганглиозный тип центральной нервной системы, имеющей характер тяжей или трубки и полная или частичная закладка нервной системы впячиванием эктодермальной пластинки, слабую склонность к паренхиматизации, сильное развитие вторичной полости тела, обычно присутствие перикардия целомического происхождения и сердца, слабое развитие выделительной системы. Биохимия мышечного сокращения у высших вторичноротых характеризуется образованием исключительно креатинофосфата, у низших, наряду с креатинофосфатом, наблюдается и аргининофосфат. К вторичноротым относятся щетинкочелюстные, кишечножаберные, иглокожие и хордовые.

Таким образом, характеристика первичноротых и вторичноротых обоснована сравнительно-морфологическими, экспериментальными и физиологическими данными. Однако имеется ряд групп беспозвоночных, филогенетическое положение которых неясно, а потому даже в схемах зоологов, принимающих это деление, они занимают разное положение. Так, плеченогие и щетинкочелюстные у Догеля вместе с приапулидами, невооруженными гефиреями, мшанками и форонидами, в качестве подтипа червеобразных отнесены к первичноротым. Иванов относит мшанок и форонид к червям с неспиральным типом дробления, щетинковых и невооруженных гефирей — к червям со спиральным типом дробления, а щетинкочелюстных и плеченогих — к вторичноротым. Наконец, Федотов признает тип щупальцевых, к которому относятся мшанки, форониды и плеченогие, и отмечает двойственное положение этого типа между первичноротыми и вторичноротыми, по наличию у него признаков тех и других. Работы физиологов школы Л. А. Орбели по биохимии мышц в целом подтвердили филогенетическую схему, данную Федотовым (1933, 1935). Что касается типа щупальцевых, то исследования Вержбинской (1935) установили у одного из классов щупальцевых-плеченогих и у сагитты наличие креатинофосфата; если удастся провести такое же изучение мшанок и форонид и будет установлено у них присутствие в мышцах аргининофосфата, тип щупальцевых придется уничтожить.

Не входя дальше в разбор филогенетических отношений между типами беспозвоночных, следует отметить, что неясное филогенетическое положение мшанок, форонид, приапулид, тихоходок, язычковых и некоторых других групп приходится объяснить недостаточностью морфологических методов для решения вопросов филогении. Физиологическая школа Л. А. Орбели уже помогла выяснить ряд филогенетических вопросов, необходимо дальнейшее участие этого

направления в филогенетических исследованиях. Дальнейшее углубление направления Х. С. Коштыянца в изучении гуморальной передачи нервного возбуждения — ацетилхолина и холинэстеразы у беспозвоночных также может дать лишние физиологические критерии родства разных групп. Значительной помощи в филогенетических работах надо ожидать и от серодиагностического метода (реакции преципитации), точность которого так повышена теперь благодаря работам Байера, Байера и Бойдена, Вольфа и других за границей и Нижегородцева у нас (Талиев, 1936). Между тем пока имеются лишь работы Талиева и Базикаловой (1934) над выяснением степени родства между полихетами, ракообразными и губками Байкала с представителями других фаун и Соколовской (1936) над некоторыми позвоночными при помощи этого метода. Наконец, необходимо возможно больше пользоваться в филогенетических работах палеонтологическими данными, которыми в недостаточной мере владеют многие наши зоологи.

В целом советскими зоологами за 20 лет Великой Октябрьской социалистической революции достигнуты значительные успехи по изучению филогении беспозвоночных. Они важны тем, что углубляют понимание исторического развития животного мира, эволюции как материалистического процесса, выступая против антидарвинизма. Привлечение в дальнейшем к разработке филогении физиологических, биохимических методов и методики механики развития уточнит результаты филогенетических выводов и еще более повысит роль филогенетических работ в борьбе за материалистическое научное мировоззрение.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Догель В. А., Эволюция беспозвоночных животных. Человек и природа, 5, 41—75, 1930. Догель В. А., Происхождение многоклеточности. Природа, 2, 19—26, 1935. Догель В. А., Олигомеризация гомологичных органов как один из процессов эволюции животных организмов. Арх. гист., анат. и эмб., 15, 101—114, 1936. Догель В. А., Учебник зоологии беспозвоночных. Огиз, 1937. Вержбинская Н. А., Природа фосфагена в мускулатуре шетинкочелюстных и брахиопод и филогенетическое положение этих животных. Физиол. журн., 21, 3, 413—420, 1936. Ежиков И. И., Метаморфоз, скрытое и прямое развитие. Успехи соврем. биол., 5, 479—490, 1936. Jeschikov J., Metamorphose, Cryptomorphose und direkte Entwicklung. Zool. Anz., 114, 141—152, 1936. Иванов П. П., Общая и сравнительная эмбриология. Биомедгиз, Москва, 1937. Матвеев Б. С., Учебник зоологии. 1935. Матвеев Б. С., Родословные древа и закономерности эволюционного процесса. Парамонов А. А., О происхождении главнейших групп беспозвоночных и позвоночных животных. Народн. учитель, 4, 85—91, 1935. Талиев, Д. Н. и Базикалова А. Я., Предварительные результаты сравнения фауны Байкала и Каспия при помощи реакции преципитации. Доклады Академии наук, 2, 38, 512—157, 1934. Талиев Д. Н., Реакция преципитации в зоологии. Природа, 1936, 12, 65—67. Tertjukoff D., Ursprung der Chordaten. Zeitschr. f. Zool., 164, 558—640, 1929. Федотов Д. М., Происхождение беспозвоночных животных. Вестн. знания. 7—8, 239—245, 1933. Федотов Д. М., Очерк эволюции животного мира. Труд. Палеозоол. ин-та Академии наук СССР, 4, 309—324, 1935. Федотов Д. М., Морфологические закономерности эволюции в применении к беспозвоночным. Изв. Академии наук СССР, ОМЭН, 5, 1015—1031, 1936. Федотов Д. М., Об основах системы и филогенетических отношениях животных, Руковод. по зоол. 1936. Шелл А. Ф., Общая биология. Ч. 2. 507—554, 1933. Шимкевич В. М., Биологические основы зоологии, 1, изд. пятое, 1923.

#### Простейшие

- Schewiakoff W., Acantharia. Fauna e Flora del Golfo di Napoli, 37 Mon. 11—755, 1926. Dogiel V. A., Polymerisation als ein Prinzip der progressiven Entwicklung bei Protozoen. Biol. Zbl. 49, 451—469, 1929.

#### Кишечнополостные

- Борсук В. и др., О химических процессах в мышцах моллюсков и кишечнополостных. Физиол. журн., 16, № 5, 782—795, 1933. Вержбинская Н. А., К биохимии мышечных сокращений у медузы. Физиол. журн., 18, № 4, 636—647, 1935. Остроумова М. В., Значение организационного центра гидронта *Moerisia inkerianica* в процессах его регенерации, регуляции и бесполого размножения. Академия

наук. ак. Н. В. Насонову (юбил., сборн.), 295—352, 1937. Третьяков Д., Неотеничный характер ктенофор. Зоол. журн., 15, вып. 2, 252—258, 1936. Tretjakoff D., Die Gallerte der Rippenquallen. Anat. Anz., 70, 293—308, 1930.

### Черви

Быховский Б. Е., Онтогенез и филогенетические взаимоотношения плоских паразитических червей. Изв. Академии наук СССР, ОМОН, сер. биол., 4, 1353—1382, 1937. Изосимов В. В., Анатомия *Agriodrilus vermivorus* Michaelsen. Труды 3-го съезда зоол., анат. и гист. в Ленинграде, 140—141, 1928. Изосимов В. В., *Agriodrilus vermivorus* Michaelsen и его отношение к филогении пиявок. Учен. зап. Казан. ун-та, 94, книга 4, зоол., 2, 5—66, 1934. Isossimov W., Zur Anatomie des Nervensystem der Lumbriculiden. Zool. Jahrb., 48, 363—404, 1926. Iwanoff P. P., Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden. Zeitschr. Morphol. Oekol. Tiere, 10, 62—161, 1928. Ласточкин Д. А., Регенеративные явления у Naididae. Изв. Иван.-Возн. Политехн. ин-та, 6, 3—74, 1922. Ливанов Н. А., Исследования по анатомии нервной системы в сомите Polychaeta. Русск. арх. анат., гист. и эмбр. 3, 3—78, 1924. Livanow N., Die Organisation der Hirudineen und die Brziehungen dieser Gruppe zu den Oligochaeten. Ergeb. und Fortschr. Zool., 7, 262—282, 1931. Светлов П. Г., Исследования над развитием дождевых червей. Труд. Особ. зоол. лаб. Академии наук СССР, сер. 2, 13, 95—329, 1928. Тимофеев С. И., К морфологии Polychaeta. Кровеносная система. Сборн. трудов проф. и преп. Госуд. иркутск. ин-та, в. 4, 79—89, 1923. Тимофеев С., К морфологии Polychaeta. IV. Кровеносная система *Hesionesicula* D. Ch. Русск. зоол. журн., 4, в. 3—4, 198—219, 1924. Тимофеев С., К морфологии Polychaeta. V. Кровеносная система *Euphrosyne racemosa* Ehlers. VI. Кровеносная система *Staurocephalus rudolphi* D. Ch. Изв. Биол.-географ. научно-иссл. ин-та Иркутск. ун-та, 1, в. 3, 1—31, 1924. Тимофеев С., К морфологии Polychaeta. VII. Кровеносная система *Aricia foetida* Cpr. Изв. Биол.-географ. н.-исслед. ин-та Иркутск. ун-та, 4, в. 3—4, 149—180, 1930. Федотов Д. М., К организации нового представителя группы Myzostomidae. Труды 2-го съезда зоол., анат. и гист. в Москве, 72—73, 1927. Федотов Д. М., Специализация и деградация в строении мизостомид под влиянием образа жизни. Академия наук акад. Н. В. Насонову (юбил. сборн.), 49—82, 1937. Fedotov D. M., Ueber eine neue Art Protomyzostomum (Pr. astrocladi, sp. n. aus Astrocladus. Zool. Anz., 63, 183—194, 1925. Fedotov D. M., The morphology and systematic position of the Myzostomida. X. Congr. Intern. Zool. Budapest., 943—946, 1929. Fedotov D. M., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie der Myzostomiden. Zeitschr. Morphol. Oekol., Tiere 15, 156—181—1929. Шмидт Г. А., К развитию энтодермы у *Protoclepsis tessellata* (O. F. Müller). Дневн. зоол. отд. о-ва люб. ест., антроп. и этн., нов. сер., 4, № 1, 1—22, 1917. Шмидт Г. А., Исследования по эмбриологии кольчатых червей. К вопросу о развитии энтодермы у *Rhynchelmis limosella* Hoffen. Русск. зоол. журн., 3, в. 1—2, 74—93, 1922. Шмидт Г. А., Исследования по эмбриологии кольчатых червей. К зародышевому развитию *Archaeobdella esmontii* O. Grim. Русск. зоол. журн., 3, в. 3—4, 427—435, 1923. Шмидт Г. А., Исследования по эмбриологии кольчатых червей. Полярные плазматические массы в яйце *Protoclepsis tessellata*. Русск. зоол. журн., 5, в. 1—2, 138—164, 1925. Шмидт Г. А., Тип зародышевого развития *Cragonobdella murmanica* W. D. Selensk. Русск. зоол. журн., 10, в. 4—5—17, 1930. Шмидт Г. А., Исследования по эмбриональному развитию немертин. 1. Второй тип развития у *Lineus ruber* Müller. Русск. зоол. журн., 10, в. 2, 90—112, 1930. Шмидт Г. А., Исследования по эмбриональному развитию немертин. 2. Пилидии *Cerebratulus pantherinus* и *margi natus*. Русск. зоол. журн., 10, в. 2, 113—128, 1930. Шмидт Г. А., Закономерности смены типов эмбриональных приспособлений. Биол. журн. 5, в. 4, 633—656, 1936. Schmidt G. A., Die Embryonalentwicklung von *Piscicola geometra* Blainv. Zool. Anz., 53, 123—127, 1922. Schmidt G. A., Untersuchungen über Embryologie der Anneliden. 2. Die Besonderheiten der Embryonalentwicklung der *Ichtyobdellidae* und ihre Entstehung. Zool. Jahrb. Anat., 46, 199—244, 1924. Schmidt G. A., Untersuchungen über die Embryologie der Anneliden. J. Die Embryonalentwicklung von *Piscicola geometra*. Zool. Jahrb. Anat., 47, 319—428, 1925. Schmidt G. A., Ein zweiter Entwicklungstypus von *Lineus gesserensis-ruber*. Zool. Jahrb. Anat., 58, 607—660, 1934. Schmidt G. A., Bau und Entwicklung der Piliidum von *Cerebratulus pantherinus* und *marginatus*. Zool. Jahrb. Anat., 62, 423—448, 1937. Schmidt G. A., Vergleichend-embryologische Studien über die Typen der Embryonalanpassungen bei Hirudineen und Nemertinen. Zeitschr. Morphol. Oekol. Tiere, 32, 650—671, 1937.

### Членистоногие

Бялыницкий-Бируля А. А., Паукообразные (Arachnoidea). 1. Скорпионы. Фауна России, 1—XX, 1—224, 1917. Вержбинская Н. А. и Штейнгарт К. М., О природе и физико-химических свойствах фосфагена и насекомых. Физиол. журн., 18, № 3, 360—365, 1935. Iwanoff P. P., Die embryonale Entwicklung von *Limulus moluccanus*. Zool. Jahrb. Anat., 56, 163—348, 1933. Мартынов А. В., О двух основных типах крыльев насекомых и их значении для общей классификации насекомых. Труд. I Всеросс. съезда зоол., анат. и гист. в Петрограде, 88—89, 1923. Мартынов А. В., О формировании жилкования и формы крыльев насекомых. Труд. I Всеросс. съезда зоол., анат. и гист. в Петрограде, 89—90, 1923. Мартынов А. В.,

О двух типах крыльев насекомых и их эволюции. Русск. зоол. журн., 4, 1—2, 155—185, 1924. Мартынов А. В., К пониманию жилкования и трахеации крыльев стрекоз и поденок. Русск. энтом. обозр., 18, 145—174, 1924. Мартынов А. В., О крыльях термитов в связи с вопросом филогении этой и соседних групп насекомых. Академия наук akad. Н. В. Насонову (юбил. сборн.), 83—150, 1937. Мартынов А. В., Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterygota). Часть I. Труды Палеонтол. ин-та Академии наук СССР, 1937. Мартынов А. В., Ueber zwei Grundtypen der Flügel bei der Insekten und ihre Evolution. Zeitschr. Morphol. Oekol. Tiere, 4, 465—501, 1925. Павловский Е. Н., Материалы по сравнительной анатомии и истории развития скорпионов, Петроград, 1—318, 1917. Павловский Е. Н., Сравнительная анатомия мужских половых органов скорпионов. Труд. Ленинград. общ. ест., 53, 2, отд. зоол. и физиол., 17—86, 1924. Pawlowsky E. N., Zur Morphologie des weiblichen Genitalapparatus und zur Embryologie der Skorpione. Ежегодн. Зоол. муз. Академии наук, 137—205, 1925. Римский-Корсаков М. Н., Современное состояние наших знаний о морфологии и систематическом положении низших насекомых. Труды 4-го съезда зоол., анат. и гист. в Киеве, 98—99, 1931. Fedotov D. M., On the relations between the Crustacea, Trilobita, Merostomata and Arachnida. Изв. Академии наук, 383—408, (1924), 1925.

#### Моллюски

Борсук В. и др., О химических процессах в мышцах моллюсков и кишечнополостных. Физиол. журн., 16, 5, 782—795, 1933. Шванвич Б. Н., Наблюдения над самкой и рудиментарным самцом *Entocolax ludwigi* Vogt. Зоол. вестн., 2, 1—147, 1917. Iwanow A. W., Die Organisation und die Lebensweise der parasitischen Molluske *Paedophogorus dicoelobius*. Acta Zool., 18, 111—208, 1937.

#### Иглокожие

Вержбинская Н. А. и др., К биохимии мышечного сокращения у голотурии *Cuscutaria frondosa*. Арх. биол. наук, 38, 1, 369—382, 1935. Трефьяков Д., Эволюция голкошкурых. Раб. Зоол.-биол. иссл. ин-та, Одесса, 1, 7—38, 1932. Федотов Д. М., Возрастные изменения офиуры *Gorgocephalus*, Труд. I Всеросс. съезда зоол., анат. и гист. в Петрограде, 98—99, 1923. Федотов Д. М., Группа Euryalae, ее морфология и положение в классе офиур. Труд. I Всеросс. съезда зоол., анат. и гист. в Петрограде. 100—101, 1923. Федотов Д. М., К морфологии осевого комплекса иглокожих. Труд. I Всеросс. съезда зоол., анат. и гист. в Петрограде, 101—102, 1923. Федотов Д. М., К вопросу о гомологии целомов иглокожих, кишечножаберных и хордовых. Изв. Биол. научно-исслед. ин-та Перм. ун-та, 2, 1, 1—11, 1923. Федотов Д. М., К биологии и превращению *Gorgocephalus*, Труд. Мурман. биол. ст., 1, 27—41, 1925. Федотов Д. М., О соотношениях между классами иглокожих. Труды II съезда зоол., анат. и гист. в Москве, 95—96, 1927. Федотов Д. М., К регенерации осевого органа у морских звезд. Труд. Лаб. эксп. зоол. и морфол. Академии наук, 3, 9—22, 1934. Федотов Д. М., Дальнейшие исследования над регенерацией осевого органа у морских звезд. Труд. Лаб. эксп. зоол. и морф. Академии наук, 4, 7—28, 1935. Федотов Д. М., Вестник Акад. Наук СССР, 6, 44—47, 1931. Fedotov D. M., Zur Morphologie des axialen Organkomplexes der Echinodermen. Zeitschr. w. Zool., 123, 209—304, 1924. Fedotov D. M., Die Morphologie der Euryllae. Zeitschr. w. Zool., 127, 403—528, 1926. Fedotov D. M., Zur Morphologie einiger typischen, vorzugsweise lebendiggebärenden Ophiuren. Труд. Особ. зоол. лаб. Академии наук, сер. 2, № 6, 39—72, 1926. Fedotov D. M., Morphologische Studien an Euryalae. Zeitschr. Morphol. Oekol. Tiere, 9, 341—388, 1927. Fedotov D. M., The plan of structure and systematic status of the Ophiocistia (Echinoderma). Proc. Zool. Soc London, 1147—1157, 1926. Fedotov D. M., Ueber die Beziehungen der Echinodermenklassen zueinander (auf Grund der Ergebnisse der Zoologie und Paläontologie). Труд. Особ. зоол. лаб. Академии Наук, сер. 2, № 12, 31—94, 1928. Fedotov D. M., Zur vergleichenden Morphologie der Ophiuren. Труд. Лаб. эксп. зоол. и морфол. Академии наук, 1, 151—191, 1930. Fedotov D. M., Ueber die vergleichende Morphologie der Crinoiden, Zool. Anz., 89, 303—309, 1930. Fedotov D. M., Zur Morphologie und Evolution der Seeterne und Ophiuren des unteren Silur. Труды Палеозол. ин-та Академии наук, 5, 3—33, 1936.



НАПРАВЛЕНИЯ И ОЧЕРЕДНЫЕ ЗАДАЧИ В ИЗУЧЕНИИ  
БИОЦЕНОЗОВ<sup>1</sup>

Д. Кашкаров

Из Ленинградского государственного университета

В 1877 г. Мебиус<sup>2</sup> ввел в науку понятие «биоценоз».

Этим термином он предложил называть группировки организмов, находящихся на данном участке арены жизни все необходимое для их роста и существования и связанных друг с другом теми или иными взаимоотношениями настолько тесно, что весь биоценоз «изменился бы..., если бы один вид нацело исчез или новый вид вошел бы в сообщество». Сложилась биоценозы исторически благодаря «отбору под влиянием внешних условий жизни». Несколько раньше Мебиуса, не употребляя особого термина, но, несомненно, о биоценозах писал Иегер (1874)<sup>3</sup>: «Коротко говоря, внутри большой картины, которую представляет животное население большой страны, каждое маленькое местечко по его положению, почве, геологическому строению, высоте над уровнем моря, составу и характеру растительности, положению по отношению к солнцу, ветру и погоде имеет своеобразно составленный мир животных». И еще раньше Иегера у Лоренца (1863)<sup>4</sup> мы находим размышления о том, что теперь называем биоценозом и что Лоренц называет «Organismen Region». К биоценозу возвращается Мебиус в позднейшей его работе (1904)<sup>5</sup>. Согласно Мебиусу, окружающий нас живой природный комплекс состоит из более или менее обособленных замкнутых в себе единиц биоценозов, представленных, как сказано, организмами, находящимися в соответствии с условиями занимаемого ими участка арены жизни или биотопа, тесно связанными друг с другом и составляющими как бы одну сеть. Сложившиеся в процессе борьбы за существование благодаря естественному отбору биоценозы изменяются при изменении внешних условий, а также при внедрении в них новых членов или выпадении старых.

Понятие биоценоза является одним из важнейших понятий в экологии. Им определяется наше понимание того, как построен живой природный комплекс и каковы взаимоотношения между образующими его организмами и средой. То или иное понимание всего этого важно не только в теоретическом отношении, но имеет существенное значение и для практики, что было отмечено самим Мебиусом (l. c., 1877), указавшим значение работы человека в поддержании «искусственных жизненных сообществ» в устричном деле, в рыбоводстве, в лесном, полевом и садовом хозяйстве. «Последние

<sup>1</sup> Печатается в порядке обсуждения

<sup>2</sup> Möbius K., Die Auster u. Austerwirtschaft, Berlin, 1877.

<sup>3</sup> Jäger G., Deutschlands Tierwelt nach ihrem Standorten getheilt. T. I, 1—400 u II, 1—367. Stuttgart, 1874.

<sup>4</sup> Lorenz I. K., Physikalische Verhältnisse und Verteilung der Organismen in Quarnesischen Golfe. Wien, S. 1—379, 1863.

<sup>5</sup> Möbius K., Die Lebensgemeinschaften im naturkundlichen Unterrichte. Natur u. Schule, Bd. 111, H. 7, S. 289—292, 1904.

должны быть деятельными непрерывно, если желательно длительное время получать от естественных сообществ средний доход и если желательно воспрепятствовать тому, чтобы природа везде и в скором времени восстановила свои собственные сообщества» (292 стр.). Значение понятия биоценоза для практики видно из того, что им широко пользуются гидробиологи и ихтиологи<sup>1</sup>, определяя продуктивность водоемов, и зоологи-наземники в вопросах, касающихся охоты, пушного промысла, борьбы с вредителями, освоения неосвоенных пространств, акклиматизации, охраны природы и т. д.

Понятие биоценоза привилось, им стали часто пользоваться, но следует сознаться: несмотря на огромную теоретическую важность понятия «биоценоз», несмотря на большую практическую важность того, как мы понимаем сложение и жизнь природного комплекса, в науке еще слишком мало вскрыто реальное, конкретное содержание понятия «биоценоз». О нем много писали, много рассуждали и спорили, но до сих пор мы не имеем ни одной работы, в которой был бы действительно всесторонне и глубоко проанализирован какой-либо конкретный биоценоз, проанализирован с точки зрения проверки того определения этого явления, которое дано было Мебиусом. Оно принято было на веру.

Кинем взгляд на те направления, в которых шла и идет работа по изучению биоценозов, и наметим те вопросы, которые подлежат разрешению в связи с этим понятием.

В настоящей статье речь будет идти только о зоологических работах, не затрагивая работу ботаников, так как последние все еще продолжают игнорировать животное население, связанное с изучаемыми ими типами растительности. Правда, уже Морозов (стр. 244) говорил: «Лес не есть только обжеститие древесных растений, он представляет собой обжеститие более широкого порядка; в нем не только растения приспособлены друг к другу, но и животные к растениям и растения к животным; все это взаимно приспособлено друг к другу и все это находится под влиянием внешней среды, под властью земли и неба». Сукачев<sup>2</sup> говорит по существу в том же духе: «Зооценоз... органически не отделим от растительного ценоза» (стр. 69), и ряд американских авторов (Тэйлор, Купер, Николс, Филлипс) полагают, что «становится все более и более очевидным, что растения и животные вместе составляют наши «сообщества», различие между чисто растительными и животными сообществами чисто искусственное».

«Рассмотрение растительных и животных сообществ как отдельных единиц (отдельного целого) является насилием над фактами, представляемыми природой, и даже более того—оно затемняет основное отношение между растениями и животными».

Однако на деле ботаники этому положению не следуют, продолжают изучать «фитоценозы», извращая при этом понятие ценоза, извращая представление о живом природном комплексе, где все организмы связаны между собой, и игнорируя многочисленные работы, доказывающие зависимость растений от животных.

<sup>1</sup> «Для изучения производительности водоема прежде всего необходимо выяснить его биоценозы, их границы, занимаемые ими площади (для бентоса) или объемы (для планктона). Количественное изучение и вычисление биомассы (количества животных и растений) в данном бассейне обычно производится только на сравнительно небольших участках каждого из биоценозов, а затем уже производят перечисления на определенные общепринятые площадки или объемы для сравнения биомассы одинаковых биоценозов разных бассейнов или перечисления на площади и объемы биоценозов данного бассейна для выяснения его общей биомассы» (С. А. Зернов, Общая гидробиология, стр. 441, 1934).

<sup>2</sup> Сукачев В. Н., Основные руководящие идеи в изучении типов леса. Ленинградский лесопромышленный научно-исследовательский институт.

Понятие биоценоза, воспринятое очень многими исследователями, развивалось в четырех направлениях. Одни, считая, повидимому, самое понятие достаточно ясным и соответствующим тому, что на самом деле существует в природе, занимались регистрацией биоценозов, устанавливая их без достаточного анализа, на-глаз; другие, понимая, очевидно, теоретическую важность понятия, занимались более или менее абстрактными рассуждениями о том, что такое биоценоз, каковым он должен быть, что под этим понятием следует разуметь; ряд авторов, не пытаясь анализировать теоретическое содержание понятия, подвергнуть данные Мебиусом признаки биоценоза проверке на конкретном материале, описывали отдельные биоценозы со стороны их структуры, пользуясь клементсовским понятием сукцессии, рядов развития и завершающей формации. Лишь немногие работы, стремившиеся выяснить содержание понятия биоценоза, пытались сделать это на конкретном материале, изучая конкретный биоценоз, но ни одна из этих работ не охватывала вопрос в целом. Указанные направления в изучении биоценозов можно назвать регистрирующим, теоретизирующим, морфологическим и конкретным.

Регистрирующее направление. Сюда прежде всего следует отнести работу Зернова<sup>1</sup>, введшего термин биоценоз в русскую литературу. Зернов принимает понятие биоценоза как нечто данное, критике его не подвергает и ограничивается описанием главнейших биоценозов: их состава, распространения и распределения в море, сравнением с биоценозами Средиземного моря. Анализа зарегистрированных биоценозов, разбора их структуры и экологии Зернов не дает. Дерюгин<sup>2</sup> также, описывая зарегистрированные биоценозы морей, дает только перечень форм, входящих в этот биоценоз, указывает его распространение и некоторые условия, как глубина, температура и соленость, при которых он встречается. Анализа экологического, т. е. анализа структуры биоценоза, экологии составляющих его видов, взаимоотношений видов в ценозах, динамики последних у Дерюгина нет.

Работ, по направлению сходных с работами Зернова и Дерюгина, у гидробиологов очень много. Ильин<sup>3</sup> считает, что «понятие биоценоза достаточно выработано», и прямо переходит к классификации биоценозов, едва касаясь их экологии. Работы этого типа имеют то значение, что дают картину распределения жизни в море (или в других водоемах) и первое представление об условиях этой жизни. На основе этих работ можно классифицировать бассейны, установить их типы.

Такого рода «регистрирующие» работы имеют, как сказано, то значение, что, будучи проводимы количественным методом, они позволяют судить о биомассе и распределении ее в водоеме, т. е. в известной мере судить о «продуктивности» водоемов, хотя не следует думать, что количество биомассы и продуктивность—это одно и то же. Но для изучения самого явления, называемого биоценозом, для теории вопроса эти работы почти ничего не дают. Оно остается, повторяю, принятым на веру.

<sup>1</sup> Зернов С. А., К вопросу об изучении жизни Черного моря, Зап. Акад. наук, VIII серия, т. XXXII, № 1, 1913.

Он же, Основные черты распределения животных в Черном море у Севастополя, Изд. имп. Акад. наук, 1908.

<sup>2</sup> Дерюгин К. М., Фауна Кольского залива и условия ее существования, Зап. Акад. наук, VIII серия, т. XXXIV, № 1, 1915.

Он же, Фауна Белого моря и условия ее существования, Изд. Гос. гидр. ин-та, стр. XII, 1—511, 1928.

<sup>3</sup> Ильин В. С., Биоценозы Азовского моря. Труды 2-го съезда зоологов, анатомов и гистологов СССР в 1925 г. Главнаука, 1927.

Теоретизирующее направление. Работы другой группы исследователей, также преимущественно гидробиологов, представляют собой главным образом попытки кабинетного теоретического разрешения вопроса о понятии биоценоза: что такое биоценоз, в чем сущность последнего? Конечно, эти теоретизирующие исследователи в своих рассуждениях опираются на какой-то материал своих или чужих исследований, но центр тяжести в их работах лежит не в описании и анализе конкретного материала, а в рассуждениях.

Эти исследователи заставляют вспомнить о натурфилософах, ибо они подобно последним не столько исследуют, сколько «творят» природу, творят ее в собственной голове, воображая, что то же самое имеет место в природе.

К этому направлению следует отнести Верещагина<sup>1</sup>, считающего, что не все «население» данного водоема образует биоценоз, а лишь те виды, которые связаны друг с другом прямыми или косвенными биоценозическими факторами. Виды, встречающиеся вместе благодаря простой приуроченности составляющих его форм к определенным факторам среды, составляют население данной станции, а не биоценоз. Некоторые другие авторы, наоборот, считают за биоценоз совокупность постоянного населения станции независимо от отношений организмов друг к другу. «Биоценоз в сущности есть то, что вытаскивает наша дрга».

Резвой<sup>2</sup> видит сущность биоценоза в том, что он является подвижно-равновесной системой населения, устанавливающейся в данных экологических условиях. Ту же идею подвижного равновесия как основной черты биоценоза энергично проповедует Еленкин<sup>3</sup>. Беклемишев<sup>4</sup> разбирает вопрос о том, является ли биоценоз организмом, считая, что тот и другой характеризуются прежде всего способностью к саморегуляции. К теоретизирующему направлению в работе о биоценозах следует отнести и статью Буковского<sup>5</sup>, статью весьма интересную, критическую, выдвигающую момент историчности в биоценозе, но все же являющуюся плодом размышлений о биоценозе, а не результатом изучения конкретного биоценоза, а также и статью Станчинского<sup>6</sup>, приходящего к узкому и неверному трактованию биоценоза как комплекса трофоценозических систем, игнорируя все другие связи между организмами, именно потому, что он рассуждал о биоценозе, а не изучал всесторонне конкретный биоценоз.

Вряд ли возможно думать, что, рассуждая о природе явления, не изучая специально последнего, можно правильно понять его. Работы «теоретиков» биоценоза не могли не привести к совершенно неправильным выводам. О Верещагине можно прямо сказать, что он выдумал «население», противопоставляемое биоценозу. Он явно недооценил целостность органического комплекса. Как показали многочисленные работы о цепях питания, та или иная, если не прямая,

<sup>1</sup> Верещагин Г., О биоценозах и станциях в водоемах, Труды 1-го Всеросс. съезда зоологов, анатомов и гистологов 1922 г. Главнаука, 1923.

Он же, К вопросу о биоценозах и станциях в водоемах, Русск. гидробиол. журнал, т. II, № 3-4, 193.

<sup>2</sup> Резвой П. К., К определению понятия «биоценоз», Русск. гидробиол. журнал, т. III, № 8-10, 1924.

<sup>3</sup> Еленкин А., Закон подвижного равновесия в сожительстве и сообществах растений, Изв. Главн. ботанич. сада, т. XX, в. 2, 1921.

<sup>4</sup> Беклемишев О. П., Организм и сообщество, Труды Биологич. научно-исследоват. ин-та при Пермском гос. университете, т. I, в. 2-3, 1928.

<sup>5</sup> Буковский В., К критике основных проблем и понятий биоценологии, Вопросы экологии и биоценологии, № 2, 1935.

<sup>6</sup> Станчинский В. В., К пониманию биоценоза, Проблемы биоценологии, Харьков, Труды Сектора экологии при Харьковском гос. университете, т. I, 1933.

то косвенная, иногда отдаленная связь существует между организмами, населяющими один и тот же биотоп. Ведь совершенно очевидно, что если бы любой вид размножился бы так, как это позволяет его потенциал размножения, то все остальные виды данной группировки организмов не могли бы существовать. С другой стороны, нет таких организмов, которые тем или иным способом не зависели бы в своем существовании от каких-либо других. К этому взгляду приводят нас все существующие работы по изучению, например, цепей питания в различных биоценозах. Другое дело, какого рода и степени эти связи; но наличие их несомненно.

Также и размышления Резвого не объясняют ничего в биоценозе и в корне порочны, ибо равновесия в жизни нет, равновесие—это конец жизни. Как показал Клементс и его сторонники, все биоценозы (сообщества американских авторов) являются или стадиями развития завершающего сообщества, или последними (climax), но и так называемое завершающее сообщество непрерывно изменяется, движется вперед, хотя движение это настолько медленное, что мы его обычно не замечаем. Ни один биоценоз не остается неизменным, а помимо обратимых колебаний, совершает поступательное движение вперед.

Рассуждения Беклемишева отдают настоящей схоластикой, так как не базируются на конкретном материале исследования и фактических конкретных доказательств существования в биоценозе саморегуляции автор не дает.

Морфологическое направление в изучении биоценозов, называемых сообществами, мы наблюдаем у американских экологов, изучающих прежде всего структуру биоценозов. Американским экологам принадлежит, пожалуй, и наибольшее количество работ по наземным биоценозам. В них уже имеются элементы экологии последних, но центр тяжести этих работ лежит в изучении их структуры, рассматриваемой с точки зрения учения Клементса о сукцессии.

Основоположниками биоценологических работ американских экологов являются Шелфорд<sup>1</sup> и Вистол<sup>2</sup>. В работе Шелфорда наибольшее место занимает список и детальное описание главнейших «сообществ» в районе Чикаго и сопоставление их с растительными «сообществами». Шелфорд дает описание и пищевых взаимоотношений организмов («цепи питания») в сообществе, и картину взаимоотношений между главными сообществами, построенную на принципе сукцессионного развития, введенного Клементсом. У Вистол основную часть работы составляет перечень видов, входящих в сообщество песчаной степи, и данные о сложении сообщества. Ценной мыслью автора является мысль о том, что растительность и животные составляют в сообществе одно целое, образуют одно «биотическое сообщество». Сообщество это делится на подчиненные группы организмов как во времени, так и в пространстве. В пространстве—на сообщества ярусов и на сообщества, занимающие горизонтальные подразделения местообитания. Во времени—на группировки дневные, сезонные, годовые и неперифодические, зависящие от неперифодических колебаний погоды и т. д.

В работе Вистол мы имеем попытку разобраться в закономерностях структуры и жизни биоценоза. Такие же попытки, более или менее развернутые, мы встречаем и в последующих работах американских авторов с упором на структуру биоценоза, смену аспектов

<sup>1</sup> Shelford V. E., Animal Communities in Temperate America as illustrated in the Chicago region. Chicago University Press, pp Xlll, 362, 1913.

<sup>2</sup> Vestal A. G., An associational study of Illinois sand prairie, Bull. Ill. St. Lab. Nat. Hist., vol. 10, pp. 1—6, 1913.

в нем и на сукцессионную смену (Визе<sup>1</sup>, Блэк<sup>2</sup>, Смит<sup>3</sup>, Шеклфорд<sup>4</sup>, Дэвидсон<sup>5</sup>, Байрд<sup>6</sup>, Вудбёри<sup>7</sup>, Карпентер<sup>8</sup>, Шелфорд<sup>9</sup>, Вилльямс<sup>10</sup>). Наиболее ярко выражено морфологическое направление в работе Смита, Шеклфорда и Байрда. Они различают в структуре сообщества постоянное ядро и группирующиеся вокруг него сезонные группы. Придачей последних к ядру обуславливаются колебания всей популяции. Отдельные группировки, входящие в состав сообщества леса, прерии и т. д., неравноценны в смысле развития сообщества: одни являются стадиями развития последнего, другие — членами завершающей последней стадии. В каждой группировке различаются влиятельные и менее влиятельные члены. Байрд дает схемы взаимоотношений в сообществах на основе питания.

Работы упомянутых авторов дают очень полезную схему для описания биоценозов и их изучения, но они почти целиком формальны, ограничиваются описанием структуры, статики сообщества (биоценоза), не задаваясь вопросами дальнейшего изучения последнего, а это необходимо, так как задачей изучения биоценозов является их освоение.

Впрочем, некоторые работы идут дальше. Например, Вудбёри дает очень яркую картину последовательного изменения сообществ по мере продвижения каньона Цион по направлению к водоразделу. В результате роста каньона кверху и постепенного его расширения внизу, ближе к устью, пустыня постепенно продвигалась от последнего все выше и выше. Автор рисует картину изменений, производимых в каньоне эрозией, выветриванием боковых склонов, изменения почвы, распределения освещения, осадков, температуры, движения воздуха и показывает, как с изменением топографии, т. е. биотопов, изменяются и сообщества. Циклы жизни животных соответствуют циклам растительности, последние — климатическим циклам.

Между характером сообществ и характером среды существует теснейшая связь, от физических условий зависит существование сообществ, их характер и развитие. Работа Вудбёри дает много материала для суждения по вопросу о понятии «биоценоз», но автор сам анализом этого понятия не интересуется. Обстоятельную работу, дающую представления не только о сложении, но и о жизни сообщества буково-кленового леса, дает Вилльямс. Он ставит своей задачей изучить «биотическое сообщество как целое; определить растительных и животных членов последнего; число видов и богатство их особями; их отношение друг к другу и к сообществу в це-

<sup>1</sup> Weese A. O., *Animal Ecology of an Illinois elm—maple forest* Ill. Biol. Monogr., v. IX, № 4, pp. 1—93, 1924.

<sup>2</sup> Blake I. B., *A comparison of the animal communities of coniferous and deciduous forests*, Ill. Biol. Monogr., v. X, № 4, pp. 1—149, 1926.

<sup>3</sup> Smith V. G., *Animal communities of a deciduous forest succession* Ecol., vol. IX, № 4, pp. 479—501, 1928.

<sup>4</sup> Shackleford M. V., *Animal communities of an Illinois prairie* Ecology, vol. X, № 1, pp. 126—155, 1929.

<sup>5</sup> Davidson V. S., *The tree layer society of the maple red oak climax forest* Ecology, vol. XI, № 3, pp. 601—607, 1930.

<sup>6</sup> Bird R. N., *Biotic communities of the aspen park land of central Canada* Ecology, vol. XI, № 2, pp. 356—443, 1930.

<sup>7</sup> Woodberry A. M., *Biotic relationships of Zion Canyon* Ecological Monographs, vol. III, № 2, pp. 150—245, 1933.

<sup>8</sup> Carpenter R. I., *Fluctuations in biotic communities I. Prairie forest ecotone of Central Illinois* Ecology, vol. XVI, № 2, pp. 203—213, 1932.

<sup>9</sup> Shelford V. E. and Olson S., *Sere, Climax and influent animals etc.* Ecology, vol. XVI, № 3, pp. 375—403, 1935.

<sup>10</sup> Shelford V. E., *Some marine biotic communities of the pacific coast of North America* Ecological Monographs, vol. 5, pp. 351—554, 1935.

<sup>10</sup> Williams A. B., *The composition and dynamic of ae beach maple climax community* Ecological Monographs, vol. 6, № 3, 1936.

лом; сезонные колебания состава и численности; стадию сукцессии, представленную сообществом; изменения, ныне происходящие в сообществе; условия среды, включая почвенные и климатические факторы, и влияние их на сообщество». Эта работа является уже опытом довольно углубленного изучения конкретного биоценоза; в ней делается попытка нарисовать не только формальную картину жизни последнего, но и понять его действительную жизнь, его динамику и взаимоотношение между членами. Она также дает материал для суждения о самом понятии «биоценоз», но Вильямс этого не делает.

Изучение конкретного биоценоза в целях анализа самого понятия мы имеем в работе Карзинкина<sup>1</sup>. Этот автор производил как анализ естественных биоценозов, так и эксперименты в природе. Задачей своей Карзинкин ставил разрешение вопроса: соответствуют ли различным экологическим условиям различные биоценозы? Автор дает положительный ответ. При малом различии субстрата биоценозы отличаются лишь количественно, при более сильном изменении субстрата в биоценозе происходит не только количественное, но и качественное изменение. Изменение в биотопе ведет к изменению биоценоза. Второй вопрос, который Карзинкин ставит перед собой, это вопрос о том: существуют ли на самом деле биоценотические связи между компонентами биоценоза? И на этот вопрос автор отвечает положительно. Между некоторыми видами существует положительная корреляция, и вхождение одной формы в биоценоз влечет за собой вхождение других форм, и отрицательная корреляция, когда вхождение одной формы подавляет развитие других форм или влечет их выпадение. Здесь следует, однако, отметить, что положительная или отрицательная корреляция еще не доказывает наличия биологической связи двух видов, так как корреляция эта может зависеть от сходства или несходства экологических требований видов к среде обитания. Но хотя Карзинкин и не дал убедительного ответа на вопрос, он шел тем путем, которым следует идти сейчас при изучении понятия «биоценоз»: путем изучения конкретного биоценоза под определенным углом зрения, стремясь получить фактические ответы на поставленные, в связи с определением Мёбиуса вопросы.

Другой автор — Никитин<sup>2</sup> — хотя и не ставил себе задачей выяснение теоретических вопросов, связанных с понятием биоценоза, дает, однако, идя путем изучения конкретного биоценоза, богатый материал для суждения об этом понятии. На основе анализа гудаутской устричной банки Никитин приходит к выводу, что границы устричного биоценоза связаны с наличием благоприятных условий для развития этого биоценоза: соответственного грунта, дающего возможность прикрепления для устриц, глубины, пресных вод, несущих питательные вещества, возможности развития фитопланктона, основного пищевого материала для устриц. Верхняя граница определяется изобарой 13—14 м, выше которой устрицы не могут существовать из-за движения воды и песка благодаря волнам. Ниже 30 м устрицы также не могут существовать, так как здесь — чистый ил, а они не имеют сифонов, и ил забивается в створки. И температурный режим здесь неблагоприятен для устриц. Тут их сменяют более выносливые мидии. На разных банках экологические условия несколько

<sup>1</sup> Карзинкин Г. С., Попытка практического разрешения понятия «биоценоз». Труды 2-го съезда зоологов, анатомов и гистологов СССР в 1927 г. Главнаука, 1927. Он же, Статья на ту же тему. Русский зоолог. журнал, т. VI, в. 4, 1926.

<sup>2</sup> Никитин В. П., Гудаутская устричная банка (опыт экологического и промыслового исследования), Труды Научно-рыбохоз. и биологич. станции Грузии, т. I, в. 1, 1934.

меняются, а в связи с этим изменяется и состав биоценозов по второстепенным видам. Между компонентами биоценоза существует конкуренция в отношении пищи и кислорода, в которой большую роль играют процессы размножения и механизм дыхания и питания. Другой тип связи между организмами биоценоза банок — физическая связь с обрастающими организмами, отражающаяся на питании и потреблении кислорода.

Никитин приводит ряд интереснейших примеров связи видов в биоценозе устричного ракушечника.

Работа Никитина проливает много света на понятие биоценоза, говорит о его реальности в смысле Мёбиуса и ясно показывает, что ключ к пониманию биоценоза заключается в понимании экологии составляющих его видов.

Попыткой дать описание конкретного биоценоза является работа Фридолина<sup>1</sup>. Однако эта работа, в которую вложен был, очевидно, огромный труд, содержащая в себе массу детальных фактических данных, является скорее сырым материалом, чем законченной работой, и на подлежащие разработке вопросы о природе биоценоза не отвечает.

Основной ошибкой автора является то, что он шел в своем исследовании и описании биоценоза не от общего к частному, а от частного — от экологии комаров и других кровососущих насекомых и от отношений между насекомыми и цветами и на этом и застрял. Как ни ценны сами по себе собранные им данные, они не могут подвести нас к пониманию целого, как какая-нибудь деталь в архитектуре здания не может дать о нем представления, тогда как даже набросок фасада и плана такое представление дает.

Таким образом, целый ряд вопросов, которые были поставлены перед нами с того момента, как Мёбиус опубликовал свое определение понятия «биоценоза», стоит перед нами неразрешенным до сих пор. Основными из этих вопросов будут следующие: в какой мере понятие «биоценоза», введенное Мёбиусом, является соответствующим реальному распределению жизни в природе; кто входит в биоценоз — все ли организмы, растительные и животные, сосуществующие вместе в одной группировке, или можно говорить о фитоценозах, зооценозах и т. д.; каковы границы биоценозов, чем они определяются, как их устанавливать и к какому биоценозу относить мигрирующие виды, деятельные одну часть жизни в одной, другую — в другой группировке; в какой мере составляющие биоценоз организмы находятся с соответствием с физическими условиями существования и какова степень связанности организмов в биоценозе между собой, т. е. определяется ли состав биоценоза физическими условиями биотопа, или же суть заключается в так называемых биоценологических связях; в какой мере устойчивы биоценозы при наличии факта их постоянной изменчивости.

Ответ на эти вопросы имеет значение не только теоретическое, но и практическое. Совсем иным будет наше отношение к вмешательству в природу в том случае, если мы признаем связи видов в биоценозах очень прочными, настолько прочными, что если тронуть одну петлю в сети, ими образуемой, то в движение придет неминуемо вся сеть; или в том случае, если мы признаем «биоценологические» связи видов рыхлыми, способными за некоторыми исключениями изменяться, перестраиваться. Совершенно другое отношение к лесу должно быть у лесовода в зависимости от того, видит ли он в лесу «фитоценоз» или же «биоценоз». В первом случае он, не-

<sup>1</sup> Фридолин В. П., Животно-растительное сообщество горной страны Хибин, Акад. наук СССР, 1936.



сомненно, упустит ряд важнейших моментов в жизни леса. Также и к пастбищу мы отнесемся по-иному в зависимости от того, будем ли мы видеть ту роль, которую играют в жизни почвы и растительного покрова пастбищ грызуны, копытные, насекомые, птицы и т. д., или будем эту роль игнорировать, уделяя внимание только растительному покрову. Работы, проведенные в Тусан (Tucson) в Аризоне, с очевидностью это показали.

Ответ на поставленные выше вопросы можно получить только на основе длительного стационарного изучения конкретных биоценозов коллективами различных специалистов, прежде всего зоологов и ботаников. При этом путь изучения—это путь от общего, от целого к частному, к деталям. Следует всегда помнить слова лесовода Котта, приводимые Морозовым в качестве эпиграфа к книге «Учение о лесе»<sup>1</sup>: «Если разобрать часы и каждую пружину порознь показать кому-нибудь, то он при самом ясном описании не будет еще иметь настоящего понятия ни о сих отдельных предметах, ни о часах вообще, а получит оное только тогда, когда наперед увидит все части в надлежащей между собою связи. Точно так же бывает со всеми науками, составленными из многих частей, и в особенности с наукою лесоводства. Пока не найдут в ней точки, с которой можно было бы осмотреть все в совокупности, до тех пор будет трудно видеть ясно и понимать надлежащим образом отдельные сего целого части. С какой бы части ни начинали науку лесоводства, все покажется слишком отдельным и потому односторонним; но ежели наперед осмотришь все вообще, ежели наперед будешь знать, к чему что служит, то и все отдельные части поймешь легче и все заметишь легче». Поэтому при изучении биоценоза мы должны, выделив его предварительно по растительности, отражающей особенности биотопа, прежде всего определить структуру, сложение биоценоза, затем переходить к изучению динамики входящих в него крупных объединений, как ядро, сезонные группы, временные посетители и т. д., и уже затем переходить к изучению отношений между отдельными компонентами, начиная с наиболее влиятельных, отношений между последними и факторами внешней физической среды, причем здесь возможен и эксперимент.

Программа исследования биоценоза, задачей которого является такое понимание биоценоза, которое помогало бы освоению последнего, будет слагаться из следующих вопросов.

## I. Статика биоценоза: состав, границы и структура

1. Состав биоценоза, входящие в него виды и численность популяции отдельных видов. При этом в первую очередь исследуются те виды, относительно которых можно предполагать, что они являются влиятельными членами ценоза. Распределение видов в различных частях биотопа и плотность населения в последних.

2. Разделение биоценоза на подчиненные объединения, связанные с разностями биотопа и расположенные в пространстве в горизонтальной плоскости (если такое разделение возможно). Разделение это может исходить только из сравнения распределения списков форм, составляющих биоценоз. Установление степени обособленности упомянутых объединений.

3. Наличие стратификации, ярусности в биоценозе. Совпадает ли эта стратификация со стратификацией факторов? Обусловливается ли она последней? В какой мере ярусы независимы друг от друга?

<sup>1</sup> Морозов В. Ф., Учение о лесе, Издание 3-е, Ленинград, 1926.

4. Как повторяется биоценоз в сходных биотопах. Связаны ли всегда изменения биотопа с изменениями в биоценозе, т. е. зависит ли состав биоценоза от характера тех или иных факторов?

5. Границы биоценоза. Приступая к изучению последнего, мы определяем сперва границы биоценоза по признакам биотопа, устанавливаемого по растительности. Теперь эти границы должны быть проверены и направлены по распределению видов, входящих в биоценоз, по наличию и распределению доминантов и преобладающих. В связи с этим стоит большой вопрос, какого рода и масштаба объединениям организмов надлежит придавать название «биоценоз»: формациям ли (биом Клементса — Шелфорда), как пустыня, степь, лес и т. д., или может иметь место то, о чем говорит Дерюгин: «Иногда биоценозы располагаются так тесно, что драга приносит материал с нескольких биоценозов». Можно ли говорить о различии биоценозов на двух различных сторонах камня?

6. Конкретные, образуемые изменяющимися факторами границы данного биотопа. Определяются ли границы биоценоза этими границами биотопа?

7. Тщательное изучение границ двух биоценозов, так называемого экотона<sup>1</sup>, определение источников пополнения последнего в зависимости от смещения факторов.

## II. Динамика биоценоза: изменения во времени

8. Разделение биоценоза на дневное и ночное объединения, производимое по тем же признакам, что и в предыдущем случае.

9. Количественные изменения в населении ярусов в течение суток, факторы, обуславливающие эти изменения. «Суточные часы» биоценоза, зависимость их от ритма среды.

10. Количественные изменения в биоценозе, происходящие в различные сезоны (сезонные аспекты в биоценозе), зависимость их от тех или иных изменений факторов среды.

11. Ядро биоценоза и второстепенные (сезонные) группы. Колебания состава ядра и второстепенных членов вместе с условиями.

## III. Жизненные формы биоценоза

12. Наличие массовых, т. е. захватывающих многие виды реакций на изменение среды. Многие ли виды биоценоза отвечают на изменения в биотопе сходными реакциями? Иначе говоря: наблюдается ли в биоценозе повторяемость определенных «жизненных форм». Спектр последних для данного биоценоза. Существует ли сопряженность между видами, и причины такой сопряженности, кроются ли они в биотических взаимоотношениях или в одинаковом отношении двух видов к физической среде.

13. Существует ли соответствие между растениями и животными в общем характере их реакций (структурных и поведения) на факторы среды в данном биоценозе; например, наблюдается ли наряду с ксерофитностью растений и ксерофитность животных в биоценозах пустыни (хотя бы в поведении).

## IV. Взаимоотношения видов в биоценозе

14. Цепи и циклы питания в биоценозе. Типы животных по питанию. Связь цепей в циклы, есть ли она? Отношения животных друг к другу и к биоценозу в целом. Все ли виды в биоценозе, как они

<sup>1</sup> Экотон американские авторы называют область налегания друг на друга двух «сообществ», например, на границе леса и степи, где незначительное изменение какого-либо фактора вызывает изменение в «сообществе» (биоценозе).

связаны. Этот пункт исследования, хотя он составляет лишь один параграф в программе, является одним из самых центральных, занимает по объему большую часть работы. Здесь надо начинать, конечно, с влиятельных и многочисленных видов, но не ограничиваться ими, а захватить исследованием возможно большее количество видов.

15. Пирамида чисел (в числе и весе); размеры ареала отдельных звеньев в природе чисел (конкретные примеры на отдельных цепях).

16. Другие взаимоотношения между видами (животными, животными и растениями), кроме пищевых (связи устанавливаются не только методами корреляции, но и путем вскрытия их биологической сущности). Наличие конкуренции из-за площади, из-за мест для гнезд; наличие взаимопомощи, общественности и т. д. Пункт столь же важный, как цепи и циклы питания.

17. Ниши, занимаемые отдельными видами (конечно, не всеми, но по возможности большим числом видов), образ жизни, экология видов. Здесь, помимо наблюдений, необходим эксперимент и применение физиологической методики.

18. Роль инфлуентов и субинфлуентов в ценозе (влияние их на биоценоз).

19. Связь между растениями и животными, взаимная зависимость их друг от друга. Типы зависимостей и выражение их в количественных данных. На этот пункт должно быть обращено особое внимание. Надлежит исследовать роль отдельных растений как кормовой базы тех или иных животных (начало цепей питания), растения как убежища, как места для гнездования, роль животных как опылителей, разносчиков семян, пожирателей семян, разносчиков грибных заболеваний и т. д. Надлежит тщательно регистрировать все случаи вхождения в биоценоз некоторых растений и некоторых животных вместе как групп, а также сходство или различие в требованиях к среде со стороны входящих в биоценоз растений и животных.

## V. Сущность объединения, называемого биоценозом

20. Как возник данный биоценоз; в чем его сущность: в соответствии ли составляющих его видов факторам среды или в «притертости» организмов друг к другу, в «биоценотических» (трофоценотических и других) связях, в чем сущность их «сопряженности».

21. Является ли данный биоценоз насыщенным или в него могут входить новые члены, занимая до сих пор незанятые ниши без вреда для других видов.

Понять биоценоз можно только в том случае, если мы разберемся в экологии отдельных составляющих его видов. Поэтому при изучении биоценоза совершенно неизбежно применение эксперимента и физиологической методики. Ряд представленных выше вопросов лишь в этом случае может получить свое разрешение.

Например, связь между растениями и животными, роль отдельных растений как кормовой базы для тех или иных животных нельзя установить, не прибегая к наблюдениям в неволе и эксперименту. Выяснить ниши, занимаемые отдельными видами, понять экологию видов также нельзя без эксперимента. Например, для выяснения вопроса о том, почему одни виды грызунов ведут дневной, а другие ночной образ жизни, следует изучить экспериментально их реакции на свет, температуру, влажность, изучить по возможности физиологически, чтобы не только установить наличие связи того или иного поведения с тем или иным фактором, но и понять причину этой связи. Чтобы понять, например, почему один вид держится на от-

крытых местах, а другой в лесной чаще, следует опять-таки подвергнуть этот вопрос экспериментальному и физиологическому изучению. В качестве примера можно привести исследования Шелфорда и Ченовита о роли испаряющей силы воздуха в распределении животных<sup>1</sup> или исследования Калабухова о физиологических различиях у близких видов (в рукописи). Чем глубже будет наше проникновение в физиологию явлений зависимости между поведением вида и изменениями внешних факторов, тем лучше и правильнее поймем мы экологию отдельных видов, а тем самым и сущность взаимоотношений в биоценозе.

Изучение биоценоза должно быть комплексным. Но что назвать комплексом в работе? Этим термином нередко злоупотребляют, называя комплексной работой те случаи, когда различные специалисты работают рядом, изучая один и тот же район или один и тот же объект. Так, например, поездку геологов и зоологов в одной машине в один и тот же район называли комплексной экспедицией. Это, конечно, неверно. Комплексной будет лишь та работа, когда различные специалисты работают над одной и той же проблемой, по общему плану, преследуя одни и те же цели. При комплексе должно быть единое руководство работой. Физиологи, ботаники, зоологи, изучающие позвоночных, энтомологи, лимнологи и т. д. должны вести работу согласованно, совместными усилиями, разрешая поставленные по плану вопросы. Это само собой понятно. Если, например, зоолог-позвоночник изучает роль дятлов в лесу, то это изучение невозможно выполнить без того, чтобы фитопатолог не дал ответа на вопрос: какую роль играют дятлы в разнесении грибных заболеваний деревьев при долблении дупла, а энтомолог—на вопрос, какую роль играют дятлы в защите растений леса от насекомых вредителей. Фитопатолог должен дать ответ и на вопрос, не играют ли роль в жизни деревьев сухие листья из подстилки, которые галка затаскивает к себе в дупло, разгребая подстил, а ведь в последнем может находиться источник инфекции и т. д. Настоящее сотрудничество необходимо в работе о биоценозах.

Правильно будет при изучении экологии того или иного биоценоза исходить из того вида или группы видов, которые являются ведущими в данном биоценозе. Так, например, при изучении биоценозов в дубово-липовом заповеднике «Лес на Ворскле» (в лесостепи) следует исходить из экологии дуба и липы. Здесь первая роль принадлежит физиологу растений, который должен изучить физиологические особенности дуба, рост, плодоношение и т. д. под влиянием разных факторов. Далее ботаники должны определить влияние дуба на среду, на климат (фитоклимат), почву; выяснить, какие виды связаны с дубом, т. е. каковы его спутники, из высших и низших растений (грибы) и причины этой сопряженности. Зоологи должны установить то же самое в отношении беспозвоночных и позвоночных животных. При этом в первую очередь должны быть изучены вредители дуба из мира насекомых и те позвоночные, которые связаны с дубом, находят себе на нем убежище, место для гнездования, пищу.

При этом могут оказаться совершенно неожиданные связи: так, например, в погадках аистов, гнездящихся на дубах, оказывается огромное количество жуков-оленей; хищные птицы, гнездящиеся на дубе или в его дуплах, охотятся за грызунами и насекомыми леса; дятлы могут разносить грибную инфекцию от дерева к дереву; галки за-

<sup>1</sup> Shelford V. E., The significance of evaporation in animal geography, Ass. of Amer. Geogr., vol. 3, 1914.

Chenovith H. E., The reactions of certain moist forest mammals to air conditions and its bearing on problems of mammalia distribution, Biol. Bull., vol. 32, 1917.

таскивают в дупла листья из подстилки, а с ними, быть может, инфекцию; с другой стороны, они вытесняют из леса, занимая дупла, других дуплогнездящих, уничтожая яйца и птенцов насекомоядных птиц и т. д.; синицы, поползны, дрозды, славки, гнездящиеся в подлеске и на деревьях, поедают огромное количество насекомых и среди них, конечно, много вредителей; грызуны не только поедают жолуди и семена других деревьев и кустарников, но зимой в их диету входят в значительной мере лишайники, покрывающие деревья, причем лишайники сбрасываются им на снег синицами и поползнями, также кормящимися лишайниками в это время (наблюдения А. К. Крень), и т. д.

Все эти связи надо знать, понимать их, понимать жизнь леса как целого. Лишь тогда можно разумно, сознательно решать вопросы мелиорации дубового леса. К чему сводятся мероприятия в области последней? К тому, что мы ослабляем или усиливаем существующие в природе противоречия между видами и отдельными организмами, или создаем новые звенья в «цепях питания», благоприятствуя им своими мероприятиями. Мы должны понимать природный комплекс всесторонне и глубоко, а потому в изучении его должна существовать подлинная комплексность, кооперация в работе, работа по единому плану, под единым руководством. Словами «комплексное исследование» часто злоупотребляют. Этого следует избегать.

Конечно, задачей всякого изучения природных явлений является овладение ими. Нам кажется, что если мы изучим несколько биоценозов по указанной выше схеме, то поймем, что такое биоценоз, каков механизм его жизни. Поняв это в отношении биоценоза вообще, создав теоретическое понимание биоценоза, мы сумеем понимать любой биоценоз в той мере, в какой это необходимо нам для практики, для вмешательства в жизнь биоценоза и овладения им.

---

*Посвящается акад. А. Н. Северцову*

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДЕГЕНЕРАЦИЯ СПОСОБОВ  
РАЗВИТИЯ ОРГАНОВ

*Г. А. Шмидт*

Из отделения физиологии развития Института экспериментальной биологии Нарком-  
здрава (дир.—акад. Н. К. Кольцов)

1. Введение.
2. Развитие эктодермы у кольчатых червей.
3. Развитие надглоточного ганглия в группе хоботных пиявок.
4. Развитие кишечника у кольчатых червей.
5. Смена способов образования органов и ее отношение к смене типов эмбриональных приспособлений. Эктогенный характер филогенетической дегенерации способов развития органов.
6. Биогенетический закон в рекапитуляции эмбриональных приспособлений и способов развития органов.

«Познание различных форм движения—есть по  
знание тел». Из письма Фр. Энгельса к К. Марксу  
от 30 мая 1873 г. (Маркс и Энгельс, Собр. сочи-  
нений. Том XXIV, стр. 412).

1. ВВЕДЕНИЕ

В одной из первых своих работ я заинтересовался своеобразным провизорным кишечником, проявляющимся на короткий срок у раннего зародыша *Protocleipsis tessellata* (Шмидт, 1917—1923). Изучение всего процесса развития энтодермы у этого и других видов *Glossosiphonidae* привело меня к выводу, что провизорный кишечник представляет не что иное, как рекапитуляцию старого, иного, чем нынешний, способа закладки энтодермального эпителия.

Оказалось, что, в то время как окончательный кишечный эпителий закладывается способом мультиполярной эмиграции<sup>1</sup> ядер энтодермальных клеток на поверхность желтка крупных энтодермальных бластомеров, существует еще одна энтодермальная закладка кишечника из группы небогатых желтком и крупных бластомеров, которые в довольно ранней стадии формируются под головной лопастью зародыша.

Из этой группы образуется правильно сформированный личиночный кишечник, который некоторое время прогрессивно развивается, а затем распадается и полностью дегенерирует. Только отдельные его элементы могут участвовать в образовании окончательного кишечника.

В литературе я нашел сравнимые с этим процессом явления при развитии кишечника у *Capitella capitata* в работе Eisig. И, кроме того, оказалось, что у сравнительно близкой формы *Rhynchelmis limosella* закладка внутривжелточного кишечника происходит в основ-

<sup>1</sup> Способ образования в этом случае я называю эмиграцией, а не иммиграцией, так как энтодермальные клеточные элементы мигрируют от центра к периферии, а не, наоборот, как при иммиграции.

ном так же, как у *Protoclepsis tessellata*, но судьба его совершенно иная—этот внутрижелточный кишечник превращается в окончательный.

Изучая впоследствии развитие других эмбриональных зачатков, я мог установить, что в других случаях на подходящих объектах можно найти сходные с кишечником *Protoclepsis* и *Capitella* явления гибели зачатков. Так, в развитии наружного зародышевого листка у рыбьих пиявок первоначальный зачаток эктодермы, играющий важную роль в личиночном развитии, полностью дегенерирует и гибнет. Окончательный кожный эпителий развивается из совсем другого зачатка и другим способом.

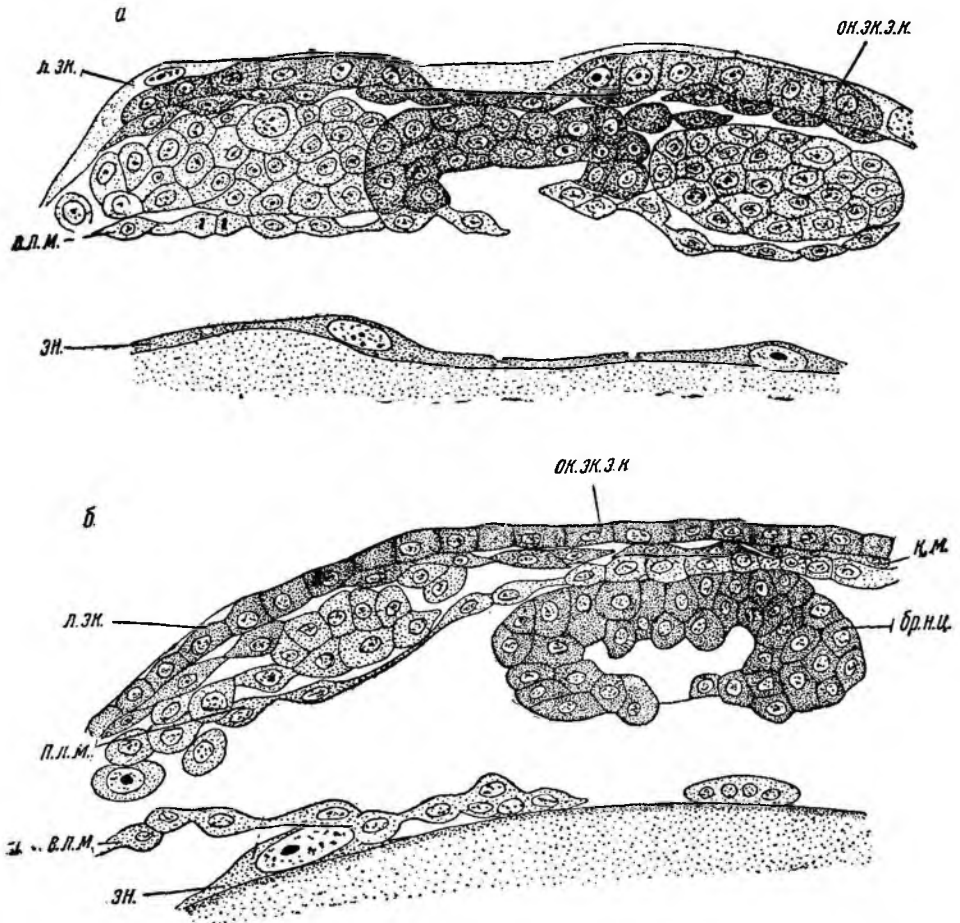


Рис. 1. Разрезы зародыша *Piscicola geometra* в разных стадиях развития; *а*—поперечный разрез зародыша вскоре после окончания заглатывания белка. Личиночная эктодерма (л. эк.) накрывает зачаток окончательного эпителия кожи (ок. эк. э. к.); телобластические ряды дифференцированы на кольцевую мускулатуру (к. м.) и брюшную нервную цепь (бр. н. ц.); в мезодермальной части зародышевых полос можно установить дифференцировку висцерального листка мезодермы (в. л. м.), эн.—энтодерма-стенка белкового мешка; *б*—поперечный разрез зародыша более поздней стадии—нервная система погрузилась внутрь и оказалась окруженной со всех сторон листками мезодермы; мезодермальная часть зародышевых полос дифференцирована на продольную мускулатуру, парietальный (п. л. м.) и висцеральный листки мезодермы

Эти факты наличия у того же животного двух зачатков того же самого зародышевого листка или того же самого органа привели

меня к общему представлению об явлении филогенетической дегенерации способов развития органов. Оказалось, что такая дегенерация, связанная с заменой одного способа образования органа другим, существует у самых различных животных. Это привело к мысли об общем значении этого явления. И, с другой стороны, естественно, возник вопрос о причинах такой дегенерации.

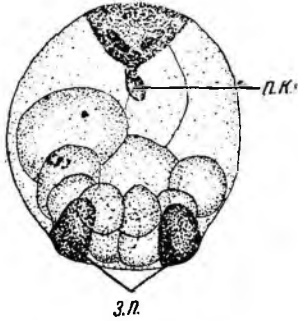


Рис. 2. Зародыш *Protocleptis tessellata* в стадии зародышевых полос, сошедшихся по всей длине на брюшной стороне тела; п. к. — первичная кишка, которая вдавняется глубоко в желток, а на переднем конце соединена с зачатком хобота

Путь к пониманию закономерности этого явления я нашел, изучая закономерности смены типов эмбриональных приспособлений. При этом удалось установить два основных положения: 1) изменение эмбриональных приспособлений отражается на органогенезах окончательных органов, 2) изменение эмбриональных приспособлений связано с эктогенными факторами (Шмидт, 1936). Отсюда сле-

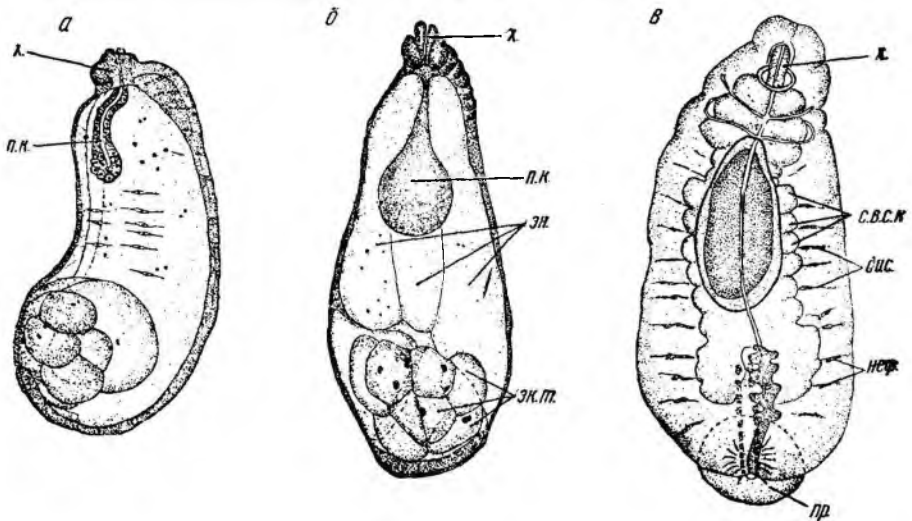


Рис. 3. Три стадии развития зародышей *Protocleptis tessellata*. а — эмбрион, начавший удлиняться с внутрижелтковой первичной кишкой (п. к.) на высоте развития; б — зародыш около времени вылулления из кокона; первичная кишка (см. также рис. 4б) — наполнена желтком, ее полость сильно раздута; в — молодая пиявочка, кишечник которой наполнен желтком; в результате фиксации содержимое первичной кишки отжалось от стенки. х. — хобот м. — мезобласты, эк. т. — эктодермальные телобласты, эн. — энтобласты, дис. — диссепименты, с. в. с. к. — слепые выросты средней кишки, неф. — нефридии, пр. — брюшная присоска (увел. ок. 2, об. 3., микроск. Рейхерта, губ. 170 мм)

довало, что и эволюция органогенезов в конечном счете определяется отношением организма к эктогенным факторам, определяется взаимодействием организма со средой.

Отсюда можно было установить, что общий смысл провизорных органогенезов заключается в повторении прежних, имевших значе-



ние при иных типах развития и иных типах эмбриональных приспособлений способов развития органов. Следовательно, в частности, провизорный кишечник *Protocleipsis tessellata* имеет то значение, что он представляет повторяющийся в эмбриональном развитии способ развития эктодермы, который имел место при трохофорном типе развития у предков современной *Protocleipsis*.

Мы можем сказать, что общий смысл явления филогенетической дегенерации способов развития органов заключается в утрате прежним способом развития своего значения в результате изменения или всего типа развития, или той его части, которая относится к эмбриональным приспособлениям.

Дальнейшая разработка этой общей закономерности позволила осветить по-новому некоторые общие проблемы развития, о чем будет речь в дальнейшем изложении.

## 2. РАЗВИТИЕ ЭКТОДЕРМЫ У КОЛЬЧАТЫХ ЧЕРВЕЙ

Примитивный тип развития эктодермальных образований мы находим у современных первичных (*Archiannelides*) и многощетинковых (*Polychaeta*) кольцецов. У них имеется общий зачаток эктодермальных образований с единым способом развития, в котором можно увидеть как бы новый центр организации в виде дериватов blastomera 2d. Таким образом, общим и основным здесь надо считать эпибластический способ развития эктодермальных образований, в котором только в виде зачатка намечается новый центр развития эктодермальных производных и возникает новый способ их развития (соматическая пластинка).

В результате правильного спирального дробления на анимальном полюсе яйца возникает кучка эктодермальных микромеров трех квартетов. Этот колпачок микромеров дает многочисленные дериваты: личиночную мезенхиму и протонефридии, кожный покров трохофоры и самого червя, нервный, теменной центр. Надо особо выделить при этом роль микромеров первого квартета—их дериваты участвуют в образовании кожного покрова верхнего полушария трохофоры или в дальнейшем кожного покрова головной лопасти червя.

Развитие эктодермы происходит эпибластически, т. е. таким образом, что мелкие эктодермальные элементы обрастают крупными эктодермальными и мезодермальными blastomeres, непрерывно размножаясь путем тангенциальных делений, причем поверхность эктодермального клеточного слоя непрерывно растет.

Часть эктодермальных производных оказывается провизорной. Сюда относится отчасти личиночная мезенхима, которая частью исчезает при метаморфозе личинки в молодого червя, частью сохраняется, переходя, как показал первый Э. Майер (1888), в кольцевую мускулатуру червя. Провизорны и личиночные протонефридии. Некоторые и именно значительно большая часть эктодермальных дериватов переходит в организацию взрослого червя, как нервный центр трохофоры, дающий надглоточный нервный центр, кожный покров личинки, становящийся кожным эпителием червя, и отчасти мезенхима (та ее часть, которая превращается в кольцевую мускулатуру).

Эктодерму первичных кольцецов и многощетинковых можно в отношении способа развития разделить на две части—на часть, формирующуюся из микромеров первого, третьего и второго, кроме микромера 2d, и на часть, которая развивается из микромера 2d. Последний микромер у первичных кольцецов сравнительно небольшого размера, у многощетинковых всегда резко выделяется из

остальных микромеров своими крупными размерами, хотя и уступает первичному мезобласту—4d.

Из 2d развивается в результате оживленных делений группа микромеров, которая распространяется также эпибластически, подобно остальным энтодермальным микромерам, но не с анимальной на вегетативную сторону, а с дорзальной на вентральную. Иными словами, направление, в котором распространяется эта группа, перпендикулярно направлению, в котором распространяются остальные микромеры.

Группа микромеров, развивающихся из 2d, дает так называемую соматическую пластинку, поверхностно делящуюся клеточную пластинку, которая, постепенно увеличиваясь, заходит своими краями на противоположную, т. е. вентральную, сторону. Закладывается соматическая пластинка соответственно положению 2d и его производных, на месте, соответствующем будущей дорзальной стороне эмбриона. Края соматической пластинки, сливаясь, образуют брюшную нервную цепочку. Остальная часть соматической пластинки, сливаясь с производными прочих микромеров второго и третьего квартетов, образует кожный покров нижнего полушария трохофоры. Позднее, после метаморфоза, из кожного покрова нижнего полушария трохофоры развивается кожный эпителий всей зародковой области тела червя (т. е. всего тела, кроме головной лопасти).

Таково в основном развитие эктодермальных образований у многощетинковых и первичных кольцецов. Мы можем считать этот тип развития эктодермальных органов тем примитивным состоянием, из которого развились новые типы развития эктодермы, которые характерны для других вторичных групп кольчатых червей, для пиявок, малощетинковых кольцецов. Описанный тип с небольшими вариациями повторяется у всех полихет, у которых изучено спиральное дробление (*Podarke obscura*—Тредуэлл, *Lumbricus*, *Nereis limbata*—Вильсон, *Capitella capitata*—Эйзиг, *Chaetopterus pergamentaceus*—Лилли, *Arenicola marina*, *Sternaspis*—Чайльд). Для него характерна эпибластическая закладка—распространение эктодермальных микромеров и их производных по поверхности яйца. И, кроме того, для него характерно то, что эктодерма слагается тремя основными центрами зачатков: 1) дериватами первого квартета микромеров, дающими покров верхнего полушария трохофоры и теменной орган, 2) дериватами второго и третьего квартетов микромеров, кроме 2d, дающими часть кожных покровов тела червя, личиночную мезенхиму и личиночные протонефридии, и 3) дериватами микромера 2d, дающими соматическую пластинку, из которой развивается брюшная нервная цепочка, частично личиночная мезенхима и кольцевая мускулатура, и личиночные протонефридии, частично кожный покров тела червя.

Перехожу к развитию эктодермы у малощетинковых кольцецов (*Oligochaeta*). До сравнительно недавнего времени проведение сравнительно-эмбриологического исследования между мало- и многощетинковыми кольцецами было невозможно из-за отсутствия работ по спиральному дроблению *Oligochaeta*, хотя некоторые данные все же можно было почерпнуть из старых работ Вильсона (1889) и Фейдовского (1888—1892). В 1915 г. появилось первое исследование по спиральному дроблению *Oligochaeta*—*Microdrili* Таннрейтера над *Bdellodrilus*—американским паразитическим малощетинковым кольцецом. В 1922 г. появилось исследование по дроблению *Oligochaeta* Пеннерса над *Tubifex rivolorum*; значительно позднее, в 1928 г., им же сделано исследование спирального дробления морских малощетинковых—*Pelosclex benedeni*. Наконец, в 1923—1924 гг. были опубликованы работы Светлова над дроблением трех представителей *Oligochaeta*—*Rhynchelmis limosella*, *Bimastus constrictus* и *Chaetoga-*

ster diaphanus. Три исследованных Светловым вида обладают тремя особыми типами развития, и именно два из них дают картину процессов развития, типичную для двух основных подразделений этой группы, — *Oligochaeta-Microdrili* и *Oligochaeta-Megadrili*, а третий — *Chaetogaster diaphanus*—показывает особый резко специализированный тип развития, в котором особенности, связанные со спиральным типом развития, вторично почти нацело стерты.

Работы Таннрейтера, Пеннерса и Светлова в связи с данными старых работ (Заленский, Берг, Вильсон, Фейдовский), а также новых, посвященных поздним стадиям развития (Иванов, 1926), позволяют нарисовать общую картину процессов развития эктодермы в этой группе.

Следует отдельно описать процессы развития для представителей двух подразделений—для *Oligochaeta-Microdrili* и для *Oligochaeta-Megadrili*. Для интересующих нас проблем развитие *Megadrili* не представляет большого интереса, так как первичные отношения почти стерты вторичными нарушениями спирального развития.

Более типично протекает развитие эктодермы у *Oligochaeta-Microdrili* (кроме группы *Naididae*). Эктодерма слагается теми же тремя основными зачатками, что и у многощетинковых: дериватами первого квартета микромеров, дериватами второго и третьего квартетов микромеров, кроме 2d, и дериватами 2d. Первый квартет микромеров, однако, в отличие от многощетинковых не дает начало обширному зачатку верхнего полушария трохофоры, а лишь сравнительно небольшой группе, из которой развивается покров предротовой, головной лопасти червя и надглоточный ганглий. Очевидно, что небольшие размеры этого зачатка определяются редукцией головной лопасти малощетинковых, и именно в первую очередь тем обстоятельством, что у *Oligochaeta-Microdrili* свободного личиночного развития нет, трохофора отсутствует, нет и мощного развития предротовой области тела.

Второй и третий квартеты, по согласным данным работ Таннрейтера, Пеннерса и Светлова, имеются и дают покров заротовой области тела. Но тут снова отличие от многощетинковых кольцецов: роль дериватов третьего компонента эктодермы-дериватов 2d значительно выросла в сравнении с многощетинковыми и соответственно этому в обратном отношении уменьшилась роль дериватов второго компонента эктодермы-дериватов эктодермальных микромеров второго и третьего квартетов, кроме 2d.

Судьба дериватов 2d показывает крупнейшее отличие по сравнению с многощетинковыми кольцецами—этот зачаток изолируется от остальных компонентов эктодермы не только тем, что процессы развития его дериватов особенно интенсивны, но и тем, что способ их развития отличен и этот способ представляет приобретение группы *Oligochaeta*. Вместо эпибластического развития соматической пластинки мы находим здесь телобластическое развитие, которое у многощетинковых имелось только в дериватах 4d, т. е. в двух первичных мезобластах. У малощетинковых дериваты 2d образуют полярные клетки, по способу развития вполне сравнимые с мезобластами, располагающиеся на заднем конце тела зародыша и отчленяющие кпереди ряд клеток, которые в свою очередь размножаются, в результате чего дериваты 2d образуют эктодермальные телобластические пластинки. Вместо эпибластической закладки—путем распрощенания микромеров в плоскости в различных направлениях, причем, как мы видели, можно было лишь установить общую тенденцию роста зачатка в вентральном направлении—здесь, при телобластическом развитии, направление роста зачатков строго ориентировано—сзади кпереди. Дериваты 2d растут кпереди в виде параллельных клеточ-

ных рядов. Способ поверхностного обрастания мелкими клетками крупных заменился новым способом закладки эктодермы — способом полярного, направленного размножения элементов в определенном направлении, причем отдельные дериваты 2d оказываются согласованными, так как на известном расстоянии кпереди от полярных клеток образуемые ими клеточные ряды располагаются тесно рядом и в таком виде растут кпереди.

У *Oligochaeta-Megadrili* мы не находим в столь ясной форме трех компонентов эктодермы, и, кроме того, процессы сильно изменены выпадением роли некоторых из квартетов. Единственное исследование спирального дробления *Oligochaeta-Megadrili* именно вида *Vimastus constrictus* принадлежит П. Г. Светлову. У *Vimastus constrictus* вместо квартетов имеются лишь дуэты, так как квартеты А и В редуцированы и их дериваты участия в развитии не принимают. Развитие *Vimastus* прослежено Светловым лишь до стадии 32 бластомеров, но, сопоставляя его данные с данными старых авторов для видов рода *Lumbricus* Вильсона и Фейдовского, можно думать, что три компонента эктодермы имеются и здесь — дериваты 1с и 1d дают покров личиночной головной лопасти (как известно, у *Megadrili* развитие сопровождается образованием несвободной, заklюченной в белок личинки), дериваты 2с дают покров туловища и дериваты 2d образуют эктодермальные телобласты, дающие кольцевую мускулатуру и брюшную нервную цепочку.

Таким образом, у *Megadrili* полихетный тип развития эктодермы ясно виден, хотя и подвергнулся в большей степени вторичным изменениям по сравнению с *Oligochaeta-Microdrili*.

У *Naididae* уже на ранних стадиях дробления (в стадии 36 бластомеров) происходит нарушение спирального дробления: бластомеры дисконтактируются и плавают разрозненно в жидкости, наполняющей кокон (каждое яйцо у *Naididae* откладывается в особый кокон). На значительно более поздней стадии развития бластомеры снова контактируются в общую морулообразную группу клеток, в которой и наступают явления дифференциации зародышевых листков и органов. Благодаря раннему нарушению процессов спирального дробления установить, имеются ли у *Naididae* три компонента эктодермы, невозможно. Заключить об их наличии можно только на основании позднейших процессов развития, что, однако, Светловым не сделано с достаточной полнотой.

Мы можем сказать, таким образом, с поправкой на своеобразные процессы развития *Naididae*, что ближе к полихетному типу развитие эктодермы у *Oligochaeta-Microdrili*, у которых три компонента эктодермы ясно различимы и у которых можно установить различие с многощетинковыми кольцецами в изменении типа, способа развития дериватов 2d, — из эпибластических процессы развития стали телобластическими, способ поверхностного обрастания заменился способом направленного, полярного роста зачатков.

У *Oligochaeta-Megadrili* процессы еще более вторично изменены и у них новые приобретения группы *Oligochaeta* подчеркнуты еще более — роль микромеров первого квартета еще более уменьшилась, и важнейшее значение получили дериваты 2d в виде 4 пар крупных эктодермальных телобластов. В их судьбе можно установить и новое в сравнении с *Oligochaeta-Microdrili*: эктодермальный покров личинки частично дегенерирует и замещается поверхностными элементами из телобластической эктодермы, следовательно, производными 2d. В еще более яркой степени этот процесс можно установить в следующей группе, еще более удалившейся от *Polychaeta*, — группе пиявок.

Из трех крупных подразделений *Hirudinea* мы не знаем развития *Acanthobdella peledina*: по ряду оснований сравнительно-морфологи-

ческого характера мной высказано предположение (1936), что по своему типу развития *Acanthobdella peledina* ближе остальных пиявок стоит к типу развития *Microdrili*.

Однако фактами это предположение до настоящего времени не подтверждено. И нам приходится ограничиться рассмотрением типов развития эктодермы в остальных двух группах *Hirudinea-Rhynchobdellea* и *Arhynchobdellea*. Здесь в свою очередь мы могли установить в группе хоботных пиявок два особых типа развития—у *Glossosiphonidae* и у *Ichtyobdellidae* (Шмидт, 1924—1926) и, следовательно, обе группы должны быть рассмотрены особо.

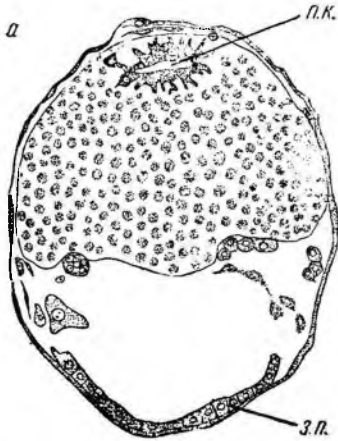
Обратимся сперва к хоботным-улитковым пиявкам—*Rhynchobdellea*, *Glossosiphonidae*. Кроме старого исследования Уайтмена (1878), впервые введшего в науку метод буквенно-цифрового обозначения бластомеров, мы имеем здесь исследования по ранним стадиям развития Шлейпа (1915), Шмидта (1925, 1937) и работы по поздним стадиям развития Берга (1891), Бюргера (1902) и Шмидта Г. А. (1917, 1937). На основании этих работ мы имеем возможность нарисовать следующую картину процессов развития эктодермы. Самый ранний зачаток эктодермы дают микромеры первого квартета, которые длительный срок сохраняются в зародыше в виде обособленного центра, в то же время отчленяя мелкие клетки. К концу периода дробления из дериватов первого квартета микромеров возникает группа клеток, дающая головную лопасть и надглоточный ганглий. К ней по периферии присоединяются мелкие клетки, образовавшиеся из микромеров второго и третьего квартетов, за исключением микромера 2d. Из этих элементов развивается кожный покров туловища зародыша, который переходит в окончательный кожный покров тела червя.

Совершенно особое положение занимает микромер 2d, который превосходит остальные микромеры по своим размерам в десятки раз, приближаясь по своей величине к бластомеру 4d—первичному мезобласту. Примитивность типа развития эктодермы у *Glossosiphonidae* видна из того факта, что микромер 2d отделяет несколько мелких клеток, присоединяющихся к зачатку кожного покрова туловища червя. Эти элементы, как показали работы Г. А. Шмидта (1937), выделяются и перед равноклеточными делениями 2d, и во время них. Количество этих элементов невелико и участие 2d в образовании зачатка кожного покрова туловища также невелико, но они все же имеются и в этом состоит один из признаков, наиболее сближающих тип развития эктодермы у *Glossosiphonidae* с многощетинковыми и первичными кольцецами.

В остальном судьба 2d резко отлична и от многощетинковых и первичных кольцецов, и отчасти от малощетинковых в том отношении, что два зачатка, которые обособляются от 2d, гораздо резче обособлены, чем в какой-либо другой группе. После выделения элементов, участвующих в закладке туловищного эпителия, оставшиеся крупные бластомеры дают 8 терминальных эктодермальных телобластов, которые развиваются уже по другому способу—не эпибластически, а телобластически. Мы видели, что выраженное телобластическое развитие в эктодермальных бластомерах имеется и у малощетинковых, но все же у *Oligochaeta-Microdrili* нет такой дифференциации на эпибластический и телобластический зачаток, как у *Glossosiphonidae*.

Терминальные 8 эктодермальных телобластов отчленяют кпереди клетки, располагающиеся, как и у *Oligochaeta*, в продольные ряды, которые по четыре с каждой стороны соединяются в зародышевую полосу. Первоначально зародышевые полосы лежат у анимального полюса—кзади от него, иными словами, на будущей дорзальной стороне эмбриона, а затем по мере их удлинения и благодаря тому, что

их передний и задний концы укреплены,—передний у заднего края головной лопасти, а задний на заднем конце тела зародыша; зародышевая полоска на каждой стороне начинает изгибаться, образуя дугу, выпуклостью обращенную кнаружи. Вследствие продолжающегося роста в длину зародышевых полосок они все более удаляются друг от друга и сближаются у переднего конца тела на вентральной стороне, где и соединяются, в конце концов, по всей длине тела (рис. 4). Происходит завершение процесса перехода зародышевых



полосок со спинной на брюшную сторону тела, связанного с распространением колпачка микромеров с анимального на вегетативный полюс. Дорзальная закладка эктодермального компонента, представленного дериватами 2d, превращается в вентральную.

Нельзя не видеть в этом процессе перехода зародышевых полосок со спинной на брюшную сторону тела явлений, сравнимых с распространением дорзальной закладки соматической пластинки на брюшную сторону.

Сильные отличия в процессах развития эктодермальных зачатков от Glossosiphonidae следует отметить в другой

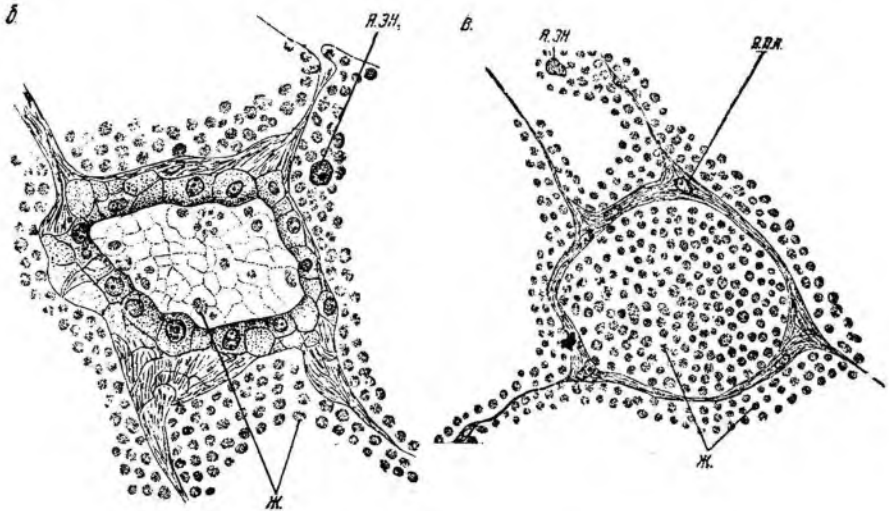


Рис. 4. Разрезы зародышей, тотальные изображения которых даны в рис. 3: а—поперечный разрез зародыша стадии рис. 3 а—первичная кишка повернута параллельно поверхности тела, б—первичная кишка с раздутой полостью благодаря накоплению желтка (см. рис. 3 б.), в—первичная кишка, полость которой набита желтком, клеточное строение стенки утрачено, большинство ядер выселилось к периферии, направляясь на поверхность желтка (см. рис. 3 в). Обозначения, кроме указанных в рис. 3: я. п. к.—ядра клеток первичной кишки, я. эн.—ядра энтодермальных blastомеров, ж.—желток, з. п.—зародышевые полосы

группе хоботных пиявок—у Ichtyobdellidae. Эктодерма здесь также складывается тремя зачатками, однако и их способ образования отличен от Glossosiphonidae и их роль в построении окончательных эктодермальных органов также иная.

У Ichtyobdellidae (Шмидт, 1925—1930) имеются два эктодермальных квартета микромеров, из которых особо выделяется по своей судьбе микромер 2d. В то время как остальные эктодермальные мик-

ромеры уже в очень ранней стадии зародышевого развития (16—20 клеток) образуют сплошной, замкнутый на всей поверхности зародыша слой личиночной эктодермы, микромер 2d остается пассивным, начиная делиться лишь к концу процесса распространения микромеров с анимального полюса на вегетативный.

Мы видим здесь резкое разделение между микромерами, дающими эпибластическую и телобластическую эктодерму.

Вместе с тем резко изменен процесс развития телобластической эктодермы: благодаря рано начинающемуся росту бластоцеля бластомер 2d и соответственно все продукты его деления оказываются на вегетативной стороне яйца и, следовательно, полностью выпадает дорзальная закладка телобластической эктодермы, сравнимая с дорзальной закладкой соматической пластинки. Это изменение мы вправе рассматривать как вторичное.

Вторично изменен процесс развития эктодермы и в группе челюстных пиявок. Наилучше изучен он у *Herpobdella octoculata*: эктодерма слагается дериватами трех эктодермальных квартетов, но так как квадранты А и В у челюстных пиявок (точнее говоря, у *Herpobdella octoculata*) остаются в течение всего развития пассивными, то в образовании зачатка эктодермы головной лопасти участвует первый квартет микромеров, в образовании туловищной эктодермы — лишь микромеры второго и третьего квартетов квадрантов С и D, исключая 2d, который дает, как это типично для всех малощетинковых и пиявок, лишь телобластическую эктодерму (Сукачев, 1903; Димпкер, 1917).

Уже на ранней стадии развития возникает сплошной слой личиночной эктодермы, в которой в этих стадиях, так же как и у *Ichtyobdellidae*, нельзя отделить компонент, дающий головную лопасть, от компонента, дающего туловищную эктодерму. Вся личиночная эктодерма, как и у *Ichtyobdellidae*, провизорна, и дефинитивный покров головной лопасти и туловища развивается из поверхностных элементов зародышевых полос, иными словами, из зачатка телобластической эктодермы.

В процессах развития телобластической эктодермы у *Herpobdella* больше примитивных черт, чем у *Ichtyobdellidae*, так как зародышевые полосы закладываются на ранней стадии, находясь на анимальной стороне яйца и, таким образом, здесь еще сохраняется дорзальная закладка телобластической эктодермы, исчезнувшая у *Ichtyobdellidae*.

У *Ichtyobdellidae* и *Herpobdella* дефинитивный кожный покров червя развивается из поверхностных элементов, обособляющихся от зародышевых полос. Этот вторичный зачаток окончательного кожного эпителия подвергается, я бы сказал, процессу вторичной эпибластической закладки, так как его элементы параллельно с разрастанием мезодермального компонента зародышевых полосок распространяются в плоскости, постепенно обрастая все остальные ткани зародыша. Они образуют на его поверхности вторичный слой покровного эпителия, переходящий в кожный эпителий червя.

Сравнивая между собой процессы развития эктодермы в четырех важнейших подразделениях кольчатых червей, мы можем установить закономерное изменение способа образования и роли отдельных компонентов.

У первичных и многощетинковых кольчатых червей имеется единый эпибластический способ образования, морфологически же можно говорить о трех компонентах — источнике, дающем головную лопасть, зачатке туловищного эпителия и зачатке брюшной нервной цепочки.

У малощетинковых группы *Microdrili* и пиявок группы *Glossosiphonidae* примитивность типа развития эктодермы видна из того, что

все три компонента эктодермы сохраняются, но отчасти изменился способ образования и произошли изменения и в самих зачатках. Важнейшее изменение наступило в дериватах 2d: они как бы поделились на два зачатка, один из которых продолжает развиваться по эпибластическому типу—это те элементы, которые присоединяются к зачатку туловищной эктодермы, и другой развивается по новому, телобластическому способу—вместо распространения по поверхности размножение элементов в виде параллельных клеточных рядов.

В более дифференцированных группах малощетинковых и пиявок наступают дальнейшие значительные изменения: исчезает разделение зачатка головной лопасти от зачатка туловищной эктодермы, оба они в таких группах, как *Arhynchobdellea* и *Ichtyobdellidae*, становятся провизорными. Вместе с тем колоссально вырастает значение телобластической эктодермы, которая у *Herpobdella* и *Piscicola geometra* представляет единственный общий зачаток всех окончательных эктодермальных образований.

Мы видим, что, изучая сравнительно-эмбриологически развитие эктодермы в разных группах кольчатых червей, мы можем установить возникновение в рамках прежнего способа развития первичного эпибластического—нового способа—телобластического образования эктодермальных органов. И затем на гораздо более поздней ступени у вторичных форм, как *Herpobdella* и *Ichtyobdellidae* *Piscicola geometra* (рис. 1), появление вторичной эпибластии—снова вторичная эктодерма развивается путем распространения эктодермальных элементов по поверхности зародыша, что имеет место при образовании окончательного кожного эпителия у *Herpobdella* и *Ichtyobdellidae*.

Общий вывод, который мы можем сделать из рассмотренных фактов, тот, что способы развития какого-либо эмбрионального зачатка способны меняться и притом так, что один способ может меняться на другой, во многом резко различный, почти противоположный по своей характеристике.

Ниже мы постараемся разобраться в каузальном генезе этой замены одного способа развития другим или, иными словами, в причинах исчезания в процессе филогенеза какого-либо зачатка, или смены одного способа образования какого-либо зачатка другим способом.

### 3. РАЗВИТИЕ НАДГЛОТОЧНОГО ГАНГЛИЯ В ГРУППЕ ХОБОТНЫХ ПИЯВОК

У хоботных пиявок группы *Glossosiphonidae* надглоточный ганглий развивается из эктодермы головной лопасти, иными словами, происходит из дериватов первого квартета микромеров.

Первый зачаток надглоточного ганглия появляется значительно раньше зачатка брюшной нервной цепочки—у зародыша в стадии едва завершившегося процесса схождения зародышевых полос на вентральной стороне тела. В этой стадии (рис. 2) зачаток надглоточного ганглия представляется в виде двух клеточных набуханий, лежащих под головной лопастью в тесной близости от ротового отверстия и от зачатка хобота пиявки. Брюшная нервная цепочка развивается лишь значительно позднее—у зародыша, у которого начинается удлинение тела и у которого зародышевые полосы подвергнутся дальнейшим процессам дифференцировки.

Нельзя не видеть в таком способе развития надглоточного ганглия примитивного типа, близко напоминающего те отношения в развитии надглоточного ганглия, которые мы находим у первичных и многощетинковых кольцецов.

У первичных и многощетинковых кольцецов надглоточный ганглий закладывается в сравнительно ранней стадии развития—во время



сформирования свободно плавающей личинки, трохофоры, и длительно функционирует в виде нервного, теменного центра, от которого отходят нервы к различным органам трохофоры.

Гораздо позднее, ко времени метаморфоза, когда из сходящихся на брюшной стороне тела краев соматической пластинки формируется брюшная нервная цепочка, первичный нервный центр—теменной нервный узел—вступает в связь с первым узлом брюшной нервной цепочки.

Характерно более раннее развитие надглоточного узла, который долгое время функционирует в виде нервного узла теменного органа.

У *Glossosiphonidae* личиночное развитие отсутствует—личиночный тип развития сменился неличиночным, и, однако, примитивные отношения в развитии надглоточного узла видны в его более ранней закладке в сравнении с брюшной нервной цепочкой.

Иные отношения мы находим в другой группе хоботных пиявок—у *Ichtyobdellidae*. Как показали мои исследования над развитием *Piscicola geometra*, у *Ichtyobdellidae* (1925) нет особого зачатка для надглоточного нервного ганглия. Он закладывается общим зачатком с брюшной нервной цепочкой из внутренних клеточных слоев зародышевых полос. Вторичный характер процесса виден также из того, что личиночный рот и глотка у *Ichtyobdellidae* лежат над зачатком зародышевых полос и, следовательно, вся нервная система развивается «подглоточно» по отношению к личиночной глотке.

Внутренние ряды зародышевых полос дают начало общему зачатку центральной нервной системы; последний вторично делится на часть, которая оказывается над окончатальной глоткой, и часть, соответствующую брюшной нервной цепочке.

Я рассмотрел специально развитие надглоточного ганглия в группе хоботных пиявок, так как при тесном их родстве этот орган показывает поразительное различие и времени закладки, и способа образования, и источника развития. В то время как у *Glossosiphonidae* надглоточный ганглий развивается значительно раньше брюшной нервной цепочки, у *Ichtyobdellidae* он закладывается одновременно с нею. В то время как у *Glossosiphonidae* надглоточный ганглий развивается из эпибластической закладки, у *Ichtyobdellidae* он развивается из телобластической закладки. В то время как у *Glossosiphonidae* надглоточный ганглий развивается из дериватов первого квартета микромеров, у *Ichtyobdellidae* он развивается из дериватов 2d, т. е. из совершенно иной эктодермальной закладки.

Случай этот интересен тем, что дает материал для суждения о большом, основном вопросе сравнительной морфологии—вопросе о гомологии органов. Надглоточный ганглий в обеих группах показывает сходное строение, слагаясь из одинакового числа нервных пакетов, имеет сходный тип иннервации, снабжая своими ветвями кольца, соответствующие, по Ливанову, предротовой, головной лопасти червя, имеет сходное физиологическое значение и в то же время резко различный источник происхождения, резко различный способ образования, резко отличное время закладки.

Гольцфретер (1936), исходя из старых наблюдений Шпемана и других над различным источником линзы, приходит к необходимости пересмотреть критерии понятия гомологии органов и предлагает в качестве нового критерия способ образования: только органы, имеющие одинаковый способ образования, могут считаться гомологичными.

В нашем случае два органа, которые у *Glossosiphonidae* предков *Ichtyobdellidae* были, несомненно, гомологичными, поскольку предки *Ichtyobdellidae* имели тот же способ развития, тот же источник и то же время возникновения надглоточного ганглия, что и ны-

нешние Glossosiphonidae, оказались у потомков имеющими различный источник образования, различное время появления и образуются различным способом. Спрашивается: гомологичны ли они? Как будто все говорит против их гомологии, однако филогения органа утверждает, что они гомологичны.

Мне кажется для решения вопроса о гомологии органов (я не вижу никаких оснований для уничтожения этого понятия, которое определяет историю развития данной группы или, в частности, данного органогенеза) надо принять в расчет то основное обстоятельство, которое стало ясным из предыдущей главы: способ развития какого-либо эмбрионального зачатка сам подлежит эволюции, может уничтожаться, дегенерировать и заменяться другим, и тем более может иметь место в процессе эволюции замена одного источника для развития какого-либо органа другим источником. Никоим образом нельзя в определение гомологичных образований — понятий филогенеза — вводить понятий онтогенеза как единство способа образования или единство источника происхождения, так как то и другое может измениться в процессе эволюции у чрезвычайно близких групп в результате изменения всего типа развития (см. Шмидт, 1936).

Несмотря на различие источников образования и способа развития, можно утверждать гомологию надглоточного ганглия двух групп хоботных пиявок, так как в исходной группе то и другое было единым.

#### 4. РАЗВИТИЕ КИШЕЧНИКА У КОЛЬЧАТЫХ ЧЕРВЕЙ

Как уже указано выше, развитие кишечного эпителия у *Protocleipsis tessellata* явилось первой группой фактов, приведших к представлению о принципе филогенетической дегенерации способов развития органов. Кроме этого вида, очень сходные процессы показывает развитие энтодермы у *Capitella capitata* по данным Эйзига (1899), а также близок этому процесс формирования кишечного эпителия у *Rhynchelmis limosella*, хотя его судьба отлична от судьбы внутриглоточного кишечника у *Protocleipsis* и *Capitella*.

Начну с собственных работ над *Protocleipsis*. У этой пиявки имеется двойной зачаток энтодермы — энтодермальные микромеры, к которым присоединяются выселяющиеся из макромеров квадрантов А, В, С ядра, образуют зачаток первичной энтодермы. Из этого зачатка развивается провизорная внутрижелтковая кишка, которая некоторое время подвергается прогрессивному развитию и затем распадается. Составлявшие ее клеточные элементы присоединяются ко второму зачатку энтодермы. Второй зачаток в основе образуется из ядер, энтодермальных макромеров, на сравнительно поздней стадии развития выползающих на поверхность желтка и образующих здесь эпителий средней кишки. Таково в самых общих чертах развитие энтодермы у *Protocleipsis tessellata*.

Рассмотрим отдельные стороны процесса. Исследуя дробление этого вида, мне удалось показать, что, кроме трех энтодермальных макромеров, описанных для Glossosiphonidae впервые еще Робэнном (1866) и затем подробнее с помощью микротомных срезов изученных Уайтмэном (1878), существуют два других источника энтодермы: один из них — энтодермальные квартета микромеров, и другой — крупные мезобласты, ядра которых после обособления элементов мезодермальных полос, многократно делясь, дают зачаток эпителия задней энтодермальной кишки. Тем самым удалось установить новый для Glossosiphonidae факт значения мезобластов как энтодермальных мезобластов. Это их значение предполагалось еще Уайтмэном (1887), но отрицалось в позднейшей работе Шлейпом (1914).

Энтодермальные микромеры образуют ко времени закладки зародышевых полос небольшую группу клеток у переднего конца зародышевых полос—близ головной лопасти. Эту группу клеток описывает в своей второй работе Уайтмэн (1887), но, не проследив ее источника, не мог определить ближе и ее значения.

Уайтмэн описывал в стадии экваториальных зародышевых полос группу клеток ранней энтодермы и считал вероятным, что она образована клеточными элементами, которые обособлены энтобластами А, В, С. Судьбу этой группы Уайтмэн не проследил и ограничился предположением, что она присоединяется к остальному энтодермальному листку и участвует в образовании эпителия средней кишки.

У *Protocleipsis* в стадии экваториальных зародышевых полос также имеется группа энтодермальных клеток, лежащая со спинной стороны от переднего конца зародышевых полос или точнее—от головной лопасти. К ней присоединяются элементы от макромеров А, В, С, в которых к этому времени совершается оживленное размножение внутрижелтковых ядер. В скором времени внутри энтодермальной группы клеток появляется полость. Вначале группа округлая и компактная, в которой клетки не имеют правильного расположения, потом внутри возникает путем расхождения клеток полость, вокруг которой ориентируются энтодермальные клетки. Клетки стали высокими, почти цилиндрическими и вся группа получила вид удлиненного, овального однослойного мешка (рис. 2).

Таким образом, процессы развития приводят к образованию слепого кишечника. Его задний конец заканчивается внутри желтка, а передний соединяется с углублением в области закладки глотки и, таким образом, полость этого внутрижелточного кишечника открывается наружу.

Стадия, на которой провизорный кишечник полностью сформирован, соответствует 5-му дню развития. В это время продолжается усиленное размножение «свободных ядер» (по терминологии Уайтмэна)— ядер энтодермальных бластомеров, заметных снаружи в виде темных точек, окруженных светлым полем. Эти ядра энтодермальных макромеров представляют главнейший клеточный материал, строящий окончательный энтодермальный эпителий в значительно более поздних стадиях, чем описываемая, они выползают на поверхность желтка и здесь замыкаются в сплошной клеточный слой—зачаток окончательного эпителия энтодермального кишечника.

Способ образования энтодермы настолько своеобразен, что подвести его под один из известных типов невозможно и я предлагаю назвать его способом «мультиполярной эммиграции»—многополюсного выселения; здесь не иммиграция, т. е. миграция эктодермальных клеток с поверхности внутрь, что имеет место при образовании энтодермы по способу мультиполярной иммиграции (например, у гидры), а выход из глубины энтодермальных макромеров на их поверхность.

К этим ядрам присоединяются и ядра мезодермальных бластомеров, после того как заканчивается обособление элементов мезодермальных зародышевых полос.

Мы можем констатировать, следовательно, у *Protocleipsis* два источника энтодермального материала: один формируется из энтодермальных квартетов микромеров, другой же—из энтодермальных макромеров, к которым присоединяются также элементы из первичных мезобластов.

Эта двойственность закладки приобретает большой интерес, после того как было констатировано, что первый источник оказывается провизорным.

Ко времени схождения зародышевых полос на брюшной стороне

тела внутрижелточный кишечник довольно сильно вырастает кзади (см. рис. 2), его полость увеличивается и в длину, и в поперечном разрезе, стенка получает ясно эпителиальный характер. В этой стадии провизорная кишка имеет уже совершенно ясно характер кишечника, относительно судьбы которого в этих стадиях сказать что-либо трудно.

Довольно скоро, однако, обнаруживаются некоторые изменения в строении стенки — клетки начинают терять правильное эпителиевидное расположение. Однако в других отношениях продолжается ее прогрессивное развитие — она растет в длину и в более поздних стадиях достигает своим задним слепым концом почти до середины тела, ставшего червеобразным зародыша (рис. 3а). В этих стадиях она прекрасно видна и на тотальном препарате, а не только на разрезах. В переднем отделе она лежит в blastomere В, а кзади ложится на границе между В и С, соответственно меняется картина разреза: в передней части полость вытянута параллельно поверхности зародыша (рис. 4а), в заднем отделе — перпендикулярно к нему.

На более поздних стадиях провизорный кишечник перемещается ближе к центру энтодермальных макромеров и начинается раздувание его полости, заметное и на тотальном препарате. В полости накапливается сначала транссудат, а затем появляются оформленные желточные зерна (рис. 4б).

Дегенеративные изменения во внутрижелточной кишке появляются в стадиях вырастания в длину зародыша (см. рис. 3б); они сказываются раньше всего в уменьшении количества ядер на поперечном разрезе кишки (рис. 4а), — очевидно, клетки прекращают размножаться, — и начинаются изменения и в клеточном теле: границы между клетками стусеиваются, эпителиальный характер кишечной стенки утрачивается.

Однако первое время и в более поздних стадиях (см. внешний вид зародыша на рис. 3б и разрез на рис. 4б) клетки имеют еще следы клеточных границ и напоминают несколько эпителиальную стенку, от растяжения превращающуюся из высокого цилиндрического эпителия в низкий (переходный между кубическим и однослойным плоским).

В еще более поздних стадиях количество ядер резко уменьшается и в стадиях молодых пиявок с развитой брюшной присоской только узкий плазматический слой в центре желтковой массы напоминает о стенке провизорного кишечника.

Дегенерация кишки сказывается также в потере ею связи с закладкой хобота — она сдвигается кзади и в виде пузырька лежит в центре широкой части закладки энтодермальной средней кишки (см. рис. 3в).

В этих стадиях можно на разрезах констатировать усиленный выход ядер провизорного кишечника из его стенки: обычно это происходит так, что ядра перемещаются по плазматическим тягам, удаляясь от центра и приближаясь к периферии желтковой массы энтодермальных макромеров, где и оказываются на поверхности желтка, присоединяясь к другим энтодермальным ядрам, образующим энтодермальный клеточный слой путем мультиполярной эмиграции.

В этих поздних стадиях полость провизорного кишечника набита желтком настолько, что никакой существенной разницы в консистенции желтка внутри и снаружи дегенерирующей стенки первичной кишки установить нельзя: как тут, так и там желток состоит из мелких круглых зерен, заключенных в жидкую основную массу.

Повидимому, рассеянные в желтке энтодермальные ядра играют роль в изменениях желтка, о чем можно судить по изменениям в

окрашиваемости самих ядер: вначале они, как и все энтодермальные ядра, светло окрашены и имеют обычную структуру — с зернами хроматина и обычно одной его крупной глыбой («ядрышко»), позднее начинают очень темно окрашиваться, так что никакой структуры внутри ядра рассмотреть нельзя — оно сплошь закрашено гемалауном или другой применявшейся ядерной краской.

Ко времени образования перетяжек на желтке, соответствующих в общем границам между сегментами, энтодермальный эпителий на поверхности желтка находится еще лишь в стадии образования — по всей поверхности желтковой массы выползают энтодермальные желтковые ядра на поверхность желтка и лишь гораздо позднее образуют здесь сплошной клеточный слой, из которого развивается энтодермальная стенка окончательного кишечника.

Сходные с описанными явления образования и дегенерации провизорного кишечника описаны Г. Эйзигом (1899) у *Capitellidae*. Эти полихеты отличаются от многих других полихет тем, что имеют неличиночное развитие. Если Кэно (1932) строил свое представление о преадаптации на ракообразных, то он мог бы в равной мере воспользоваться и кольчатыми червями. Неличиночный тип характерен для пресноводных кольчатых червей — для малощетинковых и пиявок. Ни у одного из этих животных мы не имеем трохофорного типа. Мы можем видеть в этом изменении типа эмбриональных приспособлений влияние новых условий существования — замкнутые бассейны потребовали уничтожения планктонной личинки, которая в этих условиях оказалась бы неприспособленной уже по недостатку питания, не говоря о других моментах, на которые указывает Кэно (вынос личинок в море и их гибель). Следовательно, фактически, надо думать, вопрос не обстоял так, что сначала полихеты, имевшие трохофорное развитие, переселились в пресноводные бассейны, а затем у них исчезла трохофора и заменилась малоподвижными переполненными желтком эмбрионами *Oligochaeta-Microdrili*, а надо думать, что переселились в пресноводные бассейны те полихеты, у которых еще в условиях морской жизни исчезло трохофорное развитие, заменившись неличиночным. В этом случае путь эволюции эмбриональных приспособлений у кольчатых червей близок примерам, описываемым Кэно, но термин «преадаптация» мешает правильному пониманию дела, так как никакой подготовки чего-то в будущем не происходило и развитие *Capitellidae* показывает это самым наглядным образом.

Как известно, *Capitellidae* ко времени периода размножения получают особые «Bruttröhre» — трубки для откладывания яиц, которые защищают яйца, находящиеся в одном месте с материнским животным, и до известной стадии не дают возможности яйцам выпасть и быть унесенными в сторону.

Яйца *Capitellidae* крупные, богатые желтком, трохофора рудиментарна; тип эмбриональных приспособлений в основном может быть отнесен к тому же типу, что развитие *Oligochaeta-Microdrili* и *Hirudinea-Glossosiphonidae* (см. Шмидт, 1936 и 1937), с тем различием, что в развитии *Capitellidae* спиральное дробление выражено гораздо яснее — оно имеет явный «полихетный» тип.

Энтодерму дают *Capitellidae* одиннадцать blastомеров — по обозначению Эйзига — А, В, С, D, А<sub>1</sub>, В<sub>1</sub>, С<sub>1</sub>, А<sub>2</sub>, В<sub>2</sub>, С<sub>2</sub>, D<sub>2</sub> — или по современному обозначению — микромеры четвертого (кроме 4d — первичного мезобласта) и пятого квартетов — 4a, 4b, 4c и 5a, 5b, 5c, 5d и 5A, 5B, 5C, 5D. К концу второго дня развития ядра 11 энтобластов распадаются amitotически, по описанию Эйзига. О том, что имеет место amitоз, Эйзиг судит по тому, что лопастное («похожее на тутовую ягоду») большое ядро энтобласта исчезает и вместо него лежат по несколько вместе маленьких округлых ядер. Таким об-

разом, по наблюдениям Эйзига, ядра энтобластов, делясь амитотически, в начале третьего дня развития дают «материнские энтодермальные клетки» (*Entodermmutterzellen*), которые собираются в центре массы желтка. Вскоре между участками плазмы с ядрами возникают клеточные границы и в центре желтковой массы возникает клеточный зачаток, сначала плотный, а затем имеющий полость. Полость развивается путем расхождения клеток и возникшее клеточное образование Эйзиг определяет как первичную кишку.

Первичная кишка *Capitellidae* открывается посредством первичного рта (путем простомы) наружу.

Эту стадию зародыша, когда у него внутри желтка существует провизорная (как показывает ее дальнейшая судьба) кишка, Эйзиг считает стадией эмболической гастрюлы и специальный способ образования первичной кишки («интралецитальная первичная кишка») рассматривает зависящим от громадного количества желтка в яйцах.

В течение 4-го дня развития клетки первичной кишки продолжают оживленно размножаться и кишка увеличивается в размере. Ядра клеток первичной кишки делаются неправильно многоугольными и сильно окрашиваются.

Первичная кишка существует один день. На 5-й день она распадается на отдельные клетки, которые выходят в желток. Ядра окружены скоплениями плазмы, которые анастомозируют своими отростками и разбивают массу желтка на отдельные порции (7-й день развития). Затем ядра вылезают на поверхность желтковой массы и образуют окончательный эпителий средней кишки.

Эйзиг в развитии средней кишки у *Capitellidae* различает следующие стадии: а) образование одиннадцати энтобластов, б) амитотическое деление ядер энтобластов на вегетативном полюсе, в) образование материнских клеток энтодермы и группировка их в первичную кишку, г) распадение первичной кишки, д) анастомозирование отростков плазмы, окружающей ядра, распавшейся первичной кишки, причем желток разбивается на отдельные порции, что облегчает его переработку и подготавливает образование окончательной полости кишечника, е) образование окончательного кишечного эпителия.

Эйзиг высказывает в заключение несколько общих замечаний о смысле описываемого им образования провизорного кишечника у *Capitellidae*. Он считает первичным эмболическое (инвагинационное) образование эктодермы и говорит, что все модификации способа образования средней кишки произошли вследствие вторичных усложнений развития, главным образом вследствие накопления в яйцах желтка.

Эйзиг приводит также сравнительные данные о развитии энтодермы у других животных. Сходные с *Capitellidae* явления в развитии энтодермы были описаны Бобрецким у *Palaemon* (1873). Данные Вистингаузена (1891) для *Nereis dumerilli* он считает нуждающимися в дополнительных исследованиях, так как Эйзиг не считает исключенным, что и здесь можно найти рекапитуляцию первичной кишки.

Любопытно, что Эйзиг высказал предположение, что у *Glossosiphonidae* должна предшествовать выходу энтопластов (по терминологии Уайтмена) стадия внутрижелточной первичной кишки. Предположение это подтвердилось для *Protoclepsis tessellata* (Шмидт Г. А., 1917).

Эйзиг, однако, оставил без достаточного рассмотрения факты, имевшиеся в его время по развитию энтодермы у *Rhynchelmis limosella*, для которого по развитию энтодермы, кроме старой работы

А. О. Ковалевского, имелось достаточно подробное исследование в *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen* Фейдовского (1888—1892). Между тем развитие энтодермы у *Rhynchelmis limosella* представляется крайне любопытным, облегчающим понимание смысла провизорного кишечника у *Protocleipsis tessellata* и *Capitella capitata*.

В одном из ранних сообщений я пытался сравнить данные, сильно отличающиеся, о развитии энтодермы у *Rhynchelmis*, имеющиеся у А. О. Ковалевского и Фейдовского. И так как данные Ковалевского гораздо ближе соответствовали процессам развития энтодермы у *Protocleipsis*, то мне казалось вероятным предположение, что описываемый Фейдовским внутрижелточный кишечник у *Rhynchelmis* подвергается дегенерации, и окончательный кишечный эпителий закладывается на периферии желтковой массы, как это имеет место у *Glossosiphonidae*. Однако, судя по недавнему исследованию П. П. Иванова (1928), который переисследовал вопрос о развитии энтодермы у *Rhynchelmis* и подтвердил данные не Ковалевского, а Фейдовского, мы имеем здесь действительно иной тип образования энтодермы — я бы сказал вторую возможность в эволюции первичного кишечника, в то время как у *Protocleipsis* мы имеем первую.

Итак, как нам представляется развитие энтодермы у *Rhynchelmis* по данным Фейдовского, дополненным П. П. Ивановым?

В стадии, примерно соответствующей «сошедшимся на брюшной стороне тела» зародышевым полосам *Protocleipsis*, у зародыша *Rhynchelmis* появляются в месте закладки передней кишки в центре желтка клеточные элементы, которые подобно *Protocleipsis* образуют внутрижелточную кишку, растущую по мере роста становящегося червеобразным зародыша.

У *Rhynchelmis*,—это представляет его частную особенность,—энтодермальные клетки, оживленно размножаясь, образуют большую группу сравнительно мелких энтодермальных бластомеров в отличие от *Protocleipsis* и других *Glossosiphonidae*, у которых клеточное тело энтодермальных макромеров А, В, С совсем не подвергается делениям — делятся только их ядра (см. выше). Это различие, мне кажется, следует поставить в связь с различиями в судьбе внутрижелточного кишечника: в то время как у *Protocleipsis* он является провизорным, у *Rhynchelmis* он становится окончательным.

В то время как у *Protocleipsis* клеточная стенка внутрижелточного кишечника дегенерирует, ее ядра перемещаются на периферию желтка и там на новом месте образуют окончательный кишечный эпителий, у *Rhynchelmis* возникшая в центре желтка кишка не распадается, но подвергается прогрессивному развитию — ее полость становится полостью окончательной средней кишки, ее стенка в результате ряда эволютивных изменений становится окончательным кишечным эпителием.

Отсюда характерное различие—в то время как у *Glossosiphonidae* желтковую массу обрастает с поверхности энтодермальный кишечный эпителий и полость кишки может развиваться только после того, как будет резорбирован желток, у *Rhynchelmis* желток лежит снаружи от кишечной полости, заключенный в двойную стенку кишки. Снутри его одевает кишечный эпителий, развившийся из первичной кишки, выстилающий полость кишечника, снаружи—мелкие энтодермальные бластомеры.

Различие между этими двумя типами ясно представил Фейдовский в таблице (188—192, стр. 314—315), основные положения которой в части *Rhynchelmis* подтвердили результаты исследований П. П. Иванова (1928). Я проведу ее в том виде, как ее дает автор.

## *Protoclepsis tessellata*

1. Три макромера, или эндопласта,  
2. Многочисленные энтопласты, т. е. протоплазматические острова с ядрами без клеточных оболочек.

3. Из энтопластов возникает уплощенный эпителий и из него

4. Высокий цилиндрический эпителий, который заключает желток

Если в этом сопоставлении правая часть, относящаяся к *Rhynchelmis*, в основном сохраняется и после повторных исследований П. П. Иванова, то левая часть нуждается в значительных коррективах на основании моих данных о развитии энтодермы у *Protoclepsis tessellata*. Следует поэтому, для того чтобы провести сравнительное исследование, между обеими формами составить подобную сравнительную таблицу по-новому. С одной стороны, в ней используются результаты моих работ над *Protoclepsis* и с другой—новые работы о *Rhynchelmis* П. П. Иванова и П. Г. Светлова.

## *Protoclepsis tessellata*

1. Энтодерму дают энтодермальные макромеры—5A, 5B, 5C, энтомезобласты 4d<sup>1</sup> и 4d<sup>2</sup>, энтодермальные микромеры—4a, 4b, 4c, 5a, 5b, 5c и 5d.

2. Энтодермальные микромеры и частично также элементы, выселяющиеся из энтодермальных макромеров, образуют в ранней стадии развития в самом начале закладки зародышевых полос внутрижелточную первичную кишку, которая находится у переднего конца тела, под тем местом, где в дальнейшем закладывается хобот.

3. Кроме первичной кишки, существует другой зачаток энтодермы, не имеющий к первой прямого отношения,—это ядра с участками плазмы энтодермальных бластомеров, которые в ранних стадиях производят химические изменения в желтке (внешне выражающиеся в изменениях формы и размеров желточных зерен), а в более поздних вылезают на поверхность желтка и образуют здесь энтодермальный кишечный эпителий.

4. Первичная кишка дегенерирует—составляющие ее стенку ядра с участками плазмы перемещаются на поверхность желтка и присоединяются к тем энтодермальным ядрам, которые образуют окончательный кишечный эпителий.

Обращаясь к толкованию трех приведенных случаев развития энтодермы у кольчатых червей, в которых развивается кишка в центре массы желтка, следует прежде всего указать, что нет

## *Rhynchelmis limosella*

1. 4 макромера.

2. Многочисленные шары гипобласта, возникшие делением макромеров. На периферии маленькие клетки гипобласта, которые, в конце концов, содержат тонкозернистую протоплазму.

3. После резорбции мембран богатых желтком шаров гипобластов возникают плазматические островки с многочисленными ядрами или отдельные плазматические клетки, которые перемещаются от периферии к центральной полости и здесь образуют низкий эпителий.

4. Клетки последнего делают цилиндрическим эпителием, элементы которого находятся в связи с оставшимся желтком и им питаются. Снаружи желток одет еще особыми клетками с большими ядрами

## *Rhynchelmis limosella*

1. Энтодерму дают 4a, 4A, 4b, 4B, 4c, 4C, 5d, 5D (по Светлову, 1923).

2. Ядра энтодермальных бластомеров (имеющиеся данные не позволяют провести границу между энтодермальными микро- и макромерами) образуют у переднего конца тела зародыша лежащий в центре желтка энтодермальный зачаток, который превращается в первичную кишку.

3. Кроме первичной кишки, существует второй зачаток энтодермы в виде «особых клеток с большими ядрами» (Фейдовский).

4. Первичная кишка превращается в дефинитивную—ее стенка переходит в стенку средней кишки, ее полость сохраняется в виде кишечной полости. Желток оказывается заключенным между двух слоев—снутри он одет кишечным эпителием и снаружи упомянутыми в пункте 3-м особыми клетками, лежащими на периферии желтковой массы.



необходимости, как это сделал Эйзиг, видеть во внутрижелтковой кишке эмболическую первичную кишку. Внимательно изучив данные о развитии энтодермы у наиболее примитивных полихет (*Polygordius*, *Protodrilus*, *Dinophilus*, *Saccocirrus*, *Podarke*), я пришел к выводу, что типичной эмболии здесь встретить нельзя ни в одном случае, и у наиболее примитивных представителей мы встречаемся с типом униполярного вращающегося. Для эмболии нет уже условий потому, что энтодермальные бластомеры, как правило, довольно малочисленны. Но если оставить в стороне вопрос о том, каков был примитивный тип развития энтодермы у наиболее примитивных кольцецов—вопрос, необходимым образом ведущий нас к рассмотрению всей литературы вопроса о примитивности имеющих и известных нам типов образования первичных зародышевых листков, мы можем констатировать факт сохранения во внутрижелтковой первичной кишке того зачатка энтодермы и того способа ее образования, который имелся у кольцецов, имевших свободное личиночное, трохофорное развитие. Это особенно ясно видно на примере *Capitellidae*—здесь перед нами морской кольчатый червь, полихета, вторично утратившая трохофорное развитие, вторично получившая вместо размножения мелкими бедными желтком яйцами откладку крупных яиц, для которых у нее имеется ряд вспомогательных приспособлений (повадки животного, специальные трубки на время полового периода). Здесь новый неличиночный тип развития, несомненно, развился из трохофорного свободного личиночного, в результате не телеологического предприспособления, как следует из понятия Кэно, а в результате весьма конкретного изменения условий существования—приспособления *Capitellidae* к прибрежной зоне. Именно прибрежная зона со всеми конкретными взаимоотношениями *Capitellidae* с физико-химическими и биологическими факторами среды привела к утрате трохофорного развития и появлению нового, неличиночного развития.

Поэтому в этом примере можно ясно констатировать, что внутрижелтковая первичная кишка, прямое наследие трохофорных предков—это кишечная закладка трохофоры, которая, однако, не сохраняется как таковая, но заменяется новой закладкой, новым способом развития энтодермы—выползанием энтодермальных ядер на поверхность желтка—способ, который я предлагаю здесь определить новым термином «мультиполярной эмиграции» для отличия его от мультиполярной иммиграции—здесь не вселение, а выселение энтодермальных ядер с участками плазмы на поверхность желтка и образование там энтодермального клеточного слоя (см. выше).

Можно представить теоретически, а типы развития *Protocleipsis* и *Rhynchelmis* делают это соответствующим действительности, что судьба кишечника трохофоры могла бы быть двоякой—этот зачаток мог бы перейти в организацию червя в неизменном виде и он мог бы подвергнуться гибели, уничтожению. Оба эти случая мы и имеем у остальных двух кольчатых червей—у *Rhynchelmis* имеется первый случай: закладывающаяся кишка трохофоры переходит, подвергаясь эволютивным изменениям, в организацию червя, у *Protocleipsis*—второй случай—кишка трохофоры распадается и окончательная кишка строится из другого зачатка и другим способом. Старый клеточный материал используется, но применяется по-новому и закладка его происходит другим путем.

Для интересующего нас вопроса—о смене способов развития органов и о вытекающей отсюда филогенетической дегенерации способов развития органов—особый интерес представляет второй тип, где зачаток гибнет на наших глазах и где развивается новый тип образования, новый способ закладки органа. И этот случай мы имеем у *Protocleipsis*.

Для определения того, почему мы имеем здесь дивергенцию способов развития органов, наши сведения о всей совокупности относящихся сюда вопросов, знание которых единственно может разрешить эту проблему, недостаточно. Но все же некоторые моменты мне хотелось бы указать—мы можем прежде всего отметить, что второй способ развития—способ мультиполярной эмиграции—мог развиться независимо у предков *Protocleipsis* и предков *Capitella*, мне удалось с очевидностью показать возможность «параллелизмов» в развитии, в выработке новых способов развития органов. Но было бы бесплодным и неверным видеть в параллелизмах проявление аутогенных факторов—параллелизм представляется сходным результатом сходных условий взаимодействия организма со средой, и нас также мало может удивить независимое появление способа мультиполярной эмиграции у *Capitella* и *Protocleipsis*, как и установленный нами факт параллельного развития несвободного личиночного типа развития у *Rhynchobdellea* и *Ichtyobdellidae*.

Далее очень любопытны изменения в энтодермальных бластомерах, которые в одном случае благоприятны для сохранения первичной кишки, в другом случае, наоборот, этому не способствуют. Я имею в виду усиленное размножение крупных энтодермальных бластомеров у *Rhynchelmis*, превращение их в результате этого деления в кучку мелких клеток, и, наоборот, у *Protocleipsis* и других *Glossosiphonidae* «пассивность» энтодермальных макромеров. Пассивности на деле нет, ибо ядра энтодермальных бластомеров усиленно размножаются, но клеточные тела не дробятся и, очевидно, мы имеем в обоих случаях диаметрально противоположные условия для переработки желтка.

В том случае, где клеточные тела не дробятся, процесс переработки желтка не может идти столь быстро, как в обратном случае. Мы знаем, что молодые пиявки *Glossosiphonidae* долгое время имеют кишечник, наполненный желтком, в то время как у молодых червей *Rhynchelmis* и других *Oligochaeta-Microdrili* (в частности, у *Branchiodella astaci*) резорбция желтка идет гораздо быстрее.

Можно думать, что резорбция идет быстрее благодаря иному типу образования энтодермы—ей помогает тот факт, что желток заключен между двух клеточных слоев и, с другой стороны, она облегчается благодаря тому, что раздробление энтодермальных макромеров на отдельные, небольшие клетки делает массу желтка более доступной обработке, чем у *Glossosiphonidae*.

Общее заключение, которое мы можем сделать из рассмотренных фактов, то, что типы развития внутреннего зародышевого листка не представляют собой чего-то фиксированного—тип может погибнуть в эволюции организма и на его смену придет другой, новый тип, который будет лучше соответствовать новым условиям развития самого организма и отношению, взаимодействию организма с находящимися с ним в связи факторами среды.

##### 5. СМЕНА СПОСОБОВ ОБРАЗОВАНИЯ ОРГАНОВ И ЕЕ ОТНОШЕНИЕ К СМЕНЕ ТИПОВ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ ПРИСПОСОБЛЕНИЙ. ЭКТОГЕННЫЙ ХАРАКТЕР ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДЕГЕНЕРАЦИИ СПОСОБОВ РАЗВИТИЯ ОРГАНОВ

Разобранное в предыдущей главе влияние вставочного морфогенеза на развитие окончательных органов показывает, что индивидуальное развитие едино, хотя бы в нем отдельные зачатки или отдельные органы подвергались уничтожению. В данном отношении в какой-то общей форме к индивидуальному развитию приложимо определение корреляций, данное Кювье: «Ни одна часть организма не может измениться, не вызвав изменения других частей». В на-

шем случае, очевидно, идет речь о другом—ни одна из стадий индивидуального развития не может измениться без того, чтобы это изменение не отразилось на развитии других стадий.

Мы рассмотрели в предыдущем ряд примеров изменения способов развития органов, причем иногда это изменение, эта замена одного способа развития другим нами констатируется до настоящего времени по сосуществованию двух зачатков одного органа, например, в развитии кишечника *Protocleipsis tessellata*, из которых один получает дальше исключительное значение. Это явление утраты старым способом развития органов своего значения в процессе эволюционного развития я и называю филогенетической дегенерацией способов развития органов. Явление это, поскольку я могу судить по собственным исследованиям над развитием немуртин и кольчатых червей и по литературным данным для самых различных групп, широко распространено. Оно лежит, несомненно, и в основе тех органогенезов у позвоночных, когда один орган заменяется в процессе эволюции другим, как, например, замена в качестве выделительного органа первичной почки вторичной. Или замена первичных хрящевых челюстей вторичными костными.

Рассмотрим, каковы факторы этой дегенерации на исследованных мной примерах. Мы видели яркий пример дегенерации целого большого зачатка в развитии кожного эпителия у вторичных, специализированных групп кольчатых червей. Очевидно, дегенерация одного органа не представляет собой чего-то изолированно стоящего, но является частным следствием более общего процесса. И выбранный пример удачен потому, что мы имеем возможность сравнительно-эмбриологически проследить весь процесс формирования и изменения энтодермальных компонентов.

В исходной группе энтодермальные образования развиваются эпибластически—эктодерма у первичных и многощетинковых кольцецов слагается из двух основных зачатков—дериватов первого квартета микромеров, дающих предротовую эктодерму, и дериватов второго и третьего квартетов, дающих заротовую эктодерму. Однако среди второй группы выделяется новый зачаток—дериваты микромера 2d, который уже у морских кольчатых червей имеет особую судьбу, хотя бы потому, что именно из этого зачатка строится вся брюшная нервная цепь.

Таким образом, кратко подытоживая данные, рассмотренные в деталях в первой главе, вся эктодерма у первичных и многощетинковых кольцецов развивается эпибластически, но среди ее компонентов надо особо отметить компонент дериватов микромера 2d. Они дают соматическую пластинку. Последняя развивается эпибластически, но сравнительным путем можно установить, что в этом развитии есть и что-то новое—новое в большей концентрированности процессов, новое в другом направлении разрастания зачатка: хотя зачаток развивается и эпибластически, но составляющая его группа разрастается не в том же направлении, как весь колпачок энтодермальных микромеров, а в направлении к нему перпендикулярном (см. выше).

У потомков морских кольчатых червей—у *Oligochaeta* и *Hirudinea*—наряду с эпибластическим способом развития эктодермы мы находим новый телобластический способ. Наряду с колпачком микромеров, дающим эктодерму, существует и телобластическая эктодерма в виде параллельных клеточных рядов, развивающихся из терминальных клеток—энтодермальных телобластов.

Здесь уже перед нами новый тип развития эктодермы, говоря о развитии всех энтодермальных образований в целом: в нем сосуще-

ствуют два способа: эпибластический, с характерным для него об­растанием эктодермальными микромерами остальных клеток зародыша, и телобластический с совершенно другим способом закладки—путем направленного размножения всех элементов зачатка в одном направ­лении. В таком виде, когда провизорных эктодермальных зачатков нет и в то же время зачаток эктодермы перестал быть единым, как у исходных форм, а, наоборот, стал явно двойным, мы находим эктодерму у *Oligochaeta-Microdrili* и *Hirudinea-Glossosiphonidae* (веро­ятно тот же тип развития эктодермы будет найден у *Acanthobdella peledina*).

У наиболее специализированных и поздних кольчатых червей развивается новый тип образования эктодермы. У *Oligochaeta-Megadrili*, *Hirudinea-Ichtyobdellidae* и *Hirudinea-Arhynchobdellea* два способа развития эктодермальных образований продолжают сосуще­ствовать, как и у *Oligochaeta-Microdrili* и *Hirudinea-Glossosiphonidae*, но явное преимущество на стороне телобластического способа. Эпибластический зачаток во многих случаях дает только провизор­ные органы, например, развивается в провизорную личиночную эк­тодерму и в образовании окончательных органов не участвует. Наибольшее значение этот способ имеет в пределах рассматривае­мых вторичных групп у *Oligochaeta-Megadrili*, но и здесь его роль сильно ограничена и частично его дериваты дегенерируют.

Итак, мы имеем право сказать, что дегенерация личиночного эктодермального эпителия, которую мы констатировали (Шмидт, 1925) у *Ichtyobdellidae* и которая значительно раньше была установ­лена в развитии ряда представителей *Hirudinea-Arhynchobdellea* (*Aulastoma*—Берг, 1885, *Hirudo*, *Herpobdella*—Берг, 1891, *Herpobdella*—Сукачев, 1903), является одним из следствий далеко зашедшего про­цесса филогенетической дегенерации эпибластического способа развития эктодермы. Роль в построении окончательных эктодерма­льных органов перешла к новому способу развития—телобластиче­скому, и отсюда как следствие зачатки, развившиеся по старому способу, в отдельных случаях гибнут.

То же по существу объяснение мы должны дать фактам сосу­ществования двух зачатков кишечника, один из которых гибнет. Этот вопрос нами подробно изложен в главе 4-й и сейчас мы только можем определить его общее значение: при переходе от исходных кольцецов к вторичным, т. е. от многощетинковых предков к *Oligo­chaeta* и *Hirudinea* возникает новый способ развития эктодермы— вместо старого, быстрого развития эктодермы из небольшого ком­плекса клеток развивается новый в виде медленного сформирования эктодермального зачатка на поверхности желтковой массы. Если в старом способе развития зачаток кишечника закладывался по типу полярного вставания, или эмболии, то новый характеризуется мультиполярной эмиграцией элементов.

В данном случае эпигенетический фактор возникновения нового способа развития эктодермы гораздо яснее, чем в развитии экто­дермы: надо думать, что при личиночном развитии, когда уже очень скоро (у *Saccosigfus* в течение 18—24 часов) личинка становится го­товой к самостоятельному существованию и должна начать питаться, развитие кишечника осуществляется одним из быстрых способов или инвагинацией эктодермального зачатка или способом быст­рого вставания его внутрь. Наоборот, при смене свободного ли­чиночного развития неличиночным эктодермальные blastomeres пе­реполняются питательными веществами, развитие эктодермы не может осуществиться столь быстро, и, кроме того, и для организма в этом нет необходимости, поскольку организм надолго обеспечен запасом желтковых веществ, ввиду чего развивается новый способ

образования кишечного эпителия выползанием энтодермальных ядер с участками плазмы на поверхность богатых желтком бластомеров—способ мультиполярной эмиграции.

Таким образом и здесь провизорность одной из закладок кишечника объясняется сменой одного способа развития энтодермы другим. И гибель внутрижелточной кишки у *Protoclepsis* является только частным проявлением общего явления смены одного способа развития энтодермы другим.

Теперь возникает общий вопрос о факторах такой смены одного способа развития другим. Уже из изложенного отдельные замечания по ходу разбора частных фактов и закономерностей показывают, что смена способов развития органов имеет отношение к эктогенным факторам, стоит в связи с изменением общих условий развития зародыша, имеет, следовательно, отношение к смене типов эмбриональных приспособлений. Эта общая тема иначе может быть сформулирована как проблема эктогенных факторов филогенетической дегенерации способов развития органов.

У кольчатых червей, разбирая явления дегенерации отдельных органов или их зачатков, мы находимся в положении счастливой возможности установить, что смена способов развития органов стоит в связи с закономерным явлением изменения эмбриональных приспособлений, т. е., иначе говоря, пользуясь терминологией А. Н. Северцова, можем установить отношение между эндосоматическими органами и экзосоматическими. Эмбриональные приспособления относятся к последней из названных категорий — они находятся в ближайшем отношении к условиям существования данной стадии индивидуального развития организма. При свободном личиночном развитии первичных и многощетинковых кольцецов организм уже в очень ранней стадии развития развивает ряд органов приспособительного порядка—его форма тела приспособлена к парению, он получает ряд органов движения и равновесия.

В связи с самостоятельным питанием он получает определенное строение органов питания и пищеварения.

Смена личиночного развития неличиночным развитием, имеющая место как у многощетинковых при их приспособлении к приливотливной зоне (*Capitella capitata*, отчасти *Arenicola marina* и др.), ведет к исчезанию ряда эмбриональных приспособлений, имевших важное значение у трохофоры и потерявших это значение при переходе к новым условиям существования. При неличиночном развитии зародыши развиваются под защитой или особых трубок, служащих для откладки яиц, или в крепких капсулах (*Oligochaeta*) или под защитой материнского организма (*Hirudinea Clossosiphonidae*). В связи с этим становятся ненужными и уничтожаются путем отбора эктодермальные образования, как плавательные лопасти, или ресничные шнуры и кольца, а вместе с тем, так как неличиночное развитие связано с увеличением размеров яиц, с переполнением их желтковыми веществами, то изменяется и весь способ развития энтодермы.

Очевидно, таким образом, что смена способов развития органов является следствием смены типов развития, на ней отражается изменение типов приспособления соответствующих стадий индивидуального развития организма к среде. И отсюда мы приходим к выводу, что в основе филогенетической дегенерации способов развития органов лежит длительный исторический процесс, как правило, даже многократного изменения типов эмбриональных приспособлений, что ведет каждый раз к связанному с этим изменению способа образования органов. В крайних членах ряда преимущественное значение нового способа развития органов может настолько превалировать над старым, что этот последний подвергается дегенерации,

свидетельством чего оказывается провизорность ряда закладок органов, как, например, внутрижелточного кишечника или эпителиального кожного покрова у несвободных личинок *Oligochaeta-Megadrili* и *Hirudinea-Arynchobdellea* и *Rhynchobdellea Ichtyobdellidae*.

Во избежание недоразумений должен подчеркнуть, что в этом и только в этом смысле я и говорю об «эктогенном» характере филогенетической дегенерации способов развития органов. Устанавливая в основе этого процесса роль взаимодействия организма со средой в приспособлении соответствующих стадий индивидуального развития к условиям существования и роль влияния изменений условий приспособления на развитие окончательных органов, я имею при этом в виду тот факт, что строго внутренние изменения в соотношении отдельных компонентов, отдельных зачатков, на деле имеют все же отношение к исходному моменту всякой видовой эволюции—к приспособлению организма к условиям существования. И конкретным выражением этого соотношения и является влияние изменения типа эмбриональных приспособлений на способ, которым развивается орган или система органов.

#### 6. БИОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЗАКОН О РЕКАПИТУЛЯЦИИ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ ПРИСПОСОБЛЕНИЙ И СПОСОБОВ РАЗВИТИЯ ОРГАНОВ

Разбираемые нами случаи развития структур далеко стоят от того случая, который Э. Геккель когда-то считал классическим—случая повторения в онтогенезе взрослых предковых состояний. В нашем случае повторяются, с одной стороны, элементы эмбриональных приспособлений, т. е. структур, стоящих в связи с вставочной формой индивидуального развития, и с другой—повторяются прежние, имевшие когда-то исключительное или преимущественное значение способы развития органов. Головная лопасть зародыша улитковых пиявок повторяет в упрощенной форме верхнее полушарие трохофоры, так же как личиночная мезенхима, рано закладывающаяся у эмбриона *Protocleipsis tessellata*, повторяет личиночную мезенхиму многощетинковых предков *Protocleipsis*, у которых мезенхима имела важное значение как орган движения. И, с другой стороны, повторяются способы закладки органов: у *Protocleipsis* рекапитулируется старый способ развития энтодермы в виде внутрижелточной первичной кишки. Особенно яркий пример рекапитуляции представляет «восстановление эмбриональных форм *Glossosiphonid*'ных предков», описанное мной в развитии *Ichtyobdellidae*. Здесь вторично утрачивается спинная закладка зародышевых полос, совершенно меняется способ развития энтодермального зачатка кишечника и тем не менее в результате роста зародышевых полос и начинающегося вскоре заглатывания белковой жидкости поздние эмбриональные формы получают такое разительное сходство с эмбриональными формами *Glossosiphonidae*, что я имею все основания говорить о рекапитуляции эмбриональных форм *Glossosiphonid*'ных предков нынешних *Ichtyobdellidae* (1936).

А. Н. Северцов в своих многочисленных работах, посвященных биогенетическому закону, указывал, что в отличие от Э. Геккеля он видит проблему не в переходе черт взрослых предков в зародышевое состояние, а, наоборот, в том, что сами признаки возникают в различных стадиях онтогенетического развития. Вместе с тем А. Н. Северцов сделал попытку объяснить те различия в отношении рекапитулирования предковых состояний, которые имеются в разных органогенезах у различных представителей. В основном он видит решение проблемы в том, что новые признаки могут появляться в самом начале онтогенеза (тип архаллаксиса), или, наоборот, в самом

конце онтогенеза, прибавляясь к имевшимся уже стадиям (тип надставки, или анаболии), или же может быть промежуточный случай, когда новые признаки появляются где-нибудь в середине онтогенеза, на его средних стадиях, и тогда повторяются только те стадии, которые предшествуют стадии появления нового признака (тип девиации). При архаллаксисе рекапитуляции не происходит совсем, при анаболии повторяются все имевшиеся стадии онтогенетического развития.

Те случаи рекапитуляции, которые разбираются в настоящей работе, относятся частью к органогенезам окончательных органов, частью к органогенезам личиночных, провизорных органов. Для их объяснения мне кажется следует придать биогенетическому закону то наиболее широкое значение, которое в сущности непосредственно вытекает из работ основоположника этой крупнейшей закономерности—Фрица Мюллера. Основное в закономерности основного биогенетического закона не повторение филогенеза в онтогенезе в смысле повторения взрослых предковых состояний в зародышевом развитии, как это подчеркивал Э. Геккель, а повторение в онтогенезе филогенеза в смысле рекапитуляции у потомков морфогенезов их предков, независимо от того, ведет ли морфогенез к дефинитивному органу или нет. При таком расширительном толковании, с одной стороны, становится понятным (задача, разработке которой мы больше всего обязаны А. Н. Северцову и его школе), каким образом, в частности, взрослые состояния сохраняются в зародышевом развитии и, с другой стороны, становится понятным, почему всяческие, казалось бы преходящие случаи вставочных структур, по терминологии, развиваемой в настоящей работе, оказываются рекапитулируемыми.

Разберем частный случай рекапитуляции морфогенезов предков. Повторение зародышевых форм *Glossosiphonid*'ных предков, как детально разобрано мной раньше (1925, 1930, 1936), в зародышевом развитии *Ichtyobdellidae* указывает на происхождение нынешних *Ichtyobdellidae* от предков, имевших тип развития в основном тот же, что тип развития нынешних *Glossosiphonidae*. Для него было характерным определенное отношение между экто-мезодермальными и энтодермальными закладками. Зародышевые полосы, т. е. общая экто-мезодермальная закладка, начинали развиваться на будущей спинной стороне тела—на задней стороне анимального полюса яйца и постепенно перемещались на брюшную сторону, обходя—«образстая»—все яйцо, пока они не соединились на вентральной стороне яйца по всей своей длине (см. рис. 4). Этот ряд процессов, типичных для такой основной закладки окончательных органов, как зародышевые полосы, у *Ichtyobdellidae* исчез и заменился упрощенной закладкой—благодаря росту бластоцеля эктодермальные телобласты переместились на вегетативную сторону яйца и здесь на месте развиваются зародышевые полосы. Последние утратили всякий след дорзальной закладки и растут только в длину на вегетативном полюсе яйца—на, иными словами, брюшной стороне.

После того, как зародышевые полосы вырастут до пределов длины полуокружности эмбриона, начинается заглатывание белковой жидкости, которое резко увеличивает размеры энтодермальной закладки (см. рис. 2Б, 1936) и, благодаря этому, увеличиваются общие размеры зародыша. К концу периода заглатывания белка зародыш по своему строению—по общей форме тела, размерам и расположению зародышевых полос, по размерам и форме энтодермальной закладки—крайне напоминает характерную для *Glossosiphonidae* стадию, когда зародышевые полосы сходятся на вентральной стороне тела—стадию «сошедшихся на брюшной стороне зародышевых полос».

Что же мы имеем в этом случае? В процессах развития эктодермальной и мезодермальной закладки или, чтобы быть еще более конкретным, в процессах развития центральной нервной системы утрачен ряд стадий характерной для предков закладки нервной системы на спинной стороне, ее постепенного перехода на брюшную сторону. И тем не менее, несмотря на пропуск, позднейшие стадии развития рекапитулируются.

Если бы все случаи рекапитулирования укладывались в указанных три основных типа, то, рассматривая изменение закладки зародышевых полос у *Ichtyobdellidae* как случай архаллаксиса (поскольку изменение закладки, несомненно, является результатом изменений, наступающих на самых ранних стадиях развития, внешним выражением чего является резкое уменьшение размеров яйца, изменения в строении яичников, изменения в строении яичевых оболочек и характере белковой жидкости кокона), мы не должны были бы ожидать совсем повторения предковых стадий, а рассматривая это изменение как девиацию, не могли ожидать неповторения ранних стадий и повторения поздних. На деле же как раз ранние стадии пропускаются, а поздние повторяются.

Мы имеем право считать изменение общего типа развития влияющим на весь ход онтогенеза, что видно в дополнение к уже разобранным случаям такого влияния из закладки надглоточного ганглия, который у *Glossosiphonidae* развивается из дериватов первого квартета микромеров, значит из элементов головной лопасти, и способом эпибластическим, в то время как у *Ichtyobdellidae*—из дериватов 2d и телобластическим способом.

Мне кажется отсюда, что при всем большом значении трех установленных Северцовым и Седжвиком и, как указывает Северцов, найденных уже Фр. Мюллером типов изменений грани между ними не столь уже абсолютны и, очевидно, рекапитуляцию нельзя сводить к снятию или неснятию стадий, следующих за стадией появления нового признака. Могут быть отклонения в развитии признака еще по ходу его онтогенетического развития, которые, однако, позднее сменяются типичным рекапитулированием предкового морфогенеза.

Способ развития органа оказывается стойко рекапитулирующимся. Природа, выражаясь образно, не хочет лишиться возможности использовать лишний шанс приспособления. Мы видели, что старый эмбриологический способ развития кишечника продолжает рекапитулироваться и у *Oligochaeta-Microdrili* и у *Hirudinea-Glossosiphonidae*, и избранный пример как раз показывает различные пути дальнейшей эволюции. В то время как у *Protoclepsis* этот древний способ развития оказывается провизорным, у *Rhynchelmis* именно он сохраняется в качестве окончательного способа, хотя и с некоторыми вариациями (отложение желтка в наружных частях клеток кишечного эпителия).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Apathy St.* 1888. Analyse der äusseren Körperform der Hirudineen, Mitt. d. Zool. Stat. Neapel, Bd. 8, 1831. Keimstreifen und Mesoblastreifen bei Hirudineen. Zool. Anz., Bd. 14. — *Aschoff L.* 1933. Pathologische Anatomie. Jena., — *Balfour F. M.* 1885. A treatise on comparative embryology, Bd. I. 2 edit.—*Bergh R.* 1885. Ueber die Metamorphose von *Aulostomum gule*. Arb. d. Zool. Inst. Würzburg, Bd. 7. 1890. Zur Entwicklung und Differenzierung des Keimstreifens von *Lumbricus*. Zeitschr. f. Wissen. Zool. Bd. 50. 1890. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Blutegel. Zool. Anz. 1891. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Hirudineen. Zeitschr. f. Wissensch. Zool. Bd. 52. — *Bobretzky.* 1873 (*Palaemon*). Travaux d. Soc. Nat. Kiev. vol. 3. — *Brandes.* 1900. Die Begattung der Hirudineen. Abth. der Naturfor. Ges. zu Halle. Bd. 22. — *Brandes Leuckart R.* 1901. Die Parasiten des Menschen. 2 Aufl.—*Brightwell.* 1842. Accou-



lement de *Hirudo piscium*. Ann. Mag. nat.-hist. vol. 9.—Brumpt E. 1900. Reproduction des Hirudinées. Mém. Soc. Zool. France. vol. 13.—Baer K. E. 1828. Entwicklungsgeschichte der Tiere. Königsberg.—Bürger O. 1891. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von *Nephele*. Zool. Jahrb. vol. 4. Anat. 1834. Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von *Hirudo medicinalis* und *Aulostomum gulo*. Zeitschr. f. Wiss. Zool. Bd. 58—1902. Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Z. f. wiss. Zool. Bd. 72. Bütschli O. 1877. Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Zeitschr. f. Wiss. Zool. Bd. 29, S. 239—254. Cerfontaine P. 1906. Recherches sur le développement de l'*Amphioxus*. Archives de Biologie, vol. 22.—Child C. H. M. 1900. The early development of *Arenicola* and *Sternaspis*. Arch. f. Entw.-Mechan. Bd. 9.—Conklin Ed. Gr. 1897. The embryology of *Crepidula*. Journ. of Morphology. v. 13.—Cuenot L. 1891. Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2 partie. Arch. Zool. Expér. générale, sér. 2, vol. 9.—Cuenot L. 1932. Lagénèse des espèces animales.—C. Dawydoff. 1928. Traité d'embryologie comparée des invertébrés. Paris, p. 1—930.—Dimpker A. M. 1917. Die Eifurchung von *Herpobdella atomaria*. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 40, H. 2, S. 245—290.—Eisig H. 1899. Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitt. aus der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. 13.—Filippi. 1839. Lettera al S. dott. Rusconi sopra l'Anat. e lo sviluppo delle Clepsine. Pavia.—Foot K. 1896. Yolk nucleus and polar rings. Journ. Morph. vol. 12.—Fraipont. 1887. Le genre *Polygordius*. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Mon. 14.—Grube A. 1844. Untersuchungen über die Entwicklung der Clepsinen. Königsberg.—Haeckel E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen. 1868—1902. Natürliche Schöpfungsgeschichte.—1877. Studien zur Gastraeatheorie.—Hatschek B. 1878. Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. I.—Hoffman C. K. 1877. Zur Entwicklungsgeschichte der Clepsinen. Niederländisches Archiv für Zoologie, Bd. IV, H. 1, S. 31.—1880. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Haarlem.—Holtfreter J. 1936. Regionale Induktionen in xenoplastisch zusammengesetzten Explantaten. W. Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik. 134. Bd., 3, Heft, S. 466—550. Iwanoff P. P. 1928. Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden. Zeitschrift für Morphologie und Oekologie der Tiere. Bd. 10, 1 Heft. SS. 62—161.—Johansson 1903. *Hirudinea*, in Brauer's Süßwasserfauna Deutschlands.—Л. Иогансон. 1935. Определитель пиявок. Русский перевод с дополнениями.—Е. А. Васильева и Б. Догель. Ленинград. НКЗ. Центральное Управление единой Гидро-метеорологической службы. Приложение к тому I Трудов отдела Лен. обл. Гид.-мет. У. 1—29. 1928. Jørgensen M. 1913. Zellenstudien. II. Die Ei- und Nährzellen von *Piscicola*. Arch. f. Zellforschung. Bd. 10.—Korschelt E. und Heider K. 1936. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Neu bearbeitet von E. Korschelt. Marburg. 1314. S. Zwei Bände.—Kowalewsky A. O. 1871. Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mémoires de l'Académie des Sciences de St.-Petersbourg. VII Série, Tome 16, 12. 1896. Anatomie von *Acanthobdella Esmontii*. Bull. de l'Acad. Imper. des Sciences St. Pétersbourg, T. V, No. 1 et 5.—1896. Etudes sur l'Anatomie de l'*Acanthobdella peledina*. Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg. vol. 5, No. 4.—1900. Phénomènes de la fécondation chez l'*Helobdella algira*. Mémoires de la Soc. Zool. de France, T. XIII, f. 7., p. 66.—1901. *Haementeria costata*. Bull. Acad. Sc. VIII. ser., T. IX, No 10.—E. Levdig F. 1849. Zur Anatomie von *Piscicola geometrica* mit teilweiser Vergleichung anderer einheimischer Hirudineen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I.—Leopoldeder Ferd. 1931. Entwicklung des Eies von Clepsine nach Entfernung des vegetativen Poplasmas. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 139, 2/3 Heft, SS. 201—248.—Livanow N. A. 1903. Die Hirudineengattung *Hemiclepsis* Vejd, Zool. Jahrb. Bd. 17. Abt. f. System.—1904. Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen II, Das Nervensystem des vorderen Körperendes und seine Metamerie. Zool. Jahrb. Bd. 21, Abt. f. Anat.—1905. *Acanthobdella peledina*. Kasan.—Lillie Fr. R. 1906. Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in *Chaetopterus*. Journ. Exp. Zool. Baltimore vol. 3.—Mead A. D. 1897. The early development of Marine Annelids. Journ. of Morph. vol. 13.—Megnin P. 1906. Sangsues parasites des palmipèdes. Arch. de parasit. T. X.—Meyer Frida, 1916. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Blutgefäßsystems bei *Tubifex tubifex*. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. 54, Heft 2.—Moltschanov Z. 1911. Ein Beitrag zur Biologie der Clepsinen. Zool. Anz. Bd. 38. Nr. 5/6. SS. 155—158.—Moquin Tandon. 1846. Monographie de la famille des Hirudinées. Paris.—Mangold O. 1923. Transplantationsversuche zur Frage der Spezifität und der Bildung der Keimblätter bei Triton. Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.-Mech. Bd. 100. SS. 198—301. Müller 1844. De *Hirudinibus circa berolinum huiusque observatis*. Berlin Müller Fritz. 1864. Für Darwin. Leipzig.—W. Engelmann. Oka Asajiro. 1902. Ueber das Blutgefäßsystem der Hirudineen. Annotat. Zool. Japon. vol. 4. Tokyo.—Penners Andr. 1922. Die Furchung von *Tubifex rivulorum* Lam. Zool. Jahrb. Bd. 4. Abt. Anat. SS. 323—368.—1923. Die Entwicklung des Keimstreifs und die Organbildung bei *Tubifex rivulorum* Lam. Zool. Jahrb. Bd. 45. H. 2. 1924—1925. Experimentelle Untersuchungen zum Determinationsproblem am Keim von *Tubifex rivulorum* Lam. I. Die Duplicitas cruciata und organbildende Keimbezirke. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Mech. Bd. 102, 1/3. 1925. II. Die Entwicklung teilweise abgetöteter Keime. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 127, H. I. SS. 1—140. 1929. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an marinen Oligochaeten. I. Furchung, Keimstreif, Vorderdarm und Urkeimzellen von *Pelosclex*

benedeni Udekem. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 134. 2/3 Heft. SS. 307—344.—Помрецкий И. 1912. Annelidae—Paleontologie in Handwörterb. f. Naturwissensch, herausgegeben von Korschelt, Link, Ortman. u. a.—Pierantonio Umb. Sullo sviluppo del Protodrilus e del Saccocirrus. Mitt. aus der Zool. Stat. zu Neapel. 17. Bd., 4 Heft. SS. 515—593.—1906. Osservazioni sullo sviluppo embrionale del Saccocirrus papilocercus Bobr. Mit. a. d. Zool. Stat. zu Neapel. 18. Bd., 1 Heft, SS. 46—72.—Rathke H. u. Leukart R. 1862. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Leipzig. Repiakoff W. 1882. Sur la larve du Polygordius flavocapitatus. Mém. Soc. Nat. Nouv. Russie. Tome. 8, fasc. I. p. 1—3.—Robin Ch. 1875. Mémoire sur le développement embryogénique des Hirudinées. Paris—Rösel v. Rosenhoff A. J. 1747—1755. Der monatlich-herausgegebenen Insecten-Belustigung. Nürnberg.—Salensky W. 1887. Développement de Branchibdella. Archives de Biologie. v. 6.—Schleip W. 1913. Die Furchung des Eies von Clepsine und ihre Beziehungen zur Furchung des Polychäteneies. Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. Br. Bd. XX, SS. 1—12.—1914. Die Furchung des Eies der Rüsselegel. Zool. Jahrb. vol. 37. Abt. f. Anat.—Шмидт Г. А. 1917. К развитию энтодермы у *Protocleipsis tessellata*.—О. Ф. Мülл. Дневник зоологического отделения О. Л. Е. А. и Энг., нов. сер. т. IV, стр. 1—22. 1923. К вопросу о развитии энтодермы у *Rhynchelmis limosella* Hoffm. Русск. зоологический журнал, том 3—4, вып. 3—4, стр. 71—93. 1924. Die Besonderheiten der Embryonalentwicklung der *Ichtyobdellidae* und ihre Entstehung. Zool. Jahrb. Bd. 46, SS. 199—244.—1925. Полярные плазматические массы в яйце *Protocleipsis tessellata*. Русск. зоол. журн. V, стр. 138—164.—1925. Die Embryonalentwicklung von *Piscicola geometra* Blainw. Zool. Jahrb. Bd. 47. SS. 329—428.—1929. Наблюдения над биологией размножения *Protocleipsis tessellata*. Записки Болшевской станции. вып. 3, стр. 103—121. 1929. Über einen eigentümlichen zweiten Entwicklungstypus bei *Lineus ruber* (gesserensis) von der Murmanküste. Zool. Anz. Bd. 36, H. 5/6. SS. 113—120.—1930. Тип зародышевого развития *Cragonobdella murmanica* W. D. Zelensky. Русский зоологический журнал, том X, вып. 4, стр. 5—17.—1932. Dimorphisme embryonnaire de *Lineus gesserensis-ruber* de la côte Murmane et de Roscoff et ses relations avec les formes adultes. Annales de l'Institut Océanographique. T. XII, fasc. III. pp. 65—101.—1934. Ein zweiter Entwicklungstypus von *Lineus gesserensis-ruber* O. F. Jahrb. Bd. 58. H. 4. SS. 607—661.—1936. Закономерности смены типов эмбриональных приспособлений. Биологический журнал том V, № 4, стр. 633—656.—1937. Bau und Entwicklung der Pilidien von *Cerebratulus pantherinus* und *marginatus* und die Frage der morphologischen Merkmale der Hauptformen der Pilidien. Zool. Jahrb. Bd. 62. H. 4. SS. 423—448.—1937 (вместе с Л. А. Янковской). Биология размножения *Lineus gesserensis-ruber* sub. *ruber* из Роскова и Кольского залива. Биологический журнал, том VI, № 2.—Selensky W. D. 1915. Untersuchung über die Morphologie und Systematik der Hirudineen. I. Die Organisation der *Ichtyobdelliden*. Petrograd.—1923. *Cragonobdella murmanica*. Zool. Jahrb. Bd. 46. Abt. f. System. SS. 397—488.—Sewertzoff A. N. 1931. Die morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Jena. Spemman H.—1915. Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. Die Kultur der Gegenwart. Bd. 3. IV, I.—Sukatschoff B. 1903. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. II. Über die Furchung und Bildung der embryonalen Anlagen bei *Nephele vulgaris* Moqu. tand. (*Nepobdella atomaria*). Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 73.—Светлов П. Г. 1922. Ранние стадии развития *Vimastus constrictus* R. (*Lumbricidae*). Известия Биологического научно-исследовательского института и Биологического станции при Пермском государственном университете, том I, в. 7—8, стр. 101—110.—1923. Ранние стадии развития *Rhynchelmis limosella* Hoffm. (предварительное сообщение). Тот же научный орган, том, 2-й, вып. 4, стр. 141—152.—1926. Эмбриональное развитие в сем. *Naididae*. Тот же научный орган, том 4, вып. 8, стр. 359—372.—Tannreuther G. W. 1915. The embryology of *Bdellodrilus philadelphicus*. Journ. of morphol. vol. 26.—Тредвелл А. Л. 1901. The cytogeny of *Podarke obscura*. Journ. morph. vol. 17.—Vejdowsky Fr. 1889—92. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. 1 400.—Whitman Ch. O. 1878. The embryology of Clepsine. Quart. Journ. of Micr. Sc. vol. 18, pp. 1—101.—1887. A contribution to the history of the germ layers in Clepsine. Journ. of Morph. vol. I.—Wilson E. B. 1889. The embryology of Earthworm. Journ. of Morphol. vol. 3. 1892. The cell-lineage of Nereis. Journ. of Morph. vol. 4.—1898. Considerations on cell-lineage and ancestral reminiscence. New York Ac. Sc. vol. 2.—Wistinghausen C. 1891. Untersuchungen über die Entwicklung von Nereis Dumerilii. Mitt. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. 10.—Woltereck R. 1904. Beiträge zur praktischen Analyse der Polygordius-Entwicklung. Arch. Entw.-Mech. vol. 18.—Ежиков И. И. 1936. Некоторые соображения о типах развития многоклеточных из яйца. Доклады Академии наук, том II (XI), № 9 (95), стр. 390—401.—1936. Метаморфоз, скрытое и прямое развитие. Успехи современной биологии. Том V, вып. 3, стр. 479—490.—1936. Metamorphose, Cryptometabolie und direkte Entwicklung. Zoologischer Anzeiger, Bd. 114, H. 5/6. S. 141—152.—Матвеев Б. С. 1936. Современные задачи эволюционной морфологии. Известия Академии наук СССР. Отделение математических и естественных наук. стр. 863—893.—1937. Задачи проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза, там же, стр 3—42.—1932. Zur Theorie der Rekapitulation. Ueber die Evolution der Schuppen, Federn und Haare auf dem Wege embryonaler Veränderungen. Zoologische Jahrbücher. Abt. f. Anat. Bd. 55, H. 4. S. 555—567.

# THE PHYLOGENETIC DEGENERATION OF THE WAYS OF THE DEVELOPMENT OF ORGANS

by G. A. Schmidt

Comparative investigations on the formation of ectodermal organs as well as on the development of entodermal ones in Annelids show that in the course of phylogenesis one mode of development is replaced by another. In this case the old mode of development may be retained side by side with the new one, i. e., a simultaneous coexistence of two types of development is possible. Thus for three main groups of the Annelid type, namely for Polychaets, Oligochaets and leeches, the primary mode of the ectoderm development is of the epiblastic type.

Morphologically the epiblastic formation is composed of derivatives of three quarters of micromeres. The mode of development consists in meso- and entodermal micromeres being overgrown by a cap of micromeres. From the epiblastic formation there develops a teloblastic one which in Polychaets has the shape of a somatic plate, while in Oligochaets and leeches it represents teloblastic folds. In other words, two ectodermal formations—an epiblastic and a teloblastic one, are found to exist synchronously in Oligochaets and leeches.

The former develops by means of a single-layered cellular rudiment over the surface of the embryo, while the latter takes the form of parallel rows of cells budded off by polar cells. Much later, the isolation of separate rudiments occurs in the teloblastic formation.

In the latest groups of leeches, in Arhynchobdellea and Ichtyobdellidae, the epiblastic rudiment of the ectoderm is of a provisory significance, all ectodermal formations being built up from the teloblastic rudiment (Fig. 1, *a—b*), whose outer layers produce the skin epithelium, while the inner ones give rise to the annular musculature and to the nervous system. Thus in the Annelid phylogeny the epiblastic rudiment is of a more ancient origin, being gradually replaced by a new mode of the ectodermal organ development, i. e., by the teloblastic rudiment. For a certain time (Oligochaeta-Microdrili and Hirudinea-Glossosiphonidae) the two rudiments are found to coexist, participating both of them in the formation of ultimate ectodermal tissues, but afterwards the epiblastic rudiment gets entirely degenerated: in other words, there takes place a complete degeneration of the organ of epiblastic formation, the whole rôle being transmitted to the teloblastic mode of ectodermal rudiment formation (Hirudinea—Arhynchobdellea and Ichtyobdellidae).

A change of the mode of organ development is also to be seen in the evolution of modes of the entoderm development, which may be particularly well noted in the case of the entoderm development in *Capitella capitata* and *Protoclepsis tessellata*, where there are two rudiments of entoderm with different modes of formation. One earlier rudiment is formed according to the type characteristic of the formation of the trochophore's intestine (unipolar ingrowth), the other, a later and final rudiment, being formed in accordance with a special type which the author has termed as the type of multipolar emigration in distinction from multipolar immigration. In the case of multipolar emigration the entodermal rudiments represented by nuclei with patches of plasma (insignificant in size) creep out into the surface of entodermal blastomeres, where they get located in the layer of the ectoplasma investing on the periphery the entodermal blastomeres. On the other hand, a manypolar migration of elements from the surface (from the wall of blastula) to the inside, where they form a continuous cellular layer of entoderm, is characteristic of the multipolar immigration. Consequently, in these two cases the direction in which entodermal (or becoming entodermal) cellular elements emigrate is diametrically opposite. In this case the two rudiments are more clearly demarcated both

in space and time than the ectodermal rudiments. The former rudiment arises in the form of an intravitelline primary gut which in *Protocleipsis tessellata* exists for a few days, then completely degenerates, breaking down into individual cells, while insignificant plasmatic remains of its wall are resorbed together with the yolk mass. The rudiment of the provisory gut appears at an early stage of development, its base being composed of entodermal micromere quartets with some elements migrating out of entodermal micromeres. The gut develops in the shape of a blind-ended sac with a well developed epithelial wall, reaching not more than a half of the embryo's body length.

After the destruction of the provisory intestine there begins the process of multipolar emigration—a creeping out of entodermal nuclei into the yolk-surface of large entodermal blastomeres. Here the final entodermal rudiment is gradually formed as a layer of cells comprising superficially blastomeres rich in yolk.

In this case the degeneration of a more ancient mode of formation may be again observed as well as its replacement by a new, more recent mode. The change of the modes of formation is connected with factors external as regards the formation of germinal layers, first of all with embryonic adaptations and then, through the latter, with general conditions in the development of the embryo.

The type of embryonic adaptations determines the progressive or the regressive development of organogenesis, e. g., the degeneration of the old mode of entoderm formation was due to a change of the type of development which was transformed from a trochophore free larval type into a non-larval one.

An alteration in the terms and rates of development, an overfilling of entodermal blastomeres with yolk, a loss of larval food and a degeneration of the interrelated morphogenesis (of a formation of larval organs and tissues), all this contributes to the regressive development of the old mode and to the progressive development of the new one.

The same is also clearly seen in the substitution of the teloblastic mode of ectodermal organ formation for the epiblastic mode, in which case an acceleration of organogenesis was of decisive importance, being a natural result of the falling out of the larval stage.

Hence a general conclusion may be drawn that the strictly internal modifications of individual components of the developing embryo are connected with the basic feature evolution of species, i. e., with the adaptation of the organism to its environment.

A comparative study of definite rudiments in the representatives of various groups has shown that all forms of ontogenesis may be recapitulated, as well as the purely-embryonic ones which are of no importance for the structure of the adult organism.

Thus in *Protocleipsis*, for instance, the old mode of the entoderm formation is seen to recapitulate. In *Ichtyobdellidae* it is possible to speak about the recapitulation of embryonic forms of glossosiphonid ancestors. Such a recapitulation is of great importance in the sense of its giving force to those rudiments, which might temporarily lose their significance, to regain it at a later stage of evolution. The larval mesenchyme, for example, has abruptly modified its rôle when passing from a free larval development to a non-larval one. But in the further evolution of the types of development, after the transformation of the non-larval type of development into the unfree larval type, the mesenchyme has once more become of great importance.

In the last case it is possible to speak with a certain reserve about phenomena of reversibility or, to be more exact, about the phenomenon of partial return to the original stage. Here the general dialectic law of the spiral character of evolution gets its manifestation.

ПОЛОВЫЕ ПРОЦЕССЫ У *ENTODINIUM CAUDATUM* STEIN

Ю. Полянский и А. Стрелков

Из лаборатории зоологии беспозвоночных Петергофского биологического института (зав.—проф. В. А. Догель)

Исследования проф. В. А. Догеля над конъюгацией у некоторых представителей *Infusoria Entodiniomorpha* (1925)<sup>1</sup> показали целый ряд своеобразных особенностей, которыми половые процессы этой группы отличаются от всех других *Ciliata*. Эти особенности сводятся в основном к следующему: 1) наличие ясно выраженного прогамного деления, 2) наличие только двух делений созревания микронуклеуса после соединения конъюгантов вместо обычных трех, 3) превращение мужского пронуклеуса в «сперматозоида», проникающего через глотку в протоплазму партнера.

В. А. Догель изучил конъюгацию у наиболее сложно организованных представителей *Entodiniomorpha*, относящихся к семействам *Ophryoscolecidae* и *Cycloposthiidae*. Наиболее подробно им изучен половой процесс у *Opisthotrichum janus* и *Cycloposthium bipalmatum*, в меньшей степени — у некоторых видов *Diplodinium*. Между тем, ввиду своеобразия хода конъюгации у *Entodiniomorpha*, представляло значительный интерес изучить половые процессы у наиболее примитивных видов этой группы, чтобы выяснить, в какой мере общей для всего подотряда *Entodiniomorpha* является та схема полового процесса, которая была установлена Догелем для высших его представителей. В этом отношении наибольший интерес представляет род *Entodinium* Stein, который обладает наименее сложной морфологической дифференцировкой и всеми систематиками, изучавшими *Ophryoscolecidae*, рассматривается как наиболее примитивный представитель этого семейства.

Недавно Т. В. Федорова-Виноградова (1936) описала некоторые стадии полового процесса у *Entodinium*<sup>2</sup>. Однако в ее распоряжении был ограниченный материал, так что полной картины хода конъюгации ею не установлено.

Нам удалось у коз в 2 случаях обнаружить довольно значительное количество конъюгирующих *Entodinium caudatum*. В нашем распоряжении было несколько десятков парочек и несколько сот эксконъюгантов. Изучение этого материала позволило довольно детально выяснить ход полового процесса у этого вида. Краткое описание его и составляет содержание настоящей статьи.

У *Entodinium caudatum* очень отчетливо выражено прогамное деление, ведущее к образованию особей, способных вступать в конъюгацию. Различие между обоими типами деления видно из сопоставления рис. 1 и 2. Во время прогамного деления микронуклеус оказывается сильно вздутым. Получающиеся в результате его деле-

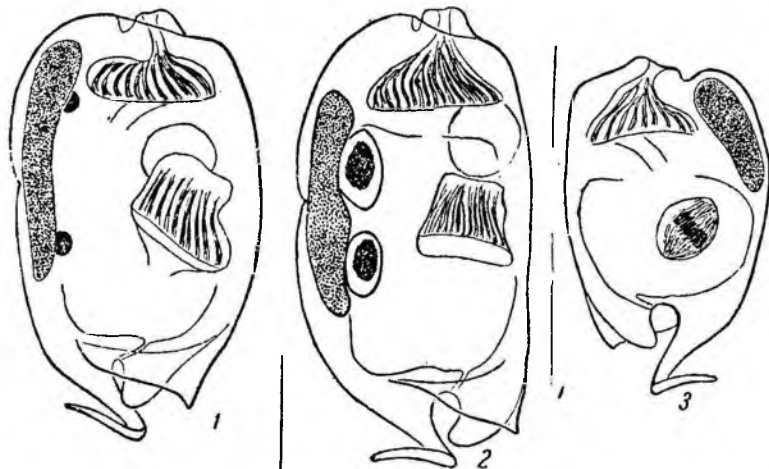
<sup>1</sup> Dogiel V. (1925). Die Geschlechtsprozesse bei Infusorien (speziell bei den *Ophryoscoleciden*), neue Tatsachen und Theoretische Erwägungen. Arch. f. Protistenk., 50, 283—442.

<sup>2</sup> Winogradowa T. W. (1936). Zur Frage der Conjugation der Infusorien aus dem Wiederkäuerm gea. Zeitschr. Parasitenk., 8, 359—364.

ния два микронуклеуса также отличаются от *Mi* «нейтральных» особей гораздо большей величиной и менее компактным распределением хроматина. Получающиеся в результате прогамного деления преконъюганты (рис. 3) характеризуются также сильно вздутым *Mi*.

У преконъюгантов нам не приходилось наблюдать покоящихся *Mi*. Повидимому, тотчас же после окончания прогамного деления *Mi* принимает форму веретена и вступает в метафазу. При этом *Mi* располагается не вблизи *M* акронуклеуса, как у нейтральных особей, а на значительном от него расстоянии. Подобно тому, как и у других *Entodiniomorpha*, преконъюганты отличаются от нейтральных особей меньшими размерами. Половой дифференцировки среди преконъюгантов на более мелких и более крупных особей, подобно тому, как это было описано Догелем для *Opisthotrichum janus*, у *Entodinium caudatum* не наблюдается.

Во время конъюгации инфузории соединяются своими передними концами, так что продольная ось обоих конъюгантов совпадает



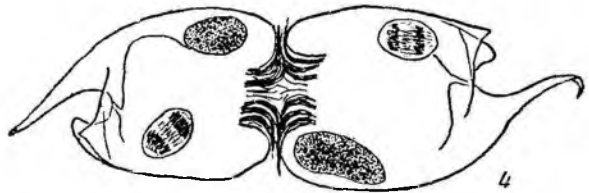
1—деление «нейтральной» особи<sup>1</sup> *Entodinium caudatum* (1—Division of a neutral individual);  
2—прогамное деление (2—Progamous division);  
3—преконъюгант с микронуклеусом в форме веретена (3—Preconjugant with a spindle-shaped micronucleus)

(рис. 4 и последующие). При этом спинная сторона одного конъюганта (определяемая положением макронуклеуса) приходится против брюшной стороны другого. Конъюганты соединяются при помощи своих адоральных *cirri*. Никакого протоплазматического соединения в форме мостика, как это имеет место у некоторых других инфузорий, у *Ent. caudatum* ни на какой стадии конъюгации не образуется. После соединения конъюгантов тотчас же начинается первое деление *Mi* (рис. 4). Образующееся при этом веретено отличается большими размерами, чем при агамном размножении «нейтральных» особей. Макронуклеус на этой стадии еще не представляет каких-либо заметных изменений. В результате первого деления *Mi* получается два ядра. В первый момент после своего образования они морфологически одинаковы. Однако парочки с двумя одинаковыми *Mi*, образовавшимися в результате деления, встречаются очень редко,

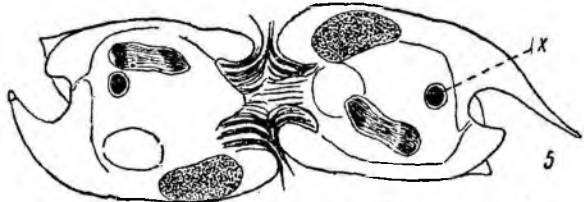
<sup>1</sup> Все рисунки сделаны с тотальных препаратов, окрашенных железным гематоксилином после фиксации по Schaudinn при помощи рисовального аппарата. Объектив 90 х, окуляр 10 х Zeiss

All the drawings were made, from total preparations stained by ferric hematoxylin after using Schaudenn's fixation, by means of a drawing apparatus. Objective 9 x, eye-glass 10 x of Zeiss

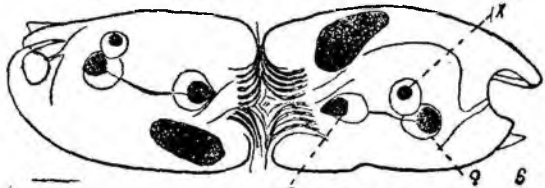
что указывает на то, что эта стадия кратковременна. Вскоре один из микронуклеусов приступает к следующему (второму) делению, тогда как другой дегенерирует (рис. 5). Последний уменьшается в размерах, претерпевает пикноз и, в конце концов, резорбируется в эндоплазме. Ось веретена второго деления более или менее совпадает с продольной осью конъюгантов. Интересно, что уже в анафазе наблюдается некоторая гетерополярность веретена. Тот полюс его, который обращен к переднему концу инфузории, обладает несколько заостренным концом, противоположный же полюс равномерно закруглен (рис. 5). За счет переднего конца веретена затем формируется мужской пронуклеус. В телофазе (рис. 6) образуется



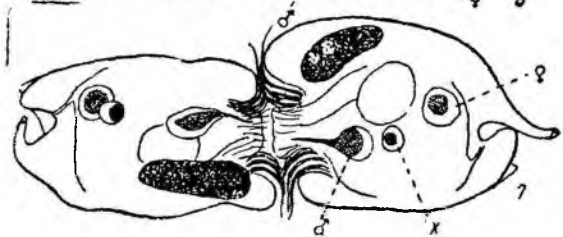
4—анафаза первого деления созревания микронуклеуса (4— anaphase of the first maturing division of the micronucleus);



5—анафаза второго деления созревания микронуклеуса, x— абортивный Mi (5— anaphase of the second maturing division of the micronucleus, x—an abortive Mi);



6— телофаза второго деления созревания микронуклеуса; образование пронуклеусов, x— абортивный Mi (6—Telophase of the second maturing division of a micronucleus — formation of pronuclei)



7—переход пронуклеусов, ♂ — мужской, ♀ — женский пронуклеусы, x — абортивный Mi (7 — The passing of pronuclei, ♂ — Male, ♀ — female pronuclei, x — an abortive Mi)

длинный соединительный ахроматиновый тяж, соединяющий оба ядра. Во время второго деления Mi, в макронуклеусе наблюдаются уже изменения дегенеративного характера. В нем становятся заметны сгущения хроматина в виде гранул различной величины и форма его меняется. Вместе с тем он покидает свое обычное положение в эктоплазме на спинной стороне и попадает в эндоплазму, где и протекают дальнейшие стадии его разрушения.

Второе деление Mi ведет к образованию пронуклеусов, подобно тому как это описал Догель для других Entodiniomorpha. Женский (стационарный) пронуклеус окрашивается относительно слабо ядерными красками. Он располагается в эндоплазме в задней части тела конъюгантов в виде покоящегося округлого ядра. Мужской (мигрирующий) пронуклеус у *Entodinium caudatum* принимает форму сперматозоида. Он несколько вытягивается в длину и у его заднего конца, обращенного в сторону эндоплазмы той особи, в которой он образовался, сохраняется соединительный ахроматиновый тяж, пред-

ставляющий собой как бы «хвостик сперматозоида». Однако ядерная часть «сперматозоида» у *Ent. caudatum* менее вытянута в длину, чем у *Cycloposthium* (Догель), так что аналогия со сперматозоидом здесь получается несколько менее полной. Обмен мигрирующими пронуклеусами между конъюгантами совершается через глотку. Повидимому, и здесь, так же как и у *Cycloposthium*, существует момент, когда «сперматозоид», находясь в глотке, выходит из протоплазмы инфузории (рис. 7).

Тотчас же после обмена пронуклеусами конъюганты расходятся и процесс образования синкариона и реконструкция ядерного аппарата протекает в эксконъюгантах. Оба пронуклеуса тесно прикладываются друг к другу, причем морфологически они ясно отличаются. Мужской пронуклеус, утерявший к этому моменту свой «хвостовой отдел», несколько меньших размеров, чем женский пронуклеус (рис. 8), но значительно интенсивнее окрашивается ядерными красками. Таким образом, слияние пронуклеусов происходит в состоянии покоящихся ядер, а не в стадии образования веретен, как это отмечено для большинства инфузорий. Образовавшийся вначале в результате слияния пронуклеусов синкарион, до наступления митоза, ясно обнаруживает свое двойное происхождение. В нем очень отчетливо видна более темно окрашивающаяся часть, которая происходит от мигрирующего пронуклеуса и более светло окрашивающаяся — от стационарного пронуклеуса (рис. 9). К моменту образования синкариона макронуклеус обычно совершенно разрушается, и глыбки ядерного вещества распределяются по всей протоплазме.

Деление синкариона характеризуется образованием крупного веретена. На рис. 10 изображена метафаза, на рис. 11 — анафаза этого деления. В результате деления синкариона получаются два ядра, оба по внешности напоминающие микронуклеус (рис. 12), при этом положение их в теле инфузории меняется. В то время как синкарион на стадии метафазы располагается более или менее в середине тела эксконъюганта в эндоплазме (рис. 10), оба продукта деления его смещаются на спинную сторону и ложатся друг за другом на том месте, где в дальнейшем разовьется макронуклеус. Вскоре одно из этих ядер начинает увеличиваться в объеме и превращается в зачаток макронуклеуса (плаценту) (рис. 13). Другое ядро, видимо, не изменяется и превращается в дефинитивный микронуклеус.

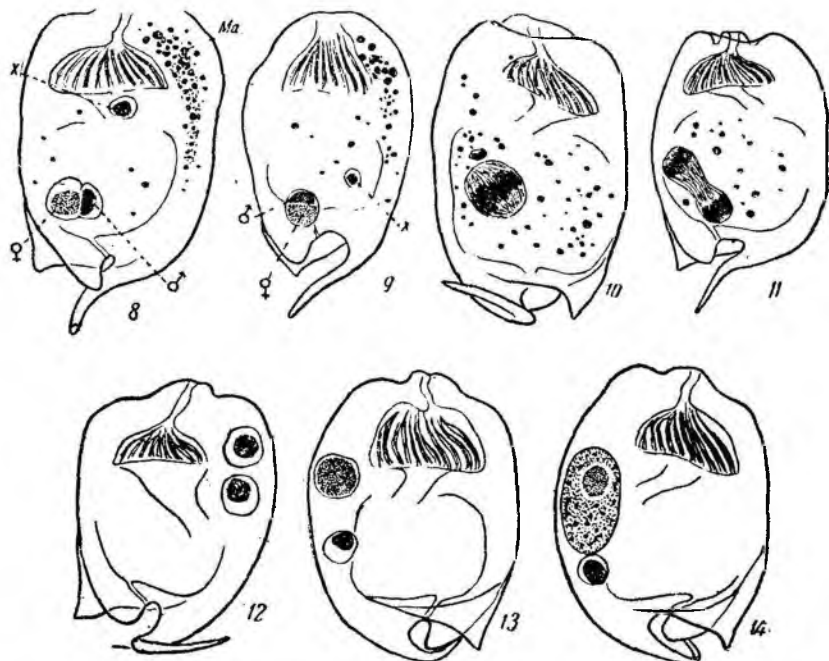
Детально цитологически процесс роста плаценты и превращения ее в дефинитивный макронуклеус нами не изучался. В общих чертах он сводится к тому, что ядро начинает быстро увеличиваться в объеме и слабее воспринимает ядерные краски (рис. 13). Сначала оно остается сферическим. По мере дальнейшего роста плацента несколько вытягивается в длину. В ней появляется множество мелких гранул, окрашивающихся гематоксилином, и одно более или менее центрально расположенное нуклеолоподобное тело (*Vinpekkörper*). Дальнейшие изменения сопровождаются увеличением окрашиваемости плаценты ядерными красками, исчезновением *Vinpekkörper*. В результате этих процессов получается дефинитивный макронуклеус, занимающий характерное положение на спинной стороне тела инфузории. Микронуклеус во время этих превращений располагается либо непосредственно сзади плаценты (рис. 14), либо впереди нее. Это определяется тем, который из двух продуктов деления синкариона (передний или задний, рис. 12) превращается в макронуклеус. Характерное для «нейтральных» особей положение микронуклеуса (сбоку с брюшной стороны от макронуклеуса) он занимает лишь позже по окончании перестройки плаценты.

Деление инфузории становится возможным лишь после окончания реконструкции плаценты и превращения ее в макронуклеус.



Наряду с нормальным для *Ent. caudatum* ходом ядерных процессов при конъюгации нам встретилось несколько аномалий.

Изредка попадаются эксконъюганты с двумя зачатками макронуклеуса, но без микронуклеуса. Это указывает на широкие потенции дериватов синкариона, из которых оба могут дать «соматическое ядро»—макронуклеус. Очень редко встречаются также эксконъюганты с избыточным числом ядер (две плаценты + 2 Mi или две плаценты + 1 Mi). Очевидно, они образуются в результате дополнительных делений синкариона.



8—момент слияния пронуклеусов в эксконъюганте, *x*—абортивный Mi (8—The moment of the fusion of pronuclei in an exconjugant. *x*—an abortive Mi);

9—эксконъюгант с синкарионом (9—An exconjugant with a syncaryon);

10—метафаза деления синкариона (10—A metaphase of the division of a syncaryon);

11—анафаза деления синкариона (11—Anaphase of the division of a syncaryon);

12—два ядра—продукты деления синкариона (12—Two nuclei—product of the division of a syncaryon);

13—начало дифференцировки макронуклеуса (плацента) (13—Beginning of the differentiation of a macronucleus (placenta));

14—эксконъюгант с зачатком нового макронуклеуса и микронуклеуса (14—Exconjugant with a new macronucleus and a micronucleus)

Подводя итоги изложенному выше материалу по конъюгации *Ent. caudatum*, необходимо отметить следующее. Общий ход ядерных процессов при конъюгации этого примитивного представителя *Entodigmogrypha* протекает чрезвычайно сходно с другими, более высоко дифференцированными формами.

Общими моментами, объединяющими в этом отношении всех представителей этого подотряда, являются: 1) наличие ясно выраженного прогамного деления, 2) наличие только двух делений созревания Mi после соединения конъюгантов, 3) своеобразная форма мужского пронуклеуса, имеющего вид сперматозоида, 4) очень раннее разъединение эксконъюгантов, совершающееся тотчас же после обмена пронуклеусами, 5) наличие только одного деления синкариона, ведущее к образованию одного Mi и одного Ma.

Все эти особенности, вместе взятые, позволяют характеризовать группу *Entodiniomorpha* не только со стороны морфологических особенностей строения, но и со стороны своеобразного хода конъюгации, отличающегося от того, что имеет место у других *Ciliata*.

В заключение необходимо остановиться в нескольких словах на вопросе о прогамном делении *Ent. caudatum* и других *Entodiniomorpha*. Нам кажется вероятным, что прогамное деление у этих инфузорий представляет собой по существу первое деление созревания микронуклеуса, но сдвинутое во времени и сопровождающееся делением самой инфузории. За это говорит факт наличия у *Entodiniomorpha* при конъюгации только двух делений созревания *Mi*, тогда как у всех прочих инфузорий их всегда бывает три. За это же говорит и сама форма веретена при прогамном делении. Оно отличается значительными размерами по сравнению с агамно делящимися микронуклеусами и морфологически чрезвычайно напоминает веретено первого деления созревания других инфузорий.

В своеобразном смещении первого деления созревания *Mi* и превращении его в прогамное может быть можно усматривать одно из проявлений той общей тенденции, которая имеет место при конъюгации *Entodiniomorpha* и заключается в том, что оба конъюганта находятся в соединении друг с другом чрезвычайно короткий срок. Они расходятся как только произошел переход пронуклеусов, а соединяются уже после завершения первого деления созревания *Mi*, если правильно наше толкование прогамного деления *Entodiniomorpha*. Необходимо, однако, отметить, что прогамное деление у *Ciliata* может иметь и иное морфологическое значение. Так, например, у *Cryptochilum echini* (по работе Dain, 1930)<sup>1</sup>, где *Mi* во время конъюгации продельвает, как обычно, три деления созревания, прогамное деление *Mi* все же имеет место. Очевидно, что в этом случае оно не является мейтотическим. Все это позволяет думать, что прогамное деление у *Entodiniomorpha* не вполне сравнимо с таковым у других инфузорий.

## CONJUGATION OF ENTODINIUM CAUDATUM STEIN

by G. Poljansky and A. Strelkow

A clearly expressed progamous division, characterized by much larger micronuclei than in an ordinary agamous reproduction, takes place in *Entodinium caudatum* (Figs. 1 and 2). After the union of the conjugants, *Mi* undergoes only two maturing divisions (Figs. 4, 5, 6) similar to those observed by Dogiel (1925) in other *Entodiniomorpha*. As a result of the second division of *Mi* two pronuclei are formed. The male pronucleus is in the form of a spermatozoon (see Dogiel, 1925).

The nuclei are interchanged by the conjugants per pharynx (Fig. 7).

Right after the interchange of pronuclei the conjugants separate.

Chromatin originating from migrating and stationary pronuclei (Figs. 8, 9) is clearly distinguishable in the syncaryon before its division. Syncaryon undergoes one division thus originating two nuclei, one of which turns into *Ma-Anlage* the other into a micronucleus (Figs. 12, 13, 14).

A study of the conjugation of *Ent. caudatum* denotes a considerable similarity between the sexual processes of this species and other representatives of *Entodiniomorpha* investigated by Dogiel (1925).

Taking the results into consideration the writers are inclined to believe that the progamous division of *Mi* of *Entodiniomorpha* might be regarded as the first maturing division of the micronucleus.

<sup>1</sup> Dain L. (1930). Die Conjugation von *Cryptochilum echini* Maupas. Arch. f. Protistenk. 70.

PROTOZOA МЛЕЧНОГО СОКА SCORCONERRA TAU-SAGHYZ

Л. Б. Левинсон и Б. Т. Федоров

Из Научно-исследовательского института зоологии МГУ

Впервые простейшие, паразитирующие в растениях, были описаны Лафonom (1909), обнаружившим в млечном соке некоторых *Euforbia-seae* жгутиковое, названное им *Phytomonas davidi*. После работы Лафона целый ряд авторов (França, Françini, Nieschulz, Иофф и др.) исследовал млечный сок различных растений и находил там простейших, главным образом жгутиковых.

В настоящее время известно несколько нерезко отграниченных друг от друга видов жгутиковых, объединяемых в один род *Phytomonas*.

Франчини в различных растениях находил амeб, которых ему удавалось культивировать на неллеровском кровяном агаре. Кроме того, Франчини сообщает, что он заражал этими амeбами кошек и мышей и ему удавалось получать инфекцию. К сожалению, его рисунки и описания недостаточно ясны и не дают возможности установить точного систематического положения описанных им организмов. Нишульц и Веньон сомневаются даже в том, имел ли Франчини дело с амeбами.

В своей сводке Нишульц упоминает что он в *Euforbia palustris* видел амeбоидно движущиеся организмы, но не смог их морфологически исследовать.

Исакова сообщает, что она обнаружила амeб в различных растениях, но также не дает морфологического описания обнаруженных простейших.

Этими скудными сведениями ограничиваются наши знания относительно амeб, живущих в растениях.

Мы систематически обследовали латекс целого ряда каучуконосных растений по поводу нахождения в них паразитических простейших. Было просмотрено большое количество мазков латекса из *Chondrilla*, *Phyteuma*, *Asclepias* и *Taraxacum* сок-saghyz. Никаких простейших в них обнаружено не было.

Исследуя окрашенные по Гимза мазки млечного сока *Scorconerra tau-saghyz*, мы обнаружили своеобразных амeб, исследованию и описанию которых и посвящена настоящая работа.

*Scorconerra tau-saghyz* Lipschiz et Bosse относится к семейству *Compositae*. Это—многолетнее травянистое растение с мощным деревянистым корнем, распространенное только на горном хребте Кара-Тау в Южном Казахстане. Оно замечательно тем, что содержит чрезвычайно большое количество каучука—иногда до 35% на сухой вес растения. Главная масса каучука находится в коагулированном состоянии в мощном и длинном корне. Латекс циркулирует главным образом в надземных зеленых частях растения.

Для получения материала цветонос *Sc. tau-saghyz* укалывался острой иглой. Из него выступала капелька латекса, к которой прижималось предметное стекло. Другим предметным стеклом с шлифованным краем делался тонкий мазок.

В тех случаях, когда мазки брались из одно- или двухгодичных растений, у которых латекс в корне еще не коагулирован, мазки готовились главным образом из латекса корня. Пяти-шестидневные проростки целиком размазывались по стеклу.

Мазки фиксировались метиловым или этиловым 96% спиртом и по Шаудину. Окрашивались по Гимза или Май-Грюнвальд—Гимза сухим или влажным способом и железным гематоксилином по Гейденгайну. Кроме того, для выявления тимонуклеиновой кислоты делалась реакция Фельгена с докраской светлой зеленью.

В латексе *Sc. tau-saghyz* очень много каучука, который в тонком мазке чрезвычайно быстро коагулирует. Поэтому для приготовления влажных мазков необходимо очень быстро делать мазок и опускать его в фиксатор. Большинство мазков готовилось из латекса, взятого из цветonoсов. Для изучения распределения паразитов по растению брались мазки из латекса из листьев и околокорневой шейки (каудекс). Листья срезались и мазок готовился из выступавшей капельки латекса. Так же делались мазки и из каудекса.

Кроме того, некоторые цветonoсы фиксировались целиком в жидкости Корнуа, заливались в парафин, разлагались на срезы толщиной в 10—12  $\mu$  и окрашивались гематоксилином по Гейденгайну и эозином.

Нами были обследованы заросли тау-сагыза в следующих районах: Кара-Тау около опытной станции Бурное (Джувалинский район Южно-Казахстанской области), Джусалы, Талды-Сай, Алма-Сай, Бара-Кара, Бер-Кара, посеы промхоза в Бурном, Кара-Тау в районе опытного пункта Джалаган-Ата и посеы промхоза в Атабаево (Туркестанский район Южно-Казахстанской области). При обследовании участка в диких зарослях мазки брались сплошь из всех растений. Посеы обследовались выборочно. Всего было обследовано около четырех тысяч растений.

В мазках латекса, окрашенных по Гимза, встречаются небольшие удлиненные и удлиненно-овальные формы, состоящие из комочка плазмы с одним, двумя, тремя или четырьмя ядрами (рис. 1, 2—37). Количество их в различных растениях довольно сильно колебалось. Встречались особи *Sc. tau-saghyz*, в мазках латекса которых оказывалось до 30—35 амев на поле зрения при иммерсии 1/12" и окуляре 10. С другой стороны, в некоторых растениях можно было обнаружить амевы только после тщательных поисков.

Плазма этих образований окрашивается сравнительно гомогенно и в ней не удается заметить каких-либо крупных включений. Их средняя величина 3,6  $\mu$  длины и 2  $\mu$  ширины. В амевых из несколькихдневных проростков часто встречаются небольшие вакуоли, видимо, заполненные клеточным соком. Плазма у этих амев красится по Гимза более нежно, чем у амев из старых проростков. Вакуоли изредка встречаются и у них.

Обычно имеется одна псевдоподия по типу *Am. limax*, но иногда встречаются амевы с несколькими небольшими псевдоподиями (рис. 1, 13, 18).

Эндоплазма мелкозернистая. Гомогенная светлая эктоплазма облекает эндоплазму тонким, зачастую трудно заметным слоем. Хорошо выражена эктоплазма в тех случаях, когда амeba передвигается при помощи нескольких мелких псевдоподий.

В одноядерных формах ядро обычно очень характерно располагается эксцентрично на одном из полюсов, но иногда встречаются амевы с ядром, лежащим в центре. Ядро довольно богато хроматином. Весь хроматин имеет вид мелких зернышек и расположен по периферии ядра непосредственно под оболочкой. Центр ядра почти совершенно свободен от хроматина и не окрашивается ни железным гематоксилином, ни по Фельгену.

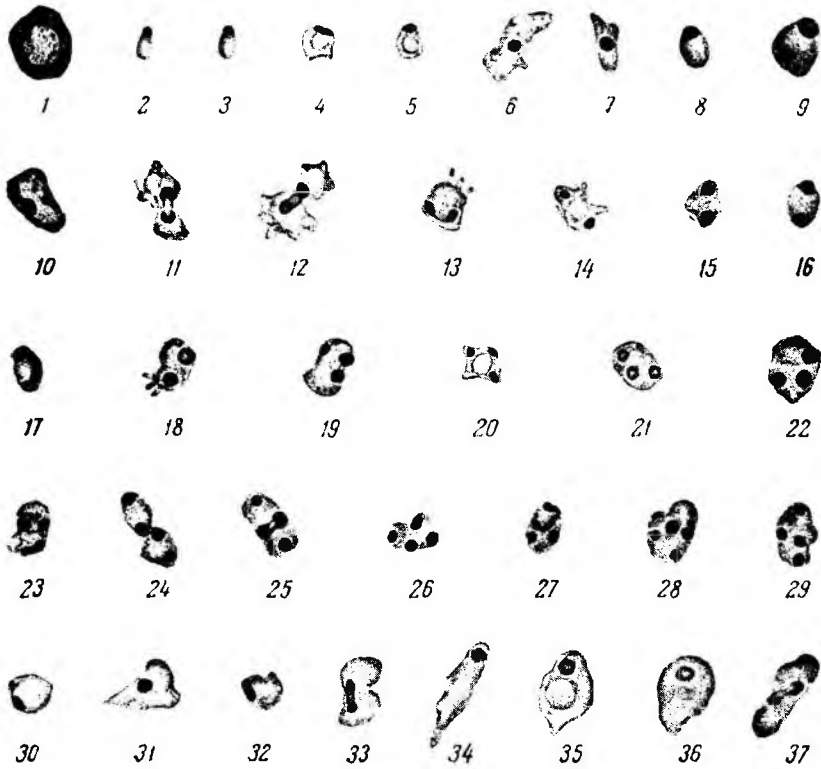


Рис. 1. *Phytamoeba tau-saghyz*. Циста, вегетативные формы и стадии деления: 1—циста, 2—29—окраска Май-Грюнвальд-Гимза; 30—33—окраска железным гематоксилином по Гейденгайну; 34—37—окраска по Фельгену



Рис. 2. Ядро млечника *Scorconerra tau-saghyz* (окраска по Фельгену)

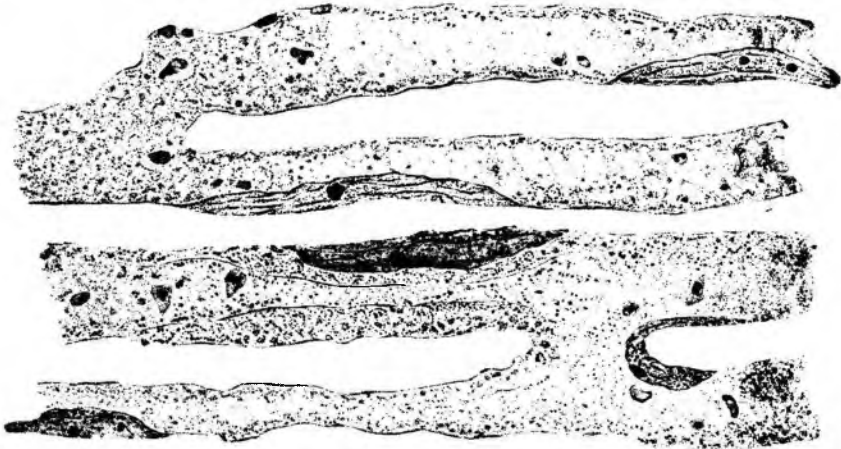


Рис. 3. Срез через млечника *Scorconerra tau-saghyz*. В млечниках видны *Phytamoeba tau-saghyzi* (окраска железным гематоксилином по Гейденгайну и эозином)

Особенно характерным является то, что ни в одной стадии нельзя обнаружить кариосомы, столь типичной для ядер амёб. В пяти-шестидневных проростках, как правило, встречаются одноядерные амёбы. На мазках из более старых растений встречаются амёбы с одним, двумя, тремя и четырьмя ядрами.

Образование многоядерных форм из одноядерных по нашему мнению происходит следующим образом: двуядерные формы образуются из одноядерных путем деления ядра без деления плазмы (рис. 1, 11, 13), но деление ядра может сопровождаться плазмотомией и тогда вновь образуются одноядерные амёбы (рис. 1, 12). В двуядерных формах ядра также обычно лежат эксцентрично на обоих полюсах амёбы (рис. 1, 16, 17). Формы с тремя ядрами образуются из двуядерных путем деления одного из имеющихся двух ядер (рис. 1, 19), но могут делиться одновременно оба ядра и тогда из двуядерной сразу возникает четырехядерная амёба (рис. 1, 23).

Четырехядерные формы образуются также и из трехядерных после деления одного из ядер (рис. 1, 25). Рис. 1, 24 показывает, что в некоторых случаях деление одного из ядер трехядерной амёбы может сопровождаться делением плазмы и таким образом вновь образуются двуядерные формы. В трех- и четырехядерных формах ядра располагаются без особого порядка. Амёб больше чем с четырьмя ядрами никогда не встречается. Также никогда не приходится наблюдать деления ядер в четырехядерных формах. Никакой правильности в количественном соотношении форм с различным числом ядер заметить не удается.

Для определения систематического положения амёб, как известно, первостепенное значение имеет морфология митоза. К сожалению, чрезвычайно малая величина ядер не дает возможности получить достаточно детальную картину.

Все же можно сказать, что мы не имеем здесь амитоза. Рис. 1, 11, 12, 19, 24, 25, 32, 33 и 37 показывают, что сначала делится и расходится хроматин, причем разошедшиеся массы хроматина некоторое время остаются связанными растянувшейся оболочкой и между ними оказывается участок, заполненный ядерным соком. Перетяжка, характерная для амитоза, появляется уже на поздних стадиях деления. Повидимому, деление ядра идет как криптомитоз, причем следует еще раз подчеркнуть, что крайне малая величина ядер, повидимому, не дает дифференцировать и рассмотреть детали.

Для изучения расположения амёб в млечниках растения были исследованы срезы через цветоносы (рис. 3). Оказалось, что амёбки легко различимы на срезе. Они в довольно большом количестве находятся в толще латекса. В расположении их нет особой правильности и они не скопляются у стенок млечников.

Все наблюдения над описываемыми организмами сделаны только на фиксированных окрашенных препаратах. Латекс *Sc. tau-saghyz* представляет собой густую, белую и абсолютно непрозрачную жидкость, так что рассмотреть в нем таких мелких организмов невозможно.

Попытки развести латекс различными средами также не увенчались успехом, так как он на воздухе быстро коагулирует.

Все это заставило нас искать других путей, кроме наблюдения *in vivo*, для доказательства того, что найденные нами образования действительно являются одноклеточными организмами, а не обрывками клеток млечников и т. п.

Как сказано выше, амёбки в растении располагаются только в просвете млечника, т. е. в латексе. Они никогда не встречаются в клетках и не являются их частью. Следовательно, амёбы, обнаруженные на мазках, являются самостоятельными образованиями, а не

представляют собой обломков клеток, которые могли образоваться при уколе и таким образом попасть на мазок.

Возможно все же возражение, что описываемые образования являются ядрами пристеночных клеток млечников, а ядра амёб — это кариосомы ядер пристеночных клеток. Нечто подобное описано Молишем. Для доказательства противного были измерены амёбы, ядра амёб, ядра млечных сосудов, ядра паренхимных клеток, кариосомы ядер млечных сосудов, кариосомы ядер паренхимных клеток. Таблица 1 показывает результаты измерений (цифры обозначают среднее из 100 измерений).

Таблица 1

	Длина в $\mu$	Ширина в $\mu$
Амёбы . . . . .	3,6	2,7
Ядра амёб . . . . .	1,6	1,5
Ядра паренхимных клеток . . . . .	11,5	4,4
Ядра млечных сосу- дов . . . . .	31,4	4
Кариосомы ядер па- ренхимных клеток	2,4	2
Кариосомы ядер млечных сосудов	1	1

Получившиеся цифры ясно показывают, что величины амёб и их ядер значительно отличаются от величин ядер и кариосом клеток млечных сосудов и паренхимных клеток.

Окраска по Фельгену также резко показывает своеобразие описываемых образований (ср. рис. 1, 34—37 и рис. 2). Хроматин в ядрах клеток млечных сосудов *Sc. tau-saghyz* распределен по всему ядру, кариосома не содержит хроматина и не красится по Фельгену. Как уже упоминалось, у амёб мы имеем обратное отношение. Ядра содержат хроматин и дают по Фельгену фиолетовое окрашивание, а плазма совсем не красится.

Все приведенные данные показывают, что амёбы не являются частью каких-либо клеток растения, а являются образованиями *sui generis*.

При описании паразитических простейших, которых по тем или иным причинам не удастся наблюдать *in vivo*, следует с чрезвычайной осторожностью подходить к оценке морфологических данных.

Основываясь только на них, можно впасть в ошибку и приписать живую природу дегенеративным образованиям. Г. И. Роскин (1933) в своей работе над включениями в клетках *rhexus chorioideus* при сыпном тифе описал включения, которые имитировали паразитических простейших, но на самом деле являлись «псевдопаразитами», продуктами дегенеративных изменений в клетках. Поэтому следовало доказать живую природу найденных мной образований не только морфологическими методами. Для этого мы попытались, с одной стороны, получить их в культуре, а с другой — заразить ими какое-либо другое растение.

Попытки высеять амёб на твердую среду не увенчались успехом. Мы применяли обычный мясо-пептонный агар, кровяной агар NNN, агар с различными концентрациями латекса, коагулированный латекс. Ни на одной из этих сред амёбы не выросли.

Повидимому, среда (латекс), в которой они постоянно живут, настолько своеобразна, что представляет большие трудности подобрать искусственную среду, подобную ей. Но оказалось возможным заразить амёбами другое растение. Нами был взят *Ficus*. Предвари-

тельно все подопытные растения длительно проверялись на содержание в них каких-либо простейших. Все они оказались стерильными.

Заражение производилось следующим образом: проростки *Sc. tau-saghyz*, содержащие большое количество амев в латексе, растирались в ступке с небольшим количеством физиологического раствора NaCl. Полученная эмульсия шприцем Люэра вводилась в центральную жилку листа растения. Контрольным экземплярам вводился физиологический раствор.

На 3-й день после заражения на месте укола появилось почернение, на 8-й день началось пожелтение инфицированных листьев. В мазке латекса, взятом из патологически измененных мест, оказалось 5—6 амев в поле зрения. На 10-й день инфицированные листья уже совершенно пожелтели. На 11-й день началось пожелтение не зараженных листьев, на 12-й началось пожелтение всего растения и на 14-й день растение погибло. Все это время в мазках из латекса можно было обнаружить амев. В контрольных растениях амев, конечно, не было и растения остались совершенно здоровыми.

Таким образом, амевы из *Sc. tau-saghyz* нашли себе в фикусе подходящую среду для развития, размножились, оказались патогенными и привели растение к гибели.

Этот опыт окончательно доказал самостоятельную живую природу найденных нами образований, что вместе с вышеприведенными морфологическими данными позволяет отнести их к типу Protozoa.

Какое же систематическое положение описанных выше организмов?

Амебоидное движение, наличие псевдоподий, отсутствие скелета, отсутствие каких-либо признаков жгутов на разных стадиях развития, размножение при помощи простой перетяжки тела, отсутствие спор — все это дает основание отнести найденных простейших к классу Rhizopoda, отряду Amoebina, семейству Amoebidae.

С другой стороны, своеобразные условия местообитания, эксцентричное положение ядра в теле животного, периферическое расположение хроматина в ядре и отсутствие столь специфичной для амев кариосомы позволяют выделить их в отдельный род *Phytamoeba*. По названию растения, в котором эти амевы были впервые найдены, мы называем их *Phytamoeba tau-saghyzi* gen. n. sp. n.

После того как была окончательно установлена природа найденных образований, возник вопрос о том, каким образом растения заражаются амевами.

Как уже упоминалось, мы обследовали растения из целого ряда районов Кара-Тау и во всех без исключения экземплярах были найдены амевы.

Ни одно из многих тысяч обследованных растений не оказалось свободным от них.

Кроме диких зарослей, были обследованы и одно-, и двугодичные посевы. Они расположены на равнине в других почвенных и климатических условиях, чем дикие заросли. Фауна сосущих насекомых также другая. Несмотря на это, все молодые растения содержат в латексе амев. Переносчиками *Phytomonas* от растения к растению служат различные представители Hemiptera. Особенно детально разработал этот вопрос Франса, показавший, что клоп *Stenopcephalus agilis* является переносчиком *Phytomonas davidi*. Он показал, что в желудках и слюнных железах клопов, живущих на зараженных *Euphorbiaceae*, всегда имеются и длительно живут *Phytomonas*. В тех же районах, где растения не заражены *Phytomonas*, в клопах их обнаружить не удается. Франса удалось также экспериментально заразить стерильные растения при помощи зараженных *Stenopcephalus agilis*.



Нами обследовалось большое количество находимых на *Sc. tau-saghyz* клопов из рода *Stenocephalus* (вид ближе не определен) (других сосущих насекомых на *Sc. tau-saghyz* не было обнаружено). Оказалось, что у тех клопов, которые только что или недавно насосались млечного сока и в кишечнике которых имеется много или остатки латекса, встречаются те же амёбы, как и в самом растении. На следующий день после сосания в организме клопов (исследовались кишечник, полостная жидкость, слюнные железы, из которых готовились мазки, окрашенные по Гимза) амёб обнаружить не удастся. Таким образом, в организме клопов амёбы быстро погибают и, следовательно, *Stenocephalus* не являются переносчиками этих паразитов. Сплошная зараженность *Sc. tau-saghyz* и отсутствие переносчиков привели нас к мысли, что заражение передается через семена, так как другого пути передачи амёб от растения к растению мы найти не могли.

Для решения этого вопроса семена проращивались в стерильных условиях.

Опыт был поставлен следующим образом: семена *Sc. tau-saghyz* протравлялись сулемой или серной кислотой для того, чтобы простерилизовать поверхностные слои. После этого они помещались для проращивания: 1) в простерилизованные чашки Петри на фильтровальную бумагу, смоченную стерильной дистиллированной водой, 2) в сосуды с тщательно простерилизованными в автоклаве различными почвами (песок, суглинок, чернозем). Сосуды покрывались стеклянными колпаками.

Из получившихся проростков ежедневно делались мазки, которые просматривались на содержание паразитов.

Оказалось, что в трех- или пятидневных проростках (в различных опытах), как правило, можно было обнаружить амёб. Они могли попасть в растения только из семян, так как другого источника заражения в условиях опыта не было. Этот простой опыт был повторен много раз и с неоспоримостью доказал, что амёбы, паразитирующие в *Sc. tau-saghyz*, передаются от одного растения к другому через семена генеративным путем.

Амёбы из молодых проростков имеют такой вид, как и из взрослых растений, только зачатую они несколько меньше. Протоплазма часто вакуолизирована и нежнее красится. Кроме вегетативных форм, встречаются цисты (рис. 1, 1). Цисты имеют несколько неправильную округлую форму и обладают сравнительно толстой двуконтурной оболочкой. Внутреннее содержимое цисты плохо выкрашивается, так как, по видимому, оболочка ее плотная и плохо пропускает краски. Все же у края оболочки можно заметить ядро, несколько более темное, чем плазма.

Цисты встречаются только на мазках и на срезах из самых молодых проростков. Во взрослых растениях цист никогда обнаружить не удастся.

Оболочка семян *Sc. tau-saghyz* состоит из кожуры и семенного покрова. Кожура образована двумя слоями. Первый наружный слой состоит из относительно толстой склеренхимной ткани, образованной более или менее одревяневшими волокнами. Толщу склеренхимной ткани пронизывают млечники, идущие по длине семечка, нигде друг с другом не анастомозируя. С поверхности наружный слой покрыт эпидермисом<sup>1</sup>.

Как было указано выше, амёбы обитают в млечном соке и более или менее равномерно распространены по всей системе млечных

<sup>1</sup> Соловьев, Строение оболочки семени *Sc. tau-saghyz*.

сосудов растения. При образовании семян они пассивно попадают и в те млечники, которые располагаются в толще склеренхимной ткани семени. В это время амёбы инцистируются и, таким образом, противостоят неблагоприятным воздействиям (высокая температура, высыхание), которым подвергаются семена *Sc. tau-saghyz* в климатических условиях Кара-Тау. При проращивании цисты попадают в общий ток латекса, амёбы эксцистируются и распространяются по всей системе млечных сосудов.

Таким образом, совершается передача паразитов от одного растения к другому и этим объясняется сплошное заражение как диких зарослей, так и посадок в культурных условиях промхозов.

Амёбы, живущие в *Sc. tau-saghyz*, являются, повидимому, весьма древними паразитами. Добель и вслед за ним Гоар высказали вполне правильную мысль, что заболевание и смерть животного, зараженного паразитом, являются неблагоприятным фактором для паразита. При амёбной дизентерии амёбы удаляются из кишечника человека до того, как они инцистировались, а так как заражение других людей происходит только при помощи цист, то при остром заболевании человека дизентерией массы амёб погибают. Из организма же «носителя», который от амёб не страдает, они выделяются в виде цист. В случае смерти хозяина паразит погибает вместе с ним. Это значит, что патогенность паразита указывает на взаимную непригодность паразита и хозяина, на то, что паразит только недавно стал заражать данный вид.

Эволюция паразитизма идет в направлении взаимного приспособления паразита и хозяина, в направлении потери патогенности. Если бы паразит всегда приводил хозяина к гибели, то создалась бы угроза для сохранения вида. В процессе эволюции, несомненно, происходит отбор наименее патогенных рас. Поскольку всякое инфекционное заболевание есть результат взаимодействия макро- и микроорганизма, в течение эволюции не только микроорганизм вырабатывает защитные свойства против определенного паразита, но и паразит приобретает выгодные для себя с точки зрения сохранения вида свойства, т. е. уменьшается, а в конце концов, и теряется его патогенность по отношению к данному хозяину.

*Phytamoeba tau-saghyzi* совершенно не патогенна для *Sc. tau-saghyz* (этот вопрос будет более подробно разобран в следующей главе). В то же время факт патогенности ее для фикуса показывает, что этот микроорганизм в свое время был патогенным и утерял это свойство по отношению к своему хозяину в результате длительного сожительства и приспособления.

В этом случае имеются те же отношения, как между *Tryp. brucei*, *gambiense* и *godhesiense*, антилопами и человеком. Как известно, указанные трипаномы являются древними паразитами антилоп и для них непатогенны. Но, попадая в организм человека, для которого они, повидимому, являются сравнительно недавними паразитами, они вызывают серьезные, большей частью смертельные, заболевания. В природных условиях заражение *Phytamoeba tau-saghyzi* других растений, повидимому, не происходит, так как переносчиков обнаружить не удалось, и амёба передается от растения к растению только генеративным путем. Но в новом для себя хозяине (фикусе) амёба оказалась патогенной.

Древность сожительства *Phytamoeba tau-saghyzi* и *Sc. tau-saghyz* по нашему мнению доказывается и тем, что имеется сравнительно сложный механизм передачи ее от растения к растению.

Интересно разобрать с этой точки зрения другой случай передачи простейших генеративным путем.

*Nosema bombycis*, как известно, также передается генеративным путем, причем спора при развитии половых продуктов в бабочке попадает в яйцо и затем размножается в развивающемся организме. Это говорит о давнем паразитизме, так как здесь имеется сложное приспособление. В то же время пегрина является безусловно смертельным заболеванием шелковичных червей.

Это обстоятельство как будто противоречит высказанным нами взглядам на эволюцию паразитизма.

Рассмотрим, как протекает инфекция. Зараженный шелковичный червь развивается в бабочку, которая в течение своей жизни рассеивает инфекцию, а затем откладывает зараженную грену. Таким образом, с точки зрения сохранения вида паразита нет необходимости в дальнейшей жизни бабочки, поскольку длительное рассеивание спор и большое количество отложенной зараженной грены обеспечивают распространение паразита. Отбора наименее патогенных рас здесь не происходит.

В описанном нами случае мы имеем другое положение. Тау-сагыз — растение многолетнее и приносит семена каждый год. Ясно, что потеря патогенности выгодна паразиту, так как в этом случае он распространяется гораздо шире. Происходит отбор наиболее приспособленных, или, другими словами, наименее патогенных рас, что, в конце концов, и приводит к той потере патогенности, которую мы наблюдаем.

Основной чертой инфекции тау-сагыза амебами является тот факт, что внешне это никак не проявляется. Общее состояние растения вполне нормальное, поскольку это можно судить по внешнему виду. Более того, массовое количество простейших присуще во многих случаях наиболее мощно развитым кустам. Во всяком случае мощное развитие тау-сагыза в неблагоприятных естественных условиях, хорошие результаты, полученные от высева его на полях промхозов, — все это показывает, что он является весьма жизнеспособным растением и амебы не приносят ему серьезного вреда.

Чем же питается *Phytamoeba*? Ввиду того что все растения заражены, сравнительное изучение не может дать результатов. Все попытки стерилизации семян, для того чтобы вывести стерильные растения, не дали положительных результатов.

Некоторые данные мы получили от сравнения зараженного фикуса (см. выше) с контрольным. Исследовался процент растворимых углеводов. Анализы производились по методу Хагедорна. В опыте исследовался фикус, зараженный амебами. В контроле был нормальный фикус.

Название растения и органа			% растворимых углеводов	
			опыт	контроль
Фикус	Листья		0,9	1,25

Приведенные цифры дают как будто некоторое указание на то, что амебы питаются растворимыми углеводами. Но материал недостаточен для окончательного суждения, а требуется дальнейшее исследование на массовом материале, подвергшемся экспериментальному заражению.

Сплошное заражение всех растений не позволяет с достаточной четкостью разрешить наиболее важный вопрос о влиянии *Phytamoeba tau-saghyzi* на каучуконосность растений. Для того чтобы получить хотя бы косвенные данные по этому вопросу, мы применили следу-

ющий метод. Просматривались мазки латекса из большого количества растений и устанавливалось количество паразитов в поле зрения. Затем все растения разбивались на группы в зависимости от количества содержащихся в них простейших. Методом горячего экстрагирования в сокслетах определялось количество каучука в каждой такой группе растений. В каждый анализ поступало 100 цветочесов. В результате многих анализов получились противоречивые цифры. Приводим две из имеющихся таблиц.

Число амев в поле зрения	Смолы в %	Каучук в %	Примечание
1—5 . . . . .	10,41	2,05	Цветочесы тау-сагыза в стадии за день до раскрытия корзиночки
5—15 . . . . .	9,14	2,51	
15—30 . . . . .	8,46	3,29	
30 и выше . . . . .	12,08	4,83	

Эта таблица как будто показывает, что амевы оказывают благоприятное влияние на каучуконость, но следующая таблица дает обратное отношение.

Количество простейших в поле зрения	Смолы в %	Каучук в %	Примечание
	к о р е н ь		
5—15 . . . . .	2,05	1,90	Годичные сеянцы сагроучастка. В анализ поступили корни
15—30 . . . . .	1,97	1,40	
30—50 . . . . .	0,90	0,89	
50 и выше . . . . .	2,41	0,33	

Противоречивые результаты можно отнести и за счет недостатка метода исследования; но, исходя из большого количества проделанных анализов, мы предполагаем, что совпадение увеличения или уменьшения количества каучука с большим или меньшим содержанием амев в растениях не выявляет какой-либо закономерности, тем более что имеется много таблиц, в которых такого совпадения нет. Это совпадение в тех случаях, когда оно имеется, является выражением других, не учитываемых нами факторов.

Поэтому мы думаем, что количество паразитов в растениях не связано с количеством каучука.

### Выводы

1. В млечном соке *Scorconerra tau-saghyz* были обнаружены амевы. Они заключают в себе 1, 2, 3, 4 ядра. В однойдерных формах ядро обычно лежит на одном из полюсов амевы.

2. Зернистый хроматин расположен по периферии ядра. Карисомы нет. При делении амевы хроматин распределяется между дочерними ядрами, образуя род шапочек. Центросомы и веретена нет.

3. Оказалось возможным заразить амевыми *Ficus*. На восьмой день после введения взвеси амев в центральную жилку листа их можно обнаружить в латексе фикуса. На 14 день растение погибло.

4. Амевыми заражены все особи *Sc. tau-saghyz*. При образовании семян амевы проникают в млечные сосуды семян и таким образом передаются от растения к растению.

5. Амебы не приносят вреда растению, в котором живут и повидимому являются древними паразитами.

6. Амебоидное движение, наличие псевдоподий, отсутствие скелета, жгутов и спор, размножение при помощи простой перетяжки тела позволяют отнести найденных простейших к классу Rhizopoda, отряду Амобеина, семейству Амобеидае. Свообразные условия местообитания, эксцентричное положение ядра в теле животного, периферическое расположение хроматина в ядре и отсутствие специфичной для амеб кариозомы заставляют выделить найденных простейших в род Phytamoeba. По названию растения, в котором амебы были найдены, мы называем их Phytamoeba tau-saghyzi gen. n. sp. n.

#### LITERATURE

1. С. А. Гоар, Русский архив протистологии, том III, вып. 3—4, 1925.—2. Dobbell, Journ. Trop. Med. and Hygiene, 21, 1918.—3. Weynon, Protozoology, 1926.—4. Doflein-Reichenow, Lehrbuch d. Protozoenkunde, 1927—1929.—5. Belar K., Formwechsel der Protistenkerne, 1926.—6. Исакова, Известия Академии наук СССР, ИМЕН 1935.—7. Franca C., Archiv f. Protistenkunde, Bd. 34, 1914.—8. Franca C., Ann. Inst. Pasteur, v. 34, 1920.—9. Francini F., Bull. Soc. Pathologie exotique, v. 15, 1922.—10. Lafont, Compt. Rend. Soc. Biol. v. 66, 1909.—11. Lafont, Ann. Inst. Pasteur, v. 24, 1910.—12. Nieschulz O., Handbuch d. pathog. Protozoen von Prowazek.—13. Nieschulz O., Centralbl. f. Bacteriologie, Abt. II, Bd. 61, 1924.—14. Роскин Г. И., Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1933.

### PROTOZOA OF THE LATEX OF SCORCONERRA TAU-SAGHYZ

by L. B. Lewinson and B. T. Fedorov

In the milk or latex of *Scorconerra tau-saghyz* some amoebae 3.6 micra long and 2 micra wide have been detected. They comprised 1, 2, 3 or 4 nuclei. In mononuclear forms the nucleus usually lies at the one of the amoeba poles.

Chromatin in the shape of separate granules is distributed over the periphery of the nucleus. In the division of the amoeba it gets located between daughter nuclei, forming a kind of caps. There is no centrosome and no spindle. Cultures on agar, blood-agar, agar with latex and coagulated latex could not be obtained.

It has been possible to infect *Ficus* with those amoebae. On the eighth day after the injection of the amoeba suspension into the midrib a leaf they might be found in the latex of *Ficus*. On fourteenth day the plant perished.

All specimen of *Sc. tau-saghyz* are infected with amoebae. When seeds are formed amoebae penetrate into milk vessels of the seed, being thus transmitted from one plant to another.

In seedlings, grown from sterilised seeds and under sterile conditions in Petri dishes, it is possible to detect amoebae on the third day.

Amoebae seem to do no harm to plants, which they live in, and appear to be ancient parasites.

The ameboid movement, the presence of pseudopodia, the absence of skeleton, flagella and spores, the multiplication by means of a simple constriction of the body allow to refer the Protozoa found to the class of Rhizopoda, order of amoebina family of Amoebidae.

Peculiar conditions of habitat, an eccentric position of the nucleus in the animal's body, a peripheral distribution of chromatin in the nucleus as well as the absence of caryosome typical for Amoebae, compel one to distinguish the organism found as a separate genus *Phytamoeba*. According to the name of the plant, in which amoeba were first found, the authors describe a new species of a new genus *Phytamoeba tau-saghyzi* gen. n. sp. n.

К ВОПРОСУ О ХОЛОДОСТОЙКОСТИ ЯИЦ *LOCUSTA MIGRATORIA*

Л. К. Лозина-Лозинский и С. С. Соколов

Из лаборатории экологии Естественно-научного института имени Лесгафта

Известно, что зимующие диапаузирующие яйца саранчи *L. migratoria* очень холодоустойчивы и способны переносить температуры ниже  $-20^{\circ}$ . Однако, с другой стороны, имеющиеся наблюдения в природных условиях в Казахстане (Соколов) указывают на значительную гибель яиц *L. migratoria* в течение зимы при некоторых экологических условиях. Изучение причин, влияющих на изменение холодостойкости яиц перелетной саранчи, имеет значение для постановки прогноза о весеннем отрождении и для выработки мероприятий по уничтожению яиц. Публикуемые нами материалы не исчерпывают вопроса о холодостойкости яиц саранчи и для его окончательного разрешения необходимо провести специальные наблюдения по зимовке яиц в различных экологических условиях.

ХОЛОДОСТОЙКОСТЬ ЯИЦ В СВЯЗИ С ВОДНЫМ ОБМЕНОМ

Яйца, взятые из природных условий, содержащиеся при температуре около  $0^{\circ}$ , имели различные вес и размеры.

В одних кубышках мы имели яйца длиной от 6,2 до 7,2 мм (в среднем 7 мм), весом от 8 до 9 мг и с количеством воды от 43,5 до 45%. В других кубышках яйца достигали 7,5—8 мм (в среднем 7,6 мм) в длину, 11—13,2 мг, иногда до 15 мг и содержали 62—63% воды.

Те и другие яйца, не подвергаясь воздействию повышенной температуры и влажности, были испытаны на холодостойкость.

Охлаждению подвергались в каждом опыте до 100 яиц при температуре  $-5$ ,  $-11$ ,  $-21$  и  $-30^{\circ}$  в течение суток. Яйца помещались в двойную пробирку, введенную в криогидрат. Кроме того, яйца были заморожены, будучи помещены в пробирку в твердую углекислоту ( $-80^{\circ}$ ).

Опыты показали, что при температуре  $-80^{\circ}$  яйца замерзают и полностью погибают.

Те яйца, которые переохлаждаются до  $-30^{\circ}$ , способны к дальнейшему развитию. После испытания на  $-30^{\circ}$  60% крупных яиц дали отрождение. Мелкие яйца также давали известный процент отрождения, но в связи с тем, что и контрольные, не испытанные на низкую температуру, давали большой процент смертности и этот процент колебался у разных кладок (кубышек), говорить о степени смертности в зависимости от охлаждения трудно. В общем смертность как при  $-30^{\circ}$ , так и при более высоких температурах была одного порядка и такого же порядка, как у контрольных.

Крупные яйца, которые в контроле давали 75—95% выживаемости, развивались нормально, и после охлаждения их выживаемость достигала 75% при суточном охлаждении как до  $-11^{\circ}$ , так и до  $-21^{\circ}$ .

Совершенно иначе обстоит дело после некоторого предварительного пребывания яиц в условиях контактной влажности и при температуре от  $15^{\circ}$  и выше. Условия контактной влажности нами были избраны по той причине, что в этом случае яйца поглощают воду

и наступает их развитие, конечно, при соответствующих температурах. При температуре от 15° и выше без контактной влажности яйца быстро высыхают и гибнут. Поэтому холодоустойчивость таких яиц определять бесполезно. При температурах же низких, от 5° и ниже, яйца почти не теряют в весе и их холодоустойчивость сохраняется. Содержание при контактной влажности заключалось в том, что яйца помещались на мокрую фильтровальную бумагу из нескольких слоев в чашках Петри, которые неплотно закрывались.

При контактной влажности мы имеем следующую выживаемость, зависящую от продолжительности воздействия контактной воды и других причин, о которых речь будет ниже.

Таблица 1

Крупные яйца	Выживаемость в %		
	-5°	-11°	-21°
При 15—18° 1 сутки . . . . .	100,0	50	25—50
—15—18° 5 суток . . . . .	—	10	0
—15—18° 20 » . . . . .	0	2	0
25° 1 сутки . . . . .	100,0	50	50
25° 2 » . . . . .	—	30	20
25° 5 » . . . . .	0	0	0
30° 1 » . . . . .	—	20—50	Частичное развитие небольшого числа
30° 2 » . . . . .	—	0	—
30° 5 » . . . . .	0	0	0

Из этих данных мы видим, что яйца теряют холодоустойчивость, начиная уже с первых суток пребывания в среде с контактной влажностью, а через 5 суток выживаемость их падает до 0 как при охлаждении до -21°, так и до -11°.

При 5-суточном содержании их при 25—30° яйца замерзают и гибнут уже при -5°.

По данным Роонваля (1936), для африканской саранчи *L. migratoria migratorioides* минимальное количество воды составляет 51,92% и постепенно возрастает в течение развития во влажной среде до 82%. В то же самое время вес сухого вещества несколько снижается.

Подобное же увеличение веса и воды имеет место у яиц среднеазиатской саранчи при помещении их в контактную влажность.

Количество воды и сухого вещества определялось в среднем у 20—50 яиц путем высушивания до постоянного веса при 105°.

«Мелкие» яйца через несколько дней достигали веса «крупных» и к концу развития достигали того же веса, что и «крупные» перед отрождением, т. е. 19—21 мг.

Следовательно, те и другие яйца по размерам и весу принадлежат к одинаковым генетическим группам, но отличаются лишь степенью и стадией развития. Можно предполагать, что «крупные» яйца находятся на следующей стадии развития, которой они достигли в связи с более ранней откладкой, и затем остановились в своем развитии.

Если сопоставить средний вес яиц, взятых из разных условий и разных кубышек, с содержанием воды, мы видим, что между этими величинами имеется полное соответствие.

Средний вес яйца . . . . . 8,0, 8,6, 11,9, 16,2, 19,3, 21,6  
 Количество воды в % к общему весу 43,5, 45,0, 62,03, 69,75, 76,3, 75,0

Яйца в 19—21 мг дают отрождение личинок.

Следующие данные показывают, как происходит изменение веса, количества воды и сухого вещества в условиях контактной влажности.

Таблица 2

	Средний вес яйца	Количество воды в мг	Количество воды в %	Количество сухого вещества в мг	Количество сухого вещества в %	Точка замерзания
18°						
Первоначальный вес . . . . .	8,60	3,74	43,5	4,86	56,5	-5,5
Через 1 сутки . . . . .	9,14	4,66	51,0	4,48	49,0	-3,3
» 2 суток . . . . .	9,49	5,23	55,1	4,26	44,9	-1,98
» 4 » . . . . .	10,02	5,75	57,3	4,27	42,7	—
Прирост к первоначальному весу . . . . .	16,50%	2,01	53,7	-0,59	-12,1	—
30°						
Первоначальный вес . . . . .	8,60	3,74	43,5	4,86	56,5	-5,5
Через 1 сутки . . . . .	—	—	46,5	—	53,5	-4,17
» 2 суток . . . . .	9,46	4,83	51,0	4,63	49,0	-2,0
» 4 » . . . . .	10,69	6,52	61,7	4,17	39,0	—
Прирост к первоначальному весу . . . . .	24,3%	2,78	74,3	-0,69	-14,2	—
40°						
Первоначальный вес . . . . .	8,60	3,74	43,5	4,86	56,5	-5,5
Через 1 сутки . . . . .	10,53	6,0	57,3	4,53	42,7	3,0
» 3 суток . . . . .	11,30	7,68	68,0	3,62	32,0	-1,4
Прирост к первоначальному весу . . . . .	31,6%	3,94	105,3	-1,24	-25,5	—

Интенсивность прироста воды в яйце увеличивается с повышением температуры, но параллельно происходит более усиленная трата сухого вещества, однако не вполне равномерно по дням. Уменьшение сухого вещества является показателем протекающего в яйцах энергичного обмена веществ.

При 40° потеря сухого вещества очень велика, достигая 25,5% через 3 суток. В связи с этим при такой температуре яйца гибнут, не закончив своего развития. В первые сутки, однако, при 18° трата сухого вещества была больше, чем при 30 и 40°, и соответственно этому точка замерзания дала более резкий скачок, чем при 30°. Этот факт указывает на то, что в яйцах из одной и той же серии имеются качественные различия, вследствие которых процессы обмена наступают не вполне одновременно. Рисунки 1, 2, 3 изображают изменение веса, количества воды и точки замерзания в некоторых сериях опытов.

Соответственно приросту веса и через определенные промежутки времени термоэлектрическим методом определялась точка замерзания и переохлаждения яиц и их холодостойкость.

Так как точку замерзания одного яйца определить трудно, мы помещали термоспай между яйцами, наполнявшими узкую пробирку. Однако мы не могли получить истинную точку замерзания при такой постановке опыта, так как яйца переохлаждались не на одинаковую величину и давали температурный скачок не одновременно. Вследствие этого для суждения о средней точке замерзания мы затем раздавливали яйца в той же пробирке и вторично определяли точку замерзания. Для каждого опыта раздавливалось 20—25 мелких яиц и 15 крупных.



Таблица 3. Изменение точки замерзания и переохлаждения

Условия содержания	Стадия	Количество воды в %	Прирост веса в %	Точка замерзания	Переохлаждение	Выживаемость	
						-11°	-21°
«Крупные»							
Наружная температура, сухая почва . . . . .	«Дианауза»	62,0	—	-3,2—3,4	-5,3	95%	95%
18° 50% влажн. . . . .	—	63,0	—	-2,60	-6,7		
Контактная вл. 0° 2 сут.		62,0	1,0	-3,40		75,0	75,0
» » 18° 1 сут.		—	7,0—8,5	-3,20		50,0	50,0
» » 18° 3 сут.	Развитие	—	9,1	-2 23		—	—
» » 18° 3 сут.	»	—	8,6	-2,28		—	—
» » 18° 5 сут.	I—II	—	22,2	-1,60	-3,2	10,0	0,0
» » 40° 1 сут.	—	68,6	18,8	-2,60	-6,1		
» » 30—40°		—	28,4	-1,70	-2,6	0,0	0,0
» » 3 сут.							
» » 30° 5 сут.	Сегментация	—	—	-0,80	-2,1	0,0	0,0
» » 30° 5 сут.	»	75,0	100,0	-0,80	-2,7		
» » 18—28°	»						
» » 10 сут.		75,1	—	-0,90	-1,9		
«Мелкие»							
Наружная температура, сухая почва . . . . .	«Дианауза»	43,0	—	-6,0	-8,9		
То же . . . . .	»	43,5	—	-5,0	-6,7		
» . . . . .	»	45,0	—	-5,0			
Контактная вл. 18° 1 сут.							
» » 18° 1 сут.			3,7	-3,20	-7,0		
» » 18° 1 сут.			3,0	-3,30	-6,8		
» » 15—18°			11,1	-4,10	-8,3		
» » 3 сут.							
» » 15—18°	Развитие		16,1	-3,08	—		
» » 5 сут.	»		14,6	-2,58	-5,0		
» » 25° 2 сут.	»		32,3	-2,66	—		
» » 18° 1 сут.	»						
» » 36° 2 сут.	»	64,0	27,0	-2,20	—		
» » 25° 5 сут.	»	—	—	-1,60			
» » 25° 5 сут.	»	—	23,0	-1,30	-4,3		

Степень понижения точки замерзания является прекрасным показателем холодостойкости, что отмечено на насекомых Пэйн (1926, 1927), Робинсоном (1928), Боденхеймером (1934) и более подробно Лозина-Лозинским (1935, а, б). При определении точки замерзания одного яйца следует избегать термоэлектрического определения температуры контактным методом, так как ввиду малой массы яйца термоспай не приобретает температуры тела. Поэтому в работе Паркера (1930) точка замерзания яйца достигала в одних опытах около—20°, а в других 0°. Та и другая величина, конечно, не соответствует действительной.

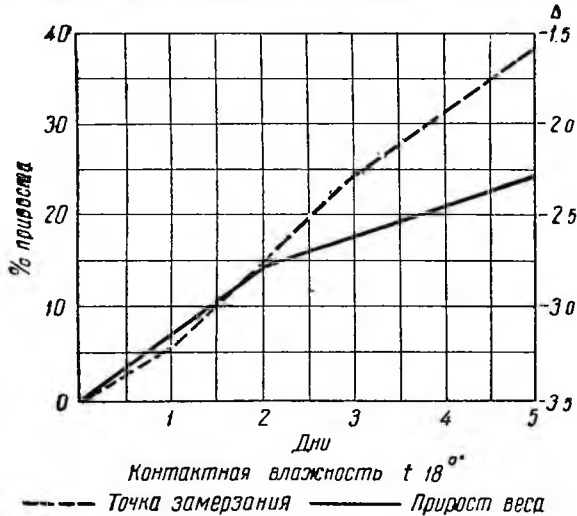
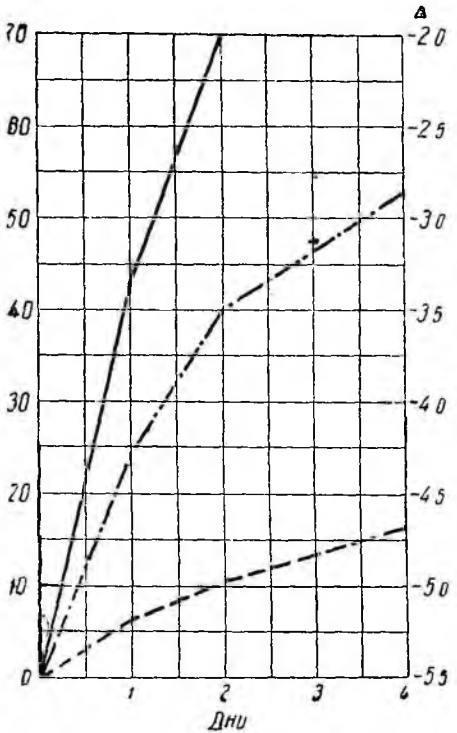


Рис. 1. Яйца *Locusta migratoria* («крупные»)

Понижение точки замерзания очень значительно у «дианаузирующих» яиц, зимующих в условиях температуры от 0° и ниже в сухой

почве, и достигает в отдельных случаях до  $-6^{\circ}$ , но обычно колеблется около  $-5^{\circ}$  у мелких яиц и  $-3,3-3,2^{\circ}$  у крупных весом около 12 мг. В условиях контактной влажности и при температуре  $15^{\circ}$  и выше точка замерзания повышается (табл. 3).

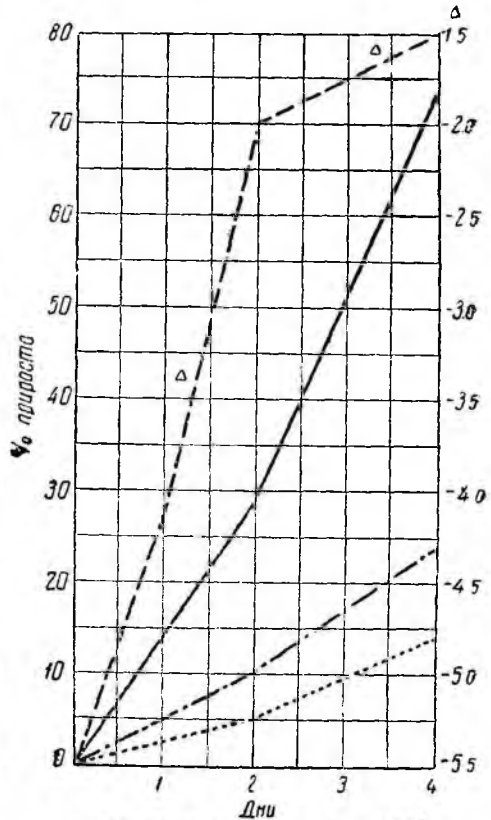
Выживаемость яиц зависит в первую очередь от величины понижения точки замерзания, которая у раздавленных яиц может быть показателем величины осмотического давления. Последнее уменьшается не только под влиянием повышения количества воды, но и при отсутствии контактной влажности в условиях такой температуры, при которой усиливается обмен веществ и происходит трата сухого вещества яйца. При понижении осмотического давления независимо от того, при каких условиях оно происходит, холодо-



Контактная влажность  $t 18^{\circ}$

----- Прирост воды ----- Прирост веса

Рис. 2. Яйца *Locusta migratoria* («мелкие»)



Контактная влажность  $t 30^{\circ}$

— Прирост воды — Прирост веса  
 ..... Потеря веса сухого вещества

Рис. 3. Яйца *Locusta migratoria* («мелкие»)

стойкость падает и, таким образом, падение холодостойкости является функцией прежде всего повышения интенсивности обмена веществ и изменения состояния воды, происходящего под влиянием этого обмена.

При повышении точки замерзания до  $-3, -2,6^{\circ}$  яйца не выдерживают охлаждения до  $-21^{\circ}$ , при повышении до  $-1,3^{\circ}$  погибают полностью при  $-11^{\circ}$ , а до  $-1^{\circ}, -0,8$  погибают при  $-5^{\circ}$ . Здесь мы видим полное соответствие с данными, полученными на других насекомых. Так, диапаузирующие гусеницы кукурузного мотылька способны переносить замерзание, когда точка замерзания их тела равна  $-6, -3,5^{\circ}$ , и погибают, если под влиянием повышения температуры и

влажности точка замерзания повышается до  $-3^{\circ}$  (Лозина-Лозинский, 1937). Сопоставив с имеющимися данными для других насекомых, можно говорить об общей закономерности, заключающейся в том, что после известного понижения осмотического давления, соответствующего  $\Delta$ , равной  $-2,5, -3^{\circ}$ , организмы теряют холодостойкость (рис. 4).

Если судить о потере холодостойкости по количеству и приросту воды в яйце, то оказывается, что корреляция будет различна в зависимости от размеров яйца или точнее от первоначального количества воды.

Количество воды, как было указано выше, у зимующих яиц неодинаково. У крупных зимующих оно больше, чем у мелких зимующих. Крупные зимующие выдерживают  $-21^{\circ}$  при содержании воды, достигающим до 67%. У мелких зимующих яиц воды меньше, но если ее количество под влиянием контактной влажности повысится до

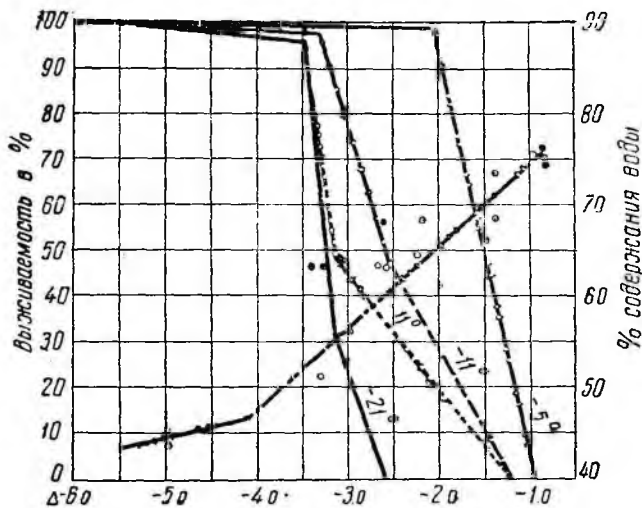


Рис. 4. Яйца *Locusta migratoria*

55 — 62%, то эти яйца уже не выдерживают  $-21^{\circ}$ . Следовательно, потеря холодостойкости зависит не столько от абсолютного количества воды, сколько от величины прироста ее по отношению к первоначальному количеству. Естественно, что величина прироста воды влияет на изменение состояния организма, активируя процессы развития.

Как показали опыты Роонваля и наши, для наступления

процессов развития поглощение воды является необходимым: сначала оно идет очень интенсивно, а к концу развития и когда обнаруживается сегментация оно замедляется. Прирост воды и изменение точки замерзания при разных температурах идут не одинаково быстро. При  $18^{\circ}$   $\Delta$  повышается через 3 дня до  $-3^{\circ}$ , при 25 и  $30^{\circ}$  — до  $-2,25^{\circ}$ , при  $40^{\circ}$  — до  $-1,4^{\circ}$ . Поэтому 100% смертность яиц в результате охлаждения до  $-21^{\circ}$  наступает лишь через 5 дней содержания их при  $18^{\circ}$  и контактной влажности, через 2 дня при 25 и  $30^{\circ}$  и приблизительно через 35 часов при  $40^{\circ}$ .

Если судить о потере холодостойкости по приросту веса, то эта зависимость также будет неодинакова у мелких и крупных яиц. Так, у крупных яиц 100% гибель при охлаждении до  $-21^{\circ}$  возникает в результате прироста веса от 10 до 20%, а когда прирост выше 30%, яйца не выдерживают  $-11^{\circ}$ .

Мелкие погибают при  $-21^{\circ}$  после прироста веса от 10 до 30%. Выживаемость и величина  $\Delta$ , однако, не находятся в полной корреляции с величиной прироста, так как изменение веса составляется из прироста воды и потери сухого вещества и не является точным показателем интенсивности процессов обмена. Величина прироста веса за счет воды зависит от температуры, но температура влияет, кроме того, на скорость развития и изменение  $\Delta$ . Поэтому один и тот же прирост веса при разных темпера-

турах вызывает различную реакцию на низкую температуру и различно изменяет  $\Delta$ . Величина  $\Delta$  изменяется не пропорционально приросту веса яиц. Вначале, после помещения яиц в контактную влажность,  $\Delta$  изменяется резко уже при небольшом приросте веса; затем точка замерзания повышается постепенно и после прироста на 50—60% почти не изменяется, несмотря на увеличивающееся количество воды и общий вес. Прирост же веса у развивающихся яиц идет равномерно в первый период развития и замедляется лишь ко второму периоду, соответствующему началу сегментации, как это видно, например, из опыта № 19, при 25° (рис. 1).

Всю эту картину усложняет то, что в разных кубышках яйца неодинаково реагируют на контактную влажность. Например, при 25° яйца с одинаковым исходным весом 8,5 мг, но из разных кубышек имели различный темп прироста.

Прирост веса в процентах к первоначальному

Серия	За 1 сутки	2 суток	4 суток	6 суток
Ба . . . .	28,9	47,5	—	123,7
Бб . . . .	10,6	—	28,2	—

В некоторых других случаях наблюдалось следующее явление. Через сутки после помещения мелких яиц в контактную влажность и 18° вес и количество воды резко увеличились, точка замерзания также повысилась. Так, за сутки с  $-5,5^\circ$   $\Delta$  повысилась до  $-3,3^\circ$ , прирост веса достиг 15% к первоначальному весу, а количество воды увеличилось с 43,5 до 51%; за следующие 4 суток  $\Delta$  повысилась лишь до 2,6, прирост веса равнялся 9%, а количество воды повысилось до 58%. Яйца эти не дали отрождения и погибли. Иначе говоря, мелкие яйца по величине  $\Delta$ , содержанию воды и весу сравнивались с крупными зимующими, содержащимися без контактной влажности. В других же опытах вес мелких яиц возрастал непрерывно, и яйца с 8 мг достигали 19—21 мг (перед отрождением), содержание воды с 43,5 увеличивалось у них до 75% и  $\Delta$  повышалась до  $1-0,7^\circ$ . Эти явления позволяют предположить, что у первых яиц диапауза либо не прекратилась с помещением их в контактную влажность, либо остановка прироста веса и воды явилась следствием отмирания яиц в результате недостаточно высокой температуры (18°).

Решение вопроса о наличии эмбриональной диапаузы не входило в рамки нашей работы, тем более, что мы не имели яиц, только что отложенных, и в нашем материале были яйца, зимующие на различных стадиях развития. Но некоторые данные позволяют нам высказать свою точку зрения по этому вопросу. Возникла ли диапауза у яиц, достигших 11—13 мг веса и 62—63% воды, независимо от внешних условий, или развитие «мелких» яиц, достигших 11—13 мг веса, было приостановлено недостатком влажности и низкой температурой?

В пользу диапаузы говорят те опыты, при которых развитие мелких яиц остановилось, но так как эти яйца погибали в условиях контактной влажности, возможно, вследствие недостаточно высокой температуры среды, то эти опыты не являются сильным доказательством в пользу диапаузы. Против диапаузы, несомненно, имеются более сильные основания.

Как мелкие, так и крупные яйца, зимовавшие на разных стадиях, давали развитие и вылупление после помещения их в условия кон-

тактной влажности и температуру от 25 до 36°. Кроме того, среди зимующих «крупных» яиц были и такие, которые содержали 67% воды и имели явно заметные сегменты. Следовательно, если принять наличие диапаузы, то придется считать, что она возникает на различных стадиях развития яйца, что является весьма мало вероятным.

Согласно теории фаз Уварова (1921, 1927, 1928), яйца одиночной саранчи развиваются без диапаузы, а яйца стадной всегда диапазируют. Однако отрождавшиеся у нас в искусственных условиях в декабре и январе личинки принадлежали к стадной форме, что также говорит не в пользу теории эмбриональной диапаузы.

Поэтому мы склонны считать, что те яйца, которые были нами получены, задержались в своем развитии лишь благодаря отсутствию контактной влаги, без которой развитие не протекает, и низкими температурами среды.

Подтверждением нашей точки зрения служит и ряд литературных указаний. Так, Олсуфев (1930) приводит ряд данных предшествующих исследователей, указывающих на возможность отрождения без эмбриональной диапаузы у обеих фаз: одиночной (*solitaria*) и стадной (*accumulata*) как в искусственных, так и в естественных условиях осенью.

К такому же выводу, но высказанному еще более категорично, пришли Франци и Дюков (1930), наблюдавшие осеннее отрождение *L. migratoria* в Дагестане. Они пишут: «Продолжительность эмбриональной диапаузы азиатской саранчи, вопреки предположениям Плотникова, всецело зависит от внешних условий, первенствующее значение среди которых принадлежит, как видно, температуре воздуха и степени влажности воздуха» (стр. 187).

У некоторых саранчевых в тропиках эмбриональная диапауза совпадает с засухой и вылупление личинок происходит только после первых дождей (Coleman, цит. по Уварову). Для мексиканской саранчи также показана необходимость всасывания воды для развития яиц (Dampf, 1925). Таким образом, эмбриональная диапауза яиц многих саранчевых, очевидно, является не наследственной фазой цикла развития, а возникает при условии недостатка влажности, и следовательно, термин «диапауза» для этих случаев не является достаточно обоснованным.

При учете влияния влажности на развитие и холодостойкость необходимо принимать во внимание также засоленность почвы. Почвы влажные, но сильно засоленные могут оказаться физиологически сухими. Некоторые опыты по влиянию водного раствора NaCl на прирост веса и точку замерзания были нами поставлены. Эти предварительные данные, несмотря на то, что они очень невелики, указывают на необходимость осветить роль почвы в экологии яиц саранчевых как в естественных, так и в лабораторных условиях.

Наши данные показывают, что в естественных условиях в почве при ее временном увлажнении и последующих, после повышения температуры, заморозков яйца азиатской саранчи должны погибнуть. Это явление может иметь место в течение всего холодного сезона, но главным образом осенью и весной при наличии осадков и паводков. Осенью и в начале зимы может наступить гибель яиц и без сильных колебаний температуры, так как в случае увлажненной почвы наступают процессы набухания яиц и их развитие, в результате чего последующее охлаждение окажется уже губительным. С этими соображениями согласуются наблюдения в природе в Казахстане, которые обнаруживают нередко массовые количества мертвых яиц во время зимы и которые получают свое объяснение, исходя из обнаруженных нами фактов.

Таким образом, холодостойкость зимующих яиц *L. migratoria* не является константной, а резко колеблется в зависимости от тех экологических условий, при которых протекает зимовка. С точки зрения географического распределения обращает на себя внимание зависимость между очагами саранчи, местами ее отрождения и поймами рек. Весенние паводки с временным увлажнением и вымыванием почвенных солей способствуют развитию яиц *L. migratoria*, уменьшая осмотическое давление в яйце, и эти условия являются благоприятными, объясняющими подобное распределение. Но эти же условия в отдельных случаях при резком понижении температуры могут оказать губительное действие. Не исключена возможность, что временное затопление или искусственное избыточное увлажнение почвы осенью с целью вызвать набухание яиц может быть одной из мер борьбы с азиатской саранчей.

#### ВЛИЯНИЕ СОЛЕВОГО РАСТВОРА НА ЯЙЦА *L. MIGRATORIA*

Ввиду того, что яйца легко поглощают и отдают воду, на водный обмен будет влиять концентрация солевого раствора и можно предполагать, что солевой раствор среды влияет на понижение точки замерзания, иначе говоря, на осмотическое давление. Кривые на рис. 2 изображают изменение веса яиц, помещенных на вату, смоченную различными концентрациями водного раствора.

При 1—5% NaCl вес яйца заметно увеличивается, при 6% он увеличивается незначительно, а при 10% падает. Мы можем считать, что для мелких яиц 6—7% раствор NaCl приближается к изотоническому, точка замерзания которого около  $-4, -5^{\circ}$ .

В 10% растворе падение веса идет значительно сильнее у крупных яиц в связи с их меньшим осмотическим давлением и отнятием воды. Это отнятие воды привело к понижению точки замерзания от  $-3,3$  до  $-6,2^{\circ}$ . Величина  $\Delta$ , как показано выше, определяет холодостойкость. Таким образом, засоленность почвы, способствуя отнятию воды и повышению осмотического давления в яйце, повышает холодостойкость. Но, с другой стороны, фактор засоленности может вызвать столь сильную потерю воды, что вызовет и их гибель. В естественных условиях в засоленных почвах Казахстана такие явления действительно имеют место.

#### ВЛИЯНИЕ ОХЛАЖДЕНИЯ НА ПОСЛЕДУЮЩУЮ ДЛИТЕЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ ЯИЦ

По данным Бодина (1925) и Паркера (1930), временное охлаждение яиц некоторых саранчевых ускоряет их дальнейшее развитие. Наши опыты по охлаждению яиц *Locusta migratoria*, с последующими наблюдениями над сроками развития и отрождения, дают некоторый материал для суждения по этому вопросу. Яйца до охлаждения содержались в контактной влажности при разных температурах: после суточного охлаждения все они помещались в одинаковые условия контактной влажности и  $30^{\circ}$ . Контрольные серии содержались непрерывно в этой температуре и влажности.

Таким образом, охлаждение до  $-11$  или до  $-21^{\circ}$  сильно задерживает развитие по сравнению с контролем. Величина задержки зависит от длительности содержания в контактной влажности, от температуры до охлаждения и от величины самого охлаждения.

Яйца серии А весом 11—13 мг, содержащиеся при  $0^{\circ}$  и охлажденные до  $-11^{\circ}$ , в среднем развиваются с такой же скоростью, как и контрольные. В остальных случаях задержка от 1 до 8 дней при охлаждении до  $-11^{\circ}$  и от 3 до 8 дней при охлаждении до  $-21^{\circ}$ .

Для мелких яиц весом 8—9 мг (серия Б) задерживающее действие низкой температуры еще сильнее и развитие их затягивается на

Таблица 4

Яйца серии А	Длительность развития до охлаждения	Длительность развития в днях после охлаждения до		Длительность развития контрольных яиц
		—11°	—21°	
Температура содержания до охлаждения	Длительность развития до охлаждения	—11°	—21°	
0°	—	6—10	13	8—9
18°	1	8—14	11	
18°	5	16	—	
25°	2	8—12	15	
30°	1	13	—	
Яйца серии Б				
0°	2	—	19	13
18°	1	20	—	
25°	1	20—35	—	
25°	2	(макс. 22) 16—22	22	
		(макс. 22)	22—35	
30°	—	—	—	

3—9 суток после охлаждения до —11°, по сравнению с контролем, не считая небольшой части яиц, развитие которых закончилось лишь через 1 месяц. Более низкие температуры, как —21°, задерживают развитие не менее чем на 6 суток. Во всех опытах были колебания в длительности развития, но в некоторых отрождение наступало дружно, за исключением единичных экземпляров.

Задержка развития после охлаждения отмечена Лозина-Лозинским для гусениц лугового мотылька (1935) и кукурузного мотылька и, повидимому, является закономерной в результате сильного охлаждения. Однако какое влияние оказывает небольшое охлаждение, например, до 0° или —5°, на дальнейшее развитие, остается нам неизвестным, так как мы не имели материала, который не подвергался бы охлаждению до этой температуры в естественных условиях.

Несмотря на обширную литературу по саранче, длительность эмбрионального развития яиц *Locusta migratoria* при разных температурах до сих пор не установлена. Плотников (1915) указывает на значительное колебание в длительности развития яиц в пределах от 16 до 30 дней. Эти данные согласуются с нашими в той части опытов, где «мелкие» яйца подверглись охлаждению. При непрерывной температуре в 30° и контактной влажности все развитие протекает быстрее. «Крупные» же яйца, частично в природных условиях развивавшиеся, но задержанные в своем развитии наступившей зимой, для окончания своего развития требуют еще меньше времени.

Эти данные указывают на то, что в природных условиях отрождение личинок может происходить не одновременно и будет зависеть от предшествующих условий зимовки—воздействия низких температур и от того, на какой эмбриональной стадии наступает задержка в развитии под влиянием внешних условий.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Bodine, 1925. Effect of temperature on rate of embryonic development of certain Orthoptera. J. Exp. Zool. 42. 2. Damp, 1925, Monogr. Inst. Hig. 3 Mexico. 3. Франки и Дюков, 1930. Осеннее отрождение азиатской саранчи в Дагестане в 1927. Тр. по защ. раст., т. I, в. I. 4. Лозина-Лозинский, 1935. Холодостойкость гусениц лугового мотылька. Изв. Научн. Инст. им. Лесгафта, т. XIX, в. I. 5. Егуже.

Холодостойкость и анабиоз кукурузного мотылька (в рукописи). 6. О л с у ф ь е в, 1930. К вопросу о периодичности азиатской саранчи. Тр. по защ. раст., т. I, в. I. 7. Р а к е r, 1930. Some effects of temperature and moisture upon *Melanoplus mexicanus mexicanus* and *Camaula pellucide*. Sc. Univ. of Montana Agric. Exp. Sta. Bull. 223. 8. П л о т н и к о в, 1915. Отчеты о деятельности Туркестан. Энтомологической Станции за 1912, 1913, 1914 и частью 1915 г. Изд. Туркм. Энт. Ст. 9. Р о о п w a l M. L. 1936. Bull. of Entomol. Res. 10. У в а р о в, 1927. «Саранча и кобылки». «Хлопковое дело». кн. 8.

## A CONTRIBUTION ON THE FROST RESISTANCE OF THE EGGS OF LOCUSTA MIGRATORIA

by L. K. Losina-Losinsky and S. S. Sokolov

1. Eggs, wintering under conditions of the absence of contact moisture and of temperature about 0° C. and below, endure temperatures down to—30° without any ill effects. At —80° the eggs freeze and perish.

2. Under conditions of a high humidity (contact moisture) and of the temperature being above 15°, the eggs lose their frost resistance, and in a few days cannot already survive cooling to—5°.

3. Under the above conditions there occurs a marked rise in the freezing-point from—6° to—0.7° due to the imbibition of water by the eggs, to intense metabolism, and to the development of the eggs. The weight of the eggs increases during development on the average from 8.5 mgm. to 19—21.0 mgm.

4. Modifications of the freezing-point and of the frost-resistance also depend on the concentration of the salt solution of the medium.

With a rise in the concentration above 6% of NaCl the weight of the eggs decreases and their frost-resistance increases.

5. Eggs at the stage of «accumulata» develop, when placed under conditions of contact moisture and of temperature 25—30°, independent of whether they wintered at the first stage of development or at one of the later stages. These data contradict the theory of an embryonic diapause.

6. A temporary cooling of the eggs to—11° retards their development by from 1 to 9 days as compared with the controls.



СМЕРТНОСТЬ ПОЛЕВОК (*MICROTUS ARVALIS*) В ПРИРОДЕ  
В УСЛОВИЯХ СТЕПНЫХ РАЙОНОВ ПРЕДКАВКАЗЬЯ И ВЛИЯНИЕ  
НА НЕЕ ХИЩНИКОВ

П. А. Янушко

Из лаборатории экологии научно-исследовательского института зоологии МГУ и  
Орджоникидзевской краевой противочумной станции

ВВЕДЕНИЕ

Изучение особенностей в размножении и смертности мелких грызунов, являющихся вредителями сельского хозяйства и переносчиками инфекционных заболеваний как факторов, регулирующих их численность, является весьма важной задачей. Однако до сих пор смертность мышевидных грызунов в условиях природы изучена очень мало.

Изучение мышевидных грызунов в неволе говорит о том, что в этих условиях они могут жить в течение нескольких лет. Это установлено для *Mus musculus* (см. Teissier, 1934) Rörig и Knoche (1916) для *Microtus arvalis* и Sumner (1922) для *Peromyscus maniculatus*.

В природе продолжительность жизни мышевидных грызунов, повидимому, значительно меньше, чем в условиях неволи. Так, например, по Калабухову и Раевскому (1933, 1935) зимой 1932/33 г. смертность *Mus musculus* в скирдах половы в условиях Орджоникидзевского края и соответственно ежесуточная убыль мышей была равна 4,8%.

Ралль (1936), изучая в условиях песчаной полупустыни динамику численности песчанок, пришел к выводу что популяция песчанок почти полностью обновляется в течение года. Указания на большую смертность песчанок в природе имеются также в работе Фенюк и Демюшева (1936). К сходным выводам пришли Наумов (1937), изучая динамику численности популяции полевков (*Microtus arvalis*) на Украине в 1934/35 г., и Кучерук и Рюмин в работе (в печати) по изучению динамики численности серой полевки в Московской области в осенне-зимний период 1934/35 г. и весенний 1935 г.

Эта большая смертность мышевидных грызунов в природе вызывается целым рядом причин. Бильский (1925), Пилющичка (1935), Свириденко (1934), Роионов (1924), Зряковский (1926), Росников (1916) и Плятер-Плохоцкий (1935) приводят ряд фактов о гибели мышевидных грызунов вследствие неблагоприятных климатических факторов. Но эти факторы действуют спорадически, и влияние их проявляется обычно только в случаях катастрофических явлений в природе. Обычно же метеорологические факторы не вызывают гибели мышевидных грызунов, так как эти животные избегают их губительного действия.

Мелкие грызуны могут гибнуть и в результате различного рода заболеваний, но гибель эта, за исключением периодов резкого увеличения их численности и развивающихся вслед за этим эпизоотий, также невелика.

Весьма большую роль в гибели мышевидных грызунов играет поедание их хищниками (птицами и четвероногими). Общеизвестен тот факт, что погядки хищных птиц почти целиком состоят из остатков мышевидных грызунов. Пилющичка (1930), изучая питание сов на Украине, показал, что сова в год истребляет 1000—1000 мышей. Климов установил, что хищные птицы за один месяц уменьшили плотность обитаемых нор полевки (*Stenocranius gregalis*) и джунгарского хомячка (*Cricetulus zongaticus*) на один гектар в среднем от 144 до 22, т. е. до 15,3% первоначального числа. Изотов (1932), окольцевав в 1931 г. в заповеднике Конча-Заспа на Украине 60 мышевидных грызунов, через 19 дней нашел в погядках сов 2 кольца. Следовательно, как указывает автор, совы могут уменьшить количество грызунов за 19 дней на 3,3%. Калабухов и Раевский (1935) работами по кольцеванию мышей показали, что хищные птицы могут уничтожать ежедневно от 1,4 до 1,6% мышей. Свириденко (1934), исследуя пищевой режим хорька (*Putorius evermanni*), установил, что в желудках хорька в основном встречаются мелкие грызуны и только в 1—3%—

другие виды пищи. В условиях неволи хорек ежедневно съедает одного суслика или 6—10 мышей. Зверев (1931), изучая питание мелких хищников (хорек, ласка, горностай), установил, что мышевидные грызуны встречаются в желудках указанных видов животных в 5,1% всех случаев. Плятер-Плохоткий (1935), изучая размножение мышевидных грызунов, пришел к выводу, что достаточно одной совы на два-три га, чтобы не допустить массового размножения грызунов. По данным Барановской и Колосова (1935), основным кормом у степной лисицы в летнее время также являются мышевидные грызуны. Колосов (1935), исследовав питание корсака весной и летом 1934 г., установил, что в питании корсака мышевидные грызуны (по числу случаев) составляют 32,3%. Наконец, для характеристики того, как быстро иногда хищники могут уничтожить мелких грызунов, можно привести данные Родионова (1924) об общественной полевке. Он пишет, что иногда случалось, что за одну ночь участок с населением до 200 полевок вылавливался хищниками так, что на утро на нем не оставалось ни одной полевки\*.

Исходя из того, что смертность отдельных особей *Microtus arvalis* в естественных условиях не была изучена до сих пор, так как имеющиеся данные (Наумов, 1936) говорят только об общей закономерности отмирания популяции полевок, мы поставили своей задачей изучить этот вопрос. При этом было необходимо выяснить причины гибели *M. arvalis* и, в частности, установить, чем вызывается гибель *M. arvalis* в обычное время при благоприятных климатических условиях и отсутствии эпизоотий, когда, несмотря на чрезвычайную плодовитость *M. arvalis*, численность ее в течение ряда лет бывает почти стабильной. Так как имеющиеся наблюдения позволяли предполагать, что одним из основных факторов гибели *M. arvalis* в природе в обычное время является деятельность хищников (птиц и четвероногих), было необходимо точно установить размер этой гибели, количество поедаемых особей по отношению ко всей популяции.

#### ОПИСАНИЕ МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЙ И РЕЗУЛЬТАТОВ РАБОТЫ

В 1935 и 1936 гг. в степной части Орджоникидзевского края были поставлены две группы опытов по изучению смертности *M. arvalis* в естественных условиях.

#### Опыты 1935 г.

В 2 км от села Ипатовского на старой залежи, заросшей молодым и используемой под выгон, была заложена опытная площадка. В этом месте плотность полевок была всего 2—3 зверька на 1 гектар. В остальных местах близ села Ипатовского полевок не было совершенно или же они встречались в единичных случаях.

Участок выгона, имеющий форму круга, был огорожен густой железной сеткой, врытой в землю на глубину 0,5 м и возвышавшейся над поверхностью земли также на 0,5 м. Площадка была разделена на две половины железной сеткой, также врытой в землю. Получилось две полукруглых площадки, изолированные от окружающей местности, площадью в 450 м<sup>2</sup> каждая. Одна площадка была закрыта сверху рыболовной сетью, которая могла предохранять полевок только от поедания их хищными птицами, совершенно не спасая от поедания мелкими четвероногими хищниками (ласка и пр.). Другая площадка сверху не была защищена вовсе и на ней все хищники могли свободно вылавливать полевок.

Так как естественная плотность полевок была очень незначительна, то площадки заселялись искусственно. Добывались полевки путем раскапывания нор вокруг площадок. Полевки окольцовывались<sup>1</sup> и выпускались на площадки. Периодически производился вылов полевок на площадках. Всего было выпущено на площадки 175 окольцованных полевок, из них 99—на открытую площадку и 76—на закрытую. Полевки выпускались постепенно, по мере их добывания.

<sup>1</sup> Кольцевание (в 1935 и 1936 гг.) производилось кольцами серии „д“, изготовляемыми Бюро по кольцеванию птиц, любезно предоставленными нам заведующим бюро г. В. Н. Вучетич. При этом кольцо развивалось вдоль и для кольцевания использовалась только полоска с номером.

Результаты кольцевания сведены в следующих таблицах:

Таблица 1

Площадка	Окольцовано полевок	Из них						Выловлено полевок	Количество полевок, ловившихся после кольцевания				
		ad			subad				1 раз	2 раза	3 раза	4 раза	5 раз
		♂	♀	всего	♂	♀	всего						
Открытая . . .	99	13	29	42	39	18	57	21	15	4	—	2	—
Закрытая . . .	76	9	27	36	30	10	40	21	8	7	4	1	1

Таблица 2. Продолжительность жизни *M. arvalis* на площадках в опытах VII—VIII 1935 г.

Открытая площадка			Закрытая площадка		
День	Количество доживших полевок	В %	День	Количество доживших полевок	В %
1	99	100,0	1	76	100,0
5	19	19,2	4	19	25,0
11	9	9,0	10	17	22,3
15	5	5,0	14	13	17,1
19	4	4,0	20	11	14,4
25	2	2,0	25	10	13,1
31	1	1,0	32	5	6,5
—	—	—	55	2	2,6

В таблицы включены также данные о полевках, пойманных после кольцевания за пределами площадок, учтывавшихся как жившие на открытой площадке.

Как видно из табл. 2, полевки очень быстро гибли. К 11-му дню на открытой площадке дожило только 9% окольцованных полевок, до 31-го дня дожил только 1% окольцованных полевок. На закрытой площадке до 10-го дня дожило 22,3% и до 55-го дня—2,6% полевок.

Количество полевок в первые дни после выпуска их на площадки резко падает: на открытой площадке к 3-му дню оно составляет 21,2%, а на закрытой площадке на 2-й день—27,6% первоначального числа, а затем идет более медленное отмирание. Возможно, что величина смертности в первые дни получилась преувеличенной вследствие того, что часть полевок уходила с площадок и потому в первые дни они не могли быть выловлены полностью. Но все же объяснить это резкое падение только одним уходом части полевок с площадок тоже нельзя, потому что, как будет показано далее, в опытах 1936 г. полевки на этих опытных площадках находились в аналогичных условиях, часть их также уходила с площадок, однако такого резкого падения в первые дни не наблюдалось. Если мы допустим, что причиной резкого падения количества полевок в первые дни является только уход части их с площадок и связанный с этим недолов их в первые дни, то можно, исходя из сроков повторных выловов полевок, считать за данные, отражающие истинный ход смертности, цифру, соответствующую 7-му дню после выпуска на открытой площадке и 13-му дню — на закрытой, когда большинство полевок ловилось уже повторно.

Анализируя причины гибели полевок в этих опытах, можно предполагать, что в основном здесь играло роль вылавливание зверьков

хищниками, так как климатические условия были благоприятны, гибель от эпизоотий также была исключена, так как хотя мы и находили на площадках (10 июля и 20 августа) павших неповрежденных полевков, но исследованием на бактериологической станции признаков заболеваний у них обнаружено не было.

Непосредственным доказательством того, что полевки поедались хищниками, являются находки на площадке погрызенных полевков. Участки, повидимому, посещались лисой и хорьками, так как выпущенные на открытую площадку два молодых зайченка через несколько дней оказались съеденными. Два раза ночью замечена была около площадки кошка. Один раз при раскопках нор полевков на окружающей площадке участке в норе, где был обнаружен загрязненный серый хомячок, была также поймана и живая ласка; в другой раз в норе были найдены погрызенные серый хомячок и полевка. Кроме того, часто в норах встречались землеройки, которые также, как известно, поедают полевков.

Хищных птиц в окрестностях участка было очень мало. Около площадки наблюдался только два раза пролетающий орел и один раз коршун. Совы около площадки не наблюдались. Погадок хищных птиц мы также не находили.

Все это говорит за то, что в данном случае полевки поедались хищниками, но так как поставленный опыт был не совсем точен, так как иногда полевки уходили с закрытой площадки и потому не исключена возможность поедания их хищниками за пределами площадки, то определить размер гибели *M. arvalis* от поедания их хищными птицами не представляется возможным.

Необходимо еще оговориться, что искусственное заселение площадок полевками и повышенная плотность их по сравнению с окружающей местностью, возможно, оказали влияние на скорость исчезновения полевков.

Анализ не приводимых здесь кривых смертности молодых и старых особей дал следующие результаты (молодыми считались полевки до веса 19 г включительно, свыше 19 г — взрослыми; все полевки учтены по дате кольцевания): молодые особи погибали интенсивнее старых, но гибель их растягивалась на более продолжительный, чем у старых, срок.

Взрослые самки погибали ранее взрослых самцов.

#### Опыты 1936 г.

Местом для опыта была избрана полянка на опушке леса в долине реки Кумы в 3 км от села Урожайного, Ленокумского района. В этом месте по течению реки тянется узкой полосой (в 1—1½ км шириной максимум на протяжении примерно 8 км) лес и кустарники. Вокруг расстилается степь. В ¼ км от реки начинается «ерик», наполненный водой. Берега ерика в виде узкой полосы (несколько десятков метров) заросли кустарниками и деревьями. Между рекой и ериком имелась боль-

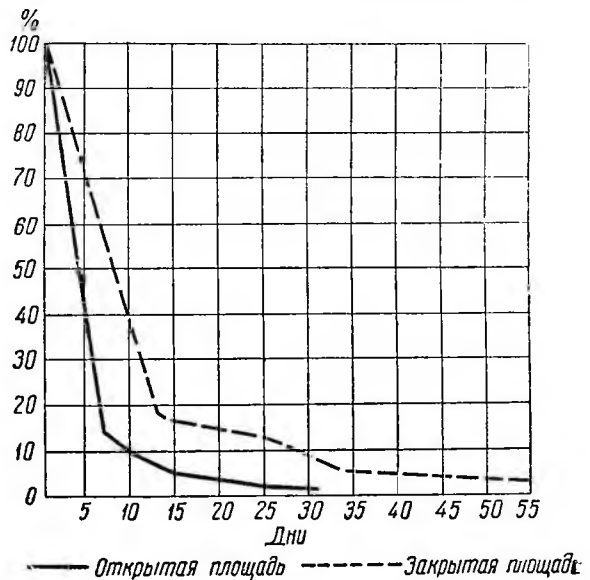


Рис. 1. Кривые смертности полевков в опытах VII—VIII 1935 г.

шая полянка (рис. 2). Здесь была устроена площадка размером в 110 м<sup>2</sup>, огороженная густой железной сеткой (величина отверстий 2 мм<sup>2</sup>), врытой в землю на полметра и на полметра возвышавшейся над поверхностью земли. Сверху площадка также была закрыта густой железной сеткой. В нескольких десятках метров от нее была другая площадка. такого же размера, окопанная канавой в полметра, впоследствии углубленной до  $\frac{3}{4}$  м. В 150 м от нее была третья площадка размером в 800 м<sup>2</sup>, окопанная такой же канавой. Все три площадки с юга примыкали к густому высокому кустарнику, с запада находился низкий густой кустарник, а с севера и востока было открытое место в 5—6 га, за которым снова находился кустарник и деревья по берегу реки и ерика.

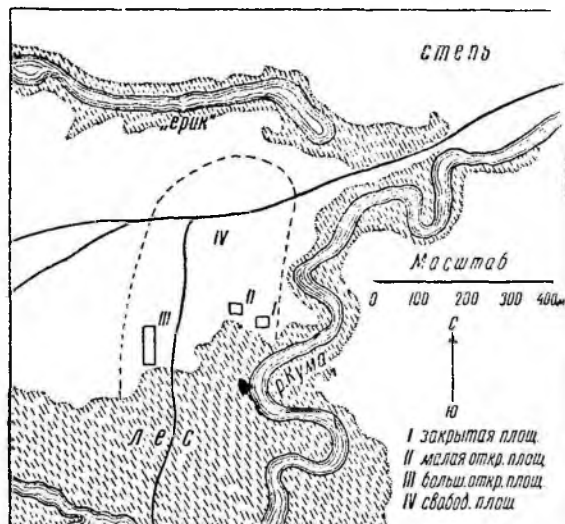


Рис. 2. Схематический план местности и расположения опытных площадок в опытах VIII—IX 1936 г. близ с. Урожайное, Левокумского района, Орджоникидзевского края

и на окружающую их свободную—28 полевков. На закрытую сеткой площадку было выпущено 8 полевков. На площадки, окопанные канавой, выпускались после кольцевания полевки как пойманные на месте, так и добытые на стороне, на „свободную же площадку полевки выпускались исключительно в свою нору.

Несмотря на то, что две площадки были окопаны канавой в  $\frac{3}{4}$  м, полевки с них все же частично уходили. Всего было обнаружено ушедших с площадок, окопанных канавой, 9 полевков. Этот частичный уход полевков с площадок не имел серьезного значения, потому что при расчетах учитывались все полевки, окольцованные на данной открытой площадке, вне зависимости от того, были ли они пойманы на площадке или вне ее.

В опытах 1936 г. все передвижения полевков точно фиксировались с целью установить величину этих передвижений.

В наших опытах передвижений полевков далее 250 м не наблюдались.

Таблица 3. Удаления *M. arvalis* от места выпуска в опытах август—сентябрь 1936 г.

Величина удаления от места выпуска	Количество ловившихся полевков					
	Площадки, окопанные канавой		Свободная площадка		Все площадки	
	абс.	в %	абс.	в %	абс.	в %
У своей норы . . . . .	76	89,4	29	69,1	105	82,6
До 25 м . . . . .	2	2,3	7	16,7	9	7,1
То же до 25—50 м . . . . .	2	2,3	2	4,8	4	3,1
» » » 50—75 » . . . . .	3	3,6	2	4,8	5	4,0
» » » 75—100 » . . . . .	1	1,2	1	2,3	2	1,6
» » » 100—250 » . . . . .	1	1,2	1	2,3	2	1,6
Итого . . . . .	85	100	42	100	127	100

Как видно из табл. 3, полевки больших передвижений не совершают: 93% не уходят далее 50 м.

Таблица 4. Результаты кольцевания полевок в опытах VIII—IX. 1936 г.

Площадка	Окольцовано полевок	Из них						Выловлено полевок	Количество полевок, ловившихся после кольцевания						
		ad			subad				1 раз	2 раза	3 раза	4 раза	6 раз	7 раз	
		♂	♀	всего	♂	♀	всего								
Открытая . . . .	73	30	21	51	2	20	22	57	30	13	2	6	1	5	
Закрытая . . . .	8	2	3	5	1	2	3	8	1	3	1	3	—	—	

Приведем полученные данные о смертности полевок в опытах 1936 г.

Таблица 5. Продолжительность жизни *M. agvalis* на открытых и закрытых площадках в опытах август—сентябрь 1936 г.

Открытая малая площадка			Открытая большая площадка			Открытая свободная площадка			Все открытые площадки			Закрытая площадка		
день	количество доживших полевок	в %	день	количество доживших полевок	в %	день	количество доживших полевок	в %	день	количество доживших полевок	в %	день	количество доживших полевок	в %
1	25	100	1	20	100	1	28	100	1	73	100	1	8	100
10	9	36	9	12	60	11	17	60,7	10	36	49,3	—	—	—
21	5	20	18	9	45	20	14	50	20	26	35,6	—	—	—
31	3	12	31	6	30	30	9	32	30	18	24,6	33	6	75
42	1	4	44	3	15	40	3	10,7	40	7	9,6	43	5	62,5
—	—	—	52	2	10	49	1	3,5	52	2	2,7	—	—	—

Табл. 5 показывает величину смертности всех окольцованных полевок за все время опыта на всех открытых площадках. Мы видим, что и в опытах 1936 г. смертность полевок весьма велика: до 10-го дня на всех открытых площадках дожило 49,3%, до 20-го дня—35,6%, до 40-го дня—9,6% и до 52-го дня—2,7% окольцованных полевок. Рис. 3 иллюстрирует эту закономерность. Эти данные говорят о том, что, несмотря на потенциальную возможность дальнейшего существования, полевки в естественных условиях погибают ранее.

Может возникнуть вопрос, не влияло ли на продолжительность жизни полевок то обстоятельство, что две площадки заселялись искусственно, что может быть полевки, принесенные со стороны, гибли быстрее остальных. Сравнивая результаты по табл. 5 и рис. 3, видим, что разница в размерах гибели полевок на площадках имеется. Эти отличия позволяют предполагать, что интенсивность передвижений влияет на величину гибели полевок: полевки на свободной площадке, обитавшие в своих норах, гибли более медленно, чем на искусственно заселенной малой площадке, откуда они, повидимому, стремились уходить. Фенюк и Демяшев (1936) указывают также на большую подвижность песчанок, перенесенных в новые места. Как известно, длительное и интенсивное передвижение влияет на смертность грызунов (Варшавский, 1937).

Перейдем к сравнению результатов опытов на закрытой площадке с целью установить роль хищников в этой смертности. Так как на закрытую площадку было выпущено всего 8 полевок, причем одна из них была задавлена ловушкой во время повторных выловов,

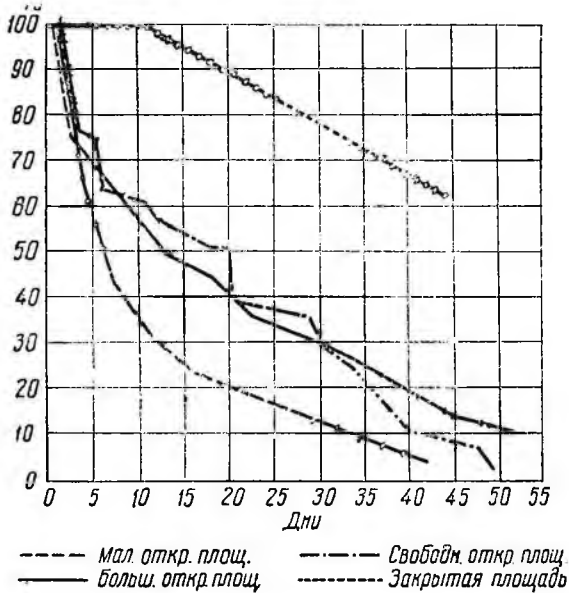


Рис. 3. Кривые смертности полевок в опытах VIII—IX. 1936 г.

то, кроме данных, приведенных в табл. 5 и рис. 5, сравним смертность оставшихся 7 полевок с 7 полемками, выпущенными одновременно на каждую из открытых площадок (см. табл. 6).

Таблица 6. Продолжительность жизни *M. arvalis*, выпущенных одновременно на каждую площадку в опытах VIII—IX. 1936 г. по 7 экземпляров

Малая площадка			Большая площадка			Свободная площадка			Закрытая площадка		
день	количество доживших полевок	в %	день	количество доживших полевок	в %	день	количество доживших полевок	в %	день	количество доживших полевок	в %
1	7	100	1	7	100	1	7	100	1	7	100
4	5	71,4	9	5	71,4	5	5	71,4	--	—	—
11	3	42,8	13	4	57,1	6	4	57,1	—	—	—
36	2	28,2	31	3	42,8	35	3	42,8	33	6	85,7
42	1	14,3	56	2	28,6	40	1	14,3	43	5	71,4

Эти данные говорят о том, что на всех 3 открытых площадках смертность полевок примерно одинакова. На закрытой же площадке она резко выделяется: если на закрытой площадке до 33-го дня дожило 85,7%, а до 43-го дня—71,4%, то на открытых площадках до 31—36 го дня дожило 29—43%, а до 40—52-го дня—14—28%. Даже на таком небольшом материале резко видна разница в смертности полевок.

Из табл. 5 и рис. 3 также видно резкое отличие в величине смертности всех полевок, окольцованных на открытых и закрытой площадках за все время опытов. На всех открытых площадках до 52-го дня дожило 2,7%, а на закрытой площадке до 43-го дня дожило 62,5% окольцованных полевок, хотя их было в десять раз меньше, чем полевок, выпущенных на открытых площадках.

Эти данные говорят о гибели полевок в естественных условиях от поедания их хищниками. Условия существования полевок на открытых и закрытых площадках были одинаковы, за исключением одного—влияния хищников. Климатические условия были благоприятны для жизни полевок, эпизоотий не было замечено.

Вылавливать полевок на открытых площадках могли хищные птицы, млекопитающие и змеи. Хищных птиц в районе площадок было много. Особенно много имелось канюков и кобчиков. В непосредственном соседстве с площадками находилась колония кобчиков, гнездившихся на высоких деревьях. Кроме того, кобчики встречались и в остальных местах леса. Канюки гнездились от площадки примерно в полукилометре. В километре примерно от площадок в лесу имелись совы. Количество их было невелико. Было найдено всего 4 места обитания сов. Разбор погадок конюков и сов, собранных в количестве 228 штук (16 штук погадок были собраны на берегу реки и принадлежали скорее всего канюкам, остальные погадки были собраны из гнезд сов), показал, что они состояли главным образом из остатков полевок. В погадках были найдены остатки 272 мелких зверьков; из них 58,1% составляли полевки, 8,1%—мыши, 12,1%—землеройки, 12,1%—хомяки, 8,1%—тушканчики и 1,5%—песчанки. Хотя в этих погадках колец от полевок не было обнаружено, но можно предполагать, что это объясняется небольшим числом исследованных погадок.

Кроме хищных птиц, полевок могли поедать змеи. В двух случаях в желудке желтобрюха (*Zamenis gemonensis*) были найдены лесные мыши.

В районе площадок имелись также ласки, хорьки, лисы и землеройки. Поэтому разницу в размерах гибели полевок на открытых и закрытых площадках целиком следует отнести за счет уничтожения их хищниками.

Сравнения величины гибели полевок по полу и возрасту позволяют прийти к выводу, что осенью 1936 г. старые особи полевок гибли быстрее молодых. Эта разница в интенсивности гибели выступает очень наглядно. Объяснение этого факта может быть найдено в том, что хищные птицы вылавливают преимущественно крупных зверьков (Формозов, 1934).

Разница же в быстроте гибели взрослых самцов и самок почти незаметна.

## Выводы

1. Результаты опытов по изучению смертности *Microtus arvalis* в природе, проведенные в июле—августе 1935 г. близ села Ипатовского и в августе—сентябре 1936 г. близ села Урожайного Левокумского района Орджоникидзевского края, говорят о том, что смертность полевок в естественных условиях очень велика. Половозрелые полевки погибают в естественных условиях задолго до наступления дряхлости. Гибель их настолько велика, что большинство половозрелых полевок, окольцованных в июле—сентябре, не живут после кольцевания более 50 дней. Так, например, в опытах 1935 г. до 11-го дня дожило 9% окольцованных полевок, до 31-го дня—1% окольцованных полевок. В опытах 1936 г. до 10-го дня до-



жило 49,3%, до 20-го дня—35,6% до 30-го дня—24,7%, до 40-го дня—9,6% и до 52-го дня—2,7% окольцованных полевок.

2. Основной причиной гибели полевок в природе в условиях этих опытов являлось поедание их хищниками (птицами и четвероногими). На открытых площадках в опытах 1936 г. до 52-го дня дожило только 2,7% окольцованных полевок, в то время как на закрытой площадке до 43-го дня дожило 62,5%.

Климатические условия во время опытов 1935 и 1936 гг. были благоприятны для жизни полевок, а эпизоотий среди них не было обнаружено. Следовательно, единственное, что могло вызвать гибель полевок, было поедание их хищниками. В частности, высокая смертность полевок в опытах 1935 г. возможно имела место вследствие усиленного вылова их хищниками, связанного с концентрацией полевок в значительном количестве на небольшом участке и почти полном отсутствии их вокруг.

На основе собранных данных можно утверждать, что в условиях степной части Предкавказья в 1935 и 1936 гг. в летне-осенний период основная роль в уничтожении полевок принадлежала, повидимому, четвероногим хищникам; во всяком случае их значение было большее, чем хищных птиц.

3. Полученные данные позволяют также утверждать, что для *agalis*, как и для других мышевидных грызунов, характерна большая привязанность их к местам обитания: при наличии корма они не уходят от своих нор далее 250 м.

4. Противоречивые данные о величине смертности полевок в зависимости от возраста и пола, полученные в опытах, не дают возможности сделать какого-либо определенного вывода. Необходимы дальнейшие исследования по этому вопросу.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Барановская Т. Н. и Колосов А. М., Зоологич. журнал, вып. 3, 1935.—
2. Бильский Б., Листок борьбы з шкидниками, 4, 6, 1935.—3. Варшавский С. Н., Зоологич. журнал, т. XVI, № 2, 1937.—4. Johnson B. W., Journ. of Mammal., v. 8, № 4, XI, 1927.—5. Johnson M., Journ. of Mammal., v. 7, № 4, 1926.—
6. Зверев М. Д., Труды по защите растений Сибири, т. I (8), Новосибирск, 1931.—
7. Зряковский В. Н., Известия Терской СТАЗР, № 2, Пятигорск, 1926.—8. Изотив Г. П., До вивчення між совою-сипухой та дрібними гризунами. Матер. до прайовно вивчення дрібних звірів та птахів, що ними живляться, вып. 1, 1932.—9. Калабухов и Раевский И., Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии, т. 12, вып. 1, Саратов, 1933.—10. Калабухов и Раевский И., Проблемы экологии и биоценологии, вып. 2, 1935.—11. Калабухов Н. И., Зоологич. журнал, т. XIV, вып. 2, 1935.—12. Климов Ю. Н., Труды по защите растений Сибири, т. I (8), Новосибирск, 1931.—13. Колосов А. М., Бюллетень Моск. о-ва испытателей природы, Отдел биологии, т. 44 (4) 1935.—14. Кучерук и Рюмин, Материалы по динамике, численности, размножению и росту серой полевки в условиях Московской области 1934—1935 гг. (в печати).—15. Наумов Н. П., Бюллетень Института зоологии МГУ, вып. 3, 1936.—16. Николаевский Л. А., Вестник университета Шанявского, № 1, 1916.—17. Підоплічка І. Г., Шкидливи гризуни правобережного лісостепу та значіння окремих груп у с.-господарстві, Київска крайова с.г. досл. станція, видд. зкол., вип. 63, 1930.—18. Підоплічка І. Г., Збірник праць зоологічного музею, № 15, Київ, 1935.—19. Плятер-Плохоцкий, О закономерности массовых размножений мышевидных грызунов в условиях ДВК. (Из работ Дальневосточной станции защиты растений), 1925.—20. Ралль Ю. М., Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии, т. X, вып. 2, Саратов, 1931.—21. Ралль Ю. М., Журнал «Природа», № 4, 1936.—22. Родионов З. С., Биология общественной полевки и опыты борьбы с нею в Закавказье, Ленинград, 1924.—23. Россиков К., Полевые мыши и меры борьбы с ними, изд. 2, Петроград, 1916.—24. Rorig und Knoche, Arbeiten aus der Kaiser Biolog. Anstalt für Land- und Forstwirtschaft, Bd. IX, H. 3, 1916.—25. Свириденко П. А., Труды по защите растений, IV, III, 1934.—26. Стрельников, Сборник ВИЗР, № 7, 1933.—27. Sumner F. B., J. of Mammalogy, vol. 3, № 2, p. 79, 1922.—
28. Teissier S., Extrait des Annales de Physiologie, tome X, № 2, Paris, 1934.—
29. Фенюк Б., Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии, т. XIII, вып. 3, 1934.—30. Фенюк Б. К. и Демешев М. П., Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии, вып. 1, 1936.—31. Формозов А. Н., Зоологич. журнал, т. XIII, вып. 4.

# MORTALITY AMONG VOLES (*MICROTUS ARVALIS*) IN NATURE UNDER THE CONDITIONS OF STEPPE REGIONS OF THE ANTE-CAUCASUS AND THE INFLUENCE EXERTED ON IT BY PREDATORS

by P. Janushko

Laboratory of Ecology, University of Moscow

1. The results of experiments connected with a study of mortality in nature, carried out from July till August of 1935, near the village Ipatovskoe and in August—September of 1936, near the village Urojajnoe in the Leftkumsky region of the North Caucasian district, show that the rate of mortality among voles is very high under natural conditions when mature voles perish long before the approach of senility. Their death rate is so high, that most mature voles, ringed in July—September live no more than fifty days after ringing. Thus, for example, in experiments of the year 1935, nine per cent of banded voles lived till the 11th day, while only one per cent remained alive till the 31st day. In experiment of 1936, 49.3% of banded voles attained the ten day age, 35.6% lived till the 20th day, 24.7% till the 30th, 9.6% till the 40th and 2.7% till the 52nd day.

2. The principal cause of the destruction of voles in nature, under the conditions of the above experiments, consisted in their serving as food for predatory animals (birds and mammals). During the experiments of 1936, the age of 52 days was reached in open ground by 2.7% of banded voles only, while in a closed one 62.5% lived as long as 43 days.

Climatic conditions in the course of experiments, made in 1935 and 1936, proved to be favourable for the life of voles, no epizootics occurring among them at that time. Consequently, their extermination was solely caused by predators. In particular, the high rate of mortality among voles during the experiments of 1935 might possibly take place due to their being intensely hunted after by predatory animals, which was connected with a concentration of a considerable number of voles on a small plot together with their almost complete absence all around it.

On the basis of evidence secured, it may be possible to affirm that, during the summer and autumn of the years 1935 and 1936, in conditions of the steppe part of the Ante-Caucasus, the chief rôle in the destruction of voles seemed to belong to carnivorous mammals, whose importance in this case was certainly greater than that of birds of prey.

3. At the same time, the data obtained allow to assert that *Microtus arvalis*, as well as other mouse-like rodents, show a great attachment for their habitats, as with a good supply of food they are never seen to migrate from their holes farther than 250 metres off.

Data concerning the variation of mortality rate in relation to age and sex are contradictory.

ВЛИЯНИЕ ВЛАЖНОСТИ ВОЗДУХА НА ОБРАЗОВАНИЕ  
ГИПОПУСОВ У ВОЛОСАТОГО КЛЕЩА *GLYCYRHAGUS*  
*DESTRUCTOR* SCHR.

В. По ле жа ев

Из Научно-исследовательского института зоологии МГУ

В своем развитии многие виды клещей проходят стадию гипопуса. Эта стадия образуется из первой нимфы, которая либо дает гипопуса, либо непосредственно превращается во вторую нимфу, а затем и во взрослого клеща.

Гипопусы бывают двух типов. Первый тип — подвижный гипопус, который выполняет функцию распространения вида, второй тип — неподвижный, в неблагоприятных условиях способствует сохранению вида. Жизненные функции у обоих типов гипопусов сильно понижены. Они могут переносить такие неблагоприятные условия, в которых другие стадии клещей, как правило, обречены на гибель. Стойкость к неблагоприятным условиям особенно резко выражена у неподвижных гипопусов.

Нами в предыдущей работе (1) испытывалось действие на неподвижного гипопуса волосатого клеща *Glycyphagus destructor* Schr. таких сильно отравляющих веществ, как хлорпикрин и синильная кислота. Результат опыта совершенно определенно говорит о необычайной стойкости гипопуса даже к большим дозировкам HCN, при которых смерть других стадий неминуема.

Физиологическое исследование неподвижного гипопуса (2) показало сильное понижение интенсивности дыхательного процесса. Такая стойкость данной стадии дает возможность клещам преодолевать как естественные неблагоприятные условия, так и мероприятия, проводимые по борьбе с этим опасным вредителем зерна. В силу этого специальное изучение стадии гипопуса и выяснение причин, вызывающих ее, имеет большое практическое значение.

Из недавней работы Нога (3) видно, что один из основных факторов, влияющих на развитие другого клеща из того же рода, *Glycyphagus domesticus* Deg., является влажность. Это и побудило нас поставить опыты по изучению влияния влажности на образование гипопусов у *G. destructor* Schr. При постановке эксперимента мы пользовались следующей методикой.

Мы учитывали только влажность воздуха. Она регулировалась при помощи растворов едкого кали различной концентрации. Раствор наливался в кристаллизаторы (диаметр 12 см, высота 7,5 см), которые плотно, при помощи пластилина, закрывались стеклом, чем достигалась полная изоляция от внешней среды. На дно кристаллизаторов на стеклянных подставках помещались стаканчики (3,5 см × 2,5 см) с культурами клещей, которые каждый день вынимались и просматривались под биноклем. Все изменения в развитии культуры отмечались.

В стаканчики насыпалась всегда стандартная пища (мелко раздробленное пшеничное зерно) в определенном количестве и затем помещались яйца волосатого клеща, по 50 штук в каждом опыте.

Влияние определенной влажности на развитие клещей начиналось от стадии яйца и продолжалось вплоть до рогоротов, т. е. охватывало все развитие. Большая подвижность волосатого клеща заставила меня принять меры против расползания последнего: края стаканчика обмазывались вазелином, а сам он сверху того ставился в другую склянку большего диаметра, на дно которой наливалось растительное масло. Мелкие клещи, личинки и нимфы, как правило, задерживались первой преградой (вазелином), а взрослые клещи на своих длинных ножках легко проходили ее, но, попадая в масло, в нем задерживались, и это давало возможность учесть всех достигших зрелость особей. Привожу на рис. 1 схему постановки опыта в кристаллизаторе.

Мной были испытаны следующие степени относительной влажности: 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100%. Всего было проведено 4 серии опытов, в которых использовано до 4100 яиц. Яйца брались из общей культуры *G. destructor* Schr., и в связи с этим определить возраст их не представлялось возможным. Все опыты проводились в лаборатории при комнатной температуре. Так как работа продолжалась в течение целого года, то температура различных серий несколько различалась, в виду этого я привожу следующую таблицу.

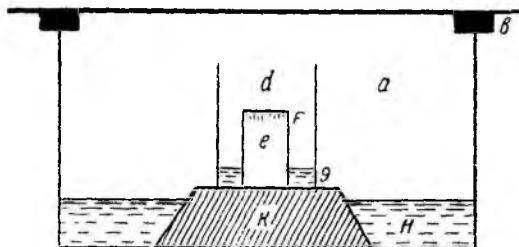


Рис. 1. Схема опыта

Таблица 1

Серия	Дата	Температура
I	4.IV—20.V	16,5—18,5°
II	1.VI—10.VIII	23,0—25,5°
III	16.VIII—2.XII	17,5—18,7°
IV	20.XII—25.II	21,8—23,5°

Перейдем теперь к рассмотрению опытов и полученных результатов. Данные о всех четырех сериях приведены в табл. 2.

Таблица 2

Серия	Дата	Количество опытов						
		40%	50%	60%	70%	80%	90%	100%
I	1.VI—20.V	1	1	2	1	2	1	0
II	1.VI—10.VIII	2	1	2	2	2	2	2
III	16.VIII—2.XII	2	1	10	6	6	6	6
IV	20.XII—25.II	—	—	4	4	7	5	4

Из табл. 2 мы видим время постановки каждой серии и количество одинаковых опытов при определенной влажности. В III и IV серии количество параллельных опытов по сравнению с двумя первыми сильно возрастает. Отсутствие наблюдений в 40 и 50% влажности в IV серии вызвано тем, что мы из опыта предыдущих

серий убедились в их летальном действии. Весь полученный материал всех статистических обработок, и средние показатели как для взрослых клещей, так и для гипопусов, по всем четырем сериям приведены в табл. 3. Здесь в первой строке указано, сколько особей достигло зрелости без образования гипопусов, а во второй строке указано число особей, давших гипопусов.

Таблица 3

Серия	Характер материала	Влажность						
		40%	50%	60%	70%	80%	90%	100%
I	Взрослые клещи . . . . .	0,0	0,0	0,0	10,0	9,0	4,0	—
	Гипопусы . . . . .	0,0	0,0	17,5	22,0	3,0	38,0	—
II	Взрослые клещи . . . . .	0,0	0,0	7,0	27,5	35,5	26,5	0,0
	Гипопусы . . . . .	0,0	0,0	10,0	16,0	6,5	7,0	17,5
III	Взрослые клещи . . . . .	0,0	0,0	5,0	36,6	34,1	28,1	4,0
	Гипопусы . . . . .	0,0	0,0	0,9	6,0	2,0	15,0	17,0
IV	Взрослые клещи . . . . .	—	—	0,2	35,4	39,4	32,4	0,0
	Гипопусы . . . . .	—	—	0,2	4,5	1,2	6,4	3,7

На основании данных каждой серии построены кривые, к разбору которых мы и перейдем. На горизонтальной оси диаграммы (рис. 2)

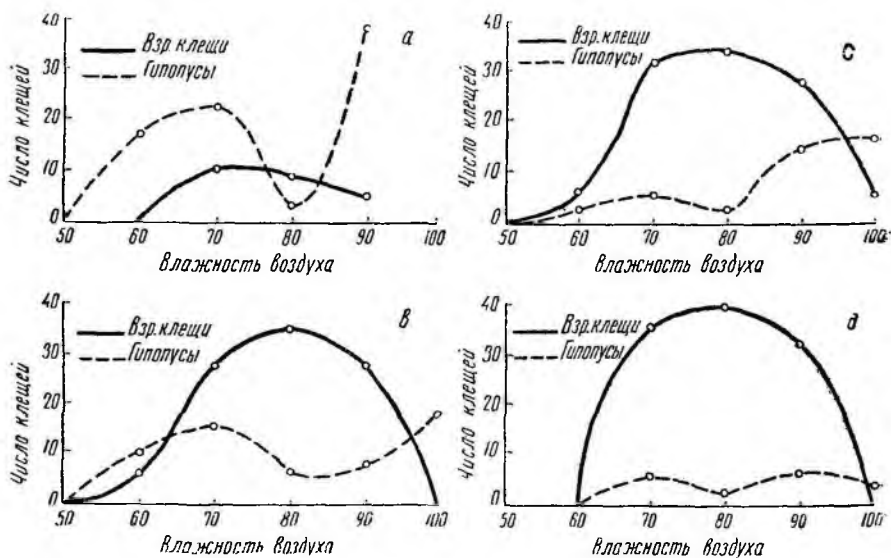


Рис. 2. Влияние относительной влажности на образование гипопусов *Glycyphagus destructor*: а—I серия (4.IV—20.V), б—II серия (1.VI—10.V.II), с—III серия (16.VIII—2.XIII), д—IV серия (20.XII—25.II)

отложена влажность, на вертикальной — числа клещей и гипопусов, образовавшихся при той или другой влажности. Сплошная линия отнесется к взрослым клещам, пунктирная — к гипопусам.

Остановимся на кривой (рис. 2а), которая показывает нам ход развития клещей при различных влажностях в опытах I серии. Первое, что бросается в глаза, это полное отсутствие взрослых клещей

при влажностях 40 и 50%. Здесь клещи гибнут, не успевая дойти до взрослой стадии. Яйца при данной влажности также сильно задерживаются в своем развитии, выход личинок из них затягивается на несколько дней, и вышедшие личинки находятся в угнетенном состоянии. Они вялы, слабо бегают, в то время как для нашего клеща характерной является большая подвижность. Клещи погибают, не дойдя даже до стадии первой нимфы, той стадии, которая дает гипопуса. Несколько иную картину дает влажность 60%, при которой мы также сталкиваемся с полным отсутствием взрослых клещей, но зато здесь в развитии культуры есть некоторый сдвиг: наряду с личинками попадают в большом количестве нимфы I, которые отсутствовали при более низкой влажности, и в большем числе попадают нимфы II.

Дальнейшее увеличение влажности дает возможность появления взрослых клещей, что мы и наблюдаем при 70 и 80% влажности. Но уже 90% влажность вызывает угнетение. Итак, кривая одновершинна, и максимум ее приходится между 70 и 80% влажности.

Перейдем теперь к образованию гипопусов. При влажности 40 и 50% гипопусов еще нет. Поскольку при этих влажностях клещи в своем развитии не доходили до нимфы I, как раз той стадии, которая может дать гипопуса, то понятно, что не могло быть и гипопусов. Первые гипопусы появляются лишь при влажности 60%, так как она создает некоторые минимальные условия для развития клещей. Здесь клещи не гибнут в стадии личинки, с чем мы сталкивались в предыдущих опытах, а дают нимфу I, и даже некоторая часть их успевает дойти до нимфы II. Влажность 70% при наличии уже взрослых клещей дает еще большее число гипопусов, которое сильно падает при 80% влажности и вновь значительно возрастает при 90%. Кривая двувершинна, первый максимум приходится на 70%, второй — на 90% влажности.

Во II серии (рис. 2b) характер кривых несколько меняется по сравнению с I. Сильное возрастание числа взрослых клещей влечет за собой более резко выраженный максимум. Наряду с этим мы сталкиваемся с уменьшением числа гипопусов. Влажность 40 и 50%, так же как и в I серии, не дает возможности развития, и клещи гибнут, не дойдя до нимфы I. Но уже влажность воздуха в 60% создает некоторую возможность полного развития, чего не было в I серии, и часть клещей доходит не только до нимфы II, но и до гросороп. Дальнейшее повышение влажности совершенно явно влечет за собой и увеличение числа взрослых клещей. Влажность 80% является оптимальной — здесь мы имеем высшую точку кривой. Еще большее увеличение влажности снова ухудшает условия жизни. При 90% мы сталкиваемся с явным уменьшением числа взрослых клещей. Действие 100% влажности до некоторой степени аналогично действию низкой влажности. Совершенно ясно, что как недостаток, так и избыток влаги вреден для клещей. При 100% влажности часть клещей, правда, очень незначительная, все же успевает в некоторых случаях дойти до взрослой стадии, но в большинстве случаев мы имеем гибель клещей на стадии нимфы I и II. Общее состояние культуры также несколько понижено. Той активности, как в питании, так и в движении, которая наблюдалась при 70 и 80% влажности, здесь нет. Клещи несколько вялы, движения их медлительны. На общее состояние клещей должна еще действовать плесень, которая часто при избытке влаги развивается на пище. Если клещи в своем развитии до гросороп дают ясно выраженную одновершинную кривую с оптимумом при 80% влажности и с сильным понижением как вправо, так и влево от 80%, то кривая образования гипопусов продолжает оставаться двувершинной.

Что касается образования гипопусов (рис. 2b), то влажность 40 и 50% также не дает ни одного гипопуса, но уже при 60% они появляются в некотором количестве, что мы и видим по кривой. Дальнейшее увеличение влажности влечет за собой как увеличение числа взрослых клещей, так и возрастание количества гипопусов. Однако при 80% влажности, когда число взрослых клещей достигает максимума, в кривой гипопусов наблюдается резкий перелом: она идет вниз. Дальнейшее увеличение влажности до 90 и 100% ведет к перекрещиванию наших кривых. Мы сталкиваемся с уменьшением числа взрослых клещей и, несмотря на это, с увеличением числа гипопусов. Отсюда следует, что мало благоприятные для развития клещей условия влажности способствуют образованию гипопусов. Из кривой (рис. 2b), мы видим совершенно ясно, что возрастание числа гипопусов идет как вправо, так и влево от 80% влажности. Увеличение количества гипопусов при больших влажностях (90 и 100%) по сравнению с малыми (40 и 60%) легко объяснить тем, что в первом случае чаще имеет место доживание до нимфы I, из которой они образуются.

Если дальше мы остановимся на рисунках с, d, относящихся к III и IV серии, то увидим в общем сходную картину. Численность взрослых клещей в двух последних сериях дает ту же ясно выраженную одновершинную кривую с максимумом при 80% влажности и понижением количества клещей как в сторону увеличения влажности, так и в сторону уменьшения. Для гипопусов остается в силе та же двувершинная кривая с провалом при 80% влажности, и с увеличением численности при 70 и 90% влажности (рис. 2 с, d).

Сравнивая диаграммы всех четырех серий между собой, можно прийти к следующему выводу. На развитие клещей, кроме влияния влажности, влияет также и сезон. Кривые всех четырех серий аналогичны по своей форме, но, наряду с этим, обнаруживаются и специфические особенности. Начиная с I серии (весенней), мы видим постепенное, но постоянное уменьшение числа гипопусов. Кривая, показывающая количество образовавшихся гипопусов, несмотря на сохранение своей двувершинной формы, делается все более пологой. В то же время мы совершенно ясно видим сильное возрастание числа клещей, доходящих до взрослой стадии. В зависимости от сезона замечается также некоторый сдвиг в кривых. Идя от серии к серии, мы замечаем, что кривая, показывающая образование гипопусов при различных влажностях, перемещается вправо, в то время как кривая, дающая представление об образовании взрослых клещей, движется влево. В связи с этим в I серии гипопальная кривая перекрещивается с прозопальной только в правой части (L) два раза, а во II серии места перекрещивания кривых сильно удаляются друг от друга, что хорошо видно на рис. 2b. В III и IV сериях гипопальная кривая сделалась более пологой и почти целиком лежит под прозопальной, имея только одно перекрещивание в правой части.

В этом случае совершенно ясно сказывается влияние сезона. Весной образование гипопусов происходило более интенсивно, чем летом, и сильно уменьшалось зимой. Развитие взрослых дает обратную картину: в весенний период только сравнительно незначительная часть клещей доходит до взрослой стадии, летом число их сильно возрастает, а зимой достигает максимума.

Изучением причин образования гипопусов занимался ряд исследователей. Schulze, изучавшая образование гипопусов у *Caloglyphus godionovi* A. Z., установила для него два типа нимф I, дающих подвижных гипопусов. Первый («А») тип — широкий, имеет округлую форму и дает гипопусов независимо от внешних условий; часто встречается в весьма благоприятной для развития клещей обста-

новке. Второй тип нимфы I («В») имеет узкое тело и заостренную голову; дает гипопусов только при голодании. В опытах Schulze ни недостаток влажности, ни избыток ее на образовании гипопусов никак ни отражался. Основным фактором, вызывающим появление гипопусов, здесь является голодание. В опытах с влажностью от 20 до 90% гипопусы появлялись одинаково в отношении срока и количества. Избыток пищи, как в условиях сильной влажности, так и сухости, не давал случаев появления гипопусов, в то время как недостаток пищи при тех же условиях влажности вел к образованию гипопусов.

Результат работы Schulze расходится с моими данными, однако нужно заметить, что она, во-первых, работала над другим видом клеща, относящимся к другому семейству, во-вторых, имела дело с подвижным гипопусом, в то время как я работал исключительно с неподвижным. Эти две причины, нужно думать, вполне объясняют расхождение наших результатов.

Нога изучал причины образования гипопусов у другого вида того же рода, *G. domesticus* Deg. и приходит к следующим выводам: «Причина образования гипопусов неизвестна, она не заключается ни в плохих условиях жизни, ни в перенаселении». Данное утверждение Нога недостаточно обосновано, так как у него не было систематических опытов по влиянию влажности на образование гипопусов. Затем нельзя забывать, что Нога работал и с другим видом клеща.

Michael, работавшей над *G. destructor*, приходит к тому же выводу, что и Нога; он утверждает, что на образовании гипопусов влияние внешних условий не сказывается, что гипопусы появляются время от времени, при различной обстановке. Но нужно отметить, что выводы Michael также мало обоснованы, так как он не ставил систематических опытов по изучению влияния внешних факторов на образование гипопусов, а делал свое заключение на основании общих наблюдений над клещами.

## Выводы

1. Экспериментально установлено влияние влажности на образование гипопусов *G. destructor* Schr. Влажность 80% дает минимальное число гипопусов. По мере отклонения от этой влажности в сторону ее повышения число гипопусов возрастает.

2. Способность *G. destructor* к образованию гипопальной стадии является максимальной в весенний период. Она постепенно ослабевает к осени и достигает минимума зимой.

3. Наибольшее число клещей, доходящих до половозрелого состояния, наблюдается при 80% влажности, т. е. совпадает с минимумом для образования гипопуса. Влажность ниже 60% является летальной, в этих условиях не наблюдается ни гипопусов ни клещей.

В заключение считаю своим приятным долгом выразить глубокую благодарность проф. Е. С. Смирнову за помощь и ценные указания при выполнении данной работы и Е. А. Белоусовой за участие в проведении опытов.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Смирнов Е. и Полежаев В., Об отношении гипопуса волосатого клеща *Glyciphagus destructor* Schr. к синильной кислоте и хлорникрину, Зоологический журнал, том XV, вып. 2, 1936.—2. Нога А. М., On the Biology of the Mite *Glyciphagus domesticus* Deg., The Annals of Applied Biology, vol. 2, N 3, 1934.—3. Schulze H., Ueber die Biologie von *Tyroglyphus mycophagus* (Megnin), zugleich ein Beitrag zur Hypopusfrage, Ztschr. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere, 2. H. 1/2, 1924.—4. Michael, British Tyroglyphidae, Vol. 1901.



THE EFFECT OF AIR MOISTURE ON THE FORMATION OF  
HYPOPI IN THE HAIRY MITE GLYCYPHAGUS DESTRUCTOR  
SCHR

by V. Polejaev

From the Zoological Institute of the Moscow University

It has been experimentally established, that moisture affects the formation of hypopi in *G. destructor* Schr. Moisture as high as 80 per cent gives the minimum number of hypopi. With any deviation from the above percentage, both towards its increase and decrease, the number of hypopi is seen to augment. The capacity of *G. destructor* to form the hypopi attains its maximum in spring, getting gradually weakened by autumn and reaching its minimum in winter.

The largest number of mites, attaining sexual maturity, occurs at 80 per cent. of moisture, i. e. it coincides with the minimum for the production of hypopus. Moisture beneath 60 per cent. being lethal, neither hypopi nor mites are to be observed under those conditions.

---

ПОВТОРНАЯ ЗИМОВКА И ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ  
ТУТОВОГО ШЕЛКОПРЯДА

З. С. Эфендиев

Из Азшелкстанции (Кировабад) и лаборатории экологии НИИЗ Московского университета

ВВЕДЕНИЕ

В естественных условиях из грены моновольтных пород можно получить только один урожай коконов. Например, при выходе червячков из грены в апреле коконы собирают в начале июня, в конце июня бабочки выходят из коконов и кладут яички—грену, которые хранятся до следующей весны.

Однако это нормальное развитие червячков можно сильно видоизменять при помощи воздействия холодом.

Значение холода в шелководстве, по Е. Лемеру (1910), нижеследующее. Если хранить грену до середины августа так, чтобы температура, в какой она находится, не превышала  $+8^{\circ}$  до выноса ее в инкубаторий, что достигалось или в естественных пещерах или в соответственных холодильниках, то можно получить выкормки шелкопряда летом и осенью, причем они дают очень хорошие коконы в случае их воспитания особыми приемами.

Кривелли предложил метод обработки зимующей моновольтинной грены для летних и осенних выкормок, который был им назван эмбриостатическим. Он заключался в том, что эстивация, т. е. сохранение грены не в температуре холодильника, а в температуре более высокой — комнатной, задерживалось искусственно до конца марта. После этого грена помещалась в низкую температуру на зимовку. Приготовленная таким методом грена лучше сохраняла свои качества. Однако этот метод обладал рядом дефектов, потому и не вошел в практику.

Для увеличения коконной продукции проведение повторных, т. е. летних и осенних, выкормок является решающим обстоятельством. В шелководных странах, например, в Японии и Китае, повторные выкормки базируются на бивольтинных породах, которые дают два поколения в год.

В шелководных районах Союза культивируемые бивольтинные породы по урожайности качественно, а также и количественно дают очень низкие урожаи коконов. Эти породы у нас, будучи жаростойкими, используются в качестве одной из родительских пород для получения гибридов с моновольтинными породами. Путем обработки гибридной грены соляной кислотой из грены без зимовки развиваются гусеницы, чем обеспечивается выкормочный материал для поздне-летних и осенних выкормок.

Однако обработка грены соляной кислотой — «искусственное оживление» в производственном масштабе на грензаводах — весьма сложна и создает большую напряженность в гренажных процессах.

Исходя из описанного положения вопроса, нами были предприняты специальные исследования охлаждения грены и влияния этого на оживление ее.

Основной целью опытов 1935 и 1936 гг. является изыскание способов использования зимующей грены моновольтинных пород для всех сезонов. Этим путем можно надеяться получить возможность зимнюю грену использовать с полноценными результатами для повторных летних и осенних выкормок.

Задача сводилась к тому, чтобы получить способ длительного пребывания грены в охлажденном состоянии с минимальным повреждением качества грены.

Интерес к нахождению такого способа хранения зимней грены для летних и осенних выкормок возник давно. Методы сохранения грены путем создания повторной зимовки начали применяться в Японии приблизительно с 1902 г. Первое исследование в этом направлении принадлежит Экота и Араки. Они установили, что если температура в гренохранилище между двумя периодами охлаждения будет равна  $25,5^{\circ}$ , то срок хранения в этой температуре должен равняться 3 дням, а если  $24^{\circ}$ , то 4 дням, после чего вторичное охлаждение грены, т. е. повторная зимовка, может быть продлено еще на 30 дней.

В 1911 г. Такахаши, исследуя развитие зародыша в грене, помещенной на различное время в пещеры, нашел, что если во время диапаузы неперезимовавшую грену сохранить при  $0^{\circ}$ , то срок задержки развития без ущерба выхода червячков (оживление) из грены может быть длительным. Если же грена будет храниться при температуре от 2 до  $2,5^{\circ}$ , то в этом случае зародыш начнет развиваться, и дальнейшее хранение грены при низкой температуре даст худшие результаты.

Мицуда и Ватанабе (1912), применяя повторную зимовку, пришли к следующим выводам.

1. Весеннее хранение грены при  $1,5^{\circ}$  дало удовлетворительные результаты.

2. При хранении грены до второй половины июля при  $1,5^{\circ}$  повышать температуру оказалось ненужным.

Однако данный вопрос нашел наиболее полное отражение в работе Мизуно Тоцугоро, опубликованной в 1920 г.

По результату своих 4-летних наблюдений по охлаждению грены он установил, что:

1. При одинаковой степени развития зародыша выносливость к охлаждению изменяется в зависимости от температуры охлаждения.

2. Различные стадии весеннего развития зародыша обладают различной выносливостью к определенной температуре охлаждения.

3. Каждой стадии развития зародышей соответствует определенная низкая температура, при которой грена в состоянии выдержать максимальный срок охлаждения.

К сожалению, работа Мизуно Тоцугоро по-японски нам недоступна в подлиннике, и советский читатель вынужден довольствоваться небольшим извлечением из нее, опубликованным Михайловым (1936),—«Техника весеннего хранения грены в холодильниках». Кроме этого, необходимость постановки у нас исследовательской работы, сходной с работой Мизуно Тоцугоро, оправдывается тем, что мы работаем с материалами, генетически отличными от материала Тоцугоро и к тому же в климатических зонах отличных от таковых Японии.

Согласно произведенным выше указаниям Мизуно Тоцугоро, основным моментом для возможности повторной зимовки уже зимовавшей грены должен быть правильный выбор стадии весеннего раз-

вития зародыша, при которой грена помещается на повторную зимовку. Отыскание надлежащей стадии весеннего развития является одной из главных задач моей работы.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Материалом для опыта 1935 г. послужила гибридная грена Китайская золотистая × Японская бивольтинная 107, а для опыта 1936 г. Багдад белая × Японская бивольтинная 107 и ОРО × АСКОЛИ.

Зимняя грена гибрида Китайская золотистая × Японская бивольтинная 107, отложенная в июне 1934 г., проходила нормальный период эстивации до 1.I.1935 г. С этого момента она поступила на зимовку, где хранилась до 15.IV при температуре 0 до +5° и при влажности 65—75%.

После нормальной зимовки грена была вынесена одновременно на предварительную (весеннюю) инкубацию при постоянной температуре 22° и при влажности 65—75%. Всего вынесено 10 партий по 13 проб в каждой.

Первая партия со всеми своими пробами инкубировалась половину суток, вторая—1 сутки, третья—1½ суток, четвертая—2 суток, пятая—2½ суток, шестая—3 суток, седьмая—3½ суток, восьмая—4 суток, девятая—4½ суток и десятая—5 суток.

Время снятия партий грены с предварительной инкубации

Длительность предварительной инкубации в сутках	Дата снятия партий с предварительной инкубации и помещение на повторную зимовку	Длительность предварительной инкубации в сутках	Дата снятия партий с предварительной инкубации и помещение на повторную зимовку
0,5	15.IV— 8 часов	3,0	17.IV—20 часов
1,0	15.IV—20 »	3,5	18.IV— 8 »
1,5	16.IV— 8 »	4,0	18.IV—20 »
2,0	16.IV—20 »	4,5	19.IV— 8 »
2,5	17.IV— 8 »	5,0	19.IV—20 »

Каждая партия в указанные часы после истечения своего срока предварительной инкубации немедленно поступила на повторную зимовку.

Повторная зимовка грены протекала при температуре +1,5 до +4—5° и при влажности от 85 до 95%.

Перед помещением на повторную зимовку каждая партия разбивалась на 13 проб, всего в 10 партиях имелось 130 проб. Каждая партия после окончания того или иного срока повторной зимовки поступила на повторную инкубацию при температуре 22° и при влажности 65—75%.

Испытание грены на жизнеспособность проводилось путем учета оживших и неживших яиц, а также изучалась продолжительность эмбрионального развития до выхода червячка.

Такой же метод применялся для опыта 1936 г. с гибридной греной Багдад белая × Японская бивольтинная 107 и ОРО × АСКОЛИ с нижеперечисляемыми изменениями:

1. Гибридная грена Багдад белая × Японская бивольтинная 107 разбивалась на пять партий. Первая партия проходила предварительную

Длительность предварительной инкубации в сутках	№ п р о б ы												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
0,5 и 1,0	16.V	26.V	5.VI	15.VI	25.VI	5.VII	15.VII	25.VII	30.VII	14.VIII	24.VIII	3.IX	13.IX
1,5 » 2,0	17.V	27.V	6.VI	16.VI	26.VI	6.VII	16.VII	26.VII	31.VII*	15.VIII	25.VIII	4.IX	14.IX
2,5 » 3,0	18.V	28.V	7.VI	17.VI	27.VI	7.VII	17.VII	27.VII	1.VIII	16.VIII	26.VIII	5.IX	15.IX
3,5 » 4,0	19.V	29.V	8.VI	18.VI	28.VI	8.VII	18.VII	28.VII	2.VIII	17.VIII	27.VIII	6.IX	16.IX
4,5 » 5,0	20.V	30.V	9.VI	19.VI	29.VI	9.VII	19.VII	29.VII	3.VIII	18.VIII	28.VIII	7.IX	17.IV

инкубацию половину суток, вторая—1 сутки, третья—2 суток, четвертая—3 суток и пятая—4 суток.

Каждая партия состояла из 12 проб, всего в пяти партиях было 60 проб.

2. Грена ОРО × АСКОЛИ, отложенная в последних числах июня 1935 г. и не проходившая полного периода эстивации, вносилась на нормальную зимовку в нижеуказанные сроки: первая партия поступила на нормальную (100-дневную) зимовку с 7.X, вторая — 21.X, третья — 18.XI и четвертая — контроль — 31.XII.1935 г.

Каждая партия по истечении 100-дневной нормальной зимовки поступила на предварительную инкубацию, а потом на повторную зимовку (см. схему).

3. С целью большего обоснования влияния повторной зимовки на качество грены и жизнеспособности червей гибридная гrena ОРО × АСКОЛИ разбивалась на две группы: основную и повторную. Основная группа сохранялась в повторной зимовке до 12 апреля и поступила на повторную инкубацию с того же числа, как весенняя выкормка, а вторая повторная группа поступила на инкубацию с 7 мая, как раннелетняя выкормка.

4. Определение стадии развития зародыша устанавливалось путем фиксации 100% формалином грены, взятой в тот или иной момент после предварительной инкубации, а также перед непосредственным выносом на повторную окончательную инкубацию.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

##### 1. Продолжительность второй инкубации

1. Партия снятия с повторной зимовки поступила на вторую инкубацию при температуре  $22 \pm 1^\circ$  и при влажности от 65—75%.

Период с момента выноса грены с повторной зимовки до вылупления первых червячков считается второй инкубацией. Ее продолжительность для различных партий различна,

Время снятия грены ОРО × АСКОЛИ с нормальной зимовки и помещения на предварительную инкубацию, а также снятия с предварительной инкубации и помещения на повторную зимовку

№ партии	№ пробы		Поступление на предварительную инкубацию	Продолжительность предварительной инкубации в сутках	Дата поступления на повторную зимовку
	основная группа	повторная группа			
I	1	6	17.I.1936	0,5	17.I.1936
	2	7		1,0	18.I.1936
	3	8		1,5	18.I.1936
	4	9		4,0	21.I.1936
	5	10		7,5	24.I.1936
II	11	16	31.I.1936	0,5	31.I.1936
	12	17		1,0	1.II.1936
	13	18		1,5	1.II.1936
	14	19		4,0	6.II.1936
	15	20		7,0	9.II.1936
III	21	26	21.II.1936	0,5	21.II.1936
	22	27		1,0	21.II.1936
	23	28		1,5	22.II.1936
	24	29		4,0	25.II.1936
	25	30		7,0	28.II.1936

Время снятия грены ОРО × АСКОЛИ с повторной зимовки и поступления на повторную инкубацию

№ партии	Основная группа		Повторная группа		
	№ пробы	поступление на повторную инкубацию	№ партии	№ пробы	поступление на повторную инкубацию
I	1—5	12.IV.1936	I а	6—10	7.V.1936
II	11—15	12.IV.1936	II а	16—20	7.V.1936
III	21—25	12.IV.1936	III а	26—30	7.V.1936

Примечание. Контрольная ОРО × АСКОЛИ поступила на инкубацию 12 апреля 1936 г.

так, например для 0,5 и 1,0-суточной предварительной инкубации в зависимости от длины повторной зимовки продолжительность второй инкубации снижается с 11 до 6,5 суток, а при предварительной инкубации в 3,5 и 4 суток снижается медленнее, падая с 7—8 до 6—7 суток.

Обратная зависимость наблюдается при больших сроках предварительной инкубации, например, при 4,5 и 5 сутках, где продолжительность второй инкубации с удлинением срока повторной зимовки удлиняется.

При продолжительности предварительной инкубации в 1,5, 2, 2,5 и 3 суток длительность второй инкубации обнаруживает минимум, падающий на область при повторной зимовке в 61—81 суток.

Отсюда следует, что продолжительность второй инкубации тесно связана как с продолжительностью предварительной инкубации, так и с повторной зимовкой, что объясняется следующими обстоятельствами. Как известно, через два часа после отложения грены в ней, по данным Грандори, образуются два blastomera, через 4 часа число

Таблица 1. Продолжительность второй инкубации в сутках. Китайская золотистая × Японская бивольтинная 107—1935 г.

Продолжительность предварительной инкубации в сутках	Продолжительность повторной зимовки														Примечание
	31	41	51	61	71	81	91	101	111	121	131	141	151		
0,5	11	10	9	9	9	9	7	7	7	8	0	0	0	Знак 0 показывает, что из грены черви не вышли и она снята с второй инкубации по истечении 20—25 суток	
1,0	11	10	9	9	9	9	8	8	6	6	0	0	0		
1,5	10	9	8	8	8	8	7	8	10	0	0	0	0		
2,0	10	9	9	8	8	8	7	8	10	0	0	0	0		
2,5	10	9	9	7	9	9	0	8	0	0	0	0	0		
3,0	9	9	7	7	8	7	8	0	0	0	0	0	0		
3,5	8	8	7	6	8	7	6	0	0	0	0	0	0		
4,0	7	7	6	6	7	7	0	0	0	0	0	0	0		
4,5	6	6	6	5	7	7	0	0	0	0	0	0	0		
5,0	6	6	6	5	7	7	0	0	0	0	0	0	0		

бластомеров в яйце бывает от 4 до 14, через 6 часов число бластомеров превышает 20. Через 10 часов бластомеры появляются на поверхности яйца, причем температура оказывает сильное влияние

на скорость всех этих процессов.

Указанные сроки относятся к грене, развивающейся при 28°. Через 16—17 часов после отложения в летней грене появляется первый намек на образование зародышевого диска. На 18-м часу зародышевый диск начинает погружаться внутрь желтка. Распадание массы желтка на желточные клетки начинается через 20 часов после отложения грены. Через 24 часа встречаются вполне сформированные желточные клетки, а к концу 26—28 часов весь желток распадается на отдельные клетки.

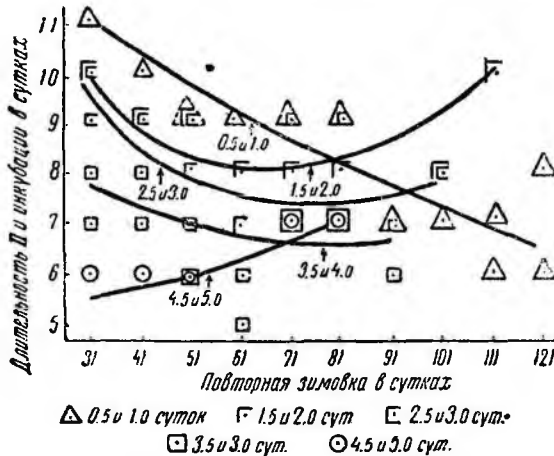


Рис. 1. Китайская золотистая × Японская бивольтинная 107

Слабо развитая первичная борозда появляется в зародышевом диске приблизительно через 30 часов. Первичная борозда дает начало новому образованию — нижнему зародышевому листку. С наружной стороны зародышевого листка в средней части тельца, там, где первичная борозда оказывается наиболее узкой, намечается метамерная исчерченность. Это наблюдается через 50 часов после откладки грены.

Весь процесс формирования зародыша протекает в течение всего летне-осеннего периода — эстивации, и, повидимому, в течение последующей диапаузы внешний вид зародыша не изменяется. Первичная борозда постепенно суживается и, наконец, исчезает. Поверхность зародыша в начале зимовки становится гладкой. Головная складка по сравнению с хвостовой развита больше, и тело зародыша несколько укорачивается; метамерная исчерченность нижнего зародышевого листка, намечавшаяся в предыдущий период, почти исчезает.

В этом состоянии зародыш находится в период диапаузы.

Дальнейшее развитие зародыша в грене по окончании диапаузы совпадает с весенним периодом жизни грены. Весь весенний период развития зародыша в Италии условно делят на 18 стадий.

Надо поэтому иметь в виду, что в зависимости от продолжительности предварительной инкубации зародыш в грене, поступающей на повторную зимовку, находится на различных стадиях эмбрионального развития (рис. 1).

Рассматривая кривые рис. 1 и табл. 1, видно, что в основном чем на более поздней стадии пошла гrena на повторную зимовку, тем скорее происходит оживление ее при выносе грены на повторную инкубацию до оживления. Однако ход кривых, связывающих продолжительность дооживления с продолжительностью пребывания на повторной зимовке, для различных стадий неодинаков. Специальными микроскопическими исследованиями стадии развития грены по методу Амелия Тонон—«Новый метод исследования яиц тутового шелкопряда, препарированных *in toto*»—нами было найдено, что зародыши, получившие под влиянием предварительной инкубации толчок к развитию, в зависимости от того, до какой стадии довел их этот толчок, по-разному продолжают вести себя при погружении их в низкую температуру на повторную зимовку.

Зародыши 2—4-й стадии (0,5- и 1-суточная предварительная инкубация) при помещении их на зимовку продолжают развиваться так, что чем дольше пребывание их на этой зимовке, тем короче период пребывания их в яйце во время повторной инкубации.

Зародыши, пошедшие на зимовку после 1,5, 2, 2,5 и 3 суток предварительной инкубации, оказывается, на повторной зимовке развиваются по тому же закону, но, начиная примерно с 71-го дня, пребывание их там начинает сказываться угнетающим образом, что влечет за собой поднятие кривых вверх (рис. 1), или, иными словами, больший период эмбрионального развития при второй инкубации получается, если гrena пробыла на повторной зимовке больше чем 71 сутки.

Наконец, гrena, пошедшая на зимовку на еще более поздней стадии, т. е. после 4,5 и 5 дней предварительной инкубации, на зимовке подвергается угнетению низкой температурой, уже начиная с самого короткого из испытываемых сроков пребывания, т. е. уже с 31-го дня и дальше показывают замедляющиеся темпы развития при второй инкубации.

## 2. Продолжительность второй инкубации породы Багдад × Японская бивольтинная 107 1936 г.

Этот опыт является кратким повторением только что описанного опыта с греней Китайской золотистой породы × Японской бивольтинной 107, в остальном техника проведения опыта была одинакова, отличались лишь очень сильно условия хранения грены на повторной зимовке.

Необходимо отметить, что в период повторной зимовки в зимовнике, начиная с 12.IV по 19.VI.1936 г., гrena хранилась при температуре +4, +7°. Начиная с 10.VI, в политермостате из-за повреждения льдохранилища произошли сильные колебания температуры в положительную сторону, что сильно отразилось на жизнеспособности грены и червей, подвергавшихся длительной повторной зимовке.

Как показывают табл. 2 и рис. 2, при одной и той же длительности предварительной инкубации и с удлинением продолжительности повторной зимовки длительность второй инкубации укорачивается.



Таблица 2. Багдад белая × Японская бивольтинная 107; продолжительность второй инкубации в сутках

Продолжительность предварительной инкубации в сутках	Повторная зимовка в днях				Примечание
	40	75	90	120	
0,5	9	5	2	0	0 означает, что черви выупились из грены в зимовнике
1,0	9	5	2	0	
2,0	8	4	1	0	
3,0	8	4	0	0	
4,0	8	2	0	0	

При одной и той же длительности повторной зимовки продолжительность второй инкубации с увеличением длительности предварительной инкубации уменьшается.

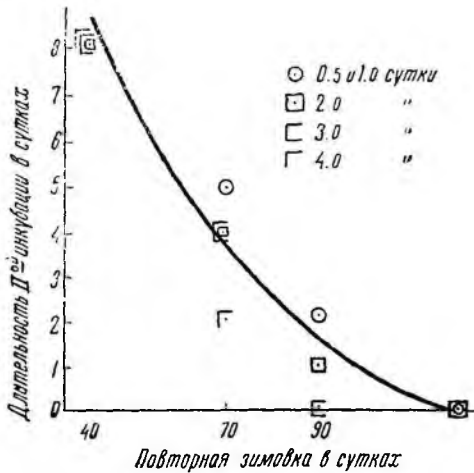


Рис. 2. Багдад × Японская бивольтинная 107

Сопоставляя данные 1935 и 1936 гг., необходимо отметить, что в 1936 г. на повторной зимовке, ввиду большой температуры, развитие шло гораздо быстрее, чем в 1935 г. Так, например, в 1936 г. грена 0,5- и 1-суточной предварительной инкубации после 90 дней зимовки при повторной инкубации требовала 2 дня до выхода, тогда как грена 1935 г. требовала 7,5 дней. Вследствие этого ход кривых 1936 г. разительно отличается от хода кривых 1935 г., что связано с тем, что в 1935 г. температура на зимовке была низкой, как было описано ниже, что в 1935 г. особым образом повлияло на различные стадии эмбриона.

### 3. Продолжительность второй инкубации ОРО × АСКОЛИ

Вторая инкубация основной группы гибрида ОРО × АСКОЛИ началась с 12.IV, а инкубация повторной группы той же породы началась с 7 мая. Как в первом, так и во втором случае грена после снятия с повторной зимовки немедленно поступила на вторую инкубацию при 22° и при влажности от 65 до 80%.

Из табл. 3 и рис. 3 видно, что при одной и той же продолжительности повторной зимовки продолжительность второй инкубации с удлинением предварительной инкубации укорачивается.

При одной и той же продолжительности предварительной инкубации длительность второй инкубации с удлинением продолжительности повторной зимовки удлиняется.

Разительно отличается действие повторной зимовки на грену ОРО × АСКОЛИ в отношении продолжительности второй инкубации ввиду того, что она не проходила полную эстивацию. Здесь для всех стадий, т. е. от 0,5- до 7-дневных, продолжительной инкубации оказалось закономерным удлинение продолжительности инкубации

Таблица 3. Продолжительность второй инкубации ОРО × АСКОЛИ 1936 г.

Группа	Повторная зимовка в днях	Продолжительность предварительной инкубации в днях				
		0,5	1,0	1,5	4,0	7,0
Основная . . . . .	48	10	10	10	7	7
	70	15	14,3	15	10	9
	84	15	13,5	15	12	11,3
Повторная . . . . .	74	10	9,3	9	9	10
	96	11,3	11	13	13	10,7
	110	13	13	13	11,6	11,6

Контрольная проба — 16 суток.

в связи с продолжительностью повторной зимовки. Этот эксперимент как основной, так и повторный показывает сходство с угнетением зимовки поздних стадий развития зародышей в основных опытах с греной Китайской золотистой × Японской бивольтинной 107 1935 год.. Понимание отличий от грены, прошедшей эстивацию, надо, видимо, искать в том, что эстивация вносит существенные изменения в состояние зародыша, а именно во время нее происходит образование зародышевой пластинки, тогда как в случае опыта ОРО × АСКОЛИ на зимовку шла грена, видимо, не прошедшая этого пути.

### З а к л ю ч е н и е

Грена, прошедшая нормальную эстивацию и зимовку, а потом подвергшаяся краткосрочной инкубации и повторной зимовке, дает сложную картину в зависимости продолжительности второй инкубации от продолжительности повторной зимовки и в зависимости от того, на какой стадии развития зародыш идет на повторную зимовку.

Если же грена не прошла полную эстивацию, т. е. идет на зимовку и потом на повторную зимовку на очень ранней стадии, то чем длительнее повторная зимовка, тем длиннее продолжительность второй инкубации, т. е. чем больше зимовка, тем сильнее ее угнетающее действие на зародыш, когда он переносится в условия инкубации.

#### 4. Процент вылупления червячков из грены

Процент вылупления червей из грены Китайская золотистая × Японская бивольтинная 107 в зависимости от продолжительности предварительной инкубации и повторной зимовки представлен в табл. 4 и рис. 5.

Для того чтобы получить картину зависимости процента вылупления яичек от того, на какой стадии предварительной инкубации она поступила на повторную зимовку, и от того сколько на этой зимовке она пребывала, нами были построены кривые для грены каждой группы предварительной инкубации, причем по оси абсцисс откладывалось время повторной зимовки, а по оси ординат — процент

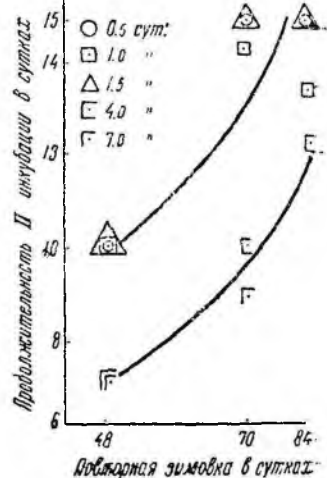


Рис. 3. ОРО × АСКОЛИ (основная группа) 1937

вылупления. Затем на уровне 50-процентного вылупления параллельно оси абсцисс была проведена линия. В месте пересечения ее с каждой

Таблица 4. Процент выхода червячков из грены породы Китайская золотистая × Японская бивольтинная 107

Продолжительность предварит. инкубации в сутках	Повторная зимовка в днях:													
	31	41	51	61	71	81	91	101	111	121	131	141	151	
0,5	74	74	72	76	70	67	57	36	37	24	9	6	1	
1,0	75	72	79	73	69	65	53	27	25	14	6	2	0	
1,5	73	70	66	70	64	60	49	17	23	10	3	1	0	
2,0	73	68	67	63	54	46	30	8	11	3	2	1	0	
2,5	24	37	15	17	12	5	1	3	0	3	1	0	0	
3,0	27	33	60	54	41	25	9	4	2	0	0	0	0	
3,5	72	67	68	61	52	39	15	2	3	0	0	0	0	
4,0	71	70	62	59	48	39	15	3	1	0	0	0	0	
4,5	68	70	65	59	48	36	7	1	0	0	0	0	0	
5,0	67	63	67	44	31	12	4	0	0	0	0	0	0	

Примечание: 0 означает, что гrena не ожила.

из кривых был опущен перпендикуляр на ось абсцисс, который позволил таким образом найти точку продолжительности повторной зимовки, при которой вылупляется 50% яиц.

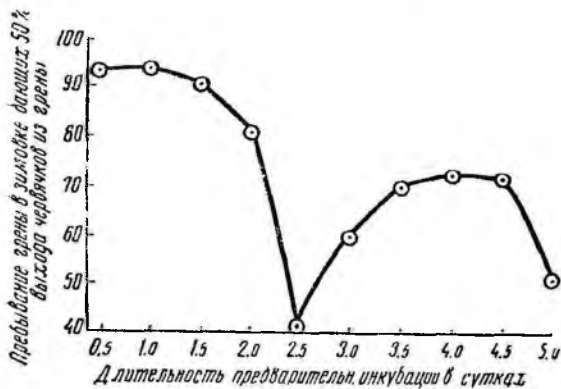


Рис. 4. Китайская золотистая × Японская бивольтинная 107 1935 г.

варительной инкубации она резко падает и начинает подниматься при более продолжительной предварительной инкубации. Интересно сопоставить с этими данными биоцикличность жаростойкости грены, которая описана Гаузе и Алпатовым (1934). Эти авторы нашли, что гrena в начале весеннего развития дает высокую стойкость, затем она падает, а в дальнейшем опять повышается ко времени выхода червей из яиц.

Это подтверждает выводы Мизуно Тоцугоро, который указывает, что процент вылупления червячков при помещении грены при различных стадиях развития зародыша изменяется по стадиям по мере удлинения периода охлаждения.

Результаты подсчета процента вылупления червей из грены Багдад белая × Японская бивольтинная 107 сведены в табл. 5.

Переходим к результатам опыта 1936 г., являющимся лишь кратким повторением опытов 1935 г. Как уже было указано выше, повторная зимовка 1936 г. проходила при более высокой температуре, а предварительная инкубация в 1936 г. была построена так, что

партии подвергались ей в течение 0,5, 1, 2, 3 и 4 суток. Тогда как в 1935 г. интервалы были на всем протяжении равны 0,5 суткам, картина получалась не столь подробная, как в 1935 г. (табл. 5 и рис. 5).

Т а б л и ц а 5. Багдад белая × Японская бивольтинная 107 1936 г.

Предварительная инкубация в днях	Повторная зимовка в днях			
	40	70	90	120
0,5	86,0	85,1	85,4	81,3
1,0	85,6	86,2	83,7	83,0
2,0	88,2	84,1	83,9	80,6
3,0	88,9	83,3	71,5	66,3
4,0	87,3	81,2	65,7	59,3

При этом надо отметить, что ввиду все же хорошей оживляемости грены 1936 г. нам пришлось взять линию не 50% оживляемости, а 85%.

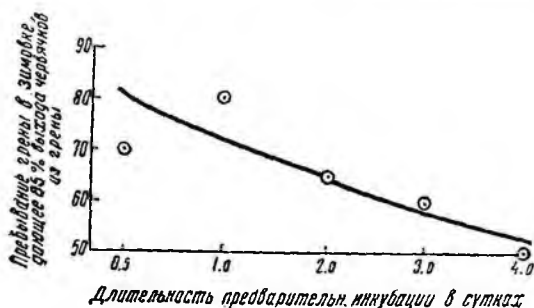


Рис. 5. Багдад × Японская бивольтинная 107 1936 г.

Можно сделать вывод, что, как и в опытах 1935 г., гrena, немного продвинувшаяся в своем развитии, хуже переносит длительную повторную зимовку.

Результаты исследования грены ОРО × АСКОЛИ приведены в табл. 6. и рис. 6.

Т а б л и ц а 6. Процент выхода червячков из грены ОРО × АСКОЛИ 1936 г.

Группа	Повторная зимовка в днях	Предварительная инкубация в днях				
		0,5	1,0	1,5	4,0	7,0
Основная . . . . .	48	39,7	88,2	83,0	84,7	35,3
	70	98,9	91,4	90,1	81,2	32,3
	84	95,2	94,2	96,3	92,6	68,9
Повторная . . . . .	74	86,9	87,6	86,1	82,8	36,0
	96	61,7	45,5	91,8	75,4	27,6
	110	91,4	97,2	91,2	97,7	81,6

Результаты исследования процента вылупления как в таблице, так и на рисунке разбиты на основную и повторную группы.

Эти данные основной и повторной группы позволяют прийти к выводу о том, что в случае эстивационной грены, после нормальной зимовки подвергшейся разной продолжительности предварительной инкубации (в 0,5, 1,0, 1,5, 4,0 и 7,0 суток), оживляемость при удлинении повторной зимовки в общем увеличивается.

Как и в выше описанных опытах 1935 и 1936 гг. с прошедшей нормальную зимовку греней, здесь также обнаруживается, что более поздние стадии зимуют хуже, чем стадии ранние.

Условия зимовки и процент выхода червячков из грены. Теперь остановимся вкратце на условии хранения грены при повторной зимовке в Японии.

Поставленный опыт Мизуно Тоцугоро в 1915 г. об оптимальных температурах и времени охлаждения грены ставил своей задачей выяснение зависимости оживания грены, выносливости грены к охлаждению от температуры ее хранения и от того, в какой стадии она на хранение поступает.

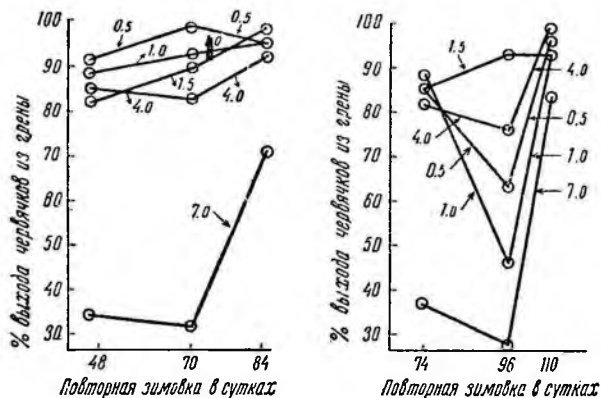


Рис. 6. ОРО × АСКОЛИ (основная группа) 1936 г. ОРО × АСКОЛИ (повторная группа) 1936 г.

Кроме процента выхода червячков, он определял дружность выхода, т. е. вариацию выхода во времени. Ввиду того, что эти данные Мизуно Тоцугоро даны в переводе Михайлова без какой-либо их графической обработки, позволяющей достаточно хорошо обозреть весь большой цифровой материал, приводимый в работе, мы решили привести здесь произведенную нами обработку.

Материалом для опыта послужила бивольтинная порода Ямотан-шики, отложенная 22.VIII. 1915 г., которая хранилась в зимовнике; после 20.I исследовалось состояние развития зародыша и грена вновь помещалась в зимовник при температуре  $-2,5^{\circ}$ ,  $0^{\circ}$ ,  $+2,5$  и  $+5^{\circ}$ , по истечении тех или иных сроков она подвергалась инкубации при  $24^{\circ}$  в количестве 28 кладок от каждой партии.

Результаты сведены по двум принципам: в группы объединены опыты: 1) когда различные стадии развития зародыша были подвергнуты определенной температуре зимовки; 2) когда определенная стадия развития зародыша была подвергнута действию различных температур.

Мы обработали отдельно как опыт первой, так и второй группы.

По принципу того, что описано нами выше для выхода червячков из грены Китайской золотистой × Японской бивольтинной 107, на графиках, где по оси ординат откладывалось время зимовки, а на оси абсцисс процент вылупления, на уровне 50% вылупления параллельно оси абсцисс была проведена линия. В месте пересечения ее с каждой из кривых был опущен перпендикуляр на ось абсцисс, который позволил нам найти точку длительности зимовки, при кото-

рой процент вылупления грены составляет 50. Полученные положения точек нанесены на диаграмму (рис. 7), которая показывает зависимость жизнестойкости грены ранней стадии развития при помещении ее на длительную зимовку. Стадии развития зародыша в Японии обозначаются условными символами, отличными от принятых в Италии. Кривые наглядно показывают, что ранние стадии на зимовке дают гораздо более высокую выживаемость, чем поздние зимовки.

Затем ярко сказывается роль температуры на зимовке. Наибольший процент выхода червей из грены может быть получен в основном тогда, когда гrena хранилась при  $0^{\circ}$ , затем идет  $+2,5$ ,  $-2,5^{\circ}$  и  $+5^{\circ}$ . Для IVб стадии эти отношения несколько иные.

Нужно отметить, что кривые второй группы опытов походят на приведенные нами здесь кривые и поэтому мы нашли излишним помещать их здесь.

### Общее заключение

Сопоставляя результаты описанных опытов 1935 и 1936 гг., можно прийти к следующим ниже выводам, имеющим практическое значение.

1. Лучшими сроками предварительной инкубации при желании получить 40-дневную повторную зимовку надо считать 0,5, 1,2, 3 и 4 суток, а для 90-дневной зимовки 0,5 и 1 сутки.

2. Продолжительность второй инкубации тесно связана с длительностью предварительной инкубации и длительностью повторной зимовки в случае грены, проходившей нормальную основную зимовку таким образом, что при небольшой продолжительности предварительной инкубации, т. е. для ранних стадий зародыша, с удлинением повторной зимовки длительность второй инкубации укорачивается, а для поздних стадий, т. е. при длительной предварительной инкубации, продолжительность второй инкубации с удлинением продолжительности повторной зимовки увеличивается.

3. При одной и той же продолжительности предварительной инкубации и с удлинением периода повторной зимовки продолжительность второй инкубации эстивационной грены удлиняется.

4. Чувствительность грены к низкой температуре связана со стадийностью зародыша. Поздние стадии развития зародыша хуже переносят повторную зимовку, чем стадии развития ранние.

5. Процент вылупления червячков из грены по мере удлинения периода охлаждения грены падает.

6. При одной и той же продолжительности предварительной инкубации процент вылупления червячков из эстивационной грены с удлинением повторной зимовки увеличивается в отличие от того, что дает гrena, проходившая нормальную эстивацию.

7. Лучшим сроком продолжительности повторной зимовки для опыта 1935 г. является 40 и 90 суток, а для эстивационной грены опыта 1936 г. — 84 и 110 суток.

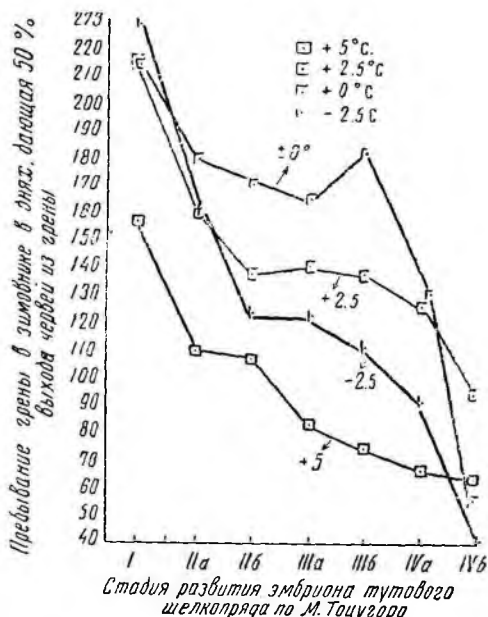


Рис. 7. Бивольтинная Ямотанишики

## ЛИТЕРАТУРА

1. Зароченцев М. Т., Применение искусственного холода в шелководстве, Тифлис, 1911.—2. Лемери Е., цитировано по книге Зароченцева.—3. Поярков Э. Ф., Тутовый шелкопряд, Ташкент, 1929.—4. Шавров П., Справочная книга русского шелководства, Тифлис, 1896.—5. Гаузе Г. Ф. и Алпатов В. В., Ученые записки, в.2, МГУ, 1934.—6. Amelia Topon, Annuario della R. Staz. Vac. di Padova, Vol. XLVII, 1934.

## THE REPEATED WINTERING AND THE EMBRYONAL DEVELOPMENT OF THE SILK WORM

by Z. S. Effendiev

Azerbaijan Silk worm culture station and the Laboratory of Ecology,  
Institute of Zoology, University of Moscow

In our experiments carried out in the years 1935 and 1936, an attempt was made to discover a method of rearing silk worms of monovoltine races of the silk worm throughout the whole breeding season. As a material for experimentation hybrid eggs of the golden chinese race  $\times$  Japanese bivoltine No. 107 were used in 1935, while in 1936 the material consisted of eggs of the Bagdad white race  $\times$  Japanese No. 107 and of the Oro  $\times$  Ascoli race.

Here are the practical conclusions which can be made on the basis of our experiments as well of calculation of observations of some Japanese investigators.

1. In order to obtain a 40-days long repeated wintering the optimal duration of a preliminary incubation is that of 0.5, 1, 2, 3 and 4 days, while for a 90 days long wintering an incubation of 0.5-1 day should be recommended.

2. The duration of the second incubation is closely correlated with the duration of the preliminary incubation and that of the repeated wintering in case of eggs which were exposed to a normal wintering. This means that in case of a short preliminary incubation or for the early stages of development parallel to the increase of the repeated wintering goes the reduction of the period of the second incubation; on the other hand, in case of a long preliminary incubation or for the advanced stages of development the increase of the duration of the second incubation runs parallel to the increase of the period of the repeated wintering.

3. For one and the same duration of the preliminary incubation of the estivation eggs the increase of the duration of the repeated wintering is positively correlated with the duration of the second incubation.

4. The resistance of the embryo to low temperature depends upon the stage of development. The advanced stages withstand the repeated wintering better than the early stages.

5. The percentage of worms hatching out of the eggs decreases in relation to the increase of the period of wintering.

6. For one and the same duration of the preliminary incubation the percentage of hatching of the estivation eggs grows parallel to the increase of the repeated wintering.

7. The optimal duration of the repeated wintering for the experiments of the year 1935 seems to be 40 and 90 days, while for the estivation eggs of the year 1936 it is equal to 84 and 110 days.

## ВЛИЯНИЕ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ НА СОСТОЯНИЕ ПАРАЗИТОФАУНЫ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ

Л. И. Маркова

Из лаборатории зоологии беспозвоночных Ленинградского государственного университета и лаборатории зоологии беспозвоночных Петергофского биологического института (зав.—проф. В. А. Догель)

### I. ВВЕДЕНИЕ

Целью настоящей работы является выяснение влияния зимней спячки на состояние паразитофауны летучих мышей.

Как известно, летучие мыши 6—7 месяцев в году проводят в состоянии спячки, причем температура тела их падает до 7° и все жизненные процессы сильно замедляются. Это можно видеть по потере веса мышей во время зимней спячки.

Исследуемый вид *Eptesicus nilssonii*, например, за время зимней спячки теряет в весе 30%.

В литературе почти не имеется данных по интересующему нас вопросу. Бенеден (1873) установил, что кишечные трематоды летучих мышей впадают в спячку вместе с хозяином. Бенеден, однако, не подвергнул детальному эколого-статистическому обследованию это явление и, кроме того, совершенно не выяснил влияния спячки на эктопаразитов и на состояние половой системы паразитов.

### II. МАТЕРИАЛ

Основным объектом исследования является северный кожанок *Eptesicus nilssonii* (Syn. *Amblyotus nilssonii*), который представлен как взрослыми, так и молодыми формами. К молодым формам я отношу только что рожденных, еще не оторвавшихся от матери детенышей и сосунков, которые от матери уже оторвались, но питаются еще молоком и к питанию насекомыми не перешли.

Для сравнения был взят вид летучей мыши *Plecotus auritus* (ушан), живущий в одинаковых условиях с *Eptesicus nilssonii*.

По видовому составу паразитофауны оба эти вида ничем не отличаются.

Летний материал собран в Старом Петергофе на чердаках и несколько штук из дупла, зимний в Саблинских пещерах и отчасти в Старом Петергофе (несколько штук из подвала главного здания биологического института).

Всего вскрыто 130 экземпляров, из них *Eptesicus nilssonii* взрослых—84, молодых—24, *Plecotus auritus* взрослых—21, молодых—1.

Количество вскрытых летучих мышей по месяцам представлено в табл. 1.

По полу вскрытые экземпляры распределялись следующим образом:

*Eptesicus nilssonii* самок—57, самцов—27.

*Plecotus auritus* самок—16, самцов—5.



Таблица 1

Исследуемые животные	Январь	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Ноябрь
<i>Eptesicus nilssonii</i> взрослые . . . .	20	14	6	21	11	5	7
<i>Eptesicus nilssonii</i> молодые . . . . .	—	—	—	13	9	1	—
<i>Plecotus auritus</i> взрослые . . . .	10	2	—	—	1	1	7
<i>Plecotus auritus</i> молодые . . . . .	—	—	—	—	1	—	—

### III. МЕТОДИКА РАБОТЫ

#### 1. Добывание материала

Добывать материал и зимой, и летом было очень трудно. Зимой приходилось снаряжать целую экспедицию в Саблинские пещеры. Нами были обследованы следующие пещеры: со 2-й по 5-ю пещеры правого берега р. Тосно, считая вправо от моста, и самая большая пещера на левом берегу Тосно. В пещерах летучие мыши выбирают сухие и каменные своды, прикрепляются там к стенам и потолку и висят вниз головой. Пойманная мышь сейчас же помещалась в отдельную баночку, которая завязывалась марлей. Мыши оставались в банках до утра, а утром после осмотра на эктопаразитов взвешивались и затем вскрывались. Вскрытие всегда было полным. Прежде всего брались мазки крови (из сердца) на кровепаразитов, а затем уже производился просмотр всех внутренних органов. Дважды мне приходилось оставлять мышей на 3—4 суток, и они все это время спали, не просыпаясь, несмотря на то, что в комнате было 8—10° тепла. Но как только банку брали в руки и выносили на свет, они сразу же просыпались.

Летом материал добывался главным образом с чердаков.

#### 2. Консервирование и обработка материала

Кровяные мазки после подсыхания фиксировались метиловым спиртом и окрашивались по Гимза.

Фиксирование Trematodes в основном производилось спиртом, частью Ценкером.

Nematodes фиксировались спиртом и в некоторых случаях жидкостью Барбагалло. Определение материала проводилось по тотальным препаратам в молочной кислоте.

Все эктопаразиты фиксировались спиртом и некоторые (часть *Spirinturnix plecoti*) жидкостью Carnoy.

Определение клещей производилось В. В. Редикорцевым, мух—А. А. Штакельбергом, блох—частично Аргиропуло, клопов—А. Н. Кириченко, которым я выражаю глубокую благодарность.

Обработка всего остального материала проводилась мной.

### СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

#### А. Эндopазиты

Эндopазиты представлены шестью видами паразитических червей, относящихся к Trematodes (3 вида) и Nematodes (3 вида) и встречающихся только у взрослых летучих мышей. Кровепаразиты обнаружены не были.

## I. Trematodes

1. *Lecithodendrium ascidia* Looss, 1896. Встречаются в Европе у *Rhinolophus ferrum-equinum*, *Rhinolophus hipposideros*, *Rhinolophus hipposideros*, *Myotis dasycneme*, *Myotis daubentonii*, *Myotis mystacinus*, *Myotis nattereri*, *Plecotus auritus*, *Nyctalus noctula*, *Pipistrellus pipistrellus*, *Pipistrellus nathusii*, *Eptesicus serotinus* и *Vespertilio murinus*.

Эти трематоды встречаются в больших количествах на протяжении всего кишечника, причем во второй половине кишечника их больше.

Частота встречаемости *Lecithodendrium ascidia* у *E. nilssonii*—78,5%, у *Plecotus auritus*—42,8%. Средняя интенсивность инфекции у *Eptesicus nilssonii*—52,8, у *Plecotus auritus*—25,4. Максимальная интенсивность инфекции у *Eptesicus nilssonii*—53,8, у *Plecotus auritus*—141 экземпляров в одной мышце.

2. *Lecithodendrium ascidioides* Looss, 1896. Встречаются в Европе у *Rhinolophus hipposideros*, *Rhinolophus hipposideros*, *Myotis subulatus*, *Nyctalus noctula*, *Eptesicus serotinus* и *Vespertilio murinus*.

Частота встречаемости *Lecithodendrium ascidioides* у *Eptesicus nilssonii*—78,5%, у *Plecotus auritus*—76,2%. Средняя интенсивность инфекции у *Eptesicus nilssonii*—104,8, у *Plecotus auritus*—82,3. Максимальная интенсивность инфекции у *Eptesicus nilssonii*—979, у *Plecotus auritus*—308 экземпляров в одной мышце.

3. *Plagiorchis vespertilionis* Looss, 1896. Встречаются в Европе у *Rhinolophus ferrum-equinum*, *Rhinolophus hipposideros*, *Rhinolophus hipposideros*, *Molossus rufus*, *Promops nasutus*, *Myotis dasycneme*, *Myotis daubentonii*, *Myotis emarginatus*, *Myotis mystacinus*, *Myotis nattereri*, *Plecotus auritus*, *Nyctalus noctula*, *Pipistrellus pipistrellus*, *Eptesicus serotinus*, *Vespertilio discolor*, *Vespertilio lasiopterus* и *Vespertilio murinus*.

У *Eptesicus nilssonii* встречается очень часто, тогда как у *Plecotus auritus* из 23 вскрытых он был обнаружен всего 2 раза по одному экземпляру. Частота встречаемости у *Eptesicus nilssonii*—62%. Средняя интенсивность инфекции—16,5. Максимальная интенсивность инфекции—98 экземпляров в одной мышце.

## II. Nematodes

1. *Histiostrongylus tipula* van Beneden, 1873. Этот вид паразитирует в кишечнике летучих мышей, причем взрослые паразиты находятся в передней части, а молодые—в задней части кишечника.

В исследованных двух видах летучих мышей этот вид встречается очень редко. Частота встречаемости у *Eptesicus nilssonii*—6,54%, у *Plecotus auritus*—18,1%. Средняя интенсивность инфекции у *Eptesicus nilssonii*—8, у *Plecotus auritus*—9,5. Измерения показывают, что длина тела *Histiostrongylus tipula*, встреченных мной, почти в два раза превышает длину тела этого вида, встреченных Бенеденом у *Vespertilio daubentonii*, *Vespertilio murinus*, *Nyctalus noctula*.

По Бенедену, длина тела паразита равна для самцов 1 мм и для самок 1,5—2 мм, тогда как у моих экземпляров длина тела равна для самцов 2,4 мм и для самок 3,4 мм. Длина спикул—0,27 мм, длина рулька спикул—0,069 мм.

Это различие в величине зависит, вероятно, от влияния климата или же от физиологии хозяина. У *Eptesicus nilssonii* самцы были

обнаружены только зимой, у *Plecotus auritus* мне этого проверить не удалось, так как летом было вскрыто только 2 мыши, в которых паразит вообще не встречен.

Самки были обнаружены и летом, и зимой, причем как летом, так и зимой они были на разных стадиях развития. У *Plecotus auritus* все зимние самки *Histiogstrongylus tipula* были молодые (табл. 2).

Таблица 2

Вид исследуемой летучей мыши	Сезон	Количество самок с яйцами				Молодые без яиц	Самцы
		с 1 яйц.	с 2 яйц.	с 3 яйц.	с 4 яйц.		
<i>Eptesicus nilssonii</i> . . . . .	Лето	—	4	2	2	9	—
» » . . . . .	Зима	3	4	—	—	12	20
<i>Plecotus auritus</i> . . . . .		17	—	—	—	—	21

Тот факт, что самцы встречены только зимой, может говорить за то, что они развиваются поздней осенью, достигают половой зрелости, а ранней весной еще в апреле (за несколько дней до вылета и в первые 2—3 дня после вылета) оплодотворяют самок и погибают. К сожалению, *Histiogstrongylus tipula* встречаются редко и поэтому определенно этого сказать нельзя.

5. *Capillaria speciosa* v. *Beneden*, 1873 (Syn. *Trichosoma speciosa* v. *Beneden*, 1873). Встречается в Бельгии у *Rhinolophus ferrum-equinum*, *Rhinolophus hipposideros*, *Miniopterus schreibersii*, *Myotis dasycneme*, *Myotis daubentonii*, *Myotis mystacinus*, *Myotis nattereri* и *Vespertilio serotinus*.

Встречены у *Eptesicus nilssonii* в количестве 3 экземпляров—2 самца и 1 половозрелая самка с массой яиц.

Паразитирует в желудке и в самом начале кишечника. Длина самок 20 мм, самцов 11 мм. Женское половое отверстие находится посредине тела. Влагалище может частично выворачиваться. Длина яиц 0,25 мм. Длина самок 21 мм, длина самцов 8,9 и 9,2 мм.

6. *Capillaria* sp. Эту форму капиллярии до вида определить не удалось. Встречается в мочевом пузыре очень редко. Встречена в двух *Eptesicus nilssonii* в количестве 5 особей.

## В. Эктопаразиты

Эктопаразитов на летучих мышах обнаружено 11 видов: клещей—4 вида, мух—2 вида, блох—4 вида и клопов—1 вид.

Эктопаразиты были обнаружены как на взрослых, так и на молодых мышах.

### 1. Клещи *Ascarina*

1. *Spinturnix plecoti* *Oudemans*, 1902. Встречается в Европе на *Plecotus auritus*.

Величина тела 0,9—1 мм. У этого живородящего клеща известны только самки. Отсутствие самцов у данного вида очень интересно, так как у других видов этого рода самцы описаны.

*Spinturnix plecoti* паразитирует на летательной перепонке летучей мыши, где их можно встретить ползающими или сидящими в том или ином месте летательной перепонки.

Встречаются они очень часто.

Частота встречаемости на *Eptesicus nilssonii* — 42%, на *Plecotus auritus*—87%.

Интенсивность инфекции на *Eptesicus nilssonii*—3,3, на *Plecotus auritus*—4,5 экземпляров на одну мышь. Средняя частота встречаемости на взрослых *Eptesicus nilssonii*—33,3%, на молодых—54,1%. По времени года частота встречаемости на взрослых *Eptesicus nilssonii* изменяется следующим образом: в апреле она равна 30,8%, в мае—66,6%, летом—42,16% и зимой—33,3%. Эти цифры свидетельствуют о том, что *Spinturnix plecoti* наибольшего развития достигают в мае, а затем к зиме частота встречаемости спадает и достигает почти апрельского уровня. Это говорит за то, что самки *Spinturnix plecoti* в основном в мае рожают детенышей. Рождают они сразу по 1—3—5 маленьких нимф. К концу мая самок с эмбрионами уже не остается. Затем в течение июня, июля и августа самки, вероятно, оплодотворяются и появляются вновь эмбрионы, которые должны будут родиться только в следующем году. Так, частота встречаемости самок с эмбрионами в июне—38,4%, в июле—34,2%.

Частота встречаемости самок *Spinturnix plecoti* с эмбрионами на взрослых—31,9%, на молодых—22,2%.

С момента появления детенышей у *Eptesicus nilssonii* и заселения их *Spinturnix plecoti* сильного падения в интенсивности инфекции на взрослых не наблюдается. Так, интенсивность инфекции на молодых *Eptesicus nilssonii*—4,8, на взрослых за этот период—3,8 экземпляров на 1 мышь.

2. *Leiognathus uncinatus* Canestrini, 1885 (*Syn. Liponyssus uncinatus* Canestrini, 1885). Найден в Италии. Типичным хозяином до сих пор был *Rhinolophus euryale*. В моем материале этот вид клеща встречается в массовом количестве—*Eptesicus nilssonii* и *Plecotus auritus*, таким образом, являются новыми хозяевами для *Leiognathus uncinatus*.

Частота встречаемости *Leiognathus uncinatus* на взрослых *Eptesicus nilssonii*—72,3%, на молодых—66,6%; на *Plecotus auritus*.—43,5%.

Средняя интенсивность инфекции на взрослых *Eptesicus nilssonii*—17,6, на молодых—8,75; на *Plecotus auritus*—9,4. Максимальная интенсивность инфекции у взрослых *Eptesicus nilssonii*—154, у молодых—29; на *Plecotus auritus*—45 экземпляров на 1 мышь.

3. *Myobia chiropteralis* Michael, 1884. Встречается в Англии и Франции на *Rhinolophus hipposideros*, *Pipistrellus pipistrellus*.

Встречается на *Eptesicus nilssonii* очень редко, причем только на взрослых. Из 83 обследованных *Eptesicus nilssonii* 9 были заражены в среднем 2 экземплярами.

4. *Labidocarpus minor* Rallinat u. Trouessart, 1897. Встречается во Франции на *Rhinolophus ferrum-equinum*. Самки живородящие. Длина тела 0,3 мм.

Этот клещ встречен на *Plecotus auritus* один раз в количестве 30 штук: 15 копулирующих парочек. *Plecotus auritus* является для этого клеща новым хозяином. В отличие от *Spinturnix plecoti* *Labidocarpus minor* в течение зимы активно живет, питается и даже размножается.

## II. Двукрылые Diptera Nycteribiidae (куклородные мухи)

5. *Nycteribia pedicularia* Latreille, 1805. Встречается в Англии, Бельгии, Австрии, Франции, Испании, Марокко, Тунисе, Формозе на *Rhinolophus hipposideros*, *Miniopteras schreibersii*, *Myotis saraccini*, *Myotis dasycneme*, *Myotis daubentonii*, *Myotis longipes*, *Myotis oxignathus*, *Nyctalus noctula*, *Eptesicus serotinus*.

Этот вид встречен на зимних *Eptesicus nilssonii* 3 раза, один раз в количестве 7 экземпляров. Всего встречено *Nycteribia pedicularia* 10 экземпляров; из них 3 самца и 7 самок.

6. *Penicilidia monoceras* Speiser, 1897. *Penicilidia monoceras* до сих пор встречались только в Германии (Восточная Пруссия) на *Vespertilio discolor*, *Vespertilio lasiopterus*, *Vespertilio murinus*.

Этот вид указывается в СССР впервые, причем на новом для него хозяине—*Eptesicus nilssonii*.

К сожалению, встречен только один взрослый самец.

### III. Блохи *Aphaniptera*

7. *Ischnopsylla variabilis* Wagner, 1898. Встречаются в СССР в Воронеже, Саратове и Калининне на *Vesperugo nathusii*, *Plecotus auritus*, *Pipistrellus abramus*, *Pipistrellus nathusii*, *Pipistrellus pipistrellus*.

На *Eptesicus nilssonii* этот вид встречается очень редко. Из 109 обследованных *Eptesicus nilssonii* они были найдены только на 7 экз., что составляет 6,5%; паразит встречался только на взрослых. Частота встречаемости этого вида на *Plecotus auritus*—2,3% со средней интенсивностью заражения по 1 экземпляру на мышшь.

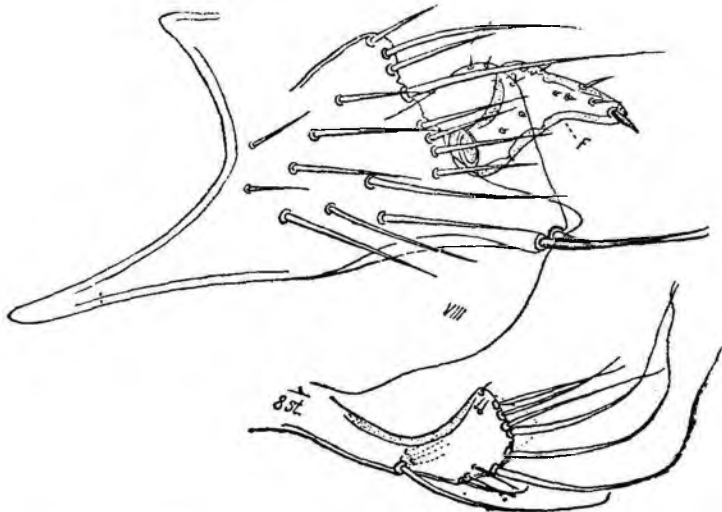


Рис. 1. Апикальный край 7-го стернита *Myodopsylla tricelis rossica*

8. *Ischnopsylla obscura* Wagner, 1898. Встречается в СССР в Воронеже, Калининне и Ленинградской области на *Vespertilio murinus*, *Vespertilio discolor*.

Встречены только на *Eptesicus nilssonii*. Частота встречаемости 5,5%. На молодых найден только 1 самец, на взрослых—5 самок с яйцами и 1 самец.

9. *Myodopsylla tricelis rossica*, subsp. n. Род *Myodopsylla* широко распространен в Америке, где представлен рядом видов. Впервые его присутствие в Евразии было установлено К. Jordan, который в 1929 г. по сборам Н. М. Iettmer описал из Маньчжурии (Нунки-анга) новый вид *M. tricelis* (*Novit-zoolog.* XXXV, p. 162). Мною найдена одна самка этого вида на *Eptesicus nilssonii*. Рядом мелких признаков она отличается от маньчжурской формы и может быть описана в качестве подвида последней. Отличия сводятся к иному очертанию апикального края 7-го стернита (см. рис. 1). На наружном крае задних голени 2 ряда щетинок: 11—12 по заднему краю, 5 примерно по середине. Кроме того, в конечной половине переднего края задней голени еще один неполный ряд из 4 щетинок. Впереди

ряда щетинок на поверхности 7-го стернита (у вентральной линии) — по 1 щетинке с каждой стороны.

10. *Ischnopsyllus hexactenus* Kolenati, 1857. Встречается эта форма очень редко. На *Eptesicus nilssonii* обнаружено 2 самки с яйцами, 1 самка без яиц и 1 самец, на *Plecotus auritus* — 1 самка с яйцом, 1 самка без яйца и 3 самца.

#### IV. Клопы (Rhynchota)

11. *Cimex lectularius* L. Клопы встречаются на летучих мышах очень редко, только в то время, когда самки большую часть времени проводят на чердаке с детенышами. Мне встретилось всего 3 клопа на 3 мышах. Клопы, по любезному определению Кириченко, оказались принадлежащими к виду *Cimex lectularius*, т. е. являются обычными постельными клопами.

#### ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

##### 1. Влияние зимней спячки на эндопаразитов

Резкое изменение окружающей среды во время зимней спячки влияет на понижение жизненного тонуса хозяина, что очень сильно отражается и на паразитах. Рассмотрим влияние зимней спячки на трематод летучих мышей, так как здесь зависимость эта проявляется яснее всего. Кроме того, трематоды встречаются в больших количествах, а потому дают массовый материал для заключения.

Встречающиеся в летучих мышах как *Lecithodendrium ascidia*, так и *L. ascidioides* распространены совершенно одинаково у обоих хозяев — у *Eptesicus nilssonii* и *Plecotus auritus*. О третьей встреченной форме *Plagiorchis vespertilionis* этого сказать нельзя, так как у *Plecotus auritus* она встречается, как было уже сказано, очень редко.

Все три вида трематод в различных сезонах встретились на всех стадиях своего развития, что иллюстрируется табл. 3, 4 и 5.

Деление половозрелых трематод на группы проводится в таблицах вследствие того, что степень половой зрелости исследованных трематод весьма различна. Самым характерным для такого деления оказалось наличие количества яиц в матке: у некоторых они в очень небольших количествах, у других, наоборот, матка сплошь набита яйцами.

Для вычисления состояния половой зрелости трематод по сезонам было взято по 5 летучих мышей из каждого сезона.

Как зимой, так и в апреле (до вылета) трематоды встречаются на всех стадиях развития. Зимой летучие мыши не питаются, а поэтому следовало бы ожидать или отсутствия трематод, или же наличия только половозрелых форм с массой яиц.

Большой процент молодых *Plagiorchis vespertilionis* (47%) зимой и пестрота состава двух других видов трематод с несомненностью указывают, что с момента начала спячки трематоды претерпевают, по видимому, полную остановку в развитии. Зимой поэтому наблюдается тот состав по половой зрелости, который у них был перед впадением в спячку.

Подразделение времени на апрель, май, лето и зиму проводится вследствие того, что это наиболее интересные отрезки времени для изучения состояния половой зрелости паразитов, в которые нами и брались пробы.

Апрель — период перед пробуждением летучих мышей и вылетом их из зимних квартир.

Май — первые дни вылета, начало питания и изменения в состоянии половой зрелости и частоты встречаемости паразитов.

Лето и зима берутся целиком, так как существенных изменений в течение всего летнего и всего зимнего периода не происходит.

Соотношение половозрелых и неполовозрелых трематод у *Eptesicus nilssonii* в процентах по сезонам

Таблица 3. У *Lecithodendrium ascidia*

Сезон	Общее количество трематод	Неполовозрелые	Половозрелые			
			от 1 до 30 яиц	от 30 до 50 яиц	от 50 до 150 яиц	с массой яиц
Апрель . . . . .	117	—	2,5	1,7	8,5	86,3
Май . . . . .	50	—	—	—	—	100
Лето . . . . .	49	6	—	—	2	89,7
Зима . . . . .	89	7,8	7,8	10,1	6,7	67,4

Таблица 4. У *Lecithodendrium ascidioides*

Сезон	Общее количество трематод	Неполовозрелые	Половозрелые			
			от 1 до 30 яиц	от 30 до 50 яиц	от 50 до 150 яиц	с массой яиц
Апрель . . . . .	508	—	1,18	2,1	6,6	89,7
Май . . . . .	74	94,5	—	—	—	5,5
Лето . . . . .	224	5,4	2,2	3,1	4,9	89,2
Зима . . . . .	1204	1,2	0,1	1	57,9	40

Таблица 5. У *Plagiorchis vespertilionis*

Сезон	Общее количество трематод	Неполовозрелые	Половозрелые			
			от 1 до 30 яиц	от 30 до 50 яиц	от 50 до 150 яиц	с массой яиц
Апрель . . . . .	42	4,7	7,1	—	7,1	80,9
Май . . . . .	123	20	—	—	—	80
Лето . . . . .	33	40	—	—	—	60
Зима . . . . .	19	47,3	—	—	5,3	47,3

Созревание трематод, повидимому, происходит уже в апреле, в первые дни вылета летучих мышей трематоды приступают к откладке яиц. Так, как видно из таблиц, в мае 100% *Lecithodendrium ascidia* и 80% *Plagiorchis vespertilionis* половозрелые с массой яиц, в то время как зимой процент половозрелых не превышает 67 для *Lecithodendrium ascidia* и 47 для *Plagiorchis vespertilionis*. Затем происходит обновление паразитофауны—в мае у *Lecithodendrium ascidioides*

des молодых экземпляров — 95% от общего числа, у *Plagiorchis vespertilionis* — 20%. Некоторые расхождения этих данных с таковыми для *Lecithodendrium ascidia* (отсутствие молодых в мае) объясняются тем, что при быстроте созревания молодые стадии, существующие недолго, могли и не попасться при вскрытиях.

Приводимые кривые частоты встречаемости трематод (рис. 2) у *Eptesicus nilssonii* по сезонам показывают, что частота встречаемости с апреля по май снижается с 73,3 до 50% у *Lecithodendrium ascidia* и с 76,9 до 16,6% у *Lecithodendrium ascidioides*. Это также, повидимому, указывает на отмирание значительной части трематод в первое время после вылета летучих мышей.

Анализ средних цифр интенсивности заражения приводит к тем же выводам. Как видно из другой кривой (рис. 3), средняя интенсивность инфекции *Lecithodendrium ascidia* падает со 136 экземпляров на 1 мышь в апреле до 17 экземпляров на 1 мышь в мае; средняя

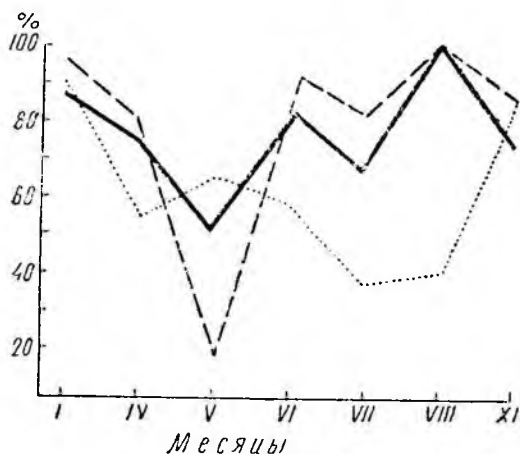


Рис. 2. Частота встречаемости трематод у *Eptesicus nilssonii*

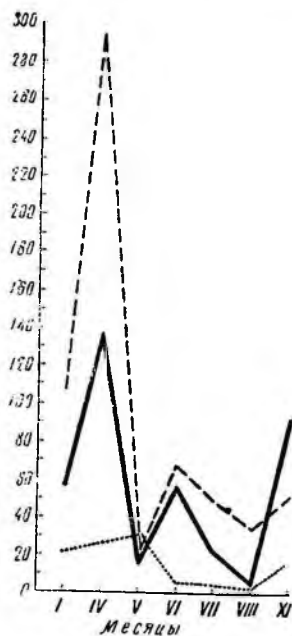


Рис. 3. Средняя интенсивность инфекции трематод у *Eptesicus nilssonii*

интенсивность инфекции *Lecithodendrium ascidioides* падает с 298 экземпляров на 1 мышь в апреле до 24 экземпляров в мае; средняя интенсивность *Plagiorchis vespertilionis* — с 25—30 в апреле и мае до 5 в июне.

За это говорит и найденная в Петергофе в апреле зимующая летучая мышь, которая имела в своем кишечнике массу трематод (*Lecithodendrium ascidia* 385, *Lecithodendrium ascidioides* 211, *Plagiorchis vespertilionis* 98).

Кроме того, отсутствие роста средней интенсивности заражения для всех трех видов трематод в течение летних месяцев (с июня по август, так как с мая по июнь наблюдается некоторый рост), т. е. отсутствие накопления паразитов, указывает на постоянное обновление паразитоуфауны не только в начале лета, но в течение всего сезона, и тем самым на краткий срок жизни трематод летом (обновление при отсутствии накопления).



Приводимые данные о снижении как частоты встречаемости, так и интенсивности заражения, надо принимать с некоторой оговоркой, так как материал летний и зимний брался из разных мест.

Известно, что в Саблинские пещеры (место добывания зимних мышей) прилетают на зимовку летучие мыши не только из Петергофа, но и из других мест, где, повидимому, интенсивность заражения несколько больше, чем у петергофских летучих мышей.

Таким образом, в общих чертах цикл кишечных трематод летучих мышей складывается следующим образом. С момента впадения летучих мышей в спячку трематоды претерпевают полную остановку в развитии. Только в апреле они начинают созревать, а в мае после вылета летучих мышей начинают откладывать яйца и, повидимому, быстро отмирают. Происходит обновление кишечной паразитофауны. Затем в течение всего лета, ввиду быстрого созревания трематод, летучие мыши быстро освобождаются от них и вместе с тем все время периодически заражаются вновь.

Следует особо подчеркнуть, что жизненный цикл трематод тесно связан с таковым летучих мышей, а именно: копуляция летучих мышей происходит осенью, а оплодотворение яиц и дальнейшее развитие весной. Точно так же и у трематод. Трематоды попадают в кишечник летучих мышей осенью, а развиваются и приступают к откладке яиц только с наступлением следующей весны.

Как показали работы Догеля и Навцевич (1936) над паразитофауной ласточки, Догеля и Каролинской (1936) над паразитофауной стрижа и Маркова (in litt. 1936) над паразитофауной скворца, для кишечных трематод северного происхождения также характерна кратковременность жизни и наличие повторных заражений летом. Однако птичьи трематоды к зиме вымирают и перезимовывают лишь их яйца или личиночные стадии. Совсем иное у трематод летучих мышей — они сами перезимовывают, впадая в спячку вместе с хозяином.

Эти отношения наглядно представлены в табл. 6.

Таблица 6

Хозяин	Месяц											
	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Летучая мышь . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Стриж . . . . .	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—
Ласточка . . . . .	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—
Козодой . . . . .	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—

Как видно из таблицы, трематоды, паразитирующие в летучих мышах, встречаются в последних в течение круглого года, у ласточки же и стрижа — в течение летнего сезона (со второй половины мая до 20 чисел августа). Для козодоя Семенов (1927) отмечает то же самое — встречаемость *Plagiorchis* только в течение летних месяцев.

О влиянии спячки на встречающихся у летучих мышей *Nematodes* сказать что-либо очень трудно, так как они встречаются не так часто, чтобы можно было делать какие-либо выводы.

Однако Барков (1876) отмечает, что нематоды *Physaloptera clausa* (из кишечника ежа) впадают в спячку вместе с хозяином. Будучи вынуты из кишечника ежа летом, эти нематоды оживленно двигались и жили в воде 5—6 дней. Когда же он вынул этих паразитов из кишечника ежа, находившегося в спячке, в декабре, они были совершенно неподвижны в холодной воде, но при приливании теплой воды начинали двигаться.

## 2. Влияние спячки на эктопаразитов

Согласно полученным результатам, зимняя спячка не на всех эктопаразитах отражается одинаково.

Одни так же, как и трематоды, на определенной стадии развития «впадают в спячку» вместе с хозяином, другие не подвержены резким изменениям окружающей среды и продолжают развиваться.

Так, *Spinturnix plecoti* представлен на летучих мышах только самками, которые уже в апреле и в начале мая рожают маленьких нимф. Последние очень быстро развиваются, оплодотворяются и на зиму остаются беременными с эмбрионами внутри.

Другой вид клеща *Labidocorpus tinog* ведет себя прямо противоположно: он зимой не засыпает, а продолжает активно жить, питаться и размножаться. Мною было встречено в январе 1936 г. на *Plecotus auritus* 30 экземпляров этого клеща, которые копулировали.

## 3. Возрастные изменения паразитофауны

С возрастом хозяина происходят следующие изменения паразитофауны летучих мышей.

Эндопаразитами молодые летучие мыши заражаются после прекращения питания молоком. К этому времени молодые мыши имеют вес тела в 6,5—7 г. До тех пор, пока имеются сгустки свернувшегося молока в желудке молодых летучих мышей, мы не имеем в их кишечнике эндопаразитов и сразу же с прекращением питания молоком мы получаем полную картину заражения. Можно предположить влияние «бактерицидных» свойств молока.

Интенсивность инфекции молодых летучих мышей при весе 7—9 г (начало питания насекомыми) почти не отличается от таковой взрослых. Соотношение интенсивности заражения трематодами взрослых и молодых *Eptesticus nilssonii* представлено в табл. 7.

Таблица 7

Взрослые						
Вес в граммах . . . . .	10	1,10	10,1	11,8	12,1	13,9
Количество трематод в одной мыши . . . . .	104	33	29	70	81	20
Молодые						
Вес в граммах . . . . .	7	8	8,2	9	7	9,2
Количество трематод в одной мыши . . . . .	25	86	49	46	76	29

Заражение эктопаразитами молодых летучих мышей и сосунков происходит очень рано.

Уже приблизительно на 6-й день после рождения при весе детеныша в 2,13 г на крыльях появляются *Spinturnix plecoti*. С момента появления на детеныше шерсти появляется *Leio gnathus uncinatus*, позднее при весе в 5,8 г, т. е. на 14-й день жизни, на них появляются блохи и клопы.

В дальнейшем паразитофауна молодых ничем не отличается от таковой взрослых летучих мышей.

В заключение сердечно благодарю моего руководителя проф. В. А. Догеля, повседневно уделявшего много внимания моей работе и дававшего советы в трудные минуты работы.

За постоянное внимание и ценные советы благодарю также проф. Ю. И. Полянского, А. П. Римского-Корсакова и А. А. Стрелкова.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Barkow, Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich, Berlin, 1846.—2. Van Beneden, Les parasites des Chauves souris, Mémoires de l'Acad. Royale des Sciences de Belgique 1873/72, vol. XL, 1873.—3. Cram, Birds Parasites of the Nematode Suborders Strongylata, Ascariata and Spirurata Smiths. Inst. Unit. States Nat. Museum Bull., 140, 1927.—4. Догель В., Основные задачи экологической паразитологии, Труды Петергофского биологического института, № 15, 1935.—5. Догель В. и Каролинская Х., Паразитофауна стрижа, Ученые записки, ЛГУ, № 7. Серия биологическая. Проблемы экологической паразитологии. в. 3, 1936.—6. Догель В. и Навцевич Н., Паразиты городской ласточки, Ученые записки № 7. Серия биологическая, в. 3, 1936.—7. Felix Dujardin, Histoire Naturelle des Helminthes ou vers intestinaux, Paris, 1845.—8. Eisentraut M., Untersuchungen über Fledermaus. Wanderungen mit Hilfe der Beringungsmethode. Sitz. Ber. Ges. Naturf. Fr. Berl., 1934.—9. Eisentraut, Ergebnisse der Fledermausberingung nach dreijähriger Versuchszeit, Zeitschrift für Morphologie und Oecologie der Tiere, Bd. 31, H. 1, 1936.—10. Falcoz L., Pupipara Biospeologica, Archiv Zool. Exp. et Générale, Vol. 61, 1923.—11. Falcoz L., Dipteres Pupipares du Mus. Nat. d'Histoire Nat. de Paris (Streblidae et Nycteribiidae), Bull. Mus. d'Histoire naturelle, 1924.—12. Фердман, Данные о биохимии зимней спячки, Успехи современной биологии, т. V, в. 3, 1936.—13. Ferris, Observations on the larvae of some Diptera pupipara with description of a new species of Hippoboscidae, Parasitology, 15, 1923.—14. Fuhrmann O., Les Tenias des oiseaux. Mém. Inst. Univ. Neuchâtel, 8, 1932.—15. Kolenati, Die Parasiten der Chiropteren, 1856.—16. Kolenati, Die Parasiten der Chripteren, Dresden, 1857.—17. Kolenati F., Beitrage zur Kenntnis des Phtiriomyarien, 1862.—18. Latreille, Des crustacés et des insectes, Hist. Nat., XIV, 1805.—19. Leach W., Descriptions of three species of the genus Phtiridium of Hermann, The Zoologica Miscellan, III, 1817.—20. Leach, On the genera and species of Eproboscideone Insects, Mem. of the Wernerian Nat. History soc., II, 1817.—21. Looss, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Trematodenfauna Aegyptens. Zugleich Versuch einer natürlichen Gliederung des Genus Distomum Retzius, Zoologische Jahrbücher Systematik, Vol. XII, 1899.—22. Огнев, Насекомоядные и летучие мыши. Звери восточной Европы и Северной Азии, т. I, 1928.—23. Osten Sacken K., On the larva of Nycteribia, Tr. entom. Soc., London, Vol. XVI, 1881.—24. Oudemans, Tijdschrift der niederländische dierkundige Vereining, 2, Vol. 7, 1902.—25. Oudemans, Tijdschrift der niederländische ditzkundige Vereining, Vol. 8, 1904.—26. Павловский Е. Н., Наставление к собиранию и исследованию блох, 1927.—27. Павловский, Организм как среда обитания, Природа, № 1, 1934.—28. Scott H., H. Sauter's Formosa Ausbeute: Nictcribiidae, Arch. f. Naturg., 79 A, 1913.—29. Scott, The puparium of Nictcribia pedicularia, Entom. month. mag., 70, 1934.—30. Семенов В., Трёматоды птиц Западного края СССР, Сборник, посвященный Скрыбину, 1927.—31. Speiser, Ergänzungen zu neuem Verzeichnis der Fliegen Ost- und Westpreussens, Illustr. Zeitschr. f. Entomologie, Vol. 5, Nr. 18, 1900.—32. Speiser F., Ueber die Nictcribiden Fledermausparasiten aus der Gruppe der pupiparen Dipteren. Arch. Naturg., Vol. 67, 1901.—33. Speiser P., Die geographische Verbreitung der Diptera pupipara, Zeitschrift für wissenschaftlichen Insektenbiologie, t. V, 1908.—34. Stiles and Nolen, Key catalogue of parasites report for Chiroptera with their possible health importance, Nat. Inst. Health Bull. no 15, Washington, 1931.—35. Travassos, Contribuições para o conhecimento da fauna helmintologica brasileira; sorbe as erpécies brasileiras do genero Capillaria Zeder, 1800, Memorias do Instituto Oswaldo Gruz, t. VII, II, 1915.—36. Trouessart, Labidacarpus minor, on Rhinolophus ferrum equinum., Mém. Soc. Zool. France, V. 10, 1879.—37. Vitzthum, Spinnentiere, Tierwelt Mitteleuropas, Bd. 3, 1927.

# THE EFFECT OF HIBERNATION ON THE CONDITION OF THE BAT PARASITIC FAUNA

by L. I. Markov

Leningrad University, Laboratory of the Invertebrate Zoology

The aim of the present work is to clear up the effect of hibernation on the bat parasitic fauna.

*Eptesicus nilssonii* forms the principal object, another species *Plecotus auritus* being used for comparison.

One hundred and eight specimen of *E. nilssonii*, eighty-four adult and twenty-four young animals, were examined together with twenty-one adult and one young *P. auritus*. Bats were caught in the environs of Leningrad.

## 1. Systematical part

Three species of Trematodes and three species of Nematodes were found. As to ectoparasites, they were represented by four species of ticks, two species of flies, four species of fleas and one species of bugs, a new subspecies of *Myodopsylla tricelis* subsp. *rossica* being described.

That subspecies is distinguished from the typical form, described for Manchuria, by the following characters: a different outline of the apical margin of the seventh sternite; on the outer margin of anterior tibia there are two rows of bristles, 11—12 along the posterior edge and 5 in the middle, apart from which another uncomplete row of 4 bristles may be seen in the end part of the posterior edge of the anterior tibiae; in the front of the bristle row on the surface of the seventh sternite (near the ventral muscle) there is one bristle on each side.

## 2. Ecological part

The life-cycle of intestinal trematodes of bats may be roughly described as follows: from the moment when bats fall into their winter sleep, trematodes are fully arrested in their development. They begin to mature only in April, then in May, after the flying out of bats, they start their egg-laying and seem to die out rapidly. A renewal of the intestinal parasitic fauna takes place. Then in the course of the whole summer, due to a rapid maturation of trematodes bats get quickly liberated from the latter, being at same time periodically reinfested. Thus, trematodes together with their hosts are subject to hibernation.

As to nematodes, found in bats, it is difficult to say something about them, for they are not met with frequently enough to allow any conclusions to be drawn thereon.

With regard to ectoparasites it may be said that the host's sleep does not affect them all to the same degree, some species like trematodes being subject to hibernation, the others continuing to develop.

For instance, *Spinturnix plecoti* bears small nymphs in April or early in May, the latter rapidly develop and get fertilized, remaining pregnant during the winter with their embryos inside them. Another species of ticks—*Labidocarpus minor* behaves quite in an opposite way; those ticks do not fall into sleep for winter, but keep on feeding and multiplying actively. In January, 1936, thirty specimen of the above said tick were found copulating on *Plecotus auritus*.

ПИТАНИЕ ВОБЛЫ (*RUTILUS RUTILUS CASPIUS L.*) СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

М. В. Желтенкова

Из лаборатории бентоса Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (Москва)

1. ВВЕДЕНИЕ

Изучение питания необходимо для понимания биологии организма. Знание биологии промыслового объекта определяет правильную организацию промысла, поэтому наряду с детальными изучениями миграций, условий нереста, роста и других биологических моментов жизни воблы—основного промыслового объекта Северного Каспия—было обращено внимание также и на ее питание. Работа эта в свою очередь входит в комплекс работ по изучению кормовых ресурсов Каспия, предпринятых лабораторией бентоса ВНИРО.

Вобла (*Rutilus rutilus caspius L.*) является каспийским подвидом плотвы *Rutilus rutilus L.* Питанию плотвы, наряду с питанием других пресноводных рыб, посвящены некоторые работы, дающие в общем скудный материал отрывочного характера. Исключение составляет важная и интересная работа Карзинкина (10), на которой я остановлюсь ниже. По питанию воблы *R. rutilus caspius* имеется только работа Державина «Питание воблы» (6) и Чугунова «Изучение питания молоди рыб в Каспийско-Волжском районе» (15); помимо этого, имеется ряд замечаний о пище и питании воблы, разбросанные в работах других авторов.

Державин дает чрезвычайно полный список организмов, служащих пищей воблы, изменение питания в различные сезоны, состав пищи воблы в реке и море. К сожалению, из 1200 вобл, проанализированных Державиным, только 310 были пойманы в море. Таким образом, момент наиболее интенсивного откорма воблы (вобла нерестится в реке, а откармливается преимущественно в море) оказался слабо освещенным. При обработке материала автор пользовался методом встречаемости: подсчитывалось количество кишечников, в которых находился данный организм; отношение количества кишечников, содержащих данный организм, к общему числу проанализированных кишечников, дает частоту встречаемости или «обычность» организма к пище. При этом игнорируется количество, размер и вес организма, т. е. в конечном счете, пользуясь методом «встречаемости», нельзя получить представления о кормовом значении отдельных компонентов пищи.

На работе Н. Л. Чугунова (16) останавливаться не буду, так как она посвящена исключительно питанию молоди, я же располагаю материалом по питанию только взрослой рыбы.

2. МЕТОДИКА ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛА

Нами проанализировано 5800 кишечников воблы из Северного Каспия. Материал собирался на судах Научно-промысловой разведки Северного Каспия с апреля по ноябрь 1935 г. Фиксировался на месте 4% формалином. Обработка велась методом весового учета компонентов пищи воблы. Методика обработки представляет собой слегка измененную методику Зенкевича-Броцкой (8), в свою очередь видоизменивших методику Vlegvad (18). Целиком применить указанную методику к изучению пищи воблы не представляется возможным: находящаяся в кишечном тракте пища сильно размельчена глоточными зубами и не поддается обычной обработке, т. е. выделению и взвешиванию однородных организмов. Поэтому пришлось применить метод, аналогичный предложенному Богоровым для изучения питания планктоноядных рыб (3) и примененному Арнольди (1) независимо от Богорова для изучения пищи форели. Перед разбором все содержимое кишечника воблы взвешивалось с точностью до 0,01 г. По наиболее хорошо сохранившимся остаткам определялись организмы, количество и размер их.

Так, для *Simulica* определение велось по абдоменам, для *Chironomidae* larvae—по хитиновым частям головы, для *Lamellibranchiata*—по замкам (в некоторых слу-

чаях), для Gammaridae Corophiidae, Mysidae—по головогрудь. Ряд организмов—Cordylophora caspia, растения, Ostracoda, Gastropoda и др.—не претерпевают резких изменений в кишечнике и легко поддаются учету. Определение велось или до видов (Lamellibranchia и часть Crustacea), или до родов и семейств (Crustacea). В некоторых случаях брались более крупные систематические единицы (Oligochaeta, Polychaeta, Gastropoda, Insecta); последние группы организмов не имеют большего значения в пище воблы, поэтому мы нашли возможным пренебречь более детальным определением их.

На основании дочерпательного материала для наиболее часто встречающихся организмов были составлены таблицы стандартных весов—средний вес организмов в зависимости от их размера.

Средний вес организмов в зависимости от их размера (вес в г, размер в мм)  
(на основании спиртового материала)

	2	4	6	8	10	12	14	16	18
<i>Adacna minima</i> . . . . .	0,005	0,01	0,02	0,048	0,07	0,09	—	—	—
<i>Dreissena polymorpha</i> . . . . .	0,004	0,01	0,02	0,04	0,064	0,088	—	—	—
<i>Monodacna</i> . . . . .	0,006	0,012	0,03	0,07	0,11	0,14	0,16	—	—
Corophiidae . . . . .	0,001	0,003	0,007	0,011	0,015	0,017	0,02	—	—
Gammaridae . . . . .	0,001	0,002	0,005	0,01	0,017	0,025	0,035	0,045	0,055
Cumacea . . . . .	—	0,0004	0,001	0,005	0,01	0,013	0,016	—	—

Веса организмов, встречающихся редко в пище воблы, определялись по весам родственных организмов; так, например, для определения веса *D. trigonoides* и *S. edule* использовалась таблица *Monodacna*. Для ряда второстепенных организмов, отличающихся незначительным варьированием размеров, были определены средние веса: *Oligochaeta*—0,002 г, *Polychaeta*—0,006 г, *Piscicola*—0,01 г, *Archaeobdella*—0,02 г, *Chironomidae larvae*—0,01 г, *Insecta imago*—0,007 г, *Gastropoda*—0,004 г, *Ostracoda*—0,0005.

Таблицы стандартных весов организмов и средние веса организмов дают возможность перейти от числа организмов к их весу.

В случае большого количества в пище воблы организмов какого-либо одного вида подсчет числа экземпляров является чрезвычайно трудоемким и дает при этом мало достоверные цифры: часть замков у крупных *Dreissensidae* и *Cardidae* воблой выбрасывается<sup>1</sup>, антенны у *Corophiidae* бывают обломаны, *Gastropoda* размалываются на мелкие части и т. д. Поэтому в таких случаях пришлось прибегать к определению на-глаз процентного соотношения компонентов. Содержимое кишечника при большем его заполнении обычно однородно—присутствуют, как правило, 1—2 вида моллюсков или (очень редко) *Crustacea*—*Corophiidae*, *Gammaridae*, *Ostracoda*. Определение процентного содержания велось применительно только к преобладающей группе. Брались только моллюски или только *Crustacea*<sup>2</sup>; организмы же, находящиеся в меньшинстве, просчитывались и вес их реконструировался. Вес организмов, преобладающих в пище, определялся как разность между весом всего содержимого кишечника и весом других компонентов, вычисленным на основании их количества.

Песок, *Cordylophora caspia* и *Pisces* из кишечника воблы вначале взвешивались, затем количество песка и *Cordylophora caspia* определялось на-глаз, но при этом время от времени производилось отделение их и контрольное взвешивание.

Безусловно, при определении процентного соотношения компонентов пищи возможна, несмотря на то, что вся обработка была проведена одним человеком, известная ошибка. Помимо этого, при определении состава пищи пришлось смешать числа различного порядка—фактический и реконструированный вес организмов, причём вторые числа выше первых, так как реконструкция элиминирует влияние степени переваривания на вес пищи. В отношении последнего замечания, надо сказать, и в работе Рорег по питанию окуня (26) автор допускает подобное смешение чисел. Для исследования состава пищи окуня автор употребляет как подсчет организмов с переводом числа их с помощью таблиц стандартных весов в вес, так и определение,

<sup>1</sup> Доклад Каревич А. Ф. на коллоквиуме лаборатории бентоса ВНИРО о работах по питанию воблы, проведенных на Северном Каспии весной 1936 г.

<sup>2</sup> Подобные подсчеты: *Mollusca* 80%, *Crustacea* 20%, не допускались, так как при таком подсчете из-за различного удельного веса этих организмов легко сделать грубую ошибку.

в случае наличия большого количества организмов одного вида, суммарного веса этих организмов путем вычисления их объема.

Методика цифровой обработки и термины взяты из работы Броцкой (8): веса отдельных организмов и вес всего содержимого, увеличенные в 10 000 раз, относились к весу рыбы, в результате чего получались относительные веса (процедимилле) отдельных организмов («частные индексы»); сумма «частных индексов» или относительный вес всего содержимого кишечника давал «общий индекс» наполнения кишечника. Частные и общие индексы содержимого кишечника рыб одного трала суммировались (из трала бралась проба в количестве 25—30 вобл), сумма делилась на число взятых кишечника. Таким образом, получалась характеристика среднего состава пищи воблы на данной станции. Точно так же суммирование средних индексов по станциям давало средний состав пищи по районам; суммирование среднего состава пищи по районам—средний состав пищи воблы Северного Каспия.

Помимо «общих» и «частных индексов», в работе употребляются проценты тех или иных организмов в пище воблы, полученные отношением «частных» индексов к «общему», принятому за 100. Проводимое здесь суммирование дает, с одной стороны, возможность рассматривать каждую станцию и район как равноценные, освобождая их от влияния случайности сбора того или иного количества материала, с другой же—такой метод суммирования в известной мере дефектен, так как не принимает во внимание количества воблы, фактически находящейся в данном месте в данный момент.

Уточнение полученных нами цифр, необходимое для выяснения потребного для жизни воблы количества корма (суточный годовой рацион), возможно лишь при развернутой работе по физиологии питания. Интересным начинанием в этой области являются работы Карзинкина (10) и его учеников<sup>1</sup>, показывающие для плотвы (10) и других организмов зависимость скорости прохождения пищи и степени ее усвоения от наполнения кишечного тракта, от температуры воды, от характера кормового материала и т. д. Поэтому вопрос детального исследования питания рыб сильно усложняется: например, для сравнения интенсивности питания по сезонам необходимо учитывать влияние температуры на ход пищеварения, а для установления пищевой ценности различных кормовых организмов необходимо знать их усвояемость и пр.

Подобные работы для воблы уже начали проводиться в нашей лаборатории.

### 3. СОСТАВ ПИЩИ ВОБЛЫ

Вычисленный указанным способом состав пищи воблы в среднем за весь год представлен в табл. 1.

Таблица 1. Состав пищи воблы Северного Каспия

		Частные индексы	% состав
	<i>Monodacna</i> . . . . .	17,3	16,32
	<i>Adacna minima</i> . . . . .	14,5	13,55
	<i>Adacna plicata</i> } . . . . .	1,742	1,632
	и <i>Adacna laeviuscula</i> } . . . . .		
	<i>Didacna trigonoidees</i> * . . . . .	5,9	5,51
	<i>Cardium edule</i> . . . . .	1,74	1,63
Всего	<i>Cardidae</i> . . . . .	41,18	38,64
	<i>Dreissena polymorpha</i> . . . . .	45,3	42,53
	<i>Gastropoda</i> . . . . .	1,8	1,68
Всего	<i>Mytilaster</i> . . . . .	0,0001	0,0001
	<i>Mollusca</i> . . . . .	88,28	82,85
	<i>Corophiidae</i> . . . . .	3,1	2,8
	<i>Cumacea</i> . . . . .	1,4	1,3
	<i>Gammaridae</i> . . . . .	1,5	1,4
	<i>Mysidae</i> . . . . .	0,5	0,46
	<i>Ostrocooda</i> . . . . .	0,7	0,65
Всего	<i>Astacus</i> . . . . .	0,01	0,01
	<i>Crustacea</i> . . . . .	7,2	6,61
	<i>Vermes</i> . . . . .	0,4	0,37
	<i>Insecta</i> . . . . .	0,3	0,28
В том числе	<i>Chironomidae larvae</i> . . . . .	0,28	0,26
	<i>Cordylophora caspia</i> . . . . .	3,7	3,45
	Водные растения . . . . .	1,8	1,61
	<i>Pisces</i> . . . . .	0,6	0,56
	Грунт . . . . .	4,3	4,01
	Итого . . . . .	106,86	100

<sup>1</sup> См. «Труды Лимнологической станции» за 1932 г. и последующие.

Как видно из таблицы, основной пищей воблы являются моллюски, дающие свыше 80% всей пищи. Почти все виды и роды моллюсков Северного Каспия используются воблой; особенно значительна роль *Dreissena polymorpha* и *Моподаспа*, а также весной *Adacna minima*. Следующая по пищевому значению группа — ракообразные — дает значительно меньшие числа (6—7%). Наибольшее значение среди ракообразных имеют *Corophiidae*, составляющие весной в одном из районов 83% всей пищи воблы (табл. 4).

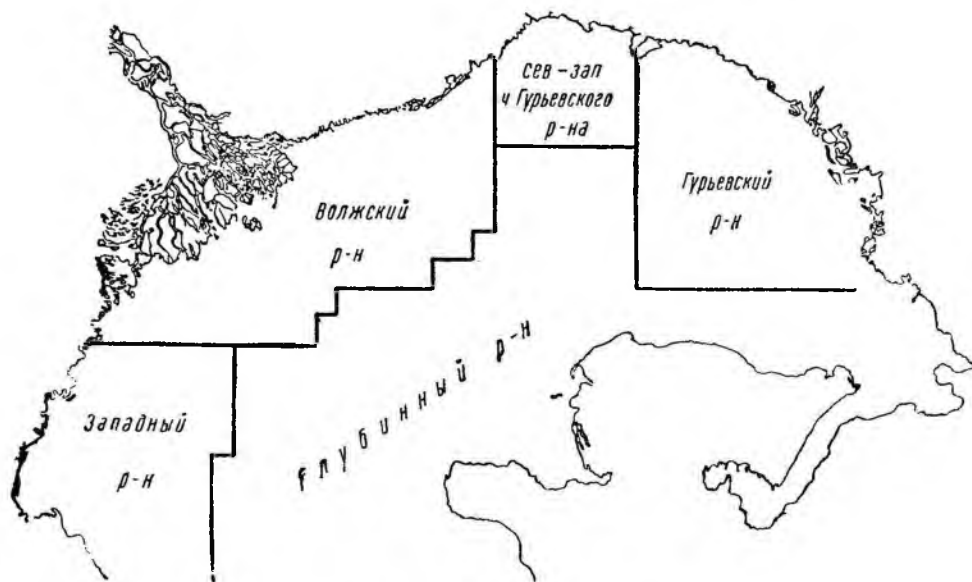


Рис. 1. Карта районов

По отдельным сезонам основной характер пищи воблы остается тем же, изменяется только соотношение отдельных видов, что объясняется изменением средних глубин питания воблы, связанным с ее весенне-летними миграциями (рис. 2).

Деление на сезоны (весну, лето, осень) пришлось провести условно, учитывая основные биологические моменты жизни воблы; таким образом, весна (апрель — первая половина июня) соответствует посленерестовому отходу воблы на глубины, лето (вторая половина июня — август) — откорму воблы на глубинах, осень (сентябрь — ноябрь) — подходу воблы к берегам.

Таблица 2. Средний состав пищи воблы по сезонам (даны только основные организмы)

В и д	Частные индексы			% состав		
	весна	лето	осень	весна	лето	осень
Всего Mollusca . . . . .	106,6	87,9	70,0	87,1	80,24	79,1
В том числе <i>Dreissena poly-</i> <i>morpha</i> . . . . .	46,0	48,5	41,1	37,7	44,29	46,4
<i>Моподаспа</i> . . . . .	10,0	29,2	12,8	8,2	26,7	14,5
<i>Adacna minima</i> . . . . .	35,2	1,8	6,5	28,7	1,63	7,3
<i>Didacna trigonoides</i> . . . . .	13,0	3,0	1,6	10,7	2,72	1,8
Всего: Crustacea . . . . .	10,6	4,0	7,4	8,5	3,61	8,4
В том числе: <i>Corophiidae</i> . . . . .	6,4	1,9	1,1	5,2	1,72	1,2
Общий индекс . . . . .	122,5	109,6	88,4	100,0	100,0	100,0



По характеру питания воблы (интенсивность питания и состав пищи) в Северном Каспии можно выделить 4 основных района: Западный—от острова Тюленьего до Лаганы, Волжский предустьевой—от Лаганы до Богатого култука, Глубинный<sup>1</sup>, расположенный южнее Волжской авандельты, и Гурьевский район—к востоку от Богатого култука (рис. 1). Северо-западная часть Гурьевского района в некоторых случаях будет фигурировать как отдельный подрайон.

Таблица 3. Интенсивность питания воблы по районам (общие индексы)

	Западный район	Волжский предустьевой район	Гурьевский район	Глубинный район
Весна (апрель—июнь) . . . . .	41,65	131,7	194,3	Данных нет
Лето (июнь—август) . . . . .	51,5	104,2	144,1	139,0
Осень (сентябрь—ноябрь) . . . . .	49,8	58,1	93,5	150,3
Среднее по всем сезонам . . . . .	47,8	98,1	144,3	144,7

Эта таблица показывает, что в среднем за весь год в целом и по каждому сезону в отдельности вобла в Гурьевском и Глубинном районах отличается наиболее интенсивным питанием, вобла в Западном районе наименее интенсивным. Столь же характерен и состав пищи по районам (табл. 4 и рис. 3).

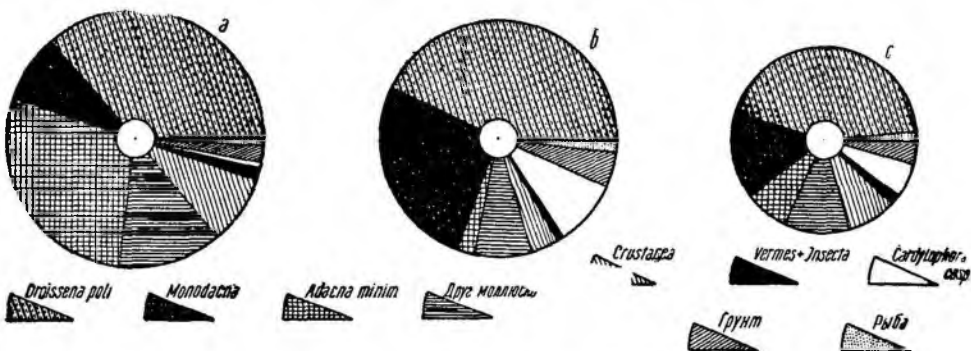


Рис. 2. Состав пищи воблы по сезонам: а—весна, б—лето, с—осень

Вобла в Гурьевском и Волжском районах, отличающаяся весной<sup>2</sup> более интенсивным питанием, имеет однообразный состав пищи: 2—3 пищевых объекта составляют 90% всей пищи (табл. 4), остальные 8—10% приходятся на долю 20—25 второстепенных пищевых организмов. Наоборот, в менее кормном Западном районе (индекс 40,6) пища воблы разнообразнее: основными являются 7 компонентов, составляющих 90% пищи, причем наиболее массовая форма *Adacna minima* дает только 38% пищи. При этом в Западном районе играют до-

<sup>1</sup> Материала по питанию воблы в Глубинном районе весной нет.

<sup>2</sup> Приведенная для весны характеристика состава пищи воблы в отдельных районах сохраняется в основных чертах для лета и для осени. Происходит лишь общее увеличение *Monodactyla*, водной растительности и *Cardylorhoga caspia*. Летом пища воблы в северо-западной части Гурьевского района теряет свою специфику, так количество *Sogorhiidae* падает, и вобла начинает потреблять в большом количестве *Dreissena polymorpha*.

вольно заметную роль формы, не имеющие никакого значения в пище воблы в других районах: помимо приведенных в списке форм, можно еще указать *Chironomidae larvae*, *Cordylophora caspia*, водоросли.

Создается впечатление, что вобла в Западном районе, не находя себе в достаточном количестве подходящего корма, захватывает все доступные ей организмы бентоса,

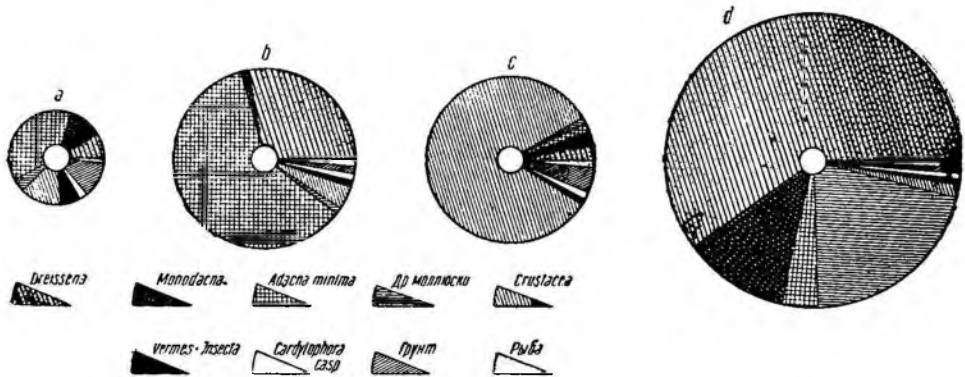


Рис. 3. Состав пищи воблы по районам весной: *a*—Западный район, *b*—Волжский район, *c*—северо-западная часть Гурьевского района, *d*—Гурьевский район

Таблица 4. Основной состав пищи воблы весной по районам (в % ко всему количеству пищи)

(Гурьевский район без северо-западной части)	Северо-западная часть Гурьевского района	Волжский предустьевой район	Западный район
<i>Dreissena polymorpha</i> 60,64%	Corophiidae 83,09%	<i>Adasna minima</i> 62,28%	<i>Ad. minima</i> 38,07%
<i>Monodacna</i> 11,59%	Грунт 6,2%	<i>D. polymorpha</i> 29,1%	<i>Monodacna</i> 11,56%
<i>Didacna trigonoides</i> 19,1%	89,29%	91,38%	<i>Polychaeta</i> 5,46%
91,33%			<i>Cumacea</i> 10,10%
			<i>D. polymorpha</i> 8,15%
			Corophiidae 2,27%
			Грунт 13,1%
			88,71%

#### 4. БИОМАССА БЕНТОСА И ИЗБИРАТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ ВОБЛЫ

Беглый взгляд на список пищевых организмов показывает, что основой пищи воблы являются бентические формы. Поэтому, чтобы объяснить различие в интенсивности питания воблы по районам, необходимо прежде всего обратить внимание на биомассу бентоса изучаемых районов.

Сравнение интенсивности питания воблы и величины биомассы бентоса дает на первый взгляд непонятное соотношение: интенсивность питания воблы находится почти в обратном соотношении с количеством бентических организмов (табл. 5).

Таблица показывает, что при биомассе бентоса, вдвое меньшей, Гурьевский район оказывается значительно более кормным, чем Западный район (рис. 2). Иными словами, вобла питается интенсивнее там, где меньше всего пищи.

Возникает вопрос, каково отношение воблы к пищевым объектам — захватывает ли вобла «все живое, доступное ей по своим

размерам», как это принимает Державин (6), или же обладает определенной избирательной способностью.

Как показывают работы Я. А. Бирштейна (2), состав бентоса Северного Каспия неоднороден.

Т а б л и ц а 5. Биомасса бентоса и интенсивность питания воблы весной по районам

	Западный район	Волжский район	Северо-западная часть Гурьевского района	Гурьевский район (без северо-западной части)
Биомасса бентоса в г на 1 м <sup>2</sup> . .	26,01	13,26	26,3	13,93
Общий индекс наполнения кишечника . . . . .	40,65	131,8	118,7	217,7

В бентосе Западного района преобладают *Didacna trigonoides*, *D. Barbot de Marnyi*, *Monodacna* и *Adacna plicata*, в северо-западной части Гурьевского района преобладают *Adacna plicata*, *Monodacna* и *Corophiidae*, в Гурьевском районе — *Didacna trigonoides*, *Monodacna*, *Dreissena polymorpha*, *Corophiidae*; в Волжском районе — *Adacna plicata*, *Monodacna* и *Dreissena polymorpha*.

Степень потребления этих организмов воблой различна.

Для количественного выражения отношения рыбы к пищевым организмам был применен предложенный А. А. Шорыгиным индекс избирательной способности, представляющий собой отношение процента содержания организма в пище воблы к проценту нахождения того же организма в бентосе (по данным дночерпателя). В том случае, когда рыба поедает без выбора все, что ей попадает, индекс избирательной способности будет равен единице, так как соотношение групп организмов и удельный вес отдельных организмов в пище будет тем же, что и в бентосе. При избирании рыбой организма удельный вес его в пище по сравнению с бентосом возрастает, при избегании, наоборот, падает. Соответственно этому величина индекса избирательной способности больше единицы указывает на предпочтение организма, меньше единицы — на избегание его рыбой.

Табл. 6 указывает на явное предпочтение воблой *Adacna minima* и *Corophiidae* по всем районам; *Dreissena polymorpha* — по Западному и Гурьевскому районам; *Cumacea*, *Chironomidae larvae*, *Polychaeta* и *Gastropoda* — по Западному району (на причине этого остановимся ниже); *Gammaridae* — по Волжскому району. Необходимо остановиться на следующей особенности «индекса избирания»: при сравнении состава пищи воблы и состава бентоса принимается, что состав дночерпательной пробы целиком отражает состав бентоса. Между тем это не совсем так: дночерпатель сам обладает известной «избирательной способностью», и ряд организмов или вообще не захватывается дночерпателем — мелкие *Gastropoda*, *Ostrocooda*, *Cordylophora caspia*, водные растения, — или дночерпатель дает заведомо преуменьшенное количество их — *Cumacea*, *Mysidae*, *Gammaridae*. Поэтому к данным таблицы избирания приходится относиться с большей осторожностью и учитывать особенность попадания организмов в дночерпатель, а также значение данного организма в пище рыбы. Вследствие этого при перечислении объектов, предпочитаемых воблой, не могут быть указаны *Chironomidae imago*, *Cordylophora caspia* и другие организмы, бесконечно большой индекс избирания которых не имеет реального значения.

Таблица 6. Индексы избирания воблой бентических организмов (для весны)

	Западный район	Волжский район	Гурьевский район (без северо-западной части)	Северо-западная часть Гурьевского района
<i>Adacna minima</i> . . . . .	7,3	12,4	1,8	0,9
<i>Adacna laeviuscula</i> } и <i>Adacna plicata</i> } . . . . .	0,06	0,001	0,3	0,13
<i>Monodacna</i> . . . . .	0,5	0,09	0,5	0,06
<i>Cardium edule</i> . . . . .	0	—	0	0
<i>Didacna trigonoides</i> . . . . .	0,01	0,34	0,8	0,08
<i>Didacna Barbot de Marny</i> . . . . .	0	—	—	—
<i>Dreissena polymorpha</i> . . . . .	13,5	0,9	2,8	0,5
<i>Dreissena caspia</i> . . . . .	0	—	—	—
<i>Mytilaster</i> . . . . .	0,2	—	—	—
Gastropoda . . . . .	10,0	∞	∞	∞
Corophiidae . . . . .	39,3	10,0	0,9	2,6
Gammaridae . . . . .	0,9	3,5	0,06	0,1
Mysidae . . . . .	0	0,2	0,3	0,02
Cumacea . . . . .	16,8	0,25	0,4	0,38
Ostrocooda . . . . .	∞	∞	∞	∞
Oligochaeta . . . . .	0,05	0,01	0,001	0,004
Pisicola . . . . .	0,6	0,24	0	—
Polychaeta . . . . .	55,6	0,01	0,01	0,01
Archaeobdella . . . . .	0,1	—	0,01	0
Chironomidae imago . . . . .	∞	∞	∞	∞
Chironomidae larvae . . . . .	1,3	0,02	0,01	0,05
<i>Cordylophora caspia</i> . . . . .	∞	∞	∞	∞
Водные растения . . . . .	∞	∞	∞	∞
Pisces . . . . .	∞	∞	∞	∞

Учтя значение отдельных организмов в пище, получаем, что весной основной<sup>1</sup> пищей воблы являются *Dreissena polymorpha*, *Adacna minima*, Corophiidae.

С этой точки зрения я подошла к сравнению кормности районов, учтя путем сопоставления количества основной пищи воблы в каждом районе.

При таком сопоставлении ясно становится, что малая кормность Западного района при общем богатстве его бентосом является следствием качественного состава бентоса, так как количество организмов, предпочитаемых воблой, в нем незначительно.

Причину преобладания того или иного организма в пище воблы надо прежде всего искать в составе бентоса данного района и действительно: в Гурьевском районе *Dreissena polymorpha*, составляющая 17% бентоса, дает 61% пищи воблы, в северо-западной части Гурьевского района Corophiidae составляют 83% пищи и 33% бентоса. Наконец, большое количество *Adacna minima* в пище воблы в Волжском районе объясняется широким распространением этого моллюска в бентосе Волжского района, в Волжском районе *Adacna minima* составляет 4,38% биомассы бентоса, тогда как в среднем по Северному Каспию (по всем взятым нами районам) она дает только 1,6% бентоса.

Аналогичная зависимость состава пищи от характера населения данного района наблюдалась для сельдей (23), камбалы и других рыб Датских вод (30, 18), для пресноводных рыб (11, 25, 32). Но при этом Schiemenz отмечает (27, 28), что, несмотря на зависимость состава пищи рыб от состава бентоса, для каждой рыбы все же можно выделить излюбленные, предпочитаемые ею другим организмы. По отношению рыб

<sup>1</sup> Помимо указанных 3 форм, в пище воблы летом и осенью играет большую роль *Monodacna*, являющаяся безусловно организмом, излюбленным воблой, но так как весной *Monodacna* играет незначительную роль, она выключается для этого сезона из списка основной пищи воблы.

Т а б л и ц а 7. Количество организмов, служащих основной пищей воблы по районам (апрель – июнь 1935 г.)

	Биомасса организма в граммах на 1 м <sup>2</sup>				% к суммарной биомассе бентоса			
	Западный район	Волжский район	Северо-западная часть Гурьевского района	Гурьевский район (без северо-западной части)	Западный район	Волжский район	Северо-западная часть Гурьевского района	Гурьевский район (без северо-западной части)
<i>Adacna minima</i> . . . . .	0,13	0,54	0,20	0,31	0,5	4,8	0,9	2,2
<i>Dreissena polymorpha</i> . . . . .	0,17	4,39	1,77	2,39	0,6	33,1	7,6	17,3
<i>Corophiidae</i> . . . . .	0,02	0,02	7,69	1,40	0,06	0,1	33,0	10,0
Всех организмов, служащих основной пищей воблы . . . . .	0,32	4,95	9,46	4,10	1,16	38,0	41,5	29,5

к пищевым организмам Schiemenz различает главную пищу, случайную и вынужденную.

В литературе имеются многочисленные высказывания по вопросу о том, имеет ли рыба избирательную способность и излюбленные организмы.

Мнение Державина (6) на этот счет было уже приведено, он пишет: «Вобла поедает все доступное ей по своим размерам».

Елеонский (7) целиком признает избирательную способность рыб. Кашкаров (12) определенно указывает: «рыбы . . . обнаруживают большую разборчивость в пище»; то же говорит Зернов (9).

Lissner (23), изучавший сельдей Скагеррака и Немецкого моря, нашел, что состав пищи сельдей зависит от состава планктона данного района; тем не менее сравнение состава планктона и содержимого желудка указывает на избирание сельдью определенных организмов. По его словам, содержимое желудков сельди производит впечатление заботливого выбора, при этом чрезвычайно интересен факт, на который указывает автор: все *Schizoroda*, предпочитаемые сельдью, обладают святыми органами, которые, быть может, и привлекают сельдь. Изучая питание рыб Датских вод, Vlegvåg (17) также отмечает, что при совпадении набора организмов соотношение их по весу и количеству в желудках рыб и в бентосе было различно. Это указывает, по мнению автора, на выбор рыбой определенных организмов из всех существующих в данном районе. На избирание рыбами определенных организмов указывает также ряд исследователей, работавших по изучению пищи пресноводных рыб (24, 25, 26, 27, 29, 32, 33).

Наши материалы отчетливо говорят в пользу существования и у воблы ясно выраженной избирательной способности.

Это видно прежде всего из сопоставления состава бентоса и содержимого кишечника воблы в различных районах Северного Каспия. При зависимости состава пищи воблы от состава бентоса вобла использует далеко не все организмы, находящиеся в бентосе соответствующего района, а избирает из них представителей вполне определенных видов.

Несомненно, величина организма прежде всего определяет возможность использования его как пищи другими организмами. Возможность использования пищи того или иного размера зависит от строения челюстного аппарата, пищевода, кишечника, от размера и формы тела рыбы. Соотношение размера рыбы и пищевых организмов для различных видов различно: для щуки и судака оно выше, чем для мирных плотвы и леща, и достигает фантастической величины у глубоководной рыбы *Chiasmodon niger*, способной заглатывать жертву, в 3 раза большую, чем она сама. Имеется ряд детальных

указаний по этому вопросу: Hertling (22) для камбалы показывает ясную зависимость между размером потребляемых моллюсков и размером рыбы: камбала 20 см питается *Mya arenaria* длиной не свыше 15 мм, для 40-сантиметровой камбалы становятся доступными 30 мм *Mya arenaria*. Подобные отношения отмечает Røberг для окуня (25). Blegvåg (17, 18) для камбалы различает две группы (класса) пищевых организмов, основываясь на доступности их прежде всего по их величине для крупной и мелкой камбалы. Можно считать, что потребление организмов рыбой лимитируется их величиной, и в свою очередь предельная величина потребляемых организмов определяется видовыми особенностями рыб. Подобная зависимость имеет большое биологическое значение, так как, согласно Эльтону (16), «отношение между размером хищника и животных, являющихся его добычей, очень важно, так как влияет на расщепление животного сообщества на пищевые ниши».

Для воблы лимитирующее значение размера пищевого объекта выступает очень четко: по нашим данным, вобла потребляет *Cardidae* размером не выше 1,5 см, наиболее часто попадаются *Cardidae* размером 0,7—1,1 см. Предпочитаемый размер *Dreissena polymorpha* 0,4—0,6 см. Мелкая—14—16 см—вобла предпочитает мелкую *Dreissena polymorpha* и *Gastropoda*, более крупная вобла—более крупную *Dreissena polymorpha* и *Cardidae*.

Сопоставление удельного веса различных организмов в пище воблы и характерных особенностей этих организмов позволяет сделать вывод, что основу пищи воблы составляют формы, находящиеся на дне или зарывающиеся в самый верхний слой грунта: *Dreissena polymorpha*, *Monodacna* (летом), *Corophiidae*, *Ad. minima*. Типично зарывающиеся формы: *Chironomidae* larvae, *Polychaeta*, *Oligochaeta*, *Cumacea*, а также организмы, находящиеся над поверхностью дна и в толще воды. *Cordylophora caspia*, водные растения и быстродвигающиеся *Mysidae* и *Gammaridae* воблой используются в незначительной степени. Крупные, обладающие грубой раковиной *Didacna trigonoides*, *Cardium edule*, *Adacna plicata*, также мало используются воблой. Отсутствие *Dreissena caspia* и *Didacna Barbot de Marney* в пище объясняется приуроченностью этих моллюсков к большим глубинам, куда вобла вообще не опускается.

Следовательно, на выбор воблой определенных пищевых организмов, кроме величины их, влияет образ жизни последних, точнее отношение их к поверхности грунта; мощность раковины (для моллюсков) и быстрота движения.

Чтобы выяснить роль каждой группы организмов в питании воблы, была сделана попытка разделить пищу воблы на 3<sup>1</sup> категории, предложенных Schiemenz (27) для пищи пресноводных рыб. Деление это производилось, как ясно из всего изложенного, лишь на основании содержимого кишечника, сообразуясь со значением (количественным) того или иного организма в пище воблы и с высказанными выше соображениями относительно характеристики пищевых организмов, так как никаких экспериментальных данных пока не имеется. Поэтому деление это в известной мере условно и при дальнейшей работе в него могут быть внесены поправки. Однако в основных чертах оно, несомненно, правильно, так как основывается на большом количестве материала (5 800 кишечников воблы).

Можно считать, что главной пищей воблы являются *Corophiidae*, *Adacna minima*, *Dreissena polymorpha*, *Monodacna*, известная часть

<sup>1</sup> Здесь сознательно приводится только 3, а не 5 категорий пищи рыб, предложенных Schiemenz в 1924 г., так как вследствие такого дробного деления возможны большие ошибки.

(мелкие экземпляры) *Didacna trigonoides*, *Adaena plicata*, *Gastropoda*, *Ostrocoda* и некоторые *Gammaridae*—вообще все организмы, сосредоточенные в верхнем горизонте грунта и ведущие неподвижный образ жизни или незначительно передвигающиеся. Случайная пища—рыбы, *Chironomidae imago*, икра; вынужденная—*Polychaeta Chironomidae larvae*, *Oligochaeta*, частично *Cumacea*, *Cordylophora caspia* и водные растения (здесь не принимается во внимание значение растений как поставщиков витаминов).

Вывод о главной пище воблы, сделанный на основании обработки полевых материалов, стоит в прямом противоречии с экспериментальными данными: в аквариуме<sup>1</sup> при наличии выбора вобла потребляет в первую очередь *Mysidae*, затем *Corophiidae* и лишь при отсутствии того и другого—*Dreissena polymorpha* (проводилось кормление воблы только этими тремя организмами).

Возникает вопрос, что называть главной пищей рыбы: организмы, предпочитаемые рыбой другим организмам при любых условиях (в том числе и при экспериментальных), или организмы, предпочитаемые рыбой другим организмам при любых естественных условиях. *Schiemenz* и *Wunder* (27, 32) придерживаются последнего взгляда.

При прочих равных условиях вобла, вероятно, отдает предпочтение ракообразным перед моллюсками, но в естественных условиях потребление воблой ракообразных ограничено как отношением их к грунту (зарывание *Cumacea*), так и быстрым движением (*Mysidae*, *Gammaridae*). В аквариальных условиях вобла получает возможность потреблять *Mysidae* в неограниченном количестве, так как последние плохо чувствуют себя в аквариуме и лишаются способности к активному движению. При выводе о «желательности» корма для рыбы рыба, безусловно, определяет качество корма (31, 32)—следует не забывать о возможности получения данного корма рыбой в естественных условиях.

Недостаток главной пищи воблы—моллюсков—приводит в некоторых районах к переходу воблы на вынужденное питание зарывающимися формами (*Chironomidae larvae*, *Cumacea*, *Polychaeta*). Анализ питания воблы в Западном районе хорошо иллюстрирует указанное явление: при малой интенсивности питания и низком общем индексе наполнения кишечника пища воблы в Западном районе отличается большим содержанием зарывающихся форм.

Чрезвычайно интересен тот факт, что в пище воблы в Западном районе *Polychaeta*, *Cumacea* и *Chironomidae larvae* представлены и абсолютно, и относительно выше, чем в пище воблы в других районах, в то время как в бентосе Западного района формы эти имеются по сравнению с бентосом других районов в небольшом количестве.

Особенно ясно выступают характерные отличия пищи воблы, если сравнить пищу воблы и леща. Тогда как основой пищей воблы являются моллюски *Dreissena polymorpha*, *Monodacna*, *Adacna minima*, а из *Crustacea* только *Corophiidae* (да и то в районе их максимального развития), основу пищи леща<sup>2</sup> составляют типично зарывающиеся формы—*Cumacea*, *Vermes*, *Chironomidae larvae* и *Corophiidae*.

Моллюски весной составляют всего 3,4%, а *Dreissena polymorpha*—только 2,2% пищи леща; осенью количество моллюсков в пище леща незначительно увеличивается за счет мелких экземпляров *Adacna minima* и *Dreissena polymorpha*, родившихся в том же году. Сопоставление пищи воблы и леща показывает, что два наиболее рас-

<sup>1</sup> Доклад Е. Н. Боковой на коллоквиуме лаборатории о работах по физиологии питания воблы, проведенных весной 1936 г. на Северном Каспии.

<sup>2</sup> Данные по питанию леща взяты из дипломной работы студентки Казанского университета В. Мухортовой и из работы И. Комаровой, обрабатывающей в настоящее время материал по питанию леща.

Т а б л и ц а 8. Содержание зарывающихся организмов в пище воблы и бентосе (апрель—июнь)

	Содержание организмов в кишечнике воблы и в бентосе				Процент суммарного содержания			
	Западный район	Волжский район	Северо-западная часть Гурьевского района	Гурьевский район (без северо-западной части)	Западный район	Волжский район	Северо-западная часть Гурьевского района	Гурьевский район (без северо-западной части)
Chironomidae larvae . . . . .	А 0,51 Б 0,39	0,35 2,33	0,01 0,12	0,02 0,10	1,25 1,5	0,20 16,5	0,01 0,5	0,01 0,7
Vermes . . . . .	А 2,23 Б 0,24	0,53 1,20	0,46 0,52	0,15 0,42	5,50 1,0	0,41 0,9	0,03 2,2	0,41 3,0
Cumacea . . . . .	А 4,11 Б 0,17	0,23 0,11	1,20 0,27	1,29 0,24	10,10 0,6	0,18 0,8	0,58 1,2	1,06 1,7
Итого . . . . .	А 6,85 Б 0,80	1,11 3,64	1,26 0,91	1,77 0,76	16,85 3,10	0,88 18,2	0,62 3,90	1,48 5,540

А—содержание организмов в пище (частные индексы).  
Б—содержание организмов в бентосе (в граммах на 1м<sup>2</sup>).

пространенные в Северном Каспии представителя семейства Сурпинidae относятся к различным пищевым «нишам» и не конкурируют в обычное время друг с другом. По питанию третьего представителя семейства Сурпинidae, играющего большую роль в экономике Северного Каспия *Сурпинус саргио* (L), у нас, к сожалению, нет никаких данных.

Характер пищи согласуется с анатомическими особенностями воблы и леща: сильно выдвигающийся ротовой аппарат позволяет лещу извлекать из грунта зарывающиеся организмы. Для воблы остается в силе «хорошее свойство», отмеченное Schiemenz (29) для плотвы: благодаря мощному развитию глоточных зубов<sup>1</sup> вобла способна питаться моллюсками (для плотвы Schiemenz указывает *Valvata* и *Dreissena polymorpha*).

Различие пищевых объектов обуславливает и в свою очередь обуславливается обитанием воблы и леща в различных горизонтах воды: вобла, повидимому, держится в более высоко расположенном, горизонте, чем лещ. Косвенным доказательством этого служит относительно большое количество *Cordylophora caspia* и водных растений, составляющих в некоторых пробах до 100% пищи воблы, в то время как у леща эти формы встречаются очень редко и в очень незначительном количестве. Здесь, вероятно, получается положение, аналогичное указанному Schiemenz (29) для планктоноядных рыб. Находясь в одном водоеме, укляя, ряпушка и сиг обитают и питаются в различных горизонтах водной массы.

Деление Schiemenz пищи рыб на различные категории дало ему возможность разобраться в жизни рыб пресных вод. Считается, что конкуренция из-за пищи в море менее остра, чем в замкнутых водоемах. Если даже это так (к сожалению, никаких материалов по этому вопросу не имеется), то совершенно очевидно, что в годы неуро-

<sup>1</sup> Вобла имеет более широкие и толстые глоточные зубы, чем лещ; у леща зубы тонкие и острые (5).



жая организмов, служащих главной пищей, предположим, вобле, последняя должна была перейти на вынужденную пищу и стать конкурентом лещу. Урожайные и неурожайные годы наземных организмов хорошо известны, различная урожайность по годам существует также и в море (17, 20, 21), причем особенно сильны колебания урожайности пищевых организмов в замкнутых водоемах, как это показал Vlegvad (17) для датских вод. Колебания эти не могут оказать влияния на состояние рыбных запасов и приводят к изменению темпа роста (21) и концентрации (20) рыбы (в указанных работах—камбалы). Поэтому именно для Каспия, замкнутого водоема, особенно важно углубленное исследование изменений урожайности по годам и учет последствий неурожая. Деление пищи рыб по категориям Schiemenz дает возможность не только учитывать, какие рыбы конкурируют в данный момент, но и показывает, по какому направлению пойдет конкуренция в случае изменения наличных пищевых ресурсов.

#### 5. КОРМОВЫЕ ПЛОЩАДИ ВОБЛЫ

Как показывают работы нашей лаборатории, вобла откармливается в основном на мягких грунтах 12—18-футовых свалов. Глубины наибольшего откорма 12—16 футов. На приуроченность откорма воблы к мягким грунтам указывает и состав пищи воблы, близкий к составу комплекса мягких грунтов (2). Очень эффективный метод наглядного изображения кормовых площадей был предложен Я. А. Бирштейном. На карту наносятся средние для данного района общие индексы (характеризующие интенсивность питания) или частные индексы наиболее массовых форм, характеризующие интенсивность потребления воблой данного организма. На основании индексов проводятся изолинии, подобно тому как это делается для бентоса, в результате чего получается изображение кормовых площадей<sup>1</sup> различной интенсивности и районов потребления организмов, служащих главной пищей рыбы. Такой метод картирования позволяет очень показательно сравнивать нахождение организмов в бентосе и потребление

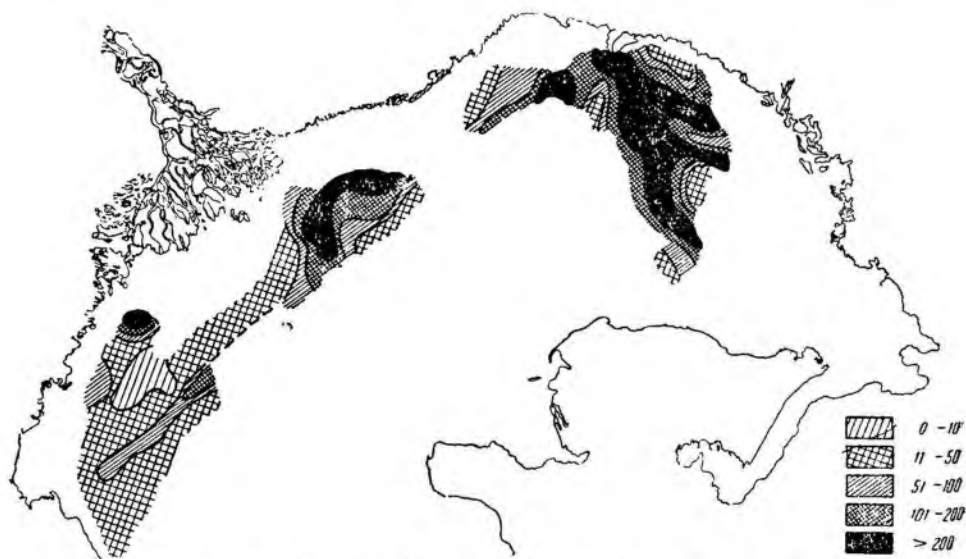


Рис. 4. Пастбища (кормовые площади) воблы весной

<sup>1</sup> Под «кормовыми площадями» мы подразумеваем участки, где фактически происходит питание рыбы в момент исследования, так сказать, ее пастбище.

ние их рыбой. Карта на рис. 4 представляет полученную этим способом картину общей кормности Северного Каспия весной, карты на рис. (5б, 6б, 7б)—потребление за тот же сезон основных пищевых объектов *Dreissena polymorpha*, *Adaspa minima* и *Corophiidae*. Сравнение этих карт с картами видовых изобент (рис. 5а, 6а, 7а), составлен-



Рис. 5а. Распределение *Dreissena polymorpha* в бентосе весной

ными Я. А. Бирштейном, дает совершенно идеальные совпадения: интенсивному потреблению *Corophiidae* в северо-западной части Гурьевского района соответствует мощное развитие этого организма



Рис. 5б. Потребление *Dreissena polymorpha* воблой весной

в бентосе (рис. 6а и 6б); равномерному распределению *Dreissena polymorpha* в бентосе Гурьевского района соответствует такое же равномерное потребление ее воблой (рис. 5а и б) области максимального количества *Adaspa minima* в пище и в бентосе совпадает, при-

чем достаточно точно совпадают нулевые изобенты и границы потребления *Adaspa minima* воблой (рис. 7а и 7б).

Интересно также отметить, что карта летнего потребления воблой *Dreissena polymorpha* точно повторяет весеннюю карту; особен-

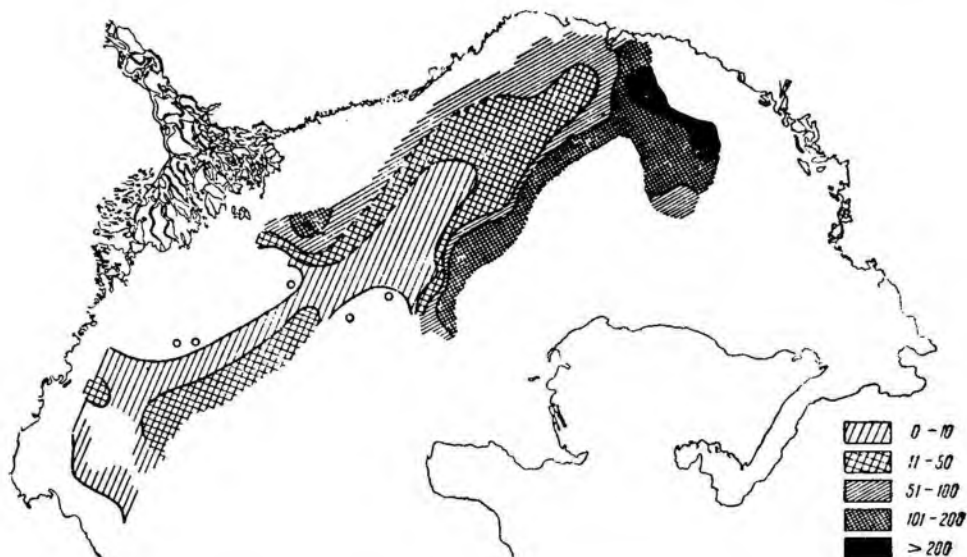


Рис. 5в. Потребление *Dreissena polymorpha* воблой летом

но хорошо это видно по Западному району, где совпадают места отсутствия *Dreissena polymorpha* в пище за оба сезона (рис. 5б и в).

Совпадение карт видовой биомассы и частных индексов доказывает, что вобла использует подходящие организмы там, где они



Рис. 6а. Распределение *Corophiidae* в бентосе весной

находятся и что по крайней мере на срок переваривания пищи вобла остается на месте откорма, так как в противном случае не получилось бы такого совпадения границ распространения организма и потребления его воблой.

Изучая бентос водоема с точки зрения возможности его использования рыбами, необходимо учитывать нахождение в данном водоеме совершенно конкретных организмов, являющихся пищей для конкретных рыб, а не только общую биомассу бентоса. Помимо об-

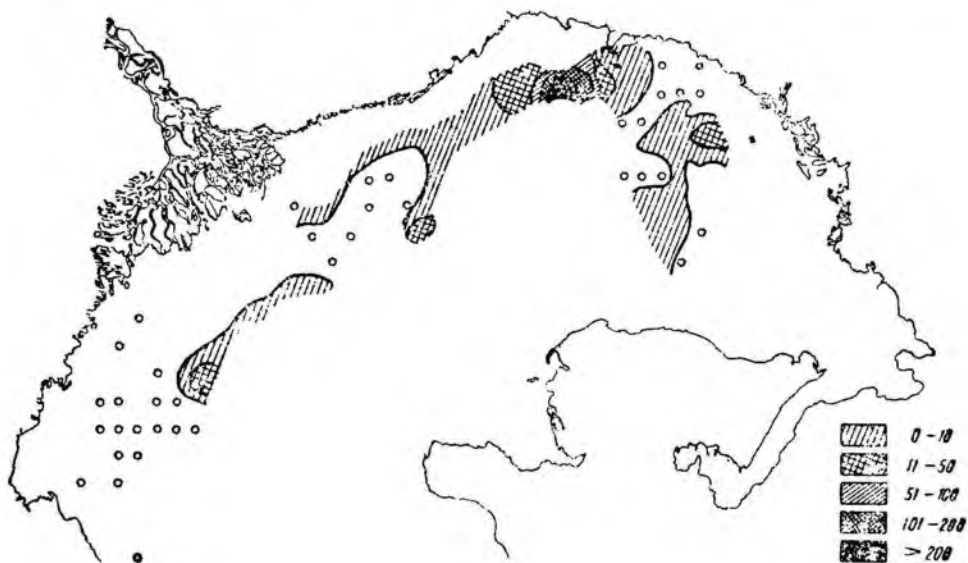


Рис. 66. Потребление *Corophiidae* воблой за тот же сезон

щего учета организмов, необходимо производить деление их на кормовые (I и II классов) и некормовые Fish—food, not—food (17, 18) для каждого из видов рыб.



Рис. 7а. Распределение *Adaspa minima* в бентосе весной

Так, на основе нашей работы можно считать, что для воблы некормовыми организмами являются *Dreissena caspia* и *D. Barbot de Marnui* (вследствие их приуроченности к большим глубинам) и крупные, свыше 1,5 см. *Dreissena polymorpha*, *Didacna trigonoides* и *Monodacna*.

Для леща некормовыми являются все моллюски размером свыше 0,2—0,3 см, водные растения и *Cordylophora caspia*.



Рис. 76. Потребление *Adacna minima* воблой за тот же сезон

## Выводы

1. Вобла использует в пищу почти все организмы бентоса Северного Каспия. Основной пищи воблы являются: *Dreissena polymorpha*, *Monodacna*, *Adacna minima*, *Corophiidae*, составляющие в среднем до 85—90% всей пищи; *Gammaridae*, *Mysidae*, *Cumacea*, *Cordylophora caspia*, *Vermes*, *Chironomidae* (larvae и imago), *Adacna plicata*, *Ostracoda* sp. *Gastropoda*, *Didacna trigonoides*, *Cardium edule* и водные растения имеют небольшое значение в питании воблы; *Dreissena caspia*, *D. Barbot de Marnyi*, а также *Didacna trigonoides*, *Monodacna* и *Dreissena polymorpha* размером больше 1½ см воблой вообще не используются в пищу.

2. На основании интенсивности питания воблы и состава ее пищи в Северном Каспии можно выделить 4 района: Западный, Волжский предустьевой, Гурьевский и Глубинный. Наиболее интенсивно питание воблы в Гурьевском районе. В Западном районе вобла за недостатком организмов, служащих основой пищи, переходит на вынужденное потребление.

Низкая интенсивность питания воблы в Западном районе при наиболее высокой по сравнению с другими районами Северного Каспия биомассе бентоса находит себе объяснение в недостатке в бентосе Западного района организмов, являющихся основой пищи воблы.

3. Вобла, несомненно, обладает избирательной способностью, отбирая преимущественно из бентоса *Dreissena polymorpha*, *Monodacna*, *Adacna minima* и *Corophiidae*. Доказательством этого является различная величина индекса избирательной способности, колеблющаяся от 0 до 55, указывающая на избегание или предпочтение рыбой различных организмов.

4. Основные кормовые организмы воблы приурочены к придонным слоям воды и к самому верхнему слою грунта. В противоположность этому пищу леща—ближайшего родственника воблы—составляют «зарывающиеся» организмы.

5. Вобла и лещ занимают различные «пищевые ниши», не конкурируя в отношении пищи друг с другом.

6. Способность рыбы выбирать для питания определенные организмы нужно принимать во внимание при изучении кормности водоема: помимо учета общей биомассы, необходим учет именно тех организмов, которые служат пищей данной рыбы.

Пользуюсь случаем поблагодарить за ряд ценных советов и указаний научного руководителя моей работы—проф. А. А. Шорыгина, а также проф. Л. А. Зенкевича, проф. В. В. Васнецова, проф. Г. С. Карзинкина и проф. Т. С. Расса, за большую товарищескую помощь и советы как при первоначальном разборе материала, так и при оформлении этой работы; Я. А. Бирштейна, Н. С. Кирееву и А. Г. Чурусову—за помощь в технической обработке материала.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Арнольди Л. В., Труды Севанской озерной ст., т. II, в. 1, 1929.—2. Бирштейн Я. А., Распределение биомассы Северного и Среднего Каспия (предварительное сообщение), Тр. Всекасп. экспед. ВНИРО, т. II (в печати).—3. Богоров В. Г., Бюллетень ВНИРО, 1934.—4. Броцкая В. А. и проф. Зенкевич Л. А., Зоологический журнал, т. XV, в. 1, 1936.—5. Васнецов В. В., Эволюция глоточных зубов карповых (печатается в трудах ИЭМИ).—6. Державин, Тр. Астраханской ихт. лабор., т. III, в. 4, 1915.—7. Елеонский, Рыбоводство, 1936.—8. Зенкевич Л. А. (под редакцией), Доклады первой сессии Государственного океанографического ин-та, М., 1931.—9. Зернов С. А., Общая гидробиология 1934.—10. Карзинкин Г. С., Тр. Лимнологической станции, в. 15, 1932.—11. Карзинкин Г. С., Зоологический журнал, т. XV, в. 2, 1936.—12. Кашкаров Д. И., Среда и сообщество, 1933.—13. Комарова И., Питание камбалы—ерша (в печати).—14. Сомов, Изв. отдела прикладной ихтиологии, 1922.—15. Чугунов Н. Л., Труды Астраханской ихтиологической лаборатории, т. III, в. VI, Астрахань, 1918.—16. Эльтон, Экология животных, 1934.—17. Н. В. Blegvad, Rep. of the Dan. Biol. St., XXXI, 1925.—18. Н. В. Blegvad, Rep. of the Dan. Biol. St., XXXVI, 1930.—19. Alfred L., Buschkiid Handbuch der Binnenfisch. Mitteleuropas, B. IV, Lif. 2, 1921.—20. F. M. Davis, Fisheries Investigations Series II, Vol. VIII, No 4, 1925.—21. A. Hagmeier, Berichte der Deut. Wissenschaft. Kommiss. für Meeresforsch. Neue Folge, B. V, H. 3, 1930.—22. H. Hertling, Mitteil. des Deutsch. Seefischereiferein, Bd. XXXV, Nr. 2, 3/4, 1929.—23. H. Lissner, Ber. der Deut. Wissenschaft. Kommiss. für Meeruntersuch., B. I, 1925.—24. A. Pearse, Bullet. of the Un. St. Bureau of Fisheries, vol. XXXV, 1915.—25. Kurt Chr. Röper, Zeitschrift für Fischerei, Bd. XXXIV, H. 4, 1936.—26. W. Schaperclaus, Zeit. f. Fischer, Bd. 26, 1928.—27. P. Schiemenz, Deut. Fischerei Zeit., 1905.—28. P. Schiemenz, Deutsche Fisch. Zeit., 1905.—29. P. Schiemenz, Deut. Fisch. Zeit., 1910.—30. R. Fodd, Fisheries Investigations Series, II Sea Fisheries, Vol. II, No. 3, 1915.—31. W. Wunder, Z. f. vergleich. Phys., Bd. 6, 1927.—32. W. Wunder, Handbuch der Binnenfische Mitteleuropas, B. II, 1936.—33. H. Wundsch, Mangold Handbuch der Ernährung und des Stoffwechsels der landwirtschaft. Nutztiere, Bd. III, 1931.

### FOOD PREFERENCE OF THE VOBLA (*RUTILUS RUTILUS CASPIUS* I) OF THE NORTH CÁSPIAN AND COMPOSITION OF THE BENTHOS

by M. V. Jeltenkowa

Moscow, Institute of Marine Fisheries and Oceanography, Laboratory of the Benthos

#### Summary

From April to June, 1935, five thousand eight hundred intestines of the vobla were collected by ships of the scientific Fishery Survey of the North Caspian. The determination of food components was performed by means of weighing. The total content of the intestine was weighed, food organisms being at the same time determined, counted up and measured. The method of computation was almost the same as in the work of Zenkevitch-Brodsky and Röper.

The principal food of the vobla consists of molluscs to 80 per cent of the whole food, among which the first place belongs to *Dreissena*

polymorpha, Monodacna, Adacna minima. *D. trigonoides*; as to Crustacea, only the Corophidae play an important part in the food of the vobla, the essential feature of which consisting in the predominance of molluscs, remains unaltered all the three seasons.

According to the character of the vobla's nutrition (intensity of feeding, composition of food), four regions may be distinguished in the North Caspian, viz. the Western region, the Volzhsky, the Deepwater and the Gurievsky. The nutrition of the vobla in the Western region is of the lowest intensity, while in the Gurievsky region it is of the highest which results in rendering the food of this fish variable in the former region and uniform in the latter.

A comparison of the total biomass of the benthos with the intensity of the whole feeding according to regions, shows the intensity to be nearly inverse to the total biomass of the benthos, which be accounted by the presence of selective capacity in the vobla (such a capacity was noted by a number of investigators as occurring in other fishes).

The composition of the benthos in different regions is not uniform. The vobla, as the computation of the index of selective capacity shows (that index, suggested by A. A. Shoriguin, represents the ratio of the per cent of an organism content in the food to that in the benthos), behaves with respect to various organisms in different way, preferring some of them and avoiding others. The composition of food of the fish under question, possessing a selective capacity, depends on the composition of the benthos in a given region. Hence a low feeding intensity of the vobla in the Western region may be explained by a small number of organisms, composing its principal food, being present in the benthos of that region.

The vobla prefers small organisms inhabiting the upper layer of the sea-bottom and leading either a stationary mode of life or moving but little, e. g., molluscs 1.5 cm in size with a fragile shell and dwelling in the upper layer of the sea-bottom, and Corophiidae. Burrowing organisms are eaten by the vobla only when it is compelled to.

A comparison between the food of the vobla and that of its relative the bream (*Abramis brama* L) shows the composition of their food to differ: molluscs being the main food of the former and Crustacea (first of all Cumacea) that of the latter.

In autumn both species of fish are seen to approach each other in regard to their food, which indicates, that in the years of shortage of food organisms a strong competition for food may arise between those species.

The vobla feeds principally on soft banks 12—18 feet deep. A mapping of total and partial indices of the nutrition of the vobla and joining them together by means of isolines allows to trace the feeding grounds or pastures of that fish as well as the regions of its preferential consumption of some organism.

A comparison of maps obtained in such a manner with those showing the distribution in the benthos of organisms consumed, reveals in some cases an ideal coincidence of the presence of certain organisms in the benthos and in the food of the vobla. This coincidence indicates that the vobla consumes organisms where they are found, remaining during the time of digestion, at least, near its feeding-ground.

О НЕКОТОРЫХ НОВЫХ МЕТОДАХ В ИЗУЧЕНИИ ПИТАНИЯ  
ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Н. С. Гаевская

Из лаборатории кафедры гидробиологии Мосрыбтуза

«Часто говорится, и недаром, что наука движется точками в зависимости от успехов, делаемых методикой. С каждым шагом методики вперед мы как бы поднимаемся ступенькой выше, с которой открывается нам более широкий горизонт с невидимыми раньше предметами. Поэтому нашей первой задачей будет выработка методики»  
И. П. Павлов.

Трофология—учение о пищевых связях в водоемах—занимает пока в гидробиологии значительно более скромное место, чем такие разделы ее, как учение о биологической роли температуры, солености, газов и даже такой молодой раздел, как учение об активной реакции среды, накопивший уже огромный фактический материал и давший ряд теоретических обобщений. В числе других причин отставания трофологии едва ли не главной является отсутствие в ней специфических методов исследования, позволяющих проникать в сущность явлений этой области. И если одно из крупных теоретических обобщений трофологии—теория Пюттера—продолжает оставаться и по сей день, т. е. по истечении почти 30 лет после ее появления, неразрешенным, то опять-таки в основе этого не совсем обычного в науке «юбилея» лежит все та же причина: слабая разработанность методов трофологии.

С этим обстоятельством, тормозящим развитие трофологии, встречается, конечно, всякий исследователь, какие бы скромные экспериментальные задачи он ни ставил себе в этой области.

Поэтому мне и пришлось обратиться прежде всего к разработке некоторых таких методов, когда в 1934 г. с группой моих молодых сотрудников я приступила к изучению пищевых взаимосвязей в водоемах.

Разработка двух методик: методики точного определения веса мелких водных организмов и методика получения бактериологически чистых водных организмов—встала при этом в первую очередь. Без наличия первого из названных методов бессмысленно было сколько-нибудь точно подойти к изучению количества потребляемой пищи и к установлению пищевых коэффициентов. Необходимость же при трофологических исследованиях оперировать с бактериологически чистыми организмами может быть поставлена в параллель с необходимостью для химических исследований располагать веществом в чистом виде, хотя бы в природе в таком виде оно и не встречалось. Два первые наши сообщения и будут посвящены описанию этих методов. Третье сообщение мы посвятим описанию метода, предназначенного для изучения явлений, связанных с выбором пищи водными животными. Последующие сообщения будут содержать результаты наших исследований по питанию водных животных, полученные нами экспериментально и в природе.



## I. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ТОЧНОГО ВЕСА МЕЛКИХ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ В ЖИВОМ СОСТОЯНИИ

Решение целого ряда крупных биологических задач заложено в знании точного веса водных организмов в живом состоянии. Среди таких задач в первую очередь можно назвать: характеристику видов по весовым показателям, определение темпа роста по весовым показателям, установление соотношений сухого и живого веса, изменение веса в зависимости от экзогенных и эндогенных факторов, определение пищевых коэффициентов, установление точных величин и соотношений биомассы и продукции в водоемах и целый ряд других вопросов, слагающихся в обширные проблемы. Не менее существенным является иметь в руках точный метод определения веса малых водных организмов и для биохимических исследований, в особенности при изучении элементарного химического состава организмов, когда приходится оперировать с веществами, находящимися в организме в малых количествах.

Методика определения веса водных животных, в том числе и мелких форм, сводилась до настоящего времени к удалению воды с поверхности тела организма и последующему его взвешиванию. Это делалось или путем обсушивания на воздухе, или фильтровальной бумагой, или, наконец, последовательным погружением животного в спирт и эфир с последующим обсушиванием в токе воздуха, причем организм, конечно, умерщвлялся.

Стремление получить хотя бы относительно сравнимые величины заставило ввести в эти операции учет времени, в течение которого производится обсушивание.

Эта методика определения веса водных организмов может оказаться вполне удовлетворительной только в таких исследованиях, в которых по самому существу поставленных задач требования к точности определения веса организмов ограничиваются не более чем тысячными долями грамма, т. е. точностью техно-химических весов. Но как только биологические исследования вступают в фазу более глубоких и точных, подобных тем, которые переименованы во вступительных строках этой статьи, существующая методика оказывается совершенно непригодной и бессильной помочь в их разрешении, в особенности если при этом приходится иметь дело с организмами малого веса. Настоятельно выступает необходимость создания методики, которая позволила бы поднять точность определения веса малых водных организмов до того предела, который давно уже достигнут в химических и физических исследованиях, т. е. до десятых и даже сотых долей миллиграмма.

---

Занимаясь в течение последних трех лет изучением пищевых связей в водоемах, я встретилась с необходимостью выработки такого метода. Кроме большой точности, этот метод должен был удовлетворять еще одному требованию, а именно: необходимо было, чтобы организм после определения его веса оставался живым и мог бы служить для продолжения опытов. Именно это последнее требование предопределило тот путь, которым пришлось пойти при разработке такого метода.

Совершенно очевидно, что никакие попытки разрешить поставленную задачу путем улучшения методики обсушивания организма перед его взвешиванием не могли привести к цели. Тем самым задача сводилась к отысканию способа точного определения веса той воды, которую несет на себе животное при взвешивании. Предваритель-

тельные опыты и ряд соображений показали мне, что хотя и в такой прямой постановке задача может быть разрешена на основании принципа, излагаемого ниже, но с гораздо меньшей точностью, чем в том случае, если мы заменим воду, в которой находится животное, раствором соответственно подобранного вещества, концентрация которого нам заранее известна.

Тогда задача определения точного веса живого водного организма может быть разрешена следующим образом.

Организм вместе с некоторым неизвестным пока количеством раствора, весовая концентрация которого, однако, известна заранее, вносится в предварительно отвешенный объем воды. При этом получается новая весовая концентрация вещества. Прямым взвешиванием определяется суммарный вес воды, организма и внесенного раствора. Затем определяется новая концентрация вещества. Полученная величина умножается на количество весовых или объемных единиц взятой воды и, таким образом, определяется вес вещества, внесенного в раствор вместе с организмом в воду (при умножении пренебрегаем тем количеством воды, которое было внесено в раствор и которое очень мало в сравнении с отвешенным количеством воды).

Зная вес внесенного в раствор вещества, легко вычислить, исходя из первоначальной концентрации раствора, и весовое количество внесенной воды; сложением обеих величин (веса вещества и веса воды) получается вес внесенного с животным раствора. Разница между суммарным весом организма, раствора и воды и весом раствора плюс вес воды даст чистый вес организма.

Можно пойти и обратным путем, а именно отвешивать не воду, а раствор известной заранее концентрации и в него вносить организм с некоторым количеством воды. Прямым взвешиванием определять суммарный вес организма, воды и раствора. Затем определять новую, более слабую теперь, весовую концентрацию раствора. Из сопоставления же исходной и полученной концентрации можно вычислить новый вес раствора. Простое вычитание первоначального веса раствора из полученного даст вес той воды, которая была внесена с организмом.

Этот второй способ в целом ряде отношений даже более удобен, чем тот, который описан выше и на котором я окончательно остановилась. Но он имеет один существенный недостаток, в результате которого точность определения веса организма оказывается гораздо меньшей, чем получаемая при первом способе. Дело в том, что та малая, но неизбежная ошибка в определении концентрации вещества, которая лежит в пределах точности самого метода определения, входит при вычислении нового веса раствора во множитель, на который умножается количество граммов взятого раствора. При этом неизбежно ошибка увеличивается в несколько тысяч раз. И, например, ошибка в определении концентрации вещества, равная всего лишь 0,002 мг, может дать ошибку на весе организма в 30 мг.

В избранном нами методе, когда организм вносится в чистую воду с некоторым количеством раствора, такая же ошибка, сделанная при определении новой концентрации вещества (0,002 мг) и даже в пять раз большая, даст ошибку на весе организма всего лишь в сотых долях миллиграмма. Это происходит потому, что возрастание ошибки в этом случае обусловлено такого рода множителями, которые могут увеличить ошибку при вычислении веса организма не более чем в несколько раз, а не в несколько тысяч раз, как во втором методе. Возрастание ошибки происходит при вычислении веса вещества, внесенного в раствор, при этом во столько раз, сколько граммов воды было отвешено. Эта ошибка на весе вещества повлечет за собой ошибку

в определении веса воды раствора. Эта последняя ошибка будет меньше ошибки, полученной при вычислении веса вещества, если исходная концентрация вещества выражается числом больше единицы, т. е. если количество растворенного вещества больше, чем количество растворителя; в обратном же случае ошибка на весе воды будет больше, чем на весе вещества, причем с уменьшением концентрации исходного раствора ошибка будет увеличиваться. Конечная ошибка на весе внесенного раствора, а тем самым и на весе организма, будет представлять собой сумму этих двух ошибок: полученной при вычислении веса внесенного в растворе вещества и при вычислении веса внесенной воды раствора и, как уже упоминалось, не может превышать нескольких сотых долей миллиграмма при величине исходной ошибки, сделанной при определении концентрации вещества, в тысячных и даже сотых долях миллиграмма.

---

Было совершенно очевидно, что точность предлагаемого метода будет зависеть в первую очередь от степени точности определения того вещества, на сопоставлении исходной и конечной концентрации которого построен этот метод.

Это было первое требование, которое предъявлялось при подборе вещества. Кроме того, это вещество должно было удовлетворять еще двум следующим требованиям: оно должно было быть физиологически нейтральным, т. е. оно не только не должно вредить организму, но концентрация его, во всяком случае за время, потребное для взвешивания, не должна была изменяться и, наконец, представлялось весьма желательным, чтобы это вещество было сильно растворимо в воде, чтобы можно было пользоваться, в качестве исходного, раствором высокой концентрации. На то значение, которое имеет исходная концентрация на величину конечной ошибки, указывалось уже выше.

В качестве такого вещества, которое в достаточной мере удовлетворяло всем названным выше требованиям, я выбрала глюкозу. Предварительно мной было проведено много опытов с другими веществами, в том числе и с красками, концентрация которых определялась колориметрически. Эти последние оказались мало пригодными для целей точного определения веса живых водных животных, так как они прежде всего не удовлетворяли требованию физиологической нейтральности. Многие животные организмы, особенно фильтровальщики и седиментаторы, быстро поглощают краску из раствора через кишечник, другие—поверхностью тела, особенно если оно покрыто слоем слизи; кроме того, краски абсорбируются частицами детрита, прилипшими к покровам тела, к щетинкам, ресничкам. После же переноса в воду для взвешивания животные начинают отдавать эту краску обратно. Эти отрицательные явления, естественно, ослабевают при пользовании растворами малых концентраций, но применение последних имеет следствием резкое увеличение ошибки при вычислении веса животного.

Для количественного определения глюкозы имеется целый ряд методов. Из них я остановилась на очень чувствительном и точном микрометоде Хагедорна и Иенсена. Метод этот допускает определение глюкозы в пределах от 0,385 до 0,002 мг. Метод Хагедорна—Иенсена является одним из употребительнейших в органическом микроанализе, например, крови, растительных тканей и т. п. и описан во всех соответствующих руководствах; поэтому я считаю ненужным давать здесь его описание и ход определения глюкозы по этому методу. Подчеркну только несколько моментов, имеющих особенно

важное значение для успеха определений. Это будет прежде всего чистота реактивов. Мы употребляли глюкозу фирмы Kahlbaum, а также изготовленную Картофельным институтом в Москве. Уксусная кислота проверялась на альдегиды и в случае надобности перегонялась, феррицианид употреблялся после двойной перекристаллизации, сернокислый цинк—после однократной, вода бралась двойной перегонки в иенском стекле. Далее, необходимо строго соблюдать пятнадцатиминутный срок нагревания проб на кипящей водяной бане. И, наконец, необходимо следить за тем, чтобы крахмал давал правильную синюю окраску, без примеси лилового оттенка, при титровании гипосульфитом невосстановленного феррицианида.

При соблюдении этих условий метод Хагедорна—Иенсена дает очень хорошие результаты, а в особенности в таком предельно простом случае, как наш, когда определение глюкозы производится в чистом растворе ее в дистиллированной воде.

В тех же случаях, когда взвешивание производилось на микрохимических весах, мы применяли для титрования специально изготовленные микробюретки с делениями на  $\frac{1}{400}$  см<sup>3</sup> вместо обычных с делением  $\frac{1}{100}$  см<sup>3</sup>. Этими же бюретками отмеривался феррицианиди раствор глюкозы в пробирки перед нагреванием их на водяной бане.

Что касается второго требования—физиологической нейтральности, то оно мной ставилось только в ограниченном смысле, а именно будет или нет меняться концентрация раствора глюкозы от пребывания в нем животного в течение того срока, который требуется для взвешивания животного, т. е. нескольких минут. Нами был поставлен ряд соответственных опытов с Cladocera, Copepoda, Asellus aquaticus, Ephemerae и Chironomidae. Животные по нескольку особей помещались в раствор глюкозы различных концентраций. Тщательные определения, сделанные сразу же после посадки и затем через 5 и через 10 минут, не показали никаких изменений в содержании глюкозы, так как наблюдавшиеся небольшие колебания целиком лежали в пределах точности метода определения.

В этом отношении наши результаты вполне совпадают с данными S. S. Gellis и G. L. Clarke<sup>1</sup>. Эти авторы, изучая питание Daphnia magna, пропускали через многочисленную популяцию этих животных медленный ток раствора глюкозы и не обнаружили при этом никаких изменений в содержании глюкозы.

Если же принять еще во внимание, что прилагаемый нами метод стремится дать возможность определять вес одной или во всяком случае вес небольшого числа особей, то целесообразность выбора глюкозы с точки зрения требования физиологической нейтральности (в условном смысле) вполне очевидна. Кроме того, глюкоза является веществом в значительном количестве растворяющимся в воде (81,7 г глюкозы в 100 г воды при 15°).

Целый же ряд форм, как показали соответствующие опыты без всяких нарушений, выносит кратковременное прибывание в крепких растворах глюкозы.

---

Перейдем к описанию самих опытов по определению веса малых водных организмов.

---

<sup>1</sup> Gellis S. S. a. Clarke G. L. Organic matter in dissolved and colloidal form as food for Daphnia magna.—Physiological Zoology. V, VIII, № 2, 1935.

Совершенно естественно, что прежде чем приступить непосредственно к определению веса организмов, был проведен целый ряд холостых определений глюкозы с целью в полной мере овладеть методом Хагедорна—Иенсена. При этом выяснилось, что в условиях наших опытов, когда определения производятся в чистом водном растворе глюкозы, вполне достаточно двух параллельных определений вместо трех, рекомендуемых Хагедорном и Иенсеном для определения сахара в крови.

После этого мы перешли к взвешиванию маленьких кусочков проволоки и стекла, для того чтобы, зная заранее вес этих объектов, установить степень точности предлагаемого метода. Приведем протокол одного из таких опытов и на этом конкретном примере покажем ход определения веса объекта по предполагаемому методу.

### Контрольный опыт № 96 от 25.XII.1936

Все взвешивания в опыте производятся на аналитических весах Сарториуса. Для титрования применяется микробюретка с делениями на 0,01 см<sup>3</sup>.

Вес кусочка проволоки, определенный прямым взвешиванием, равен 0,0154 г.

1. Приготавливается концентрированный раствор глюкозы: в бюксе отвешивается глюкоза; ее вес 0,3976 г; в бюксу добавляется около 0,5 см<sup>3</sup> дистиллированной воды; вес воды 0,5262 г.

2. В другой бюксе отвешивается около 3 см<sup>3</sup> дистиллированной воды; вес воды 3,0566 г. Температура воды в опыте равна 20.0°. Отсюда объем отвешенной воды, вычисленный по таблицам, равен 3,0653 см<sup>3</sup>.

3. Кусочек проволоки помещается в раствор глюкозы, затем извлекается оттуда пинцетом и быстро переносится в ранее отвешенную воду (при этом следим, чтобы концы пинцета не коснулись воды), и взвешивается. Вес проволоки + вес внесенного с ней раствора глюкозы равен 0,0161 г. Таким образом, в этом контрольном опыте известно заранее, что вес внесенного раствора равен 0,0007 г.

4. Проволочка удаляется из вновь получившегося раствора глюкозы, который перед этим тщательно перемешивается осторожным покачиванием бюксы, и производится два параллельных определения содержания глюкозы раствора по методу Хагедорна—Иенсена.

Результат титрования феррицианида гипосульфитом:

Раствор глюкозы	Вода
1,415 см <sup>3</sup>	2,11 см <sup>3</sup>
1,415 »	2,10 »

Среднее: 1,415 см<sup>3</sup> гипосульфита; с поправками на титры гипосульфита и феррицианида равно 1,3504 см<sup>3</sup> гипосульфита, что соответствует по таблице Хагедорна—Иенсена 0,1149 мг глюкозы

Среднее: 2,105 см<sup>3</sup> гипосульфита; с поправками на титры гипосульфита и феррицианида равно 1,9279 см<sup>3</sup> гипосульфита, что соответствует по таблице Хагедорна—Иенсена 0,0124 мг глюкозы

Таким образом, действительное содержание глюкозы в 1 см<sup>3</sup> нашего раствора равно 0,10250 мг или, округляя, 0,103 мг.

5. Вычисляется вес проволоки.

Содержание глюкозы в 3,0653 см<sup>3</sup> взятой воды равно 0,3157259 мг или, округляя, 0,32 мг. Исходя из первоначальной концентрации раствора, вычисляется количество воды, внесенной с 0,32 мг глюкозы. Оно равно 0,42 мг. Отсюда вес внесенного с проволочкой раствора глюкозы равен 0,74 мг или, округляя, 0,7 мг, а искомый вес объекта равен 0,161 г—0,007 г = 1,154 г.

Определение веса этого же объекта было повторено еще 8 раз и дало следующие величины:

0,0154 г	0,0153 г
0,0154 »	0,0154 »
0,0153 »	0,0153 »
0,0154 »	0,0153 »

Таким образом, все величины, полученные при помощи предполагаемого нами метода, совпали с величиной, полученной прямым взвешиванием (0,0154 г) (разница же в 0,0001 г лежит в пределах точности аналитических весов).

Мы не приводим результаты других многочисленных опытов, проведенных нами с неживыми объектами и с применением различных концентраций исходного раствора, так как опыты эти неизменно давали такого же рода результаты, что и приведенные выше.

Эти прекрасные результаты определяются в первую очередь той высокой точностью, с какой определялось весовое содержание глюкозы. Точность метода Хагедорна—Иенсена значительно превосходит точность аналитических весов и по этому, как это видно из приведенного выше примера, при пользовании аналитическими весами приходится округлять цифры весового содержания глюкозы, чтобы в конечном итоге выразить вес внесенного с объектом раствора в десятых долях миллиграмма.

Однако именно эта высокая начальная точность определения содержания глюкозы и дает те гарантированные конечные цифры веса внесенного с объектом раствора глюкозы, которые определяют в свою очередь точность определения веса объекта по предполагаемому методу, равную точности аналитических весов.

Далее, высокая точность начального определения содержания глюкозы позволяет применять в случае надобности и слабые исходные растворы глюкозы без опасения, что неизбежная ошибка в определении глюкозы скажется на конечном результате; ошибка эта, как правило, лежит в шестом знаке и потому она даже в случае применения слабых концентраций для исходных растворов может повлиять только на пятый или шестой знак при вычислении веса, внесенного с объектом раствора, т. е. ошибка всегда окажется за пределами точности аналитических весов.

Перейдем к описанию тех дополнительных моментов, которые возникли в нашем методе при переходе к определению веса живых объектов.

Прежде всего потребовалось установить предельные концентрации глюкозы для различных групп подопытных организмов. В результате соответственных опытов было выяснено, что водные насекомые и их личинки, в том числе и очень мелкие Diptera, без всякого вреда выносят насыщенный раствор глюкозы в течение не менее чем 30 минут; это в несколько раз превышало срок, необходимый нам при определениях веса организма. То же относится к клещам и *Asellus aquaticus* разных возрастов.

*Entomostraca* выносят значительно меньшие концентрации. *Cyclops albinoideus*, *C. fuscus*, *C. insignis* в растворах, концентрацией выше 20%, погибают через 8—10 минут. В 20—16% растворе они впадают через 10—12 минут в осмотическое оцепенение, из которого выходят через 30—45 минут после переноса в воду. Концентрации ниже 16—15% эти организмы выносят без всякого видимого вреда в течение не менее чем 30 минут. *Daphnia magna* и *D. pulex* в 25% растворе глюкозы погибают через 8—13 минут, но 20% раствор выносят превосходно не менее чем в течение 30 минут.

Затем требовалось полностью освободить животное от той воды, которую оно несет на себе, и заменить ее соответственно подоб-

ранным раствором глюкозы. Для этого оказывается вполне достаточным произвести трехкратную пересадку животного из раствора в раствор. С мелкими животными эту процедуру удобно производить в маленьких стаканчиках, высотой в  $2-2\frac{1}{2}$  см, диаметром около 1 см, снабженных крышечками. Стаканчики вставляются в небольшие углубления в деревянной подставке, расположенные по углам треугольника и, кроме того, тонкой проволокой прикрепляются еще к стерженьку, воткнутому в центре между ними. Стаканчики на  $\frac{2}{3}$  наполняются раствором глюкозы. Тщательно отмытое от посторонних частиц животное последовательно переносится из стаканчика в стаканчик пипеткой, металлической петлей, пинцетом и т. п. в зависимости от объекта. В каждом стаканчике мы оставляли животное на 1—2 минуты. Наиболее ответственным моментом является перенос животного из последнего стаканчика в бюкс с водой для взвешивания. Этот перенос необходимо производить очень быстро, во избежание испарения воды как из бюксы, так и в особенности с поверхности тела животного, смоченного раствором глюкозы. Вместо обычных бюксов мы большей частью пользовались специально изготовленными сосудиками с суженной верхней частью, закрываемыми притертой крышечкой. В тех случаях, когда воздух в лаборатории был сух и нагрет, мы производили пересадку в бюксе, в которой воздух предварительно увлажнялся и охлаждался.

Далее, необходимо следить за тем, чтобы вместе с животным не было внесено слишком много раствора, дабы не выйти в отношении содержания глюкозы из пределов шкалы Хегедорна—Иенсена. В особенности с этим моментом приходится считаться при применении крепких растворов глюкозы. Поэтому существенно также и употребление в опытах воды хорошей дистилляции, с ничтожной редуцирующей способностью.

Весь дальнейший ход определения веса организма тот же, что и описанный выше для проволоки.

Так же как и в предварительных опытах с неживыми объектами, мы, перейдя к опытам с живыми организмами, стремились проконтролировать получаемые нами величины. Естественно, что такого прямого контроля, как в опытах с проволочкой, мы не могли осуществить, но сопоставление величин, полученных нашим методом, с величинами, полученными путем прямого взвешивания организмов относительно хорошо поддающихся обсушиванию, а также организмов, плохо поддающихся обсушиванию, подтверждает надежность цифр, получаемых по нашему методу.

Приведем некоторое количество примеров таких параллельных определений веса живых организмов.

Как видно из этой таблицы, в тех случаях, когда организм относительно хорошо поддается обсушке (*Graphoderes*, *Corixa*, *Chironomus*, *Corethra*) разница между весами, определенными по глюкозе и полученными прямым взвешиванием, или равна нулю, или лежит в пределах точности аналитических весов, или же, наконец, не превышает нескольких десятых долей миллиграмма. В последнем случае вес по глюкозе чаще всего оказывается меньше веса, установленного прямым взвешиванием. Это вполне понятно, так как даже при самой тщательной обсушке следы влаги все же могут удержаться на теле животного.

В тех случаях, когда организм с трудом поддается обсушиванию разница между весом, определенным по глюкозе и прямым взвешиванием, оказывается, как и следовало ожидать, относительно более значительной, например, в некоторых определениях с *Astellus aquaticus*, с мальком орфы и выражается 1—2 миллиграммами. Наконец, при определении веса таких нежных объектов, как *Entomostraca*, эта

Параллельные определения веса некоторых водных организмов по методу разведения раствора глюкозы и прямым взвешиванием

Название животного	1. Вес животного, определенный по разведению глюкозы в граммах	II. Вес животного, осушенного фильтровальной бумагой, определенный прямым взвешиванием в граммах	Разница между I и II
Малек орфы . . . . .	0,0079	0,0078	+0,0001
» » . . . . .	0,0071	0,0077	-0,0006
» » . . . . .	0,0120	0,0139	-0,0019
» » та же особь .	0,0121	Погибла при обсушке	—
Жук <i>Graphoderes cinereus</i> .	0,0821	0,0821	0,0000
<i>Corixa striata</i> . . . . .	0,0160	0,0162	-0,0002
» » . . . . .	0,007669* <sup>1</sup>	0,007683*	-0,000014
» » . . . . .	0,0145	0,0145	0,0000
» » та же особь	0,0146	—	—
» » »	0,0146	—	—
» » »	0,0143	—	—
<i>Corethra plumicornis</i> . . . .	0,0052	0,0056	-0,0004
» » . . . . .	0,0051	0,0055	-0,0004
» » . . . . .	0,0051	Погибла при обсушке	—
<i>Chironomus plumosus</i> . . . .	0,0372	0,0375	-0,0003
» та же особь	0,0370	0,0369	+0,0001
» » . . . . .	0,0370	0,0362	+0,0008
» » . . . . .	0,0319	0,0324	-0,0005
» та же особь	0,0318	0,0321	-0,0003
» » . . . . .	0,0426	0,0429	-0,0003
» та же особь	0,0426	—	—
<i>Asellus aquaticus</i> . . . . .	0,0086	0,0085	+0,0001
» » та же особь	0,0087	0,0086	-0,0001
» » . . . . .	0,0086	0,0094	-0,0008
» » . . . . .	0,0131	0,0144	-0,0013
» та же особь	0,0132	0,0144	-0,0012
» « »	0,0132	0,0145	-0,0013
<i>Daphnia magna</i> . . . . .	0,002329*	0,002986	-0,000657
» » . . . . .	0,001105*	0,001176	-0,000071
» » . . . . .	0,002873*	0,002378	+0,000495
<i>Cyclops strenuus</i> . . . . .	0,000733*	0,000708	+0,000025
» » . . . . .	0,000638*	0,000659	-0,000021
» » . . . . .	0,000945*	0,000715	+0,000230

разница может колебаться то в ту, то в другую сторону в зависимости, очевидно, от степени недосушки или пересушки объекта, причем операция обсушки ведет обычно с первого же раза к гибели животного, между тем как даже повторные определения веса по глюкозе эти организмы выносят очень хорошо.

Описанный метод допускает использование и микрохимических весов, так как определение глюкозы можно вести с точностью, равной  $\pm 0,0000005$  г. При соблюдении ряда условий, о которых уже упоминалось выше, мы получали достаточно устойчивые результаты при определении веса животных с точностью, равной 0,00005 г. Нам удавалось проводить определение весов объектов и с гораздо большей точностью, доходившей до 0,000001 г, но при этом результаты не были достаточно устойчивы, что, по нашему мнению, стояло в связи с качеством микрохимических весов, бывших в нашем распоряжении, потому что предел точности данного метода определяется, как видно из всего вышеизложенного, точностью определения глюкозы, качеством микрохимических весов и степенью устранения испарения раствора, с поверхности тела организма.

<sup>1</sup> В отмеченных \* случаях взвешивание производилось на микрохимических весах.



Наконец, мы хотели бы еще указать, что глюкозу, которую мы выбрали в силу того, что она удовлетворяет требованиям физиологической нейтральности (в условном смысле) и определяется с высокой точностью и сильно растворима можно заменить, конечно, любым другим веществом, удовлетворяющим указанным требованиям, и приложить на нем принцип, лежащий в основе нашего метода.

В заключение считаю своим долгом выразить сердечную благодарность моей помощнице Н. А. Березиной за постоянную помощь, которую она мне оказывала при производстве опытов.

## ABOUT SOME NEW METHODS IN STUDYING WATER ORGANISM NUTRITION

by N. S. Gaevskaya

### Summary

The author proposes the following method for determining the weight of minute aquatic animals: the living organism is repeatedly immersed in a solution of glucose, whose weight concentration is known beforehand, in order to replace the water, which was on the surface of the animal's body, by the solution of glucose. With a certain quantity of the above solution, the organism is put in a previously weighed off volume of water. By a direct weighing on an analytical or microchemical balance the total weight of the water, organism and introduced solution of glucose is determined, after which the determination of the new concentration of glucose is made (after Hagedorn—Jensen). The value obtained is multiplied by the number of volume units of the water used and gives the weight of the glucose brought in solution into water together with the organism. Knowing the weight of the glucose, and the original concentration of the solution, the weight of the water in the solution introduced and then that of the solution itself are computed. The difference between the total weight of the water, organism and solution of glucose and that of the solution of glucose plus the weight of water will give the net weight of the organism.

---

ПЛОДОВИТОСТЬ БЕЛОМОРСКИХ СЕЛЬДЕЙ

Е. А. Безрукова (Воронеж)

Материалом для определения плодовитости беломорских сельдей послужили зимние и весенние сборы в Кандалакшском и Онежском заливах Белого моря, произведенные в 1932 г.

Были взяты следующие пробы: 1) мелкая сорокская сельдь из уловов мереж в с. Сороках от 15.I.1932 г. в количестве 86 экземпляров, 2) мелкая кандалакшская сельдь из уловов ставных жаберных сетей в количестве 135 экземпляров: а) с пункта Валас-ручей от 25.II.1932 г., б) с пункта Ковда (Нищева губа) от 22.IV.1932 г. и в) с пункта Кереть (Левин наволоок) от 25.IV.1932 г., 3) крупная («ивановская») сельдь Кандалакшского залива из уловов тяглогового невода от 20.VI.1932 г. (пункта Белокаменка) в количестве 30 экземпляров и 4) крупная («ивановская») сельдь из Онежского залива (пункт в с. Шуерецкое) из уловов ставного японского невода от 25.V.1932 г. в количестве 32 экземпляров.

Таким образом, на плодовитость было исследовано 283 экземпляра беломорских сельдей.

При подсчете икринок на плодовитость брались самки на III и III—IV стадиях развития их половых желез (в зимних сборах) в весенних пробах—на IV стадии зрелости, а у крупной («ивановской») сельди на промежуточной IV—V стадии.

Весь материал, взятый на плодовитость, был разбит на следующие группы: I—мелкая кандалакшская сельдь, II—мелкая сорокская сельдь, III—крупная «ивановская» сельдь из Кандалакшского залива и IV—«ивановская» сельдь из Шуерецкого (Онежский залив).

Результаты обработки всего материала показали, что у беломорских сельдей существует довольно тесная зависимость между весом тела рыбы и весом ее половых продуктов (ястыков), в отличие от сельдей из рода *Caspialosa*, у которых, по данным Киселевича К. А. (6), такая зависимость отсутствует.

Исключение представляют сельди IV группы (крупная сельдь из Шуерецкого), у которых такой зависимости не наблюдается.

Из приводимых ниже таблиц корреляции между весом тела рыбы и весом ее ястыков эта зависимость довольно наглядна.

У отдельных групп беломорских сельдей средние величины абсолютной плодовитости подвержены значительным колебаниям в зависимости от возраста рыбы, ее линейных размеров, веса, а также индивидуальных особенностей.

Величины абсолютной плодовитости отдельных групп беломорских сельдей для всех возрастных категорий вместе имеют следующий вид (см. таб. 2):

Величина средней абсолютной плодотворности неизменно возрастает с увеличением общего веса рыбы (см. таб. 3).

Корреляционная зависимость между весом рыбы и ее абсолютной плодовитостью во всех группах беломорских сельдей выражена достаточно резко (проценты корреляции выше средних).

Для выяснения вопроса о процессе созревания половых продуктов у самок беломорских сельдей в течение годичного цикла мы определяли средние размеры диаметра икринок<sup>1</sup>.

Таблица 1  
I группа мелких кандалакских сельдей

	Вес икры в граммах	Вес рыбы в граммах							Σ
		12	20	28	36	44	52	60	
}	1	1	2						3
	3		13	18					31
	5	1	1	33	14				49
	7			6	25	5			36
	9				6	5	1		12
	11					1	3		4
	13								
	Σ	2	16	57	45	11	4		135

$$r = 0,82 \pm 0,028$$

$$R_{y/x} = 0,229 \pm 0,007$$

II группа мелких сорокских сельдей

	Вес икры в граммах	Вес рыбы в граммах							Σ
		13	23	33	43	53	63	73	
}	0	3							3
	1	31	4						35
	2	8	11						19
	3	1	15	2					18
	4		5	3	1				9
	5				1				
	6						1		2
	Σ	43	35	5	2		1		86

$$r = 0,77 \pm 0,44$$

$$R_{y/x} = 0,117 \pm 0,006$$

III группа крупных («ивановских») кандалакшских сельдей

	Вес икры в граммах	Вес рыбы в граммах										Σ
		63	83	103	123	143	163	183	203	223	243	
}	1	2	1									3
	10		4	2	3	4	1					14
	20				4	4	1					9
	30						3					3
	40									1		1
	50											
	Σ	2	5	2	7	8	5	—	—	1		30

$$r = 0,80 \pm 0,066$$

$$R_{y/x} = 0,210 \pm 0,173$$

<sup>1</sup> Измерение диаметра икринок производилось посредством штангенциркуля. Определялась общая длина десяти икринок, а затем бралась средняя арифметическая для каждой из них.

Таблица 2

Группа	Абсолютная плодовитость		
	минимальная	максимальная	средняя
Мелкая кандалакшская сельдь . . . . .	3 972	13 136	7 570
Мелкая сорокская сельдь . . . . .	2 344	21 450	6 900
Крупная кандалакшская сельдь . . . . .	9 234	61 978	27 400
Крупная сельдь из Шуерецкого . . . . .	16 978	45 254	30 500

Таблица 3  
Таблица плодовитости беломорских сельдей различного веса

Вес рыбы в г	Абсолютная плодовитость			Средняя относи- тельная плодови- тость	Число рыб
	минимальная	максимальная	средняя		
I группа					
16 — 26	3 972	9 257	6 436	191	11
26 — 36	4 197	9 831	6 799	219	64
36 — 46	4 842	11 415	8 117	197	53
46 — 56	9 116	13 136	10 959	214	7
II группа					
6 — 16	2 344	5 687	4 352	289	7
16 — 26	3 143	15 276	6 071	303	49
26 — 36	5 206	12 412	8 127	281	26
36 — 46	6 699	9 918	8 308	204	2
56 — 66	—	—	11 875	228	1
66 — 76	—	—	21 450	308	1
III группа					
56 — 66	—	—	11 179	177	1
76 — 86	9 234	15 713	12 473	153	2
86 — 96	—	—	16 835	185	1
96 — 106	15 158	22 827	18 341	184	3
106 — 116	22 546	23 806	23 176	203	2
126 — 136	19 258	31 120	24 968	188	3
136 — 146	22 552	40 463	28 710	207	4
146 — 156	17 695	27 565	21 503	140	4
156 — 166	19 642	35 712	30 707	193	5
166 — 176	17 520	43 307	34 848	203	4
236 — 246	—	—	61 978	257	1
IV группа					
66 — 76	17 304	30 612	24 274	348	7
76 — 86	16 978	45 254	26 663	331	6
86 — 96	27 350	34 320	30 479	333	7
96 — 106	25 040	37 034	31 025	307	8
106 — 116	40 248	40 358	40 303	375	2
116 — 126	33 295	40 251	39 273	326	2

При этом весь материал по мелким кандалакшским сельдям пришлось разделить на две пробы: 1) зимнюю (январские и февральские сборы на пункте Валас-ручей) и 2) весеннюю (апрельские сборы в Ковде и Керети), так как процесс созревания икринок у сельдей весенних сборов сильно продвинулся вперед с III стадии зрелости до промежуточной IV—V стадии (соответственно чему увеличились размеры икринок).

Так как размеры икринок, взятых из различных мест ястыков, у самок на стадии, близкой к икрометанию, не обнаружили заметного различия, то мы заключаем, что у беломорских сельдей вся икра полностью выметывается за один нерестовый период подобно дальневосточным сельдям (Амброз) (3).

Таблица 4

Группа	Диаметр икринок			Средний вес 1 000 икринок в г
	минимальная	максимальная	средняя	
I зимние пробы . . . . .	0,80	1,00	0,83	0,74
I весенние пробы . . . . .	0,99	1,18	1,11	1,20
II . . . . .	0,68	0,85	0,70	0,38
III . . . . .	0,83	1,04	0,86	0,80
IV . . . . .	0,70	0,95	0,71	0,41

Как видно из приведенной таблицы 4-й, для крупных беломорских сельдей (группы III и IV) характерны более мелкие размеры их зрелых икринок, по сравнению с таковыми у мелких кандалакшских и сорокских сельдей.

В своих исследованиях по плодовитости каспийско-волжских сельдей К. А. Киселевич (6) находит, что плодовитость увеличивается с размером не только в пределах одного вида сельдей, но и в пределах всей группы, следовательно, наиболее крупные виды сельдей будут являться наиболее плодовитыми.

При сравнении средней величины абсолютной плодовитости отдельных групп беломорских сельдей с таковой других видов сельдей, эта закономерность выступает довольно ярко (см. табл 5).

Таблица 5

Виды рыб	Абсолютная плодовитость	Размеры в мм
<i>Clupea harengus</i> I группа . . . . .	7570 (3972—13136)	158 (120—180)
<i>pallasi maris</i> — II " . . . . .	6900 (2344—21450)	136 (120—170)
<i>albi</i> III " . . . . .	27400 (9234—61978)	250 (216—270)
IV " . . . . .	30500 (16978—45254)	222 (210—250)
<i>Clupea haren-</i> (1) <sup>1</sup> вес. раса . . . . .	(25000—46000)	— —
<i>gus var. membras</i> (1) осен. раса . . . . .	(13000—65400)	— —
<i>Clupea harengus</i> (2) Хоккайд, сельд. . . . .	(23623—52246)	— (282—339)
<i>pallasi</i> C. V. (3) Зал. П. Вел. . . . .	72178 (10836—134100)	(191—407)
<i>Clupea harengus</i> L. (4) . . . . .	158000 (37000—280000)	293 (244—342)
(5) . . . . .	(21000—47000)	— —
<i>Caspialosa caspia saposhnikovi</i> Grim. (6)	113000 (44000—163000)	239,1 (196—277)
<i>Caspialosa caspia</i> Eich (6) . . . . .	148000 (116000—218000)	251,4 (210—297)
<i>Caspialosa volgensis</i> Berg (6) . . . . .	179000 (100000—281000)	340,1 (265—390)
<i>Caspialosa kessleri</i> Grimm (6) . . . . .	218000 (135000—321000)	408 (363—460)
<i>Caspialosa pontica</i> (7) . . . . .	34000 (13920—63000)	206 (144,5—255,5)

Следовательно, по величине своей средней абсолютной плодовитости крупные («ивановские») сельди Белого моря ближе всего стоят к балтийским сельдям, а также отчасти к черноморским и тихоокеанским (хоккайдским) сельдям. Наиболее плодовитыми являются атлантические сельди и каспийско-волжские.

<sup>1</sup> По данным Jenkins, op. cit., 2) по данным Fujita and Kokubo op. cit., 3) по данным Амброза А. И., op. cit., 4) по данным А. Mitchell, op. cit., 5) по данным Fulton, op. cit., 6) по данным Киселевича К. А., op. cit., 7) по данным Сыроватской Н. И., op. cit.

Беломорские сельди не уступают другим видам сельдевых по количеству икринок, приходящихся на 1 г живого веса рыбы (см. табл. 6), что говорит за известную стойкость их природных запасов.

Таблица 6

Величина средн. относительной плодовитости у различных видов сельдевых рыб.

Вид рыб	Относительная плодовитость
<i>Clupea harengus pallasii maris albi</i> I группа . . . . .	214
II » . . . . .	303
III » . . . . .	184
IV » . . . . .	334
<i>Clupea harengus pallasii</i> C. V. (3) . . . . .	(95—328)
<i>Caspialosa caspia kessleri</i> (6) . . . . .	227
» » <i>volgensis</i> (6) . . . . .	400
» » <i>Eichw.</i> (6) . . . . .	740
<i>Caspialosa pontica</i> . . . . . (7) . . . . .	(228—1234) 516

Сравнивая средние размеры зрелых икринок у беломорских сельдей с таковыми других видов рыб, находим, что наиболее мелкие икринки встречаются в группах крупных («ивановских») сельдей.

Таблица 7

Вид рыб	Диаметр зрелых икринок в мм
Мелкие кандалакшские сельди . . . . .	0,99—1,18
Крупные » » . . . . .	0,83—1,04
Крупные сельди из Шуеретского . . . . .	0,70—0,95
Сельди из залива Петра Великого . . . . .	1,3—1,6
Хоккайдские сельди . . . . .	1,5
Балтийские сельди (весенняя раса) . . . . .	1,25
» » (осенняя раса) . . . . .	1,0
<i>Caspialosa caspia</i> . . . . .	0,9—1,2
<i>Caspialosa</i> » <i>volgensis</i> . . . . .	0,9—1,6
» » <i>saposhnikovi</i> . . . . .	1,0

ЛИТЕРАТУРА

1. Jenkins J. T. Alterbestimmung durch Otolithen bei den Clupeiden. Wiessen. Meeresuntersuchung herausgeg. v. d. Kommission zur Untersuch. d. deutschen Meere in Kiel, Bd. VI, 1902.—2. Fujita and Kokubo S. Studies on Herring. Bullet. of the school of fishery Hokkaido imper. University. Vol I Pt I 1927.—3. Амброз А. И. „Сельдь залива П. Великого“, Изв. Тихо-Океанского ин-та рыбного хозяй. гва. т. 6, вып. 1931 г.—4. Mitchell A. The egg-production of certain Fishes. Rep. of Fish. Board for Scotland, 1908.—5. Fulton. The comparative fecundity of sea Fishes. Rep. of the Fish. Board for Scotland. 1908. 6.—Киселевич К. А. Плодовитость каспийско-волжских сельдей. Труды Астрах. ихтиолог. лаборатории, т. 5, вып. 1923 г.—7. Сыроватская Н. И. Материалы по плодовитости рыб р. Днепра. Тр. Гос. ихтиолог. опытн. станции, т. III, вып. I, 1927 г.

ON THE FERTILITY OF THE WHITE-SEA HERRINGS

by E. Bezrukova

Summary

The writer has investigated the fertility of White-Sea herrings, studying it separately for the following groups: for small Kandalaksha, small Soroka, large Kandalaksha and large Shoueretz herrings. A correlation between the weight of the fish and that of its sex products, as well as between the former and the number of eggs has been established.

As compared with some other representatives of Clupeidae, the absolute fertility of White-Sea herring proves to be rather low. With regard to their average relative fertility, it may be said to equal that of other species of herrings.

DERZHAVINELLA MACROCHELATA N. GEN. N. SP. НОВЫЙ РОД  
И ВИД AMPHIPODA ИЗ СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

Я. А. Бирштейн

Из Всесоюзного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии и Зоологического музея МГУ

При обработке значительного материала по бентосу Северного Каспия, собранного лабораторией бентоса ВНИРО в 1935 г. (около 500 станций), на одной станции, расположенной на 8 миль к северу от форта Александровского (ф. Урицкого) на 15 метрах глубины мне попало 5 экз. бокоплавов, принадлежащих к новому роду и виду, краткое описание которых я даю ниже. Род назван в честь известного знатока ракообразных Каспия проф. А. Н. Державина.

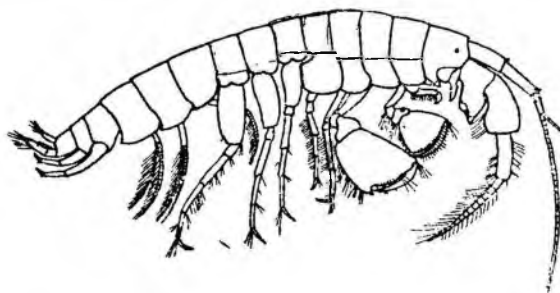


Рис. 1. Общий вид. Male specimen, from side

*Derzhavinella* nov. gen.

Тело гладкое, сжатое с боков. Передне-боковые углы головы тупые, почти не выдаются вперед, 1-я антенна длиннее половины тела с добавочным жгутиком из нескольких члеников. 2-я антенна несколько короче 1-й антенны. 2-й, 3-й и отчасти 4-й членики ее основания расширены, а 3-й членик образует спускающуюся вниз заостренную лопасть. Ротовые части, как у других понто-каспийских гаммарид. Проподиты 1-го и 2-го гнатопод сильные, разной формы. Проподит 2-го гнатопода крупнее проподита 1-го гнатопода. Базиподиты 5—7 переопод узкие, лишены задних расширенных лопастей. Эндоподит 3-го уропода короче экзоподита. Щетинки экзоподита длинные и расположены по обеим его сторонам; шипы отсутствуют. Тельзон расщеплен почти до основания; концы его лопастей несут длинные щетинки, но лишены шипов.

Единственный вид—*Derzhavinella macrochelata* nov. sp.

Длина тела 7 мм. Голова длиннее 1-го сегмента тела с почти не выдающимся вперед округлым передним краем. 1-я антенна значительно длиннее половины тела, с тонким почти лишенным щетинок жгутом, состоящим из 23 члеников и 4-членистым добавочным жгутиком. 1-й членик основания короче 2-го членика; 3-й членик в 2 раза

короче 2-го членика. 2-я антенна короче 1-й антенны; жгут 12-членистый, 1-й членик длиннее двух последующих; каждый членик несет на конце мутовку длинных (особенно снизу) щетинок. Основание незначительно длиннее жгута. 2-й членик основания снабжен направленным вниз шипом. 3-й членик несет снизу гребневидную, с заостренным дистальным углом лопасть, благодаря которой его ширина превосходит длину, 4-й членик незначительно расширен книзу. На нижних краях 4-го и 5-го члеников находится по несколько углубле-



Рис. 2. А—2 антенна (2 antenna), Б—1 максилла (1 maxilla), В—2 максилла (2 maxilla), Г—мандибула (Mandibel), Д—1 гнатопод (1 gnathopod), Е—2 гнатопод (2 gnathopod), Ж—И—основания 5—7 переопод (Basipodits of 5—7 pereopods), К—7 переопод (7 pereopod), Л—эпимеры 1—3 абдоминальных сегментов (Epimeral parts of 1—3 metasome segments), О—П—1—2 уropоды (1 and 2 uropods), М—3 уropод (3 uropod), Н—Тельзон (Telson)

ний, в которых сидят длинные, как на жгуте, щетинки. Дистальный членик изупика мандибулы заметно короче 2-го членика и несет короткие щетинки, но лишен опушенных щетинок. Внутренняя лопасть 1-й максиллы с 8 опушенными щетинками, внешняя лопасть с 10 зазубренными зубцами, щупик с короткими щетинками на конце. Внутренняя лопасть 2-й максиллы уже внешней лопасти, с косым диагональным рядом опушенных щетинок. Нижняя губа со слабо развитыми внутрен-



ними лопастями. Проподит 1-го гнатопода сильно расширяется к концу; его пальмарный край округлый и несет в задней части 2 сильных зубца. Ширина проподита превышает длину. Коготь длиннее пальмарного края. Проподит 2-го гнатопода слабо расширяется к концу, его передний и задний края почти параллельны. Его длина превышает ширину. Пальмарный край округлый, но у заднего края он образует глубокую выемку. На пальмарном крае сидят два зубца—один недалеко от основания когтя, другой—за выемкой. На поверхности проподита проходит параллельно заднему и переднему краям два ряда пучков щетинок. Коготь широкий, с небольшим бугром снизу, короче пальмарного края. 3—7 переоподы длинные и тонкие, причем 4-й переопод значительно короче, чем 3-й. Их когти очень длинные и тонкие. Базиподиты 5—7 переопод узкие; на переднем крае базиподита 5-го переопода—1 шип, 6-го—2 шипа, 7-го—3 шипа. Последняя и предпоследняя эпимеральные пластинки с заостренными, несколько оттянутыми назад задне-нижними углами; их нижние края лишены зубцов и щетинок. Ветви 1-го и 2-го уропод с несколькими шипами на концах. Эндоподиты короче экзоподитов. Протоподит 2-го уропода длиннее ветвей, для 1-го уропода это соотношение обратное. Эндоподит 3-го уропода в два раза короче экзоподита и такой же длины, как протоподит. Надставной членик экзоподита маленький, округлый. Концевая часть экзоподита с обеих сторон обсажена очень длинными щетинками; такие же щетинки имеются и на конце эндоподита. Шипы на 3-м уропode отсутствуют. Тельзон глубоко расщепленный; его лопасти суживаются к концу и несут на конце по 4—5 длинных щетинок; шипов нет.

Описанная форма стоит особняком не только от понто-каспийских, но и вообще от всех Gammaridae. Наиболее характерным для нее признаком следует считать своеобразное строение основания 2-й антенны, неизвестное для других Gammaridae и отдаленно напоминающее аналогичное образование у Corophiidae. Из других особенностей можно указать на узкие базиподиты 5—7 переопод и мощное развитие проподитов гнатопод. Среди понто-каспийских Gammaridae только виды *Chaetogammarus*, считающегося теперь подродом *Gammarus*, обладают узкими базиподитами переопод, гнатоподы же, подобные гнатоподам *Derzhavinella*, вообще неизвестны в пределах семейства Gammaridae. Весьма характерно также отсутствие шипов на тельзоне и 3-м уропode и необыкновенная длина щетинок на них.

## DERZHAVINELLA MACROCHELATA N. GEN., N. SP., A NEW GENUS AND SPECIES OF THE AMPHIPODAN CRUSTACEA FROM NORTH-CASPIAN SEA

by J. A. Birstein

Institute of Marine Fisheries and Oceanography and Zoological Museum, Moscow

### *Derzhavinella* n. gen.

Body smooth, compressed laterally. Antero-lateral angles of the head obtuse, almost without projecting forward. Antenna 1 longer than half of the body, with accessory flagellum composed of several joints. Antenna 2 somewhat shorter than antenna 1. Second, third and partly fourth joints of its peduncle expanded, third joint produced the downward directed pointed lobe. Oral parts normal. Propodits of gnathopods 1 and 2 robust, of various form. Propodit of gnathopod 2 larger than of gnatho-

pod 1. Basipodits of pereopods 5—7 narrow, deprived of hind enlarged lobes. Endopodit of uropod 3 shorter than exopodit. Telson cleft nearly to base, the ends of its lobes bearing long setae, but being deprived of spines.

### Single species

*Derzhavinella macrochelata* n. sp.

Description of ♂.

Body-length—7 mm. Antenna 1 much longer than half of the body with slender flagellum nearly deprived of the setae and composed of 23 joints and of an accessory four-joint flagellum. First joint of the peduncle shorter than the second, third joint twice as short as the second. Antenna 2 shorter than antenna 1; flagellum composed of 12 joints; first joint longer than the next two, each joint carrying at its end a group of long (especially below) setae. Peduncle slightly longer than flagellum. Second joint of the peduncle provided with a downward-pointing spine.

Third joint bearing below a comb-shaped lobe with a pointed distal corner, owing to which its width exceeds length, fourth joint being slightly enlarged below. On lower margins of fourth and fifth joints there are a few depressions with setae as long as those on the flagellum. The distal joint of mandible noticeably shorter than the second, bearing short setae, but deprived of plumose setae. Inner plate of maxilla 1 with 8 plumose setae, outer plate with 10 toothed spine-teeth; palp with some short setae at the end. Inner plate of maxilla 2 narrower than the outer with oblique diagonal row of plumose setae. Lower lip with feebly developed inner lobes. Propodit of gnathopod 1 much expanded distally; its palmar margin rounded, bearing two strong teeth in its posterior part. The propodit width exceeds length. Dactylus longer than palmar margin. Propodit of gnathopod 2 weakly expanded distally, its anterior and posterior edges running nearly parallel. Its length exceeds width. Palmar margin rounded, but forming a deep-cut notch at its posterior edge. Palmar margin has two teeth, one near the base of the dactylus another beyond the notch. On the propodit surface, two rows of setae bunches run parallel the posterior and anterior margins. Dactylus wide with a small protuberance below, shorter than palmar margin, pereopods 3—7 long and slender, pereopod 4 being much shorter than pereopod 3. Their dactyli are very long and thin. Basipodits of pereopods 5—7 are narrow; the posterior margin of pereopod 5 carries one spine, 6—two spines, 7—three spines. The ultimate and penultimate epimeral plates with pointed, somewhat backward drawn postero-lower corners. Rami of uropods 1 and 2 with a few spines at the end. Endopodits shorter than exopodits. Protopodit of uropod 2 longer than rami, for uropod 1 the above correlation being inverse. Endopodit of uropod 3 is twice shorter than exopodit, being of the same length as protopodit. The superimposed joint of exopodit small and rounded. The exopodits distal part fringed on both sides with very long setae; the same setae being found at the end of endopodits. Spines on uropod 3 missing. Telson deeply cleft; its lobes, narrowed distally, bear four-five long setae at their end. There are no spines. ♀ unknown.

Locality: North-Caspian Sea, 8 miles north of Fort-Alexandrovsky (the Manguishlack peninsula), depth—15 metres, bottom ground—sand.

К ФАУНЕ COPEPODA-HARPACTICOIDA СРЕДНЕЙ АЗИИ  
ATTHEYELLA (ATTHEYELLA) DLADKOVI SP. N.

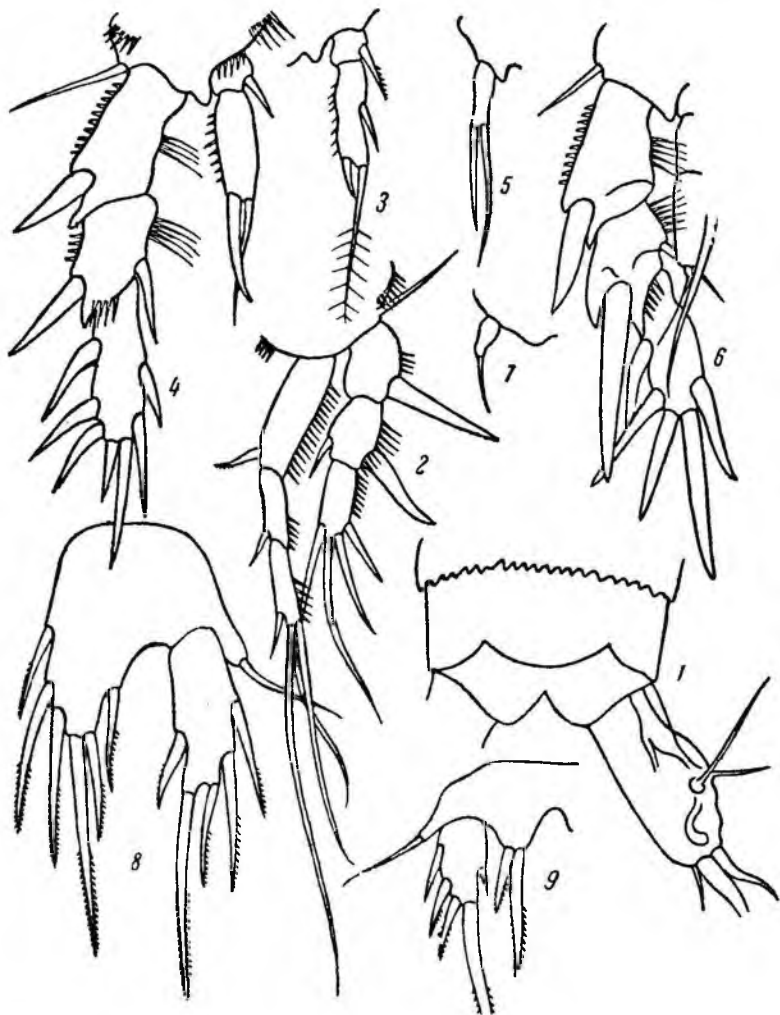
Е. В. Боруцкий (Москва)

Note on the Copepoda-Harpacticoida of Middle Asia. *Attheyella* (*Attheyella*) *gladkovi* sp. n. E. W. Borutzky (Moscow)

Новый вид обнаружен нами в пробе из горного ручья в Александровском хребте (Киргизская ССР, Карабалтинский район), принадлежащего к бассейну р. Кара-Балты притока р. Чу, в количестве 4 самок, 1 самца и нескольких экземпляров на копеподных стадиях, 14.V.1937 г. (рис. 1).

Самка. Длина без каудальных щетинок около 1 мм. Рострум короткий, широкий. Задние края сегментов тела, кроме головного, зазубрены. Все абдоминальные сегменты с шипиками над задними краями, причем на первом сегменте шипики располагаются только по бокам, на втором и третьем — заходят также и на брюшную сторону, где по средней линии прерываются более или менее большим промежутком: на втором сегменте этот промежуток больше, чем на третьем. Анальный сегмент с шипиками по бокам и на брюшной стороне над сочленением каудальных ветвей. Анальная пластинка полукруглая, гладкая. Строение каудальных ветвей очень характерно для вида; они удлиненные, почти в 2 раза длиннее анального сегмента, расходящиеся, с резко выраженным продольным гребнем на дорзальной стороне; гребень начинается от верхнего края каудальных ветвей и идет к наружному краю, вследствие чего последний на середине своей длины кажется выпуклым; дорзальная щетинка находится у конца гребня и смещена к наружному краю; от щетинок по направлению к апикальным щетинкам наблюдается S-образное хитиновое утолщение. Верхняя латеральная щетинка прикрепляется на середине длины наружного края, нижняя смещена к брюшной стороне; у основания щетинок несколько коротких шипиков. Внутренний край прямой и гладкий. Из каудальных щетинок хорошо развита только средняя, которая в  $2\frac{1}{2}$  раза длиннее каудальных ветвей; внутренняя очень короткая, наружная немного длиннее внутренней, серпообразно изогнута. Антенны 1 семичленистые; сенсорный цилиндр на четвертом членике заходит за конец последнего членика. Придаток антенн II одночленистый с 4 щетинками. Плавательные ноги короткие, с широкими члениками экзоподитов и с крепкими и короткими шипами и щетинками; эндоподиты сильно редуцированы.  $P_1$  с трехчленистыми обеими ветвями; эндоподит длиннее экзоподита на длину своего последнего членика.  $P_2$  с трехчленистым экзоподитом, который на втором членике вооружен слабо развитой щетинкой на внутреннем крае и на последнем членике с 1 щетинкой на внутреннем крае, 2 шипами на вершине и 3 шипами на наружном крае; эндоподит двучленистый достигает лишь до середины второго членика экзоподита и вооружен 1 щетинкой на внутреннем крае первого членика и 3 придатками на втором, из которых 1 щетинка на середине внутреннего края и 1 щетинка и 1 шип на конце; щетинка оперена.  $P_3$  и  $P_4$  с трехчленистыми экзоподитами, вооружение кото-

рых такое же, как и на  $P_2$ , лишь на конечном членике добавляется еще 1 щетинка на внутреннем крае; эндоподит  $P_3$  двучленистый, равен длине первого членика экзоподита и несет щетинку и хорошо развитый шип на конце последнего членика и щетинку на внутреннем крае первого членика; эндоподит  $P_4$  одночленистый, маленький, с 2 апикальными щетинками. Рудиментарная ножка с хорошо развитой треугольной внутренней лопастью основного членика, вооруженной 6 оперенными щетинками, 3 из которых находятся на внутреннем крае, 1 на наружном и 2 на вершине; конечный членик удлинненный, с 5 оперенными щетинками.



*Attheyella (Attheyella) glatkovi* sp. n. 1—каудальные ветви самки сверху, 2— $P_1$  самки, 3—эндоподий  $P_2$  самки, 4— $P_3$  самки, 5—эндоподий  $P_4$  самки, 6— $P_3$  самца, 7—эндоподий  $P_4$  самца, 8— $P_5$  самки, 9— $P_5$  самца

Самец. Несколько меньше самки. Отличается от нее строением антенн I каудальных ветвей и  $P_2$ — $P_5$ . Антенны I с сильно расширенным четвертым члеником, но не в такой степени, как это наблюдается у *A. crassa*. В строении  $P_2$ , кроме незначительных отличий в длине шипов на экзоподите, наблюдаются различия в вооружении эндоподита, последний членок которого несет 2 длинные щетинки (у самки короткий шип и длинная щетинка).  $P_3$  отличается в строении обеих ветвей; экзоподит с расширенными члениками и

сильно развитыми наружными шипами, особенно на втором членике, где шип заходит за конец третьего членика; этот последний вооружен только 5 мощными шипами; эндоподит преобразован в копулятивный орган и напоминает таковой у самцов прочих *Attheyella*. Конечный членик экзоподита  $P_4$  с 6 придатками; эндоподит сильно редуцирован, одночленистый, с 1 апикальной щетинкой. Рудиментарная ножка с 2 оперенными шипами на внутренней лопасти основного членика, из которых внутренний почти в 2 раза длиннее наружного; конечный членик похож на соответствующий членик  $P_5$  самки.  $P_6$  в виде узкой пластинки с 2 короткими щетинками. Каудальные ветви более длинные и стройные, чем у самки, с менее резко выраженным продольным дорзальным килем и нормально развитыми апикальными щетинками.

*A. glatkovi* sp. n. отличается от прочих видов рода *Attheyella* сильно редуцированными эндоподитами  $P_2$ — $P_4$ , особенно одночленистым эндоподитом  $P_4$ , а также строением и вооружением каудальных ветвей. Наиболее близкие формы к *A. glatkovi*—японский вид *A. pakaii* (Brehm) и североамериканский *A. idahoensis* (Pearse).

Новый вид назван в честь Н. А. Гладкова, который во время орнитологической экспедиции Московского зоологического музея в Александровский хребет по моей просьбе собрал несколько проб из горных водоемов, за что приношу ему глубокую благодарность.

НОВЫЙ ВИД *TRICHOMONAS* КИШЕЧНИКА СРЕДНЕАЗИАТСКОГО  
ДИКОБРАЗА

В. Б. Дубинин

Из лаборатории зоотомического кабинета Ленинградского государственного университета (зав. лабораторией проф. В. А. Догель)

В августе 1934 года Балханским отрядом Туркменской комплексной экспедиции Академии наук СССР (нач.—проф. Б. С. Виноградов) в Западной Туркмении в Кара-Калинском районе около аула Ярты-Кала был добыт среднеазиатский дикобраз (*Hystrix hirsutirostris satunini* Müller). При паразитологическом обследовании животного, проведенном нами, в слепой кишке последнего были обнаружены многочисленные жгутиконосцы, которые при дальнейшем рассмотрении оказались принадлежащими к роду *Trichomonas*.

При просмотре известных видов *Trichomonas* поражает чрезвычайная вариабильность в размерах отдельных индивидуумов трихомонад, изменчивость формы тела, наличие у них различного числа жгутиков (3—5) и т. д. Последний признак служит поводом ряду авторов к описанию новых родов, подродов и форм.

Все это указывает на отсутствие какого-либо прочного критерия вида у *Trichomonadidae*, как и у многих других простейших. Различные виды *Trichomonas* встречаются почти во всех группах позвоночных животных (амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие) и у многих беспозвоночных (насекомые, моллюски и др.), но ни один вид не может быть назван резко ограниченным.

Так, *Trichomonas hominis* (*T. intestinalis*) (Davaine, 1860) по Rodenwaldt (1921) имеет длину 5—10  $\mu$ . Barlow (1916) приводит размеры до 22—25  $\mu$ , а Reisen встречал формы в 32  $\mu$ . *Trichomonas vaginalis* (Donne, 1837) варьирует от 12 до 30  $\mu$ . Также обстоит дело с *Trichomonas* известными из грызунов. До сих пор описаны следующие виды из грызунов: 1. *Trichomonas* (*Tritrichomonas*) *caviae* (Davaine, 1875) из толстой кишки морской свинки имеет размеры в 3—20  $\mu$  в длину и 10—15  $\mu$  в ширину. Цисты круглые — 7  $\mu$  в диаметре. 2. *Trichomonas* (*Tritrichomonas*) *muris* (Grassi, 1879) из толстых кишок мелких грызунов (мыши, крысы и др.) достигают 6—18  $\mu$  в длину и 7—11  $\mu$  в ширину, причем многие авторы дробят этот вид на отдельные расы. 3. *Trichomonas* (*Tritrichomonas*) *muris* var. *citelli* (Becker, 1926) из толстой кишки суслика *Citellus tridecemlineatus* варьирует в пределах 8—22  $\mu$  по длине и около 13  $\mu$  по ширине. 4. *Trichomonas mystromyis* (Fantham, 1920) из толстой кишки хомячка Южной Африки *Mystromys albicaudatus* варьирует в пределах 18—23,5  $\mu$  по длине и 11—12  $\mu$  по ширине.

Хотя морфологические различия видов *Trichomonas* иногда очень значительны, все же чаще *Trichomonas* из двух близких хозяев отличаются лишь размерами (конечно, сильно варьирующими и трансгрессивными) или специфичностью локализации простейшего, географическим местом нахождения и пр., причем все эти данные

вкладываются как эквивалентные звенья в критерий вида, являясь фактически случайно взятыми признаками именно для данного вида.

Несмотря на это, среди многих представителей рода *Trichomonas* имеются резко обособленные формы, которые, видимо, нужно считать за действительно существующие виды.

Описываемый нами *Trichomonas hystricis* nov. sp. является новым видом и во многом отличается от известных до сего времени видов, но опять-таки эти различия не могут быть критерием для определения видов *Trichomonas*.

Тело *Trichomonas hystricis* nov. sp. грушевидной, более или менее постоянной формы, достигает 19,2—29,2  $\mu$  (среднее 25,7  $\mu$ ) длины и 12,9—16,8  $\mu$  (среднее 15,2  $\mu$ ) ширины. На заднем широко закругленном конце тела выдается резко заостренный конец аксостилья. Передний более узкий конец тела снабжен 3 жгутиками, длина которых почти достигает трети длины тела. Этот признак вынуждает нас отнести описываемый вид к роду *Tritrichomonas* (Kofoid, 1920), но нам кажется, что, следуя указаниям Dobell (1921), вариацию числа жгутиков у *Trichomonas* следует отнести к порядку внутривидовых вариаций или рас, а в крайнем случае считать ее подродовым показателем. Учитывая это, может быть, нашу форму следует именовать как *Trichomonas (Tritrichomonas) hystricis* nov. sp. (рис. 1).

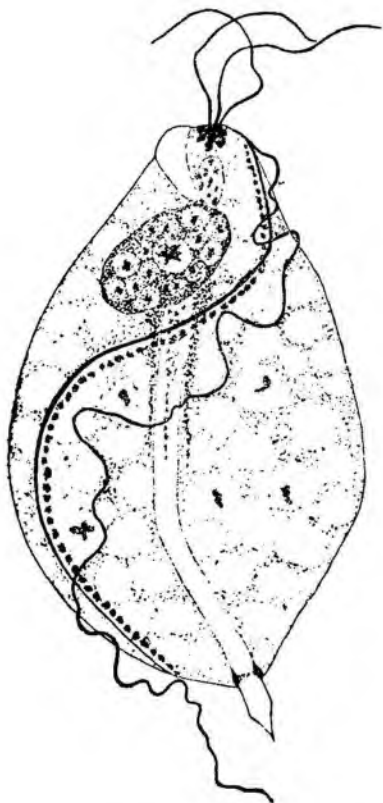


Рис. 1. *Trichomonas hystricis* nov. sp. активная стадия

Вблизи переднего полюса тела располагается сравнительно небольшое, пузыревидное, овальное ядро с несколькими зернами хроматина и четко вырисованной маленькой кариезомой. Вперед от ядра у передней оконечности тела располагается группа блефаропластов, число которых учесть не представляется возможным, так как они чрезвычайно малы и тесно сближены.

От последних берут свое начало три жгутика равной длины, ундулирующая мембрана и аксостиль. Ундулирующая мембрана начинается от переднего полюса тела и, огибая его по спирали, доходит до заднего полюса.

Линия ундулирующей мембраны от переднего конца тела идет сначала по направлению кзади и, достигнув уровня заднего края ядра, резко поворачивает, проходя под ядром почти поперек тела на другую его сторону, а затем вновь огибает тело сбоку в направлении длинной оси тела, направляясь к заднему полюсу. Свободный край мембраны поддерживается аксиальной нитью, продолжающейся у заднего конца тела, в свободный, сравнительно короткий, жгутик. Базальная нить мембраны тонкая, но интенсивно красящаяся в черный цвет железным гематоксилином. Вдоль ее расположен ряд некрупных зернистых телец.

От переднего конца вдоль тела животного проходит аксостиль, который вначале задней трети своей длины несколько изогнут и выходит на заднем полюсе тела в виде короткого заостренного шипа.

В акостиле в части его, непосредственно примыкающей к заднему краю ядра, располагается группа акостилиярных «хромидий», тянущихся в виде ленты до середины тела.

Впереди ядра расположен небольшой цитостом, около которого многочисленны пищеварительные вакуоли. Пеликула тела довольно толстая; в эндоплазме, которая кажется почти не отграниченной от эктоплазмы, находятся многочисленные отдельные зернышки.

Многочисленные пищеварительные вакуоли *Trichomonas hystricis* содержали зернистые или палочковидные включения, бактерий, остатки клеток растений и т. п.

*Trichomonas hystricis* населяет толстую и слепую кишку дикобраза, причем особенно многочислен он в слепом ее отделе, где нами встречены только активные стадии *Trichomonas*. Далее, в толстой кишке по направлению к заднепроходному отверстию количество простейших начинает падать, причем уже в средней части кишки нами были встречены и цисты трихомонад (рис. 2).

Цисты *T. hystricis* круглые, диаметром 10—11,3  $\mu$ , с довольно толстой гладкой оболочкой. Внутри цисты видно ядро и темно окрашивающиеся железным гематоксилином нити, отвечающие ундулирующей мембране и базальной нити.

По внешнему виду циста очень напоминает цисту *Tritrichomonas caviae* (Davaine, 1875) и изображение ее у Wenyon (1926).

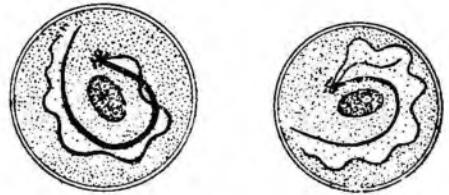


Рис. 2. Цисты *Trichomonas hystricis* nov. sp.

Цикл развития нашего вида нам представляется следующим образом: *Trichomonas* размножается путем обычного продольного деления, которого мы на препаратах не наблюдали, а некоторые особи его инцистируются. Инцистирование, возможно, происходит вследствие попадания *Trichomonas* с движением пищи в другой участок кишечника (ближе к anus) в условия большой спрессованности кишечной массы, обедненной водой. Такие цисты выделяются с faeces и могут инфицировать новых особей дикобразов непосредственно через рот.

Сравнение *Trichomonas hystricis* с другими видами этого рода показывает действительную его самостоятельность в системе. Указанная выше вариация в размерах у видов *Trichomonas* у нашего вида сведена до minimum и амплитуда колебаний заключена в пределах лишь 10  $\mu$ , тогда как у других видов она чрезвычайно широка, что приведено в следующей таблице:

№ п/п	Название вида	Хозяин	Активные стадии		Диаметр цист
			длина	ширина	
1	<i>Trichomonas hominis</i> (Davaine, 1860)	Человек	5—15	2—5	?
2	<i>Trichomonas caviae</i> (Davaine, 1875)	Морская свинка	3—20	10—15	7
3	<i>Trichomonas mystromys</i> (Fantham, 1925)	Хомячок (Ю. Африка)	18—23,5	11—12	?
4	<i>Trichomonas muris</i> (Grassi, 1879)	Мелкие грызуны	6—18	7—11	?
5	<i>Trichomonas muris</i> var. <i>citelli</i> (Becker, 1926)	Суслик	8—22	9—12	?
6	<i>Trichomonas hystricis</i> nov. sp.	Дикобраз	19—29	12—16	10—11,3



Эти отношения представлены нами на схеме крайних вариаций некоторых видов *Trichomonas* в сравнении с описываемым видом. Последний стоит в несомненной близости к *Trichomonas muris*, *Trichomonas muris* var. *citelli*. Их сближает форма тела, соотношение длины жгутиков с величиной тела простейшего, положение ундулирующей мембраны, общность места локализации в кишечнике филогенетически родственных хозяев и т. п.

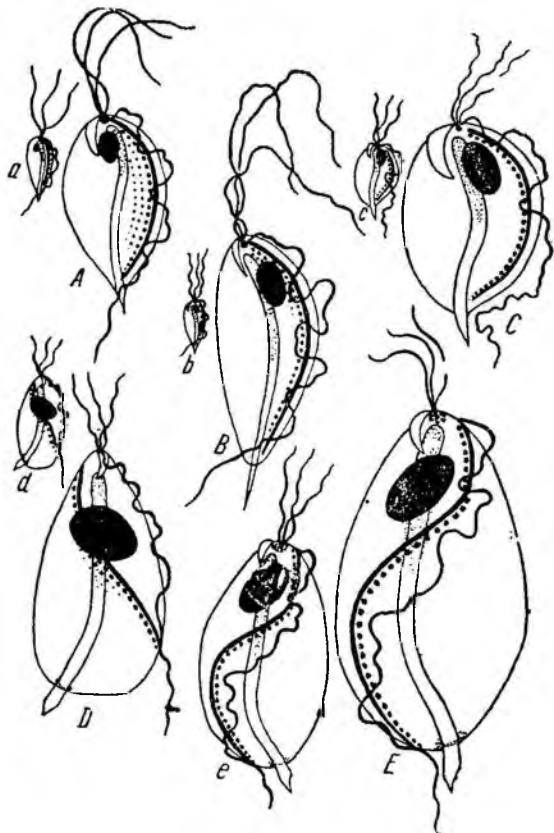


Рис. 3. Таблица крайних вариаций размеров тела у некоторых видов *Trichomonas*. *a A*—*Trichomonas hominis* из человека (5—15  $\mu$ ), *b B*—*Trichomonas (Tritrichomonas) caviae* из толстой кишки морской свинки (3—20  $\mu$ ), *c C*—*Trichomonas (Tritrichomonas) muris* из толстой кишки мелких грызунов (мыши, крысы и др.) (6—18  $\mu$ ), *d D*—*Trichomonas (Tritrichomonas) muris* var. *citelli* из толстой кишки *Citellus tridecemlineatus* (8—22  $\mu$ ), *e E*—*Trichomonas hystricis* nov. sp. из дикобраза (19—20  $\mu$ )

Называть *Trichomonas hystricis* паразитом было бы неправильно, так как мы не имеем на это никаких оснований и, повидимому, этот вид является непатогенным простейшим дикобраза, встречающимся в колоссальном количестве в кишечнике последнего.

#### A NEW SPECIES TRICHOMONAS FROM THE INTESTINE OF HYSTRIX HIRSU TIROSTRIS SATUNINI MÜLLER

W. B. Dubinin

*Trichomonas hystricis* nov. sp. was found in the large intestine of *Hystrix hirsutirostris satunini* Müll. in the Western Turkmenia (in Kara-Kala District) in August 1934.

The animal is 19.2 to 29.2 microns long (medium length — 25.7) and 12.9 to 16.8—broad (medium breadth — 15.2).

It is the largest *Trichomonas* of the Rodents.

The diameter of the cysts of *Trichomonas* varies from 10 to 11.3  $\mu$ .

*Trichomonas hystricis* nov. sp. are non-pathogenic Protozoa of the intestine of *Hystrix*.

## РЕЦЕНЗИИ

В. Г. Гептнер, проф. Общая зоогеография. М., 1936, Гос. изд-во биол. и мед. литер., 548 стр., 140 черт. и рис. Цена 12 руб. 30 коп.

На русском языке существует обширная литература зоогеографического содержания, но из сводных работ по общей зоогеографии можно назвать только «Географию животных» А. М. Никольского (Харьков, 1909), ныне уже устаревшую. Поэтому появление книги проф. В. Г. Гептнера вполне своевременно.

Содержание этого обширного руководства объемом в 52 авторских листа следующее. Во введении рассматриваются предмет и современные направления зоогеографии, а также основные экологические свойства организмов. Следующая часть посвящена тому, что можно назвать экологической зоогеографией: условиям существования животных в море, в пресной воде и на суше. В третьей части говорится о расселении животных и об ареалах или областях распространения, причем специальная глава (стр. 336—416) трактует о прерванных ареалах. Наконец, последняя часть, озаглавленная «Сравнительная зоогеография», заключает три главы: в одной дается разделение суши на зоогеографические области, в другой сообщаются подробные сведения о распространении в пределах СССР птиц (этот раздел составлен Г. П. Дементьевым) и пресноводных рыб, и, наконец, в последней главе приводится разделение морей и океанов на зоогеографические области. Книга заканчивается списком главнейшей литературы (стр. 528—530) и указателями (к сожалению, отдел «Сравнительная зоогеография», стр. 428—527, почему-то не охвачен указателями). К книге приложено 149 рисунков, большей частью представляющих собой зоогеографические карты. Исполнены карты прекрасно, и они, без сомнения, окажут читателю громадную пользу при изучении этого руководства. Вообще книга, как и все издания Издательства биологической и медицинской литературы, выпущена в очень опрятном виде, на недурной бумаге, напечатана хотя и убогим, но прекрасным шрифтом, с обильными и хорошо подобранными иллюстрациями, и цену на книгу нужно признать недорогой.

Хорошей внешности вполне соответствует содержание книги. Автор прекрасно владеет своим предметом, много работал в области систематики млекопитающих, хорошо знаком с зоологией и географией. Книга его представляет одно из лучших руководств по зоогеографии, и мы не сомневаемся, что она окажет громадную помощь нашим зоологам и географам в деле дальнейшей разработки проблем зоогеографии вообще и географии животных Союза в частности. В качестве руководства для студентов «Общая зоогеография» чересчур объемиста, но для исследователей, преподавателей и географов она представляет незаменимое пособие. Так как книга, как мы слышали, разошлась, то, может быть, своевременно будет высказать пожелание, чтобы при переиздании книги автор имел в виду также потребности слушателей высших учебных заведений и составил бы для них (помимо совершенно необходимого основного руководства) еще учебник, сократив для этого объем «Общей зоогеографии» примерно вдвое.

Одним из немаловажных достоинств разбираемой книги проф. Гептнера является то обстоятельство, что им в широком размере используется русская литература, и данные зоогеографии подкрепляются многочисленными примерами, взятыми из работ по отечественной фауне.

Книга написана хорошим языком, без излишнего загромождения иностранными терминами и легко читается. Из шероховатостей мы отметили бы употребление слова «зимоспящий», чуждого русскому языку. Опечаток очень немного.

Теперь сделаем несколько замечаний, которые, может быть, будут полезны при следующем издании этой ценной книги.

В самом начале своего труда автор, определяя предмет зоогеографии, говорит, что зоогеография, или наука о географическом распространении животных, есть зоологическая дисциплина (стр. 9). Это определение нам кажется и неточным, и неправильным. Зоогеография не есть наука о географическом распространении животных и она не есть зоологическая дисциплина. Зоогеография есть география животных и, стало быть, это дисциплина географическая, а не зоологическая. Зоогеография занимается географией животных, а не географическим распространением их. Как ниже правильно указывает автор, географическим распространением животных занимается географическая зоология.

Предметом же зоогеографии является описание стран со стороны населяющего их животного мира и выяснение причин (исторических или экологических) того или много состава животного населения. Из этого определения ясно, что она совсем не есть наука о географическом распространении животных. Это наука не о животных,

а о странах с точки зрения населяющих их животных. Для того чтобы понять современные группировки животного мира, нужно: 1) знать, как эти группировки сформировались: какой вид они имели в прежнее (историческое, археологическое, геологическое) время; этим занимается историческая зоогеография; 2) отношения животного мира к окружающей среде; эти вопросы изучаются экологической зоогеографией.

В книге В. Г. Гептнера мало места уделено исторической зоогеографии. Так, например, мы почти не находим здесь соображений о происхождении фауны тундры, тайги, степей, альпийской фауны, глубоководной и т. п. Автор дважды, с сочувствием, цитирует выражение Гессе: историческая география животных это есть «изучение преград в прошлом». Такой взгляд на историческую географию весьма односторонен; как мы видели, эта дисциплина есть зоогеография прошлого, она изучает страны со стороны животного мира, населявшего их в прошлые времена.

В отделе, излагающем «сравнительную зоогеографию», мы ожидали бы найти описание состава фауны СССР не только в отношении птиц и пресноводных рыб, но также и в отношении млекопитающих, рептилий и амфибий и, наконец, морской фауны.

При описании зоогеографических областей моря недостаточно приняты во внимание результаты работ, произведенных за последнее время нашими учеными в дальневосточных морях.

Переходим теперь к некоторым частным замечаниям. Как мы уже указывали, книга богато иллюстрирована прекрасными картами,—частью заимствованными, частью оригинальными. В заимствованных картах были желательны некоторые исправления по новейшим данным. Так, на карте распространения серой и черной ворон (стр. 254) следовало бы уточнить область обитания этих птиц к востоку от Каспийского моря. На карте распространения речных раков (стр. 345) пропущено нахождение *Astacus kessleri* в районе города Туркестана. На карте распространения горной чечотки (стр. 352) желательно было бы точнее нанести распространение этой птички в Центральной Азии (она идет далее на восток), а равно уточнить ее местонахождение в степях (*Acanthis flavirostris kirghisorum*).

Карта распространения рыб из рода (*Galaxias*) (стр. 372) в настоящее время несколько устарела: представители этого рода найдены (1913) в пресном озере на Новой Каледонии. Подпись под картой распространения тюленей (стр. 409) надо изменить, иначе она может ввести в заблуждение. На рис. 6, изображающем распространение основных ландшафтов на земле, в легенде вместо «степи с древесной растительностью» лучше написать саваны; степи и тундры на карте целесообразнее обозначить разными знаками.

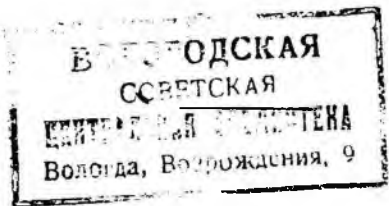
Касаясь водной фауны, автор (стр. 58) справедливо говорит, что по общепринятому мнению жизнь вообще возникла в море. Такое мнение, действительно, широко распространено. Но если автор далее считает, что «фауна пресной воды в целом происходит от морской», то с подобным взглядом нельзя полностью согласиться. Относительно происхождения всей пресноводной фауны трудно высказаться с определенностью; возможно, что некоторые группы пресноводных животных ведут начало из моря, но относительно других можно утверждать, что их прародиной является пресная вода. Таковы, например, рыбообразные и рыбы: остатки этих групп появляются в морских отложениях, да и то изредка не ранее среднего девона, и лишь в каменноугольное время они становятся обычными в море. Интересующихся отсылаем к статье: A. S. Romer and B. H. Grove, Environment of the early vertebrates. American Midland Naturalist, vol. 16, p. 805—856, 1935.

Равным образом и указание (стр. 139), что ганоидные рыбы в прежние геологические эпохи жили только в море, неправильно: они обитали и в море, и в пресных водах, но как раз древнейшая ганоидная рыба шотландский *Cheirolepis* известен из среднедевонских наземных отложений. Если же под ганоидными рыбами понимать рыб, группирующихся около семейства осетровых, то они появляются с нижнего лейаса и встречаются как в морских, так и в пресноводных отложениях.

Используемые для борьбы с малярией рыбки *Gambusia* и *Girardinus* относятся не к карповым (стр. 241), а к так называемым зубастым карпам (отряд *Syringodontiformes*).

Заканчивая наш обзор, мы хотели бы снова отметить, что книга В. Г. Гептнера заполняет большой пробел в нашей зоогеографической литературе. Она является незаменимым пособием при преподавании зоогеографии.

Л. Берг



СОДЕРЖАНИЕ

Федотов Д. М. Филогения беспозвоночных в СССР за 20 лет	3
Кашкаров Д. Направления и очередные задачи в изучении биоценозов	31
Шмидт Г. А. Филогенетическая дегенерация способов развития органов	44
Полянский Ю. и Стрелков А. Половые процессы у <i>Entodinium caudatum</i> Stein.	75
Левинсон Л. Б. и Федоров Б. Т. Protozoa млечного сока <i>Scorconerra Tau-Saghyz</i> .	81
Лозина-Лозинский Л. К. и Соколов С. С. К вопросу о холодоустойчивости яиц <i>Locusta migratoria</i>	91
Янушко П. А. Смертность полевков ( <i>Microtus arvalis</i> ) в природе в условиях степных районов Предкавказья и влияние на нее хищников	102
Полежаев В. Влияние влажности воздуха на образование гипопусов у волосатого клеща <i>Glycyphagus destructor</i> Schr.	112
Эфендиев З. С. Повторная зимовка и эмбриональное развитие тутового шелкопряда	119
Маркова Л. И. Влияние зимней спячки на состояние паразитофауны летучих мышей	133
Желтенкова М. В. Питание воблы ( <i>Rutilus rutilus caspius</i> L.) Северного Каспия	146
Гаевская Н. С. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов	165
Безрукова Е. А. Плодовитость беломорских сельдей	175
Бирштейн Я. А. <i>Derzhavinella macrochelata</i> n. gen. n. sp. новый род и вид Amphipoda из Северного Каспия	180
Борутский Е. В. К фауне Copepoda-Harpacticoida Средней Азии <i>Attheyella</i> ( <i>Attheyella</i> ) <i>gladkovi</i> sp. n.	184
Дубинин В. Б. Новый вид <i>Trichomanas</i> из кишечника среднеазиатского дикобраза	187
Берг Л. Рецензии	191

CONTENTS

Fedotov D. M. Phylogeny of the Invertebrate in the USSR for 20 years	3
Kashkarov D. Trends and Questions in Turn in the Study of Biocenoses	31
Schmidt G. A. The Phylogenetic Degeneration of the Ways of the Development of Organs	44
Poljansky G. and Strelkov A. Conjugation of <i>Entodinium caudatum</i> Stein.	75
Levinson L. B. and Fedorov B. T. Protozoa of the latex of <i>Scorconerra Tau-Saghyz</i> .	81
Losina-Losinsky L. K. and Sokolov S. S. A contribution on the Frost Resistance of the Eggs of <i>Locusta migratoria</i>	91
Janushko P. A. Mortality among Voles ( <i>Microtus arvalis</i> ) in Nature under the Conditions of Steppe Regions of the Antecaucasus and the Influence Exerted on it by Predators	102
Polejaev V. The Effect of Air Moisture on the Formation of Hypop. in the Hairy Mite <i>Glycyphagus destructor</i> Schr.	112
Efendiev Z. S. The Repeated Wintering and the Embryonal Development of the Silk Worm	119
Markova L. I. The Effect of Hibernation on the Condition of the Bat parasitic Fauna	133
Jeltenkova M. V. Food Preference of the Vobla ( <i>Rutilus rutilus caspius</i> L.) of the North Caspian and Composition of the Benthos	146
Gaewskaja N. S. About some new Methods in Studying Water Organism Nutrition	165
Bezrukova E. A. On the Fertility of the White-Sea Herrings	175
Bierstein J. A. <i>Derzhavinella macrochelata</i> n. gen. n. sp. a new Genus and Species of the Amphipoda from North Caspian sea	180
Borutsky V. B. Upon the Central Asia Fauna Copepoda-Harpacticoida <i>Attheyella</i> ( <i>Attheyella</i> ) <i>gladkovi</i> sp. n.	184
Dubinin W. B. A new Species <i>Trichomanas</i> from the Intestine of <i>Hystrix hirsutirostris satunini</i> Müller	187
Berg K. Critique	191

Цена 5 руб.

С-96