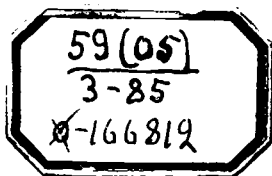


АКАДЕМИЯ НАУК СССР



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

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

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА ☆ 1940

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях, в зависимости от их ценности и новизны.
2. Статьи, присылаемые без предварительного согласования с редакцией, не должны превышать 1 печ. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки, иностранное резюме и список цитированной литературы).
3. Название статьи должно точно и коротко передавать содержание.
4. Детально история вопроса, как правило, излагаться не должна. Во введении необходимо лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.
5. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.—2. Методика и материалы.—3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.—4. Обсуждение полученных данных.—5. Выводы в виде отдельных, сжато изложенных, параграфов.—6. Список цитированной литературы.—7. Резюме для перевода на иностранный язык.
6. Рукописи должны быть переписаны без помарок и исправлений на машинке на одной стороне листа (первый оттиск, а не после копировальной бумаги) на бумаге, допускающей правку чернилами, с двойным интервалом между строками и полями с левой стороны не менее 3 см, а с правой — $1\frac{1}{2}$ см. Страницы рукописи должны быть перенумерованы. В заголовке статьи должно быть указано, откуда она исходит. К статье должен быть приложен точный адрес и имя и отчество автора.
7. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.
8. Сокращения слов допускаются лишь такие, которые приняты в Большой и Малой советской энциклопедии. Например, сокращения мер таковы: кг; г; мг; л; км; м; м²; см; см²; мм.
9. После переписки на машинке рукопись должна быть тщательно выверена автором и исправлена чернилами (не красными).
10. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Таблицы печатаются на машинке на отдельных листах бумаги и размещаются после первого упоминания таблицы в тексте. Каждая таблица имеет свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.
11. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должно быть обозначено: название журнала, автор, название статьи и номер рисунка. Надписи на рисунках должны быть сделаны крупно и четко в расчете на уменьшение при изготовлении клише.
12. Иллюстрации (диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографского воспроизведения (фотоконтрастные, чертежи — черной тушью — пером, тени, при помощи точек или штрихов). Желательно, чтобы рисунки были на $\frac{1}{3}$ больше, чем они должны быть в печати.
13. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.
14. Первое упоминание в тексте и таблицах названия вида животного приводится по-русски и по-латински. Например, водяной ослик (*Asellus aquaticus* L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, если же русского названия нет, то первая буква рода и видовое название по-латински. Например, *A. mellifera* или *A. m. liguslica* (для подвидов).
15. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов, 1914 или Браун (Brown), 1914. При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется по-русски.
16. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке русского алфавита (пример: автор, инициалы автора, сокращенное название журнала, том, выпуск, страница; издательство или место издания, год).
17. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать $\frac{1}{5}$ текста всей статьи, и, по возможности, снабжаться переводами специальных терминов.
18. Без выполнения указанных условий рукописи к печати не принимаются.
19. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.
20. Авторам предоставляется 25 оттисков их статей бесплатно.
21. Статьи и всю переписку, следует посылать по адресу: Москва, ул. Герцена, д. № 6, Институт зоологии МГУ, редакция Зоологического журнала.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

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

РЕДАКЦИЯ:

Акад. С. А. ЗЕРНОВ (отв. редактор), П. Г. ДАНИЛЬЧЕНКО (зам. отв. редактора),
Л. Б. ЛЕВИНСОН (отв. секретарь)

RÉDACTION:

S. A. SERNOV (Rédacteur en chef), P. G. DANILTSCHENKO, L. B. LEVINSON

1668/2

ТОМ XIX
ВЫПУСК 1

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА * 1940

Адрес редакции: Москва, центр, ул. Герцена, 6, Институт зоологии МГУ, редакция
Зоологического журнала, тел. 13-00, доб. 93.

К ПЕРЕСТРОЙКЕ СИСТЕМАТИКИ ЦЕСТОД ОТРЯДА
CYCLOPHYLLIDEA (ЦЕПНИ)

Всесоюзный институт гельминтологии им. акад. К. И. Скрыбина

К. И. Скрыбин

Введение

С момента обоснования Карлом Линнеем рода *Taenia* в 1758 г. до наших дней систематика ленточных червей подвергалась многократным изменениям в связи с последовательным обнаружением все новых и новых форм цестод с чрезвычайно причудливой анатомической организацией и в зависимости от усовершенствования методики изучения этих гельминтов. Если Геце (Goeze, 1782) в своей «*Versuch einer Naturgeschichte der Eingeweidewürmer thierischer Körper*» полтора столетия назад смог дифференцировать 29 видов цестод из отряда Cyclophyllidea, то в настоящее время известно более тысячи цепней.

Систематика цепней в отдельные периоды своей истории основывалась на самых разнообразных принципах. Первые цестодологи, не имевшие возможности по состоянию науки того времени изучать анатомическую и гистологическую структуру проглоттид, вынуждены были классифицировать цепней на основе строения фиксаторных элементов сколекса и по расположению половых отверстий, явственно заметных без применения каких-либо способов технической обработки.

На основе этого критерия Дюжарден (Dujardin, 1845) в своей прекрасной монографии «*Histoire des Helminthes ou vers intestinaux*», не потерявшей значения до наших дней, подразделяет цепней на семь самостоятельных групп, которым он, однако, не придает таксономического значения, а потому и не присваивает им латинской терминологии.

Вейнланд (Weinland, 1858) пытается построить систему цепней на основе нового признака — структуры яичевых оболочек. Он подразделяет их на две группы: *Sclerolepidota*, представители которой имеют толстую яичевую оболочку, и *Malacolepidota*, оболочки яиц которых крайне нежные. К категории *Sclerolepidota* цепней он относит четыре рода: *Taenia* L. 1758 и три вновь им созданных — *Acanthotrias*, *Taeniarhynchus* и *Echinococcifer*. К категории *Malacolepidota* он причисляет тоже четыре рода: *Alyselminthus* Zeder и три вновь им обоснованных — *Humenolepis*, *Diplacanthus* и *Proteocephalus*. Последний род, как известно, не является представителем цепней, а относится к отряду Tetraphyllidea.

Как показали, однако, дальнейшие изыскания, выдвинутый Вейнландом критерий оказался несостоятельным и в науке не удержался. Райе (Railliet, 1893) подразделил всех цепней на четыре подсемейства (*Cystotaeniae*, *Cystoidotaeniae*, *Anoplocephalinae* и *Mesocestoidinae*),

которые объединяли 14 родов. Эта систематика была основана тоже по преимуществу на данных внешней морфологической структуры, без учета анатомии внутренних органов.

Первым исследователем, построившим систему цепней с учетом анатомического критерия, был Браун (Braun, 1900), который, объединив всех цепней в одно семейство Taeniidae, разбил последнее на 10 подсемейств, включивших 33 самостоятельных рода.

Первые годы XX столетия ознаменовались массовой разработкой цестодного материала, хранившегося в крупнейших музеях Европы и Америки. Наиболее ярким реформатором систематики цепней этого периода является Фурман, опубликовавший в 1908 г. свою классическую работу «Die Cestoden der Vögel». На основе 11-летнего изучения фауны цестод птиц этот исследователь обосновывает свой знаменитый принцип, согласно которому каждому отряду птиц свойственна своя специфическая фауна цестод. Другими словами, Фурман утверждает, что детальное фаунистическое изучение цестод птиц может способствовать выявлению филогенетических взаимоотношений отдельных отрядов пернатых.

Базируясь на сопоставлении ряда признаков наружной морфологии цестод с деталями внутреннего строения гермафродитных и зрелых члеников, Фурман в 1908 г. дал новую систему цепней, которых он разбил на 64 рода, распределенных в 10 самостоятельных семейств.

Несмотря на то, что после этой работы были опубликованы многочисленные исследования ряда авторов [Люе (Lühe), Рансом (Ransom), Меггит (Meggit), Соутвелл (Southwell), Холодковского, Клер, Скрябина, Пош (Poche), Жуайе (Joueux), Бэр (Baer) и др.], классификация Фурмана была всеми гельминтологами принята за основу.

В 1932 г. Фурман опубликовал новую работу («Les Teniàs des oiseaux»), в которой дает более усовершенствованную классификацию цепней, основанную на тех же морфолого-анатомических принципах.

Его новая система дробит всех цепней на 11 семейств, которые включают в общей сложности 136 самостоятельных родов.

Если к этому прибавить, что в 1936 г. Фурман обосновал еще новое семейство Progynotaeniidae, а Скрябин и Шульц в 1937 г. выделили новое семейство Thysanosomatidae, то число семейств отряда Cyclophyllidea в настоящее время достигнет 13.

Группировка семейств цепней по подотрядам и принципы классификации последних

Анализ классификации цестод, предложенный разными авторами, показывает, что диагнозы каждого отдельного семейства базируются на таких признаках, которые не учитываются в характеристике других семейств. Так, например, доминирующим признаком Davaineidae является форма крючьев на хоботке, Taeniidae — форма матки в зрелых члениках, Mesocestoididae — медианное положение половых отверстий и т. п.

У этих, так сказать, облигатных признаков находятся в таксономическом подчинении другие особенности, тоже весьма существенные, однако играющие более второстепенную, факультативную роль. Отсюда следует, что все 13 семейств цепней, судя по их «диагнозу», представляют собой разобщенные автономные единицы, не объединенные никакими общими чертами строения; точнее, в систематике цепней не хватает такого таксономического звена, которое позволило бы объединить филогенетически близкие семейства в отдельные более крупные категории. Проще говоря, не хватает подотрядов.

Попытка разгруппировать все семейства отряда Cyclophyllidea по подотрядам — такова цель настоящей работы.

Теория систематики требует, чтобы каждая таксономическая единица в пределах вышестоящей классификационной категории характеризовалась доминированием каких-либо однотипных признаков, наличием так называемых таксономических коэффициентов по терминологии Витенберга. Последний, как известно, дал очень удачную классификацию трематод сем. Cycloceliidae, пользуясь этим новым введенным им в гельминтологию принципом.

Сопоставление признаков сем. Davaineidae и Anoplocephalidae

Как я уже отметил выше, каждое семейство цепней характеризуется своим специфическим диагнозом, базирующимся на таких признаках, которые не учтены в диагнозе других семейств.

Конкретизирую эту мысль рядом примеров.

Для сем. Davaineidae облигатным признаком является вооружение хоботка крючками специфической топориковидной формы. Все остальные признаки подчинены этому основному. В то же самое время внутри этого семейства имеется колоссальный диапазон различий в строении других анатомических элементов. Так, например, половые органы могут быть то одинарными, то удвоенными (Cotugnia), матка может иметь либо мешковидную форму (Ophryocotyle), либо распадаться на капсулы (Raillietina), либо, наконец, характеризоваться наличием околоматочного органа. Крона крючков на хоботке может быть одинарной, двойной, тройной (Pogogonia) или состоять даже из 10—12 рядов крючьев (Sphyrnchotaenia).

Для сем. Anoplocephalidae мы, пожалуй, не найдем какого-либо одного специфического признака, который определял бы принадлежность той или иной цестоды к этому семейству. В диагнозе Anoplocephalidae фигурируют элементы коррелятивной связи одних признаков с другими, причем одни признаки являются качественными, а другие — грубо количественными. Наличие у цепней невооруженного сколекса, лишнего намека на хоботок, в сочетании с члениками, ширина которых превосходит длину, и с многочисленными семенниками, дает основание причислять их к сем. Anoplocephalidae. Все остальные морфолого-анатомические признаки у разных Anoplocephalidae характеризуются огромным разнообразием. Половые органы могут быть одинарными или двойными, матка может быть либо мешковидной (Anoplocephala), либо сетчатой (Moniezia), одинарной или двойной (Baeriella), может распадаться на капсулы (Linstowia) или же формировать околоматочные органы, которые в свою очередь могут быть либо в единственном числе (Avitellina), либо парными (Stilesia), либо исчисляться несколькими десятками (Thysaniezia). Желточники могут либо присутствовать, либо отсутствовать (Thysanopoma). После оплодотворения у некоторых родов может облитерироваться отверстие вагины (Arogina). Яйца могут иметь особый грушевидный аппарат (Moniezia).

Сопоставляя характеристику сем. Anoplocephalidae и Davaineidae, приходим к заключению:

1. Диагноз сем. Anoplocephalidae гораздо менее четкий, чем у Davaineidae; другими словами, Anoplocephalidae является более искусственным семейством, включающим формы более разнообразно организованные, по сравнению с Davaineidae.

2. Несмотря на целый ряд сходных признаков (однородные типы строения матки, наличие то одинарных, то двойных половых органов), представители сем. Davaineidae и Anoplocephalidae настолько самобытны и характеризуются такими специфическими доминирующими признаками, которые не позволяют объединить оба семейства в общий подотряд. При дроблении отряда цепней на самостоятельные подотряды каждое из рассмотренных семейств найдет свое место в особом подотряде — Davaineata и Anoplocephalata.

3. Анализ признаков, свойственных представителям Davaineidae и Anoplocephalidae, указывает на то, что, несмотря на несомненную принадлежность их к двум самостоятельным семействам, эволюционное развитие членов этих семейств протекало в ряде случаев однотипно, на основе одних и тех же закономерностей.

Возьмем для примера эволюцию такого органа, как матка. Нет сомнения в том, что в процессе филогении, по мере все более совершенного приспособления цестод к паразитическому образу жизни, этот орган подвергался особенно серьезным изменениям в сторону максимального своего развития, поскольку бесспорным является факт прямой пропорциональности между давностью развития паразитизма и плодовитостью того или иного животного. Мешковидная матка должна считаться наиболее примитивной формой развития этого органа у цестод.

И мы действительно наблюдаем мешковидную матку как у многих родов сем. Davaineidae, так и Anoplocephalidae. В дальнейшем эволюция этого органа шла по линии распада матки на капсулы, облегающие яйца то в одиночку, то целыми группами. Это выработалось в результате приспособления паразита к размножению при участии промежуточного хозяина. Подобный распад матки на капсулы имеет место как у представителей Davaineidae, так и Anoplocephalidae. Апофеозом филогенетической эволюции матки является формирование особого околوماتочного органа, в котором концентрируются яйцевые элементы. И этот этап эволюции конвергентно проделали как представители Davaineidae, так и Anoplocephalidae.

4. Отсюда мы должны сделать последний вывод: строение матки, или, вернее, структура матки, на разных этапах эволюции этого органа, не может служить таксономическим коэффициентом для обоснования, для диагноза такой крупной таксономической единицы, как подотряд. Характеристика подотрядов должна основываться на более доминантных, более константных признаках. Поэтому в своей систематике подотрядов цепней я буду игнорировать этот признак, считая, что он является таксономическим коэффициентом для более мелких, чем подотряд, систематических категорий: им можно пользоваться только для обоснования либо семейств, либо подсемейств ленточных червей, но не подотрядов.

Сопоставление признаков сем. Hymenolepididae и Dilepididae

Проанализируем еще два семейства фурмановой системы: Hymenolepididae и Dilepididae.

Hymenolepididae — семейство с чрезвычайно нечетким диагнозом. Сколекс либо без хоботка, либо с 8—10 и большим числом крючьев, расположенных в один ряд. Половые железы чаще одинарные, но могут быть и двойными (Diplogynia, Diploposthe). Половые отверстия унilaterальные за исключением случаев, где они удвоены. Малое число семенников — 1, 2, 3, редко до 12 (Chitinolepis). Имеются два

семенных пузырька: внутренний и наружный. Матка чаще мешковидная, реже сетчатая (*Fimbriata*) и даже у представителей одного рода может распадаться на капсулы (*Pseudhymenolepis*).

Какие же из указанных признаков приходится выделить в качестве облигатных? Сочетание одного ряда крючков на сколексе и унилатерально расположенных половых отверстий с небольшим числом семенников и наличием наружного семенного пузырька — вот основное в структуре гименоленидид. Однако эти признаки далеко не достаточны для того, чтобы признать диагноз сем. *Hymenolepididae* вполне удовлетворительным.

Еще хуже обстоит дело с сем. *Dilepididae*. Вот его характеристика. Сколекс наиболее часто вооружен, причем вооружение может состоять из 1, 2, 3 и даже 16 рядов крючков. Половые отверстия одинарные или двойные (*Dipylidium*), расположены или унилатерально, или чередуются, в последнем случае либо правильно, либо неправильно. Матка или мешковидная, или ветвистая может в одних случаях распадаться на капсулы, а в других формировать околоматочный орган.

Из перечисленных диагностических признаков трудно выбрать такие, которые могли бы считаться облигатными. Если признать, что отсутствие наружного семенного пузырька в сочетании с многочисленными семенниками может служить диагнозом для *Dilepididae*, то и здесь имеют место исключения. У представителей рода *Laterorchites* Fuhrmann (1932) имеется *vesicula seminalis externa* (правда, при отсутствии *ves. sem. interna*), равно как и у рода *Proorchida* Fuhrm. (1918).

Сопоставляя характеристики *Hymenolepididae* и *Dilepididae*, приходим к следующему выводу.

1. Основным признаком, отличающим *Hymenolepididae* от *Dilepididae*, должно служить наличие у представителя первого семейства двух семенных пузырьков: внутреннего и наружного, которые у *Dilepididae*, как правило, отсутствуют, поскольку только у двух родов последнего семейства имеются наружные семенные пузырьки при полном отсутствии *vesicula seminalis interna*.

2. Все остальные признаки — структура и вооружение сколекса, расположение половых отверстий, количество и расположение семенников, характер матки — не являются настолько специфическими, чтобы по ним можно было строго разграничить представителей сем. *Hymenolepididae* от *Dilepididae*. Мы можем говорить о преобладании одних признаков у представителей одного семейства по сравнению с другим семейством, но абсолютного значения упомянутые «диагностические» особенности для диагноза семейства *Hymenolepididae* и *Dilepididae* иметь не могут.

3. Анализируя структуру матки у разных представителей *Hymenolepididae* и *Dilepididae*, мы приходим к убеждению, что у представителей этих семейств матка претерпевает такую же закономерную эволюцию, которая была отмечена нами и у *Anoplocephalidae*, и у *Davaineidae*. Это еще в большей степени подкрепляет высказанный взгляд, что структура матки цепней не может служить критерием для обоснования таких крупных таксономических единиц, как подотряды.

4. Поскольку наличие или отсутствие семенных пузырьков может считаться таксономическим коэффициентом для диагноза семейства, а других более весомых отличий между *Hymenolepididae* и *Dilepididae* установить нельзя, мы считаем возможным объединить эти два семейства в общий подотряд *Hymenolepidata* n. subordo.

В истории систематики цепней имел место случай, когда Рансом в 1909 г. объединил оба семейства Фурмана, *Hymenolepididae* и *Dile-*

pididae, воедино, обосновав, правда, не подотряд, а семейство Hymenolepididae в новом, расширенном понимании. Это семейство Рансом разбил на три подсемейства: Hymenolepidinae, Dipylidiinae и Paruterinae. Подсемейство Dipylidiinae в понимании Рансома включало оба подсемейства Фурмана, Dilepidinae и Dipylidiinae, составлявшие сем. Dilepididae последнего автора.

Эта попытка Рансома встретила возражение со стороны Фурмана (1932), указавшего на нерациональность объединения в одном семействе таких громоздких групп, как Hymenolepididae и Dilepididae в Фурмановском понимании.

Попытку Рансома объединить указанные два семейства воедино я признаю принципиально правильной, однако считаю, что нарушать самостоятельность каждого из этих семейств, как это сделал Рансом, не следует. Поэтому я и обосновал для них новый подотряд Hymenolepidata, сохраняя в нем оба Фурмановских семейства неприкосновенными. Свои соображения о положении в этом отряде подсемейства Paruterinae Fuhrm. (1907) я разовью несколько дальше.

Сопоставление признаков семейств Acoleidae, Progynotaeniidae и Amabiliidae

Проанализируем диагнозы сем. Acoleidae, Progynotaeniidae и Amabiliidae.

В своей работе 1932 г. Фурман признавал наличие сем. Amabiliidae и Acoleidae, включая в число последнего и род Progynotaenia; только лишь в 1936 г. он разбил Acoleidae на два самостоятельных семейства — Acoleidae и Progynotaeniidae, дав им новый диагноз.

Acoleidae в новом понимании Фурмана (1936) характеризуются крупной, толстой стробилой, снабженной мощной мускулатурой, состоящей из двух продольных и трех поперечных слоев. Сколекс, как правило, вооружен крючьями. Женские половые отверстия отсутствуют. Крупный циррус мощно вооружен шипами.

Progynotaeniidae, наоборот, являются нежными мелкими цестодами со слабо развитой мускулатурой. Сколекс вооружен крючьями. Крупный циррус вооружен шипами, женское наружное половое отверстие облитерировано, так как вагина отсутствует. Ярко выраженная протерогиния.

Amabiliidae характеризуются вооруженным сколексом, наличием латеральных выростов на пролоттидах и опять-таки отсутствием женского полового отверстия при наличии мощно вооруженного цирруса.

Сопоставляя признаки всех трех семейств, я прихожу к выводу:

1. Каждое из трех семейств имеет право на самостоятельное существование, поскольку диагнозы их в достаточной мере четок, опираясь на облигатные морфолого-анатомические особенности.

2. В то же самое время все три семейства имеют ряд таких общих признаков, как, например, отсутствие наружного женского полового отверстия при наличии мощно вооруженного цирруса, что вызывает необходимость объединения их в единый новый подотряд Acoleata n. subordo.

Таксономическая значимость околоматочного органа

При анализе системы цепней по Фурману и при изучении характеристики обоснованных им подсемейств бросается в глаза следующее: почти в каждом крупном семействе цепней имеется особая категория родов, которая характеризуется наличием околоматочного органа. Эти

рода Фурман чаще всего объединяет в самостоятельные подсемейства, квалифицируя тем самым околоматочный орган как таксономический коэффициент подсемейственного значения.

В самом деле, в сем. Davaineidae Фурмана числится специальное подсемейство Idiogeninae, отличающееся от других подсемейств наличием околоматочного органа. В сем. Anoplocephalidae Фурман числит подсемейство Thysanosominae, отличающееся от других подсемейств наличием околоматочного органа. В сем. Dilepididae он выделяет в качестве специального подсемейства Paruterininae, у представителей которого имеется околоматочный орган.

Я считаю; что наличие специализированного околоматочного органа у цепней, придающее их морфологии, а вместе с тем и биологии новое качество, должно расцениваться под углом зрения таксономического коэффициента семейственного значения. В связи с этим я обосновал:

1) новое сем. Thysanosomatidae, включив его вместе с Anoplocephalidae в подотряд Anoplocephalata Skrjabin (1933);

2) новое семейство Idiogenidae, включив его вместе с Davaineidae в новый подотряд Davaineata;

3) новое семейство Paruterinidae, которое совместно с Dilepididae и Hymenolepididae включаю в новый подотряд Hymenolepidata.

О положении в системе цепней сем. Nematotaeniidae Lühe (1910)

При изучении структуры матки у представителей сем. Hymenolepididae (в понимании Фурмана) бросается в глаза тот факт, что у огромного большинства форм матка сохраняет свой примитивный, мешковидный характер. Только в самое последнее время Жуае и Бэр (1935) описали под именем Pseudhymenolepis redonica цестоду, которая, являясь типичной гимнолепидидой, характеризуется тем, что ее матка распадается на капсулы. На этом основании совершенно справедливо Жуае и Бэр обосновали новое подсемейство Pseudhymenolepidinae.

Однако никто еще из исследователей не устанавливал таких гимнолепидид, у которых матка дошла до крайнего предела своей эволюции — до формирования околоматочного органа. Теоретически надо полагать, что такие формы в природе существуют, но их пока еще никто не зарегистрировал.

Продумывая вопрос о систематических взаимоотношениях различных семейств цепней, я пришел к заключению, что наука уже свыше 150 лет знакома с такими гимнолепидидами, у которых имеется околоматочный орган, но относит их к особому изолированному семейству, не догадываясь о генетической близости последнего к сем. Hymenolepididae.

Я говорю о семействе Nematotaeniidae Lühe (1910), типичный вид которого — Nematotaenia dispar — был описан еще Геце (Goeze) в 1782 г.

Диагноз этого семейства очень своеобразен. Сколекс без хоботка, стробила цилиндрической формы, причем сегментирована она только в задней части. Половые органы одинарные, половые отверстия, неправильно чередующиеся. Имеется либо один семенник (Cylindrotaenia), либо два (Nematotaenia). Матка снабжена одним или двумя околоматочными органами. Паразиты амфибий и рептилий.

Из этого диагноза явствует совершенно определенно, что включать представителей Nematotaeniidae в семейство Hymenolepididae нет ни-

каких оснований. В нем так много своеобразных черт, что свою независимость в качестве семейства *Nematotaeniidae* должно сохранить.

Однако, если задать вопрос, к какому из обоснованных мной подотрядов тяготеет сем. *Nematotaeniidae*, то я вынужден ответить: несомненно к *Hymenolepidata*.

Я склонен рассматривать *Nematotaeniidae* как гименолепидид, у которых сформировался околоматочный орган. А поскольку я выдвигаю наличие околоматочного органа в качестве признака семейственной значимости, я сохраняю *Nematotaeniidae* как самостоятельное семейство, которое включаю в свой новый подотряд *Hymenolepidata*.

Таксономическое значение матки, распавшейся на яйцевые капсулы

Обосновав на основе определенного принципа три новых семейства цепней и разукрупнив тем самым объем таких громоздких семейств, каким являлись *Davaineidae*, *Dilepididae* и *Anoplocephalidae*, я решил подыскать анатомический критерий для дифференцирования ряда семейств на подсемейства.

Среди представителей различных семейств цепней встречаются одни роды с наличием мешковидной матки, а другие — с маткой, распавшейся на капсулы. Я склонен обе эти модификации в структуре матки выдвинуть в качестве таксономических коэффициентов подсемейственного значения. Поэтому я полностью солидаризуюсь с теми авторами, которые использовали этот критерий при обосновании ими ряда подсемейств.

В итоге получается довольно стройная система.

Сем. *Anoplocephalidae* подразделяется на *Anoplocephalinae* с мешковидной маткой и *Linstowiinae* — с маткой, распавшейся на капсулы.

Сем. *Davaineidae* распадается на *Orhyncotyulinae* с мешковидной маткой и *Davaineinae* — с маткой, распавшейся на капсулы.

Сем. *Dilepididae* распадается на *Dilepidinae* с мешковидной маткой и *Dipylidiinae* — с маткой, распадающейся на капсулы.

Сем. *Hymenolepididae* распадается на *Hymenolepidinae* с мешковидной маткой и *Pseudhymenolepidinae* — с маткой, распадающейся на капсулы.

Другие критерии для обоснования подсемейств

Само собой разумеется, что структура матки цепней, знаменующая собой определенный этап филогенетической эволюции этого органа, не может служить единственным критерием при дроблении семейств на подсемейства. При чрезвычайно богатом анатомическом разнообразии цепней приходится учитывать целый ряд других признаков.

Так, Фурман справедливо раздробил сем. *Acoleidae* на *Acoleinae* и *Dioicocestinae* на том основании, что представители первого подсемейства — гермафродиты, а второго — раздельнополые цестоды. Сем. *Progynotaeniidae* Фурман тоже раздробил на *Progynotaeniinae* с выраженной протерогинией и с обычным сколексом и на *Gynandrotaeniinae* с наличием вооруженного железистого просколекса и стробилой, в которой последовательно чередуются то мужские, то женские членики.

Равным образом я полностью солидаризуюсь с Фурманом по вопросу включения *Fimbriariae* в качестве третьего самостоятельного подсемейства (на ряду с *Hymenolepidinae* Perrier, 1897 и *Pseudhymenolepidinae* Joyeux et Baer, 1935) в семейство *Hymenolepididae* Fuhrm. (1907). Установление мной в свое время рода *Hymenofimbria* Skrj. (1914), в котором гармонически сочетаются элементы рода *Hymenolepis* и *Fimbriaria*, служит залогом правильности этой точки зрения.

Подразделение сем. *Thysanosomatidae*
на подсемейства

Я полагаю, что сем. *Thysanosomatidae* должно быть подразделено на три подсемейства.

1. *Thysanosomatinae* Fuhrm. (1907). Желточники и тельце Мелиса отсутствуют. Двойной комплект половых органов. Имеются многочисленные околоматочные органы.

2. *Avitellinae* Gough (1911). Желточники и тельце Мелиса отсутствуют. Имеется 1—2 околоматочных органа.

3. *Thysanieziinae*. Семенники распределены в латеральных полях проглоттид, имеются желточники и многочисленные околоматочные органы.

Положение других семейств цепней в системе

Итак, я уже указал на необходимость обоснования подотрядов *Anoplocephalata* Skrj. (1933), *Hymenolepidata*, *Davaineata*, *Acoleata*. Остается отметить, что три семейства — *Taeniidae*, *Mesocestoididae* и *Tetrabothriidae* — должны быть сопричислены к соответственным новым подотрядам *Taeniata*, *Mesocestoidata* и *Tetrabothriata*.

З а к л ю ч е н и е

Таким образом, все цестоды отряда *Cyclophyllidea* должны быть распределены в 7 подотрядах, которые обнимают 13 семейств и 18 подсемейств.

1. Отряд *Cyclophyllidea* — цепни необходимо разбить на 7 подотрядов: *Anoplocephalata*, *Davaineata*, *Hymenolepidata*, *Acoleata*, *Taeniata*, *Mesocestoidata* и *Tetrabothriata*.

2. Околоматочный орган цепней является таксономическим коэффициентом семейства.

3. В связи с этим три подсемейства цепней системы Фурмана возведены мной в ранг семейства: *Idiogenidae*, *Paruterinidae*, *Thysanosomatidae*.

4. Две различные модификации строения матки — мешковидная матка и матка, распавшаяся на капсулы, — являются таксономическим коэффициентом подсемейства.

5. Представителей сем. *Nematotaeniidae* я рассматриваю как гименолепидид, у которых сформировался околоматочный орган.

6. Система *Cyclophyllidea* на данном этапе вырисовывается в следующем виде.

Систематика *Cyclophyllidea* по Скрыбину (1940)

I. <i>Davaineata</i> Subordo nov.	{	1. <i>Davaineidae</i> Fuhrm., 1907 2. <i>Idiogenidae</i> fam. nov.	{	<i>Davaineinae</i> Braun, 1900 <i>Ophryocotylinae</i> Fuhrm., 1907
II. <i>Anoplocephalata</i> Skrjabin, 1933	{	1. <i>Anoplocephalidae</i> Fuhrm., 1907 2. <i>Thysanosomatidae</i> Skrjabin et Schulz, 1937	{	<i>Anoplocephalinae</i> Fuhrm., 1907 <i>Linstowiinae</i> Fuhrm., 1907 <i>Thysanosomatinae</i> Fuhrm., 1907 <i>Avitellinae</i> Gough, 1911 <i>Thysanieziinae</i> Skrjabin et Schulz, 1937

III. Hymenolepidata Subordo nov.	<ul style="list-style-type: none"> 1. Hymenolepididae Fuhm., 1907 2. Nematotaeniidae Luhe, 1910 3. Dilepididae Fuhm., 1907 4. Paruterinidae fam. nov. 	<ul style="list-style-type: none"> Hymenolepidinae Perrier, 1897 Pseudhymenolepidinae Joyeux et Baer, 1935 Fimbriariinae Wolffhügel, 1898 Dilepidinae Fuhm., 1907 Dipylidiinae Stiles, 1895
IV. Acoleata Subordo nov.	<ul style="list-style-type: none"> 1. Acoleidae Fuhm., 1907 2. Progynotaeniidae Fuhm., 1936 3. Amabiliidae Braun, 1900 	<ul style="list-style-type: none"> Acoleinae Fuhm., 1936 Dioicocestinae Fuhm., 1936 Progynotaeniinae Fuhm., 1936 Gynandrotaeniinae Fuhm., 1936
V. Taeniata Skrjabin et Schulz, 1937	1. Taeniidae Ludwig, 1886	
VI. Mesocestoidata Subordo nov.	1. Mesocestoididae Perrier, 1897	
VII. Tetrabothriata Subordo nov.	1. Tetrabothriidae Braun, 1900	

ЛИТЕРАТУРА

1. Braun, Cestodes in Bronn's Klassen und Ordnungen d. Tierreichs, 1900.—
 2. Joyeux et Baer, Comp. Rend. Soc. de Biologie, Vol. 120, p. 335, 1935.—
 3. Weinland, An essay of the tapeworms of man, Cambridge U. S., p. 1—103, 1858.—
 4. Ransom, U. S. Nat. Museum Bull., 69, p. 1—141, 1909.—
 5. Railliet, Traité de zoologie medicale et agricole, Paris, 1893.—
 6. Скрябин и Шульц, Гельминтозы крупного рогатого скота, Москва, Сельхозгиз, 1937.—
 7. Southwell, The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Cestoda. Vol. II, p. 1—262, 1930.—
 8. Fuhmann, Les Tenias des oiseaux. Neuchâtel, p. 7—11, 1932.

TO THE RECONSTRUCTION OF THE TAXONOMY OF CESTODS OF THE ORDER CYCLOPHYLLIDEA

By K. I. Skriabin

Summary

The purpose of the present work is to divide all the families of the order Cyclophyllidea into suborders, using Wittenberg's principle of taxonomic coefficients. At the same time the author comes to the following fundamental conclusions.

1) The families Davaineidae, Anoplocephalidae, Taeniidae, Mesocestoididae and Tetrabothriidae are representatives of independent suborders: Davaineata nov. subordo, Anoplocephalata Skriabin, 1933, Taeniata Skriabin and Schulz, 1937, Mesocestoidata nov. subordo and Tetrabothriata nov. subordo.

2) The families Hymenolepididae and Dilepididae are considered as representatives of a special suborder to which the family Nematotaeniidae is also relegated, the latter being regarded as hymenolepidids with the paruteran organ formed.

3) The families Acoleidae, Progynotaeniidae and Amabiliidae are united in a common suborder Acoleata nov. subordo.

4) The existence among the representatives of some suborders of such forms which possess a specialized paruteran organ, allows to consider the latter as a taxonomic coefficient of a family value. In this connection there are created two new families, viz., Idiogenidae (of the suborder Davaineata) and Paruterinidae (of the suborder Hymenlepidata).

5) The structure of the uterus (sack-like or composed of capsules) is considered as a taxonomic coefficient of a subfamily value.

О ЗАМЕЧАТЕЛЬНОЙ ИМИТАЦИИ СУХОГО ЛИСТА У БАБОЧЕК
ИЗ РОДА ZARETES

Лаборатория энтомологии Ленинградского государственного университета

Б. Н. Ш в а н в и ч

Среди огромного количества бабочек, принадлежащих к нимфалидам и родственным семействам, есть много форм, которые достигают крайнего совершенства в отношении криптического характера окраски нижней стороны их крыльев. Принадлежащий к нимфалидам южноамериканский род *Zaretetes* Hbn. чрезвычайно интересен, так как он не в меньшей степени, чем знаменитая индо-малайская *Kallima*, имитирует чрезвычайно близко форму и окраску сухого листа. Род *Zaretetes* стоит в системе рядом с родом *Siderone* Hbn. Оба они принадлежат к наиболее специализированным формам семейства нимфалид и состоят из небольшого числа видов. По Зейцу (1924) *Zaretetes* состоит из трех видов и двенадцати форм, а *Siderone* из двух видов и шести форм. Оба рода близко родственны громадному роду *Anaea*, и поэтому естественно попытаться найти в этом последнем какие-либо связующие звенья между прототипом и нашими двумя родами. Однако эволюция *Anaea* идет по своим собственным путям, и хотя некоторые ее процессы не отличаются от процессов, наблюдающихся у *Siderone* и *Zaretetes*, все же материалы по *Anaea*, которые имеются в распоряжении, не дают ничего существенного для нашего аналитического исследования. Поэтому в настоящей работе приходится ограничиться *Siderone* и *Zaretetes* и прибегнуть к помощи специальных схем, поясняющих происхождение их рисунков от прототипа.

1. Схематизированный ход эволюции в рисунке
Zaretetes

На рис. 1 представлен прототип рисунка крыльев нимфалоидных семейств *Rhopaloscega*, установленный мной в 1924 г. Однако он отличается от полной редакции, во-первых, тем, что некоторые детали рисунка, не существенные для последующего описания, опущены, и во-вторых, тем, что разные полосы обозначены разной штриховкой (три наружные полосы E^1 , E^2 , E^3 сделаны черными, симметричные срединные полосы M^1 , M^2 — в виде гребней, причем их зубцы обращены друг к другу, дискальные полосы D^1 , D^2 — черными с светлой серединой, умбра U обозначена точками).

На рис. 2 представлена схема гипотетического переходного рисунка, на котором все процессы, ведущие к высшим формам *Zaretetes*, представлены в самом их возникновении. В моем распоряжении нет реальной формы, которая соответствовала бы этой схеме, и последняя имеет чисто вспомогательное значение. По сравнению с прототипом в ней нужно отметить следующее. Форма крыльев такая же, как и у

Zaretēs. На переднем крыле третья наружная полоса E^3 подверглась базипетальной дислокации в 6-й и 7-й ячейках, а ее 1-й и 2-й ячейковые отрезки отделились друг от друга и от остальной части полосы. Глазчатые пятна OC отсутствуют, а умбра U , разделенная ими на две

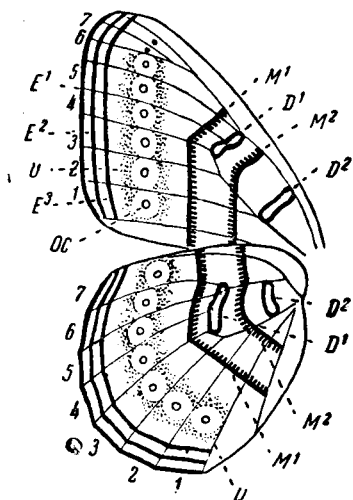


Рис. 1. Схема прототипа рисунка Nymphalidae и близких семейств Rhopalocera¹

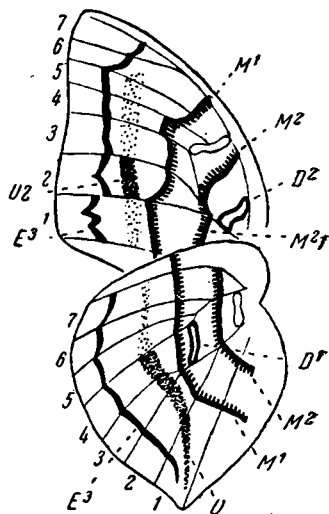


Рис. 2. Схема гипотетического переходного рисунка от прототипа к Zaretēs

половины на рис. 1, является сплошной на рис. 2. Почти вся умбра, однако, находится в состоянии дегенерации, кроме $U2$ на переднем крыле и задней половины U на заднем.

Умбра заднего крыла обнаруживает характерное приближение к первой срединной полосе M^1 во 2-й и 3-й ячейках. На переднем крыле в M^1 видны базифугальные выступы, один в 4-й ячейке и другой вдоль 2-й жилки (т. е. лежащей позади 2-й ячейки). В M^2 начинается пиереллизация, которая отделяет M^2r от передней части полосы. D^1 на переднем крыле находится в состоянии исчезновения.

Дальнейшее развитие всех отмеченных модификаций можно видеть на рис. 3, который изображает схему, более или менее соответствующую *Zaretēs isidora* f. *itys* (рис. 5). E^3 на переднем крыле разделилась на три части. Передняя E^3a сдвинулась базипетально и почти отделилась от прямолинейной средней части E^3m , тогда как задняя часть состоит из двух зигзагообразных ячейковых отрезков E^3p , совершенно

¹ На рис. 1—16 приняты следующие обозначения: D^1 — первая дискальная полоса, D^2 — вторая дискальная полоса, E^1 — первая наружная полоса, E^2 — вторая наружная полоса, E^3 — третья наружная полоса, $E^2 + E^3$ — вторая и третья наружные полосы, слившиеся в 5-й ячейке, E^3a — передняя часть третьей наружной полосы, E^3m — средняя часть третьей наружной полосы, E^3p — задняя часть третьей наружной полосы, M^1 — первая срединная полоса, M^2 — вторая срединная полоса, $M^1 1$ — первая срединная в 1-й ячейке, $M^1 2$ — первая срединная во 2-й ячейке, $M^1 2.3$ — первая срединная во 2-й и 3-й ячейках, $M^1 4.5.6$ — первая срединная в 4-, 5-й и 6-й ячейках, $M^1 a$ — передняя часть первой срединной, $M^1 p$ — задняя часть первой срединной, $M^1 a + D^1$ — передняя часть первой срединной, слившаяся с первой дискальной, OC — глазчатое пятно, $OC2$ — глазчатое пятно во 2-й ячейке, $OC6$ — глазчатое пятно в 6-й ячейке, U — умбра, U^2 — умбра во 2-й ячейке, Ua — передняя часть умбры, Up — задняя часть умбры.

оторвавшихся друг от друга и от E^3m . M^1 сделалась очень извилистой, причем особенно существенно сильное базифугальное смещение вдоль 2-й жилки, в результате которого M^1 отделилась от остальной части полосы и расположилась на геометрическом продолжении E^3m .

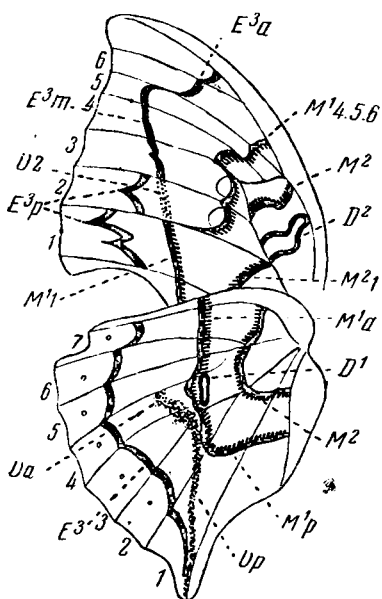


Рис. 3. Схема рисунка *Zaretis isidora* f. *itys* (рис. 5)

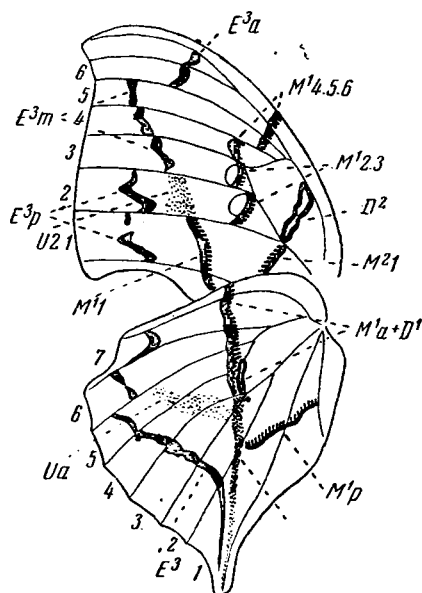


Рис. 4. Схема рисунка *Zaretis isidora* f. *strigosa* (рис. 7)

Между этими двумя компонентами имеется лишь пространство во 2-й ячейке. Оно, однако, заполнено узким U_2 , так что все три компонента E^3m , U_2 и M^1 образуют прямую комплексную полосу, которая является «срединным нервом» изображаемого листа. Наконец, передняя часть второй срединной полосы M^2 далеко отодвинута от задней M^21 . Последний компонент расположен на геометрическом продолжении D^2 в соответствии с типичной формой пиереллизации (Шванвич, 1928).

Не менее замечательные модификации происходят на заднем крыле. E^3 подвергается общему базипетальному смещению, а также входит в область хвоста. Однако наиболее важные процессы имеют место в умбре, дискальной и первой срединной полосах. Последняя подразделилась на переднюю M^1a и заднюю M^1p части, которые образуют в 1-й ячейке угол меньше 90° . M^1a близко придвинулось к D^1 так, что оба компонента фактически слились в один и в типичных экземплярах (ср. рис. 5) и не отличимы друг от друга. Умбра также состоит из двух частей, передняя Ua коротка и проходит через базальные концы 3-й и 4-й ячеек. Задняя Up длинна, прямолинейна и доходит до самого кончика хвоста. Ее передний конец (во 2-й ячейке) подходит так близко к срединной полосе, что два компонента M^1a (включая D^1) и Up фактически образуют одну прямую полосу, которая обнаруживает лишь небольшой перерыв во 2-й ячейке (ср. рис. 5). Эта комплексная полоса опять-таки изображает срединный нерв.

Окончательная стадия эволюции, имеющаяся в моем распоряжении, схематизирована на рис. 4, сделанном с экземпляра *Zaretis* f. *strigosa*, изображенного на рис. 7. Важнейшим отличием от преды-

дущей схемы является полное слияние U_p , M^1a и D^1 заднего крыла в сплошной «срединный нерв». Эффект подчеркнут дегенерацией Ua . Кроме этого, следует отметить распадение E^3 на неправильные фрагменты на переднем крыле и дегенерацию большинства компонентов, лежащих на обоих крыльях проксимально от M^1 .

2. Анализ рисунков *Zaretetes* и *Siderone*

В предыдущем разделе был дан схематизированный ход эволюции рисунка у *Zaretetes*. Посмотрим теперь, насколько описанные схемы соответствуют фактам. Для этого нужно остановиться на нескольких рисунках *Zaretetes* и на одном рисунке *Siderone*. Весьма интересно, что в противоположность громадному большинству *Rhopalosaga* верхняя сторона *Zaretetes* сохраняет больше прототипических черт, чем нижняя. С другой стороны, интересен тот факт (правда, не имеющий непосредственного отношения к последующему описанию), что в противоположность *Zaretetes* рисунок верхней стороны *Siderone* (рис. 12) принадлежит к совершенно другому типу, который обычен у экзотических *Rhopalosaga* и может быть назван телехроматическим. Он характеризуется наличием широких, ярко окрашенных перевязей (в данном случае красных), окруженных густочерными полями, в результате чего летящая бабочка хорошо заметна на далеком расстоянии.

а) Наружные полосы. Первая наружная полоса прототипа E^1 хорошо представлена на рис. 5 и некоторых других. Вторая на-

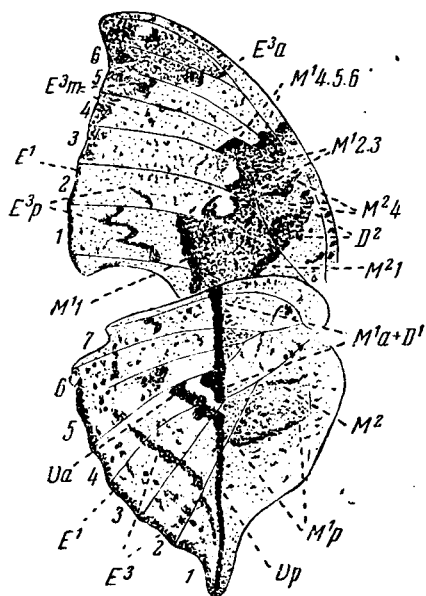


Рис. 5. *Zaretetes isidora* f. *itys* Cr. ♀. Нижняя сторона

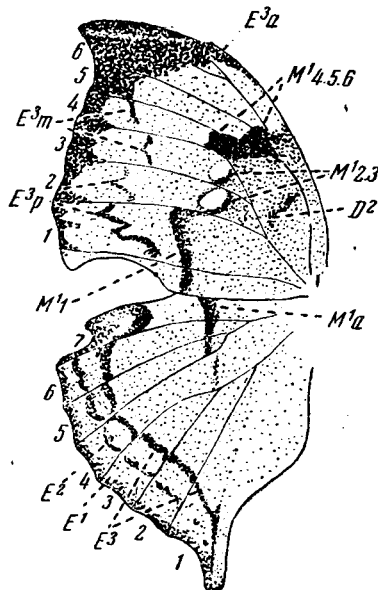


Рис. 6. Верхняя сторона экземпляра изображенного на рис. 5

ружная полоса E^2 видна на заднем крыле на рис. 9 и 10, а у *Siderone* также и на переднем на рис. 11. На рис. 6 и 8 она образует ячейковые кольца благодаря слиянию с соответствующими отрезками E^3 . Особенно хорошо сформированное кольцо имеется в 5-й ячейке заднего крыла на рис. 8 ($E^2 + E^3 5$).

Что касается более важной E^3 , то в непрерывном хотя и извилистом состоянии она видна на рис. 6 (заднее крыло) и на рис. 10 (переднее крыло). Интересно, что подразделение ее на три части подчеркивается на рис. 10 различной окраской: $E^3 p$ самая светлая из всех,

а E^3a самая темная. Процесс деления E^3 на переднем крыле становится совершенно очевидным при сравнении рис. 10 и 8. Деление E^3 в передних ячейках заднего крыла также развивается с полной постепенностью, что можно видеть при сравнении рис. 6 и 8. Этот последний процесс идет одновременно с образованием вышеупомянутых колец.

б) Умбра. Наиболее прототипическое состояние умбры U найдено на заднем крыле *Siderone* (рис. 11), где компонент идет непрерывно от *costa* к хвосту, обнаруживает характерную расплывчатость,

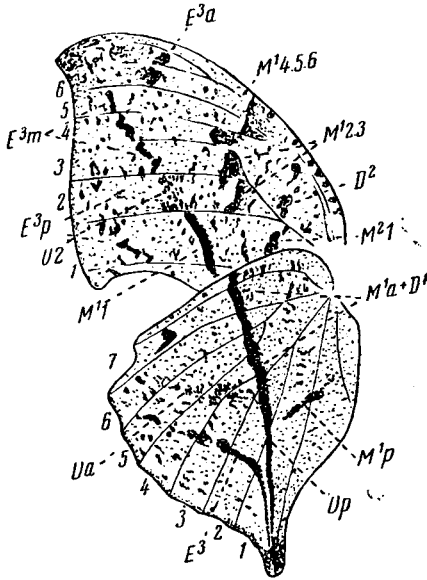


Рис. 7. *Zaretis isidora* f. *strigosa* Stgr ♀. Нижняя сторона

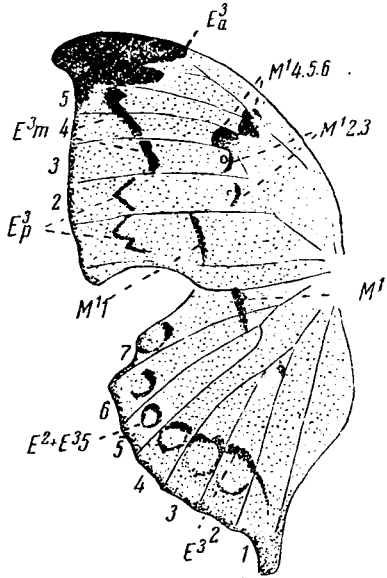


Рис. 8. Верхняя сторона экземпляра, изображенного на рис. 7

не соприкасается со срединной полосой, но уже подразделен на две части Ua и Up , типичные для *Zaretis*. Не вполне понятна природа компонента, лежащего в 5, 6 и 7-й ячейках и имеющего умброобразное строение. Он соединен с несомненной умброй 3-й и 4-й ячеек, но положение его на крыле ненормально — он лежит дистально от E^3 . Возможно, правда, что умбра подверглась раздвоению в передних ячейках, причем проксимальная часть сохранила свое положение между E^3 и M^1 , а дистальная сдвинулась базифугально и поместилась снаружи от E^3 , тем более что эта последняя расположена у *Siderone* очень проксимально. В работе над *Pteropa* и *Agrias* (1930) мной описан несомненный переход умбры через первую срединную полосу в базипетальном направлении. Можно допустить по аналогии также и обмен местами между E^3 и частью U у *Siderone*. Однако отсутствие в моем распоряжении переходных форм между прототипом и состоянием, наблюдающимся у *Siderone*, заставляет оставить настоящий вопрос открытым.

У той же *Siderone* мы видим весьма характерную расплывчатую умбру во 2-й ячейке переднего крыла $U2$. Приблизительно то же состояние $U2$ имеется на рис. 7, тогда как на рис. 9 этот компонент приближается к полосовидному состоянию, не достигая его, однако, в полной мере. В результате расплывчатой структуры $U2$, или иногда ее полного отсутствия (рис. 5), «срединный нерв» не является сплошным даже у лучших в этом отношении экземпляров.

Что касается остальных ячеек переднего крыла, то достоверных

следов умбры в них не обнаруживается, но к возможной роли этого компонента в формировании знаменитых «окошечек» мы вернемся ниже.

в) Глазчатые пятна. Оцеллярная серия является одной из наиболее характерных черт нимфалоидных семейств. Однако ни у *Siderone*, ни у *Zaretetes* не удалось обнаружить глазчатых пятен. Проще всего объяснить это их исчезновением из рисунка. Однако на заднем крыле между E^2 и E^3 бывает ряд точкообразных пятен

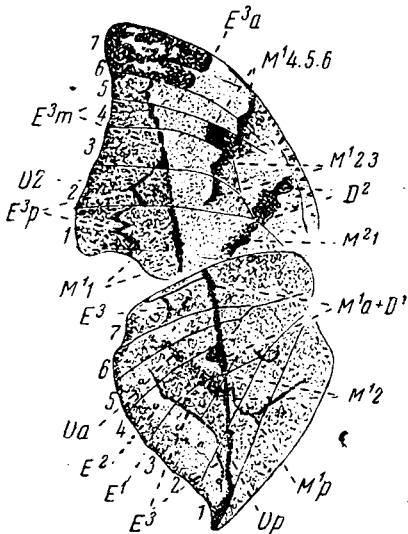


Рис. 9. *Zaretetes isidora* Cr. ♂. Нижняя сторона

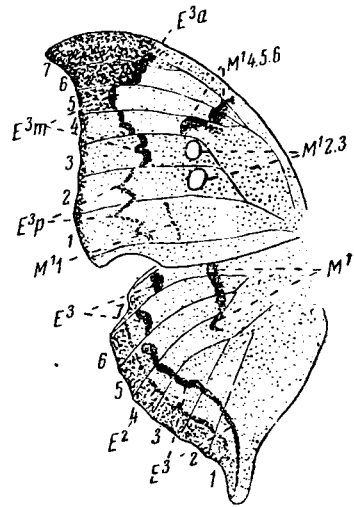


Рис. 10. *Zaretetes isidora* v. *strigosa* Stgr. ♂. Нижняя сторона

(рис. 5, 6), иногда снабженных даже светлыми центрами (рис. 9). Можно предположить, что это какие-то производные E^2 , не имеющие ничего общего с глазчатыми пятнами. Но в пользу этого предположения нет никаких доказательств. Другая допустимая точка зрения состоит в том, что эти пятна являются истинными глазчатыми пятнами, которые мигрировали с своего законного места и, пройдя сквозь третью наружную полосу, поместились дистально от нее. Это было бы буквальным повторением обмена местами тех же самых компонентов, описанного мной у *Pteropa* (1930). Однако процесс обмена местами у *Pteropa* был прослежен с большой постепенностью, начиная с самого его возникновения, тогда как у *Zaretetes* и *Siderone* мы имеем лишь конечную фазу предполагаемой эволюции. Поэтому вопрос о существовании глазчатых пятен у наших двух родов, важный для общей морфологии их рисунка, должен быть пока оставлен открытым.

г) Первая срединная полоса. Наиболее сплошную форму первой срединной полосы переднего крыла можно видеть на рис. 6, где M^11 и $M^12.3$ еще не отделены друг от друга. У *Siderone* (рис. 11) M^11 уже оторвалась от остальной части полосы, но весь компонент в целом еще довольно прототипичен, так как наблюдаемые в нем смещения сравнительно малы (исключая смещения в 1-й ячейке). На рис. 9 хорошо видна прототипическая структура $M^12.3$ и $M^14.5.6$, т. е. дистальный край полосы очерчен резко, а проксимальный расплывчат.

На заднем крыле наилучшая первая срединная полоса присутствует, конечно, на рис. 11, где она еще не обнаруживает соприкосновения ни с U_p , ни с D^1 , но ее задний участок M^1_p уже образовал характерный загиб в 1-й ячейке. Он становится значительно длиннее на рис. 9 и остается примерно в том же виде у всех остальных *Zaretas* (рис. 5, 7). Рис. 9 важен с той стороны, что M^1_2 подверглась здесь значительной дегенерации, хотя еще различима. Дальнейшая дегенерация приводит к полному исчезновению M^1_2 (рис. 7).

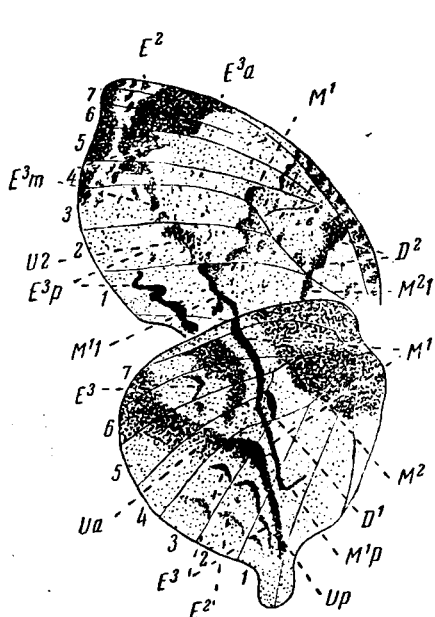


Рис. 11. *Siderone marthesis* f. *nemesis* III

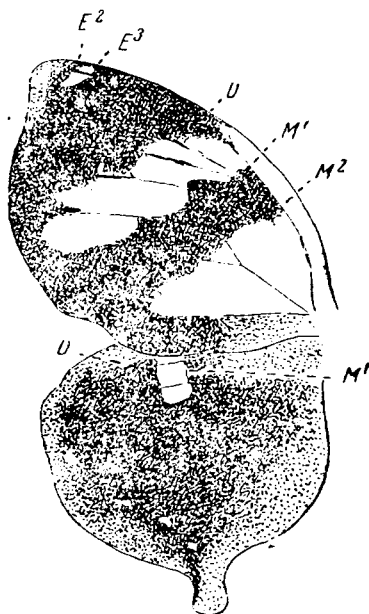


Рис. 12. Верхняя сторона экземпляра, изображенного на рис. 11

Таким образом, эволюция первой срединной полосы на заднем крыле весьма сложна. Передний отрезок остается сильным. Задний становится слабым. Средний (во 2-й ячейке) исчезает совершенно, и его место занимает умбра (U_p на рис. 5). На схеме рис. 3 оба последних компонента изображены вместе. Окончательное слияние U_p и $M^1_a + D^1$ видно на рис. 7.

д) Вторая срединная полоса. Вторая срединная полоса играет подчиненную роль. На переднем крыле она пиереллизована, ее дискальный отрезок M^2_4 лучше всего представлен на рис. 5, а постдискальный M^2_1 там же и еще лучше на рис. 9. Хотя состояние M^2 у этих экземпляров сильно отличается от прототипического, но сомнений в правильности гомологизации не возникает по той причине, что пиереллизация является очень обычным процессом в M^2 переднего крыла и у множества видов встречается в совершенно такой же форме, как у *Zaretas*.

На заднем крыле наилучшее состояние M^2 дает рис. 11, где она представлена границей темного поля. Такая форма необычна для M^2 , хотя она и очень обычна для M^1 . Но у имеющих в коллекции Британского музея *Siderone* f. *mars* и у экземпляров *Siderone nemesis*, собранных на о. Кубе, M^2 представлена полосой в 1—3 мм ширины¹. Направление M^2 на рис. 3 и последующих отличается, ко-

¹ За это сообщение и несколько других, цитируемых ниже, я весьма обязан дирекции указанного музея в лице Н. Д. Райлей.

нечно, от того, что имеется на рис. 11. Но поскольку M^2 параллельна M^1p , вполне естественно допустить, что обе полосы вместе повернулись на значительный угол.

е) Дискальные полосы. Из четырех дискальных полос прототипа (D^1 , D^2 на рис. 1) ни D^1 переднего крыла, ни D^2 заднего не были обнаружены у наших родов. D^2 переднего крыла хорошо видно на рис. 5 и 9, где она еще сохраняет следы раздвоенной структуры. На рис. 11 D^2 совершенно слилось с M^2i , что является обычным результатом пиереллизации.

Наиболее важным компонентом из дискальной системы является D^1 заднего крыла. Она совершенно отделена от M^1 у *Siderone* (рис. 11), но у бывших в моем распоряжении *Zaretetes* она не сохраняется. Однако сравнение рис. 11 с рис. 5 не оставляет сомнения, что D^1 слилось в 4-й ячейке со срединной полосой M^1 . У некоторых экземпляров *Zaretetes* (например рис. 9) чешуйки, расположенные на дискальных жилках, бывают несколько светлее, чем окружающие. Благодаря же своеобразному блеску нижней стороны этих особей *Zaretetes*, указанное цветовое различие видеть нелегко и еще труднее изобразить на рисунке. Эти чешуйки можно считать за остаток светлой средины первой дискальной полосы. С другой стороны, в коллекции Британского музея у приблизительно 30% экземпляров *Siderone syntyche* f. *maris* M^1 и D^1 слиты друг с другом, тогда как у 7—10% всех экземпляров рода *Zaretetes* они разделены, т. е. в пределах каждого из обоих родов мы встречаем M^1 и D^1 и в раздельном и в слитом состояниях. Этим обстоятельством устраняются последние сомнения в описанной гомологизации, и сплошной «срединный нерв листа» на заднем крыле на рис. 4 и 7 мы можем вполне считать за комплексную полосу состава $M^1a + D^1 + Up$.

ж) Прозрачные «окошечки». Чтобы закончить аналитическое рассмотрение рисунка *Zaretetes*, нужно остановиться на тех известных прозрачных «окошечках», которые на переднем крыле «изображают» отверстия на сухом листе. Они хорошо представлены на рис. 5, 6 и 10 в виде двух округлых образований, окаймленных $M^{12.3}$ с проксимальной стороны. Светлые пространства на крыле, вообще говоря, можно рассматривать как промежутки между соседними прототипическими полосами. Так, например, в одной из моих предыдущих работ (1929) было показано, что светлый промежуток между умброй и первой срединной полосой очень часто встречается.

Весьма вероятно, что «окошечки» *Zaretetes* являются изолированными частями сплошной умбро-медиальной ($U : M^1$) ленты. Совершенно несомненно, что на рис. 5, 6, 10 их проксимальные края образованы 2-м и 3-м ячейковыми отрезками первой срединной полосы ($M^{12.3}$). Что касается дистальных краев, то они, видимо, образованы умброй, и если так, то окошечки гомологичны белой перевязи, например, *Satygus circe* и сходных форм. С другой стороны, типичную умбру переднего крыла мы констатировали лишь в виде маленького остатка во 2-й ячейке (U_2 на рис. 7, 9, 11), который расположен далеко от окошек и не имеет к ним отношения. Таким образом, пришлось бы допустить существование еще другой части умбры, замыкающей окошки с дистальной стороны. Эта часть, однако, не будет отличаться от всего широкого пространства между E^3 и M^1 , т. е. придется допустить, что умбра заполняет это пространство целиком. Если такое допущение, вообще говоря, возможно, то в данном случае из него вытекает еще одно следствие: так как промежуток между E^3 и M^1 не отличается по окраске от всех остальных частей крыла (т. е. таковых дистальных к E^3 и проксимальных к M^1), то не остается никаких различий между умброй и общим фоном крыла. Здесь, однако, мы сталкиваемся с весьма сложным соотношением умбры

и фона, а также с происхождением некоторых дополнительных полос из умбры. *Zaretēs* является лишь частным случаем этой весьма сложной проблемы и, разумеется, не дает материала для ее общего разрешения.

Если, таким образом, гомология дистального края окошек не является окончательно установленной, то гомология их проксимального края ясна, и во всяком случае очевидно, что окошки *Zaretēs* не имеют ничего общего с глазчатыми пятнами,— факт, к которому придется вернуться в следующем разделе.

з) Сравнение с *Kallima*. Изложенное аналитическое рассмотрение достаточно иллюстрирует правильность четырех схем, описанных в начале настоящей статьи, и в общем можно сказать, что «срединный нерв» *Zaretēs* представляет собой комплексный компонент, имеющий на каждом крыле свой особый состав. На переднем крыле он состоит из третьей наружной полосы, первой срединной и умбры, причем последняя, благодаря своим расплывчатым очертаниям, снижает общий эффект всего компонента. На заднем крыле этого нет, «нерв» сплошной, наружная полоса в нем не участвует и он составлен умброй и первой срединной полосой, в которую вошла также и первая дискальная. Эффект рисунка в целом снижен благодаря тому, что на заднем крыле «нерв» лежит несколько более проксимально, нежели на переднем, и таким образом, переходя с одного крыла на другое, он подвергается некоторому излому.

Представляется теперь весьма интересным сопоставить результаты анализа *Zaretēs* с тем, что известно о другой еще более знаменитой «звезде» криптической окраски, а именно *Kallima*. Замечательно, что и в неотропической и индо-малайской фаунах возникли имитации сухого листа, которые весьма близки друг к другу по визуальному эффекту. И у *Zaretēs*, и у *Kallima* мы имеем: 1) листообразную общую форму крыльев с вытянутой вершиной переднего крыла и с хвостом на заднем; 2) на крыльях имеется прямолинейная полоса, соединяющая упомянутую вершину и хвост и имитирующая срединный нерв листа; 3) в средней области переднего крыла имеются прозрачные окошки, имитирующие отверстия на листе; 4) положение покоя бабочек соответствует правилу Удеманса в его части, отвечающей роду *Polygonia* (Шванвич, 1931), т. е. почти вся нижняя сторона переднего крыла открыта.

Но морфологический анализ показывает, что два имитатора сухого листа очень далеко уклоняются друг от друга. Анализ рисунка *Kallima*, данный Эймером (1897), хотя и основан на весьма искусственной схеме рисунка, но правилен в том смысле, что «срединный нерв» состоит из двух частей: одна (заменяя его цифровую терминологию современной) соответствует M^1 нимфалоидного прототипа (рис. 1), другая — умбре *U*. Анализ *Kallima* Зюфферта (1927), основанный на его собственном прототипе нимфалид, не отличается по существу от анализа Эймера, а мои наблюдения над этой замечательной формой также позволяют считать результаты обоих названных авторов правильными. На рис. 13 представлена нижняя сторона крыльев *Kallima inachis*, а на рис. 14 ее схема, отличающаяся по существу от схематизаций Эймера и Зюфферта лишь терминологией компонентов.

Как можно легко видеть, на переднем крыле «нерв» состоит главным образом из умбры *U*, и только его задний конец образован первой срединной полосой M^1 , тогда как большая часть этой полосы отходит в сторону, рудиментарна и имитирует боковую жилку, не участвуя в «нерве». Самый передний кончик «нерва» образован третьей наружной полосой E^3 с участием *U*. На заднем крыле выпрямившаяся M^1 является единственным компонентом «нерва», и лишь в са-

мом хвосте некоторое участие E^3 может быть принято. «Боковые нервы» состоят из M^1 и M^2 на переднем и из E^3 и U на заднем крыле. По сравнению с *Zaretetes* эволюция *Kallima* много проще. На переднем крыле ни один из компонентов не подвергается делению, их дислокации сравнительно малы. На заднем крыле вместо трех компонентов мы находим в «нерве» по существу лишь один. С точки зрения морфологии два сравниваемых рисунка отличаются друг от друга почти во всем, и при сравнении рис. 14 с 15 и 16 отличия становятся настолько

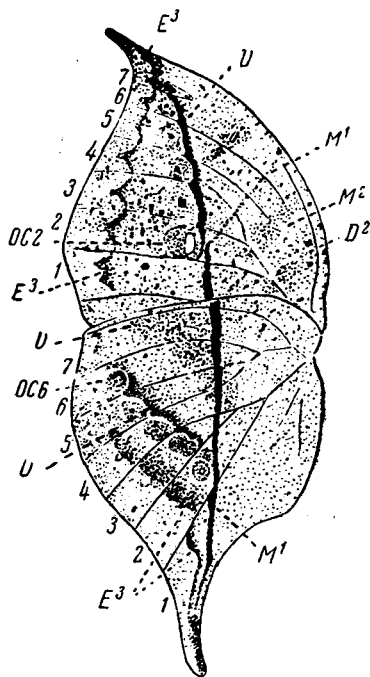


Рис. 13. *Kallima inachis* Boisid. Нижняя сторона

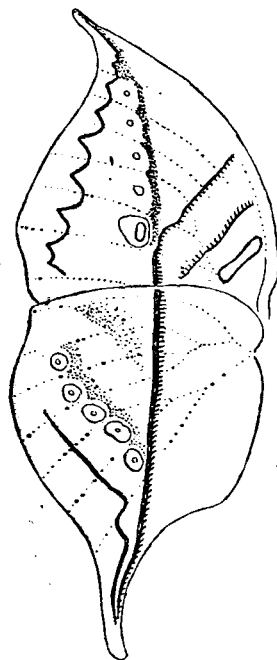


Рис. 14. Схема рисунка *Kallima*. Условные штриховки полос, как на рис. 1

ясными, что задерживаться на их описании было бы излишне. Только один факт нельзя не подчеркнуть. Об «окошках» *Zaretetes* было сказано, что они, повидимому, являются умбро-медиальными промежутками и не имеют никакого отношения к глазчатым пятнам. У *Kallima* одно единственное имеющееся «окошко» несомненно представляет собой прозрачную середину 2-го глазчатого пятна $OC2$.

Kallima при помощи сравнительно простых средств достигает как будто лучших результатов, чем *Zaretetes*, главным образом в том отношении, что ее «срединный нерв» непрерывен и переходит с одного крыла на другое с чрезвычайной точностью. Между тем у *Zaretetes* мы видели два перерыва: один на переднем крыле, обусловленный расплывчатой структурой $U2$, и другой, вызванный дистальным положением «нерва» на переднем крыле по сравнению с задним. Это обстоятельство, однако, второстепенно, и общий криптический эффект имитации сухого листа почти одинаков и у *Zaretetes*, и у *Kallima*. Таким образом, морфологическая адаптивная эволюция началась в двух далеко отстоящих друг от друга группах чешуекрылых, следовала по совершенно различным путям, но привела в конце концов к экологически сходным результатам.

Некоторые чрезмерно скептические исследователи склонны сомневаться в правильности теории криптической окраски вообще.

Оставляя в стороне вопрос в целом, надо здесь указать лишь на следующее соображение. Если данный криптоический рисунок не является случайной копией сухого листа, но, как это было выше показано, представляет собой конечную фазу длинного и сложного эволюционного процесса, в принципе такого же, какой имеет место при возникновении многих чисто рабочих аппаратов животного тела, то становится ясным, что совершенство сходства с предметами окру-

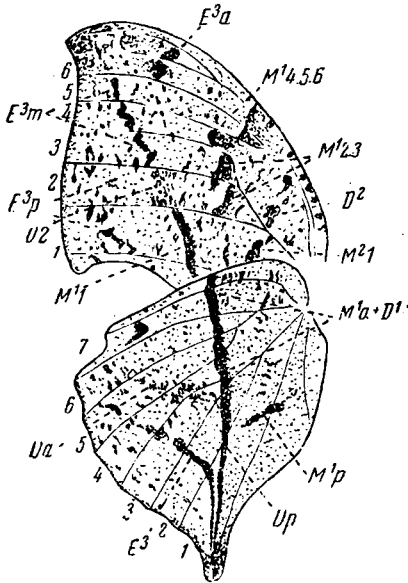


Рис. 15. *Zaretas isidora* f. *strigosa* Strg. Нижняя сторона

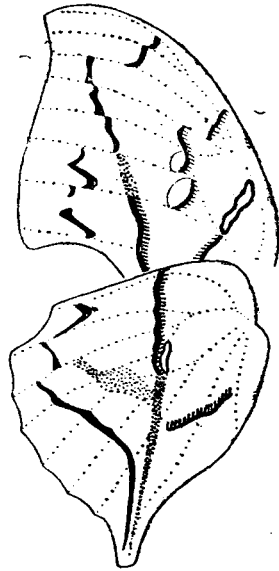


Рис. 16. Схема рисунка *Zaretas isidora*. Условные штриховки полос, как на рис. 1

жающей обстановки должно быть для организма столь же важно, как и совершенство в любом другом отношении, и, следовательно, криптоическая окраска не менее адаптивна, чем органы полета, пищеварения и т. д.

В ы в о д ы

Нижняя сторона крыльев южноамериканских бабочек *Zaretas* имитирует сухой лист, включая его «срединный нерв» и случайные отверстия (прозрачные «окошечки»). Анализ рисунка *Zaretas* показывает, что этот вид, видимо, утратил глазчатые пятна и лишился некоторых других прототипических компонентов. Сохранившиеся компоненты подверглись многочисленным делениям и смещениям, в результате которых образовался «срединный нерв листа». Этот последний представляет собой комплексную полосу, имеющую разный морфологический состав на разных крыльях [$E^3m + U2 + M^1$ на переднем крыле и $M^1a + D^1 + Uᵖ$ на заднем (рис. 3, 4)]. «Окошечки» представляют собой промежутки между первой срединной полосой и, повидимому, умброй.

Сравнение *Zaretas* с *Kallima*, изученной другими авторами, показывает, что оба эти рода, будучи сходны по криптоической внешности, резко различаются в отношении морфологии рисунка (ср. рис. 14, 16), так что эволюционный процесс, достигая сходных экологических результатов, идет по одному пути в индо-малайской фауне, и по другому в неотропической.

ЛИТЕРАТУРА

1. Seitz A., Die Grossschmetterlinge d. Erde. V. Fauna Americana. Rhopalocera, 1924.—2. Suffert F., Biol. Zbl., 47, 1927. —3. Шванвич Б. Н., Природа, 4, 1931.—4. Он же, Усп. совр. биол., 6, 1937.—5. Schwanwitsch B. N., Proc. Zool. Soc., London, 1924.—Z. Morph. Oekol., 10, 1928; там же, 13, 1929; там же, 21, 1929; Acta Zool., 11, 1930.

ON A REMARKABLE DEAD LEAF IMITATION IN ZARETES, A GENUS OF NYMPHALID BUTTERFLIES

By B. N. Schwanwitsch

Entomological Laboratory State University of Leningrad

Summary

The underside of the wings in South American butterflies of the genus *Zaretetes* imitates a dead leaf including the «median nervure» and occasional holes (transparent «windows»). An analysis of the *Zaretetes* pattern shows that the genus has apparently lost the eyespots as well as some other prototypical components, while the remaining ones have undergone numerous divisions and dislocations in forming the «median nervure». The latter represents a complex stripe of a diverse morphological composition in different wings ($E^3m + U2 + M^1I$ on forewing and $M^1a + D^1 + Up$ on hindwing) (figs. 3, 4). The «windows» represent interspaces between the first Media and most likely the Umbra.

A comparison with *Kallima*, studied by other workers, shows that the two genera being very similar in the cryptic-character of their pattern differ widely from each other with regard to the morphology of the latter (see figs. 14, 16). Thus, in reaching similar ecological results the evolution follows one morphological way in the Indo-Malayan region and another in the Neotropical one.

ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА РАСПРОСТРАНЕНИЯ И
ВОЗМОЖНОСТИ АККЛИМАТИЗАЦИИ АЙЛАНТОВОГО
ШЕЛКОПРЯДА (*PHILOSAMIA SYNTHIA* Dr.)

А. С. Данилевский

Лаборатория энтомологии Ленинградского государственного университета

Выяснение эколого-физиологических потребностей акклиматизируемого вида и факторов, определяющих область его естественного распространения, представляет собой один из наиболее существенных моментов в проблеме акклиматизации. Однако обширная литература, посвященная айлантовому шелкопряду, возникшая в результате попыток промышленного разведения его в Западной Европе, носит почти исключительно описательный характер и не содержит специальных исследований по его экологии и распространению.

Этот пробел становится особенно заметным в связи с опытом введения в СССР культуры этого вида, предпринятым по инициативе Б. Н. Шванвича лабораторией энтомологии ЛГУ.

Работа производилась в лаборатории энтомологии Ленинградского государственного университета и в значительной своей части в лаборатории экологии Зоологического института Академии Наук СССР. Все опыты велись в условиях постоянной точно регулируемой температуры (политермостат); влажность воздуха регулировалась при помощи различных солей, предложенных Янишем и Кожанчиковым.

1. Кормовые растения

Большинство исследователей, касаясь биологии айлантового шелкопряда, отмечает его многоядность, неравноценность отдельных поедаемых растений и тесную приуроченность его лишь к ограниченному числу видов. Так, в Китае и Японии в естественных условиях и при промышленных выкормках наибольшее значение в качестве кормовых растений имеют айлант (*Ailanthus glandulosus*), бархатное дерево (*Phelodendron*), хотя гусеницы встречаются и на многих других, преимущественно древесных породах различных семейств [Рондо (Rondot), Котс (Cotes, 1893)].

В Индии по Муру (Moore, 1862) и Котсу (1893) айлантовый шелкопряд зарегистрирован более чем на 40 видах различных семейств. Основными кормовыми растениями здесь для него служат *Zanthoxylum acanthopodium*, *Z. alatum*, *Coriaria nipalensis*, *Xanthophyllum hostili*, *Fagora*, *Ficus* и пр. Интересно отметить, что при кормлении дикого айлантового шелкопряда клецвиной (*Ricinus*) результаты получаются неудовлетворительные (Мур), хотя для одомашненной его

Формы, клещевинного шелкопряда (*Philosamia cynthia ricini*), она служит основным кормом.

В Западной Европе акклиматизировавшийся айлантовый шелкопряд связан почти исключительно с айлантом; лишь в виде редких исключений отмечено поедание видов *Magnolia*, *Laugus camphora*, *Eliodendron orientale*, различных видов *Rhus*, сирени, клещевины, нескольких видов *Prunus* и т. д. [Бондьё и Ферло (Bondier et Verlot, 1902), Жоани (Joanis, 1908), Ребель (Rebel, 1925) и др.]. Паккард (Packard, 1914), ссылаясь на наблюдения Пержанд (Pergande) отмечает, что в Сев. Америке айлантовый шелкопряд может питаться очень многими местными видами древесных пород, но на большинстве из них гусеницы погибают, не закончив развития, или дают коконы ничтожных размеров. Айлант является единственным растением, на котором развитие проходит нормально. Наши опыты подтверждают эти наблюдения.

Гусеницы айлантового шелкопряда многоядны; питание и рост их, по крайней мере в течение первых трех стадий, возможны на многих наших растениях, относящихся к самым различным семействам (табл. 1). Однако на айланте развитие происходит значительно скорее, гусеницы достигают большего веса и смертность меньше, чем на других растениях.

В отношении сроков развития и веса куколок близкие к айланту результаты получены при кормлении гусениц бархатным деревом (*Phel. amurensis*) и клещевинной (*Ricinus communis*), но в последнем случае постоянно наблюдалась очень высокая смертность гусениц в четвертой и пятой стадиях. Рост гусениц при питании сиренью замедлен по сравнению с айлантом и бархатным деревом, но смертность в течение развития обычно невелика (табл. 2).

Степень привлекательности названных четырех растений для гусениц первой стадии соответствует их пищевому значению, что видно из табл. 3.

Цифры в табл. 3 означают процент распределения гусениц по растениям, предоставленным для выбора. Черта показывает отсутствие соответствующего растения в данном опыте.

Изложенные данные заставляют признать у айлантового шелкопря-

Таблица 1. Влияние различных кормовых растений на развитие двух первых стадий гусениц

Растение*	N	Продолжит. развития в днях	Смертность в %
<i>Ailanthus glandulosus</i>	50	6,5	0,0
<i>Phelodendron amurense</i>	50	7	0,0
<i>Ricinus communis</i>	50	9	5,0
<i>Siringa vulgaris</i>	50	10	8,0
<i>Fraxinus excelsior</i>	50	10	10,0
<i>Betula pubescens</i>	50	10	14,0
<i>Tilia platifilla</i>	40	10	30,0
<i>Prunus domestica</i>	40	11	27,5
<i>Ulmus campestris</i>	40	11	47,5
<i>Rhamnus mandschurica</i>	50	11	20,0
<i>Magnolia sp.</i>	30	11	—
<i>Acer platanoides</i>	40	—	100
<i>Viburnum</i>	30	—	100
<i>Alchemilla</i>	30	—	100
<i>Populus nigra, P. alba</i>	30	—	100
<i>Quercus robur</i>	30	—	100

Таблица 2. Влияние кормовых растений на развитие гусениц и вес куколок (при 27° C)

Растение	N	Продолж. развития в днях	Смертность в %		Вес куколок	
			♂	♀	♂	♀
<i>Ailanthus glandulosus</i>	25	21,5	0	2,15	2,95	
<i>Phelodendron amurense</i>	25	23,3	4	2,00	2,69	
<i>Ricinus communis</i>	25	24,0	48	1,95	2,70	
<i>Siringa vulgaris</i>	25	27,2	16	1,20	1,80	

да значительную степень пищевой специализации и в частности приспособленность к айланту. Кроме последнего, флора юго-восточной Азии содержит и ряд других растений, допускающих его успешное разви-

Таблица 3. Сравнительная привлекательность растений для гусениц первой стадии

№ опыта	1	2	3
	100 N	100 N	100 N
Растение			
Ailanthus	83	—	—
Phelodendron	11	76	—
Ricinus	3	18	63
Siringa	3	6	37

тие. Эта группа «оптимальных» кормовых растений состоит, преимущественно, из видов семейства Simarubaceae и грибы Zanthoxyleae семейства Rutaceae. Оба названных семейства различаются лишь незначительными признаками, что позволяет предположить и физиолого-химическую близость. Многочисленные поедаемые виды других растительных групп настолько разнообразны в систематическом и биохимическом отношении, что на имеющемся материале установить какую-либо общность не представляется возможным. Они не игра-

ют большой роли в пищевом режиме шелкопряда и в естественной обстановке служат лишь дополнением к указанным основным.

Для поставленного нами вопроса весьма важно отметить, что в аборигенной флоре Европы и Сев. Америки не удалось обнаружить растений, в достаточной мере соответствующих пищевым потребностям шелкопряда, и возможность акклиматизации его в этих областях, повидимому, обусловлена предшествующей акклиматизацией айлант — выходца из Восточной Азии.

Кюнкель д'Эркюле (Künckel d'Herculais, 1914) привел интересные данные изменения численности айлантового шелкопряда в Европе, подтверждающие зависимость его от айлант. После быстрого распространения во Франции в первые годы акклиматизации айлантовый шелкопряд в начале XX в. стал значительно реже и из многих местностей исчез совсем; по мнению названного автора это обусловлено массовыми заболеваниями айлант, отмеченными в тот же период.

Все эти факты обнаруживают несомненную зависимость современного ареала айлантового шелкопряда от распространения его кормовых растений. Однако эта связь может быть намечена лишь в общих чертах. Непосредственные границы ареала шелкопряда не совпадают с границами распространения его кормовых растений. Как в Азии, так и в областях новейшей акклиматизации растения распространены значительно шире шелкопряда, и, следовательно, причины, определяющие границы ареала последнего, надо искать в действии других факторов, естественнее всего климатических.

2. Влияние температуры и влажности на развитие отдельных фаз

Роль температуры в изменении продолжительности развития яиц ясна из рис. 1. Характерно отсутствие торможения в области верхнего температурного предела. Наиболее короткие сроки (7,3 суток) наблюдались при температуре 30°, максимальный обнаруженный срок — 25 суток — соответствовал температуре 15,8°. В условиях большей влажности выход гусениц отмечен и при температуре 12°, при которой развитие продолжалось 56 дней. Как видно из рис. 1, скорости развития, выраженные в процентах за одни сутки, находятся между собой в прямолинейной зависимости, на основании которой может быть установлен нижний порог развития, равный в данном случае 10,7°. Этот вычисленный порог близко совпадает с установленным эмпирически. Действительно, исследование яиц, содержа-

щихся при 10° , не обнаружило в них заметных признаков развития, в то время как при $11,5^{\circ}$ погибшие яйца всегда содержали сформированных гусениц. Сумма эффективной температуры, вычисленная по порогу $10,7^{\circ}$, равна для яиц 130° . Построенная на основании этих констант гипербола дана на чертеже сплошной линией. Она показывает вполне удовлетворительное совпадение с фактическими точками.

Роль влажности воздуха в изменении длительности развития яиц невелика (табл. 4).

Можно отметить лишь тенденцию к замедлению развития в условиях низкого насыщения, не превышающую, однако, 20% от сроков в оптимальной влажности.

Процент смертности яиц полнее отражает их реакцию на влияние исследованных физических факторов. Полученные на основании величин смертности данные показывают умеренную термофильность этой фазы и высокую требовательность к условиям влажности (рис. 2 и 3).

Как видно на рисунках, пределы жизненной температуры сильно меняются в зависимости от степени насыщения воздуха парами воды. Наиболее широки они в условиях 90% влажности, при которой выход гусениц наблюдался между 12 и 32° , причем в большей части этой шкалы смертность отсутствовала полностью. Понижение влажности от 90%, как и повышение ее, ведет прежде всего к сокращению области полного выживания яиц и в меньшей степени отражается на общих пределах для развития. Сближение последних

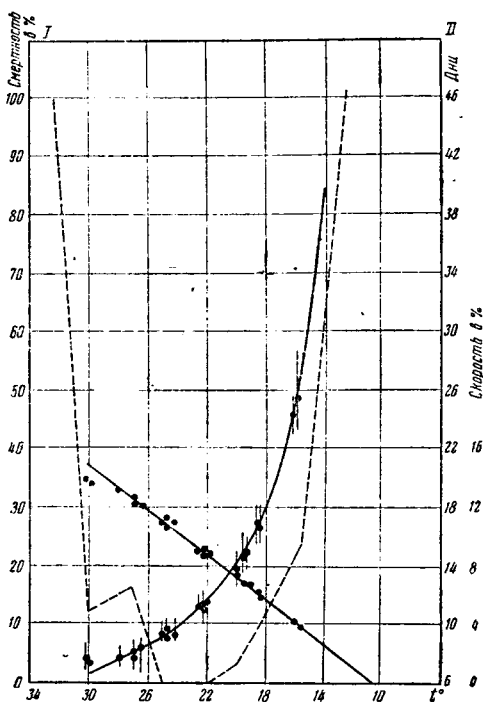


Рис. 1. Влияние температуры на развитие яиц при 76% влажности: прямая линия — скорость развития в процентах за сутки, сплошная — длительность развития, прерывистая — процент смертности яиц

Таблица 4. Продолжительность развития яиц в зависимости от температуры и влажности воздуха

Влажность в %	Температура, °С							
	30,0	27,0	25,0	22,5	20,0	18,5	15,8	12,4
100	9,3	8,2	9,0	—	14,0	16,3	25,0	—
90	8,5	8,0	9,0	11,0	13,5	—	24,8	54,8
76	7,3	8,1	9,1	11,2	13,5	16,4	25,3	—
56	—	8,9	10,1	10,2	13,0	17,0	32,0	—
35	—	8,4	10,6	12,1	14,2	—	—	—
20	—	—	11,0	12,0	—	—	—	—

ясно заметно лишь в крайних условиях. При 20% влажности развитие гусениц оказалось возможным лишь в 23 — 25° . Как видно из рис. 2, с этой температурой связана наименьшая смертность во всех условиях и, следовательно, ее можно считать оптимальной.

На рис. 3 дано расположение изолиний смертности в разных условиях температуры и влажности. Они носят характер неправильных овалов, незамкнутых со стороны 100% насыщения, оси которых расположены соответственно координатам оптимальной влажности (90%)

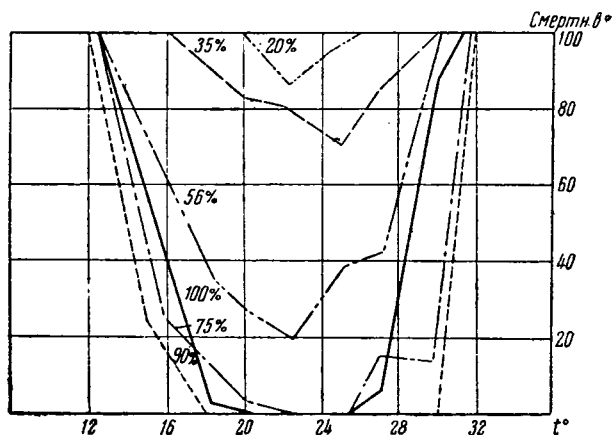


Рис. 2. Зависимость смертности яиц от температуры в разных условиях влажности

и оптимальной температуры (24°). Внутренняя кривая очерчивает область комбинаций, в которых наблюдается полное развитие яиц, внешняя — предел отрождения.

Условия, сопровождающие эмбриональное развитие, отражаются и на весе вышедших гусениц и их жизнеспособности. При этом особенно велика роль влажности: в зависимости от нее вес гусениц может снижаться в два раза (табл. 5).

Гусеницы, полученные при 20 и 35% насыщения, обычно настолько ослаблены, что погибают, даже не приступая к питанию. Значительна смертность гусениц и при 56% влажности; из яиц, развивающихся в более высокой влажности (75% и выше), выходят вполне жизнеспособные гусеницы. Температура развития яиц в условиях равной влажности (75%) на весе гусениц не отражается; также не обнаружено заметных различий в смертности их по крайней мере в течение первой стадии (табл. 6).

Данные, характеризующие влияние температуры на фазу гусеницы, приведены на рис. 4. По кривой смертности видно, что пределы полного развития и окукливания лежат около 33 и 12°. Оптимум несколько выше, чем для яиц, и наименьшая смертность наблюдалась в 25—27°. Опыты, поставленные для определения нижнего предела развития, показали, что питание и рост гусениц первой стадии при температуре ниже 10° полностью приостанавливаются; при более вы-

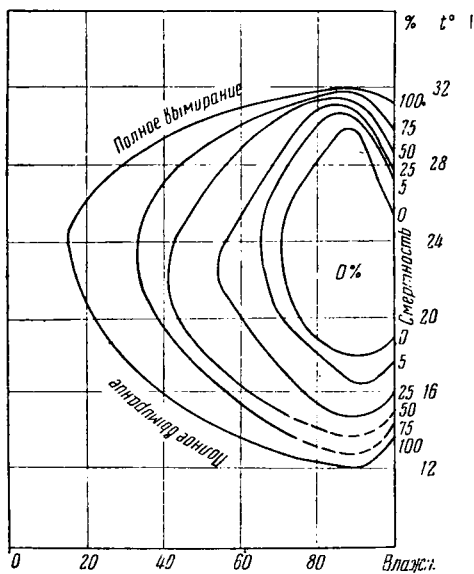


Рис. 3. Изомортальности яиц айлантового шелкопряда

несколько выше, чем для яиц, и наименьшая смертность наблюдалась в 25—27°. Опыты, поставленные для определения нижнего предела развития, показали, что питание и рост гусениц первой стадии при температуре ниже 10° полностью приостанавливаются; при более вы-

Таблица 5. Влияние влажности в период эмбрионального развития на вес вышедших гусениц

Влажность в %	100	90	75	56	35	20
Начальный вес яиц, в мг	1,95	2,00	2,02	1,95	2,05	2,00
Вес гусениц, в мг	1,56	1,51	1,44	1,17	0,93	0,84
Отношение веса гусениц к начальному весу яиц, в %	80,0	75,0	72,8	60,0	47,7	42,0
% смертности гусениц в 1-й стадии	8,3	0,0	0,0	39,5	100	100

сокой температуре рост наблюдается, но крайне замедлен и сопровождается высокой смертностью. Так, при 12,5° развитие первых трех стадий длилось 76 дней, и последняя гусеница погибла в четвертой стадии на 96-й день с момента рождения.

Таблица 6. Влияние температуры развития яиц на вес вышедших гусениц

Температура, °С	16,1	19,5	22,0	22,3	24,3	26,9	29,8	30,2
Начальный вес яйца, в мг	2,00	1,55	1,82	2,02	2,13	2,14	1,76	2,18
Вес вышедшей гусеницы, в мг	1,35	1,33	1,36	1,44	1,54	1,45	1,25	1,55
% веса гусениц к начальному весу яиц	67,5	68,2	74,7	71,2	72,3	67,8	70,6	79,1
Смертность яиц, в %	32,0	0,0	1,5	0,0	0,0	11,0	5,6	22,6

Изменение сроков развития в зависимости от температуры носит обычный характер: с повышением до определенного предела сроки сокращаются, дальнейшее повышение вызывает торможение и задержку в развитии. Наименьшая продолжительность для гусениц наблюдалась при температуре 20°, при которой все развитие протекает в 24 дня. При 15,8° развитие продолжается 80 дней. Вычисленный на основании скоростей развития порог совпадает с установленным эмпирически и равен 10°. Средняя сумма эффективных температур равна 465°. Однако на полученных сроках развития, а следовательно, и на величине суммы эффективных температур сказалось не вполне удовлетворительное качество применявшегося корма (сирень), на которой развитие протекает значительно медленнее, чем на основном кормовом растении — айланте.

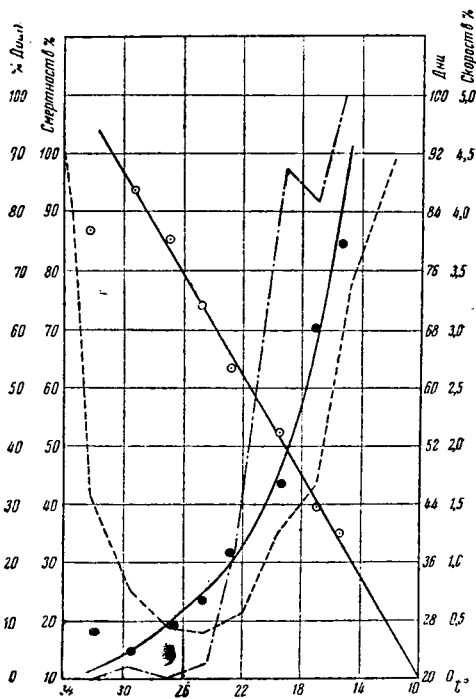


Рис. 4. Влияние температуры на развитие гусениц: прямая линия — скорость развития, сплошная — длительность развития, прерывистая — смертность, пунктир — процент диапаузирующих куколок

Проверка сроков развития на айланте показала, что полное развитие при 30° достигается в 19,5 дня, 25,5°—21,5, а в 20° в 36,5 дня, следовательно, сумма температур должна быть сокращена примерно на 100° и при развитии на айланте принята равной 365°.

Таблица 7. Изменение смертности гусениц в связи с возрастом

Возраст гусеницы (стадия)	Средняя температура, °С							
	34,8	32,5	29,5	24,4	19,8	17,1	15,7	12,2
I . . .	100	26,2	4,4	2,0	18,5	23,1	68,0	96,0
II . . .	—	0,0	1,5	3,9	8,8	7,1	12,5	75,0
III . . .	—	3,2	3,1	2,4	3,0	4,4	7,1	0,0
IV . . .	—	10	11,3	5,0	4,7	9,4	7,7	100
V . . .	—	7,7	7,2	5,2	5,0	10,1	17,7	—

Смертность гусениц в разных стадиях показывает неодинаковую чувствительность их к температурным условиям (табл. 7). В температуре, близкой к оптимальной, смертность во всех стадиях остается более или менее постоянной. В отклоняющихся от оптимума условиях резко сказывается большая чувствительность первой стадии. Но уже со второй стадии величины смертности в разных условиях оказываются значительно более равными, а в третьей—во всех сериях процент погибших гусениц оказался почти постоянным; некоторое повышение смертности в крайних условиях вновь наблюдается в старших стадиях.

Продолжительность развития прониимфы в зависимости от температуры соответствует следующим данным (табл. 8).

Вычисленный порог развития равен 11° и сумма эффективных температур равна 85°. Фактически установлена возможность окукливания и при более низкой температуре—около 9°. Смертность прониимф в исследованных пределах весьма незначительна и практически отсутствует, если соблюден известный дефицит насыщения воздуха парами воды. Влияние влажности на развитие гусениц

Таблица 8. Продолжительность развития прониимф в зависимости от температуры

Температура, °С	32,5	29,5	26,2	24,4	19,6	17,1
Длительность развития прониимф	5 (4—6)	4,5 (3—6)	5,2 (4—7)	6,2 (5—8)	10,5 (8—11)	14,5 (13—16)

специально не исследовано, но накопившиеся наблюдения показывают высокую гигрофильность их, особенно в младших стадиях. Наилучшие результаты давало воспитание гусениц до третьего возраста во влажности, близкой к 100%; наоборот, старшие стадии и особенно пятая, перед прекращением питания требуют некоторого дефицита влажности и при полном насыщении нередко наблюдается массовая гибель.

Интересно отметить, что именно два последних возраста отличаются особенно обильным восковым налетом на теле гусениц. Воз-

можно, что эти выделения связаны с регуляцией водного обмена, как это показал Таушерт (Tauschert, 1930) для личинок мучного хрущака (*Tenebrio molitor*).

Реакция куколок на температурные условия имеет ряд своеобразных черт. Она может быть иллюстрирована табл. 9 и рис. 5. Иссле-

Таблица 9. Влияние температуры на развитие куколок

Температура, °С	Кол-ч. особей	Продолжительность развития			Амплитуда вылета в днях	Смертность в %
		средн.	мин.	макс.		
34,5	25	—	—	—	—	100,0
32,3	25	25,7	15	52	37	12,0
29,8	25	21,1	13	46	33	11,0
27,3	25	17,3	15	21	6	0,0
23,5	25	22,6	19	29	10	0,0
20,9	26	28,8	25	36	11	0,0
15,8	27	47,8	41	56	15	0,0
13,5	25	54,4	49	60	11	4,0

дование производилось на активных (недиалазирующих) куколках, полученных из гусениц, развивавшихся при температуре 26—27°. Во всех экспериментах влажность воздуха поддерживалась равной 75%. Для опытов брались особи не старше нескольких часов по окукливанию.

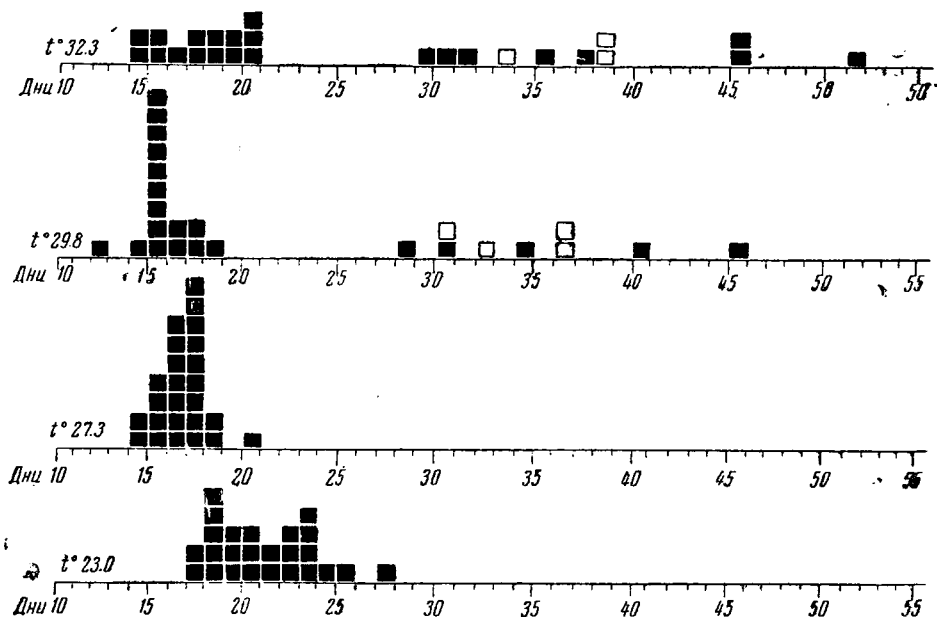


Рис. 5. Динамика вылета бабочек в разных температурных условиях. Черный квадрат — вылет бабочек, белый — гибель куколки

Полученные минимальные сроки развития куколок носят обычный характер: при 30° наблюдалась наименьшая длительность (13 суток), незначительное замедление до 15 суток заметно при 32°, и, приближаясь в общем к гиперболической зависимости, происходит увеличение сроков развития под действием пониженной температуры. Но кривые вылета и амплитуды сроков в разных температурных условиях совершенно различны (рис. 5). Вместо обычной одновершинной кривой при низкой и умеренной температуре (до 27°), при более высокой (30—32°) наблюдаются две кривые вылета, разделенные широким перерывом в 9—10 дней. Это соответствует двум типам

Таблица 10. Торможение и развитие куколок в разных условиях

Температура, °С	Колич. особей	Заторможенных куколок, %	Смертность куколок, %
27,3	25	0	0
29,8	25	32	12
32,3	25	44	12
34,5	25	100	100

развития куколок. Куколки первого типа развиваются без задержки, в относительно малые сроки, куколки второго остаются в течение длительного срока в заторможенном состоянии, близко напоминающем диапаузу. С повышением температуры увеличивается процент таких заторможенных куколок, что видно из следующих цифр (табл. 10).

При сравнении этих цифр выступает еще одно обстоятельство. Тормозящее действие температур 30 и 32° после известного срока пребывания в них может быть преодолено, и в большинстве случаев выходят внешне нормальные бабочки; при 34° торможение оказывается непреодолимым, и куколки погибают на ранних стадиях развития. Продолжительность пребывания в заторможенном состоянии может быть, однако, очень значительной и при 34° достигает двух месяцев. Устойчивость куколок к высокой температуре в значительной мере определяется условиями роста предыдущих фаз: чем выше температура в период развития гусениц и прони́мфа, тем более устойчивы куколки (табл. 11).

Как указано выше, остановка развития под влиянием высокой температуры близко напоминает диапаузу, однако, физиологический механизм этих явлений, видимо, различен. Простое устранение тормозящего фактора (в данном случае снижение температуры) вызывает возобновление процессов развития, чего не происходит в случае настоящей диапаузы. Из куколок, перенесенных в температуру 27° после пребывания их в течение месяца при температуре 34°, через 13—18 дней вышли нормальные по внешности бабочки (плодовитость не исследована); контрольные погибли, пробыв в заторможенном состоянии около двух месяцев.

Эта особенность в реакции куколок на высокую температуру, вероятно, есть следствие приспособления вида к сезонным сменам субтропического и муссонного климата. Сущность эстивации, описанной для многих видов, например, для близкого к *Philosamia* вида — *Rotschildia jorula* [Повлей (Rowley, 1923)], может быть, представляет то же явление. Влияние пониженной температуры на развитие куко-

лок носит обычный характер, ясный из табл. 9. Эмпирический порог не установлен, вычисленный лежит около $9,5^{\circ}$. Заслуживают внимания слабые изменения процента смертности куколок. Между 30 и 13° все куколки давали полный выход бабочек; в условиях $13,5^{\circ}$ погиб-

Таблица 11. Влияние условий роста гусениц на устойчивость куколок к высокой температуре

Температура развития		Смертность	Заторможенность куколок	Сроки развития куколок в днях		
куло-лок	гусениц и про-нимф			нормально развивавшихся	заторможенных	"
°C		%				
32	32,5	5	0,0	17,4 (15—21)	—	25
	26—27	12	44,0	18,5 (15—22)	44,4 (30—52)	25
	22—24	100	100	—	30—40	25
30	30	0	0	16,0 (12—19)	—	50
	27	16	32	16,3 (13—19)	36,4 (29—46)	25

ла лишь одна куколка. Но низкая температура вызывает появление уродливых особей, что свидетельствует об угнетении развития. Оптимальным режимом для куколок на основании сроков вылета и амплитуды изменчивости их можно считать температуру 27° . Для более точного выяснения его необходимо исследование половой продукции бабочек, которая, повидимому, может меняться в значительных пределах. В отношении влияния влажности куколки показывают значительную устойчивость, по крайней мере влажности 100, 75 и 50% не отразились ни на сроках развития, ни на их смертности.

3. Диапауза куколок и ее связь с температурными условиями развития

Исходя из факта поливольтинности айлантового шелкопряда в низких широтах и уменьшения числа поколений в более северных частях ареала, можно было предположить в этом явлении значительную роль температуры. Экспериментальные данные вполне подтверждают это. Однако температурные условия имеют значение лишь в определенные моменты развития.

Непосредственным влиянием на активную куколку, по крайней мере в границах исследованной температуры (от 13° и до верхней летальной), диапаузы вызвать не удастся, следовательно, тенденция к диапаузе определяется условиями развития предыдущих фаз. Также не сказывается на диапаузе и термический режим развития яиц. Опыты, поставленные в этом направлении летом 1937 г., показали, что все гусеницы, полученные из яиц, развивавшихся при 30 , 25 , 20 и 16° , при последующем воспитании в $25—27^{\circ}$ дали недиапаузирующих куколок. Наоборот, влияние температуры в период роста гусениц в этом отношении бесспорно. Роль ее ясна из кривой на рис. 4. При развитии гусениц в условиях высокого режима (выше 25°) полученные куколки или не диапаузируют, или процент диапаузы ничтожен и носит случайный характер; обратно, следствием развития в пониженной температуре (20° и ниже) сказывается устойчивая диапауза всех или громадного большинства куколок. Роль условий роста

отдельных стадий гусеницы в отношении диапаузы может быть установлена на основании следующих двух серий экспериментов с переменными температурами (табл. 12). Схема опытов была следующей. Гусеницы воспитывались при постоянной температуре 17°, при которой наблюдался высокий процент диапаузы; после каждой линьки часть переносилась в высокую температуру (27°), при которой диапауза отсутствует. Вторая серия была обратной. Результаты обеих серий совершенно согласны между собой. Термические условия роста пятой стадии определяют тип развития куколки.

В этих опытах, как и во всех остальных, диапауза контролировалась путем содержания всех подопытных куколок с момента окукливания в равных условиях температуры (25—26°) и влажности (78%), при которых и регистрировался вылет. Пронимфа всегда содержалась в тех же условиях, что и питающиеся стадии гусениц.

Таблица 12. Зависимость диапаузы куколок от температурных условий роста разных стадий гусеницы

№ опыта	Температура развития гусениц и пронимфы	Количество куколок	Количество диапаузирующ. куколок	
			Количество диапаузирующ. куколок	% диапаузы
Серия I (27—16°)				
1	Все развитие при 26—27° . . .	50	0	0
2	До IV стадии при 27°, затем при 16°	32	32	100
3	До V стадии при 27°, V—при 16°	38	38	100
Серия II (17—27°)				
1	Все развитие при 16—17° . . .	50	44	88
2	До IV стадии при 16—17°, IV и V—при 27°	25	0	0
3	До V стадии при 16—17°, V—при 27°	31	0	0

Роль температурных условий развития пронимфы в образовании диапаузы куколок выяснена недостаточно; но можно отметить, что температуры от 18 до 30° не вызывают диапаузы; сильно сниженные температуры (11—13°), видимо, способны к этому, однако случайная гибель контрольной серии не позволяет дать более твердое заключение.

4. Холодоустойчивость и условия зимовки куколок

Температурные условия зимовки куколок подробно изучались в Среднеазиатском институте шелководства Н. В. Шуршиковой. Они

представляют интерес и для анализа ареала распространения. Полученные ею результаты могут быть представлены в виде табл. 13¹.

Инкубация всех серий была начата 24.IV.1938 и велась по методу, выработанному для куколок китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi*). Она заключалась в ежедневном повышении температуры на 1° до достижения температуры 25°, при которой произошло дальнейшее развитие.

Из данных Шуршиковой можно сделать вывод, что для прекращения диапаузы куколок айлантового шелкопряда не обязательно длительное охлаждение их. Наиболее успешно протекает зимовка в условиях сравнительно высокой температуры (18—20°) или же при температуре, близкой к нулю. Промежуточная же температура (5—10°), т. е. близкая к порогу развития активных куколок, дает явно отрицательный эффект. Этот своеобразный факт близко примыкает к наблюдениям Даусона (Dawson, 1931) над куколками *Telearphemus*, по которым температура, близкая к порогу развития, оказалась губительной как для активных, так и для диапаузирующих особей.

Таблица 13. Влияние температуры зимовки куколок на выход и плодовитость бабочек

Температура зимовки, °С	Количество куколок	Начало вылета	Средн. длительность инкубации	Продолжительность периода вылета	% смертности	Плодовитость
2—3	98	6.VII	64,5	20	18,4	246 ± 10
5—7	554	9.VI	59,2	26	45,5	228 ± 9
8—10	4 120	23.V	48,5	42	52,7	214 ± 7
12—14	470	15.V	37,0	28	7,0	214 ± 10
18—20	90	19.IV	13,9	18	2,2	264 ± 10

Степень устойчивости диапаузирующих куколок к отрицательной температуре, по полученным нами данным, довольно значительна. Она иллюстрируется табл. 14.

Материалом для исследования служили диапаузирующие куколки, полученные из Ташкента и содержащиеся до начала опытов (декабрь—январь) при +2 +3°. В каждом отдельном опыте было по 10 куколок, всего около 350 объектов. Как видно из таблицы, куколки выносят охлаждение до —10° в течение сравнительно большого срока. Кратковременные охлаждения оказываются губительными лишь при температуре ниже —18°. Температура —25° летальна даже при часовом охлаждении.

¹ Пользуюсь случаем принести искреннюю благодарность Н. В. Шуршиковой за любезное предоставление этих данных.

Таблица 14. Смертность куколок в зависимости от продолжительности и степени охлаждения в ‰

Время	Температура, °С					
	-4-5	-9-10	-15	-18	-20	-25
1 час	0	0	0	0	40	100
2 часа	—	0	0	40	60	100
6 час.	0	—	0	—	100	100
12 »	—	0	0	40	60	—
24 часа	0	0	0	90	—	—
2 сут.	0	0	0	—	—	—
6 »	0	0	—	—	—	—
12 »	0	0	—	—	—	—

Необходимо отметить, что куколки способны переносить отрицательную температуру лишь в переохлажденном состоянии. Образование льда в тканях всегда вызывает гибель.

5. Обсуждение экспериментальных данных

Изложенные результаты экспериментов рисуют айлантового шелкопряда как вид многоядный, гигрофильный и умеренно термофильный. В табл. 15 суммированы температурные показатели, характеризующие разные фазы его.

Таблица 15. Основные температурные показатели для фаз развития

Фаза	Порог		Оптimum, °С	Верхний летальный предел, °С	Сумма эффективн. температур, °С
	эмпир.	вычис.			
Яйца	10	10,7	23—25	32	130
Гусеницы	10	10,0	25—27	33—34	465 (365)
Пронимфы	—	11,0	—	—	85
Куколки	—	9,0	26—27	33—34	315
Весь цикл	10	10	25—27	32—33	895

Для вида тропического и субтропического распространения абсолютные значения этих показателей неожиданно низки. Жизненные температурные пределы оказываются близкими к пределам развития озимой совки (*Agrotis segetum*), капустницы (*P. brassicae*) [Кожанчи-

ков, 1936, 1937, Меркс (Maercks, 1934)] и других видов, распространенных до арктических широт и особенно обычных в бореальной зоне, где они находят условия, допускающие массовое размножение. Температурный оптимум айлантового шелкопряда (25—27°) также невысок по сравнению с известными для многих видов умеренного климата, например, кукурузный мотылек — *Putausta nubilalis* (Кожанчиков В., 1938). Более того, у ряда распространенных в палеарктике видов оптимум оказывается при температуре, уже летальной для айлантового шелкопряда. Так, наименьшая смертность гусениц лугового мотылька, по Кожанчикову (1935) наблюдается при 32,7°, а у личинок азиатской перелетной саранчи при 32—37° (Предтеченский, 1930). Подобные примеры можно значительно умножить. Противоречия их с обычными представлениями о термических режимах соответствующих ареалов могут вызвать сомнение в реальности экспериментальных индексов. Причину этих расхождений можно понять лишь при сопоставлении с микроклиматическими условиями станций обитания каждого отдельного вида.

Айлантовый шелкопряд, несомненно, связан с древесной растительностью, т. е. со станциями лесными. Это ясно выражено в ряде биологических и морфологических особенностей гусениц и куколок (тенелюбивость гусениц, сильное развитие прицепного аппарата ног, прикрепление кокона и т. д.). Остальные отмеченные виды приспособлены к припочвенному слою открытых пространств, подверженных интенсивной инсоляции, и к травянистому покрову, играющему в отношении температуры роль «деятельной поверхности» (Воейков). В виду слабого обмена здесь устанавливаются огромные суточные амплитуды и даже в умеренных широтах очень высокий температурный режим. Мерием (1894) принимает среднюю разность температуры приземного слоя с данными нормальной метеорологической сети равной +6°; близкие цифры дают Гейгер, Вегенер и др.

Температурные условия лесных станций отклоняются от регистрируемых обычными методами в другом направлении: в лесу амплитуды меньше и климат более умеренный.

Оценивая величину амплитуды температуры и ее градиент в приземном двухметровом слое воздуха, Гейгер (1931) подчеркивает, что на высоте нескольких дециметров в припочвенном слое выявляются такие климатические различия, какие обнаруживаются при наблюдениях на нормальной высоте лишь между существенно различными климатическими областями. С учетом этих моментов сглаживаются противоречия в характеристиках разобранных видов.

Сравнение айлантового шелкопряда с лесными видами умеренных широт подтверждает это соображение. Цвельфер (Zwölfer, 1930, 1934) приводит в качестве оптимума для развития монашенки (*Lymantia monacha*) и сосновой совки (*Panolis flamma*) температуру 15—20°, т. е. оптимум этих видов на 8—10° ниже, чем у айлантового шелкопряда. В связи с этим интересны данные Нильсона (Nilson, 1938), изучившего поведение и экологию кузнечиков *Decticus verrucivorus* и *Tettigonia viridissima*. Оба вида встречаются в Дании в одних и тех же местах, но первый связан с травяным покровом, второй — с древесной растительностью. В связи с этим предпочитаемая температура *Decticus* на 10° выше, чем у *Tettigonia* (16—18° против 26—28°), т. е. на величину, соответствующую разности в оптимумах тропических и бореальных видов сходных станций. Таким образом, микроклиматические условия разных станций могут нивелировать значение географической широты местности.

Невысокий температурный оптимум тутового шелкопряда (22—24°), происходящего из тропических или субтропических областей юго-восточной Азии, вероятно, обусловлен теми же причинами, так как

в прошлом этот вид, несомненно, был связан с древесной растительностью.

В соответствии с поливольтинностью айлантового шелкопряда и с тем обстоятельством, что развитие всего цикла протекает в равных стациальных условиях, находится и близость температурной приспособленности разных фаз его. Это упрощает исчисление общей для развития цикла суммы эффективной температуры и уменьшает возможную ошибку в применении экологических констант к анализу ареала распространения.

Если климат лесных стадий и отличается большей умеренностью от регистрируемых в открытых местах, в метеорологической будке, то все же разность средних величин невелика; по Бергу она не превышает $0,5-1,0^{\circ}$. В масштабах данного исследования эта величина не может заметно отразиться на результатах, и следовательно, в целях анализа ареала айлантового шелкопряда могут применяться данные стандартной метеорологической сети без введения специальных поправок.

6. Ареал распространения и факторы, его определяющие

Естественный ареал распространения айлантового шелкопряда охватывает преимущественно область субтропических и тропических лесов юго-восточной Азии и прилегающих островных систем. Он встречается в Японии до северной половины Хондо, в Южной Корее, достигая по восточному побережью и северной части полуострова (низовья реки Тумынь-ула); в большей части Китая, на север, примерно до 40° с. ш., и на запад, до провинций Шань-Си, Шень-Си и Сычуань; отмечен в восточных и юго-восточных провинциях Китая, в Тонкине, Индокитае (о внутреннем Сиаме сведений нет) и во всей Индонезии, включая Филиппины и Молуккские острова; широко распространен в северной Индии, вдоль склонов Гималайского хребта, достигая на западе северного Пенджаба. В центральной и южной Индии вид природных условий отсутствует, но одомашненная форма его — клещевинный шелкопряд — культивируется вдоль склонов западных Гаттов и на Цейлоне.

Завезенный в середине прошлого столетия в Западную Европу айлантовый шелкопряд акклиматизировался в северной Италии, во Франции (на север до Парижа), в южной Германии, Швейцарии и в Венской котловине, войдя более или менее постоянным компонентом в состав фауны этих мест. Также акклиматизировался он в ряде восточных штатов Сев. Америки (Нью-Йорк, Нью-Джерсей, Пенсильвания, Виргиния, Вашингтон, Колумбия) и стал здесь настолько обычен, что куколки его служат предметом торговли с европейскими коллекционерами. На обширной территории естественного ареала могут быть выделены следующие местности, где вид, новидимому, наиболее обычен и где более всего распространена его культура. Это — юго-восточные провинции Китая, Малайский архипелаг, побережье Индокитая, Гималаи и северная Бенгалия.

Сопоставление полученных экспериментальных показателей, характеризующих айлантового шелкопряда, с климатическими данными ареала распространения оказывается вполне согласным.

В большей части основного ареала температурные условия вегетационного периода близки к оптимальным. Даже вблизи северной границы его распространения средняя температура с июня по август, когда происходит развитие шелкопряда, равна $23-26^{\circ}$ и только в сентябре опускается до 20° . В более южных местностях это совпаде-

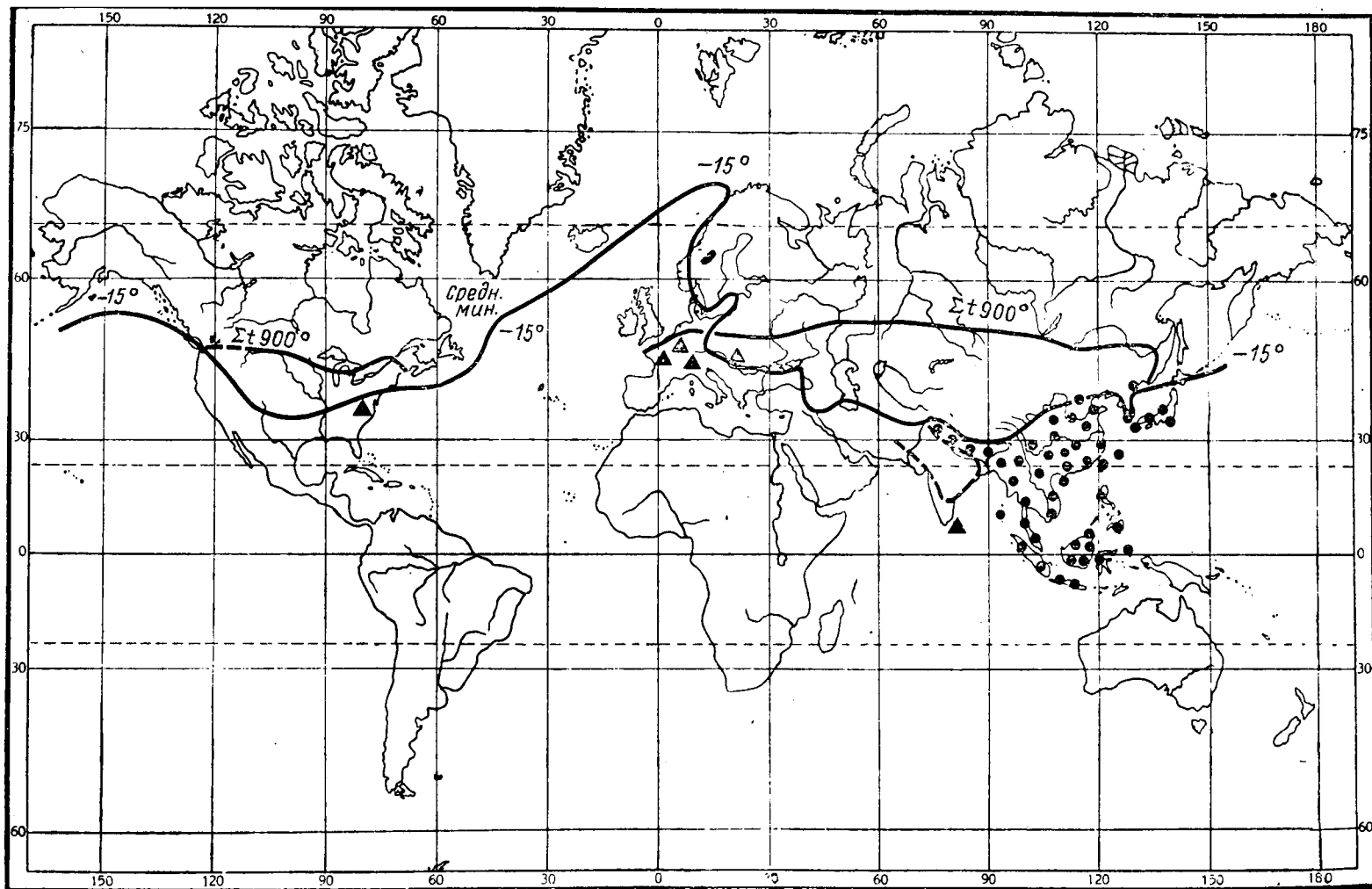


Рис. 6. Область естественного распространения (точки) и акклиматизации (треугольники) айлантового шелкопряда

ние еще полнее. Особенно характерны в этом отношении области наибольшей численности вида. На побережье Южного Китая и в Индокитае средняя температура в течение большей части года равна 25—27° и только в наиболее жаркий месяц поднимается до 28—29,5°. Климат Малайского архипелага очень ровный, годовые амплитуды (по месячным средним) ничтожны и во многих местах держатся с термостатной точностью (25,5—26,5°) (Батавия — Ява). Лишь в очень ограниченных областях средняя температура наиболее жаркого месяца достигает пессимальной для развития шелкопряда величины (30—31°). Это небольшие районы южного Китая, внутреннего Сиам и Бирмы. Отсутствие достаточно точных сведений о фенологии айлантового шелкопряда и экспериментальных данных по продолжительности диапаузы куколок в разных условиях не позволяют применить величину суммы эффективного тепла для анализа числа генераций. В местностях, где температура холодного времени не опускается ниже 20° (Зондские острова, южные части Индокитая до Верхней Бирмы), можно ожидать непрерывного цикла развития и по максимальным суммам температуры (5500—6100°); наибольшее число возможных здесь генераций определяется в 6—7. Эта цифра совпадает с данными о числе генераций клещевинного шелкопряда в этих местах.

Характерной для ареала обитания шелкопряда является и высокая влажность, выраженная как в большой годовой сумме осадков (большой частью свыше 1000 мм), так и в высокой относительной влажности воздуха. Последняя в Китае летом не опускается ниже 70%; сухой период, когда она может снижаться до 50%, приходится на зимние месяцы, т. е. на период диапаузы куколки, и следовательно, не может влиять отрицательно на развитие вида. Еще выше влажность в области наибольшего обилия шелкопряда, где она в течение круглого года держится на уровне 80—90% и более.

В экологическом анализе находят объяснение и границы ареала. При этом на севере ограничивающим фактором оказывается не количество летнего тепла. Вычисленная на основании его возможная граница развития одной полной генерации проходит, как видно из рис. 6, севернее фактической, достигая среднего Амура. Причина, очевидно, лежит в недостаточной холодоустойчивости зимующей куколки. Подтверждением служит близкое совпадение северной границы ареала с изотермой января (—5—6°) или, точнее, с линией средних из абсолютных минимумов (—15); последняя соответствует возможным крайним падениям температуры до —25—28°. Это вполне согласуется с экспериментальными данными по холодоустойчивости. Ареал айлантового шелкопряда резко обрывается в Индии. Будучи очень обычным и широко культивируемым видом в Гималаях и северной Бенгалии, он совершенно отсутствует в остальной части полуострова. Не менее резко меняется здесь и климат. Для большей части Индии характерно совпадение наиболее жаркого периода с сухим муссоном, что приходится на март—июнь. Это время лучше всего характеризует разные климатические районы страны (табл. 16).

В табл. 16 приведен, по Воейкову, ход метеорологических элементов в нескольких пунктах, которые могут считаться типичными для обширных областей. Среди них Бенарес и Нагпур принадлежат к преобладающему типу материковых климатов Индии, и в обоих весенние жары и засухи выражены очень сильно, еще более они сказываются в Пенджабе. В это время в большей части Индии растительность замирает, и деревья сбрасывают листву до наступления летнего муссона (июль). Во всех местностях Индии, где отсутствует айлантовый шелкопряд, имеется в году по крайней мере двухмесячный период, сопровождающийся средней температурой 32—33° и выше и влаж-

Таблица 16. Температура (в °С) и влажность (в %) с апреля по июль в Индии и на Цейлоне

Станции	Температура					Влажность			
	IV	V	VI	VII	средн.-макс.	IV	V	VI	VII
Сибсагар	23,0	25,4	27,6	28,2	31,8	82	84	85	86
Дарджилинг	13,4	14,6	15,5	15,4	—	76	87	94	95
Бенарес	30,4	32,9	31,9	28,9	40,9	36	42	59	82
Нагпур	32,6	34,7	30,3	26,9	42,9	30	28	59	82
Джакобабад	29,7	34,6	36,5	35,0	44,8	33	31	41	53
Бомбей	27,8	29,2	28,0	26,4	32,5	77	76	83	87
Канди (Цейлон)	26,7	25,6	24,7	24,2	32,2	70	76	73	81

ностью, не превышающей 50—40%. Эти условия, как видно из экспериментальных данных, безусловно летальны для всех фаз шелкопряда. Области с резко выраженным периодом весенней жары и засухи выделены на карте прерывистой линией.

Таким образом, центральная Индия, Пенджаб и пустыни передней Азии представляют собой экологический барьер, ограничивающий распространение айлантового шелкопряда в западном и юго-западном направлении. Вследствие этого он отсутствует в естественном состоянии на западном берегу Индии, в южной части полуострова и на Цейлоне, хотя климатические условия этих мест должны быть для него вполне благоприятными. Успешность завезенной сюда культуры клецевинового шелкопряда подтверждает это заключение. Отсутствие айлантового шелкопряда к югу и востоку от Молуккских островов не находит климатического объяснения, так как современный климат Новой Гвинеи и северной Австралии не обнаруживает существенных различий с областями, заселенными шелкопрядом. Причину, вероятно, следует видеть в раннем обособлении этих территорий до проникновения на них айлантового шелкопряда и невозможностью современного заселения в силу наличия механических препятствий в виде широких проливов.

Рассмотрение областей акклиматизации айлантового шелкопряда в Зап. Европе и Сев. Америке также подтверждает наши заключения. Акклиматизация оказалась возможной лишь в местностях, где средние из абсолютных минимумов выше -15° , а суммы эффективного тепла не менее 900—1000°. Но в Европе, в связи с смещением под влиянием Гольфстрима зимних изотерм к северу, фактором, ограничивающим акклиматизацию в этом направлении, является количество летнего тепла, и вид не переходит вычисленную границу (900°), хотя опыты разведения его проводились многократно и в более северных местах, например в Англии.

Температура вегетационного периода в большей части мест Зап. Европы оказывается значительно ниже оптимальной для шелкопряда, с чем, видимо, связана сравнительно небольшая численность его в этих местах. В Вост. Европе в связи с увеличением континентальности климата ограничивающим моментом снова оказывается температура зимы.

В Советском Союзе температура зимнего периода соответствует требованиям айлантового шелкопряда только на Черноморском побережье,

в Тальше и на южном берегу Крыма, и только в этих местах можно было бы ожидать его натурализации, но термический режим вегетационного периода достаточен на обширной территории, особенно в южной Украине, на северном Кавказе, в Закавказье и в Средней Азии. При искусственной зимовке, что имеет место на практике, разведение шелкопряда в этих местах в смысле температурных условий не встречает препятствий, а суммы тепла во многих районах обеспечивают получение двух и трех поколений.

Повидимому, менее благоприятны условия влажности в Средней Азии, где она явно недостаточна. Может быть это послужило одной из причин резкого измельчания коконов в Ташкенте (с 4,5 г импортные в 1937 г. до 2,8 в 1938 г.). Более точное районирование может быть дано лишь после дальнейшего выяснения роли влажности в развитии шелкопряда и с обязательным учетом способов разведения, которые еще не выработаны.

В заключение нельзя не отметить еще одного обстоятельства. Фауна юго-восточной Азии очень богата третичными реликтами, и подобный тип имеет исходный ареал распространения айлантового шелкопряда. Поэтому совершенно не случайно местами фактической и возможной акклиматизации оказываются области, также богатые третичными реликтами, — Южная и Западная Европа, Черноморское побережье Кавказа, Тальш; в Америке — Восточные Штаты, Пенсильвания. Если бы факт искусственного введения шелкопряда в фауну этих мест не был точно зарегистрирован, то современный ареал его распространения мог бы служить классическим примером дисъюнкции третичного типа. Подобные дисъюнкции широко известны, в частности среди насекомых. На нашем примере можно лишний раз увидеть, что границы реликтовых ареалов обусловлены влиянием современных экологических факторов. Исторические условия развития вида определяют лишь его эколого-физиологические потребности и только через них конфигурацию современных ареалов.

Акклиматизация представляет собой по существу зоогеографический эксперимент, способный осветить многие важные вопросы и закономерности распространения организмов; к сожалению, даже имеющийся материал в этом отношении недостаточно использован.

ЛИТЕРАТУРА

1. André E., *Élevage des vers à soie sauvages*, Paris, 1907.
2. Bodenheimer F. S., *Ztschr. angew. Ent.*, 12, 1926.
3. Он же, *Ztschr. angew. Ent.*, 16, 1930.
4. Он же, *Bull. Soc. Ent. d'Égypte, Nouv. sér.*, 1, 1931.
5. Bondier et Verlot, *Bull. Soc. Ent. France*, 1908.
6. Воейков А., *Изв. геогр. общ.*, XV, 1879.
7. Он же, *Зап. гидрогр.*, XXIX, 178, 1908.
8. Гейгер Р., *Климат приземного слоя воздуха, Сельхозгиз*, 1931.
9. Dawson R., *Journ. Exp. Zool.*, 1931.
10. Joanis, *Bull. Soc. Ent. France*, 1908.
11. Janisch E., *Ztschr. Morph. Ökologie d. Tiere*, 22, 1931.
12. Кожанчиков И., *Защ. раст.*, 7, 1935.
13. Он же, *Защ. раст.*, 11, 1936.
14. Он же, *Фауна СССР, Agrotinae*, 1937.
15. Он же, *Зоол. журн.*, XVII, 1938.
16. Cotes E., *Ind. Mus. Notes*, II, 1892.
17. Künckel d'Herculais, *Bull. Mus. Nation. Hist. Nat.*, Paris, 6, 1914.
18. Moore, *Trans. Ent. Soc. London* (3) I, 1862.
19. Maercks H., *Ztschr. Morph. Ökologie Tiere*, 28, 1934.
20. Полярков Э., *Тутовый шелкопряд, Ср.-аз. ин-т шелк.*, 1929.
21. Paskard, *Monograph Bomb. Moths*. N. Am. *Memoirs Nat. Ac. Sci.*, XII, 1914.
22. Предтеченский С., *Тр. защ. раст.*, 1, 1930.
23. Rebel H., *Die Ailanthus-seidenspinner*, 1925.
24. Он же, *Ann. Naturhist. Hofmus.*, Wien, XXXIX, 1925.
25. Zwölfer W., *Ztschr. angew. Ent.*, 17, 1931.
26. Он же, *Ztschr. angew. Ent.*, 21, 1934.
27. Shelford V., *Bull. Ill. Nat. Hist.*, 16, 1929.
28. Шванвич Б., Гецова А. и Данилевский А., *Опыт интродукции айлантового шелкопряда в СССР*, 1939 (в печати).

EXPERIMENTS OF THE ECOLOGICAL BASIS OF GEOGRAPHICAL
DISTRIBUTION AND ACCLIMATISATION OF PHILOSAMIA
CYNTHIA DR.

By A. S. Danilevsky

Entomological Laboratory State University of Leningrad

Summary

1. In the present work the ecological basis of the geographical distribution of *Philosamia cynthia* Dr. is studied with a view to elucidate the perspectives of the acclimatisation of this silk moth.

2. *Philosamia cynthia* is a polyphagous species but if fed on *Ailanthus glandulosus* the results are much better than on any other plant. The geographical distribution of *Ailanthus* is, however, much wider than that of *Philosamia* so that evidently the latter's distribution besides nutritive factors depends also upon something else.

3. According to my experimental data *Philosamia cynthia* may be regarded as a hygrophilic and moderately thermophilic species. Optimal temperatures for all the developmental stages are 25—27°C, thermal limits are 10—33°C, thermal constant is 895 degree days. Optimal humidity for the embryonal development is 85—90%. By heating the non-diapausing pupae above 30°C their development may be suspended for a period as long as two months.

4. *Philosamia cynthia* hibernates in the phase of diapausing pupae. The diapause is determined by the thermal conditions of the growth period of larvae.

Specimens fed at temperatures below 20°C are dormant in pupal stages. There is no diapause after feeding above 25°C. To get the above effects the caterpillars should be treated at their 5th instar.

5. Our experimental data and the geographical distribution of *Philosamia cynthia* show an obvious correlation. Temperatures of the developmental season of *Philosamia* in all the region studied do not differ from the optimum described in 3. The northern limit of distribution is established by the average absolute minimum—15°C; the latter in Asia corresponds approximately to the January isotherm of —5°C.

6. The acclimatisation of *Philosamia cynthia* proved to be possible in the regions where the summer degree days reached 900—1000° (at the threshold 10°C) and the winter minimum was not below —15°C. Insufficient warmth in Western Europe and winter frosts in Eastern form the barrier factors one.

7. According to the experimental data obtained the open air culture of *Philosamia cynthia* in USSR should be restricted to the Black Sea coasts: of the Caucasus and Talysh district while an in-door hibernation allows a much wider cultivation of the silk moth.

ГАЗООБМЕН КУКОЛОК КИТАЙСКОГО ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА,
РАЗВИВАЮЩИХСЯ БЕЗ ДИАПАУЗЫ И ПОСЛЕ НЕЕ

Е. Х. Золотарев, Н. П. Лаврова и Л. В. Токарева
Лаборатория энтомологии и экологии Зоологического института МГУ

1. Введение

За последние годы много внимания в шелководстве уделяется разведению китайского дубового шелкопряда (*Antheraea Pernyi Guer*). Биология этого вида пока еще слабо изучена и очень мало что известно в отношении его физиологии. Целью настоящей работы является выяснение особенностей газового обмена развивающихся куколок дубового шелкопряда.

Сведения об энергии дыхания куколки в процессе ее развития в бабочку не только необходимы для правильной организации папильонажа китайского дубового шелкопряда при его промышленном разведении, но могут быть полезными и в теоретическом отношении, так как работ по газовому обмену насекомых вообще немного.

По газообмену куколок китайского дубового шелкопряда нам известна только одна работа. Сорок лет назад Левра (Levrat, 1899) опубликовал исследование о дыхательных явлениях куколки *Antheraea Pernyi*. Этот автор проследил изменения в количестве выделяемой углекислоты 20 куколками в процессе их весеннего развития. Через сосуд, в котором находилось указанное количество куколок, протягивался сухой и лишенный углекислоты воздух. Выделенные куколками пары воды и углекислота улавливались поглотителями. Опыты проводились при меняющейся температуре, колебавшейся от 8 до 18,5°. На основании проведенного исследования Левра пришел к следующим выводам: 1) дыхательная активность куколок является главным образом функцией температуры; 2) количество выделенной углекислоты резко увеличивается за 6—7 дней до выхода бабочек, причем это увеличение не зависит от температуры; 3) свет и темнота не оказывают никакого влияния на дыхание.

Методика, которой пользовался в своей работе Левра, была несовершенна. Особенно недопустимы в подобной работе изменения температуры в течение опыта. Поэтому представлялось необходимым, применяя более совершенную современную методику, уточнить и расширить исследования этого автора.

Нами был изучен газовый обмен летних недиапаузирующих и перезимовавших куколок в процессе их развития. Зимовавшие куколки с осени находились в состоянии диапаузы.

2. Методика

Основные опыты проводились на куколках, прошедших нормальную инкубацию при постоянной температуре 25° С и влажности 70%. Кроме того, при весеннем папильонаже изучалось влияние на интенсивность газообмена различных температур инкубации. Было определено дыхание куколок при развитии их в 15 и 20° С при влажности 70%. Изучалось дыхание самцов и самок. Определение потребления кислорода и выделение куколками углекислоты проводилось манометрическим методом при помощи прибора Варбурга с специально приспособленными для куколок дубового шелкопряда сосудиками.

Участвовавшие в опытах куколки инкубировались вне коконов.

3. Газообмен куколок при инкубации в 25°С

При этой температуре развитие куколки китайского дубового шелкопряда в бабочку происходит без каких-либо видимых признаков угнетения. Более высокие температуры инкубации ослабляют куколок и выходящих из них бабочек. Поэтому, чтобы сравнить характер газообмена летних недиапаузирующих куколок с газообменом перезимовавших куколок, мы инкубировали их в 25°С.

а) Летние куколки. Развитие недиапаузирующих куколок при этих условиях продолжается 15—20 дней, а перезимовавшие куколки дают бабочек между 20 и 30 днями.

В табл. 1 представлены результаты определений интенсивности газообмена в процессе развития летних недиапаузирующих куколок. Приведенные средние цифры относятся к особям (2 ♀ и 3 ♂), развивавшимся в течение 17 дней.

Таблица 1. Поглощение кислорода и выделение углекислоты 1 кг недиапаузирующих летних куколок в процессе развития в бабочек (см³/час)

Дни развития	Самки			Самцы			Дни развития	Самки			Самцы		
	O ₂	CO ₂	Д. К.	O ₂	CO ₂	Д. К.		O ₂	CO ₂	Д. К.	O ₂	CO ₂	Д. К.
1	142	99	0,70	194	138	0,71	11	164	90	0,55	137	95	0,69
4	112	90	0,80	82	60	0,73	13	230	117	0,51	142	92	0,65
5	62	40	0,64	71	53	0,75	15	277	169	0,61	182	132	0,72
7	71	53	0,75	80	58	0,72	17	170	106	0,62	174	110	0,63
9	104	60	0,58	86	52	0,60							

После линьки гусеницы в куколку последняя имеет очень сильное дыхание. Затем, в процессе гистолиза, дыхание быстро падает, после чего снова поднимается. За два-три дня до выхода бабочки энергия дыхания достигает своего максимума. Выходу бабочки из кокона обычно предшествует некоторое снижение интенсивности газообмена.

Кривая дыхания летних куколок (рис. 1) показывает, что в начале развития дыхание самцов более энергично, чем у самок. Затем наступает период минимума газообмена, одинаковый для обоих полов. После фазы минимума следует подъем, очень крутой у самок и менее крутой у самцов.

Характер кривой дыхания куколок в процессе развития имеет типичную S-образную форму. Подобный тип кривой, по мнению Сквайр (Squire, 1936), характерен для таких куколок, у которых гистолиз и формирование имгинальных органов начинается лишь после образования куколки, а не в стадии, предшествующей линьке на куколку, как это бывает у некоторых других насекомых. У куколок дубо-

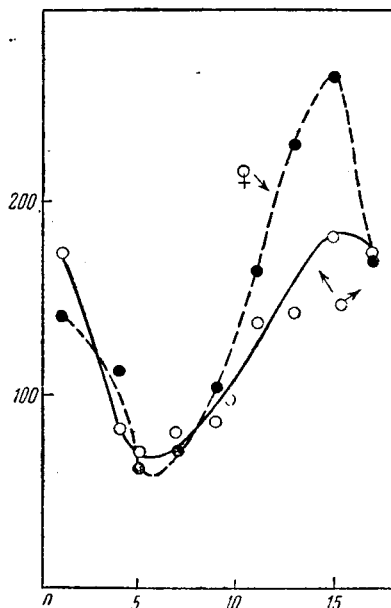


Рис. 1. Потребление кислорода куколками, развивающимися без диапаузы. (По оси абсцисс отложены дни развития, по оси ординат — поглощение кислорода в см³/час на 1 кг живого веса)

вого шелкопряда, по нашим наблюдениям, гистолиз также в основном начинается лишь после линьки.

Таблица 2. Поглощение кислорода и выделение углекислоты перезимовавшей куколкой самкой при весенней инкубации (в см³/час на 1 кг живого веса)

Дни развития	Перезимовавшая			Дни развития	Самка		
	O ₂	CO ₂	Д. К.		O ₂	CO ₂	Д. К.
1	30	16	0,53	14	44	17	0,39
3	41	15	0,36	17	62	14	0,22
5	40	—	—	19	79	30	0,38
7	38	15	0,39	21	96	34	0,35
10	39	22	0,56	22	126	57	0,45
12	38	17	0,45	23	110	34	0,31
				25	80	13	0,16

б) Перезимовавшие куколки. Определение газообмена перезимовавших куколок нами проводилось на целом ряде особей. Вы-

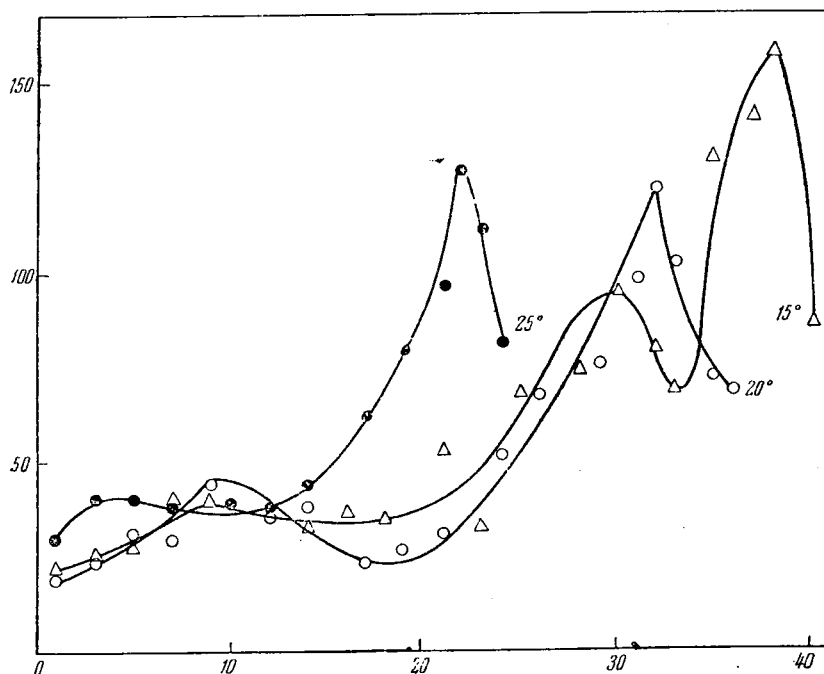


Рис. 2. Потребление кислорода куколками, развивающимися после окончания их диапаузы при различных температурах. (По оси абсцисс отложены дни развития, по оси ординат — поглощение кислорода в см³/час на 1 кг живого веса)

ход бабочек из этой группы куколок был не дружным. В табл. 2 приведены типичные¹ данные о газообмене одной перезимовавшей куколки самки.

¹ В смысле продолжительности метаморфоза.

При инкубации перезимовавших куколок наблюдается та же закономерность в изменении газообмена, что и при развитии летних диапаузирующих куколок. Если не считать подъема дыхания (рис. 2) в первые два дня инкубации и несколько большей растянутости процесса во времени, то здесь, так же как и там (рис. 1), наблюдается S-образный тип кривой газообмена. Следовательно, диапауза осенних куколок и их зимовка протекает у дубового шелкопряда на стадии совершенно неразвитой куколки. Все развитие ее в бабочку происходит весной. Это также подкрепляется непосредственными анатомическими и гистологическими наблюдениями за строением гонад, гиподермы и внешних половых придатков зимующей куколки. Кроме повышения газообмена в первые дни инкубации, перезимовавшие куколки отличаются от летних более продолжительным и менее резко выраженным периодом минимума дыхания и пониженными значениями дыхательного коэффициента.

4. Интенсивность газообмена куколок, развивающихся при различных температурах

Как известно, продолжительность куколичного развития сильно зависит от температуры инкубации. Поэтому нам представлялось интересным выяснить, сопровождается ли замедление метаморфоза куколки понижением ее дыхания.

Опыты проводились на перезимовавших куколках (самках) весной 1938 г. Параллельно с инкубацией куколок при 25° С проводилась инкубация при 20 и 15° С. В этих же температурах определялся и их газообмен на протяжении всего метаморфоза. Продолжительность развития подопытных куколок в указанных температурах была следующей:

Температура инкубации + ° С	Количество исследованных куколок	Продолжительность развития в днях
15	4	37—41
20	8	28—37
25	4	23—30

Скорость куколичного развития у различных участвовавших в опытах особей была не одинаковой; это вызывает некоторые затруднения при вычислении средних значений газообмена куколок при той или иной температуре. В виду этого в табл. 3 приводятся данные лишь о наиболее типичных куколках, развивавшихся при 15 и 20° С. В отношении же куколок, развивавшихся при 25° С, соответствующие материалы приведены в табл. 2.

Изменения в интенсивности дыхания куколок в процессе их развития при различных температурах в общем имеют одинаковый характер (рис. 2). Особенно важно отметить, что инкубация куколок при низкой температуре не ведет к снижению в потреблении кислорода при метаморфозе. Общее количество поглощенного кислорода за весь период метаморфоза куколками, развивающимися при пониженных температурах, оказывается даже несколько большим, чем у особей, инкубированных при температуре $\pm 25^{\circ}$ С.

Вопрос об интенсивности обмена в связи с продолжительностью жизни и ее условиями имеет довольно большую литературу. Рубнер (1908), сопоставляя интенсивность обмена некоторых позвоночных животных с продолжительностью их жизни, констатировал постоянство

Т а б л и ц а 3. Поглощение кислорода и выделение углекислоты куколками дубового шелкопряда при инкубации при 15 и 20° С (в см³/час на 1 кг живого веса)

Дни разви- тия	Температура инкубации				Дни разви- тия	Температура инкубации			
	15°С		20°С			15°С		20°С	
	O ₂	CO ₂	O ₂	CO ₂		O ₂	CO ₂	O ₂	CO ₂
1	22	12	19	2,5	26	68	42	67	35
3	25	16	24	14	29	74	38	75	26
5	27	10	31	10	31	94	54	97	38
7	38	24	29	—	32	—	—	121	42
9	40	28	44	34	33	78	25	101	26
12	34	27	35	16	34	68	19	—	—
14	32	21	38	24	35	—	—	72	6
17	36	14	23	14	26	128	73	68	29
19	35	17	27	16	37	139	81	Бабочка	
21	—	—	31	21	38	156	95	—	—
22	53	27	—	—	40	85	55	—	—
24	32	15	52	39	41	Бабочка		—	—

произведения этих двух величин для исследованных им животных. Ряд других авторов [Крог (A. Krogh), Пирль (K. Pearl), Мак Артур (Mc. Arthur), Бейли (Baillie), Щербаков] подтвердил наличие подобного постоянства для представителей беспозвоночных животных. Бауэр расширил указанное соотношение на весь животный мир. Он считает, что произведение интенсивности обмена на продолжительность жизни есть величина постоянная. Эту величину он предложил называть «константой Рубнера». Если полностью принять данное положение для куколок дубового шелкопряда, то исчезнет необходимость в поисках наиболее оптимальных условий их развития, так как из «константы Рубнера» следует, что при всех условиях количество энергии, затрачиваемой организмом при развитии, остается постоянным. Согласно «константе Рубнера» при более быстром развитии интенсивность обмена должна быть большей, чем при замедленном развитии. Однако полученные нами данные в отношении газообмена куколочной стадии дубового шелкопряда не вполне согласуются с такой концепцией.

Площадь, ограниченная кривыми поглощения кислорода в процессе куколочного развития, равняется сумме потребленного кислорода за весь период метаморфоза. Для разных температур инкубации значения этой суммы будут различными (в условных единицах), а именно: при 25°—55,5; при 20°—87,0; при 15°—114,5. Общее количество кислорода, потребляемого куколками при развитии в 15° С, в два раза выше, чем при развитии в 25° С.

Изучая изменения энергетического обмена в течение жизненного цикла и при росте *Agrotis segetum* Schiff. и *Loxostege sticticalis* L., в связи с влиянием внешних факторов, И. В. Кожанчиков (1937) констатировал, что рост в неблагоприятных термических условиях, при неоптимальных условиях влажности и питания, характеризуется повышенными затратами энергии на построение живой массы.

В случае развития куколок китайского дубового шелкопряда хотя

и не происходит прироста живой массы, а имеет место лишь ее перестройка, тем не менее и здесь обнаруживается та же закономерность.

Необходимо обратить также внимание на двухвершинность кривой потребления кислорода куколкой, которая развивалась при 15° С. Подобная двухвершинность обнаруживается не у всех куколок, развивающихся при этой температуре, но у многих. Наличие ее подтверждается также наблюдениями за характером убыли куколок в весе при их развитии. Пока трудно дать исчерпывающее объяснение данному явлению, но нам кажется, что оно связано с значительными отклонениями данной температуры от оптимума развития куколки.

Таким образом, исходя из анализа особенностей дыхания куколок при различных температурах, у нас нет никаких оснований рекомендовать практикам снижать температуру весенней инкубации куколок ниже 20° С. Имеющиеся же данные в отношении газообмена куколок, развивавшихся при более низкой температуре (и той же влажности), позволяют высказать опасение о некотором ослабляющем действии таких температур на куколок, особенно если низкая температура инкубации не повышается к моменту наступления второй фазы метаморфоза, характеризующейся подъемом дыхательной активности куколки.

Харуо Аканума (1934) весеннюю инкубацию коконов дубового шелкопряда рекомендует производить при температуре 15,55—18,33° С (60—65° по Фаренгейту). С точки зрения рассмотренных выше особенностей физиологии перезимовавшей куколки этого насекомого эти температуры можно признать приемлемыми лишь в первую половину инкубационного периода. Во второй его половине температуру помещения, в котором происходит развитие куколок, по нашему мнению, следует поднимать несколько выше (до 20—23° С). Подобное повышение температуры окажет благоприятное действие на течение метаморфоза куколок и повысит дружность выхода из них бабочек.

5. Дыхательные коэффициенты при развитии летних недиапаузирующих и диапаузировавших куколок при их весеннем развитии

Как указывалось, дыхательный коэффициент $\frac{CO_2}{O_2}$ у перезимовавших куколок при весенней инкубации при 25° и 70% влажности оказался ниже, чем у летних бездиапаузных куколок, развивавшихся при тех же условиях.

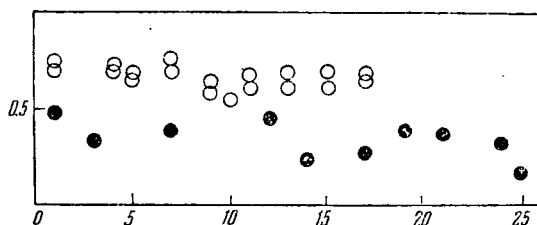


Рис. 3. Значение дыхательного коэффициента у куколок, развивающихся без диапаузы (белые кружочки) и после нее (черные кружочки). По оси абсцисс отложены дни развития куколок при 25° С, по оси ординат — значение Д. К.

На рис. 3 нанесены средние определения Д. К. для летних (4 ♀ и 4 ♂) и для перезимовавших куколок (2 ♀). Для летних куколок Д. К. равняется примерно 0,7. Подобная величина Д. К. находится на границе между значениями, указывающими на сжигание в организме, с одной стороны, белков и, с другой, — жиров.

Вероятно оба эти вещества и являются резервом для энергетического обмена летних куколок.

Низкие величины Д. К. у перезимовавших куколок могут указывать на процесс трансформации в организме куколок резервного жира в более окисленные соединения. Несомненно, что они свидетельствуют о том, что основным энергетическим резервом в данном случае служит жир.

Необходимо заметить, что при более низких температурах инкубации (+15 и +20° С) значения Д. К. также не превышали значений, характеризующих жировой тип обмена. Однако продолжительность периода метаморфоза куколок с Д. К., указывающими на трансформацию жиров, при этих температурах была несколько меньшей, чем у куколок, развивавшихся при 25° С.

6. З а м е ч а н и я к п р а к т и ч е с к о м у п а п и л ь о н а ж у

Если принять точку зрения Кожанчикова (1937) о том, что оптимальные условия существования насекомых должны характеризоваться минимумом затраты энергии на их развитие, то приходится констатировать, что наиболее близко из изученных нами температур к такому пониманию оптимума развития приближаются условия инкубации куколок при 25° С.

В практическом шелководстве, кроме биологических особенностей шелкопряда, необходимо учитывать и экономические условия. Летом инкубация куколок при температурах 23—25° С не представляет больших трудностей, так как не вызывает необходимости в специальных помещениях. При весенней же инкубации создание подобного температурного режима связано с значительными затруднениями. Поэтому для весенней инкубации можно было бы рекомендовать несколько отличный от летнего режим температуры. В первую шестидневку инкубации достаточно поддерживать температуру около 15° С, со второй шестидневки ее целесообразно поднять до 18—20° С, а начиная примерно с четвертой шестидневки от начала инкубации повысить до 23—25° С (не выше). Подобный температурный режим весенней инкубации будет приближаться к оптимальному в смысле физиологической потребности развивающихся куколок, оставаясь рентабельным и с хозяйственной точки зрения.

Приведенный температурный режим инкубации предполагает одновременное начало инкубации всей партии коконов. Однако одновременность инкубации большого числа коконов сопряжена с целым рядом практических трудностей. Первая из них состоит в том, что при одновременном начале инкубации создается перенапряжение в микроскопировании бабочек и в дальнейшей обработке грены. Зато вторая трудность непосредственно вытекает из положений, установленных настоящей работой. Она заключается в том, что при одновременной инкубации большого количества коконов в недостаточно просторном помещении со слабой вентиляцией может создаться дефицит кислорода, необходимого куколкам для нормального завершения их метаморфоза. В виду этого при расчете кубатуры и вентиляции инкубационного помещения, необходимо ориентироваться на максимальную интенсивность их дыхания в конце метаморфоза, а не на начальные значения газообмена.

Допуская, что максимальная потребность в кислороде 1 кг куколок при весенней инкубации в 20—25° С равна в среднем 125 см³ в час или 3000 см³ в сутки, можно произвести следующие расчеты предельной нагрузки куколками инкубационного помещения.

В воздухе содержится около 20% кислорода. Следовательно, в каждый 5 м³ помещения имеется около 1 м³ кислорода, или

1 000 000 см³. Если допустить, что куколки смогут использовать кислород полностью, то при суточной потребности в 3000 см³ на 1 кг живой массы этого количества хватило бы на 333,3 кг куколок. Однако подобный расчет требует целого ряда существенных поправок. Во-первых, куколки не смогут использовать весь кислород воздуха полностью, а кроме того, в инкубационном помещении, благодаря проницаемости его стен для воздуха, никогда не может наступить такого положения, чтобы весь кислород был полностью исчерпан. Даже при однократном обмене воздуха через стены в течение суток в инкубационном помещении после суточного пребывания в нем 333,3 кг живых куколок не может создаваться концентрации кислорода в воздухе менее чем в 10%. Фактически же при наличии поглощения кислорода куколками в количестве, почти в два раза превышающем по объему выделяемую ими углекислоту (Д. К. перезимовавших куколок менее 0,5), в помещении с развивающимися куколками все время будет создаваться вакуум, который будет увеличивать приток свежего воздуха через стены. Но даже исключив все эти осложняющие наши расчеты соображения и допустив, что куколки дубового шелкопряда смогут более или менее нормально развиваться в воздухе, когда в нем имеется кислорода не менее 15%, мы приходим к заключению, что в каждом 5 м³ помещения возможно инкубировать по крайней мере 83,3 кг коконов.

В 83,3 кг имеется около 15 000 штук коконов. Другими словами, на каждый кубический метр инкубационного помещения должно приходиться по 3000 коконов. На 1 м² папильонажной полки вертикально, головкой кверху, устанавливается 1500 коконов. Следовательно, правильной нагрузкой инкубационного помещения можно принять такую нагрузку, когда на каждый кубический метр помещения приходится 2 м² папильонажных полок с коконами. При усиленной вентиляции инкубатория эта нагрузка может быть несколько повышена.

В приведенных расчетах отсутствует учет поглощения кислорода обслуживающим процесс папильонажа персоналом, источниками освещения и отопления.

Приблизительные расчеты нагрузки инкубационного помещения потребовали некоторых допущений. В частности, это относится к пределу насыщения кислородом воздуха, при котором возможно нормальное развитие куколки дубового шелкопряда. Чтобы сделать эти расчеты более обоснованными, необходимо изучить влияние различной степени насыщения воздуха кислородом на метаморфоз куколок, а также выяснить, оказывает ли какое-либо отрицательное влияние на куколок повышенное содержание углекислоты в окружающей их атмосфере и где границы допустимой ее концентрации.

7. Выводы

1. Дыхательная активность развивающихся куколок дубового шелкопряда в первую очередь находится в связи с процессами метаморфоза, происходящими в самой куколке. Окружающая температура имеет не основное, как полагал Левра (1899), а подчиненное значение.

2. Изменения в интенсивности газообмена куколки в процессе развития сводятся к следующему. На первом этапе метаморфоза, соответствующего энергичному гистолизу личиночных тканей, происходит постепенное снижение газообмена. Второй этап, совпадающий с периодом образования имагинальных органов, характеризуется бурным подъемом кривой дыхания. За два-три дня перед выходом бабочки из куколки дыхательная активность последней снова несколько снижается.

В отличие от летних недиапаузирующих куколок у перезимовавших диапаузированных куколок снижению интенсивности дыхания в начале метаморфоза предшествует его подъем.

3. Дыхательные коэффициенты перезимовавших куколок ниже, чем у летних недиапаузирующих. Они указывают на то, что основным резервом для энергетического обмена в перезимовавших куколках является жир, трансформирующийся в организме в более окисленные соединения.

4. Сопоставление данных об интенсивности дыхания куколок, инкубированных в температурах 15, 20 и 25° С, показывает, что различие в дыхании при температурах 15 и 20° мало заметно. При температуре же в 25° С не только значительно сокращается продолжительность развития куколки, но и довольно резко падает количество кислорода, поглощаемого куколками за весь этот период. Кривая газообмена, даже в период ее наибольшего подъема, не поднимается выше соответствующей точки кривой газообмена куколки, инкубированной при 20°, и не достигает соответствующего уровня кривой газообмена куколки, инкубированной при 15° С.

5. Интенсивность газообмена развивающихся куколок китайского дубового шелкопряда позволяет считать нормальной такую нагрузку инкубационного помещения, при которой на 1 м³ воздуха приходится не более 3000 куколок, т. е. около 20 кг коконов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Squire F. A., Bull. of Entomological Research, v. 27, 1936.—2. Levrat D., Rapport présenté à la chambre de commerce de Lyon. Par la commission administrative, 1897—1898, v. 9, Lyon, 1899.—3. Харуо Аканума, Японский дубовый шелкопряд и китайский дубовый шелкопряд. Токио, 1934 (пер. с японского).—4. Золотарев Е. Х., Доклады Всес. Акад. с.-х. наук им. Ленина, в. 8, 1939.—5. Wigglesworth V. B., Insect Physiology, 1934.—6. Rubner M., Das Problem des Lebensdauer und seine Beziehungen zu Wachstum und Ernährung, München und Berlin, 1908.—7. August Krog, Zeitsch. für Allgemeine Physiologie, Bd. 16, 1914.—8. Pearl K., The rate of living, N. Y., 1928.—9. McArthur and Baillie W. H. T., Journ. exp. Zool., 53, 2, 1929.—10. Щербачков А. П., Биол. журн., 2, 1933, и другие работы.—11. Кожанчиков П. В., Зоол. журн., XVI, в. 1, 1937.—12. Fink E., Journ. Gen. Physiol., 7, 1925.

THE GAS-EXCHANGE OF PUPAE OF THE CHINESE OAK-TREE SILKWORM DEVELOPING WITHOUT DIAPAUSE AND AFTER IT

By E. C. Zolotarev, N. P. Lavrova and L. V. Tokareva

Laboratory of entomology and laboratory of ecology, Institut of Zoology, University of Moscow

Summary

In studying the respiration of pupae of the Chinese oak-tree silkworm (*Antheraea Pernyi* Guer) developing without diapause and after it, the authors came to the following conclusions:

1. The intensity of respiration in the developing pupae of the oak-tree silkworm is in the first place connected with the metamorphosis processes occurring in the pupa itself. In this case the surrounding temperature has only a subordinate significance.

2. At the first stage of the pupae development, corresponding to an energetic histolysis of larval tissues, a gradual decline of gas-exchange is seen to take place. The second stage, coinciding with the formation of imaginal organs is characterised by a sharp rise of the

respiration curve. Two or three days before the moth emergence, the intensity of the pupa respiration is again found to be somewhat decreased.

Unlike summer pupae having no diapause, in those which have overwintered and passed through this stage, the reduction of the respiration intensity at the beginning of metamorphosis is preceded by its rise.

3. The respiratory coefficients of overwintered pupae are lower than in summer pupae developing without diapause. Those coefficients indicate that in overwintered pupae the principal resource for a vigorous exchange is formed of fat which within the organism becomes transformed into more oxidated compounds.

4. A comparison of data obtained on the intensity of respiration in pupae incubated at 15°, 20° and 25°C respectively, shows that respiration at 15° and that at 20° differ but slightly from each other. The picture undergoes an essential change with an incubation of pupae at 25°C. At that temperature not only the length of the development of a pupa into a moth is considerably shortened, but the amount of oxygen consumed by it during all that period is also seen to decrease rather abruptly. The gas-exchange curve even in the period of its greatest increase does not rise higher than the corresponding point on the gas-exchange curve of the pupa incubated at 20°, and does not reach a level corresponding in time of the curve of a pupa kept at 15°C.

5. The intensity of gas-exchange of the developing pupae of the Chinese oak-tree silkworm allows to consider the loading of the incubation room as being a normal one, when there are no more than 3000 pupae, i. e., about 20 kg of cocoons, for one cubic metre of air.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О ЛЕТАЛЬНОМ ДЕЙСТВИИ НИЗКИХ
ТЕМПЕРАТУР НА ГЕТЕРО- И ГОМОИОТЕРМНЫХ ГРЫЗУНОВ

Н. В. Минин

Лаборатория экологии позвоночных ЛГУ (Заведующий проф. Д. Н. Кашкаров)

1. Предисловие

При изучении пределов колебания температур тела грызунов, обитающих в Кунгей-Алатау (Тянь-шань), летом 1937 г., нами было установлено, что многие мышевидные и некоторые более крупные грызуны способны выносить значительные колебания температуры тела. Для тяньшаньских представителей подсем. *Microtinae* (*Stenocranius gregalis*, *Alticola argentata*, *Evotomys prater*, *Ellobius talpinus*) размах колебаний температуры тела равняется 30—35° С. Верхняя критическая температура тела полевок лежит около 44—45° С, нижняя падает до 10—12° С. Даже такой относительно крупный грызун, как *Ochotona guttata*, выносит охлаждение до 13—14° С. Однако наши опыты показали, что при самых благоприятных условиях охлаждения все эти грызуны не выносят более низкого охлаждения, и уже при 10—12° жизненные функции их угасают. С другой стороны, имеется целая группа грызунов, у которых температура тела может падать значительно ниже (до 1—0° С). Такие низкие температуры переносятся грызунами (и другими млекопитающими), впадающими в спячку. В условиях эксперимента нам удавалось охладить значительно ниже 10° С тяньшаньскую мышевку (*Sicista tianschanica*).

Все проведенные эксперименты позволили констатировать, что различие между впадающими и невпадающими в спячку грызунами отчетливо выявляется при охлаждении до температуры 10—12° С, при которой первые впадают в глубокое оцепенение, а вторые погибают.

Является вопрос, какие биологические отличия исследуемых животных вызывают различный результат охлаждения. Для решения этого вопроса нужно учесть изменения, наблюдающиеся в организме под действием низких температур. Мы решили сравнить кровь гомойотермного и гетеротермного грызунов на содержание гемоглобина, количество эритроцитов, предельную кислородную емкость и, наконец, что наиболее существенно, на количественное содержание кислорода и углекислого газа при различных температурах тела. Для осуществления намеченной работы объектами исследования были избраны впадающая в зимнюю спячку лесная соня (*Duromys nitedula*) и не впадающая в спячку туркестанская крыса (*Rattus turkestanicus*).

Намеченные объекты в некоторых районах встречаются в большом количестве в одной и той же зоне. Таким районом массового распространения туркестанской крысы и лесной соны является северная Фергана, зона орехово-яблоневых лесов. Работа проводилась в обширных участках орехово-яблоневых лесов, изобилующих грызунами этих

двух видов (Арсланбобский сельсовет, Базаркурганского района, Киргизской ССР). Сравнительное исследование обитателей одной и той же экологической зоны позволяет избежать различий, которые могут быть вызваны предшествующими условиями жизни. Если биотопные условия местообитаний лесной соны и туркестанской крысы могут быть различными, то по крайней мере высота местности и основные климатические факторы остаются более или менее общими. Крыса является обитателем преимущественно лесов грецкого ореха, тогда как соня чаще всего встречается в яблоневых лесах, где наряду с яблоней произрастает большое количество кустарников (дикая вишня, алча, боярышник и т. д.). Различия условий обитания, следовательно, касаются больше всего особенностей пищевых ресурсов в этих различных биотопах, но не климатических факторов.

В работе принимал участие студент второго курса биологического факультета ЛГУ А. Ф. Шевчук.

2. Методика

Количество гемоглобина сравнивалось с помощью гемометра Сали, подсчет эритроцитов производился в счетной камере Томаса Цейса.

Артериальная кровь бралась из аорты *abdominalis* (венозная из *v. jugularis*) медицинским шприцем и вводилась в пробирку под слой касторового масла, где консервировалась встряхиванием с небольшим количеством ртути. Для предотвращения свертывания крови на дно пробирки вместе с ртутью помещалось несколько капель раствора щавелевокислого натрия. Кровь анализировалась обычным методом в аппарате Ван-Слайка. Для предельного насыщения кислородом через кровь продувался шприцем атмосферный воздух в течение нескольких минут.

Охлаждение производилось смачиванием волосяного покрова тела водой. Температура воздуха и температура воды были достаточно высоки, чтобы не вызывать шока животного, и в таком случае охлаждение приводило к постепенному снижению жизненных функций организма. Такое постепенное снижение жизненных функций организма определялось общим угнетением животного. В предыдущей работе мной были сравнены результаты воздействия водяного и воздушного охлаждения на дыхание *Stenocranius gregalis*. Они были совершенно аналогичны, поэтому в дальнейшем мы пользовались водяным охлаждением как более простым с технической стороны. При охлаждении соны, когда нужно было получить температуру тела ниже 10° (до 1° C), к воде прибавлялось различное количество эфира, пока не достигалась нужная температура. Охлаждение производилось на открытом воздухе в целях избежания наркотического действия эфира на животное. Кроме того, животное помещалось на небольшом ветру, чтобы пары эфира относились в сторону. При охлаждении эфиром и водой голова животного не смачивалась. Только семь животных, охлажденных таким методом, были использованы для взятия проб крови. От трех животных взята венозная кровь и от четырех — артериальная, причем к последним четырем опытам (табл. 5, опыты 6, 7, 8, и 9) были сделаны три контрольных анализа крови соны, находившихся в естественном оцепенении (табл. 5, опыты 10, 11 и 12). Результаты совершенно аналогичны. Лишь в двух случаях (опыты 7 и 8) отмечено более низкое содержание O_2 в артериальной крови, что мы склонны объяснить наркотическим влиянием эфира, несмотря на все принятые меры предосторожности. Температура тела животного падала постепенно до $1-5^{\circ}$ C, также постепенно снижался темп дыхания. По результатам опытов можно судить о том, что постепенное прибавление к воде эфира шока также не вызывало.

3. Нижние детальные температуры тела соны и крысы

Прежде чем приступить к сравнительному изучению крови гомойотермных и гетеротермных грызунов и в частности действия низких температур тела на газовый состав крови, необходимо было установить нижние детальные температуры подошв животных. Для этого была поставлена серия опытов по охлаждению лесной соны и туркестанской крысы.

Лесная соня. При охлаждении сони наблюдается в первый момент очень сильное сопротивление организма, обладающего хорошо развитой химической терморегуляцией. Дыхание быстро учащается, поднимаясь до 200—240 дыханий в минуту (норма 40—60 раз в минуту). Дальнейшее постепенное падение температуры тела тормозит темп дыхания. При снижении температуры тела до 1—4° С дыхание замедляется до одного или нескольких дыханий в минуту (рис. 1). Кривые, изображенные на рис. 1, показывают, что в пределах незначительного отклонения от оптимальных температур соня ведет себя, как

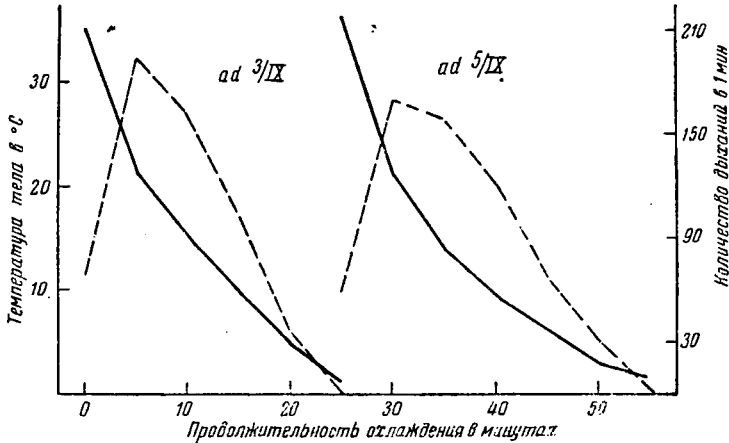


Рис. 1. Изменение температуры тела (сплошная линия) и темпа дыхания (пунктирная линия) у лесной сони при охлаждении

всякое гомойотермное животное: бурно проявляется процесс химической терморегуляции, компенсирующий теплоотдачу. Более сильное отклонение от оптимума вызывает угнетение физиологических функций организма, в частности дыхания, и тогда вступает в действие второй приспособительный механизм — оцепенение. Изменения в поведении и в физиологическом состоянии организма тесно связаны и зависят от температуры тела животного. Общий ход кривых охлаждения во всех случаях совпадает с тем, что дано на рис. 1.

Нормальные температуры тела лесной сони на основании 20 опытов¹ обычно держатся в пределах 35—38° С, при этом животное дышит 40—70 раз в минуту; лишь у сильно возбужденных особей темп дыхания поднимается до 200—240 раз. Как в естественных, так и в клеточных условиях лесная соня является чрезвычайно подвижным зверьком, но при низких температурах среды температура его тела падает до 22—23° С. При таких температурах тела зверек уже менее активен и становится вялым и сонливым. Понижение температуры тела до 18—20° С вызывает легкое оцепенение, при котором зверек принимает позу клубка. При 13—15° С оцепенение усиливается, но темп дыхания остается высоким (иногда до 110—160 дыханий в минуту). Глубокое оцепенение наступает лишь при температуре тела в 10° С и ниже, соответственно сильно снижается темп дыхания (одно или несколько дыханий в минуту), которое становится периодическим. Следует отметить, что не редко, хотя далеко не всегда, периодический характер дыхания наблюдается при более легком оцепенении животного и соответственно при более высоких температурах тела. Таким

¹ Цифровые данные не приводятся в целях экономии места.

образом, данные по охлаждению лесной соны полностью подтверждают вывод, сделанный нами в предыдущей работе (Минин, 1939), что при температуре тела, равной 10—12° С, наступает глубокое оцепенение гетеротермного организма и резкое снижение жизненных процессов. Положительные температуры, лежащие близко к нулю, при быстром охлаждении животного имеют летальное действие. Однако при более медленном охлаждении удавалось снизить температуру тела лесной соны до 1,0° С с сохранением относительно высокого темпа дыхания (11 дыханий в минуту). Во всяком случае нижняя летальная температура тела этого вида лежит около нуля.

Туркестанская крыса дает первую ответную реакцию на охлаждение, такую же, как и лесная сона. Если в спокойном состоянии нормальная температура тела равна 34—38° С и нормальный темп дыхания равен 60 дыханием в минуту, то в начальный момент охлаждения темп дыхания поднимается до 150—170 дыханий в минуту. Заметной разницы в темпе остывания туркестанской крысы и лесной соны констатировать не удалось. Охлаждение при более низких температурах среды дает даже несколько более быстрый темп остывания *Rattus*, чем *Dugomys*. Так, например, при указанных в табл. 1 и 2 условиях охлаждения, которые являются более или менее общими для того и другого вида, туркестанская крыса до 13—15° С остывает за 10—20 минут, тогда как лесная сона за 15—35, иногда даже за 40 минут. Эти данные при учете значительно меньших размеров лесной соны, чем туркестанской крысы, с очевидностью указывают на более сильное сопротивление низким температурам со стороны второго вида. Коренным отличием в поведении этих видов при охлаждении в экспериментальных условиях является своеобразие также и второй фазы остывания, когда наряду с дальнейшим падением температуры тела начинают замедляться жизненные функции организма. У соны в это время, как отмечалось, включается механизм оцепенения, у крысы угнетение химической терморегуляции сменяется патологическим процессом расстройств функциональной деятельности организма.

Низшие летальные температуры тела крысы (по 17 опытам) колеблются в пределах 14—15° С. При этих температурах животное дышит один-два раза в минуту и при незначительном дальнейшем охлаждении погибает. Сравнивая данные по охлаждению соны и крысы, следует еще раз подчеркнуть, что действие низких температур вызывает у обоих видов эффект, идущий в одном направлении. Период химической терморегуляции, хорошо выраженный у впадающих и не впадающих в спячку грызунов, при уклонении температуры тела от нормальной сменяется угнетением физиологического состояния организма, причем это угнетение при более или менее одинаковых условиях охлаждения сказывается более сильно у крысы, чем у соны. Дальнейшее снижение температур у туркестанской крысы вызывает летальный эффект, у лесной соны наступает очень глубокое оцепенение, при котором понижение жизненных функций является совершенно нормальным процессом.

Сравнивая результаты охлаждения грызунов Северной Ферганы и Тянь-шаня (Купгей-Алатау), мы приходим к следующим выводам:

1. Летальная температура тела туркестанской крысы лежит на 3—4° С выше, чем летальная температура тяншаньских, не впадающих в спячку грызунов (*Stenocranius gregalis*, *Ellobius tolpinus*, *Evoptomys frater*, *Alticola argentata Northingtoni*). Это различие может быть объяснено более крупными размерами и, повидимому, южным происхождением туркестанской крысы. Как в Индии (по южным склонам Гималайских гор), так и в Средней Азии эта крыса чаще всего обитает в долинных или зональных широколиственных лесах из грецкого

ореха, следовательно, встречается на территориях с мягким, теплым и влажным климатом.

2. В поведении тыншаньской мышевки и лесной сони наблюдается полная аналогия при охлаждении. Слабое оцепенение начинается уже при понижении температур тела до 18—20° С, сильное оцепенение наступает при понижении температуры тела до 10—12° С и ниже.

4. Сравнение некоторых элементов крови туркестанской крысы и лесной сони

При наблюдении за поведением охлажденного организма бросается в глаза необычайно глубокое дыхание на ряду с очень небольшим количеством вдохов в минуту. Животное делает несколько глубоких и продолжительных вдохов на один выдох. Нередко после многократных коротких вдохов, число которых колеблется от 2—3 до 9—11, следует один выдох. В общем создается впечатление, что организм не способного к оцепенению грызуна при охлаждении погибает от удушья. Это наблюдение ставит перед нами вопрос, нет ли различий в структуре крови крысы и сони и прежде всего в количестве тех элементов, которые ближайшим образом связаны с функцией транспортировки кислорода, т. е. в количестве эритроцитов и гемоглобина.

Результаты анализа крови показывают чрезвычайно большие индивидуальные колебания количества эритроцитов и гемоглобина у обоих исследованных видов (табл. 1). Особо следует подчеркнуть, что минимальное количество эритроцитов и гемоглобина наблюдается у молодых особей, едва переходящих к самостоятельному образу жизни.

Таблица 1. Колебание количества эритроцитов в крови сони и крысы

Количество эритроцитов (в млн.) на 1 мм ³	3,25	4,75	6,25	7,75	9,25	10,75	12,25	13,75	N
Число случаев:									
у сони	0	8	12	10	8	2	2	2	44
у крысы	3	5	10	12	6	1	1	1	39

Алгебраическая обработка этих рядов дает следующие величины: а) для сони $M = 7\,681\,900$ эритроцитов на 1 мм³ крови при $\sigma = \pm 2\,371\,000$, $eg\ M = \pm 0\,241\,000$ и $eg\ \sigma = 0\,170\,500$; б) для крысы соответственно $M = 7\,211\,500$, $\sigma = \pm 2\,240\,000$, $eg\ M = \pm 0\,241\,900$ и $eg\ \sigma = \pm 0\,171\,000$. Сравнение средних величин для сони и крысы

по формуле $\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{eg\ M_1^2 + eg\ M_2^2}}$ дает разницу 1,37. Сравнение

величин σ по аналогичной формуле дает разницу 0,54. Таким образом следует считать средние величины для количеств эритроцитов на 1 мм³ крови туркестанской крысы и сони неразличимыми.

Данные о количестве гемоглобина крови тех же форм приводятся в табл. 2.

Статистическая обработка этих рядов дает следующие числовые значения: а) для сони $M = 42,800$ при $eg\ M = \pm 0,752$ и $\sigma = \pm 7,054$ при $eg\ \sigma = \pm 0,532$; б) для крысы $M = 42,600$ при $eg\ M = \pm 0,678$ и $\sigma = \pm 6,360$ при $eg\ \sigma = \pm 0,479$. Сравнение величин M дает разницу 0,2, а величин σ 0,97. Следовательно, и в количестве гемоглобина различий не наблюдается.

Таблица 2. Колебание количества гемоглобина в крови сони и крысы

Количество гемоглобина, в % по Сали	28	32	36	40	44	48	52	56	N
	Число случаев:								
у сони	0	4	6	12	16	4	4	4	40
у крысы	2	3	4	5	15	6	5	0	40

Из этих анализов следует, что количество эритроцитов и гемоглобина испытывает сильные индивидуальные колебания как у впадающих, так и у не впадающих в спячку грызунов. Средние величины не различаются, т. е. среднее количество эритроцитов равно приблизительно 7 200 000—7 600 000 на 1 мм³, а среднее количество гемоглобина 42,6—42,8% по Сали.

Анализ крови охлажденных организмов на те же элементы показывает, что понижение температуры тела не влияет на количество эритроцитов и гемоглобина. Полученные величины лежат в секторе наибольших частот биометрического ряда.

5. Сравнение газового состава крови крысы и сони при различных температурах тела

Одним из существенных факторов, определяющих кислородную нагрузку крови, является ее кислородная емкость (табл. 3).

Таблица 3. Кислородная емкость крови туркестанской крысы

Пол	Возраст	Количество в объемн. %		Пол	Возраст	Колич. в объемн. %	
		CO ₂	O ₂			CO ₂	O ₂
♀	subad .	16,0	19,0	♀	ad. . .	08,0	22,0
♀	ad. . .	10,0	19,0	♀	ad. . .	06,5	22,0
♀	ad. . .	13,0	19,4	♀	ad. . .	03,8	22,2
♀	ad. . .	14,0	20,0	♀	subad. .	04,0	23,0
♀	subad. .	13,0	20,0	♀	subad. .	05,0	23,0
♀	subad. .	10,0	20,0	♀	ad. . .	05,0	23,0
♂	ad. . .	08,0	20,5	♂	ad. . .	09,5	24,9

Как видно из табл. 3, кислородная емкость крови, взятой у крыс с нормальной температурой тела и проанализированной при комнатной температуре, колеблется от 19,0 до 24,9 объемного процента. Колебания предельной кислородной емкости отчасти объясняются колебанием количества углекислоты в соответствующих пробах крови. Средняя предельная кислородная емкость крови для этого вида на основании 14 анализов равна 21,3 объемного процента.

Предельно окисленная кровь при комнатных температурах, взятая от охлажденных до 14—15° С крыс, на основании 6 анализов (2 ♀♀ и 4 ♂♂) дает кислородную емкость, равную 21,8. Следовательно, можно констатировать только незначительное повышение предельной кислородной емкости крови охлажденных крыс.

Предельная кислородная емкость крови сони при нормальной тем-

пературе тела на основании 6 опытов (2 ♀♀ и 4 ♂♂) равна 22,0, при пониженной температуре до 15° С равна 21,7 (1 ♂ и 2 ♀♀).

Таким образом, можно сделать вывод, что кислородная емкость крови, взятой у нормальных и охлажденных животных и проанализированной при комнатной температуре, не различается.

Туркестанская крыса. Артериальная кровь крысы при нормальных температурах тела, на основании 9 опытов (6 ♂♂ и 3 ♀♀), содержит 19,4 объемного процента кислорода и 20,1% углекислоты. Артериальная кровь охлажденных крыс до 14—15° С содержит 36,9% углекислоты и 19,1% кислорода (на основании 19 опытов — 13 ♂♂ и 6 ♀♀). Следовательно, анализ артериальной крови нормальных и охлажденных до 14—15° С крыс обнаруживает, что количество кислорода крови остается более или менее постоянным, тогда как количество углекислоты сильно увеличивается при охлаждении (табл. 4).

Таблица 4. Содержание углекислоты в артериальной крови крыс

Крысы, охлажденные до 14—15° С					Крысы нормальн.			
п о л	возраст	колич. СО ₂	п о л	возраст	колич. СО ₂	п о л	возраст	колич. СО ₂
♀	ad. . .	50,0	♂	ad. . .	34,0	♂	ad. . .	22,5
	ad. . .	45,0		ad. . .	33,5		ad. . .	21,5
	ad. . .	44,5		ad. . .	33,0		subad. . .	21,0
	ad. . .	44,0		ad. . .	32,0		ad. . .	20,0
	ad. . .	43,0		ad. . .	31,5		ad. . .	20,0
	ad. . .	40,5		ad. . .	31,0		ad. . .	20,0
	ad. . .	40,0		subad. . .	30,0		ad. . .	19,0
	subad. . .	39,5		ad. . .	29,5		ad. . .	18,5
	ad. . .	38,5		ad. . .	23,5		ad. . .	18,0
	ad. . .	38,0						

Из таблицы видно, что количество СО₂ в артериальной крови крысы при нормальной температуре тела колеблется от 18 до 22,5% при средней величине 20,1%. Количество СО₂ в артериальной крови охлажденных крыс сильно колеблется (от 23,5 до 50%), но всегда значительно выше, чем у нормальных крыс, причем при охлаждении до 14—15° С среднее количество СО₂ артериальной крови равно 36,9% (рис. 2).

Венозная кровь дает такую же картину. На основании 13 анализов (12 ♂♂ и 1 ♀) венозная кровь крысы при нормальных температурах тела содержит 9,3% кислорода и 28,9% углекислоты; венозная кровь охлажденных крыс содержит 12,5% кислорода и 39,5% углекислоты (8 опытов — 7 ♂♂ и 1 ♀).

Можно констатировать, что кислородная нагрузка артериальной крови остается постоянной, тогда как кислородная нагрузка венозной крови несколько возрастает (рис. 2). Следовательно, утилизация кислорода тканями несколько снижается, но пропорционально значительно меньше, чем снижение темпа дыхания и сердцебиения. Артериальная кровь насыщается углекислотой значительно больше, чем венозная. Следовательно, значительно уменьшается абсолютное и в особенности относительное количество выделяемой в легких углекислоты. Если при переходе от нормальной к пониженной температуре тела утилизация кислорода снижается от 10,2 (или от 52,3% всего О₂ артериальной крови) до 6,6% (т. е. до 34,5%), то при тех же условиях

выделение CO_2 в легких уменьшается от 8,8% (т. е. 30,5% всей CO_2 венозной крови) до 2,6 (т. е. до 6,9%). Следовательно, абсолютная утилизация циркулирующего в крови кислорода снижается при охлаждении приблизительно на 35,5%, а относительная — на 34,0%; абсолютное выделение циркулирующей в крови углекислоты в легких снижается на 70,5%, а относительное — на 77,3%.

Лесная туркестанская соня. Артериальная кровь сони при нормальной температуре тела содержит 22,7 объемного процента кислорода и 21,7% углекислоты (на основании трех опытов). При охлаждении до 10—13° С количество кислорода на основании пяти

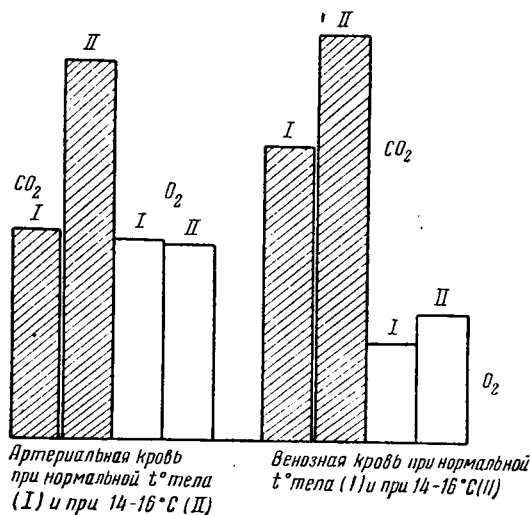


Рис. 2. Содержание CO_2 и O_2 в крови туркестанской крысы при различных температурах тела

опытов 2 ♀♀ и 3 ♂♂) остается более или менее постоянным, тогда как количество углекислоты увеличивается. При еще более глубоком охлаждении количество углекислоты резко увеличивается, хотя и не

Таблица 5. Содержание кислорода и углекислоты в крови туркестанской сони (возраст ад.)

Пол	Температура тела, °С	Число дыханий в минуту	CO_2	O_2	Примечание
♀	13,0	120	29,8	21,6	Охлаждение водой
	13,0	120	25,2	24,4	
	12,2	80	29,0	21,0	
	11,5	169	26,3	20,2	
	10,0	40	25,0	26,9	
♀	7,5	12	35,0	19,8	Охлаждение водой + эфир
	2,0	6	34,5	13,0	
	1,6	1	35,0	12,2	
	6,0	11	38,0	19,1	
♂	—	—	37,8	19,0	Естественное одо- шение (периоди- ческое дыхание)
	—	—	38,0	18,4	
	—	—	38,4	18,8	

в такой степени, как у крысы при 14—15° С. Количество кислорода при охлаждении сони ниже 10° С несколько сокращается (табл. 5).

Из таблицы видно, что при охлаждении сони до 10—13° С артериальная кровь содержит около 23% кислорода и около 27% углекислоты. При этом темп дыхания остается нормальным для сони. Охлаждение до 1—7,5° С приводит к увеличению углекислоты до 35,6% и некоторому сокращению количества кислорода (до 16,0%), дыхание при этом падает до 1—12 дыханий в минуту.

Таким образом, изменение газового состава артериальной крови сони при охлаждении можно представить в общем по следующей схеме. При охлаждении до 10—13° С артериальная кровь насыщается углекислотой при относительно неизменном количестве кислорода; при охлаждении ниже 10° С количество углекислоты резко возрастает; количество кислорода несколько падает, что объясняется, повидимому, действием эфира как наркотика.

Большой интерес представляют три последних опыта. Анализ артериальной крови сони, находившихся в естественном оцепенении, обнаруживает относительно высокий процент содержания кислорода и высокий процент содержания углекислоты. Дыхание было периодическим, т. е. после непродолжительного апноэ (от нескольких десятков секунд до нескольких минут) следовало полипноэ, с совершенно нормальным темпом дыхания. В общем, несомненно, существует некоторая зависимость между продолжительностью апноэ и количеством дыханий в полипноэ, но в одних случаях «синхронность» обнаруживают предшествующие апноэ с последующим полипноэ, в других наоборот.

Газовый состав артериальной крови сони, находящейся в естественном, неглубоком, оцепенении (дыхания 8—15 в 1 минуту), характеризуется высоким содержанием CO₂ (38,1%) и относительно нормальным содержанием O₂ (18,7%).

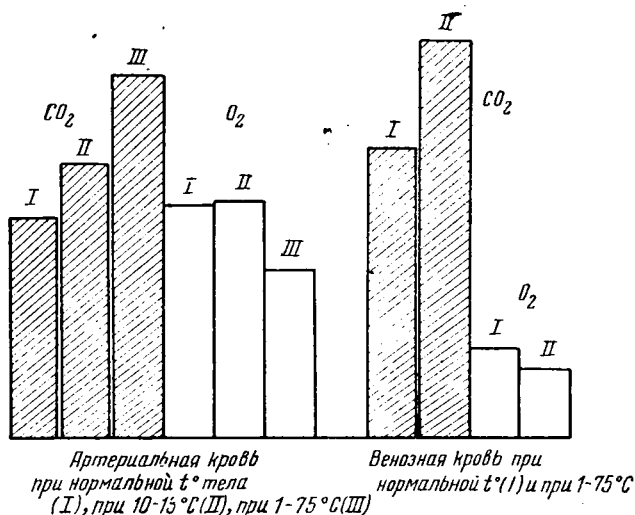


Рис. 3. Содержание CO₂ и O₂ в крови лесной сони при различных температурах тела

Венозная кровь лесной сони при нормальной температуре содержит 28,7% CO₂ и 8,5% O₂ (на основании четырех опытов — 3 ♂♂ и 1 ♀). При охлаждении до 1—5° С количество CO₂ возрастает до 38,9%, а количество кислорода уменьшается до 7,2% (на основании трех опытов) (рис. 3). Утилизация кислорода тканями при нормальной

температуре выражается 14,1 объемного процента, или 62,4% из всего циркулирующего в артериальной крови кислорода. Выделение CO_2 в легких равно 7,0 объемного процента, или же 24,4% всей циркулирующей в венозной крови углекислоты. У сонли, охлажденной до $1-7,5^{\circ}\text{C}$, абсолютная утилизация кислорода равна 8,8 объемного процента, относительная — 55,0% всего кислорода артериальной крови; абсолютное выделение CO_2 снижается до 3,9 объемного процента, или до 10% всей углекислоты венозной крови. Следовательно, с понижением температуры тела до $1-7,5^{\circ}\text{C}$, абсолютная утилизация O_2 снижается на 37,6% и относительная — на 11,9%, что объясняется, повидимому, влиянием эфира. При тех же условиях абсолютное выделение углекислоты снижается на 44,3% и относительное — на 60%.

6. Обсуждение

Давно известен факт, что температура тела пойкилотермных животных строго следует температуре среды. Интенсивность процессов обмена у таких животных находится в прямой зависимости от температуры тела и, следовательно, температуры среды (Пфлюгер (Pflüger, 1877); Молешот (Moleschott, 1857); Шульц (Schulz, 1877) и др.).

При 33°C интенсивность обмена лягушки равна интенсивности обмена млекопитающих, наблюдающейся при 37°C (Шульц, 1877). То же отмечено Пфлюгером для ящерицы. Исследования последних лет, однако, показывают, что строгой прямой пропорциональности между интенсивностью обмена пойкилотермных и температурами среды не существует (Крог, Озарно де Альмейда, Doutecheff L. et Ch. Kayser, 1936). Следовательно, элементы химической терморегуляции имеются уже у пойкилотермных, хотя они, повидимому, не имеют пока экологического значения. Химическая терморегуляция приобретает большое экологическое значение лишь у гомойотермных и гетеротермных животных в связи с наличием физической терморегуляции. До самого последнего времени не было сравнительных данных по развитию механизма терморегуляции у гомойотермных и гетеротермных грызунов, а широко распространено мнение, что гетеротермные животные (т. е. обладающие способностью оцепенения) имеют менее совершенную терморегуляцию, базировалось на косвенных соображениях. Однако сравнительно-физиологические исследования А. Д. Слонова показывают, что терморегуляция у впадающих в спячку грызунов (например *Cricetus cricetus*) так же хорошо развита, как и у гомойотермных (*Sciurus vulgaris*, *Apodemus agrarius*, *Histrix hirsuti rostris* и др.) (А. Д. Слонов, 1938). Во всяком случае следует отметить, что совершенно не изучен вопрос о соотношении гетеротермии со степенью развития терморегуляции. Это затрудняет также решение вопроса о происхождении спячки, во время которой и проявляется гетеротермия. Определение низких температур среды, при которых животные поддерживают нормальную температуру тела, произведено лишь для гомойотермных животных (И. Джайа и С. Джелинео, 1935). Так, для воробьиных птиц они колеблются от -30°C (зеленушка, воробей) до -40°C (щогол, жаворонок); для голубей эта температура равна -85° , домашних уток -90° , гусей -100° , крысы -25° , зайцев -45° , собак -160°C . Эти данные показывают, что многие из указанных животных способны выдерживать такие низкие температуры среды, которые в естественном экологическом окружении их не встречаются. Интенсивность обмена, являющегося базой для химической терморегуляции, также зависит от температур, предварительно действовавших на организм (С. Джелинео, 1933). Значительные колебания температуры тела отмечены для многих гетеротермных животных [Валентин (Valentin, 1857); Пембрей (Pembrey, 1895); Нагай (Nagai, 1909); Раль, 1932; Калабухов, 1936 и др.]. В последнее время точные наблюдения над колебаниями температуры тела у гомойотермных животных (Стрельников, 1933; Минин, 1939) показывают, что существуют условия, подавляющие процесс терморегуляции у млекопитающих. У гетеротермных таким условием является оцепенение. Наблюдения Валентина показывают, что, чем глубже оцепенение, тем более пойкилотермным становится животное. Терморегуляция гомойотермных животных может быть подавлена низкими температурами среды, особенно при выключении защитного значения волосяного покрова.

Вторую фазу охлаждения гетеротермных и гомойотермных животных освещают наши данные, полученные при охлаждении сонли и крысы. Падение температур тела у сонли сопровождается относительно медленным понижением жизненных функций. У крысы понижение температуры носит явно патологический характер. По исследованиям Дюбуа (Dubois), Эндреса

(Endres, 1924), Нагаи (1909), Фердмана (1936) и др. известно, что у гетеротермных животных во время оцепенения наблюдаются существенные изменения в обмене веществ, в частности чрезвычайно сильно понижается дыхательный коэффициент и значительно возрастает количество углекислоты в крови, в связи с чем, повидному, повышается кислотность крови (Эндрес, 1924). Для пойкилотермных позвоночных (амфибий) отмечен факт понижения кислотности во время спячки и в особенности во время пробуждения [Полиманти (Polimanti, 1936)]. Для рыб имеются данные, которые показывают, что количество CO_2 в крови не увеличивается при охлаждении животного (см., например, В. С. Ивлев, 1938). Физиологические изменения, которые наблюдаются во время спячки у млекопитающих, иногда истолковываются как возможная причина самого оцепенения. В частности, особое внимание в этом отношении обращалось на высокий процент содержания CO_2 в крови оцепеневшего животного. Дюбуа (1846) давал вдыхать сурку воздух, содержащий 45% CO_2 , и тем вызывал у него «спячку».

Однако остается совершенно недоказанным, что специфические причины оцепенения тождественны наркотическому действию углекислоты. На основании данных Эндреса (1924), наоборот, следует считать, что увеличение количества CO_2 во время спячки не имеет решающего специфического действия и является лишь сопутствующим моментом понижению температуры тела во время оцепенения животного. Увеличение количества углекислоты в крови оцепеневшего животного (*Cricetus cricetus*) происходит за счет возрастания 190% физически растворенной и на 35% химически связанной CO_2 . Увеличение же концентрации физически растворенной углекислоты обуславливается главным образом на большой растворимости CO_2 при низких температурах тела и лишь очень незначительная часть — на увеличении напряжения CO_2 . Повышение химической способности крови связывать CO_2 объясняется уменьшением константы диссоциации оксигемоглобина при падении температуры тела. В итоге напряжение CO_2 в крови во время оцепенения если и возрастает, то в самой незначительной степени. И повидному, даже при большей чувствительности тканей к наркотическому действию CO_2 при низких температурах наркотическое действие углекислоты на организм не наблюдается. Наконец, наши наблюдения над изменением химического состава крови гомойотермных животных (*Rattus turkestanicus*) делают совершенно невероятной возможность оцепенения у гомойотермных животных при насыщении их крови углекислотой, так как понижение температуры сопровождается здесь еще большим накоплением углекислоты, чем у гетеротермных животных. Следовательно, количество CO_2 является лишь индикатором, который показывает степень отклонения от нормы физиологического состояния охлажденного животного: чем выше процент содержания CO_2 , тем вероятнее наступление летального исхода.

Таблица 6. Газовый состав крови лесной сон и туркестанской крысы при различных температурах тела

Кровь	Температура тела, °C	Соня		Крыса		Примечание
		CO_2	O_2	CO_2	O_2	
Артериальная . .	36—38	21,7	22,6	20,1	19,4	Для крысы условия летальные Спячка естественная
»	10—15	27,0	23,0	36,9	19,1	
»	1—75	35,0	16,0	—	—	
»	?	38,1	18,7	—	—	
Венозная	36—38	28,7	8,5	28,9	9,3	Для крысы условия летальные
»	14—15	?	?	39,5	12,5	
»	1—75	38,9	7,2	—	—	

Из табл. 6 видно, что понижение температуры тела вызывает изменения, идущие в одном направлении у гетеротермных и гомойотермных грызунов. В том и другом случае происходит накопление CO_2 с понижением температуры тела, причем у крысы этот процесс идет значительно быстрее, чем у сон. На содержание кислорода в артериальной крови понижение температуры тела не оказывает существенного влияния. У крысы при охлаждении до 14—15° C наблюдается некоторое снижение утилизации кислорода тканями

и, следовательно, некоторое повышение содержания его в венозной крови. На основании этих данных можно сказать, что гетеротермные грызуны могут переносить охлаждение до 1° С. Кровь экспериментально охлажденного зверька до 1—7,5° С и находящегося в естественном оцепенении очень слабо различается по количеству содержащихся газов. Таким образом, из этой таблицы следует, что понижение температуры тела крысы до 15° С является глубоко патологическим процессом, при котором она, как и другие гомойотермные животные, неизбежно погибает; понижение температуры тела сони ниже 10° С вызывает состояние оцепенения: количество CO₂ в крови не превышает количества ее в крови животных, находящихся в естественном оцепенении.

В экспериментальных условиях охлаждения изменение количества CO₂ не стоит в прямой зависимости от температуры тела, а связано с темпом дыхания животного. Дыхание, как и другие физиологические функции, у гомойотермных и гетеротермных грызунов испытывает различную степень угнетения при одних и тех же температурах тела. Зависимость количества CO₂ в артериальной крови от темпа дыхания видна из табл. 7.

Т а б л и ц а 7

Температура, °С	Коэффициент растворимости в воде	Содержание CO ₂ в артер. крови		Колич. дыханий в минуту	
		сони	крысы	сони	крысы
35	0,592 (0,511) ¹	0,217	0,201	40—200	60—120
15	1,019	?	0,369	?	1—20
10	1,194	0,270	—	20—60	—
5	1,424	0,350	—	1—10	—

¹ Коэффициент растворимости CO₂ в цельной крови млекопитающих при 35° С.

Тот факт, что резкое повышение количества CO₂ в артериальной крови у сони и крысы наблюдается при различных температурах тела, но при одинаковом темпе дыхания, указывает, что решающее значение имеет темп дыхания. Большой интерес для решения этого вопроса представляет изучение влияния низких температур тела на буферность крови.

7. Заключение

Газовый состав крови, так же как темп дыхания, произвольные движения и т. д., подвержен действию низких температур у гомойотермных и гетеротермных грызунов. Угнетение организма низкими температурами сказывается в подавлении темпа дыхания и накопления CO₂ в артериальной и венозной крови, причем этот процесс у гомойотермных грызунов наступает быстрее, чем у гетеротермных. У первых уже при температуре тела 10—15° С кровь насыщается углекислотой настолько, насколько она насыщается у вторых при температуре тела, близкой к нулю. Это связано с более сильным подавлением всех физиологических функций (и в частности дыхания) низкими температурами у гомойотермных форм. Сравнивая действие температур на функции различных групп организмов, мы находим существенные различия, но при этом мы вскрываем лишь то, как протекает этот процесс у одних и других форм, тогда как причины различия остаются невыясненными. Различное поведение гомойотермных и гетеротермных грызунов при понижении температуры тела можно пока лишь объяснить в самой общей форме, исходя из теории Дарвина. С этой точки зрения спячка как понижение жизнедеятельности организма до минимума является весьма целесообразным признаком

в условиях такого ландшафта, где сезонный ритм развития очень сильно выражен (степи, широколиственные леса с опадающей лиственной и др.). И действительно, именно в этих условиях встречается максимальное количество гетеротермных грызунов (в широколиственных лесах *Muscardinidae*, в степях *Dipodidae*, *Cricetus*, *Citellus*, *Marmota* и мн. др.). Оцепенение пойкилотермных животных тоже является таким состоянием, при котором обмен веществ находится на уровне физиологического минимума (Taucher F., 1936). К сожалению, некоторые авторы противопоставляют эти два подхода к изучению причин спячки. Так, например, Е. А. Татаринов (1931) считает, что понимание спячки как защитного фактора, необходимого для переживания неблагоприятных условий (холод, недостаток корма и т. д.), является телеологическим и что такое понимание «в сущности ничего не говорит о механизме этого явления и не открывает причин, заставляющих действовать этот механизм, превращающий теплокровное животное в пойкилотерма с чрезвычайно низкими жизнеотправлениями различных органов и систем». Однако в той же статье Е. А. Татаринов приводит точку зрения Мерцбахера, что причину спячки нужно искать в особенностях истории этих групп, и этот подход не следует противопоставлять исследованиям физиологического механизма спячки, которые раскрывают картину, как спячка осуществляется.

Н. И. Калабухов связывает происхождение спячки млекопитающих с похолоданием в конце третичного времени; он даже считает возможным, что гибель гигантских рептилий меловых и юрских периодов и гибель млекопитающих ледникового периода была связана с отсутствием у них зимней спячки. Современное распространение гомойотермных и гетеротермных животных, а также все экспериментальные исследования над действием низких температур на них показывают, что спячка не является приспособлением к низким температурам, и даже скорее наоборот,— в ледниковое время гетеротермные грызуны испытали более сильное прямое и косвенное отрицательное влияние низких температур, чем гомойотермные.

По исследованиям Джелинео (1933) лишь очень низкие температуры способны вызвать подавление терморегуляции у гомойотермных животных. Таких температур для многих животных в природе практически не встречается. Спячка гетеротермных животных происходит, как известно, при температурах от 0 до 18—22° С. При температурах, близких к нулю, гетеротермное животное просыпается [Валентин Барков (Barkow), Лорль (Löhrle H., 1936) и др.]. Низкие температуры (ниже 0), следовательно, более губительны для гетеротермных, чем для гомойотермных животных. Сильное потеснение широколиственных лесов и степей в ледниковое время также отрицательно влияло на гетеротермных животных, связанных с этими ландшафтами.

Наконец, известно, что одни и те же температурные условия в природе у форм, не обладающих приспособлением к добыче пищи зимой, вызывают спячку, у форм, обладающих такими приспособлениями, спячки не вызывают, хотя и те и другие близко родственны и являются гетеротермными. Б. С. Виноградов (1938) установил, что тушканчики (*Dipus sagitta* и *Paradipus stenodactylus*) зимой не впадают в оцепенение и добывают пищу, лазая по кустарникам. Другие же тушканчики и даже те же самые (например, *Dipus sagitta*) там, где они не могут добывать пищу, впадают зимой в оцепенение.

Этот факт еще раз подчеркивает необходимость введения термина, который объединял бы всех гомойотермных животных, обладающих способностью оцепенения. Уже неоднократно отмечалось, что термин «зимняя спячка» очень неудачно применяется как синоним «оцепенения», так как существуют формы с легкой спячкой. Кроме того, известно, что спячка наблюдается также у пойкилотермных живот-

ных. Поэтому, когда мы говорим о зимующих животных, мы должны иметь в виду всех животных, как гомойотермных, так и пойкилотермных, перезимовывающих в состоянии оцепенения. Наоборот, гомойотермных животных, способных к оцепенению, но не впадающих в зимнюю спячку, мы не можем характеризовать как зимующих. Поэтому в настоящей статье я употребляю термин «гетеротермные животные», разумея под этим всех гомойотермных животных, обладающих способностью оцепенения. Таким образом, все животные разделяются на три группы: пойкилотермных, гетеротермных и гомойотермных.

Термин «гетеротермные животные» был применен Химмером (Himmer) к насекомым, которые способны удерживать температуру тела выше температуры среды, находясь в скоплениях (пчелы, осы и т. д.). Ф. С. Боденгеймер (1934) отметил неудачное применение данного термина, так как активная терморегуляция у насекомых не доказана.

Известно, что и другие пойкилотермные животные обладают элементами химической терморегуляции, но принципиального значения это не имеет, потому что отсутствие физической терморегуляции лишает их способности поддерживать внутреннюю температуру, отличную от температуры окружающей среды. Различие же между обладающими и необладающими способностью оцепенения гомойотермными животными имеет принципиальную разницу, и поэтому первых следует выделить в особую группу гетеротермных животных. И. Д. Стрельников (1933) предлагает термин «гетеротермные животные» распространить также на гомойотермных животных, у которых колеблется температура тела (например, полевки). Такое толкование гетеротермии лишает это понятие принципиальной разницы от гомойотермии. Гомойотермные животные могут быть более совершенными или менее совершенными, но если они не способны к оцепенению, то они не являются гетеротермными.

Гетеротермия и гомойотермия с нашей точки зрения являются двумя различными путями эволюции. Эти два пути намечены уже у однопроходных млекопитающих. Насколько можно судить по старым наблюдениям (Ленденфельд, 1886; Миклуха-Маклай, 1883; Земон, С. И. Мартин, 1901), у ехидны температура тела сильно колеблется, и это животное обладает способностью оцепенения, впадая в зимнюю спячку на три-четыре самых холодных месяца, т. е. оно, следовательно, является типичным, хотя и весьма примитивным гетеротермным животным. Утконос же, наоборот, имеет хотя и относительно низкую температуру тела (около 24°C), но более или менее постоянную и в спячку не впадает. Следовательно, это одно из самых примитивных гомойотермных животных.

8. Выводы

1. Нижняя критическая температура тела туркестанской крысы равна $13-14^{\circ}\text{C}$, лесной сонни $1-0^{\circ}\text{C}$.
2. Различия в морфологических элементах крови этих видов не наблюдается. Количество эритроцитов у того и другого вида равно $7\,200\,000-7\,600\,000$ на 1 мм^3 , и среднее количество гемоглобина по Сали $42,6-42,8\%$. Индивидуальные колебания количества эритроцитов и гемоглобина очень сильны.
3. Кислородная емкость крови этих видов существенно не различается: туркестанская крыса — $21,3-21,8$, лесная соння — $21,7-22,0$.
4. Низкие температуры тела вызывают накопление CO_2 в артериальной и венозной крови, причем накопление идет быстрее у крысы, чем у сонни. У крысы при $13-14^{\circ}\text{C}$ артериальная кровь содержит

объемных 36,9% CO₂, у сони при 10—12° С — только 27,0% и при 1—7,5° С — 35% CO₂. Количество CO₂ в артериальной крови не связано с различной растворимостью этого газа в крови при различных температурах, а зависит от темпа дыхания.

5. Количество кислорода при понижении температуры тела артериальной крови не снижается. Коэффициент поглощения кислорода тканями несколько падает.

6. Понижение температуры тела ниже 10—13° С у гомойотермных грызунов вызывает летальный исход, у гетеротермных — глубокое оцепенение с понижением всех функций. Различие в темпе накопления CO₂ в крови крысы и сони при охлаждении не раскрывает нам причин различного отношения этих видов к низким температурам. Эти причины можно понять пока лишь в общей форме с позиций теории Дарвина, учитывая различие истории этих видов.

Гомойотермных животных, обладающих способностью оцепенения, следует выделить в особую группу — «гетеротермных животных». Термин «зимуспящие» не удовлетворяет нас, потому, что: 1) зимуспящими могут быть также пойкилотермные животные, 2) некоторые гомойотермные животные, способные к оцепенению, не являются зимуспящими (*Dipus sagitta* и *Paradipus stenodactylus* в условиях среднеазиатских пустынь).

Таким образом, следует различать три группы животных: 1) гомойотермные с более или менее постоянной температурой, 2) пойкилотермные (с температурой, зависящей от условий среды) и 3) гетеротермные (в активном состоянии имеют более или менее постоянную температуру тела, но обладают способностью оцепенения, и во время спячки температура тела зависит от температуры среды; зависимость выражена сильнее при более глубоком оцепенении).

ЛИТЕРАТУРА

1. Бабенышев, Зоол. журн., XVIII, в. 3, 1938.—2. Баржековский С. Е., Михайлов В. В. и Коломнеченко М. А., Биохем. журн., XI, № 3, 1938.—3. Barlow H. C. L., Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich, Berlin, 1846.—4. Баркрофт, Архитектоника физиологических функций животного организма.—5. Bodenheimer F. S., Zool. Jhrb. Abt. Syst. kol., Bd. LXVI, H. 1—2, 1934.—6. Васнецов В. В., Зоол. журн., XVIII, в. 4, 1936.—7. Виноградов Б. С. и Стальмакова В. А., Природа, 1937.—8. Джайа И. и Желинео С., Glas Sriske Kraljevске Академие, CLXVI, Перв. разряд 82, 1935.—9. Он же, там же, 1935.—10. Он же, там же, CLVIII, 78, 1933.—11. Желинео С., Приготовление термогенезе на топлотну средину (Прилог изучавану енергетике хомеотерма). Пособна Издања Књига, XCVII, 1933.—12. Douteff L. et Rauser Ch., C. r. Soc. Biol. 121, 1456—1458, 1936.—13. Он же, C. r. Soc. Biol. 201, 474—476, 1935.—14. Endres G., Zeitschr. auf ges. Exper. Mediz., Bd. 43, H. 3—4, 1924.—15. Ивлев В. С., Зоол. журн., XVII, в. 4, 1938.—16. Калабухов Н. И., Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. нов. серия, XVII, в. 3, 1938.—17. Калабухов Н. И. и Раевский, Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. 13, в. 3, 1934.—18. Калабухов Н. И. Спячка животных, Биомедгиз, 1936.—19. Кожанчиков П. В., ДАН, III (VIII), № 8, 1935.—20. Он же, Зоол. журн., XI, в. 2, 1936.—21. Colasanti G., Arch. für die gesamte Physiol. d. Mensch. und d. Thiere, 14, I, 1877.—22. Löhrli H., Z. Morphol. Ökol., 32, 47—66, 1936.—23. Лукьянова В. С., Зоол. журн., XVII, в. 4, 1938.—24. Martin C. I., Proc. of the Royal Society, LXVIII, № 447, 1901.—25. Merzbacher L., Ergebn. Physiologie, 3 Jah., 2 Abt., 1904.—25. Минин Н. В., Вопросы экол. и биоценолог., № 5—6, 1939.—27. Moleschott Jac., Ueber den Einfluss der Wärme auf die Kohlensäure Ausscheidung der Frösche. Untersuch. z. Naturlehre. d. Menschen u. d. Thiere, Bd. 2, H. 3, 1857.—28. Nagai H., Zeitschr. für Allgem. Physiol., 9, 243, 1909.—29. Pembreu M. S., Journ. of Physiology, v. XVIII, 1895.—30. Pflüger E., Arch. f. d. gesamte Physiol. d. Menschen u. d. Thiere, 14, 1, 1877.—31. Polimanti O., Protoplasma, V. XXV, II, 3, 1936.—32. Постникова Л. К., Зоол. журн., XVII, в. 4, 1938.—33. Потапов В. Д., Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., XIV, в. 4, 1935.—34. Ралль Ю. М., Там же, II, в. 3, 1932.—35. Самохвалова Г. В., ДАН СССР, XX, № 6, 1938.—36. Слоним А. Д., Физiol. журн., XXII, 1937.—37. Он же, Усп. сов. биологии, VI, в. 1, 1937.—

38. Он же, Арх. биол. наук. т. 50, в. 1—2, 1938.—39. Стрельников И. Д., Сборник ВИЗР, № 7, 1933.—40. Semon R., Pflüg. Archiv, B. LVII.—41. Татарников Е. А., Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., X, в. 3, 1931.—42. Tauchert F., Z. Zool., 147, 1936.—43. Тонких А. В., Природа, № 8, 1936.—44. Фердман Д. Л., Усп. сов. биол., V, в. 3, 1936.—45. Холден Дж. С. и Пристли Дж. Г., Дыхание, Биомедгиз, 1937.—46. Schulz H., Pflüg. Archiv, 14, I, 1877.—47. Шмидт и Платанов, ДАН СССР, XIX, в. 3, 1938.—48. Valentin G., Untersuch. zur Naturl. d. Menschen u. d. Tiere, B. 2, II. 1.—49. Winterstein H., Die Narkose, 1921.

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE LETHALE EINWIRKUNG DER TEMPERATUR ÜBER HETEROATHERME UND HOMÖOTHERME NAGETHIERE

Von N. W. Minin

Laboratorium der Zoologie der Vertebrata der Leningrader Staatsuniversität
(Leiter D. Kaschkarow)

Zusammenfassung

1. Die untere lethale Körpertemperatur von *Rattus turkestanicus* ist 13—14°C, von *Dyromys nitedula* 1—0°C.

2. Ein Unterschied in den morphologischen Elementen des Blutes dieser Arten wird nicht beobachtet. Die Menge der Erythrozyten beträgt bei der einen, wie bei der anderen Art 7 200 000—7 600 000 pro 1 mm³ und die durchschnittliche Hämoglobinmenge nach Sali 42,6—42,8 v. H. Die individuellen Schwankungen der Erythrozyten- und Hämoglobinmenge sind sehr stark.

3. Die Sauerstoffkapazität dieser Arten unterscheidet sich nicht wesentlich (*Rattus turkestanicus* 21,3—21,8, *Dyromys nitedula* 21,7—22,0).

4. Niedrige Körpertemperaturen rufen eine Aufspeicherung von CO₂ in dem arteriellen und venösen Blut hervor, wobei die Speicherung bei der Ratte schneller vor sich geht, als bei der Haselmaus (s. Tab. VI). Bei der Ratte enthält bei 13—14°C das arterielle Blut 36,9 Volumenteile CO₂ v. H., bei der Baumschläfer bei 10—12°C nur 27,0 v. H. und bei 1—7,5°C—35 v. H. CO₂. Die CO₂-Menge im arteriellen Blut ist nicht mit der verschiedenen Lösbarkeit dieses Gases im Blut bei verschiedenen Temperaturen verknüpft, sondern hängt vom Atmungstempo ab (Tab. VII).

5. Die Sauerstoffmenge des arteriellen Blutes nimmt mit dem Sinken der Körpertemperatur nicht ab. Der Koeffizient der Sauerstoffabsorption durch die Gewebe sinkt etwas.

6. Das Sinken der Körpertemperatur unter 10—13°C ruft bei den homöothermen Nagern den lethalen Ausgang hervor, bei den heterothermen dagegen eine tiefe Erstarrung mit Herabsetzung aller Funktionen. Der Unterschied im Tempo der CO₂-Anhäufung im Blut der Ratte und der Baumschläfer gibt uns keinen Aufschluss über die Ursache des verschiedenen Verhaltens dieser Arten niedrigen Temperaturen gegenüber. Diese Ursachen können z. B. nur in allgemeiner Form vom Standpunkt der Darwin'schen Theorie begriffen werden, wenn man den Unterschied in der Geschichte dieser Arten berücksichtigt.

7. Die erstarrungsfähigen, homöothermen Tiere müssen in eine besondere Gruppe der «heterothermen Tiere» ausgeschieden werden. Der Terminus «Winterschlaf-tiere» befriedigt uns nicht, da erstens Winterschlaf-tiere auch poikilotherme Tiere sein können und zweitens,

einige homöotherme Tiere, die die Erstarrungsfähigkeit besitzen, nicht winterschlafend sind (*Dipus sagitta* und *Paradipus ctenodactylus* in den Bedingungen der mittelasiatischen Wüsten).

Somit muss man 3 Gruppen von Tieren unterscheiden:

1) homöotherme, mit mehr oder weniger konstanter Temperatur;
2) poikilotherme, mit einer von den Bedingungen der Umgebung abhängenden Temperatur und

3) heterotherme (die im aktiven Zustande eine mehr oder weniger konstante Körpertemperatur haben, jedoch die Erstarrungsfähigkeit besitzen und deren Körpertemperatur während des Winterschlafes von der Temperatur der Umgebung abhängt! Diese Abhängigkeit ist bei tieferer Erstarrung stärker ausgeprägt).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НАД ИКРОЙ И ЛИЧИНКАМИ РЫБ

I. ВЛИЯНИЕ СОЛЕННОСТИ НА РАННИЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ АЗОВСКИХ ЛЕЩА, СУДАКА И ВОЛЖСКОЙ СЕЛЬДИ

В. И. Олифан

Всесоюзный институт морского рыбного хозяйства и океанографии
(Лаборатория рыбоводства и мелiorации)

I. ВВЕДЕНИЕ

Настоящая работа является первой из серии исследований по экологии и физиологии эмбрионального и раннего постэмбрионального развития рыб, проводимых нами с 1936 г.

Широкое развертывание гидростроительства на Волге и на Дону сильно изменил облик этих рек, в которые идут ежегодно из Каспийского и Азовского морей для размножения большие косяки ценных промысловых рыб.

Вполне своевременно поднят рыбохозяйственными организациями вопрос о проведении в жизнь мероприятий, которые позволили бы сохранить запасы наиболее ценных проходных и полупроходных рыб. Так, создаются искусственные нерестилища, проектируется постройка рыбоводных заводов, на которых можно будет из искусственно оплодотворенной икры выводить в массовом количестве здоровую жизнеспособную молодежь. Но для ответа на поставленные вопросы — и о создании искусственных нерестилищ и о выращивании молоди рыб на заводах — необходимо знание: 1) отношения икры и личинок проходных и полупроходных рыб к основным факторам внешней среды на разных стадиях развития и 2) основных закономерностей развития и роста на разных стадиях эмбрионального и постэмбрионального периодов.

Именно в направлении разрешения этих вопросов и ведутся наши эколого-физиологические исследования. Непосредственным стимулом к проведению нашей первой работы в этом направлении — опытов с воздействием солености на икру и личинок азовских леща и судака — была необходимость дать для мелиоративных работ по опреснению лиманов Азовского моря, ведущихся для расширения площади нерестилищ, указания верхнего предела солености для ранних стадий названных видов. Это важно знать также в связи с ожидаемым осолонением Азовского моря после проведения гидростроительства на нем. Наши исследования были проведены в дельте р. Дона в 1936 г. Аналогичные наблюдения были проведены с волжской сельдью на Нижней Волге в 1937 г. В проведении опытов с икрой леща в Азове большую помощь оказала студентка МГУ А. И. Лизунова, которой выражаю благодарность.

II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для каждой серии опытов была искусственно оплодотворенная икра, взятая от одной самки. Икринки размещались по 100—200 штук в стеклянные аквариумы или кристаллизаторы (диаметром 28 см) с соевыми растворами разной концентрации, а также с речной водой, служившей контролем; высота слоя жидкости не превышала 5 см. Опыты велись на искусственных соевых смесях (Рингер), в которых отношения одновалентных катионов Na⁺ и K⁺ к двувалентным Ca⁺⁺ соответствовали таковым в морской воде, а также на растворах морской соли из Азовского моря в речной воде. Температура воды в опытах измерялась не реже двух раз в сутки. Ежедневная смена среды обеспечивала постоянство солености, а частый контроль (через каждые 12 часов в опытах с лещом и судаком и через каждые 3 часа в опытах с сельдью) за погибшими и развивающимися икринками с отметкой стадии эмбрионального развития позволили довольно точно предсказать выживание и развитие икры и личинок при разной солености. Момент гибели икринок легко устанавливался по их помутнению; гибель личинок констатировалась под лупой по прекращению пульсации сердца.

Для количественного выражения степени ядовитости повышенной солености мы пользовались двумя критериями. Первый — выживаемость, выражаемая в процентах икринок (личинок), выживших до определенного момента; для икринок этот момент — выуплывание эмбрионов, а для личинок — 3—12-й день после вылупления.

Второй критерий — средняя продолжительность выживания, критерий, которым пользуются экологи в своих экспериментальных работах, чтобы выразить не только окончательный результат неблагоприятного действия фактора, но также отразить реакцию организма на воздействие, степень его сопротивляемости различной интенсивности фактора.

Этот критерий особенно важен в опытах, которые имеют своей целью установление летальной или сублетальной интенсивности фактора. При вычислении средней продолжительности выживания учитывается время, прожитое каждым отдельным индивидуумом за период опыта, т. е. для ее выражения берутся средние взвешенные числа часов (дней), прожитых данной совокупностью индивидуумов за определенный срок.

Несколько слов о тех задачах, которые мы ставили себе при постановке опытов. Основной задачей, как уже говорилось, было установление верхнего предела солености, которую без вреда переносят ранние стадии изучаемых видов рыб — в период эмбрионального и в первые дни постэмбрионального развития. Но ставя перед собой также сравнительные цели и желая выявить различие в действии солености на разные стадии развития одного и того же вида, а также на одну и ту же стадию различных видов, мы устанавливали также, правда, довольно приблизительно, летальные и сублетальные пределы солености, критерии, которые при задачах сравнительного характера являются методически наиболее удобными.

III. ОПИСАНИЕ ОПЫТОВ

1. Влияние солености на икру и личинок леща и судака. *Abramis brama* L. и *Luciorerca luciorerca* L.

1) Выживание икры и личинок при разной солености

В опытах с лещом и судаком оплодотворенная икра перед помещением в солевые растворы тщательно отмывалась, чтобы сделать ее неклеякой. Трудности в доставке оплодотворенной икры в лабораторию в Азове были причиной того, что не всегда исходной стадией в опытах была ранняя стадия — дробление; часть опытов поставлена с икрой на стадиях гастрюляции и формирования эмбрионов. Были поставлены также опыты, в которых исходной стадией были эмбрионы, только что выключившиеся из икринок. На 5—6-й день после выклева эмбрионов в аквариум пускался для кормления личинок сгущенный планктон из прибрежной зоны р. Дона. С лещом было поставлено всего 8 серий опытов; число подопытных икринок и личинок более 7000; с судаком проведено 5 серий опытов с 1700 икринками и 705 личинками.

После установления ориентировочными опытами верхней границы солености, допускающей развитие икры леща и судака, мы остановились на следующих концентрациях солевых растворов: 3,75‰, 5‰, 7,5‰, 10‰, 12,5‰ и 15‰.

а) Опыты с ранними стадиями развития леща. Результаты 8 серий опытов, проведенных с икрой и личинками леща, сведены в табл. 1, 2 и 3.

Таблица 1. Средняя продолжительность выживания икры и личинок леща при разной солености¹

№ опытов	Исходная стадия развития	Средняя температура, °С	Продолжительн. выживания в часах						
			конт-роль	3,75‰	5‰	7,5‰	10‰	12,5‰	15‰
I	Ранняя гастрюла	21,4	93	90	84	90	91	—	52
II	Гастрюла	—	86	87	94	87	88	—	46
III	»	—	70	72	—	78	76	—	—
IV	Дробление (морула)	21,1	64	68	66	75	53	29	1—2
V	Формирование эмбриона (ранняя стадия)	22,4	123	116	119	119	123	—	103
VI	Эмбрионы начали двигаться в икринках	21,2	101	101	102	100	101	91	99
VII	Формирование эмбриона	21,6	64	66	69	70	65	46	61
VIII	Эмбрионы после вылупления:								
	а) в течение первых 3 дней	23,3	71	71	72	72	70	62	—
	б) в течение 11 дней	—	195	205	206	127	76	62	—

¹ Различие в числе средней продолжительности выживания по отдельным сериям опытов зависит от моментов окончания опыта, которые в различных сериях были различны.

Для того чтобы сравнить скорость вылупления эмбрионов в условиях разной солености, вычислялся процент эмбрионов, освободив-

Таблица 2. Зависимость скорости выклева эмбрионов от солености

№ опыта	Процент выклева						
	конт-роль	3,75‰	5‰	7,5‰	10‰	12,5‰	15‰
I	89,5	84	79	71	65	—	2,5
II	50	62	58,33	43	47,37	—	2
IV	41,5	43	40	37	18	3	0
V	82	78	82	78	72	—	31
VI	82,78	86,67	87,78	81,11	61,11	37,25	26,11
VII ¹	88,75	98,75	85	82,5	81,25	96,75	63,75

¹ Икра помещена в солевые растворы на поздней стадии.

шихся от яичевых оболочек за один и тот же промежуток времени, в солевых растворах разной концентрации. Данные эти приведены в табл. 2.

Цифры табл. 2 представляют процент эмбрионов, уже освободившихся от оболочек икринок в данный момент; в опытах II и IV этот момент взят, когда в контроле выключилось уже около половины оставшихся в живых икринок, а в остальных опытах, когда в контроле выключилось 80—90% икринок.

Таблица 3. Зависимость степени вредного воздействия солености от исходной в опыте стадии развития икры (в %)

Разница с контролем, в %	Исходная стадия икры					
	морула (оп. IV)	гастрюла		Начало формиро- вания зародыша (оп. V)	Начало движе- ния за- родыша (оп. VI)	Более поздняя стадия формиро- вания за- родыша (оп. VII)
		(оп. I)	(оп. II)			
Средней продолжительности выживания:						
при 15‰	— 96,89	— 44,0	— 46,45	— 16,69	— 2,37	— 5,48
» 12,5‰	— 55,28	—	—	—	— 10,13	—
» 10‰	— 17,47	— 2,65	+ 3,07	— 12,19	— 0,40	+ 2,29
Общей выживаемости:						
при 15‰	— 100	— 97,21	— 96,0	— 74,39	— 68,45	— 28,17
» 12,5‰	— 91,57	—	—	—	— 55,0	— 9,01
» 10‰	— 56,62	— 27,37	— 7,26	— 0,24	— 26,40	— 8,45

Цифры табл. 3 показывают, на сколько процентов выживание икры леца при повышенной солености было меньше, чем в пресной воде.

В результате опытов выявился довольно четко ряд общих закономерностей:

1. Развитие икры леца, в естественных условиях развивающейся всегда в пресной воде, оказывается, и в соленой воде до 10‰ идет в основном нормально, с правильной сменой основных фаз эмбрионального развития (дробления, гастрюляции, закладки осевых органов, формирования и дифференцировки эмбриона). Если икру поместить в солевые растворы со стадии гастрюлы и позже, то даже при солености выше 10‰ (в 12,5 и 15‰), т. е. при солености, превышающей соленость Азовского моря, в икре формируются эмбрионы, которые начинают двигаться в икринках; однако это движение скоро прекращается, и все без исключения эмбрионы, выклевающиеся из оболочек, имеют ряд характерных физиологических и морфологических аномалий; но все же они живы, с медленно пульсирующим сердцем. Среди эмбрионов, выклевающих при 10‰, известный процент тоже аномальных эмбрионов.

2. Так как при помещении в 15‰ на самой ранней стадии развития часто совсем не шло, а при 12,5‰ икра развивалась, хотя и с аномалиями, верхним летальным пределом солености для развития икры леца можно считать соленость около 12,5‰, а 10‰ приближенно считать верхним сублетальным пределом солености для ее выживания; средняя продолжительность выживания икры леца резко падает при солености выше 10‰ (табл. 1 и рис. 1).

3. Результаты опытов не позволяют говорить о том, что соленость оказывает влияние на скорость развития икры леца, так как во всех испытуемых растворах она развивалась примерно с одинаковой скоростью.

Однако скорость вылупления личинок с повышением солености до 10‰ слегка понижалась, а после 10‰ резко падала¹ (табл. 2 и рис. 1).

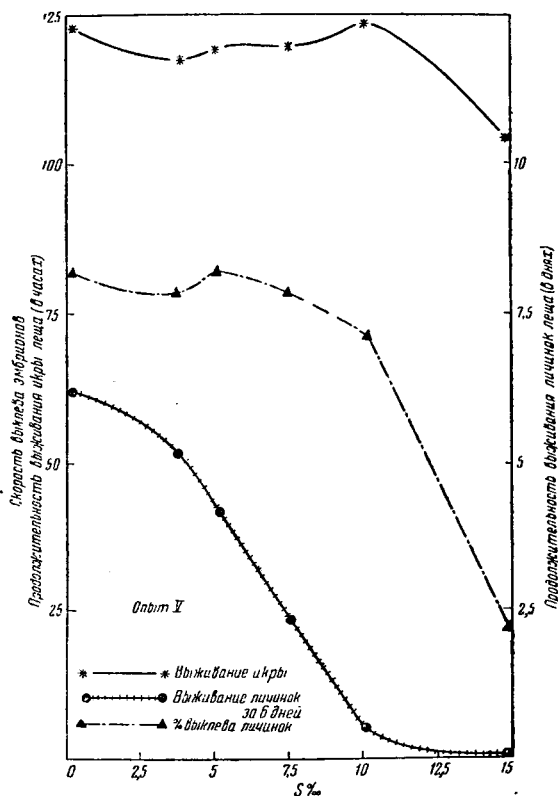


Рис. 1. Влияние солености на выживание икры и личинок леща и на скорость вылупления

4. При сопоставлении данных отдельных опытов можно констатировать различие в реакции на повышенную соленость в зависимости от того, какова была исходная стадия эмбрионального развития: при помещении икры в соленость 15‰ на стадии дробления развитие прекращалось на стадии морулы, и икра гибла вся; далее, наибольшую чувствительность икра леща обнаруживала, когда исходной в опыте была стадия гаструлы, наименьшую же, когда опыты были поставлены со стадией формирования эмбрионов (табл. 3).

Зависит ли это различие от изменений чувствительности к солености в течение развития эмбрионов, или здесь дело в том, что при помещении икры в солевые растворы на более ранних стадиях ее развития продолжительность неблагоприятного воздействия повышенной солености увеличивается, должны показать дальнейшие наблюдения.

5. Выклюнувшиеся эмбрионы леща на разных стадиях развития обнаруживают различную чувствительность к повышенной солености.

В первые два дня после выклева они имеют нормальную жизнеспособность при солености до 10‰ включительно, т. е. имеют ту же

¹ Эти наблюдения говорят о том, что процесс вылупления эмбрионов зависит не только от скорости их развития, но обусловлен еще другим фактором (может быть, выделением энзимов, растворяющих оболочки икринки); очевидно на этот фактор соленость оказывает определенное воздействие.

стойкость к солености среды, которую они имели, будучи заключены в оболочку икринок; на 3—5-й день в растворах 7,5 и 10‰ в наших опытах обычно происходила массовая гибель личинок (рис. 2).

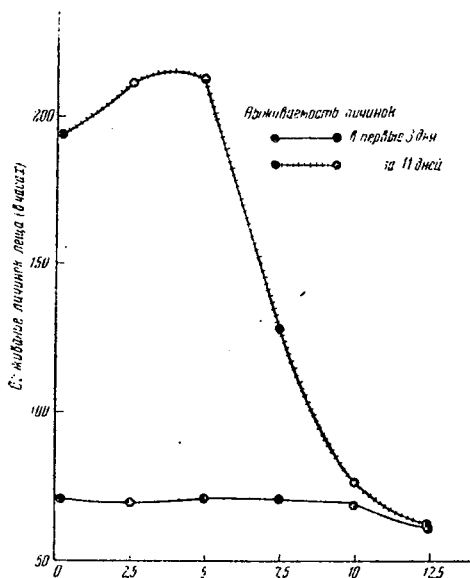


Рис. 2. Влияние солености на выживание личинок леща разного возраста

б) Опыты с ранними стадиями развития судака. Несмотря на то, что опытов с судаком было проведено меньше, чем с лещом, все же можно сделать заключение, что выявленные выше закономерности в реагировании ранних стадий развития леща на повышенную соленость в основном свойственны также и эмбрионам судака (табл. 4).

Таблица 4. Средняя продолжительность выживания эмбрионов и личинок судака при разной солености

№ опытов	Исходная стадия развития	Средняя температура °С	Средняя продолжит. выживания в часах					
			конт. роль	2,5‰	5‰	7,5‰	10‰	15‰
I	Дробление (морула) . . .	21	14,55	18,14	—	25,37	—	12,23
II	Дробление (16—32 бластомера)	21	47,9	48,37	—	58,64	50,07	16,85
III	Формирование зародыша	20	58,92	63,39	62,93	60,78	58,43	50,97
IIIa	Эмбрионы, освободив. от оболоч. икринок, развив. при указан. солености	20	94,55	96	—	46	37	—
	За 4 дня							
IV	Эмбрионы, только что выключ. из икринок, разв. в пресп. воде	21,2	65,56	67,2	65,52	67,2	64,52	64,56
V	То же { За 3 дня	—	118,8	126,96	116,4	67,2	64,52	64,56
	» » { За 6 дней							
	» » { За 2 дня	—	42	45,84	—	39,36	—	25,68
	» » { За 6 дней	—	98,64	115,2	—	54,48	—	25,68

Результаты опытов с судаком показали, что ранние стадии его эмбрионального развития — в оболочках икринок — обнаруживают довольно значительную стойкость к повышенной солености (даже несколько более высокую, чем икра леща): при исходной стадии в опыте — дробления яйца — развитие идет более или менее нормально при солености от 2,5 до 10‰; при более поздней стадии в опыте — формирование зародыша — развитие возможно до 15‰. Эти наблюде-

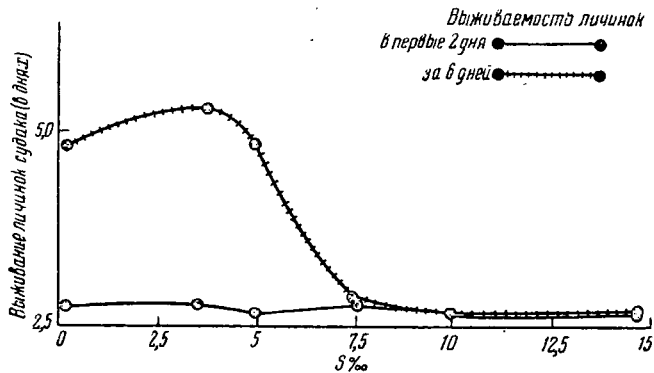


Рис. 3. Влияние солености на выживание личинок судака разного возраста

ния позволяют считать соленость немного выше 10‰ сублетальным пределом солености для икры судака. В первые дни после выклева эмбрионы судака сохраняют способность выносить соленость среды до 10‰, но на 4-й или 6-й день (в зависимости от температуры) после выклева чувствительность к солености резко повышается и наблюдается массовая гибель личинок судака в пределах солености 5—10‰ (рис. 3).

2) Влияние солености на рост свободных эмбрионов и личинок леща и судака

Прежде чем приступить к изучению влияния солености на рост личинок леща и судака, пришлось заняться изучением закономерностей их нормального роста в пресной воде.

Понятие роста в биологии до сих пор не выкристаллизовалось в вполне определенное понятие. Под ростом еще до сих пор иногда понимается всякое увеличение размеров тела растущего организма, несмотря на то, что это увеличение происходит как за счет увеличения массы живого вещества — протоплазмы путем его синтеза, так и за счет простого впитывания воды тканями тела. Только первый рост надо считать истинным ростом, и представление о нем не могут нам дать ни измерения длины, ни измерения объема, ни измерения сырого веса организма; измерения сухого веса — единственный путь (кроме метода калориметрического) определения прироста живой массы организма.

В наших опытах измерения сырого веса фиксированных 3%-ным формалином свободных эмбрионов и личинок проведены на торсионных весах Банга с точностью до 0,5 мг.

Сухой вес определялся на аналитических весах с точностью до 0,1 мг. Перед взвешиванием желточный мешок отделялся от эмбрионов с помощью очень тонких препаровальных игл под лупой.

Обсушивание эмбрионов на фильтровальной бумаге при определении сырого веса проводилось быстро и всегда одним и тем же способом.

Высушивание эмбрионов до постоянного сухого веса производилось в эксикаторах с концентрированной серной кислотой.

Рост ранних стадий личинок в пресной воде. Первые измерения были произведены с эмбрионами, выклевающимися из оболочек икры в большом аквариуме, где находилась в довольно значительной плотности развивающаяся икра. Измерения были проведе-

Таблица 5. Рост личинок после выклева из икринок (опыт I)

Возраст в днях	Сырой вес в мг		Сухой вес в мг		% содер- жания воды
	с жел- точным мешком	без жел- точного мешка	с жел- точным мешком	без жел- точного мешка	
1	10,3	3,06	2,65	0,80	—
3	9,22	5,85	2,60	1,30	—
5	8,24	7,09	1,67	1,60	—

Резорбция желточного мешка

6	11,60	2,00	82,76
7	11,11	1,78	83,98
8	11,53	1,74	84,91
9	8,79	1,52	82,71
12	8,26	1,26	84,75
13	6,10	1,00	83,61

ны на довольно большом материале: через каждые 1—2 суток в течение 13 дней роста выклюнувшихся эмбрионов и личинок производились определения сырого и сухого веса. Каждое взвешивание проводилось на 52—85 свободных эмбрионах и личинках (табл. 5 и 6).

Таблица 6. Рост личинок после выклева из икринок (опыт II)

Возраст в днях	Сырой вес в мг		Сухой вес в мг	
	с жел- точным мешком	без жел- точного мешка	с жел- точным мешком	без жел- точного мешка
2	10,48	7	—	1,35
4	—	13,41	—	1,95

Резорбция желточного мешка

6	10,63	1,76
9	6,67	1,33
11	—	0,91

Как показывают данные табл. 5 и 6¹ и рис. 4, рост личинок после выклева из икринок носит своеобразный характер. В первые дни после выклева наблюдалось повышение сырого и сухого веса с максимумом в I опыте на 6—7-й день ($t = 21,3^\circ$) и во II опыте на 4—6-й день ($t = 23,5^\circ$). После этого происходит уменьшение веса

¹ Во всех таблицах сырой и сухой вес перечислен на 10 эмбрионов или личинок.

(сырого и сухого), доводящее вес личинок на 10—14-й день до значений, почти совпадающих с весом их после выклева.

Так как резкое падение веса личинок леща начиналось вскоре после резорбции желточного мешка, объяснение уменьшения веса можно искать в том, что питание личинок после резорбции желточ-

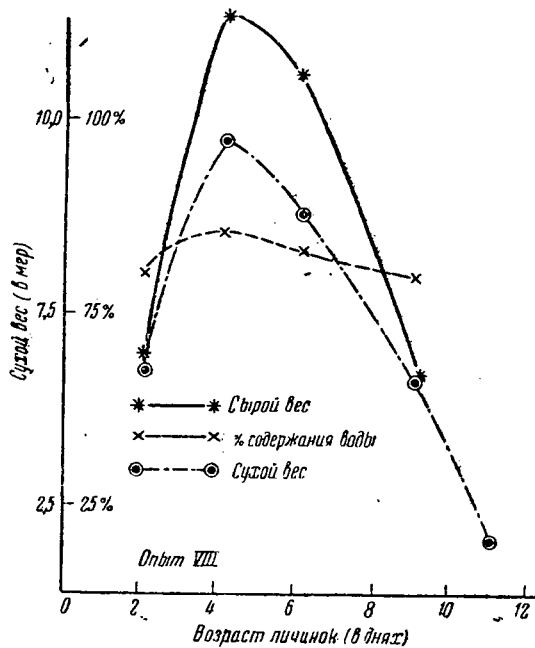


Рис. 4. Изменения сырого и сухого весов личинок леща при их развитии

ного мешка в наших опытах было недостаточным, однако можно предполагать, что определенное значение имеют и те сложные преобразования в организме личинок, которые связаны с переходом их от пассивного питания за счет резервов пищевых веществ, заключенных в желточном мешке, к активному питанию. Для полного понимания физиологии этой стадии развития рыб, связанной обычно с повышением их смертности, необходимо тщательное изучение обмена веществ, а также морфологических изменений, происходящих в этот период.

Рост ранних стадий леща при разной солености. Для выяснения характера протекания процессов роста при разной солености проводились периодические взвешивания личинок из пресной воды и из испытуемых концентраций растворов морской соли. Результаты опытов даны в табл. 7 и 8.

Изменения сухого веса леща на ранних стадиях развития представлены в табл. 9 и 10 и на рис. 5 и 6.

При сопоставлении данных по изменению в сыром весе эмбрионов леща при их развитии в разной солености с данными по изменениям сухого веса выясняется, что воздействие повышенной солености сказывается не только в отнятии воды из тканей организма. Повышенная соленость оказывает воздействие и на ассимиляционные процессы, протекающие в организме. Так, по данным обоих опытов с определением сухого веса можно предполагать стимулирование ассимиляционного роста небольшими соленостями — 2,5‰ и 3,75‰, что видно из рис. 5 и 6, на которых кривые роста при этих соленостях поднимаются

Таблица 7. Изменения сырого веса личинок леща при разной солености (опыт I)

Возраст в днях	Сырой вес в мг						Примечание
	конт-роль	3,75‰	5‰	7,5‰	10‰	15‰	
1	4,75	4,73	3,75	2,75	4,50	0,75	Эмбрионы выключались из опыта, помещенной в разную соленость на стадии гаструлы
2	5,64	5,56	5,56	5,00	1,00	Эмбрионы погибли	
3	10,00	7,08	6,57	4,56	Эмбрионы погибли	—	
Резорбция желточного пузыря							
6	14,00	15,45	7,79	Личинки погибли	—	—	
7	17,19	14,18	10,04	—	—	—	
10	12,19	12,78	Личинки погибли	—	—	—	
12	10,61	9,23	—	—	—	—	
14	10,00	8,06	—	—	—	—	

Таблица 8. Изменения сырого веса личинок леща при разной солености (опыт VIII)

Возраст в днях	Сырой вес в мг						Примечание
	конт-роль	2,5‰	5‰	7,5‰	10‰	12,5‰	
2	7,00	6,68	8,24	6,29	5,29	4,17	Эмбрионы помещены в разную соленость сейчас же после выклева
4	13,41	—	10,20	7,81	Эмбрионы погибли	—	
5	—	—	—	0,20	—	—	
6	10,63	10,00	9,50	Личинки погибли	—	—	
9	6,67	7,86	7,50	—	—	—	
11	—	5,70	—	—	—	—	

Таблица 9. Рост леща после выклева из икринок при разной солености (опыт I)

Возраст в днях	Сухой вес в мг						Примечание
	конт-роль	3,75‰	5‰	7,5‰	10‰	15‰	
1	1,33	1,00	1,00	1,00	1,2	0,5	Эмбрионы погибли
2	1,41	1,00	1,33	1,89	0,75	—	
3	1,75	1,06	1,15	0,80	Личинки погибли	—	
6	2,00	2,22	1,25	Личинки погибли	—	—	
7	1,85	2,30	1,07	—	—	—	
10	—	1,40	—	—	—	—	
12	—	1,26	—	—	—	—	

над кривыми роста в контроле, причем эта стимуляция приходится на период максимума сырого веса и наибольшего содержания воды в организме. Более же высокие солености—7,5‰, 10‰, 12,5‰ и 15‰—оказывают сильно депрессирующее влияние на ассимиля-

Таблица 10. Рост личек после выклева из икринок при разной солености (опыт VIII)

Возраст в днях	С у х о й в е с в м г				
	конт- роль	2,5‰	7,5‰	10‰	12,5‰
2	1,35	1,68	1,83	1,39	1,0
4	1,95	2,06	1,35	0,10	Эмбрионы погибли
5	—	—	—	—	—
6	1,76	1,63	—	—	—
9	1,33	1,29	—	—	—
11	0,91	1,18	—	—	—

ционный рост личек, что идет параллельно с понижением содержания воды в организме; в контроле и при 2,5‰ содержание воды равно

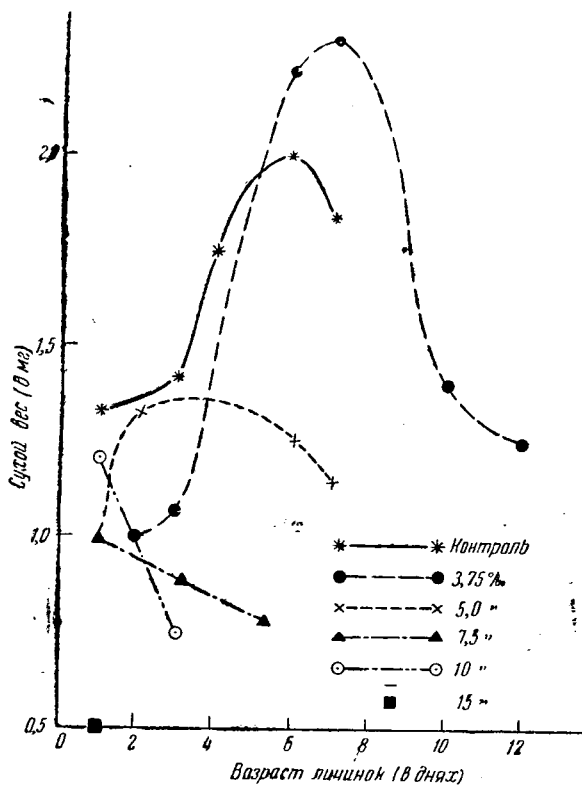


Рис. 5. Влияние солености на рост личинок леща (опыт I)

83,6—85,5‰; при 7,5, 10 и 12,5‰ содержание воды понижено до 70,9—76‰.

Вредное воздействие повышенной солености проявляется не только в полном отсутствии роста: сухой вес их изо дня в день падает, что говорит не только о сильном падении ассимиляционных процессов, но и о значительном преобладании процессов диссимиляционных.

Проведенные опыты позволяют сделать заключение, что солености 2,5‰ и 3,75‰, при которых личинки имеют выживаемость, близкую

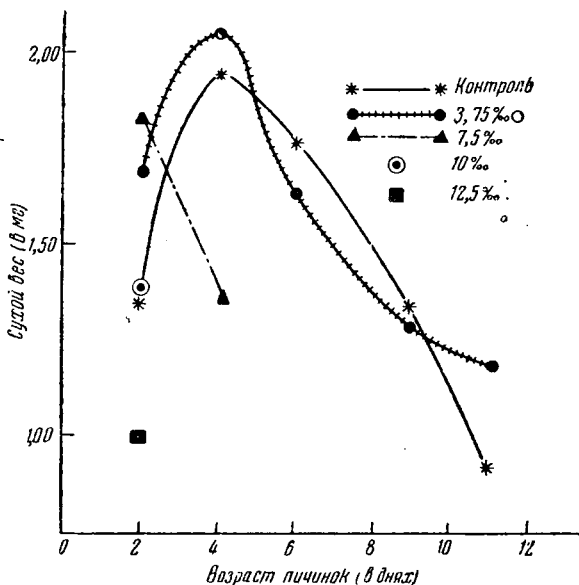


Рис. 6. Влияние солености на рост личинок леща (опыт VIII)

к выживаемости в пресной воде, не только не влияют угнетающим образом на их рост, но даже, вероятно, стимулируют его.

Таблица 11. Рост судака после выклева в пресной воде

Возраст в днях	Сырой вес в мг		Сухой вес в мг		Содержание воды, % без жел- точного мешка
	с жел- точным мешком	без жел- точного мешка	с жел- точным мешком	без жел- точного мешка	
1	8	3	1,8	0,33	89
3	9,67	5,83	1,77	1,15	80,27
7	8,60	7,75	1,0	—	84,23
Резорбция желточного мешка					
11	6,68	—	0,80	—	88,37

Воздействие солености на рост свободных эмбрионов и личинок судака. В табл. 11 приведены данные измерений сырого и сухого веса эмбрионов после выклева личинок судака из опыта IV.

Сырой и сухой вес эмбрионов судака после выклева в растворах морской соли приведены в табл. 12—14 и рис. 7.

Весь этот материал позволяет предполагать, что, во-первых, рост эмбрионов судака после выклева подчиняется тем же закономерным изменениям, что и рост леща, во-вторых, небольшие солености (3,75‰ и 5‰) не влияют на рост угнетающе, скорее стимулируют

Таблица 12. Рост судака после выклева из икринок при разной солености

Возраст в днях	Сырой вес в мг						Примечание
	кон- троль	3,75‰	5‰	7,5‰	10‰	15‰	
1	3	—	5	2,5	2,67	3,33	Эмбрионы помещены в растворы разной солености сейчас же после выклева
3	5,83	—	5,6	5,0	4,55	2,86	
7	7,75	7,86	9,30	Личинки			
11	6,88	6,82	—	погибли			

Таблица 13. Вес эмбрионов через один день после выклева при разной солености

Возраст в днях	Сырой вес в мг						Примечание
	кон- троль	3,75‰	5‰	7,5‰	10‰	15‰	
1	3,13	3,33	2,42	2,16	3,0	3,0	Эмбрионы из икры, помещенной в растворы разной солености на стадии сформир. зародыша

Таблица 14. Рост судака после выклева из икринок при разной солености

Возраст в днях	Сухой вес в мг						Примечание
	кон- троль	3,75‰	5‰	7,5‰	10‰	15‰	
1	0,53	—	0,96	0,38	0,60	0,44	Эмбрионы помещены в растворы разной солености сейчас же после вылупления
3	1,15	—	1,67	0,90	0,91	0,71	
6	1,00	1,00	1,25	Личинки			
11	0,80	0,86	—	погибли			

его, а воздействие соленостей в пределах 7,5—10‰ ведет к значительной задержке роста, которая уже на второй день тем больше, чем выше соленость.

3) УРОДСТВА В РАЗВИТИИ ЭМБРИОНОВ ЛЕЩА И СУДАКА ПРИ ПОВЫШЕННОЙ СОЛЕННОСТИ

В течение развития зародыши леща и судака не различаются заметно по своим размерам при разной солености на более ранних стадиях. Однако незадолго до выклева в растворах 12,5 и 15‰ наблюдается уменьшение размеров эмбрионов, сморщивание и прекращение их движений в оболочке икринок.

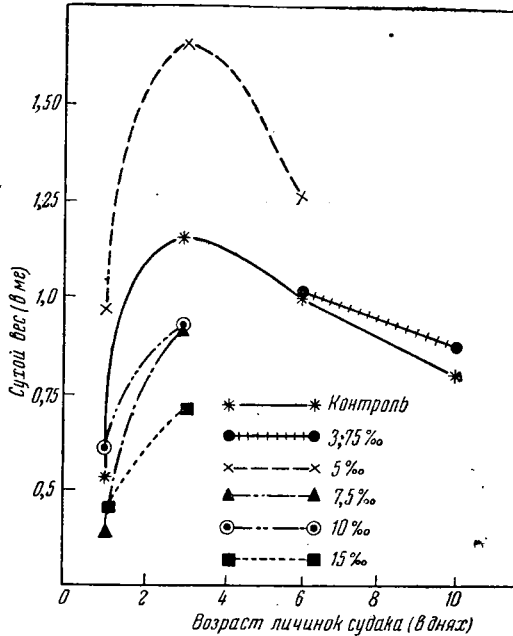


Рис. 7. Влияние солености на рост личинок судака

Эмбрионы, вылупившиеся из икринок, развившихся при 12,5 и 15‰, имеют ряд характерных аномалий:

а) хвостовой отдел их сильно укорочен и загнут крючком кверху;

б) плазма отличается грубой зернистостью, что особенно резко выражено на плавниковой складке;

в) желточный мешок увеличен и очень деформирован: вместо продолговатой формы, у леща он имеет круглую, вздутую посредине; он очень рыхлый и легко отваливается от зародыша;

г) совершенно ненормальна пигментация глаз, которая часто охватывает лишь верхний отдел глаза, а нижняя часть его остается совсем не пигментированной;

д) хрусталик глаза очень слабо держится в глазном бокале, легко выпадая из него;

е) пигментные клетки вдоль тела личинки большей частью в сокращенном состоянии;

Таблица 15. Влияние солености на пульсацию сердца эмбрионов леща

№ опыта	Число пульсаций сердца в 1 мин.				
	Контроль	3,75‰	5‰	7,5‰	15‰
IV	141,5	—	123	110,5	—
VI	196	112	—	108	42,11
VII	138	—	—	118	65

Примечание. Ритм сердца измерялся на 2—4 эмбрионах из каждой солености, у каждого эмбриона измерение ритма производилось два-три раза.

ж) сердца эмбрионов пульсируют медленно, неровными толчками с паузами очень большими и разной продолжительности (табл. 15);
 з) спустя некоторое время после пребывания в большой концентрации солей наблюдается разрушение кровеносных сосудов, прекращается движение кровяного тока, образуются лакуны;

и) эмбрионы после вылупления остаются неподвижными, лежат на дне аквариума, дрожа всем телом, и через несколько часов погибают.

Но очень часто из икринок выклеывались эмбрионы, аномалии которых свидетельствуют уже об очень глубоких нарушениях в развитии. Таковы эмбрионы с одним глазом и с одной слуховой капсулой, носящей явные следы слияния из двух закладок, эмбрионы с двумя хвостами и пр.

2. Влияние солености на икру, и личинок волжской сельди (*Caspialosa volgensis* Berg.)

Опыты с ранними стадиями развития волжской сельди были проведены в с. Никольском, на Нижней Волге. Значительно более благоприятные условия работы позволили почти все серии опытов провести, имея исходной стадией развития стадию начала дробления.

Наблюдения над стадиями развития и над выживанием икры, развивающейся при разной солености, а также над температурой проводились чаще, чем в опытах с икрой леща и судака,— через каждые 3 часа. Всего было проведено 4 серии опытов с 2100 икринками.

1) Выживание и развитие икры волжской сельди при разной солености

Уже в первом опыте выяснилось, что пределы солености, переносимые икрой волжской сельди, значительно шире, чем для икры леща и судака. Для изучения мы взяли концентрации 0,55‰, 10‰, 15‰, 20‰, 25‰ и 30‰. Результаты опытов приведены в табл. 16 и 17 и на рис. 8.

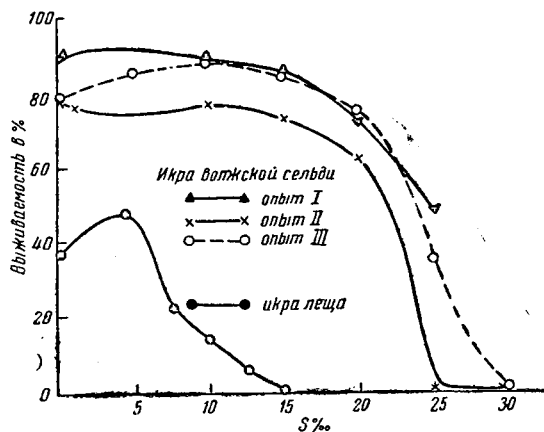


Рис. 8. Сравнение выживания икры леща и волжской сельди при разной солености

Кроме данных по средней продолжительности выживания икры волжской сельди при разной солености, представляющих взвешенные средние числа, привожу данные по общей выживаемости, представ-

Таблица 16. Средняя продолжительность выживания икры волжской сельди при разной солености

№ опыта и его продолжительность	Исходная стадия икры	t °C	Средняя выживаемость икры в часах						
			контроль	0,55‰	10‰	15‰	20‰	25‰	30‰
I 2½ дня	Дробление	20,14	42,96	45,90	46,0	44,50	44,13	39,81	—
II 6 дней	Дробление	18,02	136,18	131,75	130,5	131,67	132,27	20,0	16,0
III 4 дня	Дробление	24,44	64,35	75,87	81,85	71,57	38,84	26,28	16,08
IV 4 дня	Сформиров. эмбрионы	19,33	—	—	92,44	—	87,04	72,0	—

ляющие проценты выживших икринок от их исходного количества до выклева из них эмбрионов (табл. 17).

Таблица 17. Общая выживаемость икры волжской сельди при разной солености

№ опыта	Исходная стадия	t °C	Выживаемость икры в %						
			контроль	0,55‰	10‰	15‰	20‰	25‰	30‰
I	Дробление	20,14	70	94	90	85	71	48	—
II	»	18,02	79	76	77	74	62	0	0
III	»	24,44	79	86	88	84	0	0	—
IV	Сформиров. эмбрионы	19,33	—	—	89	—	93	0	—

Икра волжской сельди в условиях разной солености имеет другую, чем икра леща и судака, зависимость скорости выклева эмбрионов от солености. Данные табл. 18 представляют процент эмбрионов, освободившихся от оболочек на данный момент (рис. 9).

Проведенные четыре серии опытов, имевшие целью установление верхнего летального предела солености для выживания икры волжской сельди и оптимума ее развития, позволяют сделать ряд вполне определенных выводов.

1. Икра волжской сельди способна развиваться от самых ранних стадий дробления и до вполне сформированного эмбриона, с пульсирующим сердцем и движущегося в оболочке икринки, в очень широких пределах солености: от пресной воды до 25‰ включительно,

т. е. развитие может происходить при солености, значительно превышающей соленость Каспийского моря. Однако при 25 и 20⁰/₀₀ почти все эмбрионы, выклевающиеся из икринок, имеют ряд характерных аномалий: укороченный и искривленный хвостовой отдел, уменьшенные размеры, замедленную пульсацию сердца; личинки лежат на дне, дрожа всем телом.

Таблица 18. Влияние солености на скорость выклеывания эмбрионов из икринок

№ опыта	Средняя температура, °С	% выклюнувшихся эмбрионов						
		кон-троль	0,55 ⁰ / ₀₀	10 ⁰ / ₀₀	15 ⁰ / ₀₀	20 ⁰ / ₀₀	25 ⁰ / ₀₀	30 ⁰ / ₀₀
I . .	20,14	3	31,92	—	10	0	0	—
II . .	18,02	51,95	67,65	97,2	90	67	0	0
III . .	24,44	79,05	86,46	88	83,63	76	35,33	0
IV . .	19,33	—	—	14,3	—	37,68	0	—

2. Устойчивость икры волжской сельди к повышенной солености выражается в высокой выживаемости развивающейся икры при концентрациях от 0,55 до 20⁰/₀₀ включительно.

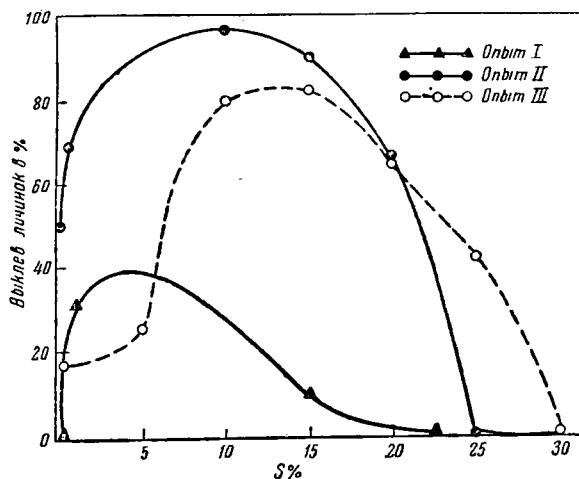


Рис. 9. Скорость вылупления эмбрионов волжской сельди при разной солености

Однако к концу эмбрионального развития при выклеве эмбрионов наблюдается повышенная смертность не только при 25⁰/₀₀, но и при 20⁰/₀₀. В солености же от 0,55 до 15⁰/₀₀ включительно выживаемость икры была даже более высокая, чем в пресной воде, особенно при 10⁰/₀₀, что позволяет считать 10⁰/₀₀ в этот период оптимальной соленостью. В солености 30⁰/₀₀ икра волжской сельди совсем не развивается и скоро гибнет.

3. Вылупление эмбрионов из оболочки икринок во всех сериях опытов при соленостях от 0,55 до 15‰ включительно начиналось раньше и шло более интенсивно, чем в пресной воде, что, возможно, может быть объяснено повышением осмотического давления перивителлиновой жидкости икринки за время ее пребывания в солевом растворе до гипертонии по отношению к внешней среде.

2) Выживание свободных эмбрионов волжской сельди при разной солености

Для суждения о выживании свободных эмбрионов волжской сельди при разной солености мы располагаем небольшим материалом — только из серий опытов, поставленных на выживание икры. Специальных опытов на выживание эмбрионов после выклева поставить не удалось. Дело в том, что при всех существующих методах искусственного выращивания личинок сельдей не удавалось выращивать в лаборатории личинок старше 10—11 дней (при температуре 18—20°); после резорбции желточного мешка личинки вскоре погибают. Нам предстояло для постановки опытов на выживаемость личинок провести большую и трудоемкую работу по разработке методики культивирования личинок, чего нам из-за кратковременности периода нереста сельдей и большого числа экспериментальных наблюдений, ведущихся в этот период, сделать не удалось. Однако и данные, касающиеся свободных эмбрионов из серий, поставленных на выживание икры, позволяют сделать некоторые заключения.

В табл. 19 даются числа выживаемости свободных эмбрионов волжской сельди с момента выклева и до почти полной резорбции желточного мешка, а также процент уродцев, выклюнувшихся из икры.

Таблица 19. Выживание свободных эмбрионов волжской сельди и процент уродцев при разной солености

Соленость	кон- троль	5‰	10‰	15‰	20‰	25‰
Общая выживаемость в %	96	97	89,7	88	0	0
Процент уродцев . .	20	27	20	50	100	100

Данные табл. 19 указывают на большую чувствительность к повышенной солености свободных эмбрионов волжской сельди в сравнении с ее икрой: уже при 25‰, и даже 20‰, за 3 дня развития они гибнут все.

Резкое повышение процента уродливых эмбрионов наблюдается уже при 15‰. Эмбрионы, выклюнувшиеся из икры, развивавшейся при 0,5—10‰, имеют малый процент уродцев, однако наблюдения показали, что при более длительном пребывании при 10‰ у личинок волжской сельди появлялись такие симптомы токсического воздействия солености, которые были отмечены у эмбрионов, только что выклюнувшихся при соленостях более высоких: искривление тела по продольной оси, мелкое дрожание всем телом и особенно обособившейся нижней челюстью. Очевидно, для определенной стадии личинок волжской сельди 10‰ является уже средой, неблагоприятной для их существования. Еще более подкрепляют этот вывод данные, полученные нами по росту свободных эмбрионов волжской сельди при различной солености.

3) Рост свободных эмбрионов волжской сельди при разной солености

Для выяснения роли повышенной солености в физиологии развития свободных эмбрионов волжской сельди мы провели измерения длины, сырого и сухого весов личинок в разные периоды их развития. Данные этих измерений приводятся в табл. 20, 21 и 22.

Таблица 20. Изменения в длине свободных эмбрионов волжской сельди при их развитии в разной солености

Возраст в днях	Длина в мм					
	кон-троль	5‰	10‰	15‰	20‰	25‰
После выклева	4,3	4,33	4,39	3,81	3,05	1,86
1 день	5,35	5,12	4,84	3,90	Личинки погибли	
2 дня	6,03	—	4,96	Личинки погибли		
3 »	5,90	5,68	—	—	—	—
4 »	—	5,77	—	—	—	—
5 дней	—	5,90	—	—	—	—

Таблица 21. Изменения сырого веса свободных эмбрионов волжской сельди при их развитии в разной солености

Возраст в днях	Сырой вес в мг									
	кон-троль		5‰		10‰		15‰		25‰	
	с желточным мешком	без желточного мешка	с желточным мешком	без желточного мешка	с желточным мешком	без желточного мешка	с желточным мешком	без желточного мешка	с желточным мешком	без желточного мешка
После выклева	—	3,9	5,56	3,33	—	—	6,1	2,3	5	1,8
1 день	6,5	4,44	5,90	5,0	6,5	5,0	6,5	3,8	Погибли все; 100% уроды	
2 дня	5,35	5,62	5,8	5,2	5,0	4,2	Погибли; >50% уроды		—	—
3 »	5,4	5,40	5,5	—	Много погибло; >50% уроды		—	—	—	—

Примечание. Измерения сырого веса проводились на торзпонных весах Банга, обсушивание свободных эмбрионов перед взвешиванием велось одинаковыми приемами.

Определения сухого веса проводились на аналитических весах. Высушивание до постоянного веса проводилось в эксикаторах.

Развитие эмбрионов везде протекало при средней температуре 24,4° С.

Табл. 20, 21 и 22 говорят о том, что рост свободных эмбрионов волжской сельди наиболее интенсивно протекает в пресной воде. Даже при слабой солености (5‰) наблюдалось в первые два дня после выклева эмбрионов, правда, очень слабое, но заметное по всем проведенным измерениям угнетение роста. Еще более заметно задерживающее рост свободных эмбрионов воздействие 10‰, особенно в возрасте

Таблица 22. Изменения сухого веса свободных эмбрионов волжской сельди при их развитии в разной солености

Возраст личинок	Сухой вес в мг				
	контроль	5‰	10‰	15‰	25‰
После выклева	—	0,33	—	0,3	0,3
1 день	0,89	0,65	0,7	0,2	Все личинки уроды; все погибли
2 дня	—	1,0	0,8	> 50% уроды; все погибли	
3 »	0,64	0,63	Много личинок погибло	—	—

двух дней; резкую депрессию роста и общее уменьшение величины свободных эмбрионов волжской сельди мы наблюдали при 15‰ и при более высокой солености.

Все приведенные данные по росту свободных эмбрионов волжской сельди, а также данные по их выживанию при разной солености приводят к заключению, что верхний летальный предел солености для свободных эмбрионов волжской сельди значительно ниже, чем для их икры, и что стадия личинок для волжской сельди, так же как и для исследованных нами раньше леща и судака, очевидно, является стадией наименьшей экологической валентности в отношении солености.

IV. ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ

1. Предельная соленость для икры, свободных эмбрионов и личинок леща, судака и волжской сельди

Начнем с рассмотрения выводов, связанных с основной задачей нашей работы — с установления предельной солености, допускающей выживание и развитие ранних стадий судака, леща и волжской сельди.

В наших опытах икра двух первых видов, помещенная в растворы морской соли, начиная с очень ранней стадии развития (дробления), оказалась вполне жизнеспособной и развивалась при солености до 10‰; при 12,5 и 15‰ икра гибла на стадии бластулы и гастролулы.

На основании этого мы можем считать 10‰ верхним сублетальным пределом солености для выживания икры леща и судака.

Таков же верхний сублетальный предел солености и для эмбрионов в первые 3—5 дней после их выклева, даже в том случае, если икра, из которой они вылупились, была помещена в условия разной солености вскоре после оплодотворения.

Для личинок более позднего возраста (5—7 дней в зависимости от температуры) верхний предел солености значительно ниже; в наших опытах он установлен около 7,5‰, и эту концентрацию солей нужно считать наиболее важной для леща и судака, играющей решающую роль в выживании этих видов по закону действия факторов, по которому определяющее влияние оказывает то значение фактора, которое является предельным для стадии организма, «имеющей наименьшую экологическую валентность» (Тинеман). Такой стадией наименьшей экологической валентности в отношении солености оказывается для леща и судака стадия личинки. Как показали наши наблюдения, этот период сопровождается сложными и еще не изученными процессами перестройки организма, главным образом началом функционирования жабр, развития кишечника и пр.

Вывод о том, что стадия личинок вскоре после полной резорбции желточного мешка является стадией наименьшей экологической валентности, был сделан нами и для волжской сельди. Однако верхний сублетальный предел для волжской сельди на ранних стадиях развития резко отличен от предела солености, установленного для ранних стадий леща и судака: нормальное выживание икры и более или менее нормальное эмбриональное развитие до выклева возможно при солености до 20‰ включительно, т. е. икра волжской сельди вполне жизнеспособна при солености, значительно превосходящей соленость Каспийского моря.

Находим ли мы в литературе подтверждение сделанному нами выводу? Исследований по воздействию солености на икру *Caspialosa volgensis* до сих пор не велось. Но мы находим указания на отношение к солености других видов рода *Caspialosa*.

В 1904 г. во время Каспийской научно-промысловой экспедиции И. Арнольдом были проведены опыты по инкубированию икры пузанка (*Clupea caspia*, как он тогда назывался) в морской воде, привезенной из Петровска и, следовательно, имевшую соленость около 12‰. Эти опыты привели к выводу, что «икра пузанка в морской воде развивается без всякой помехи, а в некоторых случаях более успешно, чем в пресной воде». В 1936 г. опыт с пузанком был поставлен Н. С. Строгановым. Несмотря на ограниченность его материала (был поставлен один только опыт), данные его вполне подтвердили вывод Арнольда; благодаря же применению в этом опыте более широких пределов солености, можно утверждать, что предел солености для икры пузанка выше солености Каспия, а именно равен приблизительно 20‰.

2. Верхний предел солености для выживания икры и происхождение проходных рыб

Наши опыты 1936 г. с воздействием солености на икру леща и судака говорят о значительно более низком пределе солености (10‰) для этих рыб в сравнении с пределом солености для волжской сельди (20‰). Сопоставление этих разных пределов солености заставляет нас высказать следующее предположение: отношение к солености икры рыб, возможно, находится в тесной связи с историей их происхождения. Сельди (семейство *Clupeidae*) — типично морские рыбы, история развития которых проходила в тесной связи с морем: нет ни одного вида сельди, живущего в пресных водах, почти все сельди развиваются в море, только род *Alosa* вместе с нашим каспийским *Caspialosa* является небольшой ветвью, обособившейся от сельдей в своем приспособлении к размножению в пресных водах рек, куда они заходят только на период нереста. Своим близким родством

к истинно морским рыбам очевидно и обязаны волжская сельдь и пузаток стойкостью к повышенной солености при эмбриональном развитии, и я думаю, что высокая стойкость икры к солености свойственна не только видам *Caspialosa volgensis* и *C. caspia*, но и всем видам рода *Caspialosa* как представителям истинно морских рыб.

Совсем иначе протекала история развития леща и судака, икра которых имеет значительно более низкий летальный предел солености. Карповые (Сургинidae), к которым принадлежит лещ, и окуневые (Percidae), к которым принадлежит судак, являются коренными обитателями пресных вод, не имеющими никаких родичей в морях. Только в наших солоноватых бассейнах Каспийском и Азовском они живут и то временно, переходя для размножения в реки. В настоящих морях они не встречаются даже как временные обитатели.

Конечно, представляло бы большой интерес провести сопоставление истории происхождения всех проходных рыб с отношением их икры к воздействию солености. Однако в литературе мы имеем лишь беглые указания отдельных авторов, относящиеся к давнему времени.

В 1897 г. И. А. Бородиным и Л. С. Бергом был сделан вывод о невозможности оплодотворения икры севрюги (*Acipenser stellatus*) в морской воде¹. Этот вывод был сделан на основании того, что сперматозоиды севрюги отмирали в морской воде почти мгновенно (в пресной воде они жили несколько часов). Оплодотворенная же икра, помещенная в морскую воду на стадии сформированного эмбриона, развивалась до вылупления эмбрионов. Для суждения о верхнем летальном пределе солености для икры севрюги эти опыты ничего не дают. Соленость морской воды в опыте (7,5‰) не является пределом для икры рыб пресноводных — леща и судака, да и помещена она была на стадии, когда чувствительность к солености более низкая в сравнении с ранними стадиями.

Значительно больший интерес представляют опыты Нордгарда (Nordgaard), поставленные в 1896—1899 гг. на Бергенской биологической станции, по оплодотворению в морской воде и инкубированию оплодотворенной в пресной воде икры лосося.

Эти опыты показали, что оплодотворение икры лосося в морской воде (33‰) невозможно из-за быстрого прекращения движения сперматозоидов в соленой воде. Оплодотворенные икринки при помещении их в морскую воду не развивались и скоро гибли. Только при солености до 9‰ икринки лосося развивались до выклева из них эмбрионов.

Эволюция лососевых, очевидно, проходила в тесной связи с пресными водами. Среди всей группы нет представителей, которые размножались бы в море, и есть много рыб, живущих и размножающихся исключительно в пресной воде, в озерах, ручьях и реках. Из 21 твердо установленного вида исключительно пресноводных видов — 5, видов, имеющих в естественных условиях нормальные проходные формы, — 10, исключительно проходных видов — 6, истинно морских — 0².

Но, конечно, приведенных данных недостаточно для заключения о связи реакции на соленость эмбриональных стадий того или иного вида проходных рыб с его происхождением. Возможно, что дальнейшие исследования покажут, что здесь мы имеем дело с закономерностями иного рода.

¹ В 1938 г. мы провели опыты по оплодотворению икры севрюги при 10 и 5‰. Результат был положительный в обоих случаях, только процент оплодотворения при 10‰ был значительно более низкий, чем в контроле и при 5‰.

² Данные по лососевым взяты из статьи Чернавина (1921).

3. О возможной роли солености морской воды в возникновении нерестовых миграций

Резко повышенная чувствительность к солености среды личинок проходных рыб на той стадии их развития, которая совпадает с пребыванием их в пресной воде реки, заслуживает внимания как факт, свидетельствующий о приспособленности к среде проходных рыб, которые своими нерестовыми миграциями обеспечивают выживание потомства и сохранение рода.

Опираясь на данные наших опытов с азовским лещом, судаком и волжской сельдью, а также на упомянутые выше данные Нордгарда о лососе и на данные о *Plecoglossus altivelis* Амеция, установившего, что для икры этого вида верхний предел солености равен 20‰, можно высказать предположение, что в тот исторический период, когда складывались нерестовые миграции того или иного вида из морской воды в пресную, соленость среды могла явиться существенным, может быть, одним из контролирующих факторов в закреплении этого столь важного в жизни вида явления, безразлично чем бы непосредственно ни вызывались нерестовые миграции, гормональным (или другим каким-либо) воздействием на организм развивающихся половых желез, или же состоянием упитанности особей, получающих импульс к нерестовым миграциям. Конечно, для подкрепления этого предположения, наблюдения над отношением к солености ранних стадий проходных рыб должны быть продолжены, так как слишком мало работ проведено в этом направлении; однако важно то, что все без исключения исследования этого рода указывают на большую чувствительность к повышению солености тех стадий морских рыб, которые в естественных условиях развиваются при пониженной солености или в пресной воде.

Кроме работ Нордгарда и Амеция, следует упомянуть еще работу С. С. Елизаровой (1936), которая установила, что икра хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus*, совершающей периодические миграции из Черного моря в Азовское, где и происходит нерест этой формы, не развивается при солености 16—19‰ (соленость Черного моря), в то время как икра *Engraulis encrasicolus ponticus*, нерестящейся в Черном море, прекрасно развивалась при этой солености.

Некоторый интерес представляют в этом вопросе и данные опытов Лейнера (Leiner, 1934) с ранними стадиями развития морских игл и морских коньков, хотя в этом случае приспособлением для обеспечения развивающегося потомству подходящей среды является уже не переход производителей из морской воды в пресную, а выплачивание икры и вылупившихся эмбрионов в особых мешках. Исследования Лейнера установили, что содержать эти стадии развития удается только в разбавленной морской воде: при солености морской воды они гибнут. Измерение же осмотического давления жидкости из мешка морских игл и морского конька показали, что соленость ее значительно ниже морской воды; постепенно, с развитием эмбрионов, повышается осмотическое давление жидкости в мешке.

Подкреплением гипотезы о значительности фактора солености морской воды в истории возникновения нерестовых миграций является и то сильное и глубокое воздействие, которое оказывает соленость среды на организм рыбы. Переход рыб из соленых вод в пресные сопровождается глубокими изменениями в их физиологии, связанными с адаптацией организма к совершенно иной среде благодаря работе осморегуляции, требующей большой затраты энергии. Известно, что костистые рыбы и ганойды первые в истории эволюции мира животных проявили стойкую тенденцию к поддержанию постоянства ос-

мотического давления крови и тканевых жидкостей. При миграциях же из соленой воды в пресную организм рыб изменяет и самый характер осморегуляции: в условиях морской воды поддерживается осмотическое давление внутренней среды более низкое, чем осмотическое давление внешней среды — гипотония, а в условиях пресной воды более высокое давление — гипертония внутренней среды.

Как утверждает ряд авторов [Дюваль (Duval), Смес (Smith) и др.], осморегуляторную функцию для поддержания гипертонии внутренней среды в пресных водах несут клубочки почек рыб, выделяющих мочу, гипотоничную по отношению к крови.

Сложнее физиологическая работа, которую должен проводить организм рыбы в морской воде для поддержания гипотонии крови. Есть много оснований думать [опыты Кейса (Keys, 1931) и Смиса, 1930], что жабры рыб и отчасти кишечник представляют органы, выполняющие работу по поддержанию постоянной концентрации солей во внутренней среде рыб. Если так, то уже *a priori* можно предположить, что те стадии развития, на которых происходит закладка этих органов, должны отличаться наибольшей чувствительностью к повышению солености среды. Результаты наших опытов с ранними стадиями леща, судака и волжской сельди полностью согласуются с этим предположением. Резкое повышение смертности при развитии этих видов в условиях повышенной солености наблюдалось в период, когда происходит закладка жабр и функционирующего кишечника у личинок этих рыб. Это позволяет предполагать, что именно этот период развития является периодом, в который происходил отбор наиболее приспособленных форм, периодом решающим в образовании нерестовых миграций.

Однако этот вопрос может быть выдвинут в такой постановке только после получения данных относительно чувствительности к солености среды зрелых половых продуктов — неоплодотворенных яиц и спермы проходных рыб, — так как в случае отсутствия стойкости к солености созревших и выметанных половых продуктов именно эта чувствительность к солености среды неоплодотворенной икры или спермы могла явиться одним из решающих моментов в интересующем нас вопросе¹.

Исследования над воздействием солености на оплодотворение икры, на осмотическое давление внутренней среды ранних стадий развития рыб и на их газообмен будут изложены в следующей статье.

У. ВЫВОДЫ

1. Икра азовских леща и судака имеет верхний порог солености для выживания более высокий, чем соленость тех областей Азовского моря, откуда эти два вида мигрируют в дельту реки Дона для размножения (10‰).

2. Для икры волжской сельди верхний летальный предел солености значительно выше, чем соленость Каспия, откуда сельдь совершает нерестовые миграции в Волгу (20‰).

3. Ранняя личиночная стадия всех трех видов рыб имеет верхним летальным пределом соленость меньшую, чем икра их, и является, очевидно, стадией наименьшей экологической валентности в отношении солености.

¹ Наши опыты, проведенные в 1938 и 1939 гг. с оплодотворением икры леща, волжской сельди, севрюги и некоторых других видов в морской воде, показали, что оплодотворение икры этих рыб возможно в тех же пределах солености, как и развитие и выживание их ранних стадий.

4. Различие в верхнем пороге солености для развития и выживания икры волжской сельди, с одной стороны, и икры леща и судака, с другой,— позволяет высказать предположение, что высота порога солености для икры проходных рыб, может быть, стоит в связи с историей их происхождения. Для икры волжской сельди, принадлежащей к семейству сельдевых, типично морских рыб, верхний предел солености значительно выше, чем предел солености для икры леща и судака—рыб типично пресноводных по своему происхождению.

5. Повышенная чувствительность к солености морской воды тех ранних стадий развития проходных рыб, которые в естественных условиях существуют в пресных водах реки, позволяет рассматривать нерестовые миграции как явление адаптации проходных рыб, обеспечивающее выживание их потомству, и высказать предположение, что соленость морской воды могла сыграть определенную роль в истории возникновения нерестовых миграций.

6. Наконец, основной вывод из опытов, имеющий значение для рыбного хозяйства: верхним пределом солености на местах размножения леща и судака надо считать соленость около 5‰, при которой выживание, развитие и рост ранних стадий этих видов протекают нормально.

ЛИТЕРАТУРА

1. А м е м и я, Biol. Abst., III, 1929.— 2. А р н о л ь д И., Тр. Каспийской экспедиции, I, 1904.— 3. Б о р о д и н И. А., Вестн. рыбопромышленности, XIII год, № 6, 1898.— 4. Е л и з а р о в а С. С., ДАН СССР, 2, 1936.— 5. К e y s Zeitschr. vergl. physiol., 15, 1931.— 6. L e i n e r M., Zool. Anz. 108, 1934.— 7. N o r d g a a r d, Mitt. d. Westpreus. Fish. Ver. Bd. XII, № 1, 1900.— 8. S m i t h H. W., Amer. Journ. Physiol. 93, 1930.— 9. С т р о г а н о в Н. С., (рукопись), 1936.— 10. Ч е р н а в и н В. В., Журн. Петр. агр. ин-та, № 3—4, 1921.

CONTRIBUTION TO THE PHYSIOLOGICAL ECOLOGY OF THE EGGS AND LARVAE OF FISHES

I. THE EFFECT OF SALINITY ON EARLY DEVELOPMENTAL STAGES OF ABRAMIS BRAMA L., LUCIOPERCA LUCIOPERCA L. AND CASPIALOSA VOLGENSIS BERG

By V. I. Oliphan

The All-Union Institute of Marine Fisheries and Oceanography
(Laboratory of Fish-breeding and Melioration)

Summary

1. Observations on the development of early stages of the Azov bream (*Abramis brama*) and sandre (*Lucioperca lucioperca*) in salt solutions of diverse concentrations have shown, that the embryonic development of the above species proceeds essentially in a normal fashion to 10‰ inclusive. At a salinity of 12.5‰ embryos are formed in the eggs, but they soon diminish in size, cease their movements and hatch as malformed and non-viable individuals.

2. The survival of embryos within the eggs as well as in the first days of their hatching from the egg membranes at a salinity to 10‰ inclusive is seen to differ but slightly from their survival in fresh water; at 12.5‰ their survival falls abruptly even at the stage of the egg. At 12.5‰ and 15‰ all the hatching embryos are monsters; the percentage of the latter decreasing at 10‰. Salinity does not exert any noticeable influence on the rate of the embryonic development of

the bream and sandre. But with its increase to 10⁰/₀₀ the process of the hatching becomes somewhat slower, the rate of the latter dropping sharply when salinity is higher than 10⁰/₀₀.

At later stages of the embryonic development of the bream and sandre in the period of a complete resorption of the yolk sac there occurred an abrupt increase of sensitiveness to salinity, and the larvae perished when the latter rised above 5⁰/₀₀.

3. In observing changes in the wet and dry weights of the bream and sandre embryos after their hatching, as well as in those of their larvae, it came to light that in the first days after hatching the growth went on intensively, and the weight curve reached its maximum on the 4th—6th day after hatching (at t° 20°—24°); later the weight curve showed a sharp drop, almost attaining the weight of just hatched embryos. This course of the growth curve of the early stages of the bream and sandre indicates that for the normal assimilation growth of the hatched embryos there are evidently no sufficient food reserves comprised in the yolk sac, and that perhaps in that period of complex reconstruction taking place in the organism of larvae a great expenditure of energy occurs, which is followed by intensive processes of dissimilation.

4. When free embryos and larvae of the bream and sandre are developing in salt solutions of small concentrations up to 5⁰/₀₀, the growth is stimulated by a low salinity: at 2,5⁰/₀₀ and 3,75⁰/₀₀ it was more energetic than in fresh water.

At higher concentrations, up to 10⁰/₀₀, a depression of growth is seen to occur, which becomes the more pronounced, the higher is the salinity of the medium. At 10⁰/₀₀ and 12,5⁰/₀₀ a decrease of dry weight instead of its increase is found to take place, which to all appearance serves to indicate a complete cessation of the assimilation processes.

5. The eggs of the Volga herring (*Caspialosa volgensis*) have a much higher range of salinity for their survival and development. The latter is possible at 25⁰/₀₀, while at 20⁰/₀₀ the survival of eggs does not almost differ from that observed in fresh water (it is only at 30⁰/₀₀ that the development does not proceed and all the eggs perish). At 25⁰/₀₀, however, just before hatching the embryo mortality rises sharply, this rise being lesser at 20⁰/₀₀. After hatching the sensitiveness of the Volga herring embryos becomes more pronounced with regard to salinity, their survival decreasing very markedly at 20⁰/₀₀ and less markedly at 15⁰/₀₀. The percentage of malformed young reaches 50% at 15⁰/₀₀; at 20⁰/₀₀ all the 100% of them are monsters.

6. The rate of the embryonic development of the Volga herring, as well as that of the bream and sandre does not depend noticeably upon the salinity of the environment. But the rate of hatching of the Volga herring embryos varies with salinity. At 5⁰/₀₀—15⁰/₀₀ the hatching begins earlier and is more intensive than in fresh water.

7. Measurements of length and the determination of the wet and dry weights of the Volga herring embryos at different stages of their development after hatching, have shown their growth to be less intensive in brackish water than in fresh water, even 5⁰/₀₀ causing its depression, although a slight one.

8. Observations carried out on the survival and growth of the Volga herring at the early stages of its development leads to the conclusion, that the upper lethal limit of salinity is lower for the stages of free embryos than for eggs.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИНFUЗОРИЙ *BALANTIDIUM COLI* ИЗ ЧЕЛОВЕКА И СВИНЬИ

I. НАБЛЮДЕНИЯ НАД ИЗМЕНЧИВОСТЬЮ В КЛОНАХ

Э. М. Ивк-Левонтин и Е. М. Хейсин

Паразитологический отдел Института им. Пастера (Ленинград)

Вопрос о видовом составе инфузорий рода *Balantidium* из различных хозяев (человека, обезьяны, свиньи и др.) не может в настоящее время считаться окончательно разрешенным. В 1922 г. Мак Дональд (Mc Donald) установил новый вид инфузории *Balantidium suis* из кишечника свиньи на ряду с *Balantidium coli*, живущей как в свинье, так и в человеке, крысе, обезьянах. Мак Дональд так же, как и многие последующие исследователи, не обнаружил вида *B. suis* в кишечнике других хозяев, кроме свиньи. Морфологическое отличие *B. suis* от *B. coli*, специфичность хозяина, казалось, давали достаточные основания для выделения этого вида в самостоятельный. Однако Хегнер (Hegner) в своей работе 1934 г. осторожно говорит не о виде *B. suis* и *B. coli*, а о типе *suis* и типе *coli*, считая их лишь крайними вариантами одного вида.

В последних работах американских авторов по *Balantidium* мы не имеем до сих пор решения вопроса о видовом составе *Balantidium* из кишечника свиньи. Нельсон, Эчли (Nelson, Atchley) называют инфузорий *Balantidium* из свиньи *B. coli*, вероятно, считая, что *B. suis* не является самостоятельным видом. Хзиунг (Hsiung, 1938), однако, высказывает мнение, что *B. coli* и *B. suis* — два самостоятельных вида, т. е. поддерживает старую теорию Мак Дональда.

Для решения вопроса, представляют ли *B. coli* и *B. suis* особые виды, или это наследственно константные формы среди одного вида, или даже просто модификационные изменения в пределах одного вида, необходимо было изучить изменчивость этих инфузорий в клонах, т. е. в потомстве от одной инфузории.

Изучение инфузорий в клонах давало возможность определить размах модификационной изменчивости каждого признака, а сравнение отдельных клонов позволило подойти к разрешению вопроса о структуре вида, что в отношении рода *Balantidium* является весьма актуальной задачей.

1. Изоляция клонов и их культивирование

Клоны были получены путем изоляции микропипеткой отдельных инфузорий либо из культур, либо непосредственно из содержимого слепой кишки свиньи, либо из faeces человека. Изолированная инфузория, предварительно измеренная, переносилась в пробирку размером 6 × 2 со средой Риса (Rees). Через сутки в случае роста инфузорий производился первый пересев в обычные пробирки с 15 см³ среды Риса. Мы произвели около 100 попыток выделения отдельных особей инфузорий в культуру, но только в 20 пробирках был обнаружен рост, а 15 из них культивировались длительный срок — от месяца

и до года. Пересевы производились через 48 часов, реже через 24 часа. Всего нами исследовано 15 линий. Три линии были выделены от людей, больных балантидиозом. Из пациентов Л, М, С были выделены соответственно линии Л, М, С, которые культивировались в течение 3—13 месяцев. Из свиней было изучено 13 линий. Из популяции 2 выделены линии 1б, 2а, Д и 4а. Линии 2а и 4а культивировались около года. Из популяции 10 выделены линии 9 и 10а. Из популяции 7 выделены 7а и 7б. Последняя линия 7б выделена из линии 7а. Из популяции 20 выделены 2 линии: 20а и 20с. Из популяции 29 выделены линии 12а, 29а и 15а. Кроме того, нами были изучены линии, культивируемые кратковременно от 5 до 25 дней (5, 50, 10а, 10б, 5а).

2. Измерения

Инфузории фиксировались пятипроцентным формалином, который прекрасно сохраняет истинную форму тела. Мы испробовали различные фиксаторы, как то: шаудин, люголь и осмиевую кислоту, но в результате пришли к заключению, что все они слишком сильно изменяют форму инфузории. Инфузории, фиксированные жидкостью Шаудина, становятся короче и шире в сравнении с живыми или фиксированными формалином. Для цитологических наблюдений мы применили эти фиксаторы. Для измерения нам необходимо было знать состояние ядерного аппарата у инфузории, чтобы во всех случаях иметь сравнимый материал. Для этого мы окрашивали инфузории либо ацетокармином, либо квасцовым кармином. Благодаря такой окраске мы всегда точно могли установить, измеряем ли мы конъюгантов, эконъюгантов или трофозоитов, не претерпевающих процессов деления и реконструкции после конъюгации.

Измерения производились при помощи окулярмикрометра, одно деление которого соответствовало 1,33 μ .

Измерялись только те особи, которые лежали вполне горизонтально. Площадь тела и макронуклеуса измерялась планиметром. Инфузории обычно измерялись из 48- или 72-часовой культуры, когда в их плазме отсутствовали крахмальные зерна.

3. Влияние пищи на размеры и формы инфузорий

Нельсон, а затем Догель и Гнездилов отметили, что инфузории, плазма которых наполнена крахмалом, значительно больших размеров, чем лишенные крахмала особи, и имеют более округлую форму.

Мы наблюдали аналогичные изменения, затрагивающие в первую очередь форму тела инфузорий. На рис. 1 приведены несколько примеров таких изменений формы тела при наполнении плазмы крахмалом. На рис. 2 приведены измерения инфузорий из 24- и 48-часовой культур.

Как видно на рис. 2, кривые образуют две вершины, при этом одна вершина (левая), соответствующая индексу $1,52 \pm 0,02$, относится к особям, наполненным крахмалом, а другая (правая), соответствующая индексу $2,08 \pm 0,03$, относится к особям, лишенным крахмала. Разность средних в этих рядах превосходит свою ошибку в 13,7 раза.

Изменения, вызванные питанием инфузорий, носят чисто модификационный характер. Нас, однако, в дальнейшем не будет интересовать изменчивость инфузорий, обусловленная наполнением плазмы крахмалом, форма тела которых механически изменена.

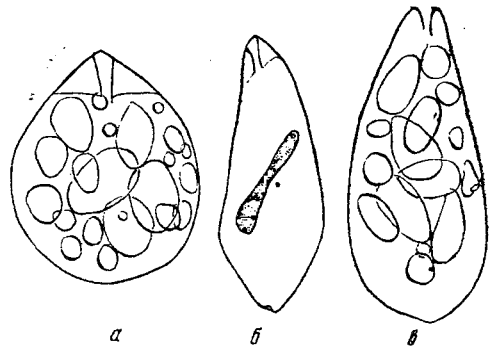


Рис. 1. Изменение формы тела инфузорий типа *suís* (линия 2а) вследствие кормления крахмалом. а и в — инфузории с крахмалом; б — бескрахмальная инфузория из той же линии¹

¹ Все рисунки сделаны с рисовальным аппаратом при объективе D и окуляре 6 микроскопа Цейсса.

4. Изменчивость половых форм

В культурах всех линий наблюдалась конъюгация, принимавшая временами характер эпидемий. Особенно часто конъюгация наблюдалась в линиях 10а, 2а, 7а, значительно реже в линиях 20с и М₂. Эпидемия конъюгации наблюдалась чаще всего в 48-часовой культуре. Мы не могли обнаружить цикличности в появлении конъюгантов, как это описал Джемсон (Jameson) в 1927 г. Трофозоиты, претерпевая два

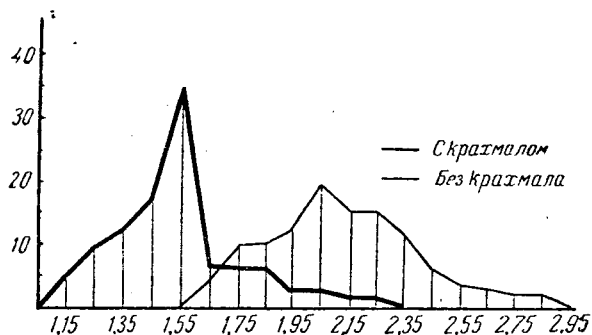


Рис. 2. Отношение длины к ширине тела у инфузорий 24-часовой (жирная линия) и 48-часовой культуры (тонкая линия)

последовательных деления, превращаются в преконъюгантов (рис. 3). Вследствие быстро следующих друг за другом делений преконъюганты, а соответственно и конъюганты оказываются значительно

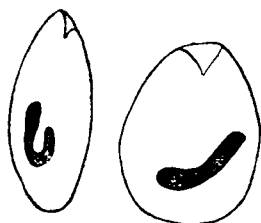


Рис. 3. Преконъюганты линий 7б и 10а

меньших размеров, чем трофозоиты. По длине конъюганты в два раза меньше трофозоитов, а по площади тела размеры конъюгантов в четыре раза меньше (рис. 4). В табл. 1 приведены некоторые данные по сравнительным размерам конъюгантов и трофозоитов в линии 2а.

Конъюганты из линии М₂ в среднем были несколько крупнее конъюгантов линии 2а. Длина конъюгантов этой линии равнялась 53 μ, ширина 35 μ (Д/Ш = 1,5). Более крупные размеры конъюгантов этой линии, несомненно, стоят в связи с тем, что трофозоиты этой линии были крупнее (83 × 57 μ), чем в линии 2а. Конъюганты из линий М₂ и 2а отличаются друг от друга не только абсолютными размерами, но и индексом Д/Ш тела, равным для линий 2а — 1,78 и М₂ — 1,5. Конъюганты из некоторых других линий, выведенных из популяций из свиней, обладали следующими размерами (табл. 2).

Таблица 1

Линия 2а	Длина в μ	М ± m	Ширина в μ	М ± m	Пло- щадь	Д/Ш
Конъюганты	20—58	43,9 ± 0,77 σ = 7,69	13—39	28,2 ± 0,38 σ = 3,83	570—980	1,78
Трофозонты	55—122	79,8 ± 0,8 σ = 8,64	29—74	43,6 ± 0,48 σ = 4,83	2050— 3600	1,82

Как мы видим, конъюганты линии 10 наиболее похожи на конъюгантов *V. coli* из шимпанзе. Конъюганты линии M_2 отличаются от *V. coli* из шимпанзе абсолютными размерами и индексом Д/Ш, несмотря на то, что эта линия выделена из *V. coli* от человека¹. Конъю-

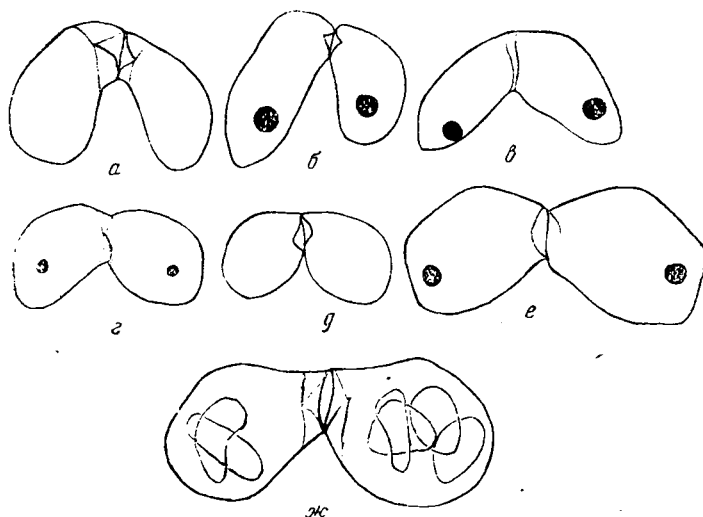


Рис. 4. Конъюгирующие пары. а — линия S_2 из крысы № 16, б — линия 2а из культуры, в — линия 7б из культуры, г — линия 10а из культуры, д — линия 2а из культуры, е — линия M_2 из крысы № 8, ж — линия M_2 из культуры

Таблица 2

№ линии	Длина	σ	Ширина	σ	Площадь	Д/Ш
10	$40,33 \pm 0,5$	4,02	$32,3 \pm 0,5$	3,06	997	1,25
7а и 7б	$46,5 \pm 0,5$	6,03	$20,06 \pm 0,25$	2,56	733	2,3
<i>V. coli</i> из шимпанзе по Нельсону	42,56	—	37,33	—	—	1,16
<i>V. coli</i> из культуры	50,0	—	45,0	—	—	1,11
<i>V. coli</i> по Куна и Мунизу (Cuhna и Muniz)	40,6	—	32,1	—	—	—

ганты линий 7а, 7б и 2а отличаются от линий M_2 и 10а также индексом Д/Ш тела. Мы нередко наблюдали у конъюгантов крахмальные зерна, порой наполняющие всю их протоплазму (рис. 4, ж). Естественно, что размеры конъюгантов при этом становятся большими, но мы при своих измерениях выбирали только такие пары, плазма которых была свободна от крахмальных зерен.

Нередко наблюдались случаи, когда один из партнеров содержал много крахмала, другой мало, что приводило к значительному различию в размерах обоих партнеров. Это различие иногда столь велико (например, $26,2 \times 19,9 \mu : 35,9 \times 13,9 \mu$ или $33,25 \times 26,6 \mu : 37,23 \times 33,25 \mu$), что может привести к неправильному выводу об анизогамной конъюгации, как об этом пишет Джемсон. Автор указывает, что партнеры имели следующие различия: один конъюгант $48 \times 23 \mu$, другой $42 \times 20 \mu$ или $52 \times 25 \mu$ и $37 \times 20 \mu$. Мы думаем, что эти различия скорее связаны с разной «упитанностью» конъюгантов, чем

¹ Эта та же линия, с которой работала Левитанская (1938), не наблюдавшая однако, в этой линии конъюгации.

с половыми отличиями. Нельсон (1934) указывает, что конъюганты *Balantidium* из шимпанзе соединяются своими перистомами так, что образуется тупой угол или, редко, острый, или прямой. Конъюганты из линий 2а, 7а, 7b, 12а (тип *suís*) соединялись всегда так, что между ними образовывался острый угол, тогда как в линиях 10а, L_1 и M_2 (тип *coli*) угол был чаще либо тупой, либо прямой (рис. 4).

Однако, наблюдая конъюгирующие парочки в кишке крысы после заражения ее инфузориями линией C_1 мы видели многочисленные парочки, соединенные под острым углом друг к другу (рис. 4, а). Кроме того, конъюганты линий 10а и 2а были очень похожи на конъюгантов линий M_3 и L_1 не только внешним видом, но и по углу соединения партнеров, равному 120° (рис. 4, г, д). Таким образом, этот признак не является

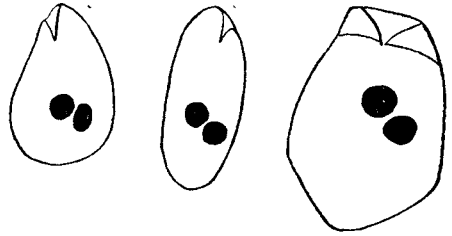


Рис. 5. Эксконъюганты из разных линий

достаточно надежным для разграничения конъюгантов *B. coli* и *B. suis*. Эксконъюганты являются наиболее разнообразными по размерам. Среди них мы находим мелкие формы — 25—30 μ и очень крупные — до 85 μ (рис. 5). Эксконъюганты быстро растут и процессы реорганизации ядерного аппарата заканчиваются у них при достижении длины приблизительно 80—90 μ . Эксконъюганты отличаются от трофозоитов исключительно по строению ядерного аппарата, тогда как по внешним признакам их различить почти невозможно. Размеры их в среднем лежат между размерами конъюгантов и трофозоитов с большей трансгрессией в сторону последних.

Таким образом, крайние размеры инфузорий *Balantidium* весьма широки — с одной стороны, 20 μ , что отвечает длине конъюгантов, и с другой стороны, 114—138 μ , что соответствует наиболее крупным трофозоитам. Наиболее мелкие трофозоиты, которые после двухкратного деления дают конъюгантов, имеют длину приблизительно 50—55 μ . Меньшие размеры характерны для половых форм. Эксконъюганты по размерам стоят между трофозоитами и конъюгантами.

5. Изменчивость трофозоитов

а) Изменчивость длины, ширины и площади тела. Длина трофозоитов, плазма которых не наполнена крахмалом, варьирует в разных линиях от 50 до 138 μ . Размеры трофозоитов меньше 50 μ соответствуют преконъюгантам и поэтому в расчет не принимаются.

Нельсон для инфузорий из шимпанзе указывает значительно меньшую вариабильность длины (58—90), считая, что размеры выше 100 μ есть явление весьма редкое. У Хегнера также приводятся значительно более ограниченные пределы вариабильности этого признака, что, мы думаем, объясняется небольшим числом измеренных особей (у Хегнера только 10 штук). Хзиунг (1938) для *B. coli* из свиньи приводит колебание размеров в пределах от 68 до 134 μ , что соответствует нашим данным.

Совершенно очевидно, что при измерении трофозоитов среди последних попадаются особи на разных стадиях роста, что и приводит к увеличению размаха вариаций. Нельсон считает, что инфузории, достигнув 85 μ длины, начинают делиться. Наши наблюдения говорят, что деление может наступить у инфузорий как больших, так и меньших размеров. Наблюдая за изменчивостью длины тела в линиях

1b, 2a, 4a, 7a, 7b, 10a, 12a, 20s, 29a в течение продолжительного срока, мы установили, что средняя величина колеблется от 61 до 90 μ в разные дни, тогда как в линиях M₂, Л₁, С₁, 20с колебание средней величины длины тела было несколько выше (70—92,9 μ).

В пределах линии, например, длина тела варьировала в среднем (в разные дни) от 73,15 $\mu \pm 0,26$; $\sigma = 2,05$; $C = 4\%$ до 86,7 $\mu \pm 0,86$; $\sigma = 8,64$; $C = 13,2\%$. При этом разность средних превосходит свою ошибку в 10,7 раза. Это различие с точки зрения вариационной статистики вполне реально и могло бы служить доказательством неоднородности исследуемого материала. Мы наблюдали, что столь значительные колебания размеров длины тела в пределах опыта обратимы и поэтому могут быть квалифицированы как модификационные изменения. Широкая модификационная изменчивость некоторых признаков была отмечена у ряда других инфузорий, в частности у *Eutodinium caudatum* (Полянский, Стрелков, 1938) в пределах клонов. Длина тела у *E. caudatum* варьировала столь сильно, что разность средних превышала ошибку в 20—30 раз. Вследствие широкой изменчивости длины тела в пределах линии этот признак не может служить надежным критерием, по которому можно было различить форму *solі* и *suis*.

Ширина инфузорий варьирует столь же сильно, как и длина тела (табл. 3). На это указывают сравнительно большие квадратические отклонения и коэффициенты вариации (С).

Таблица 3. Изменчивость ширины тела в некоторых линиях *Balantidium*

№ линии	Ширина M \pm m	σ	C (в %)	Diff.
2a	38,0 \pm 0,3	2,7	9	} 11,8
2a	44,68 \pm 0,48	4,83	14	
4a	45,6 \pm 0,35	3,48	10,1	} 7,8
4a	49,56 \pm 0,4	4,06	10,8	
С ₁	52,4 \pm 0,5	5,36	13,6	—
M ₂	56,63 \pm 0,6	4,94	11,5	—
Л ₁	53,39 \pm 0,37	3,7	9,3	—

Однако при сравнении линий 2a, 4a, 7a, 7b, 12a, 29a, 10a с линиями M₂, Л₁, С₁, 20с, 50a можно было отметить, что ширина тела первых группируется вокруг средней в 45 μ , тогда как для вторых группировка наблюдается вокруг средней в 53 μ . Любая линия первой и второй групп сильно трансгрессирует. Кроме того, между двумя

ма наиболее резко отличающимися линиями (например, 20с и 7b) можно поставить ряд промежуточных, которые сглаживают кажущийся резкий hiatus (например, клон С₁, 10a, 2a, 4a). Ширина тела первой группы линий более или менее соответствует ширине тела *B. suis* (или типу *suis*), по данным Мак Дональда, в 43 μ , Хегнера — в 52,8 μ , Хзиунга — в 40,4 μ и т. д. Размеры второй группы соответствуют больше *B. solі* (Хегнер — 50,9 μ из человека, 46 μ из обезьяны, 58,9 μ из свиньи; Хзиунг — 70 μ ; Нельсон — 56,09 μ из шимпанзе; Мак Дональд из свиньи — 66 μ ; Куна и Муниц из человека — 57,8 μ). Как мы видим, в разных хозяевах, по данным разных авторов, наблюдаются значительные различия в размерах инфузорий, что может быть обусловлено либо различием среды обитания, либо пищевым фактором (ср. Нельсон), или, наконец, наследственными различиями. Кроме того, размеры инфузорий и из одного хозяина, по данным, например, Хегнера и Мак Дональда, отличаются достаточно сильно. По Хегнеру, инфузории типа *suis* обладают шириной 52,8 μ , что превышает даже ширину инфузорий типа *solі* из человека. Мы думаем, что в основном эти различия в ширине тела, по данным разных авторов, обусловлены широкой модификационной изменчивостью этого признака у *Balantidium*. В пределах линии, например, 2a, 4a, 7a, 10a, С₁, мы наблюдали среднюю ширину тела как 36,7 μ , так и 53 μ , что покрывает собой не только данные разных

авторов по типу *suis*, но и данные Хегнера, касающиеся типа *coli* (50,9 μ). Инфузории типа *coli* из человека и свиньи, однако, тоже не идентичны и отличаются своей шириной тела (табл. 4). Это же наблюдал и Хегнер. Столь сильную изменчивость ширины тела отмечает и Нагахана (Nagahana) у *B. coli* из крыс. Нельсон считает, что одним из основных факторов, обуславливающих широкую изменчивость, является пища, хотя он и не отрицает возможность и «racial in character». Поскольку мы всегда измеряем только бескрахмальных инфузорий, постольку мы считаем, что широкая изменчивость длины и ширины на ряду с пищевым модифицирующим фактором обусловлена также наследственными факторами, могущими быть различными в разных линиях. Мы не имеем достаточных данных говорить, что в условиях культуры изменчивость увеличивается по сравнению с естественными условиями жизни инфузории. Танабе и Комада (Tanabe and Komada) и Нагахана указывают, что инфузории из культур «is morphologically identical with that found in the host animal». Однако, благодаря обилию пищи в культуре, Нагахана отмечает, что инфузории из культуры были длиннее и шире, чем инфузории из естественных условий обитания.

Соответственно широким колебаниям длины и ширины тела в пределах линии мы могли отметить аналогичную вариабильность площади тела. Площадь тела в линиях 2a, 1, 7a, 7b, 10, 12a, 29, 20s, 4a колебалась в пределах от 2050 до 3200 μ^2 , группируясь вокруг средних 2300—2900 μ^2 . Кроме того, в линиях M₂, J₂, 20c, C₁ площадь тела соответственно была больше и колебалась в пределах от 2800 до 4000 μ^2 . Хегнер считает площадь тела наилучшим систематическим признаком для *Balantidium*. По его данным, *B. coli* из человека имеет площадь тела 2438 μ^2 и из свиньи 3206 μ^2 , а *B. suis* 2364 μ^2 . Если обратиться к линиям, то мы увидим, что все эти числа лежат в пределах изменчивости этого признака в линии. Так, например, в линии 2a в одни дни площадь тела инфузорий соответствовала 2400 μ^2 , в другие дни 2800 μ^2 и, наконец, была равна 3200 μ^2 . Тем не менее можно отметить две моды — это 2800 и 3200 μ^2 , вокруг которых группируется изменчивость этого признака в разных линиях. В линиях типа *coli* площадь тела сравнительно редко опускается ниже 2800 μ^2 , тогда как в линиях *suis*, обратно, редко наблюдается подъем площади тела выше 3200 μ^2 (табл. 4).

б) Индекс д л и н а / ш и р и н а характеризует форму тела инфузорий и поэтому является весьма важным для систематических целей. На основании именно этого признака Мак Дональд разделил инфузории рода *Balantidium* из свиньи на два вида: *B. coli* с индексом Д/Ш, равным 1,3, и *B. suis* с индексом, равным 1,9. Данные Хегнера, однако, сильно расходятся с данными Мак Дональда, особенно в отношении *B. suis*. Автор считает, что для *B. suis* характерен индекс 1,4, а для *B. coli* — 1,2. Хзиунг для *B. coli* отмечает индекс 1,12—1,82 и для *B. suis* 1,1—2,52. Нельсон (1934), изучая инфузории *B. coli* из шимпанзе, отмечает наиболее характерный индекс Д/Ш тела, равный 1,26. В филиппинских обезьянах Хегнер и Чу (Chu, 1930) описывают мелких *Balantidium* (40,5 × 24,8 μ и 60,4 × 32 μ) с индексом 1,63—1,88. В red spider обезьянах авторы измерили 10 *Balantidium* (выборочно) типа *suis*, показавших индекс Д/Ш 1,82—2,13 (M = 2,0), а из резуса были взяты 10 особей типа *coli*, имевших индекс Д/Ш 1,23—1,43 (M = 1,25).

В линиях, исследованных нами, изменчивость формы тела, выражаемая индексом Д/Ш, была весьма широка. Коэффициент вариации во всех линиях колеблется от 7 до 20%. Если для измерения брались инфузории все без разбора, с крахмалом и без крахмала, то коэффициент вариации возрастал в несколько раз. Так, например, в линии

Т а б л и ц а 4. Абсолютные промеры выражены в микронах и квадратных микронах. В колонках 4, 6, 7, 8, 10, 13 даны пределы колебания средних отдельных проб и среднее (М) общее для линии

№ линии	Продолжительность исследования (в мес.)	Т е л о						М а к р о н у к л е у с								
		длина (в микронах)		ширина (в микронах)		индекс $\frac{\text{длина}}{\text{ширина}}$ (в микронах)		площадь		длина (в микронах)		ширина (в микронах)		индекс $\frac{\text{длина}}{\text{ширина}}$	площадь	индекс $\frac{\text{длина тела}}{\text{длина Ма}}$
		пределы	$\frac{M_1-Mh}{M}$	пределы	$\frac{M_1-Mh}{M}$	пределы	$\frac{M_1-Mh}{M}$	$\frac{M_1-Mh}{M}$	пределы	$\frac{M_1-Mh}{M}$	пределы	$\frac{M_1-Mh}{M}$	М	М	М	
1b	1	58,5-106,4	$\frac{77,8-80,2}{79,4}$	30,5-57,2	$\frac{38,5-47,3}{41,7}$	1,6-3,0	$\frac{1,7-2,1}{1,9}$	$\frac{2390-2951}{2589}$	—	—	—	—	—	—	—	
2a	6	50,0-138,0	$\frac{73,2-90,1}{79,8}$	25,0-77,0	$\frac{36,7-53,7}{43,6}$	1,1-2,85	$\frac{1,62-2,2}{1,83}$	$\frac{2330-3650}{2800}$	24-50	$\frac{31,0-41,0}{35,6}$	6-12	$\frac{7,4-8,6}{7,86}$	4,5	273,0	2,23	
4a	4	50-114	$\frac{68,3-82,6}{74,7}$	25-73	$\frac{38,8-50,4}{44,6}$	1,1-3,0	$\frac{1,43-2,0}{1,67}$	$\frac{2300-3200}{2700}$	25-42	$\frac{32,8-35,2}{34,0}$	6-12	$\frac{7,2-8,4}{7,95}$	4,2	230,0	2,2	
7a	2	50-114	$\frac{71,0-80,8}{77,9}$	16-77	$\frac{36,2-44,9}{41,9}$	1,4-2,8	$\frac{1,8-2,35}{1,95}$	$\frac{1900-3100}{2453}$	27-43	$\frac{35,1-38,4}{33,4}$	5-11	$\frac{6,5-8,9}{7,7}$	4,7	231,0	2,1	
7b	2	50,2-114	$\frac{68,1-84,0}{75,1}$	18-78	$\frac{33,0-40,4}{37,0}$	1,4-2,8	$\frac{1,8-2,2}{2,0}$	$\frac{1761-2531}{2350}$	24-54	$\frac{32,0-41,7}{37,5}$	5-10	$\frac{6,8-8,8}{7,75}$	4,8	253,0	2,0	
10a	2	50,0-98,4	$\frac{61,1-77,9}{67,1}$	21,2-61,2	$\frac{33,8-51,7}{42,1}$	1,1-2,3	$\frac{1,43-2,0}{1,56}$	$\frac{1800-3100}{2300}$	25-43	34,9	7-11	8,3	4,2	210,0	1,9	
12a	1	60,0-103,0	84,05	33,2-63,8	44,3	1,4-2,5	$\frac{1,9}{1,9}$	2901,4	31-55	$\frac{43,2}{43,2}$	5-8	$\frac{7,8}{7,8}$	5,8	317,5	2,0	
29a	1	58,2-90,4	69,1	30,5-53,2	37,9	1,4-2,8	$\frac{1,6-1,83}{1,7}$	2100	28-34	$\frac{30,1-37,1}{31,2}$	7-8	$\frac{7,5-8,1}{7,7}$	4,0	210,0	2,2	
20a	1	58,7-106,4	$\frac{79,4}{79,4}$	35,9-59,8	$\frac{47,1}{47,1}$	1,3-2,4	$\frac{1,7}{1,7}$	$\frac{2900-3500}{2929}$	24-38	$\frac{32,7}{32,7}$	6-9	$\frac{7,4}{7,4}$	4,1	230,0	2,4	
20c	1	62,5-119,7	$\frac{79,6-96,5}{88,4}$	46,5-93,0	$\frac{58,2-68,4}{63,8}$	1,1-2,0	$\frac{1,3-1,5}{1,37}$	$\frac{350-4800}{334}$	23-48	$\frac{32,0-39,5}{36,1}$	7-15	$\frac{9-11,7}{10,9}$	3,4	338,0	2,4	
Л ₁	1	58,4-106,4	$\frac{78-81,9}{80,3}$	49,2-73,2	$\frac{53,6-61,0}{56,5}$	1,1-2,0	$\frac{1,3-1,5}{1,4}$	$\frac{3200-3900}{3334}$	25-43	$\frac{33,0-37,0}{35,2}$	8-12	$\frac{9,8-10,2}{10,0}$	3,5	290,0	2,3	
М ₂	5	50,5-122,0	$\frac{73,8-92,9}{83,3}$	29,2-73,2	$\frac{50,9-66,5}{57,9}$	1,1-2,1	$\frac{1,35-1,64}{1,43}$	$\frac{2900-3300}{3300}$	27-40	$\frac{32,6-37,9}{35,3}$	7-15	$\frac{10,8-11,6}{11,3}$	3,2	329,8	2,3	
С ₁	24	74,0-106,4	$\frac{85,0-97,0}{88,3}$	45,2-75,8	$\frac{48,0-62,0}{52,5}$	1,2-2,3	$\frac{1,3-1,8}{1,68}$	$\frac{3300-4188}{3407}$	27-45	$\frac{32,8-35,5}{33,1}$	8-14	$\frac{11,1-11,3}{11,2}$	3,0	330,9	2,5	

2а в среднем коэффициент вариации для «бескрахмальных» инфузорий равен 7—10%, а для смешанного материала — 25%. Крайние варианты каждой линии оказываются различными. Для линий из свиней (2а, 10а, 4а, 1, 12а, 25а, 7а, 7b, 20с) индекс Д/Ш тела колеблется от 1,2 до 3,3, тогда как для линий 20с, 50 из свиней и М₂, С₁, Л₁ из человека эти колебания сдвинуты были несколько влево, от 1,1 до 2,3.

Длительные наблюдения показывают, что в каждой линии постоянно замечается то увеличение, то уменьшение средней величины индекса Д/Ш (рис. 6 и 7, табл. 4).

Как видно из табл. 5, в пределах каждой линии разность средних превосходит свою ошибку от 3 до 17 раз. Относительно более стабильными являются линии С₂ и 20с. В линиях 2а, 4а и др. изменчивость формы тела была в достаточной степени велика. Мы видим для каждой линии явные двувершинные кривые (рис. 7), столь же резко отличающиеся друг от друга, как и кривые по изменчивости инфузорий с крахмалом и без крахмала (рис. 2). Хотя в линиях и наблюдается значительная изменчивость индекса Д/Ш тела для каждой линии, однако можно указать некоторую среднюю величину, наиболее типичную для данной линии (табл. 4).

Сравнивая друг с другом среднюю величину индекса Д/Ш тела из разных линий типа suis (например, 7а и 4а, 7а и 2а и т. д.), можно подметить, что разность между средними превышает свою ошибку во столько же раз, во сколько разность средних превышает ошибку в пределах линий (табл. 5) (например, в линии 4а разность средних превосходит свою ошибку в 16 раз, а между линиями 4а и 7а в 15 раз и т. д.).

То же мы можем отметить и относительно линий типа coli (табл. 5). Сравнивая линии типа coli и suis (например, линии 20с и 7а), видим, что разность средних превышает ошибку в 17 раз, т. е. не больше, чем в пределах некоторых линий (10а). При сравнении линий С₁ и 2а, разность средних превосходит ошибку максимум в 9 раз. Линия С₁ из человека по данному признаку менее отличается от линий типа suis, чем от линий типа coli. Между крайними формами (линия 7а и линии 50а и 20с) можно поставить ряд промежуточных форм, стирающих кажущийся hiatus. Широкая изменчивость формы тела в пределах линий имеет некоторые закономерности. Так, в линиях типа suis (например, 2а, 10а, 4а) при длительном наблюдении мы наблюдали постепенный сдвиг средней величины индекса Д/Ш тела по направлению к единице (рис. 6). Фенотипически особи с индексом 1,43 совершенно аналогичны особям типа coli. Если бы мы рассматривали в такой момент культуру, не зная ее происхождения, мы, несомненно,

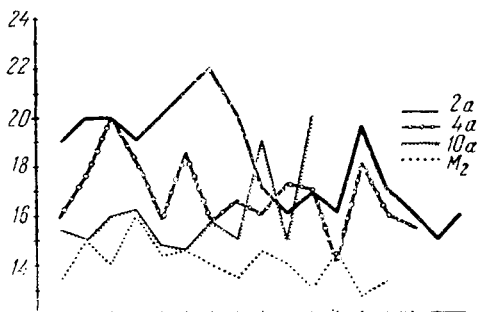


Рис. 6. Изменчивость индекса Д/Ш тела в некоторых линиях на протяжении нескольких месяцев

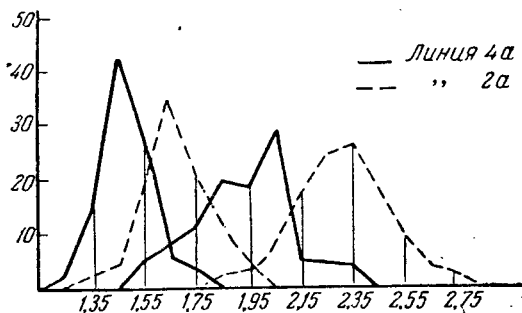


Рис. 7. Изменчивость индекса Д/Ш тела в линиях 2а и 4а

квалифицировали бы ее, как принадлежащую к типу *coli*. «Превращение» в пределах линии от типа *suís* к *coli* носит чисто модификационный характер. Аналогичную картину «превращений» инфузорий типа *coli* в *suís* мы констатировали в линии *C*₁. Уменьшение индекса Д/Ш не было связано с уменьшением абсолютных размеров инфузорий.

Т а б л и ц а 5. Изменчивость индекса Д/Ш тела в разных линиях

№ линии	M ± m	σ	C (в %)	Diff.
2a	1,99 ± 0,02 1,62 ± 0,03	0,15 0,13	7 7,7	9,2
4a	1,76 ± 0,02 1,43 ± 0,01	0,1 0,2	7,1 11,6	
7a	2,35 ± 0,06 1,87 ± 0,03	0,6 0,3	25 19	7,0
10a	1,96 ± 0,03 1,45 ± 0,01	0,3 0,14	16 9	
20с	1,40 ± 0,02 1,49 ± 0,02	0,48 0,16	10,5 10,5	3,0
<i>C</i> ₁	1,71 ± 0,02 1,61 ± 0,02	0,19 0,21	11 10	
<i>M</i> ₂	1,64 ± 0,02 1,35 ± 0,02	0,15 0,15	10 10	7,2

ких линий давало возможность установить норму реакций каждой линии. Одни линии (2а, 4а, 10а, 25а, 12а) чаще пребы вали в состоянии *suís*, но при некоторых условиях переходили в *coli*; другие (20с, *M*₂, *C*₁), наоборот, чаще были в состоянии *coli*, изменяясь в сторону *suís*. Существенным является факт, что форма тела и ряд других признаков могут быть фенотипически однородными у инфузорий из разных линий, отличающихся целым рядом особенностей генотипического порядка.

При кратковременном исследовании инфузорий как из популяций, так и из линий в культурах порой бывает невозможно установить, является ли по форме тела фенотипически однородная культура или популяция типа *coli* отражением ее генотипической однородности, или это результат модификационных изменений инфузорий типа *suís*. Это приходится иметь в виду при оценке многих литературных данных. Хэизунг изучал большинство линий в течение только нескольких дней, что не позволяет делать выводы о существовании видов *B. suis* и *B. coli*, так как при более длительном культивировании могло оказаться, что некоторые линии *B. coli* были лишь модификациями типа *suís*. Мы обнаружили в своих данных целый ряд таких случаев. Линии 4а и 10а в некоторые дни культивирования могли быть вполне квалифицированы как линии *coli*.

Из популяции 20 были выделены две инфузории с индексом Д/Ш тела 1,8 фенотипически однородные, которые дали начало двум линиям 20с с индексом 1,7 (в среднем) и линии 20с с индексом 1,4 — первая типа *suís*, вторая типа *coli*. Таким образом, модификационные изменения покрывают собой генотипические различия в пределах вида. Популяция инфузорий *Balantidium* из свињи, которая кажется фенотипически однородной (типа *coli*), может, таким образом, состоять из особей, которые при длительном культивировании всегда сохраняют черты типа *coli* (индекс Д/Ш 1,4), и из инфузорий типа *coli*, представляющих собой модификационные изменения инфузории *suís*, как это мы видим в линиях 4а, 10а.

То же самое можно отметить и относительно *suís*, которые могут

В некоторых линиях (7а, 7b, 1b, 12а), однако, «превращений» формы тела из типа *suís* в тип *coli* не наблюдалось. Эти линии, культивировавшиеся в течение нескольких месяцев, были относительно более константны по форме тела.

Среди линий, полученных из свиней, одни всегда (6—7 месяцев) оставались типичными *suís* (7а, 7b, 12а), другие, наоборот, оставались длительно типичными *coli* (*L*₁, 50а). Наконец, третьи были способны к «превращениям» из *suís* в *coli* и обратно. Только длительное культивирование та-

быть в популяции представлены «типичными» suis, всегда сохраняющими эти черты (как линия 7a) и модификационными изменениями инфузорий типа coli. Все это указывает, что для систематических целей необходимо учитывать размах модификационных изменений различных признаков инфузорий, особенно таких, которые кладутся в основу видового различия. Для инфузорий из семейства Orthogryoscolocidae, Полянский и Стрелков (1938) наблюдали аналогичные явления. В пределах линий *Entodinium caudatum* наблюдались широкие модификационные изменения, выходящие за границы видовых различий. *E. caudatum* может находиться как в состоянии *caudatum*, так и в состоянии *simplex*. При этом фенотипически между *caudatum* в состоянии *simplex* и видом *E. simplex*, обладающими совершенно иной нормой реакции, имеется полное тождество. Поэтому, имея в популяции инфузорий *simplex*, нельзя делать выводы о принадлежности их к виду *simplex* или *caudatum* без специального испытания потомства.

в) Форма переднего и заднего конца тела, граница энто- и эктоплазмы, положение цитостома. У инфузорий типа suis в линиях 2a, 4a, 7a и др. передний конец слегка сужен и заострен, цитостом помещается на вентральной стороне и адоральная зона мембранелл не доходит до переднего конца. К задней трети тело расширяется и к концу снова сужается (рис. 8, a). Это наиболее типичная форма тела для типа suis. Однако при уменьшении индекса Д/Ш до 1,4 задний конец тела округляется (рис. 8, б), а передний становится более тупым. Перистом при этом слегка смещается и становится субтерминальным, т. е. так, как это имеет место у инфузорий типа coli. В линиях Л₁, М₂ (тип coli) инфузории имеют более тупой передний конец тела (рис. 8, в и 9, a), адоральная зона мембранелл с вентральной стороны заходит на полюс, перистом чаще всего расположен субтерминально (рис. 9, a). Если особи имеют индекс Д/Ш, равный 1,5 и выше, то перистом, оказывается, располагается вентрально, как это имеет место у типа suis (рис. 8, з). Задний конец тела большей частью тупо срезан и закруглен. У инфузорий типа coli, обладающих узким телом, в ряде случаев остается весьма характерный задний конец, слегка расширенный и прямо срезанный. По этому признаку иногда удается различить их от инфузорий типа suis (рис. 8, з). В пределах линий эти признаки обладают сильной изменчивостью, что затрудняет пользоваться ими для целей систематики.

Граница между энто- и эктоплазмой на переднем конце тела у инфузорий линий 2a, 7a, 7b, 10a и др., классифицируемых как тип suis, проходит под острым углом к продольной оси тела (рис. 8, a, рис. 9, б, з). Чем шире инфузории, тем этот угол больше приближается к прямому; поэтому у особей, имеющих индекс Д/Ш, равный 1,2—1,4, граница между энто- и эктоплазмой проходит под прямым углом к продольной оси тела (рис. 9, в). Кроме того, в линиях coli у широких особей граница между энто- и эктоплазмой всегда была перпендикулярна продольной оси тела (рис. 8, в), но часто изменялась, когда индекс Д/Ш становился равным 1,6—1,8. У таких форм наблюдалось полное совпадение с типичными формами suis (рис. 8, з).

г) Макронуклеус¹. Наиболее характерным признаком в каждой линии является форма Ма, которая выражается индексом Д/Ш. В одних линиях (2a, 7a, 7b, 4a, 10a, 20s, 12a, 25a) Ма чаще имеет колбасовидную форму с индексом Д/Ш, равным в среднем 4,5, тогда как линии М₂, Л₁, С₁, 20c и частично линия 10a имеют бобовидный Ма с индексом Д/Ш, равным 3,5 (рис. 10). Различие индекса Д/Ш в линиях в основном зависит от различной ширины Ма (табл. 4). В пре-

¹ Для удобства в дальнейшем макронуклеус условно обозначается сокращением Ма, а микронуклеус М₁.

делах линии изменчивость ширины макронуклеуса варьирует в сравнительно узких границах. Разность средних превышает ошибку в 1—6 раз (табл. 6).

При сравнении линий между собой мы могли отметить, что ширина Ма в линиях 2а, 7а, 7б, 4а, 10а отличается друг от друга не больше, чем в пределах линий. Сравнивая линии Л₁, С₁, М₂, 20с, мы также констатировали незначительную разность средних в отношении ширины Ма. Однако при сравнении линий *V. coli* из человека с линиями

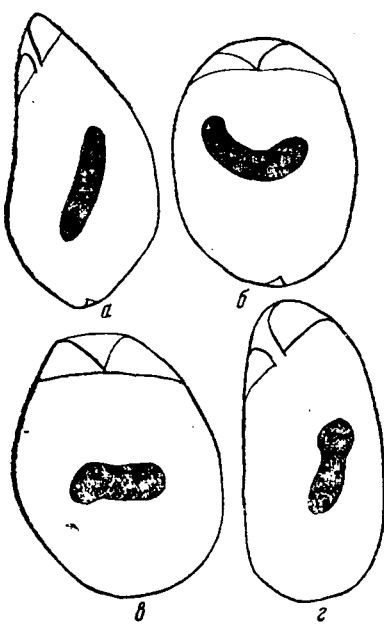


Рис. 8. Различные инфузории из линий типа *coli* и *suis*. а и б — инфузории из линии 2а (тип *suis*), в и г — инфузории из линии С₂ (тип *coli*)

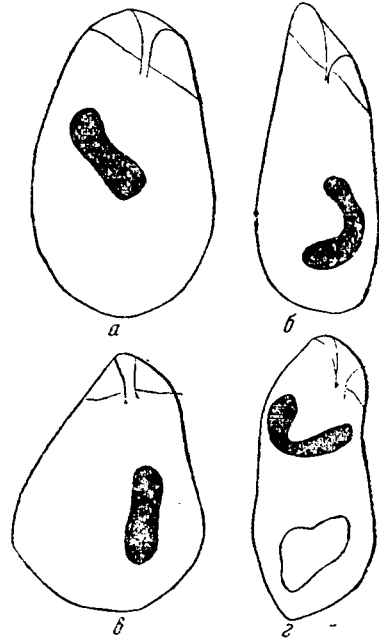


Рис. 9. Инфузории из различных линий. а — инфузория из линии М₂ (типичная форма), б — инфузория из линии 7б (тип *suis*), в — инфузория из линии 10а, фенотипически сходная с типом *coli*, г — инфузория из линии 7а

2а, 7а, 7б мы констатировали, что разность средних превосходит ошибку в меньшем случае в 7 раз и в наибольшем в 11,9 раза. Линии 10а и 4а в отношении формы Ма значительно меньше отличаются от линий *Balantidium* из человека, чем остальные линии *suis*. Например, в линии 4а индекс Д/Ш Ма был равен 3,8, т. е. такой же, как у *V. coli* из человека. Линия 20с также стоит несколько особо. Размеры Ма весьма изменчивы в этой линии, поэтому иногда Ма имеет форму бобовидную (типа *coli*), а иногда колбасовидную типа *suis* (рис. 10). Таким образом, мы видим, что между линиями *coli* и *suis* имеется некоторое различие в форме Ма, обусловленное различной его шириной. По мнению Хегнера, различие индекса Д/Ш Ма для типа *coli* (2,5) и для *suis* (3,18) обусловлено не различием в ширине Ма, а различием его длины. Так, Ма типа *coli* имеет длину 25 μ , а *suis* 40,2 μ при одинаковой ширине, равной 10 μ , что и приводит к различию индекса Д/Ш. Хзиунг считает, что типичные *V. coli* имеют Ма с индексом Д/Ш, равным 2,3, а типичные *V. suis* не менее 4,0. Однако между этими крайними наблюдаются серии переходов. Различия в форме Ма хорошо выражены только при сравнении наиболее крайних форм *coli*

и suis, но это различие стирается при сравнении некоторых промежуточных линий, как, например, 4а, 10а, Л1.

Интересно отметить, что в тех линиях, в которых форма тела изменилась от suis к coli (например, 2а, 4а, 10а), форма Ма также несколько изменилась в сторону укорочения и расширения.



Рис. 10. Макронуклеусы из инфузорий различных линий.
а — линия 2, *б* — линия 7а, *в* — линия 4, *г* — линия 10, *д* —
 линия Л1, *е* — линия 20с, *ж* — линия 20с

В линии С1, несмотря на узкое тело (индекс Д/Ш 1,78), Ма оставался бобовидным с индексом Д/Ш около 3. Хегнер считает, что различие между Ма типа coli и suis может быть выражено наиболее ясно при сравнении их площади. Для suis автор считает типичной площадью 342 μ^2 , для coli из свиньи — 329 μ^2 и для coli из человека — 295 μ^2 . Однако, измеряя площадь Ма планиметром, мы обнаруживали

обычно в пределах любой линии колебания, значительно превосходящие различия, указанные Хегнером для *coli* и *suís*. В линиях 2а, 4а, М₂, Л₁ и т. д. вариабильность площади Ма наблюдалась от 200 до 390 μ^2 . Ошибка, получаемая при измерении планиметром (при данном увеличении микроскопом), соответствует 21 μ^2 ; поэтому мы думаем, что и в данных Хегнера разность между размерами ядер *coli* и *suís* лежит в пределах ошибки измерения планиметром.

Таблица 6. Изменчивость ширины макро-
нуклеуса в некоторых линиях *Balantidium*

№ линии	Ширина M \pm m	σ	C (в %)	Diff.
2а	7,64 \pm 0,15	1,07	13	4,6
2а	8,56 \pm 0,15	1,1	12	
7а	6,47 \pm 0,2	0,95	13	3,8
7а	7,65 \pm 0,2	1,21	15	
20с	11,24 \pm 0,3	1,69	15,3	5,8
20с	8,91 \pm 0,2	1,42	15,2	
Л ₁	10,0 \pm 0,15	1,18	11,18	1,0
Л ₁	9,83 \pm 0,2	1,17	11,7	
С ₁	11,28 \pm 0,3	1,42	13,2	11,7
2а из культуры	6,45 \pm 0,3	1,07	14	
2а из крысы .	11,16 \pm 0,2	1,06	9,5	

Линии *suís* имели площадь Ма в среднем 250—280 μ^2 , тогда как линии *coli* обладали площадью несколько больше 270—350 μ^2 .

На основании приведенных данных можно считать, что форма Ма является относительно менее изменчивым признаком и поэтому более ценным для систематических целей.

д) Ненормальные формы. В культурах мы нередко наблюдали гигантских особей. Такие особи обнаруживались в линиях М₂, 4а, 7b, 2а, 10а (рис. 11). В таких гигантских особях, достигающих размеров до 200 μ , мы находили по два и даже по три Ма. В других случаях гигантизм был связан с увеличением площади одного Ма, достигающего иной раз 500 μ^2 (53 \times 15).

Площадь тела таких инфузорий достигала 6000 μ^2 и больше. Плазма таких гигантов была свободна от крахмала. Вполне вероятно, что такие многоядерные особи могли возникнуть в результате неправильно происходящих процессов реконструкции ядерного аппарата после конъюгации. В некоторых случаях многоядерность, несомненно, стоит в связи с явлением каннибализма. Увеличение ядерной массы приводит к увеличению плазмы, вследствие чего сохраняется нормальное отношение $\frac{\text{ядро}}{\text{плазма}}$ (эти гигантские особи не включаются в измерения).

6. Обсуждение результатов

Изучая *in vitro* в течение продолжительного времени различные линии инфузорий *Balantidium* из человека и свиньи, мы установили широкую изменчивость различных признаков трофозоитов. Наиболее изменчивыми в пределах линии являются длина и ширина тела, площадь тела, форма тела, выражаемая индексом Д/Ш, расположение цитостомы. Относительно менее изменчивым признаком можно считать форму Ма. Такой важный систематический признак, как форма тела, оказался особенно изменчивым в пределах линий. Доказательством этого может служить наблюдение над линиями 2а, 4а, 10а и др., где особи типа *suís* оказывались фенотипически не отличимыми от особей из линий типа *coli*. Таким образом, генотипические различия между линиями стирались благодаря широкой модификационной изменчивости некоторых признаков. Только длительное культивирование таких линий позволяло выявить различие в норме реакции каждой линии.

Не всегда, однако, изменчивость признаков была столь широка, как в указанных линиях. Линии *B. coli* из человека, несомненно, были относительно менее изменчивы, чем линии *B. coli* из свиньи. То же можно сказать и относительно некоторых линий из свиньи типа *suís*.

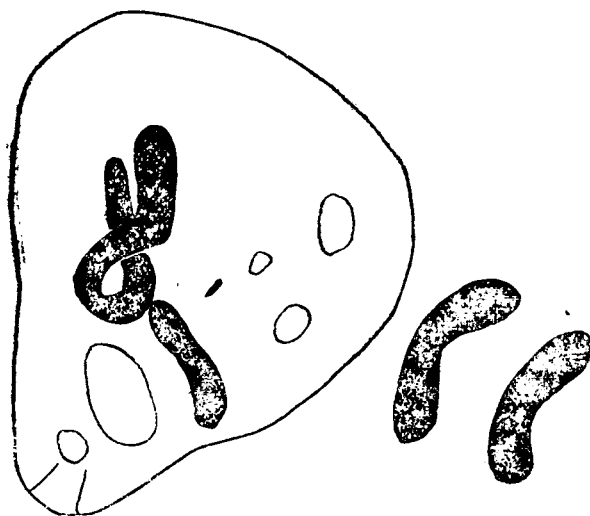


Рис. 11. Ненормальная форма инфузории из линии M_2 и гигантские формы макронуклеуса из линии 20с

Установление факта широкой модификационной изменчивости большинства признаков *Balantidium* заставляет критически относиться к существующей классификации *Balantidium*. Мы считаем у *Balantidium* наиболее ценным признаком для целей классификации форму макронуклеуса, выражаемую индексом Д/Ш. Но установление принадлежности данной особи к тому или иному виду *Balantidium* или тому или иному биотипу требует продолжительного исследования над изменчивостью инфузорий в культуре при разных условиях их содержания.

У целого ряда простейших наблюдается аналогичная широкая модификационная изменчивость. Так, например, Мевус (Moevus, 1933) наблюдал у разных видов *Chlamidomonas* резкие изменения модификационного характера в пределах клона, воспитывающегося на различных питательных средах. Эти изменения выходили за пределы внутривидовой изменчивости и захватывали формы, описанные другими исследователями как самостоятельные виды. Среди инфузорий семейства *Ophryoscolecidae* аналогичное явление наблюдали Полянский и Стрелков (1938). Поскольку в линиях, выделенных нами, всегда наблюдалась конъюгация, постольку наряду с модификационными изменениями мы могли ожидать появления в результате расщепления неоднородного исходного материала новых наследственно константных форм. Дженнингс, Линч, Соннеборн и Раффель у *Paramecium aurelia* наблюдали в клонах расщепление и образование в связи с этим новых биотипов.

Косвенно на этот факт указывает наблюдаемая изменчивость в линии 20с.

В культуре, как мы видели выше, появлялись особи с признаками как типа *coli*, так и типа *suís*. При дальнейшем их совместном культивировании выживали значительно лучше инфузории с признаками *coli*, и культура приобретала более однородный вид. Эти резкие изменения чаще всего были связаны с конъюгацией.

Однако в других линиях мы не наблюдали таких изменений и думаем, что широкую изменчивость инфузорий в пределах линий можно всецело отнести за счет модификаций.

Из приведенных данных можно сделать вывод, что в кишечнике человека и некоторых обезьян паразитирует целый ряд наследственно константных форм полиморфного вида *B. coli*. Например, линии S_1 и M_2 постоянно отличались друг от друга рядом особенностей.

Анализируя линии из кишечника свиньи, мы обнаружили значительно большее разнообразие линий, чем в материале из человека. Модификационная изменчивость в пределах большинства линий была значительно шире, чем в линиях *B. coli* из человека. Кроме того, между некоторыми линиями были постоянные отличия, сохраняющиеся длительное время. Различия между линиями относились главным образом к различиям в норме реакции каждой линии. Ряд линий (20с, 50с) имел наибольшее сходство с линиями S_1 , M_2 и L_1 из человека как по форме тела, так и по форме Ма. Эти линии могут быть классифицированы как линии типа *coli*. Несмотря на значительное число линий, выделенных из популяций из кишечника свиней, число линий типа *coli* оказалось сравнительно невелико. Популяции *Balantidium* в кишечнике свиньи значительно богаче представлены инфузориями типа *suís*, чем *coli*. Однако мы наблюдали в некоторых свиных фенотипические однородные популяции типа *coli*. Из таких популяций иногда удавалось выделить линии, которые были как типа *coli*, так и типа *suís* (20с и 20s).

Другие линии, исследованные нами, отличались в той или иной степени от линий *B. coli*. Одни линии наиболее резко отличались как по форме тела, так и по форме Ма. Линия 10а была наиболее сходна с линиями типа *coli* по форме тела и особенно по форме Ма. Между линиями 1b, 2а, 4а, 10а, 25, 20s, 12а, 7а, 7b было то сходство, что индекс Д/Ш тела группировался вокруг средних 1,5—1,8.

По данным Мак Дональда, для *B. suis* отношение длины к ширине тела равно в среднем 1,9. Хзиунг также принимает эту величину, характерную для *B. suis*, считая, однако, что вариабильность индекса Д/Ш достаточно широка — от 1,1 до 2,52, тогда как для *B. coli* — от 1,1 до 1,8. Хегнер на основании измерения 10 трофозоитов считает, что для типа *suís* характерно отношение Д/Ш, равное 1,4, а для *coli* — 1,2.

В линиях L_1 , S_1 , M_2 , 50с, 20с индекс Д/Ш тела группировался около средней 1,4, поднимаясь до 1,75 и спускаясь до 1,3. Все наши линии при сравнении с данными Хегнера и Хзиунг могут быть разделены на линии типа *suís* (первая группа) и типа *coli* (вторая группа). Но это деление крайне условно благодаря большому разнообразию линий, зависящему от генотипической неоднородности исходного материала.

Большое разнообразие линий было установлено продолжительным наблюдением над культурами в противоположность Хзиунгу, который наблюдал некоторые линии только 1—2 дня. Кроме того, Хзиунг имел материал по *B. suis* преимущественно от одной свиньи, из которой выделил несколько клонов *suís*, естественно имеющих большое сходство друг с другом. Мы констатировали, что линии, выделенные из одной свиньи, всегда были более сходны друг с другом (5 и 10а, 7а и 7b, 2а и 4а), чем линии из разных свиных. Поскольку мы имели материал из 10 свиных, постольку мы имели большее разнообразие линий, обусловленное наличием ряда наследственно константных форм, среди популяций типа *suís*.

Таким образом, к настоящему моменту нет единого мнения относительно видового состава *Balantidium* из свиньи, так как Мак Дональд и Хзиунг считают *B. suis* и *B. coli* за самостоятельные виды,

а Хегнер, Джемсон, Притц и др. не могут присоединиться к этой точке зрения. Мы считаем, что различие между типами coli и suis является порядка внутривидового различия.

Хегнер, употребляя понятие «типа coli» и «типа suis», не вкладывает в него смысла таксономической единицы. Хегнер думает, что эти типы лишь крайние варианты внутри одного вида (1934, стр. 43).

Если взять для сравнения линии 7a (типа suis) и M₂ (типа coli), то различие получается действительно значительное. Но стоит рассмотреть множество других линий, их изменчивость, поведение инфузорий в разных условиях среды, как резкие границы расплываются и никакого хиатуса обнаружить не удастся. Хиатус может прежде всего отсутствовать благодаря широкой трансгрессивной модификационной изменчивости ряда основных «систематических» признаков (длина, ширина, индекс Д/Ш тела и т. д.). Мы нередко наблюдали полное фенотипическое сходство между инфузориями из линий типа coli и типа suis (см. выше). Поэтому при одномоментном анализе популяций или линий мы могли только констатировать наличие того или иного типа инфузорий, происхождение которых могло быть совершенно различно.

Конечно, наличие трансгрессии между типом coli и suis, обусловленное модификационной изменчивостью, не может явиться доказательством единства видов coli и suis. Отсутствие хиатуса в данном случае не отражает истинного отношения между типом coli и suis.

Отсутствие хиатуса вызвано также и тем, что на ряду с сильной модификационной изменчивостью методом длительного изучения линий в культуре удалось обнаружить совершенно ясно ряд мелких наследственно константных единиц среди линий suis и coli, обусловливающих значительный полиморфизм вида. Различие между линиями выражается главным образом в различной норме реакции каждой линии. Например, линии 2a и 7a или C₁ и M₂ постоянно отличались друг от друга средними величинами индекса Д/Ш тела, формой Ma и рядом других особенностей. Между этими линиями, однако, замечается сильная трансгрессия. В результате мы можем констатировать среди линий, выделенных из популяций *Balantidium* из кишечника свиньи, ряд наследственно константных форм, образующих постепенный переход от форм, классифицируемых как тип suis, к формам типа coli. Наиболее крайними являются линии 7a, 7b, 12a, затем могут быть поставлены линии 2a, 20s, 25, 4a; линия 10a значительно ближе к типу coli. Эта последняя линия весьма сходна с линиями C₁ (из человека) и 20c (из свиньи), составляющими переход к наиболее крайним линиям типа coli 50c (из свиньи), J₁ и M₂ (из человека). Несомненно, что существует еще ряд наследственно константных форм среди популяций *Balantidium* из свиней, представляющих собой переходные формы от coli к suis.

Поскольку между формами coli и suis нет ясно выраженного хиатуса, постольку мы считаем эти формы за дивергирующие разновидности в пределах полиморфного вида. Кишечник свиньи является весьма благоприятной средой для существования *Balantidium*. Это подтверждается тем, что, во-первых, инфузории *Balantidium* весьма экстенсивно распространены среди свиней; во-вторых, в свиньях инфузории представлены значительно большим числом наследственно константных форм, чем в других хозяевах (человек, обезьяна, крыса). Этот последний момент, а также отсутствие патогенного эффекта со стороны организма свиньи могут служить доказательством, что свинья является более древним хозяином для *Balantidium*, чем человек, обезьяна, крыса и др.

Возможность распространения *Balantidium* среди свиней и от них в новые экологические условия осуществляется способностью инфу-

зорий образовывать цисты. Заражение человека от свиньи доказывається эпидемиологическими наблюдениями. Крысы также могут заражаться от свиньи, что наблюдалось при вскрытии крыс, живущих на бойнях.

Способность к образованию цист у инфузорий из кишечника свиньи является показателем благоприятных условий для существования вида. В человеке инцистирование *B. coli* происходит исключительно редко, что препятствует широкому распространению паразита среди людей и указывает на неблагоприятные условия для существования паразита. При заражении человека инфузориями *Balantidium* от свиньи в новых условиях обитания имеют возможность развиваться только определенные группы наследственно константных форм, наиболее соответствующие новой среде обитания. В крысе (Танабе и Комада), человеке и шимпанзе (Нельсон, Хегнер) всегда обнаруживаются только инфузории типа *coli*, среди которых, однако, можно установить и генотипические различия.

При экспериментальном заражении крыс различными линиями *B. coli* (тип *suís* или тип *coli*) мы могли отметить, что не все линии одинаково приживаются в кишечнике крысы. Лучшее всего выживали линии, которые морфологически соответствуют типу *coli* или способны были «превращаться» в кишке крысы из *suís* в *coli* (например, линия 2). Линии типа *suís* значительно менее способны были адаптироваться в новых условиях обитания. В кишечнике свиньи условия обитания благоприятны как для типа *suís*, так и для *coli*, которые и образуют в этих условиях весьма сложную популяцию, состоящую из многочисленных биотипов, анализ которых не всегда удается провести.

Таким образом, между типом *coli* и типом *suís* существует генотипическое различие, но благодаря широкой модификационной изменчивости и наличию мелких наследственно константных форм установление генотипа данной формы возможно лишь при анализе изменчивости отдельных линий. Тип *coli* и тип *suís* могут быть скорее всего квалифицированы как расы в пределах вида *B. coli*, так как они распадаются еще на ряд более мелких наследственно константных единиц.

7. Выводы

1. Длина тела, ширина, индекс Д/Ш и площадь тела *Bal. coli* в пределах линий оказываются сильно изменчивыми, тогда как ширина и форма макронуклеуса относительно менее изменчивы.

2. В кишечнике свиньи паразитируют две расы *B. coli*: одна соответствует типу *suís*, другая типу *coli*, между которыми имеется генотипическое различие и в пределах каждой расы обнаруживается ряд биотипов.

3. Среди линий *suís* одни резко отличаются от линий *coli*, другие же могут быть длительное время фенотипически не отличимы от инфузорий типа *coli*. Резкой границы между расой *coli* и *suís* нет в виду наличия переходных форм.

4. Различие между типом *coli* и *suís* может быть выявлено только после изучения размаха изменчивости каждого признака на достаточно большом материале и при условии длительного культивирования линий.

ЛИТЕРАТУРА

1. Авакян А., Вестник микробиологии, эпидемиологии, паразитологии, XV: 1, 25, 1936.— 2. Atchley F., Amer. Jour. of Hygiene, XXI: 1, 151, 1935.— 3. Jameson I., Parasitology, 19, 411, 1927.— 4. Jennings H., Raffel D., Lurch R., Sonneborn T., Journ. of Exp. Zool., 62, 363, 1932.— 5. Догель В., Гнездилов В., Сборник, посвященный 25-летию Е. Н. Павловского.— 6. Cunha M. и Muniz I., C. R. S. Biol., 121: 8, 776, 1937.— 7. Левитанская П., Медицинская паразитология, 1938.— 8. McDonald I., Univ. of Cal. Publ. in Zool., 20: 10, 243, 1922.—

9. Moewus F., Arch. f. Prot., 80:1, 128, 1933.—10. Nagachana M., Kejo Journ. of Medicine, 3:4, 36, 1932.—11. Nelson E., Amer. Jour. of Hygiene, XVIII:1, 185 1933.—12. Полянскій Ю. и Стрелков А., Тр. Петергофского биол. ин-та № 16, 44, 1938.—13. Pritze F., Zeitschr. f. Parasit., 1:3/4 1928.—14. Rees C Science, 64:1699, 89, 1927.—15. Tanabe M. и Komada K., Kejo Journ. of Medicine, 3:3, 385, 1932.—16. Hegner R., Amer. Jour. of Hygiene, XIX:1, 38, 1934.—17. Hegner R. и Chu H., там же, XII:1, 62, 1930.—18. Hegner R. и Holmes F., там же III:1, 3, 1923.—19. Hsiung T., Zeitschr. f. Parasit., 10:1, 109, 1938.—

THE VARIABILITY OF INFUSORIA BALANTIDIUM COLI FROM MAN AND PIG

I. OBSERVATIONS ON THE VARIABILITY IN CLONES

By E. M. Pick-Levontin and E. M. Cheissin

Parasitological Department of Pasteur Institute (Leningrad)

Summary

The present work was conducted in order to elucidate the variability of diverse taxonomically important characters of *B. coli*, which serve as base for the classification of the genus *Balantidium*, as well as to ascertain the problem of *B. coli* and *B. suis* specificity.

The infusoria were studied in cultures on Rees' medium. A total of 15 clones was submitted to investigation (12 from the pig and 3 from man), those clones being cultivated over a period from two months to one year. Measurements were made on infusoria deprived of starch and fixed with the 4 per cent formalin, which was followed by the staining of nuclei with acetocarmine. Conjugations occurred in all the clones. The conjugants of the clones *suis*—type unite together, forming an acute, right or obtuse angle, while those of *coli*—type either a right or an obtuse one (Fig. 4). By their size the conjugants of the clones *coli* and *suis* are like each other (Tables 1 and 2). The length of trophozooids in different clones varies from 50 to 138 μ . For the clones of the *coli* type the mean value of the body size fluctuates from 70 to 92 μ and for *suis* from 61 to 99 μ . The width of the body shows strong variations within the clones (Tables 3 and 4). The difference of the means is 8—12 times the error. In the clones of the *suis* type the body width varies around the average of 45 μ and in those of *coli* around 53 μ . The transgression is very considerable (Table 4). In the clones *coli* the of area body varies on the average from 2800 μ^2 to 4000 μ^2 , and in clones *suis* from 2050 μ^2 to 3200 μ^2 . The index $\frac{L}{W}$ of the body is seen to vary particularly strongly (Tables 4 and 5, Figs. 6 and 7). Within a clone the above mentioned index may vary on the area 1.48 to 2.3. The difference of the means is 3—17 times the error. The clones of the type *suis* are characterised by the index $\frac{L}{W}$ of the body averaging 1.43—2.3, and those of *coli* by 1.4—1.68. Diverse clones both of the *coli* and *suis* type are characterised by a definite index $\frac{L}{W}$ of the body (Table 4). The variability of the clones is not the same. In some of them (7a, 7b) the index $\frac{L}{W}$ is always higher than 1.6, while in others (10a, 4a, 2a) it drops to 1.43. The infusoria of the *suis* type may be

phenotypically undistinguishable from those of the coli type due to their wide modificational variability. A prolonged cultivation allows to determine the reaction norm of each clone.

The form of the anterior and posterior ends of infusoria (Figs. 8 and 9) is highly variable within the range of a clone, being therefore an unreliable character for the purposes of taxonomy. The form and breadth of the macronucleus (Fig. 10, Tables 4,5 and 6) are found to vary comparatively little. For the suis clones the index $\frac{L}{W}$ averages 4,5, reaching 3,5 in those of coli. In clones 4a, 10a and L₁ the macronucleus has an intermediate form between coli and suis. Some abnormal gigantic individuals (Fig. 11) were observed in the clones.

The infusoria of the type coli and suis may be determined as two races within the species *B. coli*. The races coli and suis consist of a series of biotypes, differing mainly by their reaction norm. For the purposes of the *Balantidium* taxonomy it is necessary to carry on a protracted study of clones in order to establish the reaction norm of each of them.

Between the extreme forms of suis and coli there exists a great number of transitional forms owing to a genotypic variety of natural populations.

ВОЗРАСТНЫЕ СТАДИИ НЕКОТОРЫХ СОРЕРОДА ЧЕРНОГО МОРЯ

Кафедра гидробиологии МГУ

Д. А. Потемкина

Изучение возрастных стадий отдельных видов *Sorepoda* может идти двумя путями. Первый путь — выведение культуры изучаемого вида и установление всех жизненных циклов развития этого вида. Второй путь — изучение на собранном в различные сроки материале тех же возрастных стадий отдельного вида. Мы провели работу вторым методом.

Работа была произведена под руководством В. А. Яшнова.

Материал и методика

Основным материалом послужили планктические пробы, собранные летом 1936 г. в одной из бухт Крыма. Методика определения возрастных стадий сводилась в основном к зарисовке общего вида формы, установлению количества пар ног, числа члеников экзоподитов и эндподитов, количества члеников абдомена и торакса и промеров общей длины каждой стадии. Все эти данные сводились в таблички, которые позволили сравнивать между собой отдельные стадии. Проверка промеров и зарисовок производилась не менее 10—20 раз.

В результате были установлены возрастные стадии по следующим видам (не для всех полностью): *Acartia clausi* Giesbr., *A. latisetosa* Kriez., *Paracalanus parvus* (Claus), *Centropages krøyeri* Giesbr., *Oithona nana* Giesbr. и *O. similis* Claus. Сравнительные таблицы и рисунки приводятся лишь для четырех видов — *Oithona nana*, *O. similis*, *Acartia clausi* и *A. latisetosa*.

Науплиальные стадии разбору не подвергались.

Морфология стадий развития

Oithona nana. На рис. 1 представлены все возрастные стадии, зарисованные, как и стадии всех остальных видов, под микроскопом при помощи рисовального аппарата. Нормальная величина всех воз-

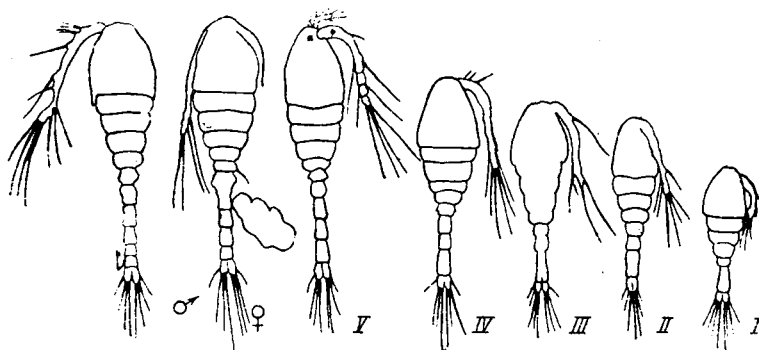


Рис. 1. Копеподитные стадии *Oithona nana*

растных стадий приведена в табл. 1, в которой, кроме этого, указано количество члеников abdomena и toraksa.

Таблица 1

	I	II	III	IV	V	♀	♂
<i>Oithona nana</i>							
Величина в мм	0,24— —0,25	0,27— —0,29	0,34	0,40	0,43— —0,47	0,47— —0,50	0,47
Количество члеников торакса	4	4	5	5	5	5	5
Количество члеников abdomena	2	3	3	4	5	5	6
<i>Oithona nana</i> по Мерфи (Murphy)							
Количество члеников торакса	3 (+1 ceph.)	4 (+1 ceph.)	5 (+1 ceph.)	5 (+1 ceph.)	5 (+1 ceph.)	5 (+1 ceph.)	5 (+1 ceph.)
Количество члеников abdomena	1	2	3	4	5	5	5
<i>Oithona similis</i>							
Величина в мм	0,36	0,40— —0,43	0,50— —0,52	0,60	0,60— —0,69	0,72— —0,74	—
Количество члеников торакса	4	4	5	5	5	5	5
Количество члеников abdomena	2	3	3	4	5	5	6

У различных экземпляров в пределах одной стадии величина тела колеблется очень мало. Для черноморской *O. nana* района западного побережья Крыма величина взрослых организмов достигает 0,47—0,50 мм, что является очень близким к величинам, указанным Гисбрехтом (Giesbrecht) (0,5—0,65 мм); Мерфи¹ в своей работе дает следующие величины: ♂ 0,55 и ♀ 0,48 мм. Морфологических отличий

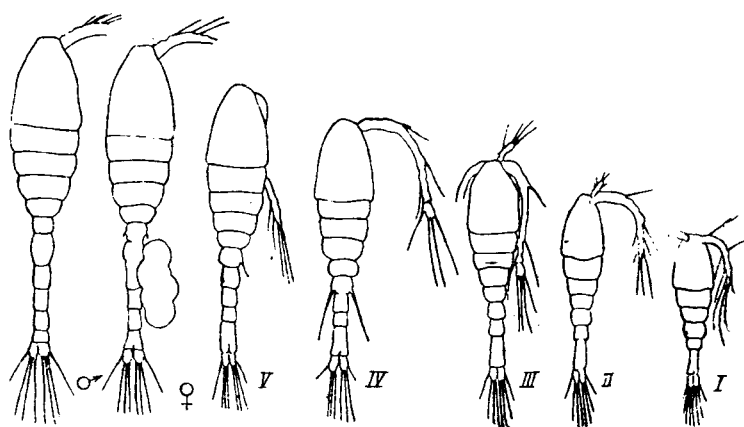


Рис. 2. Копеподитные стадии *Oithona similis*

между полами у молоди *O. nana* мною не наблюдалось, по общему же виду, в частности по признаку, указываемому Мерфи, а именно по

¹ Murphy Helen E., The life cycle of *Oithona nana* reared experimentally. University of California public. in Zoology, v. 12, № 13, 1923.

квадратному лбу самца, на основании которого она устанавливает пол с 3-й науплиальной стадии, различий установить не удалось, так как у черноморской *O. папа* угловатый лоб одинаков в обоих полах. Взрослые самки и самцы отличаются по количеству и величине члеников abdomena.

Составленная мной таблица возрастных изменений черноморской *O. папа* отличается от подобной же таблицы Мерфи по количеству члеников торакса и abdomena на различных стадиях развития (табл. 1). При сравнении же с таблицей Грандори (Grandori)¹ никаких различий не обнаружилось, и общий вид описываемой им *O. папа* больше напоминает черноморский вид, чем рисунки Мерфи.

Oithona similis. На рис. 2 представлены все возрастные стадии *O. similis*, которые, кроме специфических особенностей морфологии головы, общей большей протяженности (более вытянут эллипс торакса) и большей величины, ничем не отличаются от соответствующ-

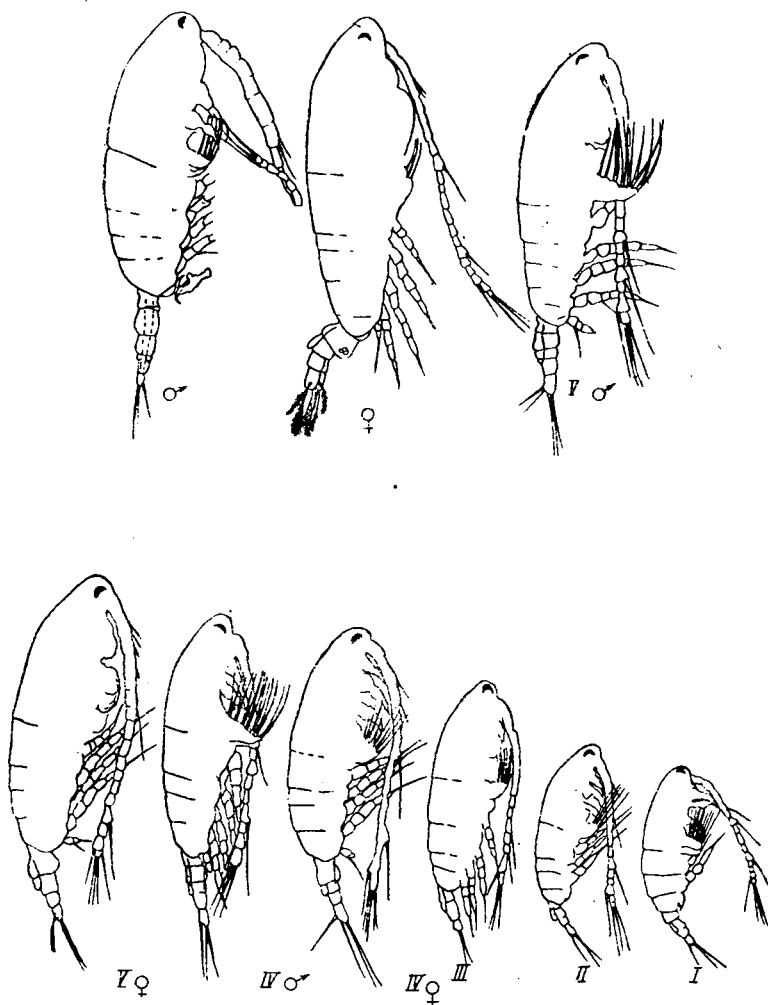


Рис. 3. Копеподитные стадии *Acartia latisetosa*

¹ Grandori R., Studi sullo sviluppo larvae dei Copepodi pelagici, Redia 8, 1912.

щих стадий *O. papa*. В табл. 1 можно видеть совпадающее у обоих видов количество члеников abdomena и торакса.

Acartia. Нами было обнаружено в Черном море три вида *Acartia* — *A. latisetosa* Kriez., *A. clausi* Giesbr., и *A. italica* Steuer. Для первых двух видов, встречавшихся в массовом количестве в планктоне летом 1936 г., были изучены почти все возрастные стадии; *A. italica*, впервые указываемая нами для Черного моря, встречалась лишь в взрослом состоянии.

Взрослые организмы различных видов легко отличимы друг от друга по бросающимся в глаза морфологическим признакам, которые можно свести в табличку:

- | | |
|--|---|
| 1 (2) Рostrум имеется (Rostratae) | 3 |
| 2 (1) Рostrум отсутствует (Arostratae) | 5 |
| 3 (4) У самки одна из фуркальных щетинок сильно утолщена при основании; abdomen и тораке лишены шипов; конечный членик пятой ноги в четыре раза длиннее базального членика. Самец не имеет утолщенной при основании фуркальной щетинки; легко определяется по длинной серповидной форме правой ноги пятой пары, хорошо заметной без препарирования животного (рис. 3). | |

Acartia latisetosa.

- 4 (3) У самки все фуркальные щетинки одинаковой толщины; abdomen и тораке лишены шипов; базальный членик пятой ноги вытянут в длину, конечный членик короткий, лишь раза в $1\frac{1}{2}$ длиннее базального. У самца последний сегмент торакса вооружен группами из 2—3 шпичков; abdomen без шипов; последний членик левой ноги пятой пары вытянут в длинный и острый шип, рядом с которым находится тупой пальцевидный вырост (рис. 4).

Acartia italica.

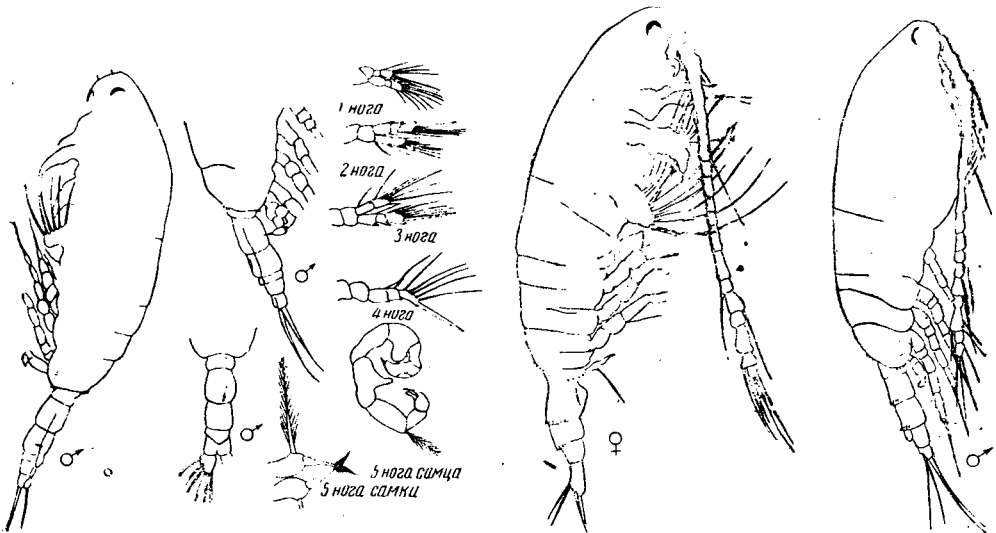


Рис. 4. *Acartia italica* ♀ и ♂

Рис. 5. *Acartia clausi* «большая» ♀ и ♂

- 5 (6) У самки все фуркальные щетинки одинаковой толщины; по нижнему краю последнего сегмента торакса с каждой стороны имеется по 3 спинных и по 4 брюшных шпичка (всего 7), кроме того, по всему спинному краю двух первых сегментов abdomena имеется бордюр из шпичков; базальный членик пятой ноги квадратной формы, конечный членик раза в два длиннее базального. Самец вооружен так же, как и самка; последний членик левой ноги пятой пары закручен на конце и несет острый шип и тупой пальцевидный вырост. Величина 0,97—1,17 мм (рис. 5).

Acartia clausi «большая».

6 (5). Абдомен и последний сегмент торакса лишены шипов. Величина 0,63 мм (рис. 6 и 7).

Acartia clausi «малая».

Acartia clausi была обнаружена в виде двух форм, таксономическое значение которых остается неизвестным; пятые пары ног у обеих форм идентичны, различия наблюдаются в величине (*A. clausi* «большая» в 1½ раза длиннее *A. clausi* «малой») и отсутствии вооружения абдомена и торакса у *A. clausi* «малой». Отличия отдельных возрастных стадий *Acartia clausi* можно видеть на рис. 6 и 7.

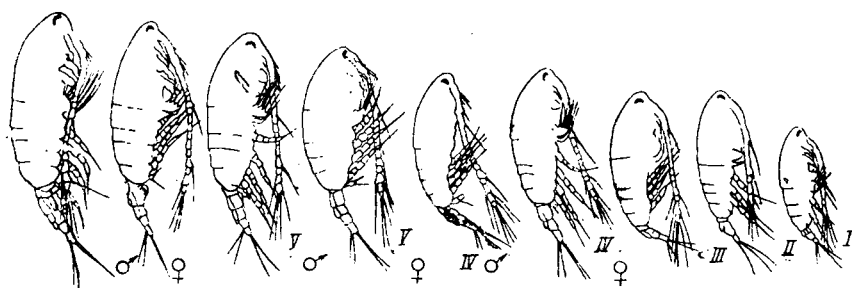


Рис. 6. Копеподитные стадии *Acartia clausi* «малой»

Копеподитные стадии *A. clausi* «малой» отличаются от копеподитных стадий других видов своими малыми размерами (табл. 2). *A. clausi* «большая» отличается от *A. latisetosa* на первых копеподитных стадиях только отсутствием рострума, на IV и V стадиях также вооружением последнего членика торакса и абдомена.

Таблица 2. Сравнительные данные по возрастным стадиям *Acartia* (в мм)

Год	Название вида	I	II	III	IV♀	IV♂	V♀	V♂	♀	♂
1936	<i>Acartia clausi</i> «малая»	0,34	0,40	0,46	0,52	0,52	0,61	0,60	0,63	0,63
1936	<i>Acartia</i>	0,39	0,47	0,58	0,72	0,70	0,89	0,89	0,98	0,97
1933	«большая»	—	0,47	0,60	0,78	0,78	0,90	0,90	1,01	0,99
1926	«большая»	—	—	—	0,96	—	—	—	1,17	1,16
1936	<i>Acartia latisetosa</i>	0,39	0,47	0,58	0,72	0,70	0,89	0,89	0,96	0,90

У самцов *A. latisetosa* была найдена промежуточная стадия между пятой и половозрелой стадиями; характерным признаком промежуточной стадии является строение пятой пары ног — левая нога состоит из двух члеников, правая же из четырех (рис. 8). Аналогичная стадия была найдена Грандори (l. c.) для *A. clausi*.

В табл. 2 можно видеть сравнительные величины возрастных стадий *A. latisetosa* и *A. clausi*. В этой же таблице видно полное совпадение величин всех молодых возрастных стадий у *A. latisetosa* и *A. clausi* «большой».



Рис. 8. *Acartia latisetosa* ♂. а — 5-я пара ног промежуточной стадии (между пятой и половозрелой); б — 5-я пара ног половозрелой стадии

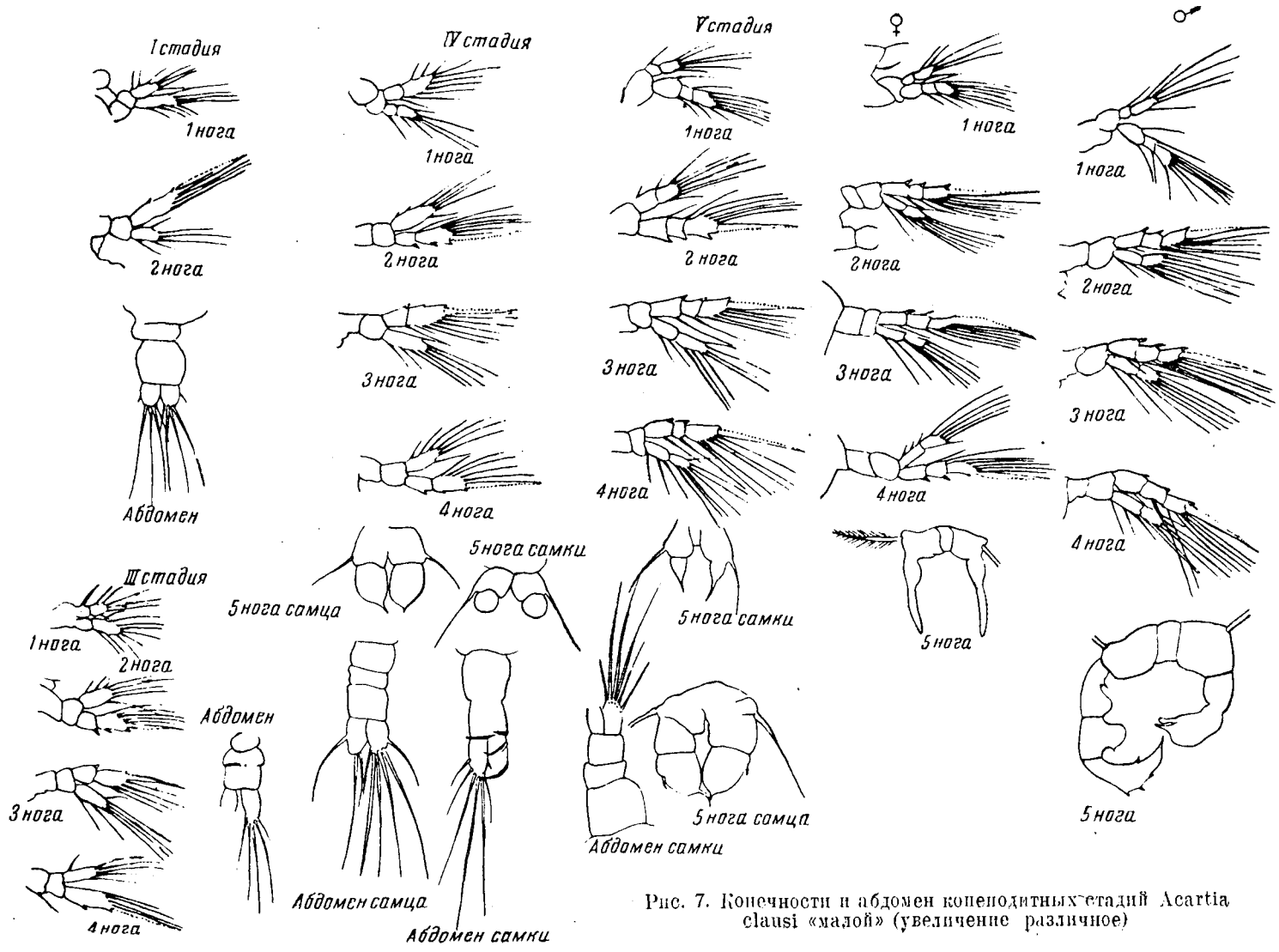


Рис. 7. Конечности и abdomen копеподитных стадий *Acartia clausi* «малой» (увеличение различное)

У всех трех видов *Acartia* по всем возрастным стадиям полностью совпадают количество пар ног, число члеников эндоподитов и экзоподитов и количество сегментов абдомена и торакса (табл. 3).

Таблица 3

		I	II	III	IV♀	IV♂	V♀	V♂	+♀	♂
1-я нога	эндоподит	1	2	2	2	2	2	2	2	2
	экзоподит	1	2	2	2	2	3	3	3	3
2-я нога	эндоподит	1	1	1	1	1	2	2	2	2
	экзоподит	1	2	2	2	2	3	3	3	3
3-я нога	эндоподит	—	1	1	1	1	2	2	2	2
	экзоподит	—	1	2	2	2	3	3	3	3
4-я нога	эндоподит	—	—	1	1	1	2	2	2	2
	экзоподит	—	—	1	2	2	3	3	3	3
5-я нога		—	—	—	2	2	2	2	2	Прав. 4 Лев. 3
Торакс		4	5	5	5	5	5	5	5	5
Абдомен		2	2	2	2	3	3	4	3	4

THE AGE STAGES OF SOME BLACK-SEA COPEPODA

By D. A. Potemkina

Laboratory of Hydrobiology, University of Moscow

Summary

The present investigation was carried out on four species of the Black-Sea Copepoda: *Acartia clausi* Giesbr., *Acartia latisetosa* Kriez., *Oithona nana* Giesbr. and *Oithona similis* Claus.

Table 1 and Figs. 1 and 2 show all the age stages of *Oithona nana* and *Oithona similis*.

The genus *Acartia* is represented in the Black Sea by three species—*Acartia latisetosa*, *Acartia clausi* and *Acartia italica*. *Acartia italica*, indicated first for the Black Sea by the author, was met within the adult state only (Fig. 4). *Acartia clausi*, as seen from Table 2, was found out in two forms whose taxonomic significance remains unknown; the fifth pairs of legs are identical in both of them, while their differences are revealed in the absence of armature on the abdomen and thorax of *Acartia clausi* «minor» (Figs. 6, 7) in contrast with *Acartia clausi* «major» (Fig. 5) carrying an armature of small spines on the last thoracic and on the two first abdominal segments.

The copepodite stages of *Acartia clausi* «minor» differ from those of other species by their small dimensions (see Table 2). *A. clausi* «major» can be distinguished on the copepodite stages from *Acartia latisetosa* (Fig. 3) only by the absence of the rostrum, and moreover on its IVth and Vth stages by the armament of the last joint of the thorax and abdomen.

In *Acartia latisetosa* males there was detected an intermediate stage between the fifth and the adult stages; the characteristic structure of the fifth pair of legs is seen in Fig. 8a. Table 2 gives the size of age stages in *Acartia latisetosa* and *Acartia clausi* (both forms) measured on material of a series of years.

On all age stages the number of the pairs of legs, that of joints of endopodites and exopodites as well as the quantity of segments on the abdomen and thorax (Table 3) are the same in all three species of *Acartia*.

ЗООПЛАНКТОН ЧЕРНОГО МОРЯ У БЕРЕГОВ КРЫМА

Л. М. Баркалова

Кафедра гидробиологии МГУ

Планктон является одним из основных резервов пищевого запаса, за счет его развиваются многие организмы пелагиали, включая и крупных позвоночных. Поэтому, чтобы учесть продуктивность водоема, необходимо располагать детальными данными по количеству планктона. Следует отметить, что определение только количества экземпляров не может в настоящее время уже удовлетворить полностью наших запросов; требуется знание не только количества экземпляров, но также и биомассы организмов, т. е. количества питательных веществ, выраженного в весовых единицах.

Работа была произведена под руководством В. А. Яшнова.

Материал и методика

Материалом послужили пробы, собранные в 1926 г. М. А. Галаджиевым и В. Н. Никитиным у юго-западного берега Крыма¹.

Пробы брались ежемесячно с глубины 25—0, 50—25 и 70—50 м. Иногда верхний слой разбивался на два: 10—0 и 25—10 м. Всего было получено: в январе одна проба (поверхностная), в марте — две; в июне, июле и августе — по три пробы, в сентябре и декабре — по четыре пробы. К сожалению, не было весенних и осенних проб.

Пробы брались сетью Нансена диаметром 50 см. Верхняя половина сети была сделана из газа № 16, а нижняя из газа № 25.

Кроме того, для сравнения был обработан материал из одной бухты по тому же берегу, собранный нами в июне — августе 1936 г. и январе 1937 г.

Зоопланктон был представлен следующими организмами:

<i>Noctiluca miliaris</i> Sur.,	<i>Podon polyphemoides</i> Leuck.,
<i>Tintinnopsis campanula</i> (Ehr.),	<i>Evadne nordmanni</i> Loven,
<i>T. ventricosa</i> Cl. L.,	<i>E. spinifera</i> Müll.,
<i>T. nucula</i> (Fol.),	<i>Calanus helgolandicus</i> (Claus),
<i>T. baltica</i> Br.,	<i>Paracalanus parvus</i> (Claus),
<i>T. davidoffi</i> Dad.,	<i>Pseudocalanus elongatus</i> Boeck,
<i>Cyttarocylis ehrenbergi</i> Cl. L.,	<i>Centropages krøyeri</i> Giesbr.,
<i>C. helix</i> Cl. L.,	<i>Acartia clausi</i> Giesbr.,
<i>Tintinnus subulatus</i> (Ehr.),	<i>Oithona nana</i> Giesbr.,
<i>Tintinnus mediterraneus</i> (Meresch.),	<i>O. similis</i> Claus,
<i>Podocoryne carnea</i> (Sars),	<i>Harpacticoida</i> ,
Larvae <i>Turbellaria</i> , <i>trochophora</i> и larvae	<i>Ova Copepoda</i> ,
<i>Polychaeta</i> ,	<i>Nauplii Copepoda</i> ,
<i>Synchaeta</i> sp.,	<i>Nauplii Cirripedia</i> ,
<i>Cyphonautes</i> ,	<i>Isopoda</i> ,
<i>Sagitta setosa</i> Müll.,	<i>Amphipoda</i> ,
<i>Sagitta euxina</i> Moltsc.,	<i>Mysidacea</i> ,
Larvae <i>Lamellibranchiata</i> ,	<i>Oikopleura dioica</i> Fol.,
<i>Veliger</i> <i>Gastropoda</i> ,	<i>Ova pisces</i> .

¹ За предоставление материала приношу благодарность М. А. Галаджиеву.

При просчете Copepoda определялись до вида (молодые и зрелые стадии считались отдельно), Cladocera только до семейства, Tintinnoidea до вида (вариететы не учитывались).

Определение веса организмов

Вес организмов определялся при помощи вычисления объема и последующего пересчета на вес. Для определения объема каждый организм приравнялся к какой-либо геометрической фигуре. Так, Copepoda рассчитывались по формуле цилиндра, причем длина торакса считалась за высоту цилиндра, а величина самой широкой его части за диаметр. Числа брались средние из измерения 10—20 экземпляров. Для получения более сравнимых данных объем Noctiluca, весьма богатой водой, при переводе на вес был уменьшен в два раза.

Вес larvae Lamellibranchiata и Gastropoda определялся при помощи взвешивания.

Приведем таблицу весов, полученных в результате вычислений:

Наименование организма	Вес в мг	Наименование организма	Вес в мг
Noctiluca miliaris	0,008	Nauplii Calanus	0,004
Tintinnopsis campanula	0,001	Calanus helgolandicus II ¹	0,055
T. ventricosa	0,0002	Calanus helgolandicus III ¹	0,13
T. nucula	0,000026	Calanus helgolandicus IV ¹	0,33
T. davidoffi	0,0003	Pseudocalanus elongatus juv. ¹	0,01
Cyttarocyclus ehrenbergi	0,0015	Pseudocalanus elongatus ad. ¹	0,05
C. helix	0,001	Paracalanus parvus juv.	0,0032
Tintinnus mediterraneus	0,00015	» » ad.	0,01
Larvae Turbellaria	0,006	Centropages krøyeri juv.	0,008
Mittraria	0,0003	» » ad.	0,04
Larvae Spoinidae	0,007	Acartia clausi juv.	0,001
Larvae Nereidae	0,005	» » ad.	0,008
Trochophora	0,007	Oithona nana juv.	0,001
Larvae Polychaeta	0,006	» » ad.	0,0034
Synchaeta	0,002	Oithona similis juv.	0,0012
Cyphonautes	0,001	» » ad.	0,008
Sagitta setosa	0,012	Harpacticoida	0,006
Larvae Lamellibranchiata	0,003	Nauplii Cirripedia	0,006
Veliger Gastropoda	0,0025	Oikopleura dioica	0,006
Podon polyphemoides	0,009		
Evadne nordmanni	0,05		
Ova Copepoda	0,0001		
Nauplii Oithona	0,00043		
Nauplii Copepoda	0,0016		

¹ На основе единичных промеров.

Крупные организмы, как Sagitta euxina, Amphipoda, Mysidacea и т. п. взвешивались по отдельности.

Изменение титра планктона по сезонам

После определения весового количества всех компонентов планктона Черного моря оказалось, что почти по всем месяцам Copepoda занимают ведущую роль. Количество их в зоопланктоне колеблется от 33 до 80% веса всего зоопланктона, только два раза количество Copepoda значительно уменьшается. Это наблюдалось в сентябре, когда Noctiluca достигают 60% веса всего зоопланктона, и в январе; последние данные могут быть случайного характера, так как для января у нас была только одна проба и к тому же с поверхности: 25—0 м. Зимой в холодные бурные дни Copepoda в своей массе располагаются

в средних слоях, что легко заметно в мартовских пробах. Кроме того, обычно встречающиеся зимой формы относятся в основном к числу живущих в более глубоких слоях, как, например, *Calanus helgolandicus*, *Pseudocalanus elongatus* и *Oithona similis*. Поэтому вполне вероятно, что январские данные не надежны.

Если рассматривать титр зоопланктона¹ без оговоренных выше моментов, то получается, что в среднем Copepoda составляют около 50% веса всего зоопланктона. Общий титр Copepoda меняется в течение года от 1,2 до 13,8 мг/м³.

Среди Copepoda можно различать две группы. Первая, достигающая своего максимума летом, состоит из *Acartia clausi*, встречающейся в небольшом количестве, но с хорошо выраженной одновершинной кривой изменения титра, и *Centropages kroyeri*, дающего максимальное количество в августе; к этой же группе можно отнести *Paracalanus parvus* и *Oithona paha*. У *Paracalanus parvus* хорошо заметно увеличение биомассы в летние месяцы; этот вид, повидимому, полициклический, с более интенсивным размножением ранней весной и в июле. Максимальное количество *O. paha* было найдено в августе, количество ее несколько увеличивалось в марте.

Ко второй группе относятся *O. similis*, *Pseudocalanus elongatus* и *Calanus helgolandicus*.

O. similis форма эвритермная, попадаетея чаще других и в больших количествах; *Pseudocalanus elongatus* летом встречается только в нижних горизонтах, зимой поднимается несколько ближе к поверхности; то же следует указать и для *Calanus helgolandicus*, обнаруженного в единичных экземплярах весной и зимой. На распределении двух последних видов следует остановиться. Оба встречаются очень редко в верхних слоях, попадаясь только зимой и в очень небольших количествах. *Calanus helgolandicus* был найден в поверхностном слое 25—0 м только однажды в марте; в другие месяцы, даже в декабре, он обычно находится в горизонтах ниже 25 м, основная масса же располагается на глубине 50—70 м. *Pseudocalanus elongatus*, вид несколько менее stenotherмный, в нашем материале отсутствует совсем в июле и августе, в другие месяцы держится приблизительно в тех же слоях, что и *Calanus helgolandicus*; в марте он тоже попадался в незначительном количестве в слое 25—0 м; кроме того, он был найден в поверхностном слое в декабре, правда, в незначительном количестве. Эти данные несколько противоречат данным В. Н. Никитина (1926), который говорит о значительном количестве крупных Copepoda, находящихся в поверхностном слое зимой. Как было уже упомянуто выше, в зимние месяцы Copepoda в своей массе находятся ниже 25 м. Об отсутствии в верхних слоях Copepoda зимой упоминается также в работах С. А. Зернова (1904 и 1913).

Несколько отличная картина получилась при просчете Copepoda из бухты, расположенной недалеко от места взятия проб в открытом море. *Acartia clausi* в этой бухте присутствует во всех пробах, как в зимних, так и в летних, что согласуется с данными Д. Л. Рубинштейна (1926) по Одесской бухте. *O. paha* громадного развития достигает в июле, зимой же она значительно уменьшается в количестве и уступает место *O. similis*. Зимой появляется *Pseudocalanus elongatus*, совершенно отсутствовавший летом. *Calanus helgolandicus* не попадался совсем. В этой бухте встречалась, кроме того, *Acartia latisetosa*, но на очень непродолжительное время в конце лета. Величина общего титра Copepoda сильно варьирует в противоположность тому, что имеется в основном материале, колеблясь от 9,0 в январе до 54,4 мг/м³

¹ Под титром (В. А. Яшнов, 1939) следует понимать то количество вещества, находящееся в организмах планктона, которое приходится на один кубический метр воды.

в августе. В зимнем планктоне *Copepoda* составляют 74% всего планктона, летом же, благодаря массовому развитию *larvae Mollusca*, их количество падает до 20—30%.

На втором месте по своему весу в планктоне Черного моря стоит *Noctiluca miliaris*. Эта форма, по данным В. Н. Никитина (1929), эвритермная и эвригалинная, встречается почти круглый год на различных глубинах; в массовом количестве в нашем материале *Noctiluca miliaris* попадалась в июле и сентябре и в силу каких-то причин совершенно отсутствовала в августе. Такого перерыва ранее никогда не наблюдалось; наоборот, по данным В. Н. Никитина она обычно имеет максимум в июне — августе, снижение к зиме идет плавно. Возможно, что указанное явление зависело от сильного смещения вод в результате стока поверхностных слоев. Годовые колебания титра *Noctiluca miliaris* очень велики — от полного отсутствия в январе до 19,5 мг/м³ в сентябре.

Так же неравномерно, но с большей закономерностью идут кривые титра *larvae Lamellibranchiata* и *Gastropoda*. Небольшое увеличение количества наблюдается в марте, затем следуют значительный подъем в июле и августе, понижение в сентябре и некоторый подъем в декабре. Титр колеблется от 0,1 до 8,9 мг/м³. При изучении планктона бухты пришлось столкнуться с мощным развитием личинок *Mollusca*, что наблюдалось в середине июля, когда их весовое количество было в два-три раза больше суммы всего остального зоопланктона; колебания титра личинок *Mollusca* были очень значительны — от 1,9 в конце января до 160 мг/м³ летом.

В распределении *Cladocera* можно видеть прекрасно выраженную сезонность; появляясь в июне, они дают большую величину титра в июле — 7,1 мг/м³; полное исчезновение *Cladocera* наблюдается в сентябре. По данным В. Н. Никитина (1936) *Cladocera* встречаются в максимальных количествах в августе и ноябре; отклонения от этого в нашем материале можно объяснить тем, что пробы брались в разные годы и в различных местах. В отношении же ноября можно сказать, что в этом месяце подъем совершался за счет *Podon' intermedia*, в наших пробах не попадавшегося.

Следующая группа состоит из небольшого количества *Sagitta* и различных *larvae Polychaeta*. Они попадают в течение года более или менее в равных количествах с небольшим подъемом в летние месяцы и понижением зимой. Титр колеблется от 0,1 до 1,6 мг/м³.

Tintinnoides имеют такие же группы, как и *Copepoda*. Их можно разделить на группу, дающую максимум развития в середине лета — в июне, и вторую, имеющую максимум развития в зимние месяцы. Кроме того, намечается промежуточная группа, которую, так же как и у *Copepoda*, можно отнести к первой; эта группа имеет два максимума. К первой группе относятся: *Tintinnopsis davidoffi*, который дает вспышку развития в июле, а потом резко сходит на-нет; *Tintinnus mediterraneus*, имеющий вспышку в июле и подъем в сентябре; *Cyrtarocyclus helix*, у которого, наоборот, наблюдается вспышка в сентябре и небольшой подъем в июле. Вторая группа состоит из *Tintinnopsis ventricosa* и *Tintinnopsis nucula*. К этой же группе можно отнести и *Tintinnopsis samaranula*, хотя она и не давала сколько-нибудь значительных увеличений количества экземпляров. *Tintinnopsis ventricosa* и *Tintinnopsis nucula* сильно развиваются в декабре, количество их убывает в январе, а в марте снова повышается. *Tintinnopsis baltica* встречалась в наших пробах в незначительных количествах зимою.

В заключение приведем таблицу процентного соотношения между группами планктона по сезонам:

Из таблицы и из рис. 1 видно, что в декабре основная масса зоопланктона состоит из Copepoda (77%) на всем разрезе от 0 до 70 м,

Наименование организмов	Март	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Декабрь	Средние годовые
Copepoda	87,8	58,1	33,5	56,0	21,0	76,8	50,2
Cladocera	—	0,2	17,0	12,6	—	—	4,3
Mollusca	3,5	2,8	21,5	23,5	0,4	2,4	7,9
Vermes	2,2	3,5	3,9	3,7	2,2	0,7	2,3
Protozoa	1,3	2,5	16,8	1,4	1,8	6,2	4,6
Noctiluca	0,7	26,6	3,4	0,5	60,0	10,1	14,4
Varia	4,5	6,3	3,9	2,3	14,6	3,8	16,3
С у м м а	100	100	100	100	100	100	100

остальные группы представлены в небольшом количестве; Cladocera нет совсем.

Ранней весной, в марте, зоопланктон имеет приблизительно тот же характер, причем из Copepoda, как и в декабре, по весу преобладают *O. pana*, *O. similis*, *Pseudocalanus elongatus* и *Paracalanus parvus*.

В июне происходят некоторые изменения. На долю Copepoda падает уже 58% всего веса зоопланктона. Ведущими формами являются *O. similis*, *Pseudocalanus elongatus*; остальные встречаются в небольшом количестве. Появляется *Noctiluca* в нижних слоях; на ее долю падает почти 27% всего титра зоопланктона. Заметную роль начинают играть и *Tintinnoidea*, располагающиеся преимущественно на поверхности.

В июле титр зоопланктона резко возрастает, доходя до 41 мг/м³. В верхних слоях появляется *Tintinnoidea*, *Mollusca* и немного *Cladocera*. Нижний слой состоит на 50% из *Noctiluca* и приблизительно на 20% из *Tintinnoidea*. Вспышка *Tintinnoidea* хорошо заметна, так как она обусловлена развитием крупных форм *Tintinnopsis davidoffi*, *Cyrtarocyclus ehrenbergi*, *Cyrtarocyclus helix*, кроме сравнительно небольшой *Tintinnus mediterraneus*. На долю Copepoda в этом месяце падает 34% титра всего зоопланктона. Ведущую роль приобретают *Paracalanus parvus* и *O. pana*.

В августе титр зоопланктона заметно уменьшается. *Noctiluca* пропадает почти совсем. В верхнем слое большое значение приобретают *Cladocera* и *larvae Mollusca*; в среднем слое большую роль играют *Vermes*, в нижнем — *larvae Mollusca*. Copepoda составляют 56% общего титра. Основными ведущими формами являются *Paracalanus parvus* и *O. pana*; небольшое значение имеет *O. similis*; *Pseudocalanus elongatus* исчезает.

В сентябре *Noctiluca* появляется опять. Она располагается в нижнем и среднем слоях, занимая до 45% всего титра зоопланктона, а в верхнем до 75%; в самом поверхностном слое ее не попадалось; в этом слое существенное значение приобретают *Tintinnoidea*. На долю Copepoda приходится в среднем только 21%, причем ведущая роль принадлежит *Paracalanus parvus* и *Oithona similis*.

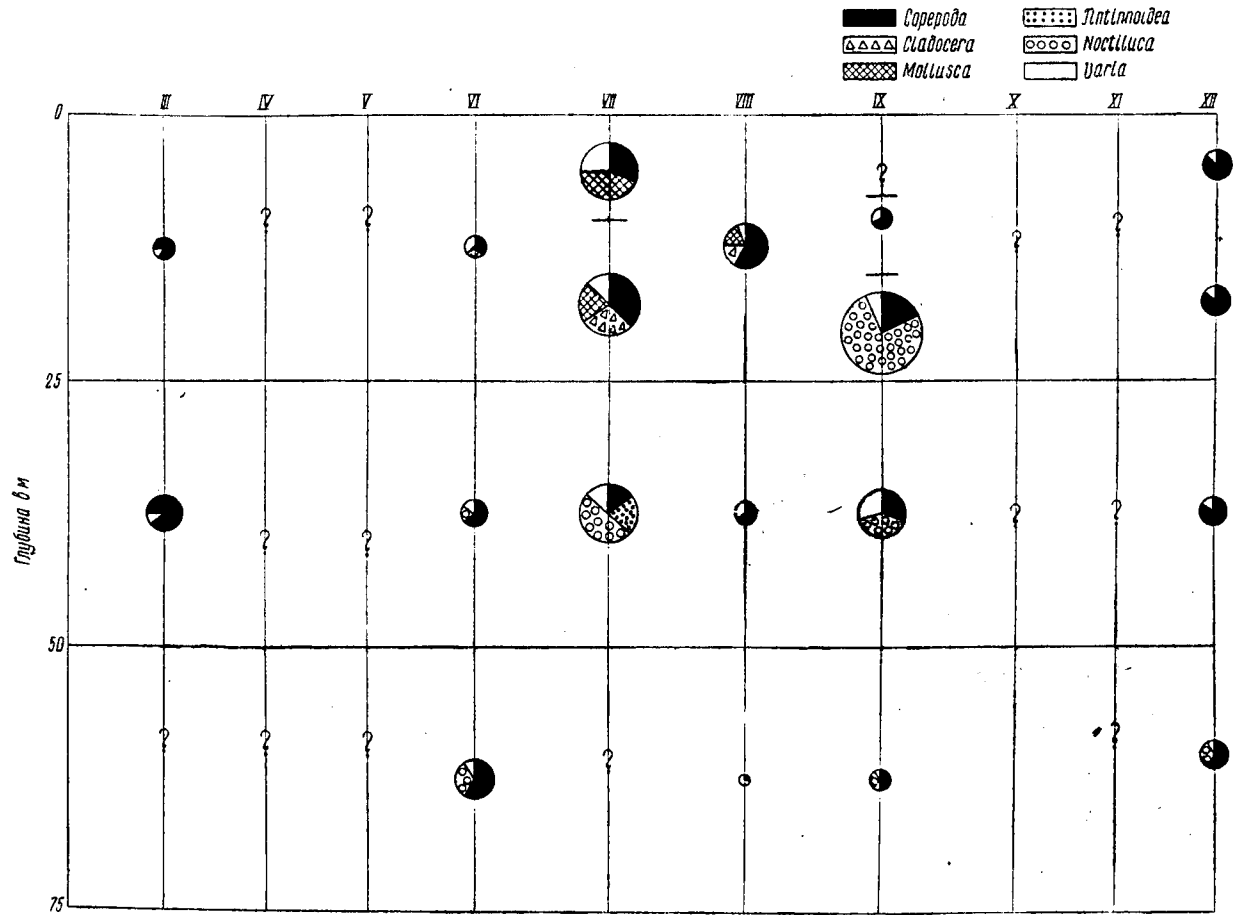


Рис. 1. Сезонные изменения титра зоопланктона Черного моря у юго-западного берега Крыма. Площади кругов соответствуют величине титра зоопланктона (1 мг соответствует 1 мм³) и расположены посреди произведенных вертикальных ловов; знак вопроса означает отсутствие материала.

З а к л ю ч е н и е

Черноморский зоопланктон имеет две довольно хорошо выраженные группы. Зимняя состоит главным образом из *O. similis*, *Calanus helgolandicus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Tintinnopsis ventricosa*, *Tintinnopsis pucula* и сравнительно небольшого количества *larvae Mollusca*. Летняя, более разнообразная по видовому составу и более мощная по своей биомассе, состоит из *O. пана*, *Paracalanus parvus*, *Acartia clausi*, *Centropages kröyeri*, *Cladocera*, *larvae Mollusca*, *larvae Vermes*, *Tintinnopsis davidoffi*, *Cyrtarocyclus ehrenbergi*, *Cyrtarocyclus helix*, *Tintinnus mediterraneus* и *Noctiluca*.

Влагодаря замещению в течение года одних организмов другими сильного колебания в величине титра отдельных групп зоопланктона не наблюдается. Для большей наглядности приведем таблицу изменения титра различных компонентов зоопланктона по сезонам.

Наименование	Март	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Декабрь
Copepoda . . .	12,1	8,3	13,8	8,3	7,0	9,9
Cladocera . . .	—	0,02	7,1	1,9	—	0,02
Mollusca . . .	0,5	0,4	8,9	3,5	0,1	0,3
Vermes	0,3	0,5	1,6	0,6	0,7	0,1
Protozoa . . .	0,2	0,4	6,9	0,2	0,6	0,8
Noctiluca . . .	0,1	3,8	1,4	0,1	19,5	1,3
Varia	0,6	0,9	1,6	0,4	4,8	0,5
Сумма . . .	13,8	14,3	41,3	15,0	32,7	12,9

Интересно отметить, что общий титр зоопланктона Черного моря весьма невелик. Максимальная величина его равняется 41,3 мг/м³. Прибрежная мелководная бухта имеет величину титра зоопланктона много больше, чем титр частей моря, более удаленных от берегов, а именно в летние месяцы титр достигает в среднем величины 75 мг/м³, повышаясь иногда до 230 мг/м³; ранней весной титр зоопланктона падает до 12 мг/м³. По данным В. А. Яшнова (1939), средний титр планктона Северного Каспия равняется 120—200 мг/м³, т. е. в 3—5 раз больше максимального титра черноморского планктона. Титр остальных частей Каспийского моря имеет более сравнимые величины: для слоя 50—0 м в Среднем Каспии—71 мг/м³, в Южном Каспии—85 мг/м³. В прибрежных районах Каспийского моря величина титра зоопланктона доходит в некоторые месяцы до очень большой величины—1000 мг/м³ и более.

Все эти сравнительные данные показывают относительно небольшую биомассу зоопланктона описываемых частей Черного моря. А по ней, конечно, очень приближенно можно судить и об общей продукции зоопланктона Черного моря, которая по всей вероятности уступает другим морям.

ЛИТЕРАТУРА

1. Зернов С. А., Изв. АН СССР, т. 20, 1904.—2. Он же, Зап. АН СССР, т. 32, № 1, 1913.—3. Никитин В. Н., Тр. особ. зоол. лабор. и Севаст. биол. ст. АН сер. 2, № 9, 1926.—4. Он же, Тр. Севаст. биол. ст. АН, т. 1, 1929.—5. Рубиштейн Д. Л., Русск. зоол. журн., т. 6, в. 1, 1926.—6. Яшнов В. А., Тр. ВНИРО т. 4, 1939.—7. Он же, Изв. АН СССР, сер. биол., 1939.

ZOOPLANKTON OF THE BLACK-SEA OF THE SHORES OF THE CRIMEA

By L. M. Barkalova

Laboratory of Hydrobiology, University of Moscow

Summary

Samples collected in 1926 off the western shores of the Crimea served as material for the present work. The list of organisms encountered is printed on page 126.

From the accompanying diagram it may be seen that in winter, in the month of December, the chief mass of the zooplankton consists of Copepoda (77%), while the remaining groups occur in a small number with a complete lack of Cladocera.

In early spring, in March, the zooplankton bears approximately the same character. At that time of the year as in December, the following species of Copepoda are found to prevail by weight, viz., *Oithona nana*, *O. similis*, *Pseudocalanus elongatus* and *Paracalanus parvus*.

In June some changes take place. The Copepoda constitute already 58% of the total weight of the zooplankton. *O. similis* and *Pseudocalanus elongatus* become the leading forms, the other species occurring in a small number only. *Noctiluca* now appears in the lower layers, the numbers of this form reaching nearly 27% of the total weight of the zooplankton. Tintinnoidea which are distributed chiefly over the surface, are also beginning to play a noticeable part.

In July, the titre of the zooplankton (Jaschnov, 1939) is seen to increase abruptly, attaining to 41 mg/m³. Tintinnoidea, Mollusca and a few Cladocera appear in the upper layers. The lower layer contains 50% of *Noctiluca* and about 20% of Tintinnoidea.

The Copepoda form 34% of the titre of the whole zooplankton. The principal rôle is played by *Paracalanus parvus* and *O. nana*.

In August the titre of the zooplankton shows a marked decrease. *Noctiluca* disappears almost completely. In the upper layer a great significance is acquired by Cladocera and larvae Mollusca; in the middle layer an important part belongs to Vermes, and in the lower one to larvae Mollusca. The Copepoda constitute 56% of the total titre. *Paracalanus parvus* and *O. nana* represent the main leading forms; *O. similis* is of a small importance, while *Pseudocalanus elongatus* disappears.

In September *Noctiluca* makes again its appearance; it is found in the lower and middle layers, forming therein as much as 45% of the whole titre of the zooplankton, reaching 75% in the upper layer and being absent in the superficial layer, where Tintinnoidea acquire the prime importance. On the average it is only 21% that fall to the lot of Copepoda, and the leading part belongs to *Paracalanus parvus* and *O. similis*.

Zooplankton of the Black Sea falls into two rather well defined groups. The winter group consists chiefly of *O. similis*, *Calanus helgolandicus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Tintinnopsis ventricosa*, *T. nucula* and of a comparatively small number of larvae Mollusca. The summer group which is more varied by its specific composition and mightier by its biomass consists of *O. nana*, *Paracalanus parvus*, *Acartia clausi*, *Centropages krøyeri*, Cladocera, larvae Mollusca, larvae Vermes, *T. davidoffi*, *Cyttarocyclus ehrenbergi*, *C. helix*, *Tintinnus mediterraneus* and *Noctiluca*.

The dominant group in the course of the year is composed of Copepoda (their titre fluctuates from 1,2 to 13,8 mg/m³), which are followed by Noctiluca (from 0 to 19,5 mg/m³), Mollusca (from 0,1 to 8,9 mg/m³), Cladocera (from 0 to 7,1 mg/m³), Vermes (from 0 to 1,6 mg/m³) and varia (from 0,4 to 4,8 mg/m³). In summer the total titre of the latter changes from 6,6 to 41,3 mg/m³.

In the littoral shallow-water bay the titre of the zooplankton reaches in summer as much as 230 mg/m³.

ПОТРЕБЛЕНИЕ КОРМА КРЕВЕТКОЙ *LEANDER ADSPERSUS*

А. Карпевич и Г. Богорад

Всесоюзный институт морского рыбного хозяйства и океанографии
(Лаборатория бентоса)

1. Введение

Имеется большое число работ, посвященных изучению физиологии пищеварения, строению кишечного тракта, способов захватывания пищи беспозвоночными животными, а также имеются указания о качественном составе пищи у различных беспозвоночных животных, но количественные соотношения почти не подвергались исследованию.

В публикуемой работе мы поставили задачу определить количество однородного корма, потребляемого креветкой в единицу времени в различных температурных условиях.

Прекрасные работы Иордана (Jordan), Гирша (Hirsch), Крюгера (Kruger) и Йонга (Yonge) помогли разобраться в строении кишечного тракта различных групп раков и их физиологии пищеварения.

2. Материал и методика

Креветки *Leander adspersus*, с которыми велась работа при температуре 16 и 23°, были взяты осенью 1936 г. из Азовского моря (около Бердянска). Креветки для опытов при температуре 7—10° взяты оттуда же, но в сентябре 1937 г. В Москве креветки содержались в воде Азовского моря (11‰), которая почти непрерывно аэрировалась.

Нами проведены три серии опытов при различных температурах. В течение первой серии температура воды колебалась от 13 до 18°, но большинство опытов проведено при 16°. Вторая серия проведена при температуре 23° (колебание температуры от 22 до 24°). В третьей серии колебания от 5 до 10°, причем большинство опытов было проведено при температуре 7—10°.

Креветки перед опытом взвешивались и рассаживались по одной в стеклянные кристаллизаторы с чистой азовской водой (0,5 л.).

Кормили креветок личинками *Chironomus thummi*. Корм взвешивался, просчитывался и давался креветкам в избытке ежедневно.

Расчет потребленной пищи производился следующим образом. Креветке давались 10 шт. взвешенных личинок *Chironomidae*. Через сутки оставшихся личинок вынимали и просчитывали. Зная средний вес одной личинки, мы легко могли получить весовые данные по потреблению корма в сутки. Вычислять приходилось таким образом потому, что в морской воде личинки *Chironomidae* теряют в весе, поэтому нельзя было взвешивать остатки корма. Все данные по потреблению корма креветками выражены в процентах к весу тела животного. Опыты велись в течение пяти месяцев, в 1936 г. с 1 ноября по 4 марта и в 1937 г. с 27 сентября по 26 октября. Учитывалась линька животных. При температуре 16 и 23° среднее потребление корма вычислялось не по числам месяца, а за промежутки времени между линьками. При температуре же 7—10° вычисление производилось по числам, так как за все 25 дней, в течение которых производились опыты, линьки ни у одной креветки не произошло.

Кроме опытов по изучению суточного потребления корма ставились опыты по изучению скорости переваривания. Перед опытом креветки голодали несколько суток (5—7 дней), но достигнуть полного освобождения желудка не удавалось. В желудке почти все время присутствовала темная масса, видимо пища, печень тоже была темная. Выделение экскрементов происходило почти непрерывно.

Печень креветки постепенно из темнокоричневой становилась светложелтой. После голодания креветке давали пищу, желудок наполнялся сразу. Когда креветка переставала брать пищу, остатки корма вынимали из алваргума. Желудок вначале был заполнен массой темнокрасного цвета (свежие *Chironomidae*), которая через некоторое время становилась темного цвета. Через 4 часа от начала кормления при температуре 20° и через 5 часов при температуре 16° желудок уже был пуст, печень темная, кишечник заполнен слабо. Через 3 часа от начала кормления креветка снова могла захватывать корм. Благодаря способности креветок выделять ферментные клетки из печени и вне акта пищеварения (Йордан), определить количество потребленной пищи по скорости пищеварения было невозможно, так как желудок не оставался долгое время пустым. Если пища не поступала извне, то в желудок поступали ферментные клетки из слепых отростков печени, и в желудке была видна темная масса и интенсивные сокращения стенок. Поэтому основные опыты были произведены по изучению суточного потребления корма креветками при различных температурах.

3. Суточное потребление корма креветками при различных температурах

Опыты по наблюдению за суточным потреблением корма при температуре 16° велись около двух месяцев. Средний процент потребления корма в сутки при этой температуре равен 9,4% по отношению к весу тела. Наблюдения за потреблением корма между линьками и во время

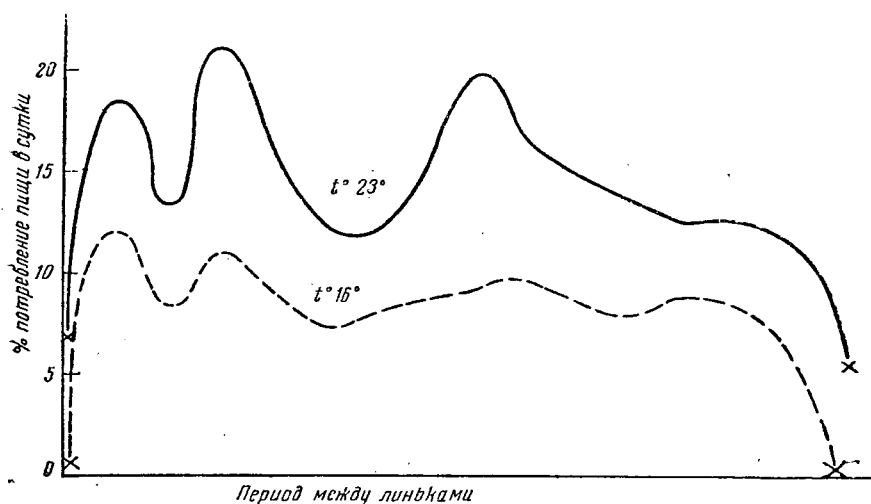


Рис. 1. Ход питания креветок между линьками при различных температурах (x — линька)

линек показали, что за день до линьки креветки почти перестают потреблять корм. Средний процент потребления корма перед линькой при температуре 16° равен 2,3%, вес съеденной пищи равен 0,0057 г. Некоторые же креветки перед линькой совсем не потребляют корма.

После линьки креветки сразу захватывают огромное количество пищи. Средний процент потребления пищи в первые сутки после линьки поднимается до 13,5%, а максимальный до 24% веса тела креветки. Вес съеденной пищи в сутки в среднем равен 0,0409 г. После первого максимума наблюдается падение суточного потребления пищи, затем на протяжении всего периода между линьками наблюдаются периодические изменения в интенсивности потребления корма (рис. 1), и средний процент потребления корма составлял около

9,4 веса креветки. Минеральное потребление корма перед линькой продолжается сутки, иногда 2—3 суток. Линька животных при температуре 16° происходит через 14—16 дней.

При температуре 23° потребление корма между линьками дает такую же картину, как и при 16° , но средний процент потребления увеличивается, он равен $15,7\%$. После линьки максимум потребления корма в сутки равен 29% веса тела животного, средний вес

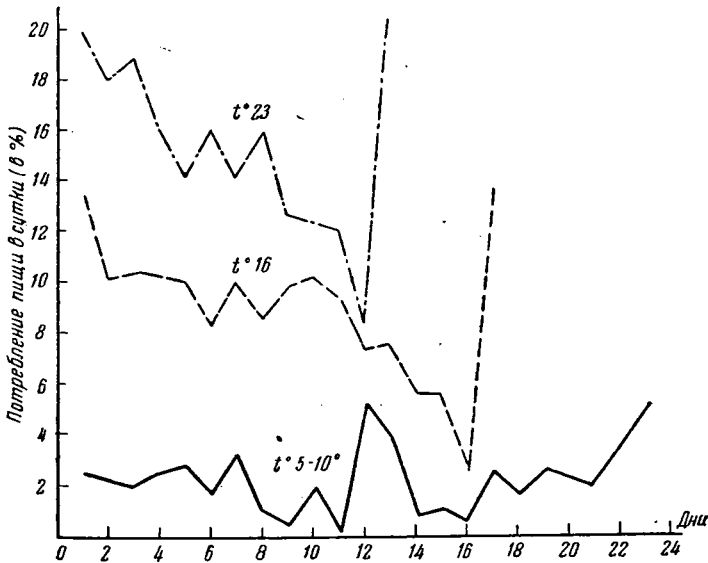


Рис. 2. Суточное изменение питания креветок в зависимости от температуры и линек

потребленной пищи равен $0,0484$ г. Минимум потребления пищи перед линькой равен $8,1\%$, или $0,0211$ г пищи. Линька при этой температуре происходит через 11—12 дней. Опыты, поставленные при температуре 30° , не дали результатов, так как креветки не выдерживали высокой температуры и гибли. Опыты, производившиеся в 1937 г. на креветках при температуре $7-10^{\circ}$, показали, что средний процент потребления корма в сутки при низкой температуре равен $2,5$, причем потребление корма в сутки подвергалось некоторым колебаниям. Амплитуда колебания суточных потреблений корма при $7-10^{\circ}$ значительно меньше, чем амплитуда колебаний при 16 и 23° (рис. 2). Наблюдать при температуре $7-10^{\circ}$ изменения потребления корма при линьке не удалось, так как за 25 дней, в течение которых велись опыты, ни одна креветка не слянула.

Процент потребления корма у креветок различного размера различен. Чем больше вес креветки, тем меньше процент съеденного корма.

Например: креветка № 2 — вес ее равен $0,17$ г, процент потребления корма в сутки $11,1$; креветка № 7 — вес ее $0,20$ г, процент потребления

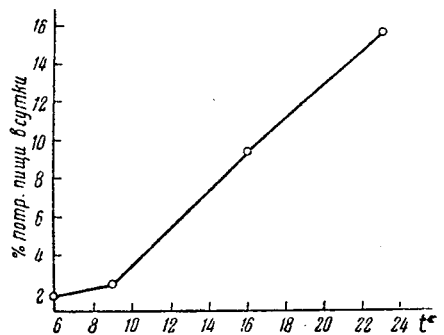


Рис. 3. Изменение интенсивности питания креветок в зависимости от температуры

пищи в сутки 8,5; креветка № 6 — вес 0,58, процент потребления пищи 5,9.

Суточное потребление корма, полученное при различных температурах среды, приведено на рис. 3.

4. Прирост креветок и кормовой коэффициент

За 41 подопытный день при температуре 16° креветки прибавили в весе в среднем 0,04 г, а при температуре 23° за 16 дней в среднем 0,03 г. Если привести прирост к единице времени, то получим, что при 16° за месяц креветки прибавляют в среднем 0,03 г, а при 23° за то же время 0,06 г; вес сбрасываемых шкурок после линьки не учитывался. При 7—10° креветки не линяли и не прибавляли в весе, возможно, что суточное потребление корма, равное в среднем 2,5%, является «поддерживающим» кормом.

Имея весовые количества потребленного корма и приросты, полученные на креветках при обитании их в различных температурных условиях, мы попытались вычислить кормовые коэффициенты для каждой серии опытов отдельно (кормовой коэффициент — это отношение веса пищи, съеденной за определенный промежуток времени, к приросту за тот же отрезок времени).

Таблица 1. Прирост креветок и кормовой коэффициент

№ креветки	Температура в °С	Количество дней	Прирост за все время, в г	Колич. потребл. пищи, в г	К. К.
1	23	16	0,03	0,6927	23,1
7	23	16	0,03	0,8238	27,5
Среднее			0,03	—	25,3
1	16	54	0,09	1,6162	17,5
2	16	33	0,02	0,6298	31,5
3	16	33	0,02	0,7017	35,1
4	16	33	0,03	1,1815	39,4
5	16	52	0,03	1,3100	43,7
6	16	33	0,04	1,1926	29,8
7	16	41	0,02	0,8318	51,9
Среднее			0,04	1,0662	35,3
1	7—10	16	0	0,2779	—
2	7—10	16	0	0,2657	—
Среднее			0	0,2718	—

При содержании креветок в аквариуме при температуре 5—10° прирост не наблюдался. Общее потребление корма за 16 дней равно 0,2718 г, кормовой коэффициент равен бесконечности. В опытах при 16° К. К. равен 35,3, при 23°—25,3.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арнольди и Фортунатова, ДАН СССР, XV, № 8, 1937.— 2. Ben Dawes, Journ. of the Marine Biological Associat. of the Unit. Kingdom, XVII, № 3, 1931.— 3. Hirsch, Zool. Jahrb. Abt. Zool. physiol., XXXV, 1914.— 4. Kruger und Graetz, Zool. Jahrb. Abt. Zool. physiol., XLV, 1928.— 5. Longe, Journ. du Conseil, VI, № 2, 1931.

THE CONSUMTION OF FOOD BY THE SHRIMP LEANDER ADSPERSUS

By A. Karpevitch and G. Bogorad

The All-Union Institute of Marine Fisheries and Oceanography
(Laboratory of the Benthos)

Summary

In the years 1936 and 1937 some shrimps *Leander adspersus* were brought to Moscow from the Azov Sea. Those shrimps were kept in the Azov water of normal salinity during five months (from October to February). In the course of the period indicated observations were conducted for studying the quantities of food consumed by the shrimp in 24 hours at various temperatures. Larvae of *Chironomus thummi* served as food. A total of 106 experiments was carried out, which allows to establish the following facts:

1) At 23°C the shrimps moult in 11—12 days, the mean daily consumption of food between moults being 15,7 per cent of the shrimp's body-weight.

2) At 16° the moult takes place in 14—16 days, the mean daily consumption of food between the moults reaching at that temperature 9,4 per cent of the shrimp's body-weight.

3) At 7—10° no moults occurred and the mean daily consumption of food was 2,5 per cent of the body-weight of the shrimp. Two or three days before moulting the shrimps consume nearly no food at all, while during the first 2—3 days after that process the food consumption is 2—3 times the norm. Throughout the period between the moults periodical fluctuations in the intensity of food consumption are seen to take place (Fig. 1). The general character and relative strength of those fluctuations remain the same at various temperatures (Fig. 2). At 23° the shrimps gain 0,03 gm during the same period, while at 7—10° no increase is found to occur. The food coefficient at 23° is 25,3, reaching 35,3 at 16 and being equal to infinity at 10°.

ИХТИОФАУНА МОРЯ БРАТЬЕВ ЛАПТЕВЫХ

В. К. Есипов (Ленинград)

Фауна моря бр. Лаптевых, в частности его рыбное население, исследована совершенно неудовлетворительно.

Небольшие ихтиологические сборы в этом море были сделаны следующими экспедициями: 1) шведской экспедицией А. Норденшельда в 1878—1879 гг. (сборщик А. Stuxberg, рыбы были обработаны Ф. А. Smitt, 1892—1895, а затем Н. Rendahl, 1931); 2) русской полярной экспедицией Толля в 1900—1902 гг. (рыбы обработаны Н. М. Книповичем, 1907 и отчасти 1906, 1908); 3) гидрографической экспедицией на судах «Таймыр» и «Вайгач» в 1913—1914 гг. (рыбы обработаны А. М. Поповым, 1933); 4) норвежской экспедицией Р. Амундсена на судне «Мод» в 1918—1920 гг. и 1921—1924 гг. (результаты обработки рыб пока не опубликованы); 5) экспедицией якутской комиссии Академии Наук СССР в 1927 г. на судне «Полярная звезда» (сборщик А. М. Попов, им же рыбы и обработаны, 1933).

В 1932 г. в море бр. Лаптевых рыбы были собраны на 6 станциях знаменитой экспедицией на ледокольном пароходе «Сибиряков» под начальством О. Ю. Шмидта и на одной станции экспедицией на том же пароходе в следующем (1933) году. Ихтиологические сборы этих двух экспедиций были обработаны мною. Результаты этой обработки вместе со сводкой имевшихся ранее литературных данных по рыбам моря бр. Лаптевых и представляются здесь в виде списка рыб этого моря с некоторыми выводами об общем характере его рыбного населения.

О проходных рыбах моря бр. Лаптевых первые сведения даны еще Палласом (1811), Геденштромом (1823), Аргентовым (1860), Третьяковым (1871) и др., а в последнее время В. К. Есиповым (1923), Л. С. Бергом (1926), П. Г. Борисовым (1928), П. Дрягиным (1933).

Сем. Acipenseridae

1) Сибирский осетр — *Acipenser baeri* Brandt. Проходная рыба, входящая для икрметания в сибирские реки от Оби до Енисея и, вероятно, до р. Хатанги. В реках Лене и Кольме встречаются или помесь осетра со стерлядью (*A. baeri* × *A. ruthenus*) или же уклоняющаяся форма *A. baeri*. Вопрос этот еще ждет своего разрешения.

Сем. Salmonidae

2) Кета — *Oncorhynchus keta* (Walbaum). Встречается изредка в низовьях рек Лены и Индигирки.

Горбуша — *O. gorbuscha* (Walbaum). Попадает (по сведениям, нуждающимся в проверке) в реках Лено и Яне.

3) Голец — *Salvelinus alpinus* (L.). Встречается в устьях рек Хатанги, Лены и Яны.

4) Пельма — *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas). Поднимается в реки Хатангу, Лену и Яну.

5) Сибирская ряпушка — *Coregonus sardinella* Valenciennes. Входит в реки Хатангу, Лену и Яну.

6) Омуль — *C. autumnalis* (Pallas). Входит в реки Хатангу, Лену и, вероятно, Яну.

7) Сибирский сиг — *C. lavaretus pidschian* (Gmelin). Входит в реки Хатангу, Лену и Яну.

8) Муксун — *C. muksun* (Pallas). Входит в реки от Печоры до Колымы. Встречается в Хатанге и Лене.

Сем. Cottidae

9) *Mucohcephalus scorpius* (L.). Известны немногочисленные находения этого вида в море бр. Лаптевых (о-в Котельный, дельта реки Лены). По данным А. П. Андрияшева (in lit.) в этом море встречается *M. verrucosus* (Bean).

10) *M. quadricornis labradoricus* (Girard). Широко распространен вдоль побережья моря бр. Лаптевых. В наших материалах не имеется.

11) *Gymnascanthus tricuspis* (Reinhardt). В наших материалах имеется, со станции XX (4 экз. длиной от 98 до 120 мм).

12) *Artediellus scaber* Knipowitsch. Ранее был добыт против Хатангской губы и у о-ва Котельного (Knipowitsch, 1907). В наших материалах имеется со станции XXI—1 экз. длиной 35 мм и со станции XXXIV («Сибиряков», 1933)—2 экз. длиной 51—53 мм.

13) *Triglops pingelii* Reinhardt. Впервые был добыт в море бр. Лаптевых экспедицией на «Сибирякове» в 1932 г. (со станции XVIII—1 экз. длиной 43 мм, и со станции XXI—2 экз. длиной 67 и 100 мм). До сих пор наиболее восточное местонахождение этого вида было известно в Карском море у берегов Северной Земли (Есинов, 1937, in lit.). С другой стороны, *T. pingelii beanii* известен из Чукотского моря. Таким образом, *T. pingelii* форма циркумполярная.

14) *Icelus bicornis* (Reinhardt). В наших материалах имеется 20 экз. со станций XX и XXI, длина 32—47 мм.

15) *I. spatula spatula* Giebert et Burke. На станциях XVII, XX и XXI добыто 16 экз. длиной 46—77 мм.

Сем. Liparidae

16) *Liparis liparis liparis* (L.).

17) *L. koefoedi* Parr.

18) *L. laptevi* Попов. Добыто 2 экз. на станции XXIII (длина 105 и 110 мм).

Сем. Agonidae

19) *Aspidophoroides ölriki* Lütken. Обнаружен на станции XXI (1 экз. длиной 37 мм) и на станции XXXIV (1932 г., 2 экз., длиной 37 мм).

Сем. Cyclopteridae

20) *Eumicrotremus derjugini* Попов.

Сем. Pleuronectidae

21) Камбала полярная — *Lipsetta glacialis* (Pallas). Известна из низовьев рек Хатанги и Лены и из устья р. Оленька.

Сем. Gasterosteidae

22) Девятиглая колюшка — *Pungitius pungitius* (L.). Известна из бассейна р. Хатанги.

Сем. Blenniidae

23) *Lumpenus medius* Reinhardt.

Сем. Zoarcidae

24) *Lycodes turneri agnostus* Jensen. Имеется 6 экз. со станций XVII, XX, XXI и XXIII.

25) *L. attenuatus* Knipowitsch. Описан Н. М. Книповичем из моря бр. Лаптевых (Knipowitsch, 1907).

26) *Gymnelis viridis* (Fabricius). Имеется 1 экз. со станции XVII (длина 73 мм).

Сем. Gadidae

27) *Boreogadus saida* (Lepeschin). Широко распространена в море бр. Лаптевых. В наших материалах имеется в 23 экз. Пользуемся случаем указать, что боковая линия у этого вида не прямая (как это принималось до сих пор), а с резким волнообразным изгибом в задней части тела, подобно тому, как это отмечено А. Н. Световидовым для *B. agilis* (Reinhardt). Весьма вероятно, что этот последний вид в дальнейшем придется свести до подвида.

28) *Arctogadus borisovi* Drjagin. 4 экз. этого вида длиной от 165 до 173,5 мм были добыты на станции XXIII. Географическое распространение *A. borisovi* пока еще мало известно. До сих пор он был указан в Карском море, в дельтах Лены и Колымы и у о-ва Ляховского.

Из моря бр. Лаптевых в настоящее время известно 28 видов рыб вместе с проходными и разнородными (колюшка), относящимися к 11 семействам. До сих пор ихтиологические сборы в этом море были сделаны лишь в южной мелководной и опресненной его части. Более глубокая его часть к северу и северо-западу, от Ново-Сибирских островов в настоящее время представляет собой в ихтиологическом отношении в полном смысле этого слова «*terra incognita*». Не может быть сомнения в том, что при дальнейших исследованиях северной части моря бр. Лаптевых приведенный выше список рыб будет значительно пополнен новыми для него видами и в первую очередь различными глубоководными представителями рода *Lycodes*.

Остановимся теперь вкратце на общей характеристике ихтиофауны моря бр. Лаптевых, имея в виду, что все изложенное ниже относится собственно не ко всему этому морю, а лишь к южной, меньшей, его части.

Из 28 видов рыб, отмеченных в настоящее время для моря бр. Лаптевых, на долю проходных приходится 8 видов (осетр сибирский, кета, голец, нельма, ряпушка сибирская, омуль, сиг сибирский и муксун), чисто морских 19 и разнородных — один (девятинглазая колюшка).

В качественном отношении рыбное население моря бр. Лаптевых — наиболее бедное из всех северных морей¹. Так, в соседнем с ним Карском море в настоящее время известно 45 видов морских, проходных и разнородных рыб, относящихся к 14 семействам². В Чукотском море насчитывается 38 видов, из них морских 30³.

Морские рыбы моря бр. Лаптевых (19 видов) могут быть разбиты на две категории: 12 арктических и высокоарктических видов (*Muchocephalus quadricornis labradoricus*, *Arctodiellus scaber*, *Liparis koefoedi*, *L. laptevi*, *Aspidophoroides ölríki*, *Liopsetta glacialis*, *Lumpenus medius*, *Lycodes turneri agnostus*, *L. attenuatus*, *Gymnelis viridis*, *Boreogadus saida* и *Arctogadus borisovi*) и 7 видов арктическо-бореальных (*Muchocephalus scorpius*, *Gymnacanthus tricuspis*, *Triglops pingelii*, *Icelus bicornis*, *I. spatula spatula*, *Liparis liparis liparis*, *Eumicrotremus derjugini*). Из типично бореальных видов среди морских рыб этого моря нет ни одного. Около половины арктических и высокоарктических видов в то же время и циркумполярные (*M. quadricornis*, *Aspidophoroides ölríki*, *Liopsetta glacialis*, *Lycodes turneri agnostus*, *Boreogadus saida*).

Сопоставляя зоогеографический характер рыбного населения моря бр. Лаптевых (вернее его южной части) с другими северными морями, можно легко убедиться, что это море носит наиболее резко выраженный арктический характер (см. таблицу стр. 142).

¹ Пока почти ничего нельзя сказать в этом отношении о Восточно-Сибирском море, ихтиофауна которого еще очень мало известна.

² В. К. Есипов, Рыбы Карского моря, 1937 (in lit.).

³ А. П. Андрияшев, К познанию ихтиофауны Берингова и Чукотского морей. Исследов. морей СССР, в. 25, Л., 1937.

М о р я .	Всего видов рыб	Тольк о морских	В том числе арктич.еск.
Баренцово	113	97	19, (19,6%)
Белое	50	40	11, (27,5%)
Карское	61	34	19, (55,9%)
Бр. Лаптевых	28 ¹	19	12, (63,2%)
Чукотское	38 ¹	30	11, (36,6%)

¹ В это число не входят пресноводные рыбы, выходящие в осолоненные воды речных заливов. Для других же морей такие рыбы включены в общее число видов.

THE ICHTHYOFAUNA OF THE BROTHERS LAPTEV SEA

By V. Essipov (W. Yessipow) (Leningrad)

Summary

The author gives a list of fishes of the Brothers Laptev Sea on the ground of literary data and his own investigations of catches of fish from that sea.

At present 28 species of fish are known to exist in the Brothers Laptev Sea. There is no doubt that in future that list will be considerably increased, for the above sea has till now been but poorly investigated in the faunistic respect. There are 8 species of anadromous fish and 19 species of sea fish in the sea considered. More than a half of species of sea fish (12 species) belong to Arctic forms, a fact which emphasises the Arctic character of the fauna. As to the Arctic-boreal forms, there were found 7 of them in the ichthyofauna of the given sea.

ИЗУЧЕНИЕ СУТОЧНОЙ АКТИВНОСТИ ПТИЦ В ГНЕЗДОВЫЙ ПЕРИОД

А. Н. Промптов

Кафедра общей биологии II Московского медицинского института

1. Цели работы

Сезонные изменения природы, происходящие в местах обитания птиц, в умеренных и высоких широтах очень значительны и оказывают большое влияние на биологию отдельных видов и целых орнитоценозов. В результате длительного эволюционного приспособления и отбора у каждого вида выработалась определенная согласованность поведения с сезонными изменениями природы, развились характерные реакции на те или иные сезонные факторы. Эти реакции имеют глубокую физиологическую основу и в известной степени наследственную обусловленность.

Суточный ритм природы — смена дня и ночи — подвергается большим сезонным изменениям, размах которых возрастает по мере продвижения к северу. Для птиц эти сезонные изменения особенно существенны, так как свет — одно из важнейших условий их существования (для дневных птиц). Суточная активность птиц регулируется главным образом светом, но реакции на этот внешний фактор у каждого вида специфичны, неодинаковы. Так, например, наблюдения над утренним пробуждением птиц всегда обнаруживают определенную последовательность пробуждения (подачи первого голоса) у разных видов воробьиных птиц [3, 7]. Каждый вид просыпается при наступлении некоторой более или менее определенной интенсивности освещения, которая может быть точно определена фотометрически (Шван, 1921, 1922). Такая же закономерность установлена и для вечернего времени суток. Определенные влияния оказывают различные метеорологические факторы, преимущественно те, которые изменяют интенсивность освещения в часы восхода и захода солнца. Ниже будут приведены данные, иллюстрирующие тесную связь суточной активности птиц с восходом и заходом солнца.

Изучение суточной активности птиц имеет особый интерес с физиологической стороны. Накопилась довольно большая литература по этому вопросу, обсуждение которой выходит за пределы настоящей статьи и дано в другом месте. Но почти все опубликованные работы проведены в лабораторных условиях [Вагнер (Wagner)]. Настоящая же работа проведена в естественных, природных условиях при помощи специально сконструированной аппаратуры. Физиологическая сторона при этом осталась незатронутой, но был получен большой биологический материал, иллюстрирующий интенсивность суточной активности нескольких видов птиц в их естественной обстановке.

Помимо цели, тесно связанной с проблемой биологического значения света вообще, настоящая работа имела в виду и некоторые другие

вопросы. Это — вопросы сезонных перелетов птиц (напряженности перелета) и количественная сторона питания и уничтожения вредителей.

2. Методика и материал

Точное изучение суточной активности птиц в природных условиях очень важно провести в течение круглого года. Только тогда выявятся сезонные различия и вся последовательность сезонных изменений активности, столь резких у многих видов. Такой работы в природе еще не проведено, так как простое наблюдение над популяцией, а не над отдельными особями не может дать точного материала. Лишь во время гнездового периода оказывается воз-

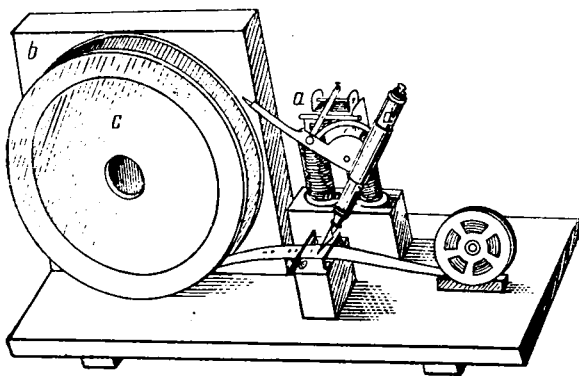


Рис. 1

можно применить точный метод исследования, более объективный, чем простое наблюдение, и вместе с тем очень облегчающий проведение работы. Во время воспитания птенцов птицы держатся в сравнительно небольшом районе близ гнезда, и почти вся их суточная активность бывает связана с выкармливанием молодняка. Таким образом, точный учет количества прилетов к гнезду за день, а также начала и конца кормления дает цифровой материал, близко отражающий интенсивность суточной активности у изучаемых птиц вообще. Полученные данные, кроме того, могут быть использованы и для дальнейших расчетов.

В настоящей работе мной были применены записывающие аппараты собственной конструкции, автоматически регистрирующие каждый прилет птиц с кормом к гнезду. Один из таких аппаратов изображен на рис. 1. Принцип его устройства заключается в сочетании телеграфа Морзе *a*, питаемого электрическими элементами, с часовым механизмом *b*, равномерно вращающим съемную катушку *c*. Катушка с определенной скоростью (5—6 мм/мин) наматывает бумажную (серпялтиновую) ленту, на которой автоматическая ручка *d* с подкрашенным глицерином ставит точки в момент замыкания тока. У летка скворечника или дуплянки, в которой гнездится изучаемая птица, прикрепляется контакт в виде тонкой жердочки, устроенной так, чтобы птица, входя в леток и выходя из него, всегда садилась на нее и своей тяжестью замыкала ток. Аппараты стояли в комнате, и тонкая проволока, ведущая к дереву с гнездом и к контакту у летка (иногда длиной в несколько десятков метров), несколько не пугала птиц. Аппараты работали непрерывно, так как перезарядку чистой ленты и съемку катушки с записанной лентой можно было производить в течение минуты, не выключая аппарата. Периодически (3—4 раза в день) на ленту карандашом ставились пометки времени. Зная скорость движения ленты и пользуясь этими «визами», можно было при помощи особой линейки пересчитать запись на время с точностью до нескольких минут, вполне достаточной для изучения. В начале работы пришлось параллельно с работой аппаратов провести прямые наблюдения над прилетом птиц к гнезду (в бинокль), чтобы научиться правильно «читать» запись на ленте. У разных видов эти записи получались неодинаковыми, в зависимости от длительности пребывания в гнезде во время кормления и других различий в поведении и кормлении. При быстром кормлении записи имели вид парных точек (прилет и вылет) с разными интервалами. Серые мухоловки, кормившие птенцов, сидя на жердочке-контакте, давали запись в виде несколько вытянутых точек или тире.

Записи были проведены у четырнадцати гнезд семи видов птиц, гнездящихся в дуплах, полудуплах, скворечниках или в сходных с ними условиях закрытого гнезда (ласточки). Виды эти следующие: 1) большая синица (*Parus major* L.) — 3 гнезда; 2) горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus* L.) — 1 гнездо; 3) мухоловка-пеструшка (*Muscicapa hypoleuca* Pall.) — 2 гнезда; 4) мухоловка серая (*Muscicapa striata* Pall.) — 1 гнездо; 5) скворец (*Sturnus vulgaris* L.) — 1 гнездо; 6) городская ласточка (*Delichon urbica* L.) — 3 гнезда; 7) стрижа (*Arus arus* L.) — 3 гнезда.

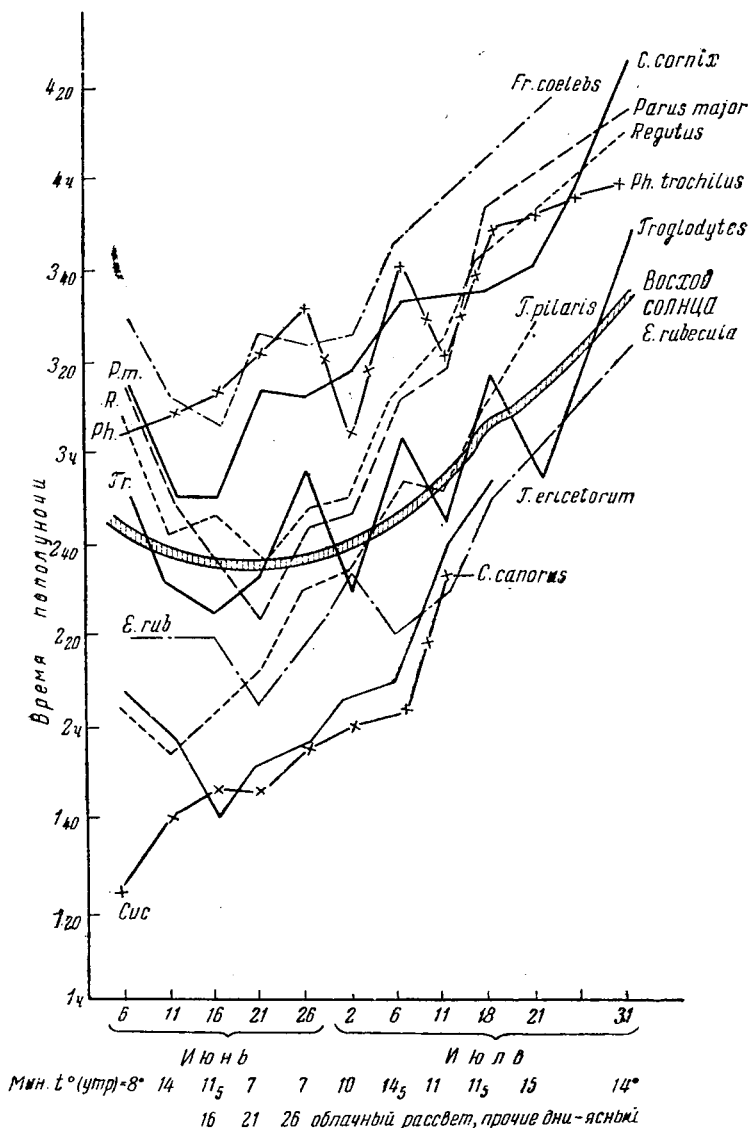


Рис. 2

Каждый вид имеет характерные биологические особенности как в отношении питания вообще, так и в способе выкармливания птенцов. Поэтому сравнение суточной активности этих птиц при едином методе учета, представляет большой интерес.

Работа была проведена в летний сезон 1933 г. в лесной местности, в 60 км южнее Ленинграда. На опытном участке в саду, смежном с лесом, уже в течение многих лет размещены несколько десятков скворечников и дуплянок, хорошо обжитых птицами. Часть из них была использована для учета суточной активности.

Близкое участие в данной работе принимала Е. В. Лукина.

3. Длительность дня и суточная активность

Первой иллюстрацией ясной зависимости начала суточной активности птиц от света может служить рис. 2. На нем изображены результаты прямых наблюдений над пробуждением 10 видов птиц.

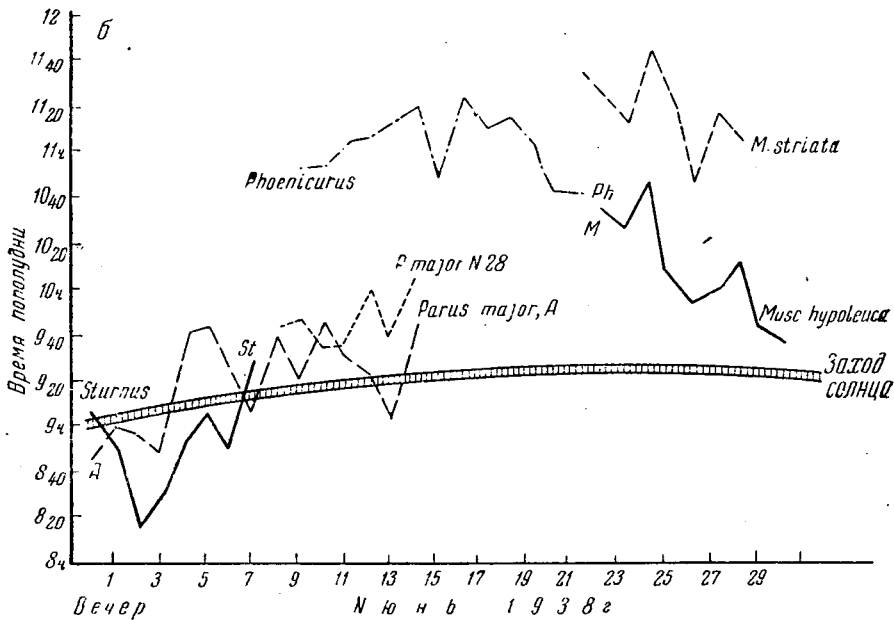
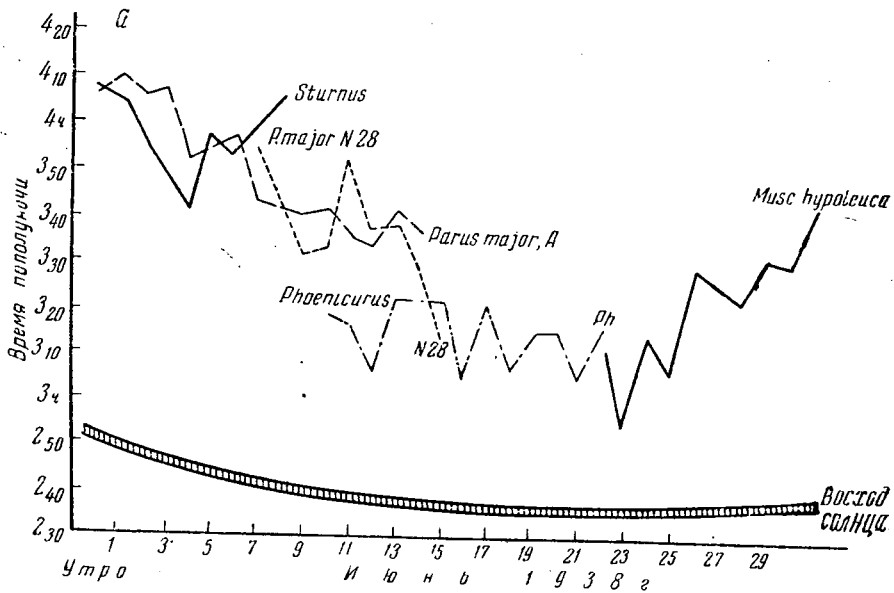


Рис. 3

Регистрация проводилась в июне и июле, один раз в пятидневку. Учитывалась на слух первая песня, обычно следующая непосредственно за пробуждением птицы. Если сравнить графики начала песни разных видов с кривой восхода солнца, то можно видеть, что

с более поздним восходом солнца позднее начинается и дневная активность, причем отчетливо выступает определенная последовательность пробуждения. Первый голос подает кукушка — еще задолго до восхода солнца. Пробуждение некоторых птиц довольно близко совпадает с восходом солнца, а зяблик обычно завершает этот «спектр» утренних голосов и присоединяется к общему хору одним из последних (как и большинство вьюрковых).

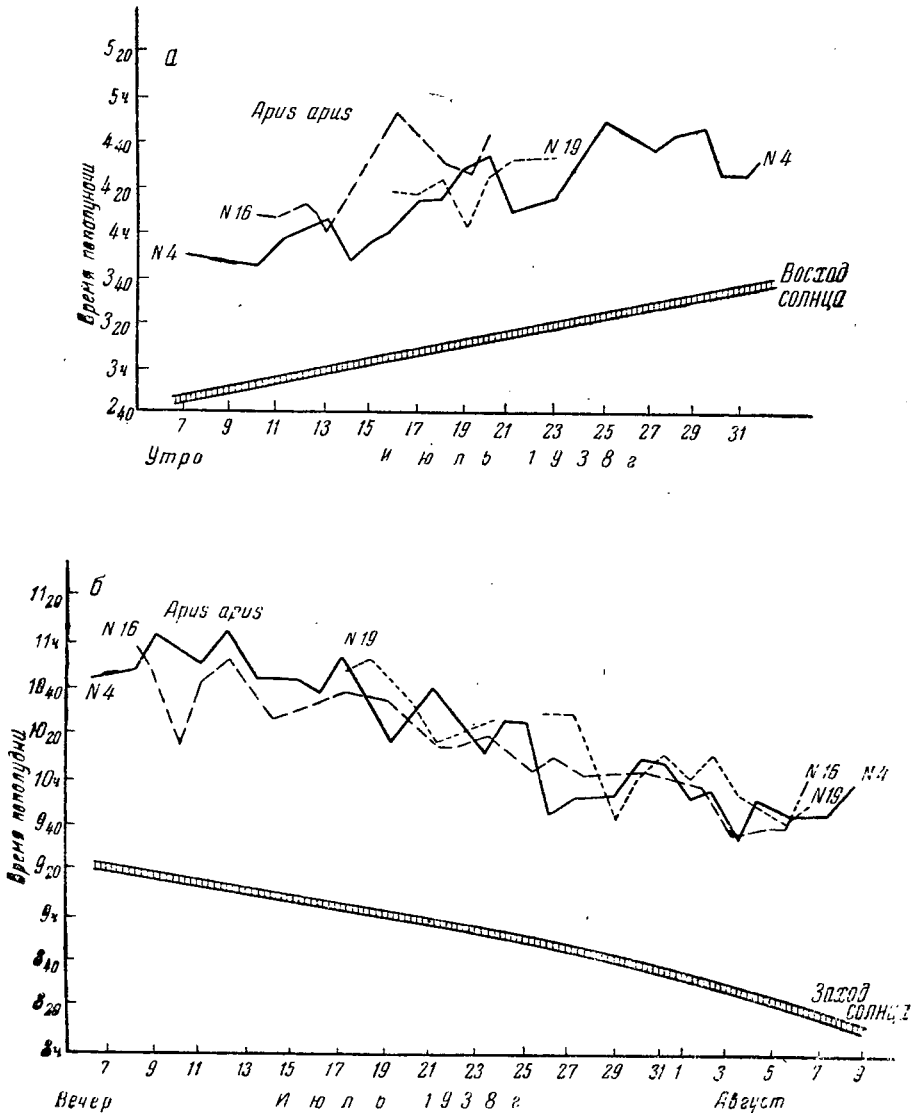


Рис. 4

Все данные, излагаемые далее, получены при помощи аппаратной записи. Первой утренней вехой, свидетельствующей о начале суточной активности, является начало кормления птенцов — первый прилет с кормом к гнезду (если самка в гнезде не ночует). С момента утреннего пробуждения до начала кормления птенцов у большинства птиц проходит некоторое время, иногда (например, у горихвостки) довольно значительное. Вечером же кормление прекращается обычно очень незадолго до засыпания птиц. Таким образом, диапазон вре-

мени, охватываемый аппаратной записью, несколько меньше всей суточной активности. Лишь сопоставление прямых наблюдений с записью позволяет сделать более точные расчеты.

На рис. 3 изображены две диаграммы начала и конца кормления у нескольких видов. Данные отчетливо иллюстрируют как самую связь со светом, так и видовые различия в реакциях на интенсив-

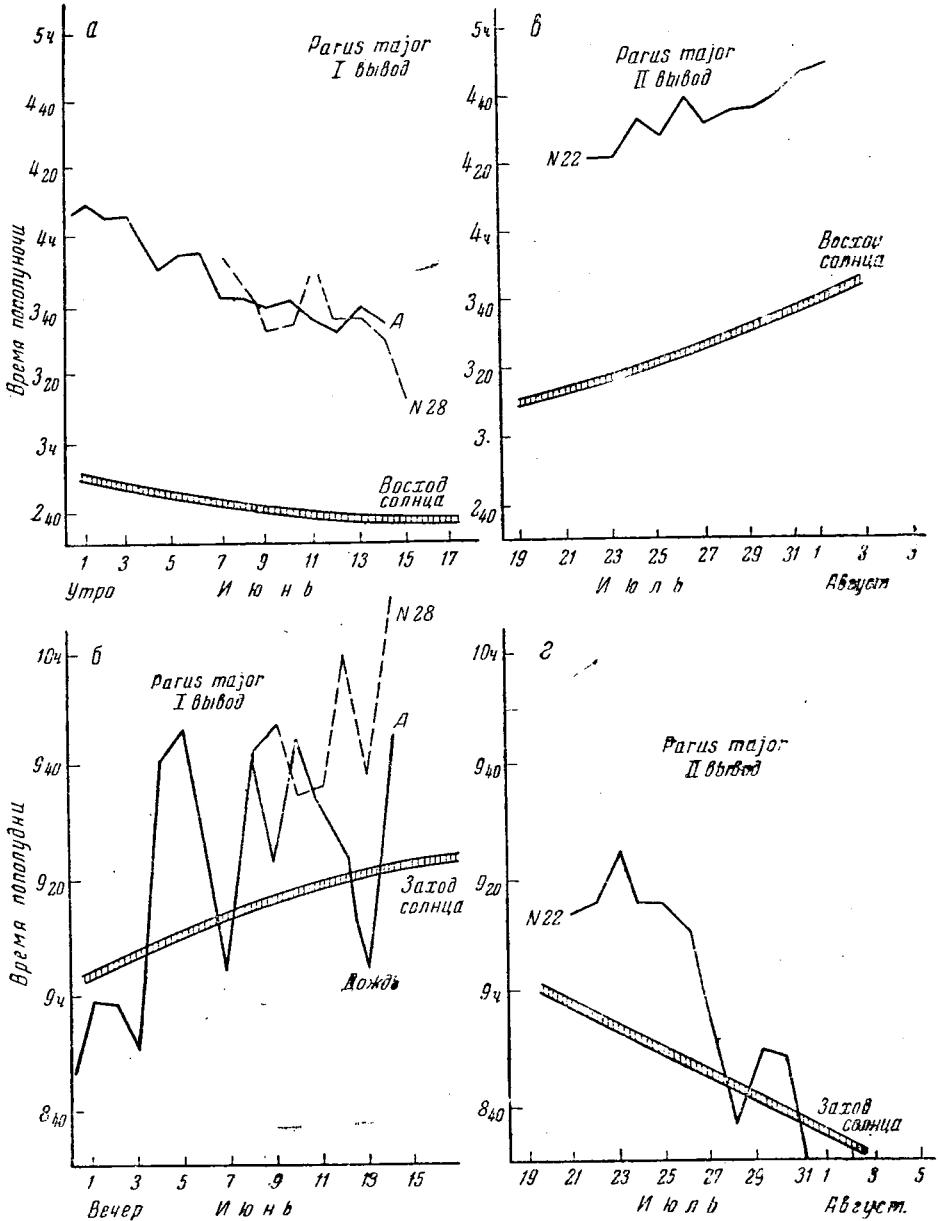


Рис 5

ность освещения. Скворцы начинают кормление обычно почти через час после восхода солнца и заканчивают его еще до заката или же тотчас вслед за ним. Близкими оказываются сроки начала и конца

кормления у больших синиц, но заканчивают свой «рабочий день» они несколько позднее. Существенные различия оказываются у горихвостки, начинающей кормление птенцов вскоре после восхода солнца и заканчивающей его лишь через 1,5—2 часа после заката. Еще более поздно, иногда уже после 11 часов, кончают кормление серые мухоловки. Мухоловки-пеструшки и начинают кормление, и кончают его заметно раньше серых; «рабочий день» их в общем несколько короче. Начало и конец кормления у ласточек сильно колеблется в зависимости от состояния погоды и других еще невыясненных причин (особенно влияет ветер). Рис. 4 иллюстрирует зависимость начала и конца суточной активности от длительности дня у стрижей.

В прямой связи с неодинаковой длиной дня в начале июня и конце июля оказывается суточная активность кормления у птиц, делающих два вывода в лето. Это можно видеть на рис. 5 для больших синиц. В начале июня солнце восходит все раньше и раньше и садится все позже и позже. Соответственно этому графики начала кормления у гнезд первого вывода имеют нисходящее направление утром и восходящее вечером (рис. 5, а и б). А во время второго вывода, в конце июля, дни уже идут заметно на убыль, и графики начала и конца кормления в тесной связи с кривыми восхода и захода солнца обнаруживают обратное направление — восходящее утром и нисходящее вечером (рис. 5, г и з). Далее будет показано, что и интенсивность кормления при втором выводе оказывается ниже, что стоит в связи главным образом с ослаблением инстинкта выкармливания вообще.

Таким образом, начало и конец кормления птенцов, а следовательно, и общая длительность суточной активности находятся в прямой зависимости от длины дня. Видовые различия, которые можно установить в этом отношении, имеют существенное биологическое значение.

4. Активность на протяжении периода выкармливания птенцов и в течение дня

Показателем суточной активности птиц в период выкармливания птенцов может служить количество прилетов к гнезду в один час и за весь «рабочий день», так как в это время деятельность птиц почти всецело сосредоточена на воспитании птенцов. Интенсивность выкармливания очень различна у разных видов, и частота прилетов с кормом зависит от биологических особенностей питания данного вида, а также и от метеорологических факторов. В табл. 1 приведены

Таблица 1

В и д	Наибольшее количество прилетов		Максимальная длительность «рабочего дня» (в часах)
	в 1 час	в 1 день	
Стриж	5	34	19,09
Скворец	21	198	17,13
Гор. ласточка	28	295	18,05
Большая синица (I вывод)	32	332	18,38
Большая синица (II вывод)	27	217	17,03
Горихвостка	33	469	20,18
Мухоловка серая	36	484	20,13
Мухоловка-пеструшка	37	(561)	19,30

цифры максимальной интенсивности кормления за один час и за один день (в числах прилетов к гнезду) у изучавшихся видов, а в правом столбце — максимальная длина рабочего дня (от начала до конца кормления).

Очень редкое кормление у стрижей (обычно 2—3 раза в час) объясняется особенностями питания этих птиц. Стрижи летят в гнездо лишь с полным пиццеродом мелких (главным образом двукрылых)

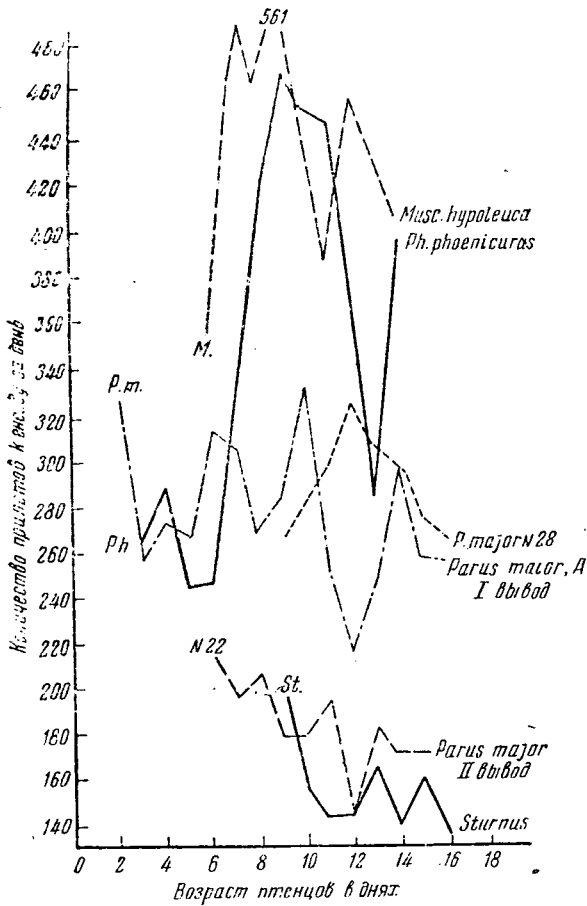


Рис. 6

считать исключением среди показателей других дней (табл. 2).

Табл. 2 содержит показатели числа прилетов с кормом по дням для наиболее полно изученных гнезд. Данные по разным видам приравнены к среднему возрасту птенцов.

В виду большой продолжительности выкармливания птенцов стрижей их показатели не включены в общую таблицу (рис. 7). Вследствие различных неполадок в записях активность кормления в некоторых гнездах была точно учтена лишь во вторую половину выкармливания (например, у скворцов, у серых мухоловок). Тем не менее для нескольких видов оказалось возможным составить диаграммы колебания активности по дням выкармливания. На рис. 6 изображены графики для шести гнезд. Видовые различия в интенсивности кормления, приведенные в табл. 1 и 2, отчетливо выступают. Колебания по дням, иногда значительные (например, у горихвостки в V—XI дни), зависят от состояния погоды и некоторых других иногда совершенно случайных причин. Следует отметить, что

насекомых, пойманных на лету, и на сборы каждой порции корма у них уходит много времени. Скворцы обычно собирают корм для птенцов на некотором (иногда значительном) расстоянии от гнезда, обычно на полях, огородах или по заливным лугам. В условиях данной местности скворцы летали за кормом за речку, на расстояние около полкилометра, чем отчасти и объясняются их меньшие показатели по сравнению с мелкими насекомоядными птицами, собирающими корм почти всегда в непосредственной близости от гнезда. Интересно отметить некоторую разницу показателей для I и II выводков больших синиц (табл. 1 и рис. 6). У горихвостки и мухоловок особых различий нет, а 561 прилет (25.VI) у мухоловки-пеструшки, по видимому, нужно

ни в одном гнезде (за исключением гнезд стрижей) не было установлено закономерного изменения интенсивности кормления птенцов к концу их пребывания в гнезде. Подъемы в середине выкармливания (например, у горихвостки, мухоловки-пеструшки) также едва ли можно считать закономерными.

Таблица 2. Количество прилетов к гнезду

Вид \ Возраст птенцов в днях	Возраст птенцов в днях																
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII
Скворец	—	—	—	—	—	—	—	—	198	155	144	142	167	137	162	136	—
Гор. ласточка	—	—	—	—	128	158	230	295	255	—	251	—	206	—	259	—	—
Большая синица (I вывод)	—	329	256	273	267	312	306	268	284	332	257	214	247	295	257	255	—
Большая синица (II вывод)	—	—	—	—	—	217	192	207	179	180	196	146	182	171	172	—	—
Горихвостка	—	—	264	291	244	248	—	411	469	450	447	373	280	396	—	—	—
Мухоловка-пеструшка	—	—	—	—	—	355	483	466	561	434	383	457	431	403	—	—	—
Мухоловка серая	—	—	—	—	—	—	—	484	419	257	270	202	—	—	—	—	—

Иная картина получилась у стрижей. У них совершенно ясно обнаружилось ослабление интенсивности кормления по мере подрастания птенцов (рис. 7). Для всех трех гнезд данные получились очень сходные. Кормление еще полуголых птенцов происходит до 34 раз в день, а ко времени вылета снижается до 5—6 и даже до 4 раз, так что птенцы часами остаются без корма. Можно думать, что

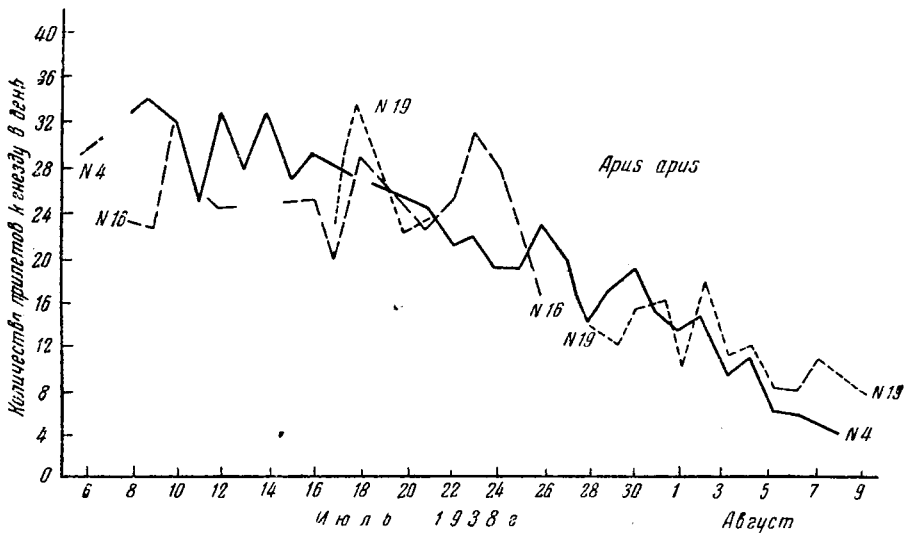


Рис. 7

эти различия в кормлении связаны с ходом развития птенцов, очень интенсивным в первые дни после вылупления (общий рост, начало оперения) и постепенно ослабевающим. Вероятно, при более редких прилетах к гнезду корма приносится больше. Но несомненно, что наряду с этим у старых птиц ослабевает инстинкт кормления.

В связи с ростом птенцов и увеличением их прожорливости можно было бы ожидать нарастания числа дневных прилетов к концу выкармливания. Этого, однако, не наблюдается (например, у больших синиц и горихвосток) по понятным причинам. Подростающим птенцам родители начинают приносить более крупную добычу, например, больших гусениц, общее количество пищи увеличивается, время же на отыскание и перенос добычи остается приблизительно то же, и поэтому число прилетов за день не увеличивается. Частота прилетов с кормом вообще, очевидно, регулируется не столько числом птенцов и их прожорливостью, сколько видовыми особенностями сбора или отыскания добычи, и не может заходить за определенный предел. Обычные для горихвосток и мухоловок показатели (более 30 раз в час) означают почти ежеминутное посещение гнезда! На перелет от гнезда, поиски добычи и обратный путь к гнезду самец или самка обычно тратят всего несколько минут, и лишь при обилии

Таблица 3. Интенсивность кормления (количество прилетов) в разные часы дня при одинаковом возрасте птенцов (IX—X день)

Часы	Вид							
	Б. синица I вывод (11 птенцов)	Б. синица II вывод (6 птенцов)	Горихвостка (8 птенцов)	Мухоловка- пеструшка (6 птенцов)	Мухоловка серая (5 птен- цов)	Гор. ласточка (4 птенца)	Скворец (4 птенца)	Стриж (3 птенца)
3—4	12	—	25	19	1	—	—	1
4—5	21	7	24	29	5	10	12	2
5—6	23	15	33	27	18	14	13	1
6—7	15	15	28	29	6	13	21	2
7—8	18	9	23	27	11	12	13	2
8—9	26	7	20	34	5	11	16	1
9—10	22	7	26	27	7	16	15	1
10—11	15	9	26	30	9	13	9	3
11—12	19	20	23	28	17	15	11	2
12—1	18	13	23	34	14	10	15	2
1—2	14	7	24	36	12	14	11	2
2—3	16	6	23	27	16	15	12	2
3—4	26	10	19	36	14	16	10	1
4—5	18	13	24	29	19	11	11	1
5—6	17	15	19	37	13	11	10	2
6—7	12	17	22	32	23	12	11	1
7—8	17	7	26	24	23	19	5	1
8—9	14	2	25	28	19	21	1	1
9—10	9	1	24	25	17	19	2	1
10—11	—	—	10	3	8	3	—	3
11—12	—	—	3	—	—	—	—	—
За день . .	332	180	469	561	257	255	198	32
Начало кор- мления . . .	3 ч. 42 м. утра	4.40	3.05	3.06	3.40	4.00	4.07	3.45
Конец кор- мления . . .	9 ч. 40 м. вечера	9.10	11.23	10.04	10.47	10.05	9.05	10.54
Общая дли- тельность кормления за день	17 ч. 58 м.	16.30	20.18	18.58	19.07	18.05	16.58	19.09
Длина данно- го дня . . .	18 ч. 36 м. (8.VI)	17.24 (26.VII)	18.46 (16.VI)	18.49 (25.VI)	18.49 (26.VI)	18.40 (4.VII)	18.13 (31.V)	18.25 (10.VII)

корма совсем рядом с гнездом частота прилетов может еще повы-
 титься (как, например, у мухоловки-пеструшки: 25.VI—561 раз).

В работе Буссмани, проведенной в Швейцарии при помощи са-
 мозаписывающего прибора (терраграфа) несколько иного устройства,

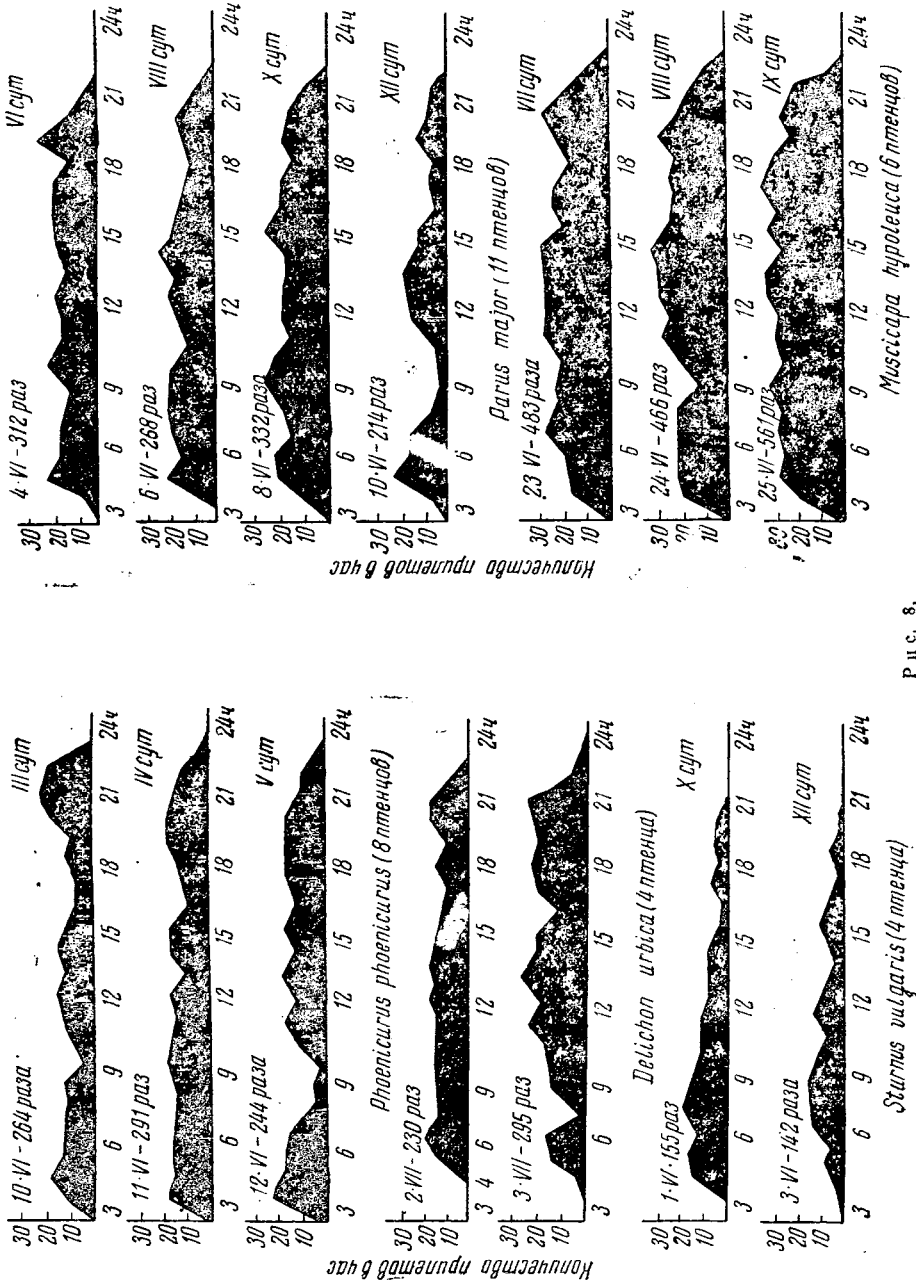


Рис. 8.

приведены очень отрывочные цифровые данные, которые интересно
 сравнить с нашими. Так, например, у скворца в половине мая при
 5 трехдневных птенцах количество прилетов в день было равно
 242, вообще же снижалось и до 107. Большие синицы в тех же усло-
 виях и в то же время при 7 десятидневных птенцах сделали 393 при-

лета за день, т. е. много больше, чем тот же вид на широте Ленинграда в июне. Такие же различия, но в обратную сторону, оказываются у садовой горихвостки. По Буссмани, в начале июня при 5 шестидневных птенцах эти птицы сделали только 203 прилета за день, т. е. заметно меньше, чем в наших условиях. В данном случае различия могли зависеть от разницы в длительности «рабочего дня». В белые ленинградские вечера, в июне, горихвостки кормят до 11 ч. 20 м., более 20 часов непрерывно (табл. 1). На широте 46—47° этого быть не может.

Изучение интенсивности кормления в течение дня в разные часы обнаружило колебания и непостоянство изо дня в день.

Прежде всего не подтвердилось положение о том, что в ранние утренние часы и вечером интенсивность кормления сильно повышается, а среди дня падает. Птицы действительно по утрам «пишут» очень энергично, но среди дня активность слабеет лишь незначительно (см. примеры в табл. 3). Кратковременные затухания активности наблюдались в самые различные часы суток, нередко в связи с переменами погоды, но часто и без видимых причин, может быть, совершенно случайно.

На рис. 3 приведены наиболее характерные суточные графики активности у пяти видов. Они обнаруживают некоторые видовые различия. Так, например, у больших синиц и у скворцов в первую половину дня кормление все же происходит несколько чаще, чем после 12 часов. У мухоловок-пеструшек, наоборот, утренняя активность в целом ряде дней оказалась слабее вечерней, но и среди дня птицы кормили очень энергично. В некоторые вечера заметные подъемы активности установлены у горихвостки. Самые значительные колебания в суточной активности обнаружили у городских ласточек. В некоторые дни можно было установить влияние погоды (особенно ветра), но далеко не всегда. Вероятно, причины колебаний связаны с неодинаковым летом мелких насекомых, учесть который было очень трудно.

В ряде случаев колебания интенсивности кормления по часам дня, несомненно, зависели от чисто биологических причин (тревога, драки соседей, купанье родителей и т. п.) и часть их осталась не учтенной.

5. Влияние метеорологических факторов

Во время работы проводился точный учет барометрического давления, максимальной и минимальной суточных температур, осадков, облачности, направления и силы ветра. Все эти данные были сопоставлены с записями. Однако ясной зависимости суточной активности от большинства этих факторов обнаружено не было. Весьма заметно влияли лишь большая гроза, ливень и сильный порывистый ветер (особенно на ласточек). В целом ряде случаев синицы, например, так же часто кормили птенцов в сырую пасмурную погоду, под мелким затяжным дождем, как и в ясный день (рис. 9). У горихвосток частота прилетов к гнезду в дождливую погоду даже несколько увеличивалась. Птицы быстро разыскивали мелких гусениц в мокрой листве деревьев совсем рядом со скворечником и почти непрерывно носили эту мелочь птенцам, никак не реагируя на дождь. У мухоловок (обоих видов) сказывалось задерживающее влияние дождливой погоды в виду их питания преимущественно летающими насекомыми. К сожалению, запись активности у горихвосток и мухоловок пришлась почти всецело на вторую половину июня, когда была очень неустойчивая, преимущественно дождливая погода, так что для отчетливых сравнений недостает материала.

Ясное задерживающее влияние ветреной погоды было заметно у ласточек. В сильный ветер кормление очень ослабевало, и ласточки долго задерживались в гнезде. В тихую погоду, даже и в пасмурную, неоднократно наблюдался подъем активности (рис. 9). В отношении влияния метеорологических факторов этими отдельными примерами приходится ограничиться, так как для целого ряда необходимых

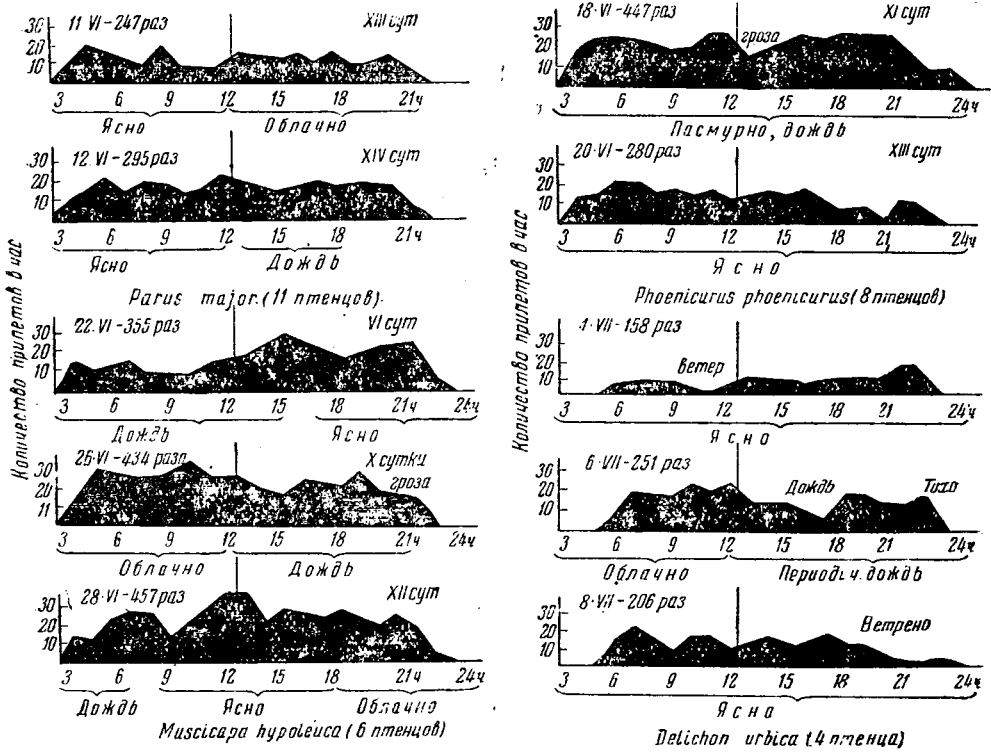


Рис. 9

сравнений нет материала. В частности, никаких выводов нельзя сделать о влиянии барометрических колебаний (кроме грозных явлений). Влияние температурных колебаний (вообще небольших в пору работы) также оказалось неувидимо на данном материале. В общем надо отметить, что колебания суточной активности по часам и изо дня в день чаще зависят от биологических причин, чем от непосредственного влияния погоды. В целом ряде случаев связь с метеорологическими факторами, вероятно, была более сложной, может быть, косвенной и поэтому осталась нескрытой (например, через питание, колебания в обилии пищи и т. п.).

6. Обсуждение полученного материала

Полученный цифровой материал по суточной активности птиц в летнее время позволяет сделать некоторые подсчеты расстояний, покрываемых птицами в течение дня при кормежке. На первый взгляд кажется, что птица, оседло живущая летом в каком-нибудь лесу или

саду и порхающая часами с дерева на дерево в поисках добычи, затрачивает на это немного энергии. Но если произвести точный хронометраж ее прилетов к гнезду за долгий летний день и установить, какой путь (в среднем) она проделывает при каждом посещении гнезда или полете за кормом, то окажется, что суточная активность ее велика. Она будет во всяком случае измеряться десятками километров. Так, например, некоторые подсчеты (5) дали для синицы-лазбевки около 100 км в день, а для других птиц еще более. Скворцы, над которыми проводились наблюдения в данной работе, регулярно летали за кормом на расстояние не менее 0,5 км — за речку на заливной луг и поля и за каждый полет проделывали не менее 1 км. Приняв на основании полученных записей, что в среднем пара скворцов кормит птенцов 150 раз в день (табл. 2), т. е. по 75 раз каждая, мы получим для этого вида 75 км в сутки. Это минимум. Для мелких насекомыхоядных птиц, собирающих корм обычно совсем близко от гнезда, эта цифра будет, конечно, ниже, но при 400—500 кормлениях за день все же получится в общей сложности несколько десятков километров.

Грандиозные цифры обнаруживаются у стрижа. Средняя скорость стрижа при его обычном полете на кормежке равна 40—50 м/сек, т. е. примерно 150 км/час¹.

Если стрижа в гнезде нет, значит он в воздухе. Пользуясь полученными записями, можно сделать расчет, сколько времени (за день) стриж находится в воздухе, и затем вычислить расстояние, покрываемое птицей за сутки. Подсчет, произведенный по записям одного дня, например, 16.VII, дал цифру около 900 км. Позднее, когда кормление происходит реже и стрижи еще дольше находятся в воздухе, общий суточный километраж переходит уже далеко за тысячу.

Эти подсчеты имеют очень близкое отношение к некоторым вопросам сезонных перелетов птиц. Прежде всего они свидетельствуют о том, что суточная активность и в летнее время несколько не ниже (или немного ниже), чем в пору перелета. Никакого особого «напряжения сил» во время перелета у большинства птиц нет, и у многих видов, в частности и у стрижа, пора оседлого существования, постепенно, в смысле суточной активности, переходит в начало миграции на юг. Ведь при полете 150 км/час стригам достаточно было бы несколько дней, чтобы очутиться на зимовках в южной Африке! В летнее время передвижение птиц представляется как бы залуптанным «клубком», складывается из бесчисленных мелких перемещений в поисках корма и т. п., а при наступлении перелета этот «клубок» как бы развертывается, получает определенное направление и уносит птиц на далекие зимовки. Следует отметить большое значение изучения суточной активности разных видов птиц в течение круглого года для понимания причин сезонных перелетов. Многие дают сопоставления трех родов данных: сроков отлета и прилета разных видов с колебаниями длительности дня в областях их гнездовья и зимовок и с суточной активностью птиц по сезонам. С этой точки зрения полученный материал еще не вполне обработан и использован.

Второй вопрос, который следует отметить при общем обсуждении, это — практическое, прикладное значение полученных цифровых данных. Все изучавшиеся виды птиц приносят пользу в сельском хозяйстве, и точные данные об их ежедневной полезной работе позволяют произвести подсчеты, наглядно иллюстрирующие значение этих птиц. Питание больших синиц в гнездовой период изучалось автором специальным методом в одной из предшествующих работ на

¹ Эта справка любезно дана Н. А. Гладковым, специально изучающим полет птиц.

тем же опытным участке (6); был точно установлен преобладающий состав корма, приносимого птенцам. В 1938 г. этот метод был применен и к горихвосткам. Из примеров, иллюстрирующих количественную сторону истребления вредных насекомых, приведу только два.

За 15 дней выкармливания пара больших синиц прилетала к гнезду с кормом 4135 раз (табл. 2). По среднему же расчету за 16 дней выкармливания птенцов в гнезде, при 250—300 кормежках в день (в среднем), мы получим около 5000 прилетов с кормом. Прибавляя сюда еще 10 суток выкармливания слётков, получим уже около 10 000 прилетов за весь цикл, не считая пропитания самих родителей. Это минимум, так как не одну же гусеницу или бабочку-совку приносит синица каждый раз, а больше.

У мухоловок и горихвосток, при большей интенсивности кормления, цифры получаются еще выше. Так, например, мухоловки-пеструшки только за 9 дней кормления проделали 3973 прилета, а горихвостки за 11 дней кормили 3873 раза.

Скворцы за 9 дней прилетали к гнезду 1357 раз. При среднем суточном числе прилетов (150 раз) за 17 дней выкармливания должно быть 2550 прилетов к гнезду. Прибавляя сюда еще и кормление слётков, получим несколько тысяч насекомых, и эта цифра, несомненно, также снижена, так как обычно скворец прилетает к гнезду с целым пучком гусениц, проволочных червей и других вредителей. По данным Кальмбаха, в пище английских скворцов более 25% вредных насекомых, а в Сев. Америке — до 35%. Все эти цифры говорят сами за себя.

7. Выводы

1. В работе изложены результаты изучения суточной активности семи видов птиц в гнездовый период. Изучение проведено при помощи специально сконструированных аппаратов (рис. 1).

2. Полученные данные иллюстрируют зависимость суточной активности птиц от длительности дня. Установлены видовые отличия в этом отношении (рис. 3).

3. В отношении интенсивности кормления в течение дня также обнаружены видовые различия. Максимальное число прилетов к гнезду за день дали мухоловки-пеструшки (*Muscicapa hypoleuca* Pall.) — до 561, минимальное — стрижи (*Arus arus* L.) — не более 34 (табл. 1).

4. Колебания интенсивности кормления в различные часы дня оказались у всех видов незначительными, и обычно принимаемый сильный подъем активности в утренние и вечерние часы не наблюдался.

5. В отдельных случаях была обнаружена зависимость суточной активности от метеорологических влияний, не одинаковая у разных видов, но понятная с точки зрения их биологии (например, влияние ветра на кормление у ласточек). Вообще же влияние погоды сказывалось незначительно.

6. На основании полученных цифровых данных можно сделать некоторые расчеты суточной подвижности птиц в гнездовый период. Такие расчеты для скворца (*Sturnus vulgaris* L.) дали около 100 км в день, для стрижа (*Arus arus* L.) — до 1000 км и выше. Эти данные показывают, что и в сезон оседлого существования активность и подвижность перелетных птиц не слабее (или лишь немного слабее), чем в пору сезонных перелетов. Следовательно, во время перелетов у большинства птиц не бывает особого напряжения сил.

7. На основании полученных данных по интенсивности выкармливания птенцов можно сделать также расчеты прикладного характера — о количественной стороне потребления насекомых-вредителей. Так, например, большие синицы (*Parus major* L.) за 15 дней выкармливания птенцов в гнезде приносили корм 4135 раз, и следовательно, за все время выкармливания выводка было уничтожено не менее 10 000 насекомых. Специальное изучение характера питания этих птиц на том же опытном участке (6) показало, что большинство этих насекомых являются вредными. Соответствующие расчеты для других видов дают также большие цифры.

ЛИТЕРАТУРА

1. Bussmann, Bird Banding, v. IV, № 1, 1933.— 2. Wagner, Zeitschrift f. vergleich. Physiologie, Bd. XII, 1930.— 3. Zimmer, Verhandl. d. Ornithol. Ges. in Bayern, Bd. XIV, H. 2, 1919.— 4. Kalmbach, Auk, v. XXXIX, 1922.— 5. Nicholson, How birds eive, London, 1927.— 6. Промитов и Лукина, Зоол. журн., XVII, в. 5, 1938.— 7. Schwan, Verhandl. d. Ornithol. Ges. in Bayern, Bd. XV, H. 1 und 2, 1921, 1922.

UNTERSUCHUNG DER TAGESAKTIVITÄT DER VÖGEL WÄHREND DER NESTPERIODE

Von A. N. Promptow

Laboratorium der allgemeinen Biologie des II Moskauer Medizinischen Instituts

Zusammenfassung

1. In der Arbeit sind die Ergebnisse der Untersuchung der Tagesaktivität von 7 Vogelarten während der Brutperiode dargelegt. Die Untersuchung wurde mit Hilfe von speziell konstruierten Apparaten (Abb. 1) ausgeführt, die auf einem Bande jedes Heranfliegen der Vögel zum Nest zwecks Fütterung der Jungen verzeichneten.
2. Die erhaltenen Angaben illustrieren die klar ausgesprochene Abhängigkeit der Tagesaktivität der Vögel von der Dauer des Tages. Es wurden Artunterschiede in dieser Hinsicht festgestellt (Abb. 3).
3. In Bezug auf die Intensität der Fütterung im Laufe des Tages wurden gleichfalls Artunterschiede gefunden. Die maximale Zahl der Anflüge zum Nest pro Tag gaben die Fliegenschnäppertrauer (*Muscicapa hypoleuca* Pall.)—bis 561, die minimale—die Mauersiegler (*Apus apus* L.)—nicht über 34 (s. Tab. 1).
4. Die Intensitätsschwankungen der Fütterung zu den verschiedenen Stunden des Tages erwiesen sich bei allen Arten verschieden und die starke Steigerung der Aktivität in den Morgen- und Abendstunden, die gewöhnlich in der Literatur hervorgeschoben wird, ist nicht beobachtet worden.
5. In einzelnen Fällen wurde eine ausgesprochene Abhängigkeit der Tagesintensität von den meteorologischen Bedingungen, die bei den verschiedenen Arten verschieden war und sich vom Standpunkt der Eigentümlichkeiten der Lebensweise erklären lässt, gefunden (z. B. der Einfluss des Windes auf die Fütterung bei den Schwalben).
6. Die Berechnung der Tagesbeweglichkeit der Vögel während der Nestperiode ergab für den Star (*Sturnus vulgaris* L.) ca. 100 km. pro Tag, für die Mauersiegler bis 1000 km. und mehr. Diese Angaben zeigen, dass auch in der Jahreszeit der Lebensweisestand die

Aktivität und Beweglichkeit der Zugvögel nicht geringer, oder doch nur wenig schwächer ist, als zur Zeit der jahreszeitlichen Flüge.

7. Auf Grund der Angaben über die Intensität der Fütterung der Nestlinge können auch Berechnungen über die quantitative Charakteristik der Vögel als Vertilger schädlicher Insekten aufgestellt werden. Die Kohlmeisen (*Parus major* L.) brachten in den 15 Tagen der Auffütterung der Nestlinge 4135 Mal Futter. In der ganzen Auffütterungszeit werden nicht weniger als 10000 Insekten vertilgt. Eine spezielle Untersuchung des Charakters der Nahrung dieser Vögel auf demselben Versuchsplatze (6) ergab, dass die Mehrzahl dieser Insekten Schädlinge sind.

МАТЕРИАЛЫ К БИОЛОГИИ МОРСКОЙ СВИНЬИ (*PHOSAENA PHOSAENA RELICTA* ABEL.) АЗОВСКОГО И ЧЕРНОГО МОРЕЙ

В. И. Ц а л к и н

Азово-Черноморский научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии

1. В в е д е н и е

Морская свинья (у местного населения «азовский дельфин», «пыхтун», «чушка») обитает в Азовском и Черном морях, придерживаясь в последнем зоны прибрежных мелководий.

В наибольших количествах эти дельфины встречаются в южных частях Азовского моря, Керченском проливе и прилегающем к нему предпроливном пространстве Черного моря. Довольно многочисленные еще в районе Аналы и Новороссийска далее на восток морские свиньи становятся более редкими.

В некотором количестве их можно видеть в течение круглого года вблизи устьев рек Бзыби, Кодора и Риона. В районе Батуми, судя по указаниям Бородина, Кравченко и Клейненберга, они весьма обыкновенны и добываются местными промышленниками ежегодно в количестве нескольких сот штук.

На запад, вдоль крымских берегов, эти дельфины констатированы Остроумовым и Зерновым вплоть до Севастополя, где они также служат объектом кустарного промысла. На западе граница распространения не прослежена в должной мере. В Каракинитском заливе морские свиньи встречаются весьма редко. Остроумов сообщает об их находении в устье Дуная (лиман Ялпук).

Сколько-нибудь точных сведений о распространении *Phosaena phosaena relicta* у берегов Румынии, Болгарии и Турции не имеется, хотя Деведжиан (Devedjian) и упоминает о них в своем описании рыболовства.

В отличие от дельфина-белобочки (*Delphinus delphis*) морские свиньи сосредоточены исключительно в прибрежной зоне и совершенно не встречаются в открытом море.

Будучи вторым по численности видом дельфина Азово-Черноморского бассейна (первое место в этом отношении безусловно принадлежит дельфину-белобочке) и имея довольно значительный удельный вес в промысле (ежегодно добывается около 10 тыс. штук), *Ph. ph. relicta* в то же время является наименее изученным видом.

В настоящей статье мы публикуем некоторые наблюдения над питанием и биологией размножения морской свиньи, заполняющие имеющиеся в этом отношении пробелы.

2. Питание

Если питание белобочки и афалина (*Tursiops tursio*) достаточно подробно освещено работами Клейненберга и Цалкина, то по питанию морской свиньи специальная литература располагает лишь немногочисленными и отрывочными данными.

Кювье (Cuvier), а позднее Гибель (Giebel), Георги (Georgi) и Фишер (Fischer), говоря о питании близкородственного нашим дельфинам атлантического подвида (*Phocaena phocaena phocaena*), указывают, что оно происходит за счет рыб. Симашко отводит главнейшее место сельди и макрели; Ван Бенеден (Van Beneden) отмечает также питание ракообразными и моллюсками; Эприхт (Eschricht) находил в желудке морские водоросли; Лидеккер (Lydekker), Дункан (Duncan) и Вуд (Wood) придают наибольшее значение сельди, макрели, сардинке, семге и шпроту.

Миллэ (Millais) присоединяет к ним форель, утря и треску. Фрейнд (Freund), помимо этих видов, приводит, подобно Холбеллу, ракообразных (Decapoda) и головоногих моллюсков (Cephalopoda).

Наконец, Бпруля для питания морских свиней в Баренцовом море, кроме сельди, указывает мойву, песчанку и в Белом море навагу.

Значительно скуднее литературные данные о питании *Ph. ph. relicta*. Вслед за Данилевским, впервые указавшим на питание дельфинов хамсой (*Enggaulis encrasicholus*), все остальные авторы только подтверждают ранее высказанную точку зрения, ничем ее существенно не дополняя. Бородин, Силантьев, Динник, Лузанов, Мальм, Кравченко, Клейненберг считают хамсу основным объектом питания наших морских свиней. Основываясь на литературных материалах и собственных наблюдениях, проводившихся в районе Батуми, Клейненберг сообщает, что питание этих дельфинов происходит за счет пелагической фауны.

Приведенными сведениями исчерпываются современные знания о питании морских свиней Азовского и Черного морей. Поэтому в предпринятом Азово-Черноморском институте морского рыбного хозяйства и океанографии исследовании биологии морской свиньи одним из важнейших разделов явилось исследование питания.

Сбор материалов производился на специальных наблюдательных пунктах в Еникале, Казантипе, Темрюке, Новороссийске, Феодосии и Ялте. Исследованьем охватывались почти поголовно все дельфины этого вида, поступавшие на указанные пункты.

Всего в общей сложности было исследовано около 4000 особей разного пола и возраста. Содержимое желудка каждой отдельной особи собиралось полностью и после промывки через густое металлическое сито этикетировалось с указанием места лова, даты, пола и длины тела.

Состояние пищи, находимой в желудках морских свиней, крайне разнообразно, в зависимости от степени переваренности. Если в одних случаях приходится иметь дело с хорошо сохранившимися объектами питания, то в других остатки пищи представлены только скелетными элементами рыб (кости черепа, отолиды, позвонки), раковинами моллюсков и хитиновыми частями ракообразных, часто сильно деформированными. Видовое определение подобного материала представляет иногда значительные трудности, но тем не менее почти всегда возможно. Определение рыб производилось нами по методу, ранее успешно примененному Клейненбергом и Цалкиным при изучении питания белобочки (по отолидам и черепным костям).

Моллюски и ракообразные были определены научными работниками Азово-Черноморского института В. П. Воробьевым и М. А. Долгопольской, которым выражаю свою благодарность.

Для характеристики значения рыб в питании белобочки Клейненберг пользовался только счетным методом, определяя таким образом лишь количество особей, съеденных дельфинами. Подобный метод имеет, однако, существенный недостаток в том отношении, что рыбы различных видов более или менее значительно отличаются друг от друга размерами, весом, а следовательно, и количеством находящегося в них органического вещества. Поэтому преобладание особей одного вида в пище дельфинов еще не всегда позволяет утверждать, что значение их в качестве объектов питания более велико, чем других, встречающихся в меньшем количестве.

Основным критерием для суждения о жизненном значении того или иного вида пищи должно быть количество органического вещества, в ней заключающегося. В известной мере выражением этого количества является вес объекта питания. Составление весовых выражений различных объектов, находящихся в желудках, дает с нашей точки зрения более точные данные для определения значения их в питании.

Непосредственное взвешивание пищи, находящейся в желудках морских свинок, не может дать необходимых результатов в силу различной степени переваренности. Поэтому мы были вынуждены прибегнуть к несколько иному методу определения веса пищи. Нами были использованы многолетние данные Азово-Черноморского института по средним весам различных промысловых рыб, полученные в результате массовых взвешиваний. Устанавливая путем подсчета по отолитам и черепным костям количество особей определенного вида и умножая его на свойственный данному виду средний вес одной особи, мы получаем искомое весовое выражение. В дальнейшем, при описании питания морских свинок, параллельно с указанием количества рыб различных видов, обнаруженных в исследованных желудках, мы приводим и соответствующие весовые данные.

Изучение имевшегося в нашем распоряжении обширного материала показывает, что питание *Ph. ph. relicta* происходит главным образом за счет следующих видов рыб:

Бычок-песочник — <i>Gobius melanostomus</i> Pallas.	Хамса	— <i>Engraulis encrasi-cholus</i> L.
Бычок-ротан — <i>G. rotan</i> Nordm.	Атерина	— <i>Atherina pontica</i> Eichwald
Бычок-рыжик — <i>G. cephalarges</i> Pallas.	Судак	— <i>Lucioperca lucioperca</i> L.
Бычок-ширман — <i>G. syrman</i> Nordm.	Лещ	— <i>Abramis brama</i> L.
Бычок-кнут — <i>Mesogobius batrachosephalus</i> Pallas.	Кефаль	— <i>Mugil auratus</i> Risso
Глосса — <i>Pleuronectes flesus luscus</i> Pallas.	Пикша	— <i>Gadus euxinus</i> Nordm.
Морской язык — <i>Solea nasuta</i> Pallas.	Сельдь	— <i>Caspaliosa</i> sp.?

Ракообразные представлены в желудках морских свинок четырьмя видами:

Balanus improvisus Darwin
Brachinotus lucassi (M.-Edw.)
Idothea baltica (Pallas.)
Leander sp.?

Значительно чаще и в большем количестве видов встречаются моллюски:

Cardium edule L.
Mytilus galloprovincialis Lamark
Mytilaster lineatus (Gmelin.)
Neritina litorata Eichw.
Corbulomya maeotica Millaschewitsch
Cerithium reticulata (Da Costa)
Tapes sp.?

Наконец, были констатированы также и водоросли (*Ulva lactuca* Woronichin).

Необходимо отметить, что перечисленные выше виды моллюсков, так же как и *Brachinotus lucassi*, являются объектами питания многих донных рыб. В частности, ими питаются указанные в нашем списке виды рода *Gobius*, вместе с остатками которых они и встречаются в желудках морских свинок. Повидимому, их присутствие в пище *Ph. ph. relicta* находится в основном в зависимости именно от этого обстоятельства.

Однако обнаружение такой формы, как *Balanus improvisus*, наряду с более или менее значительной встречаемостью мелких камней,

песка и т. д. дает возможность предположить, что донные беспозвоночные могут захватываться и непосредственно с грунта. Здесь характерен, например, тот факт, что *Valanus improvisus* встречается обычно вместе с остатками бычка-ротана и бычка-рыжика, придерживающихся каменистого грунта, являющегося для морских желудей субстратом, к которому они прикрепляются. Естественно, что, питаясь донными рыбами, дельфины могут случайно захватывать и частицы грунта и располагающиеся на нем другие организмы.

К разряду случайных объектов можно отнести *Idothea baltica* и *Leander* sp.?, найденных всего в двух желудках (0,05% всех исследованных).

Водоросли *Ulva lactuca* были обнаружены у трех экземпляров (0,07% всех исследованных) и каждый раз в относительно большом количестве. Но, как показывают цифры, число питающихся ими особей столь мало, что вряд ли можно говорить о них как о скольконибудь значительном кормовом объекте.

Таким образом, не только основной, но и почти единственной пищей морских свиней в Азовском и Черном морях служат различные виды рыб.

Таблица 1. Количественные и весовые отношения различных видов рыб в питании *Ph. ph. relicta*

Наименование видов	В % от общего количества обнаруженных в желудках объектов	В % от общего веса обнаруженных в желудках объектов
Бычок-песочник	14,5	31,2
Бычок-ротан	15,0	32,4
Бычок-рыжик	0,2	0,2
Бычок-ширман	1,0	2,3
Бычок-кнут	0,2	0,6
Глосса	0,1	0,6
Морской язык	0,1	0,6
Хамса	18,5	11,0
Атеринка	49,5	14,5
Судак	0,5	5,5
Лещ	0,1	0,3
Кефаль	0,1	0,3
Пикша	0,1	0,2
Сельдь	0,1	0,3

Обращаясь теперь к значению отдельных видов рыб в питании наших *Phocaena*, мы приводим в табл. 1 их численную и весовую характеристику, выраженную в процентах от общего количества и от общего веса всех обнаруженных в желудках рыб.

Как видно из приведенных в табл. 1 цифр, в наибольших количествах в желудках встречаются атеринка и хамса, составляющие 68% всех обнаруженных рыб. Следующее за ними место занимают бычок-песочник и бычок-ротан.

Разделяя указанных в таблице рыб на бентосных и пелагических (к первым относятся четыре вида рода *Gobius*, бычок-кнут, глосса, морской язык и лещ, ко вторым — все остальные) и суммируя приведенные для каждой из них проценты от общего количества объектов, мы получаем следующие данные: пелагические рыбы — 68,8%, бентосные — 31,2%.

Таким образом, по количеству особей, встреченных в желудках морских свиной, пелагические рыбы резко преобладают над донными.

Совершенно иную картину дают весовые соотношения кормовых объектов. Первое место принадлежит бычкам — песочнику и ротану (31,2 и 32,4%), в то время как хамса и атеринка отступают на второй план (11 и 14,5%).

Снова разделяя рыб на донных и пелагических, получаем следующие цифры: пелагические рыбы — 32,1%, бентосные — 67,9%.

По весу, следовательно, наблюдаем здесь столь же резкое преобладание донных рыб, сколь сильно преобладали по количеству экземпляров пелагические. Выше мы уже отмечали, что роль того или иного вида рыб в питании дельфинов должна определяться не количеством особей, но весовым выражением их, служащим в известной мере показателем физиологического значения. С этой точки зрения основная роль в питании морской свиной безусловно принадлежит донным рыбам.

Подтверждение того же факта находим в изучении сезонных изменений, происходящих в составе объектов питания. Весьма показательным в этом отношении является видовой состав пищи наших дельфинов в различные времена года в Керченском проливе и в прилегающих частях Азовского и Черного морей (табл. 2).

Таблица 2. Сезонные изменения в видовом составе объектов питания *Ph. ph. relicta*

Время года	Наименование видов	В % от общего количества объектов	В % от общего веса объектов	Количество желудков, содержащих пелагич. рыб (в %)	Количество желудков, содержащих донных рыб (в %)
Зима	<i>Gobius melanostomus</i>	100	100	—	100
	<i>G. rotan</i>				
	<i>G. syrman</i>				
Весна	<i>Gobius melanostomus</i>	35,8	71,3	—	82,2
	<i>G. rotan</i>				
	<i>G. syrman</i>				
	<i>Engraulis encrasicolus</i>				
Лето	<i>Atherina pontica</i>	64,2	28,7	51,0	—
	<i>Lucioperca lucioperca</i>				
	<i>Gobius melanostomus</i>				
	<i>G. rotan</i>				
Осень	<i>G. syrman</i>	100	100	—	100
	<i>G. melanostomus</i>				
	<i>G. rotan</i>				
	<i>G. syrman</i>				
Осень	<i>Engraulis encrasicolus</i>	30	70	—	67
	<i>Atherina pontica</i>	70	30	57	—

Из 14 констатированных нами в желудках морской свиной видов рыб некоторые встречаются довольно редко. Сюда относятся, например, бычок-рыжик, бычок-кнут, глосса, морской язык, лещ, кефаль, пикша и сельдь.

Количество особей каждого из таких видов в отдельности не превышает 0,2%, а вес — 0,6%. Значение их для морских свиной столь невелико, что мы можем при дальнейшем рассмотрении оставить их в стороне, ограничившись лишь часто встречающимися видами.

В течение всего лета пищей морских свиной являются различные виды бычков, преимущественно бычок-песочник и бычок-ротан.

Количество желудков, содержащих бентосную фауну, равно в этом случае 100% желудков, содержащих пищу.

Осенью, когда в проливе происходит массовый ход хамсы и атеринки, движущихся к местам зимовок из Азовского моря в Черное, в желудках дельфинов начинают встречаться в значительных количествах оба эти вида. По количеству обнаруживаемых в желудках экземпляров бычки отстают на второй план, составляя всего 30%, и уступают место пелагическим рыбам — хамсе и атеринке (70%).

Весовые отношения, однако, попрежнему показывают доминирование донной фауны (70%). Равным образом донные рыбы констатируются в большем количестве желудков, чем пелагические.

Зимой, когда осенний ход этих двух пелагических рыб через Керченский пролив заканчивается, питание морских свиней становится снова таким же, каким оно было в летние месяцы, т. е. в пищу идут преимущественно бычки.

Весной анализ состава пищи вновь показывает сначала атеринку, а следом за ней и хамсу, проходящих обратно через Керченский пролив из Черного моря в Азовское, к местам нереста. Количество их в желудках морских свиней уже значительно меньше, чем осенью.

Пелагические рыбы составляют 64,2% по количеству, 28,7% по весу и встречаются в 51% желудков, содержащих пищу. Бентосные виды составляют 35,8% по количеству, 71,8% по весу и встречаются в 82,2% желудков, содержащих пищу. Следовательно, свое доминирующее значение бентосные рыбы сохраняют и в весеннем питании.

Таким образом, в Керченском проливе и близлежащих частях Азовского и Черного морей в течение круглого года основная роль в питании морских свиней принадлежит донным рыбам (главным образом бычку-песочнику и бычку-ротану, являющимися наиболее многочисленными представителями этого рода). Хамса и атеринка в разреженном состоянии держатся в Керченском проливе и южных частях Азовского моря также и в летнее время, но в питании дельфинов, как это нами ранее указывалось, не фигурируют. Мы полагаем, что появление хамсы и атеринки в питании морских свиней осенью объясняется образованием ими в период миграций из Азовского моря в Черное мощных скоплений, которые являются для дельфинов весьма обильным и легко доступным кормом. Характерно, что весной, когда ход хамсы через Керченский пролив происходит в более разреженном состоянии, количество ее в желудках чушки меньше, чем осенью, когда она более сконцентрирована. Следовательно, мелкие пелагические рыбы используются такими бентосоядными дельфинами, как морские свињи, только тогда, когда их очень легко добывать.

То же явление наблюдается и у другого черноморского вида дельфинов, имеющего данный характер питания, — у афалина.

Выше мы уже отмечали, что в южных частях Азовского моря и в Керченском проливе морские свињи в том или ином количестве продолжают оставаться в течение всей зимы. Предел их пребывания здесь кладет образование сплошного ледяного покрова, под которым жизнь воздуходышащих форм невозможна.

Тем не менее даже в те годы, когда пролив не замерзает, значительная часть морских свиней покидает его пределы, следуя за азовской хамсой, движущейся к местам своих зимовок, находящимся в прибрежных водах Крыма и Северного Кавказа.

Наблюдение целого ряда авторов над питанием морских свиней в этот период показывает, что хамса для них является единственным видом пищи. Следовательно, бентосный характер питания здесь теряется, уступая место питанию пелагическому. Причина этого явления кроется не только в изобилии корма, каковым служит хамса, но, по-

видимому, и в крайней пространственной ограниченности мелководной зоны вдоль берегов Крыма и Кавказа. Исключением является предпроливное пространство с обильной донной фауной и довольно значительными глубинами, допускающими использование дельфинами донной пищи. Наши наблюдения показывают, что в этой зоне, как и в Керченском проливе, морские свиньи даже при обилии хамсы продолжают питаться также и донными рыбами.

Таким образом, переход морских свиней к чисто пелагическому питанию является в значительной мере вынужденным в силу недостаточности или недоступности донной фауны.

Заметим, что нет оснований ограничивать зимнее питание морских свиней только азовской хамсой. Вблизи берегов Батуми и Севастополя морские свиньи питаются преимущественно черноморской хамсой, массовые подходы которой в эти районы наблюдаются в зимние месяцы.

Все сказанное выше достаточно убедительно объясняет причину локализации *Ph. ph. relicta* в Черном море исключительно в пределах прибрежной зоны, где сосредоточены их объекты питания как донные, так и пелагические.

В заключение мы хотели высказать некоторые соображения о питании близко родственного морским свиньям Азовского и Черного морей атлантического подвида (*Ph. ph. phocaena*). Как уже указывалось в начале настоящей статьи, все основные литературные источники отмечают пелагический характер питания этого подвида. Только Холбелл, Кювье и Фрейд отмечают присутствие в желудках морских свиней моллюсков, т. е. организмов донных, и тем самым допускают возможность существования не только пелагического, но и бентосного питания. В то же время такие авторы, как Гибель, Симашко, Миллэ и Фрейд, утверждают, что морские свиньи Атлантического океана являются формой прибрежной, в открытом море не встречающейся.

Фишер, Кювье, Грей, Ван Бенеден сообщают, что морские свиньи часто встречаются вблизи устьев рек (Эльба, Маас, Шельда, Темза, Сена, Гаронна, Шаранта) и даже поднимаются вверх по ним, следуя за рыбой на более или менее значительные расстояния. Таким образом, характер распределения *Ph. ph. phocaena* в Атлантическом океане имеет определенное сходство с распределением *Ph. ph. relicta* в Черном море (обитание в прибрежной зоне, вблизи устьев рек). То обстоятельство, что из Черного моря эти дельфины не проникают в реки, может находиться в связи с малой величиной последних, отсутствием приливов, нагоняющих морскую воду в реки, быстротой течения и, что не менее существенно, значительной мутностью воды.

Столь специфически сходное распространение атлантического подвида можно объяснить с нашей точки зрения только существованием у него бентосного питания.

В Атлантическом океане, так же как и в Черном море, бентосное питание, повидимому, уступает место пелагическому при подходах сплоченных масс пелагических рыб.

При питании бентосными видами морские свиньи всегда держатся в разреженном состоянии. Только при питании пелагическими рыбами (хамса, атеринка), образующими в отдельные периоды колоссальные по размерам скопления, морские свиньи появляются большими косяками.

Подобная же зависимость величины косяков от численности и сплоченности кормового объекта была констатирована нами для дельфина-белобочки. Вероятно, и в Атлантике крупные косяки морских свиней образуются при подходе масс пелагических рыб. В подобном состоянии дельфины более заметны и исследователю и местному населению, которому они причиняют огромный вред, разрывая сети, выставленные рыбаками для ловли рыбы, и поедая последнюю.

В такие моменты анализ желудков обнаруживает остатки большого количества пелагической рыбы, бентосное же питание отодвигается на задний план или вовсе исчезает.

Только за отсутствием систематических исследований (работ, специально посвященных изучению питания *Ph. ph. phosasa*, мы не знаем) могло возникнуть столь распространенное в литературе представление о чисто пелагическом питании морских свиней, так же как в свое время возникло представление о питании *Ph. ph. relicta* исключительно хамсой.

3. Р а з м н о ж е н и е

Суммируя литературные данные и основываясь главным образом на изучении размеров эмбрионов в различные месяцы года, Григ (1889) приходит к заключению, что спаривание морских свиней (*Ph. ph. phosasa*) в северной Атлантике происходит во второй половине лета и осенью, продолжаясь почти 5 месяцев (с конца июня — начала июля до октября), причем большая часть половозрелых самок спаривается, повидимому, в августе. Беременность продолжается 9—10 месяцев. Соответственно периоду спаривания щенка растягивается с марта по июнь. Рождающиеся особи имеют длину тела 70—86 см.

О времени спаривания морских свиней в Азовском и Черном морях позволяют судить приведенные в табл. 3 размеры эмбрионов в различные месяцы года.

Таблица 3. Длина тела эмбрионов *Ph. ph. relicta* (в см)

Месяцы	n	min	max	med
Июль	Наблюдений	нет		
Август	2	1	5	3
Сентябрь	8	1	13	6
Октябрь	67	5	20	12
Ноябрь	33	8	24	19
Декабрь	4	12	30	25
Январь	6	19	38	32
Февраль	Наблюдений	нет		
Март	263	21	61	46
Апрель	28	37	82	58
Май	35	62	84	73
Июнь	7	78	85	82

Как видно из табл. 3, наименьший размер эмбрионы имеют в осенние месяцы (август, сентябрь), наибольший — в весенние (май, июнь).

В августе некоторые эмбрионы уже достигают размеров в 5 см. Поэтому начало спаривания должно быть отнесено к более раннему сроку, повидимому, к июлю. В то же время в августе и сентябре мы еще встречаем эмбрионов с длиной тела всего в 1 см. В октябре мы не находим эмбрионов с длиной тела менее 5 см, что свидетельствует об окончании спаривания. Таким образом, период спаривания довольно продолжителен, начинаясь в июле и заканчиваясь к октябрю, и совпадает по времени с периодом спаривания у морских свиней Атлантики.

Месяцами разгара щенки для морских свиней Азовского и Черного морей нужно считать август и сентябрь.

Констатированная нами максимальная длина тела у эмбрионов составляет 85 см. Минимальная длина уже родившихся особей — 82 см.

Повидимому, морские свиньи рождаются, имея общую длину тела 82—85 см. С этой точки зрения данные Грига, сообщающего, что рождающиеся морские свиньи имеют длину от 70 до 86 см, представляются нам недостаточно точными. Определяя наименьшую величину рождающихся дельфинов исследуемого нами вида в 70 см, Григ основывается исключительно на сообщении Мальма, описывающего двух молодых животных, пойманных в июне 1869 и 1870 гг. в Геттеборских шхерах, имевших длину тела 718 и 700 мм.

Эмбрионов, имеющих длину тела не менее 82 см, мы начинаем встречать во второй половине апреля, однако процент подобных эмбрионов по отношению к общему количеству исследованных крайне незначителен (3,5%).

Одновременно начинают встречаться самки с функционирующими молочными железами. Состояние половой системы таких самок свидетельствует о недавней щенке.

Таким образом, начало щенки у морских свинок должно быть отнесено к апрелю.

В мае количество эмбрионов, достигших размеров 82 см и более, несколько возрастает (11,5% всех исследованных), но основная масса их еще имеет длину тела менее 80 см. Наконец, в июне большинство эмбрионов (85% всех исследованных) имеют размеры 82 см и более.

Количество беременных самок в этом месяце резко уменьшается и одновременно сильно возрастает количество лактирующих самок, имеющих признаки недавней щенки.

Поскольку в июне мы наблюдаем эмбрионов, имеющих длину тела в 78 см, т. е. еще не достигших полного развития, но уже близких к нему, временем окончания щенки можно считать начало июля. Период щенки, следовательно, подобно периоду спаривания, растянут почти на 3 месяца, с середины апреля до начала июля. Основная масса самок щенится, повидимому, в июне.

Продолжительность беременности определяется у морских свинок Азовского и Черного морей приблизительно в 9—10 месяцев. Таким образом, никаких существенных различий в сроках размножения между морскими свиньями, населяющими северные воды Атлантики и Азово-Черноморский бассейн, мы не наблюдаем.

Молодые морские свиньи, несмотря на свои довольно крупные размеры (обычно более половины длины тела матери), беспомощны и почти не способны к самостоятельным движениям. Благодаря тому, что удельный вес их тела несколько менее удельного веса воды, они имеют возможность оставаться на поверхности ее даже в неподвижном состоянии. Однако способность активно передвигаться в воде приобретает юными особями довольно скоро. Так, нам приходилось наблюдать очень молодые экземпляры с не вполне подсохшей пупвиной, тем не менее они свободно плавали вместе с взрослыми животными.

Как это было указано выше, спаривание морских свинок заканчивается к октябрю. Поэтому, определяя количество беременных самок в общей массе половозрелых в осенние месяцы, мы можем получить достаточно точное представление о частоте щенки.

В табл. 4 приводится в процентах количество беременных самок, обнаруженных в разных категориях, выделенных по принципу общей величины.

Необходимо указать, что в группах, в которые входят особи с длиной тела между 130—145 см, некоторое количество самок еще не половозрелы, о чем свидетельствует инфантильный характер их половой системы. Кроме того, определение беременности на ранних стадиях, в условиях экспедиционной работы, представляется весьма затрудни-

тельными и некоторое количество подобных особей ошибочно относится к числу яловых. Таким образом, приведенные нами цифры должны быть несколько увеличены за счет неучтенных самок в ранних стадиях беременности.

Таблица 4. Процент беременных самок в разных размерных категориях у *Ph. ph. relicta*

	Размерные категории																	
	95	100	105	110	115	120	125	130	135	140	145	150	155	160	165	170	175	180
Процент беременных	—	—	—	—	—	—	—	—	8	23	30	59	81	83	79	88	83	100

Из табл. 4 видно, что в группе самок с длиной тела от 145 до 150 см беременные составляют 59% всех исследованных животных. Начиная от 150 см и выше, беременные самки уже составляют 79—100% исследованных.

Это служит достаточным основанием для вывода, что основная масса половозрелых самок морской свиньи щенится ежегодно. Подтверждение этого факта можно видеть также в обнаружении в октябре-ноябре довольно значительного количества самок, имеющих, наряду с беременностью, активно функционирующие молочные железы. Повидимому, самки спариваются через 2—3 месяца после щенки, не прекращая, во всяком случае в первые месяцы беременности, выкармливания молодых особей.

4. Выводы

1. *Phocaena phocaena relicta* является типичным ихтиофагом.
2. Основной пищей дельфинов этого вида служат донные рыбы, главным образом бычок-песочник и бычок-ротан. Из пелагических рыб наибольшее значение принадлежит хамсе и атеринке.
3. Сезонные изменения, происходящие в составе объектов питания *Ph. ph. relicta*, обусловлены качественными и количественными изменениями в ихтиофауне района обитания дельфинов.
4. В фауне дельфинов Азовского и Черного морей нет видов, имеющих исключительно бентосное питание.
5. Дельфины, питающиеся преимущественно донными организмами (например, *Ph. ph. relicta* и афалин), используют мелких пелагических рыб только в тот период, когда последние образуют в прибрежной зоне мощные скопления. Наоборот, дельфин-белобочка, имеющий чисто пелагическое питание, питается мелкими пелагическими рыбами и в разреженном состоянии их как в прибрежной зоне, так и в открытом море.
6. В Черном море, имеющем весьма узкую полосу прибрежных мелководий, кормовые поля для бентосоядных дельфинов весьма ограничены. Более благоприятны условия для дельфинов, питающихся пелагическими организмами. Это обстоятельство находит отражение в огромном численном преобладании дельфина-белобочки над *Ph. ph. relicta* и афалином.
7. Образование бентосоядными дельфинами крупных косяков происходит только при питании пелагическими рыбами, являющимися в отдельные периоды весьма обильным кормом.
8. Как донные, так и пелагические рыбы, служащие объектом питания *Ph. ph. relicta*, свойственны прибрежной зоне, что и обуславливает приуроченность к ней этих дельфинов.
9. Период спаривания падает на июль — октябрь.

10. Рождение молодых происходит с апреля до начала июля. Длина тела рождающихся особей 82—85 см.

11. Основная масса половозрелых самок щенится ежегодно.

12. Никаких существенных различий в сроках размножения между морскими свиньями Северной Атлантики и Азовского и Черного морей не наблюдается.

ЛИТЕРАТУРА

1. Anderson, Nachrichten von Island, Groenland etc., 1741.—2. Александров А. И., Тр. Керч. научн. рыб. хоз. станции, I, в. 2—3, 1927.—3. Арнольд П., Вестник рыбопр., XI, 1896.—4. Beddard F. E., A Book of Wales, 1900.—5. Van Beneden, Bull. Acad. Roy. Sci. Belge, 1885.—6. Он же, Histoire naturelle des Cetaces des mers d'Europe, 1889.—7. Birula A. A., Zool. Anzeiger, Bd. 107, 1934.—8. Бируля А. А., За рыбную индустрию Севера, № 8, 1933.—9. Бородин Н., Современное положение рыболовства по Черноморскому побережью Кавказа. Море и его жизнь. 1902.—10. Winge H., Cronlands Pattedyr, 1902.—11. Wood J. G., The illustrated Natural History.—12. Гааке В., Животный мир, III, СПб., 1902.—13. Giebel, Säugetiere, 1874—1900.—14. Georgi J. G., Geographisch-physikalische und Naturhistorische Beschreibung des Russ. Reiches, III, 1800.—15. Gray J. E., Proc. Zool. Soc., 1865.—16. Данилевский П. Я. Исследования о состоянии рыболовства в России, VIII, СПб., 1902.—17. Динник Н. Я., Звери Кавказа, ч. I. Книгообразные и копытные, Тифлис, 1910.—18. Devedjian, La peche et pecheries en Turquie, 1926.—19. Duncan P. M., Cassel's Natural History, 1884.—21. Eschricht, Zool.-anat.-physiol. Untersuchung über die nordischen Walthiere, 1849.—22. Зёрнов С. А., Зал. Акад. Наук, XXXII, СПб., 1913.—23. Клейненберг С. Е., Питание и динамика упитанности Черного моря (рукопись), ВНИРО, 1935.—24. Он же, Бюлл. Моск. о-ва исп. прир., Отд. биологии, т. 5, 1936.—25. Книнович Н. М., Определитель рыб Черного и Азовского морей, 1923.—26. Кокеп Е., Zeit. Deut. Geol. Ges., 1891.—27. Он же, Neue Untersuchungen tertiären Fischotolithen.—28. Кравченко А. С., Дельфиновый промысел на Черном море, КОИЗ, 1932.—29. Cuvier F., De l'histoire naturelle des Cetaces 1836.—30. Кулагин Н. М., Водные промысловые млекопитающие СССР, 1929.—31. La Serede, Histoire naturelle des Cetaces, 1804.—32. Lesson, Histoire naturelle des Mammiferes, 1828.—33. Lydekker R., The Royal Natural History, 1894—95.—34. Millais G., The Animals of Great Britanian and Ireland, III, 1906.—35. Милашевич К., Моллюски русских морей I. Фауна России и сопредельных стран, Изд. Акад. Наук, 1916.—36. Малъм Е. Н., Дельфины Черного моря, Изд. Акад. Наук, 1932.—37. Он же, Природа, № 2, 1933.—38. Остроумов А., Вестник естествоведения, 1892.—39. Пузанов П. И., Материалы по промысловой ихтиологии Крыма, 1923.—40. Rathke F., Zur Fauna der Krym, 1837.—41. Силантьев А. А., Дельфиновый промысел у берегов Кавказа. Черноморское побережье Кавказа в сельскохозяйственном промысловом отношении, в. I, Изд. Деп. Земледелия, СПб., 1903.—42. Симашко, Фауна России, ч. II, Млекопитающие, СПб., 1851.—43. Scott Th., Observations on the otoliths of some teleostean Fishes, 1906.—44. Fischer, Cetaces du sud-ouest de la France. Act. Soc. Linn., 1881.—45. Freund L., Cetacea, Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, 1932.—46. Цалкин В. И., ДАН СССР, XVI, № 2, 1937.—47. Он же, Тр. Азово-Черноморск. ин-та рыбного хоз-ва, 1938.—48. Он же, Зоол. журн., XVII, в. 4, 1938.

SOME MATERIALS TO THE BIOLOGY OF THE PORPOISE OF THE AZOV AND BLACK SEAS

By V. I. Zalkin

Summary

The present paper communicates some data on the nutrition and reproduction of porpoises of the Azov and Black Seas (*Phocaena phocaena relicta* Abel), obtained as a result of investigations made on nearly 4000 individuals of that species.

The porpoises considered are typical ichthyophagi. Their principal food consists of bottom fishes, for the most part of *Gobius melanostomus* Pall. and *Gobius rotan* Nordm. Of pelagic fishes the most important are *Engraulis encrasicolus* L. and *Atherina pontica* Eichw.

The porpoises like *Tursiops tursio* Fabr. feeding also on benthos keep to the littoral zone without occurring at any considerable distance from the shores. They eat small pelagic fishes only during that period, when the latter form mighty accumulations in the littoral zone. On the contrary the common Black-Sea dolphin (*Delphinus delphis ponticus* Barabash) having a purely pelagic nutrition, feeds on small pelagic fishes even in their rarified condition both in the littoral zone and in the open sea.

In the Black Sea with its very narrow zone of littoral shallow waters the feeding grounds of benthosovorous porpoises are very restricted. But those of them which feed on pelagic organisms prove to be in more favourable conditions. This circumstance finds its reflection in the enormous numerical predominance of *D. d. ponticus* over *Ph. ph. relicta*.

The greater part of the year the porpoises keep in small herds composed of several head. Large herds, sometimes of several hundreds of head are met with in autumn and winter, when those dolphins follow the shoals of *Engraulis encrasicolus* representing a very abundant food.

The mating period in porpoises lasts from July to October. The birth of the young takes place from April to mid-June. The body length of new-born individuals is 82—85 cm. The main bulk of sexually mature females breed every year.

К МЕТОДИКЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПЛАНКТОНА В МОРЕ¹.
НЕКОТОРЫЕ НОВЫЕ ПРИБОРЫ ДЛЯ СБОРА ПЛАНКТОНА

В. Г. Богоров

Всесоюзный институт морского рыбного хозяйства и океанографии

Несовершенства планктической методики столь велики, что все время побуждают исследователей усовершенствовать и создавать новые приборы.

В настоящей статье дается описание ряда новых приборов, сконструированных мной для работы в море.

1. Планктонособиратель (планктический «батометр»)

В современной планктонологии количественные исследования занимают главнейшее место. Несмотря на совершенно очевидные недостатки сети для количественных исследований по сравнению с прибором, улавливающим организмы в точном объеме воды, сеть является и поныне основным орудием для зоопланктона. Происходит это потому, что существующие количественные приборы либо облавливают малый объем воды, либо плохо работают, либо очень сложны конструктивно, либо настолько тяжелы, что затрудняется всякая работа с ними.

Для зоопланктона не нужны приборы, поднимающие на борт корабля весь объем воды, зачерпнутый на определенной глубине. Здесь в планктонологию переносится чужой принцип, и то, что хорошо для гидрологии, неприемлемо для планктона. Поэтому попытки Хиорта и Руда (J. Hiort и J. Ruud) с их гигантским гидрологическим батометром не привели ни к чему. Иметь дело с приборами, в которых находится от 80 до 160 и более литров воды, кроме веса самого прибора, является почти непосильным трудом, к тому же совершенно не оправданным методически. Этот принцип можно сохранить только для приборов малого объема, до 10 л.

Кроме чрезмерной тяжести и громоздкости таких типов приборов, часто на судне (особенно во время качки) невозможно и расположить с большим количеством фильтровальных приборов, куда бы сцеживалось 50—100 и более литров зачерпнутой воды.

Желая создать прибор, гарантирующий точный облов воды в определенной точке моря, могущий зачерпнуть объем воды в 50—100 л, т. е. объем, достаточный для мезопланктона, вместе с тем чтобы прибор сам по себе был легким, легко процеживал воду, был прост в обращении, разбирался бы при перевозке и вообще был бы портативным как по своей конструкции, так и в работе, мной сконструирован планктонособиратель, у которого круглая сеть, идя вверх от дна к крышке, вырезает определенный объем воды. Мы думаем, что в мор-

¹ Настоящая статья является продолжением статьи, опубликованной нами ранее в Зоол. журн. (т. XVII, в. 2, 1938), посвященной методике исследования планктона.

ских условиях особо вредного влияния днище при опускании прибора не будет иметь. Ведь, опустив прибор на нужную глубину, приходится ждать некоторое время, пока посыльный грузик закроет прибор. В верхних слоях можно нарочно выждать несколько минут. За это время, в результате дрейфа судна, происходит некоторое горизонтальное перемещение прибора, и следовательно, в момент закрытия прибор будет находиться на новом месте, куда он прошел боком. Во время этого перемещения сопротивление воде будут оказывать не днища прибора, а тонкие стойки, и следовательно, он не будет сильно «распугивать» планктон.

Предлагаемый прибор имеет два варианта. Первый — индивидуальный прибор для лова в одной точке, второй — серийный для одновременного лова во многих точках.

Технические особенности первого типа следующие:

Индивидуальный планктонособираатель Тип А (рис. 1)

Техническое описание. Верхняя часть прибора состоит из большой, немного выгнутой крышки 1 с ушком 2 и двух блочков 3. Нижняя часть состоит из конусообразного днища 4, равного диаметром обручу 12 и немного меньше крышки. Воронкообразная часть днища 5 заканчивается стаканом или крапом любой конструкции. По бокам днища имеются две планки 6 с отверстиями 7.

Верхняя и нижняя части прибора соединены шестью стержнями 8. Стержни ввинчиваются в крышку и днище с внутренней стороны 9 или свинчиваются барашками (гайками) снаружи крышки и днища.

Кроме того, имеется сетяной цилиндр 10, изготовляемый из мельничного сита. Размер сетяного цилиндра 10 в натянутом состоянии равен в высоту расстоянию между днищем и крышкой, а в ширину диаметру днища и обруча 12. Сетяной цилиндр прикрепляется снизу зажимным кольцом 11 к наружному краю днища. Сверху сеть нашивается на металлический обруч 12, свободно ходящий снаружи (в обхват) стержней 8. Обруч имеет две дужки 13. За дужки обруча закрепляется тонкий и мягкий трос 14, идущий от дужек обруча вверх к блочкам 3 и оттуда вниз в отверстия 7 планок и через них далее к грузу 15. Груз укрепляется на поперечной планке 16, равной диаметру прибора. Размер троса равен двойной высоте прибора плюс расстояние до поперечной планки. От поперечной планки 16 вверх идут один или два дополнительных тросика 17 длиной, равной расстоянию от планки до замка 18, на этом тросе висит груз 15, когда прибор открыт.

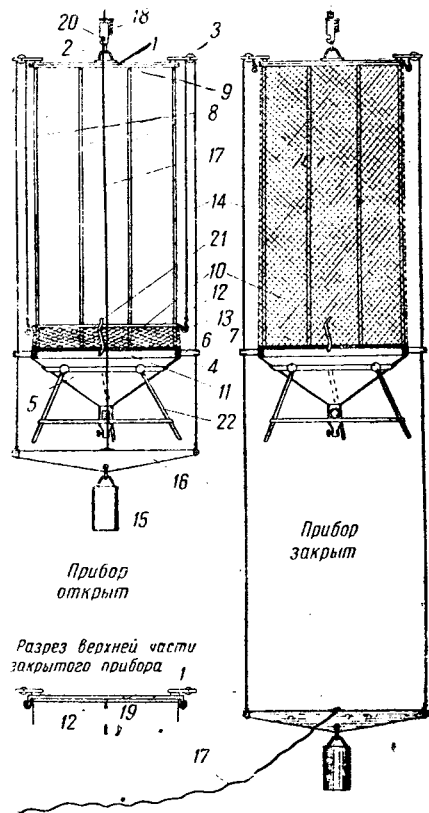


Рис. 1. Планктонособираатель (тип А)

Крышка 1 имеет с наружной стороны защелки 19, чтобы поддерживать обруч 12 на верху прибора по его закрытии.

Работа прибора. Прибор опускается на нужную глубину в открытом виде, при положении обруча внизу на днище и дополнительного троса, зажатого в спускном механизме 20 замка.

На нужной глубине прибор останавливается, и по тросу пускается посыльный грузик, который, ударя по замку 18, освобождает спускной механизм, и тогда дополнительный трос 17, освободившись от замка, отойдет в сторону и груз 15, висевший до сего времени на дополнительном тросе 17, начнет опускаться вниз и вытягивать вниз трос 14 через блочки 13 и отверстие 7. Опускающийся вниз трос будет поднимать вверх обруч 12 с пришитой к нему сеткой. Это опускание будет продолжаться, пока обруч не дойдет до верхней крышки 1 и не войдет под борта крышки.

Для удобства работы необходимо сделать еще дополнительные приспособления.

Для того чтобы обруч при опускании сети в глубину сам по себе не подымался, необходимо сделать особые клеммы 21. Они будут держать сетяной цилиндр в сложенном виде при опускании прибора.

Для большей гарантии, чтобы сетка не выскочила из-под зажимного кольца, верхний край днища должен иметь небольшой бортик.

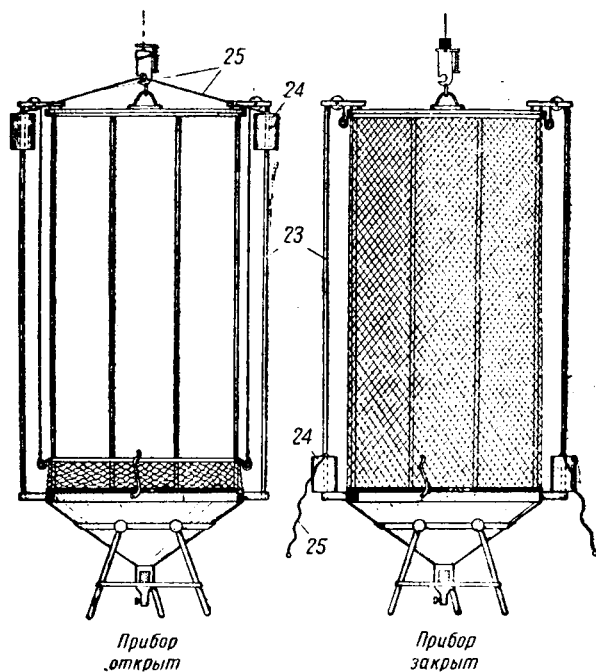


Рис. 2. Планктонособиратель (тип Б)

Для сохранности шелковая сеть пришивается не прямо на обруч, а к матерчатому бязевому манжету, который уже обшивается вокруг обруча. Диаметр обруча немного меньше верхнего диска, чтобы по закрытии прибора обруч оказался внутри бортов крышки (см. разрез верхней части закрытого прибора).

Для установки прибора на палубе судна и для предохранения стакана от поломки делается особый треножник 22. Треножник лучше делать съемный, но можно его прикрепить, как показано на рисунке.

Стакан 5 делается обычного типа с сетяными окошками. Замыкатель обычный любой конструкции.

Настоящий прибор употреблялся П. И. Усачевым в высокоширотной экспедиции на «Садко» в 1937 г., А. П. Сушкиной в дельте р. Волги и А. В. Окул в Азовском море. По отзывам этих специалистов прибор работал хорошо.

Тип В (рис. 2)

Все особенности остаются теми же, как и в типе А. Изменяется лишь система грузов. Вместо одного груза внизу прибора по специальным боковым стойкам 23 скользят два груза 24, которые после удара посылного груза опускаются вниз и поднимают обруч сетяного цилиндра вверх. Грузы 24 имеют небольшие тросики 25 для соединения с замыкателем.

Серийный планктоносорбитель
(рис. 3)

Как видно из чертежа, у серийного планктоносорбителя основная часть прибора является такой же, как и в приборе индивидуальном. Изменяется лишь система крепления прибора на тросе.

В серийном приборе основной трос идет сбоку, также сбоку крепится замыкатель. Это позволяет на один трос нацепить несколько приборов. Последнее чрезвычайно ускорит проведение планктонических работ на станции. В силу этого небольшое удорожание стоимости серийного прибора с лихвой окупится экономией от сокращения времени работы на станции и необходимого для этого времени стоянки судна.

Техническое описание. Технические особенности самого прибора остаются теми же, как и у индивидуального, дополняются лишь следующие детали: замыкатель 26 крепится наглухо сбоку верхней крышки на специально утолщенном для этого крае (металлическом треугольнике), делающим более массивной эту часть крышки.

Замок может быть любой конструкции (например Нансена), но со следующими изменениями: плечо 27 замка повернуто в обратную сторону от просвета работы запирающего язычка 28. В силу этого пружина замка 29 помещается не сбоку, как обычно, а в центре (или внутри) корпуса замка. Для прикрепления замка (а следовательно, и всего прибора) к тросу служит особая подвижная пластинка 30 с двумя винтами 31. Для спуска очередного грузика, закрывающего следующий (висящий внизу) прибор, имеется вспомогательный упрощенный замок 32, который прикрепляется наглухо к днищу батометра и вин-

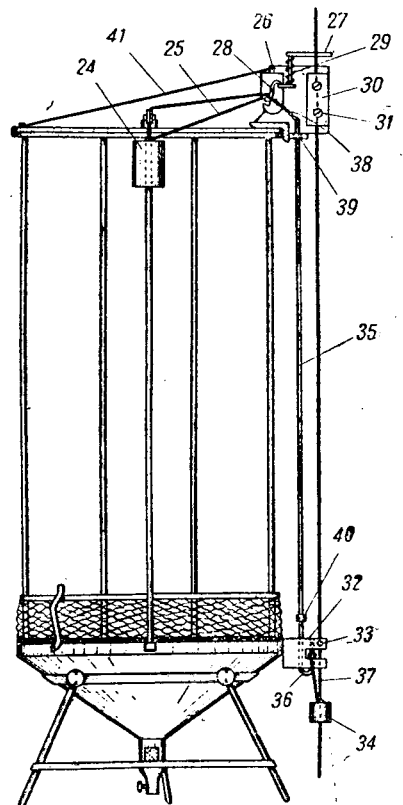


Рис. 3. Серийный планктоносорбитель

том 33 прочно крепится к тросу, являясь дополнительным креплением прибора на тросе. Спуск серийного посыльного грузика 34 производится при помощи особого стержня 35 с крючком 36, который ходит в пазах вспомогательного крепления 32. На крючок одевается тросик 37 посыльного грузика. Стержень 35 имеет вверху небольшую цепочку 38, одеваемую на язычок замка. На замке имеется полукольцо 39, в котором свободно ходит стержень. Для того чтобы стержень не выскочил из пазов, на нем делается утолщение 40, не позволяющее выйти стержню из вертикального положения.

При ударе первого посыльного грузика освобождаются замыкающие грузы 24 и начинается подъем сетяного цилиндра и вырезание определенного объема (столба) воды, а одновременно с этим освобождается цепочка стержня и последний, опустившись, освобождает подвешенный второй посыльный грузик 34 для закрытия прибора, находящегося внизу на тросе.

2. Вертлужный замыкатель для глубоководных планктических работ (рис. 4)

При работе на больших глубинах с обычными вертикальными замками Нансена часто происходит самозакрывание замка еще при опускании сети, или же сеть не закрывается совсем. Самозакрывание происходит потому, что при большом количестве вытравленного троса он часто закручивается, захлестывается замыкательная веревка или веревки, ударяя о плечо замка, закрывают его. Последние случаи особенно часто бывают и на сравнительно мелких глубинах при работе на зыби и волне, когда поднятия и опускания судна сказываются на опускаемом приборе. В результате этого, кроме неудачного лова, приходится часто обрубать большой кусок троса. Также частые случаи незакрывания сетей происходят потому, что за выступающие части замка или чекеля зацепляются веревки сети, и сеть вытаскивается открытой.

Избежать эти неприятные моменты в известной мере возможно, применяя очень большой груз, но тогда при работе на больших глубинах, благодаря весу вытравленного троса, возможны обрывы его с потерей приборов; то же возможно и при малых глубинах при работе на волне от сильных рывков, особенно в связи с закрыванием сети. Кроме того, большой груз чрезвычайно утяжеляет физическую работу с сетями.

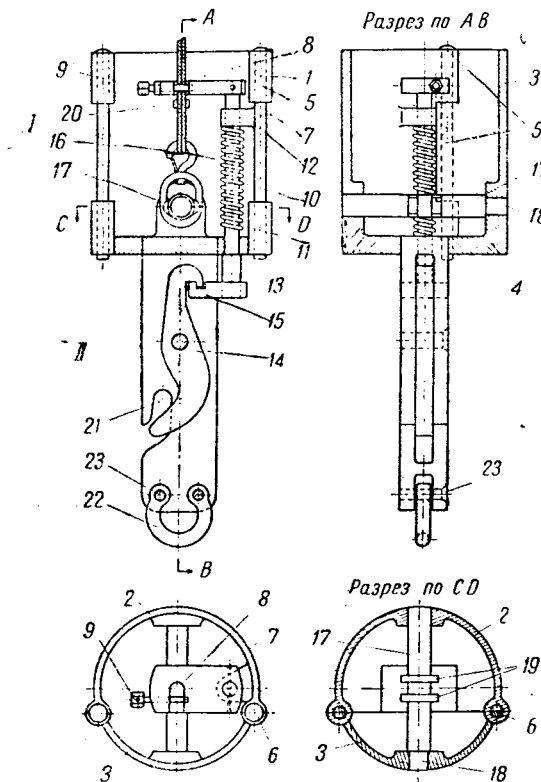


Рис. 4. Вертлужный замыкатель

можно и при малых глубинах при работе на волне от сильных рывков, особенно в связи с закрыванием сети. Кроме того, большой груз чрезвычайно утяжеляет физическую работу с сетями.

Таким образом главнейшие недостатки существующих замков следующие:

1. Неподвижное приращение троса к замку, в результате чего происходит закручивание троса.

2. Возможность самостоятельного закрывания сети в виду незащищенности плеча замка от ударов о веревки сети.

3. Незакрывание сети из-за того, что ведущие веревки сети зацепляются за выступы винтов и особенно за штырь и дужку чекеля, прикрепляющего внизу замка замыкательную веревку.

Учитывая эти недостатки, мной сконструирован замыкатель следующей системы (рис. 4).

Замыкатель делится на две части: верхнюю I и нижнюю II.

Верхняя часть замыкателя заключена в широкий стакан 1, состоящий из двух половинок 2 и 3. Одна половинка большая 2 соединяется неподвижно с нижней частью стакана дном 4; другая половинка меньшая 3 съемная. Она легко снимается, после того как вынуты скрепляющие шпильки 5. Последние имеют вид обычных гвоздей, входящих в петли половинок 6 и соединяющие их в одно целое. Диаметр стакана должен быть таким, чтобы свободно мог проходить посыльный груз. Внутри стакана ходит плечо 7, воспринимающее удар посыльного груза. Плечо имеет вырез 8 для проходящего троса, закрываемый винтом 9. По стержню плеча 10 идут витки пружины 11. Стержень ходит в особой муфте 12, укрепленной на внутренней стенке стакана. Стержень проходит в нижнюю часть стакана через отверстие в дне 13 для соединения с языком замка 14. Для этого на нижнем конце стержня имеется лапка 15 с соответствующей выемкой. Петля троса укрепляется, одевается на особый вертлужный карабин 16, находящийся внутри стакана. Карабин свободно вращается во все стороны. Для лучшего вращения его надо делать на шарикоподшипниках. Вертлужный карабин укрепляется в средней части оси 17, соединяющей обе половинки стакана. Ось идет в нижней части стакана от съемной части к неподвижной, для чего в первой имеется отверстие 18, куда входит ось. По середине оси укреплены два кольца 19, фиксирующие положение карабина в центре оси.

Для того чтобы в случае поломки карабина или при случайном соскакивании троса не потерять приборов, на петлю троса одевается особая шайба 20 диаметром более отверстия 8 в плече пружинного стержня.

Нижняя часть прибора плоская, состоит из двух пластинок металла¹: в ней помещается замыкательный язычок 14, держащий верхнее кольцо сети, которое одевается в прорез 21. Кольцо замыкательной веревки одевается вместо чекеля на особую дужку 22, при одевании один винт 23 этой дужки вывинчивается. Все винты нижней части не имеют выступающих головок.

В результате получается конструкция, лишенная отмеченных выше недостатков, так как:

1. Соединение троса с замком при помощи вертлужного карабина не даст закручиваться тросу из-за вращения сети. При опускании сеть может свободно вращаться.

2. Самостоятельное, без участия посыльного груза, закрывание замка невозможно, так как плечо стержня защищено стаканом.

3. Замена чекеля дужкой, ходящей внутри, и отсутствие выступающих частей у винтов исключает возможность «поймки» нижней частью замка веревки сетей, и отсюда незакрывание сети.

¹ На рисунке слева одна пластинка металла снята.

Недостатком является большая стоимость предлагаемого замка по сравнению с обычным пансеновским, но указанные преимущества с лихвой окутывают и стоимость и, что особенно важно в экспедиционных условиях, время, затрачиваемое на повторение неудачного лова с большой глубины.

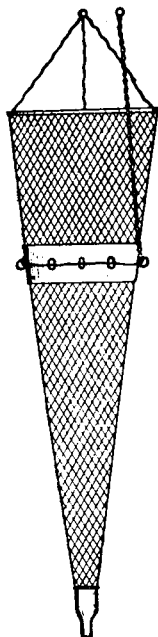


Рис. 5. Замыкательная цепочка

3. Замыкательная цепочка планктонной сети (рис. 5)

Обычное устройство замыкательной веревки планктонной сети из целого пенькового конца при глубоководных работах неудобно. Нередко бывают случаи, когда при опускании сети свободная часть замыкательной веревки завивается вокруг замка и либо закрывает его, либо, наоборот, препятствует удару посыльного груза.

В силу этого необходимо делать замыкательную веревку из двух частей; одна часть, охватывающая самую сеть по манжете, должна быть из пенькового конца, лучше лаглиня, другая часть, идущая от манжета к замку, должна быть заменена металлической цепочкой.

В силу своей тяжести, при опускании сети металлическая цепочка всегда будет отвисать вниз и не навьется на замыкатель.

Это приспособление проверялось нами в первой высокоширотной экспедиции на «Садко» в 1935 г. и дало хорошие результаты.

4. Стакан для планктических сетей (рис. 6)

Существующие системы стаканов к планктическим сетям с краями обладают рядом неудобств в работе, и изготовление их дорого.

Главные неудобства сводятся к следующему:

1. Обычно просвет краев очень невелик, а увеличение просвета до 20 мм очень удорожает стакан. Кроме того, такие стаканы из-за громоздкого краев, дороги и тяжелы.

Тяжелый стакан сам по себе не нужен, так как при вертикальных работах на море все равно надо привешивать груз. При горизонтальных работах нужен легкий стакан. Поэтому стаканы с краями заменяются менее удобными стаканами без краев.

2. Обычно газ, закрывающий окошки стакана, привинчивается многочисленными винтами и палками. Это создает большие неудобства при частой смене газа в экспедиционной обстановке. Неудобство этой операции так велико, что породило конструкцию слепого стакана без окошек.

Прибор в таком виде тоже очень неудобен, так как невозможно концентрировать пробу планктона в небольшом объеме воды. Кроме того, нижний конец сети, неся на себе функции окошек, быстро забивается и при невозможности отдельной смены нижнего конца сети выводит сеть из строя.

Учитывая эти недостатки, мной сконструирован стакан следующего типа (рис. 6).

Цилиндрический стакан разделяется на две части: верхнюю I, прикрепляемую зажимным кольцом I к нижнему концу планктической сети, и нижнюю II, оканчивающуюся более узкой трубкой 2. Обе части

стакана соединены тремя планками 3, прикрепляемыми к верхней и нижней частям стакана. Эти планки на концах согнуты (4). Прикрепляются они к наружной стороне стакана этими изгибами 4, в результате чего между планками и частями стакана остается пространство 5, достаточное для свободного прохождения зажимных колец 6, закрепляющих шелковый газ, спитый для этого цилиндрически.

Сливная часть стакана заканчивается трубкой 2. Она закрывается снизу крышечкой 7, ходящей на шарнире 8. Крышечка имеет по наружному краю резиновую прокладку 9, прижатую сверху металлическим кружочком 10.

Запирание крышечки происходит при помощи дважды согнутой толстой проволоки 11 таким образом, что при запирании нижнее плечо 12 крепко прижимает крышку к отверстию трубки. Длина трубки должна быть такой, чтобы открывание крышечки происходило не в горле, а внутри самой материалной банки, иначе нужны широкогорлые банки.

Стакан может быть сделан из любого материала, как то: металл, пластмасса или целлулоид.

Предлагаемая конструкция имеет следующие преимущества.

1. Замена громоздкого дорогостоящего конического крана трубкой, закрываемой простой крышечкой, делает возможным увеличивать просвет трубки любого диаметра без существенного увеличения стоимости и громоздкости прибора.

2. Употребление цилиндра из газа, сохраняя преимущества не слепого стакана, освобождает исследователя от кропотливого труда при замене газа. Готовый цилиндр из газа легко сменяется в любых условиях простым зажимом его в верхней и нижней частях стакана зажимными кольцами. Вместе с тем отсутствие планок с винтами также упрощает прибор.

3. При работе с мелким планктоном, когда просвет сливной части (трубки стакана) не требуется большим, можно, сохранив конструкцию верхней части (цилиндр из газа и планки без винтов), сделать внизу обычный кран.

Этот стакан с успехом употреблялся нами в полярных морях в экспедиции на «Садко» в 1935 г.; П. И. Усачевым на «Садко» в 1936 и 1937 гг.; Б. П. Мантейфелем в Баренцовом море, а также рядом планктонологов в других морях.

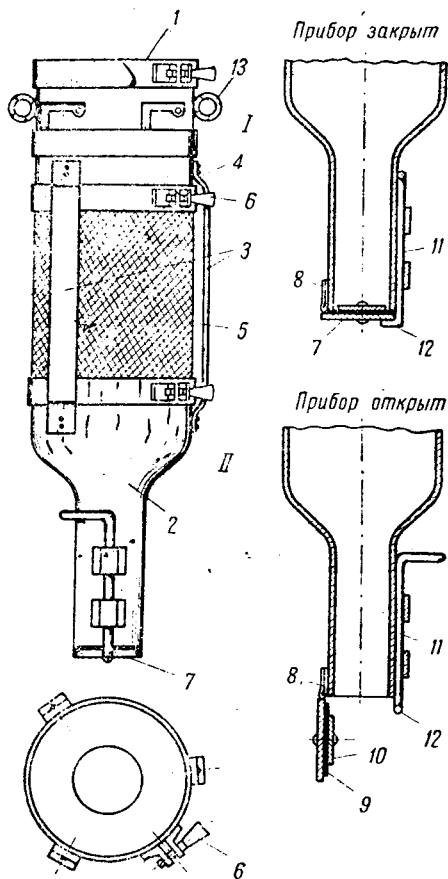


Рис. 6. Стакан для планктических сетей

5. Судовой насос с водомером (рис. 7)

Во время экспедиционных работ, а также и при обычном плавании любых судов можно наладить систематические количественные сборы планктона в поверхностном слое воды, используя судовой насос. Для

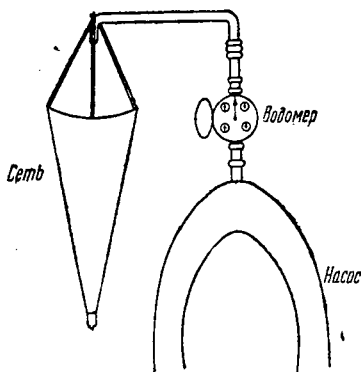


Рис. 7. Судовой насос с водомером

этого не нужно специальных остановок корабля, проба берется во время хода судна. Лучше всего пользоваться стационарной помпой, берущей воду от кингстона. Тогда проба планктона будет взята с глубины в 1—3—5—6 м в зависимости от осадки судна. Кроме того, можно воспользоваться переносными насосами с палубы судна. Тогда по плангу, опущенному за борт, можно будет собрать планктон с самой поверхности воды. Для того чтобы пробы сделать количественно точными, нужно присоединить к насосу водомер. Водомер можно взять обычный городской, употребляемый водопроводной сетью в домах.

Предлагаемая мной установка выглядит следующим образом (рис. 7).

К насосу прикрепляется трубка, соединяющая насос с водомером. От водомера вверх идет труба, дважды согнутая. На этой трубе устанавливается кран. На конце трубы укрепляется маленькая сеть, служащая для фильтрования объема воды. Такова схема установки. Особенно удобно пользоваться судовой центробежной помпой. Она обычно имеется на всех паровых судах и помещается в машинном отделении. У этой помпы наверху имеется небольшой краник. Для того чтобы вставить водомер, второй краник вывинчивается, и вместо него вставляется трубка с водомером.

Благодаря такой установке можно иметь хорошие количественные сборы на ходу судна без специальных остановок, причем такие сборы может производить при отсутствии биолога на судне, любой из членов экипажа корабля. Особенно удобно то, что сбор материала совершенно не зависит от погоды. В шторм и в сплошных льдах взять пробу планктона почти так же легко, как и при тихой погоде на чистой воде. Можно, повесив сеточку и открыв кран, уйти и заняться другими исследованиями.

Количество профильтрованной воды точно известно по водомеру. При бедном планктоне можно профильтровать больше воды, а при богатом наоборот.

Нужно отметить, что при наших исследованиях с судовым насосом и водомером в пробе планктона оказывались не только мелкие организмы, но и крупные раки (*Myxidae*, *Amphipoda*, *Euphasiidae* и др.). Сохранность всех организмов вполне хорошая. Так что и с этой стороны предлагаемый способ является удовлетворительным.

Предлагаемая установка судового центробежного насоса с водомером впервые нами употреблялась в экспедиции на «Литке» в 1934 г., затем П. П. Ширшовым, П. И. Усачевым, В. Л. Хмызниковой и нами в других арктических экспедициях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Богоров В. Г., Мировая карта плотности планктона, Записки по гидрографии, 1935.
2. Он же, Зоол. журн., XVII, в. 2, 1928.
3. Ширшов П. П., Планктон как индикатор делового режима моря. Научные работы экспедиции на ледоколе «Красин» в 1935 г., Изд. Глагсевморпут., 1936.
4. Он же, Тр. Арктического института, т. 82, 1937.
5. Hjort J. and Ruud I., Journal du Conseil, vol. II, № 1, 1927.

ON THE METHODS OF PLANKTON INVESTIGATION IN THE SEA¹

SOME NEW APPARATUS FOR PLANKTON CATCHES

By B. G. Bogorov

Institute of Marine Fisheries and Oceanography of the USSR

Summary

The present study gives a description of a series of new apparatus, devised by the author for the work in the sea, and whose validity was proved under expedition conditions.

1. The «Planktoncatcher». Zooplankton studies require no apparatus hauling onto the deck of a vessel the whole volume of water taken at a certain depth. The author, therefore, has devised an apparatus, the round net of which rising up from the bottom to the lid cuts out a definite volume of water (see figs. 1—3). This apparatus may be made of any desirable size. For mesoplankton it will usually be sufficient to draw 50—100 l. of water. The above apparatus is by itself very light and easily worked. It may be demounted when transported. The apparatus considered may be worked on two systems. The first is used for individual catches (Fig. 1), while the second may serve for serial catches (Fig. 2).

2. The trochanter lock for deep-water plankton investigations (Fig. 4).

In working with plankton nets at great depths or in rough seas, common locks may often automatically close even when the net is being lowered or else the latter will not be closed at all. Such an untimely automatic closing is due to the twisting of the cable, when loosed free, as does the closing rope, or else the ropes of the net, striking against the arm of the lock may close it.

In order to avoid the above mentioned defects the author has designed a lock connected with the cable by means of a revolving carabine, owing to which the net can turn freely. The part of the apparatus receiving the stroke of the messenger load, is situated inside of the cylinder which prevents the automatic closing of the lock. The closing rope is fastened by means of a special arm (Figs 4, 22) which fits into the inner grooves of the lock.

3. The closing rope of the plankton net (Fig. 5). In order to avoid the winding of the free end of the closing rope around the lock, when lowering the net, it is necessary to use a closing rope consisting of two parts. One of them clasping the net itself along the cuff, should be made of a soft rope, while the other running from the cuff to the lock must be a metallic chain.

In lowering the net the metallic chain will always hang down without winding itself round the lock.

4. The bucket for plankton nets (Fig. 6). In the bucket of the author's design the following modifications are to be found.

The cumbersome expensive conic cock is replaced by a tube closed with a simple lid; such a tube can be made of any diameter desired. This detail is of great importance when working with macroplankton nets. A silk net cylinder closed at the upper and lower ends by metallic rings is substituted for the usual bucket net hold by screws.

¹ The present paper is a sequel of the article which was published in the Zoological Journal (v. XVII, № 2, 1938) and was devoted to methods of plankton investigation.

Lathes connecting the upper and lower parts of the bucket are attached on the outside.

In working with microplankton, when the inside diameter of the tube of the bucket) is not required to be a large one, it will be found possible to make below an ordinary cock, while retaining the construction of the upper part (the silk net cylinder and lathes without screws).

5. The ship pump with a water-gauge. During expedition works, as well as in usual sailing of any ships, it is possible to perform systematical quantitative catches of plankton in the upper layer of the water by making use of a ship pump. This method needs no special stoppage of the vessel, the sample being taken when the ship is moving, and in any weather. The best thing to do is to use a stationary pump taking up the water from a kingston in the engine-room. In that case the plankton sample will be taken from a depth of 1—3—5—6 m. depending upon the draught of the ship.

In order to obtain quantitatively exact samples a water-gauge should be added to the pump. This water-gauge may be a common one, used by the water main in town houses.

It will be noted that in the author's investigations carried on with a ship pump and a water-gauge, not only small organisms were found in plankton samples, but large crustaceans as well (Mysidae, Amphipoda, Euphasiidae and others). All those organisms were uninjured.

МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ ПЕСЦА СЕВЕРНОГО ЯМАЛА

Л. М. Цецевинский

Уральская зональная охот-промысловая биостанция

Для изучения экологии песца в 1933 г. Уральская зональная биологическая станция организовала Тундровый опорный пункт на северной части полуострова Ямала.

Базой для работы служила Тамбейская фактория Главного управления Северного морского пути, расположенная на берегу Обской губы, примерно, на $71,5^{\circ}$ с. ш., в 10—12 км к югу от устья р. Тамбей.

Основная масса материалов по песцу собрана пунктом на территории, тяготеющей к этой фактории. Радиус этой территории равен, примерно, 150—200 км, она лежит в полосе арктической тундры, характеризующейся сглаженностью рельефа и бедной растительностью.

Тундровый пункт работал здесь с июля 1933 г. по сентябрь 1934 г. Камеральная обработка собранных материалов была закончена и оформлена в виде отчета в 1935 г. в Москве под руководством проф. А. Н. Формозова.

Систематическое положение. Песец, обитающий на полуострове Ямал, относится к подвиду *Alorex lagopus lagopus* L., 1748 (материковый песец). На ряду с обычной белой формой встречается также и «голубая» фаза. Количество голубого песца незначительно. По данным заготовок Тамбейской фактории на 1000 белых песцов приходится лишь один голубой. Изредка попадаются «пегие» песцы, имеющие голубые пятна на общем белом фоне зимнего наряда. Таких песцов я видел всего 2. Оба экземпляра имели голубое пятно на дорзальной стороне хвоста и голубые уши.

Голубые или, вернее, светлосерые уши впрочем встречаются у песцов довольно часто. Возможно, что это результат незакончившейся линьки.

Размеры и вес. Подвиды песцов, встречающихся в СССР, отличаются главным образом размерами. Пушной стандарт также отмечает разницу в размерах шкурок песца, относящихся к разным кряжам. Поэтому для дальнейших работ по систематике песца наши измерения этого зверя могут быть полезными. Ниже даны результаты измерения длины 180 ямальских песцов. Измерения взяты по обработанной тушке зверя (без шкурки) от кончика носа до конца хвоста (рис. 1).

Кривые показывают, что в нашем материале самцы в среднем почти на 5 см длиннее самок.

По состоянию матки самок можно разбить на две группы: 1) имеющих следы беременности и 2) не имеющих их. В первую группу попадают только самки в возрасте старше одного года. Основную массу второй группы будет составлять молодняк, не участвовавший еще в размножении (т. е. звери в возрасте меньше года).

Существенной разницы в средней длине особей этих двух групп нет. Поэтому мы можем утверждать, что песцы заканчивают свой рост (по крайней мере в длину) на первом году своей жизни (рис. 2).

Вес животных имеет значение при определении их упитанности, зависящей в основном от кормовых условий.

Таким образом, средний вес песцов данной популяции является до некоторой степени показателем кормовых условий, в которых находились эти животные.

В различные по кормности годы средний вес песцов одной и той же популяции должен быть различным. Насколько сильно может колебаться вес песцов в зависимости от упитанности, видно из следующих цифр, полученных при взвешивании двух зверей одинаковой длины (87 см). Один из них весил 5600 г, тогда как другой

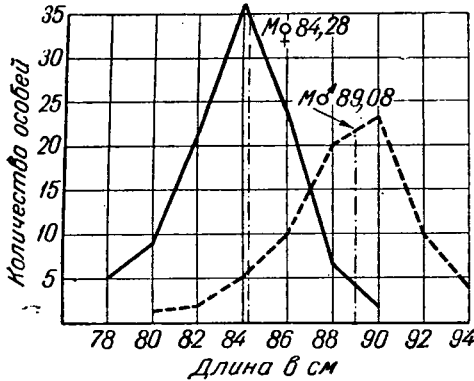


Рис. 1. Кривая длины *Lepus lagopus lagopus L.* (сплошная линия — самки, пунктирная — самцы)

только 2820 г, т. е. почти вдвое меньше.

Средний вес песцов Северного Ямала в промысловый сезон 1933/34 г. для самцов при средней длине 89,08 см был равен 3662 г, а для самок при длине 84,21 см — 3028 г, т. е. на 634 г меньше (рис. 3).

Ареал. В пределах б. Уральской области (в границах 1933 г.) песец норится в значительных количествах, начиная с 67° с. ш. и севернее по всему Ямалу и близлежащим островам (о. Белый, о. Шокальского).

Зимой песец расширяет свой ареал на 1—2° к югу. Отдельные особи заходят иногда еще значительно южнее. Известны случаи добычи песцов под Нырбобом и Сургутом (61° с. ш.).

Места норенья. Для рытья нор песец выбирает хорошо дренированные, большей частью песчаные и супесчаные почвы или же селится в каменистых местах. Последние встречаются только на юге полуострова по соседству с Уральским хребтом. Основная масса песцовых нор на Ямале расположена по берегам рек, речек, ручьев и озер. Реже встречаются норы на холмах вдали от водоемов. В низких, заболоченных частях тундры песец нор не роет.

В связи с этим распределение нор по полуострову неравномерно. На обширных, плоских водораздельных пространствах песцовую нору можно найти лишь как исключение, тогда как в более пересеченных частях тундры норы встречаются часто, иногда даже небольшими колониями.

Одним из наиболее богатых норами песца мест на Ямале считается бассейн р. Венуй-суе.

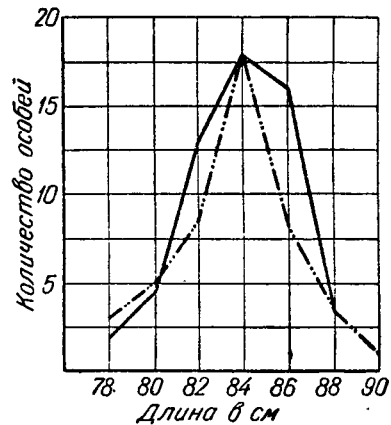


Рис. 2. Кривая длины самок *Lepus lagopus lagopus L.* (сплошная линия — молодые, прерывистая — старые)

В верховьях этой реки, по моим подсчетам, одна песцовая нора приходится в среднем на 7,5 км². Другими богатыми норами песка районами являются бассейны рек: Тиутей-яга, Тамбей-яга, Се-яга и др. Много нор в окрестностях озер Ярро-то, по южному побережью Байдарацкой губы, в верховьях рек Изуньей и Иоркуты. Ненцы прекрасно знают расположение песцовых нор в местах своих постоянных кочевий.

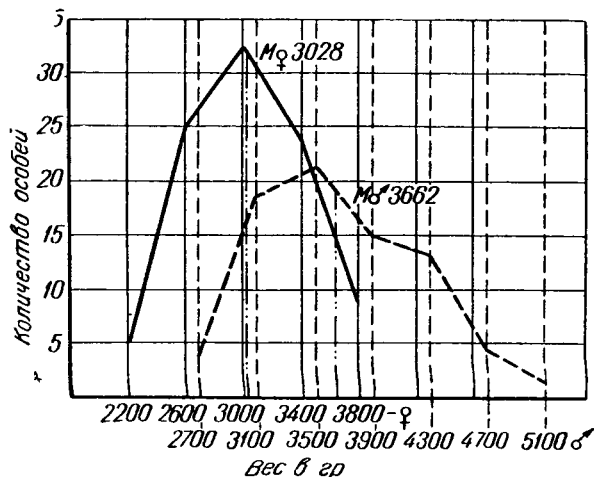


Рис. 3. Кривая веса *Alorex lagorus lagorus* L. (сплошная линия—самки, пунктирная—самцы)

Путем опроса нескольких десятков охотников ненцев, знающих норы в различных частях полуострова, можно составить достаточно точную и подробную карту нор песка по всему Ямалу. Такая карта может быть очень полезна при определении количества песка на полуострове. Для этого нужно знать еще процент жилых нор на каждый данный год в каждом данном участке. Этот процент ненцы также обычно знают, так как еще с весны объезжают норы для определения возможного выхода песка.

Зная среднее количество щенков в помете, оставшихся в живых к осени, можно довольно точно определить количество песка к началу промыслового сезона.

Такая карта, правда, не совсем полная, была составлена мной для той части Ямала, которая лежит между водоразделом («хой» поненецки) и Обской губой и ограничена с севера р. Хабей-яга, а на юге — бассейном Венуй-суе (включительно).

На этой территории, размером в 12—15 тыс. км², насчитывается около 500 нор. Таким образом, в этой части Ямала одна песцовая нора приходится в среднем, примерно, на 25—30 км².

Процент жилых нор зависит в основном от количества перезимовавших пар производителей и от наличия достаточного количества корма вокруг норы.

Так, например, в 1934 г. в окрестностях р. Тамбей было очень мало леммингов, и процент жилых нор песка был ничтожен, в то же время у пролива Малыгина и лемминга и норящегося песка было довольно много.

Размножение. Период гона (течки) у песцов Северного Ямала, по словам ненцев, протекает с конца марта по начало мая.

Щенки рождаются, когда прилетают первые гуси и халеи (*Larus* sp.), т. е. в конце мая или в июне.

К концу июля полузрелые щенки далеко отходят от своей норы. Так, например, 25.VII 1933 г. один щенок был пойман на берегу губы, у самой фактории, в нескольких километрах от ближайшей норы. Вес щенка 1250 г, длина тела 40 см, хвоста 16 см. К началу промысла, т. е. к октябрю, молодые по величине не отличаются от старых. Иногда наблюдаются случаи запоздалых пометов. Так, например, Н. Н. Спицын в 1938 г. нашел в конце июля в одной норе еще слепых щенков.

Количество молодых в помете, как редкость, бывает свыше 20. Пометы в 18 щенков встречаются чаще.

О количестве щенков в помете можно судить по числу темных пятен в матке (эти пятна являются следами имплантации плода). В нашем материале, состоящем из 41 матки, минимальное количество пятен было 5, максимальное 17 и среднее арифметическое 11. Эту же цифру для среднего количества щенков в помете получил в 1928 г. Н. Н. Спицын, который пользовался для этого опоросными данными.

Соотношение полов в изучаемой популяции песца близко к 1:1. Пол песцов я определял по шкуркам, заготовленным на Тамбейской фактории. Всего просмотрено 2431 шкурка. Результаты сведены в табл. 1.

Т а б л и ц а 1

Время добычи	Пол	Штук	Процент
1933/34 г.	Самцы	690	48,42
	Самки	735	51,58
Предыдущие годы	Самцы	562	55,5
	Самки	444	44,25

Линька. Первые признаки весенней линьки были замечены на шкурках песца, сдаваемых на факторию Тамбей в последней декаде марта 1934 г. Процесс смены зимней шерсти на летнюю тянется около трех месяцев. В мае песцы еще белы. Зимняя шерсть в июне спадает уже целыми клоcheями, обнажая участки темного летнего волоса. Песец делается «пегим». Экземпляры, сохранившие еще до 50% зимнего наряда, попадались мне во второй половине июня. Первого песца, на котором издали не было видно остатков зимней шерсти, я видел 1 июля. Осеннее побеление песца становится хорошо заметным уже во второй половине сентября. В это же время в тундре начинает ложиться снег. В этой стадии смены наряда зверь носит название «синяка».

Песец, добытый 10 октября 1933 г., был принят факторией как «недопесок», хотя и имел еще значительную «синеу». Полной зрелости мех большинства песцов достигает к концу декабря.

Однако не все песцы могут выйти в I, II и даже III сорт. Некоторые из них, не выходя всю зиму из стадии недопеска, начинают весеннюю линьку.

Питание. Вопросы питания играют очень важную роль в экологии песца и в колебаниях численности особей этого вида в частности. Учитывая, что фактические материалы по питанию материкового песца, опубликованные в печати, очень бедны, Ямальский пункт Уральской зональной станции обратил особое внимание на сбор и обработку этих данных. По вопросам питания Ямальского песца пунктом собран следующий материал: 1) содержимое желудка и других частей пищеварительного тракта от 104 песцов, добытых в промысловый сезон 1932/33 г.; 2) то же от 212 песцов, добытых за сезон

1933/34 г.; 3) экскременты песка, собранные главным образом у нор (302 куска); 4) непосредственные наблюдения в природе; 5) опросные данные; 6) литературные данные.

Результаты анализа содержимого пищеварительного тракта песцов даны в табл. 2, 3, 4 и 5.

Таблица 2. Состав кормов песка в зимний сезон 1932/33 г. (из 98 анализов)

Остатки	Число встреч	Процент
Грызунов	93	94,9
Оленя	15	15,3
Песца	4	4,1
Птиц	3	3,1

В этой таблице не учтено: 1) собственная шерсть песка (21 случай из 104, или 20,2%) и 2) растительные остатки (81 случай из 104, или 77,8%), так как то и другое было проглочено животным, по-видимому, случайно.

Остатки грызунов доминируют не только по встречаемости, но также и по абсолютному количеству, что еще более подчеркивает роль их в питании песка в 1932/33 г.

Таблица 3. Соотношение встреч видов грызунов в пище песка по материалам 1932/33 г.

Виды грызунов	Число встреч	Процент встреч к грызунам (93 случая)	Процент встреч к материалам табл. 2
Обской лемминг (<i>L. obensis</i>)	86	92,5	87,7
Ошейниковый лемминг (<i>Dicrostonyx torquatus</i>)	4	4,3	4,1
Большая узкочерепная полевка (<i>Stenocranius major</i>)	4	4,3	4,1
Грызуны, ближе не определенные	5	5,3	5,1

Наоборот, птицы в зимнем питании песка играют в действительности меньшую роль, чем об этом можно было бы судить по таблице. В нашем материале часто встречаются перья гусей и уток. Этих птиц зимой, конечно, песец добыть не мог и, очевидно, подобрал их остатки в виде падали или отбросов на чумовищах.

Из грызунов для ямальского песка наибольшее значение имеет обской лемминг (*Lemmus obensis*), что видно из табл. 3.

В материале 1933/34 г. из 212 желудков песка 50 (23,6%) оказались пустыми. Взамен их взяты другие участки пищеварительного тракта. При анализе в 71 случае была обнаружена собственная шерсть животного. Данные анализа можно свести в табл. 4 и 5.

Из сравнения табл. 4 и 5 с табл. 2 и 3 видно (рис. 4), что в зимний сезон 1933/34 г. грызуны встречаются почти в два раза реже, чем в предыдущем сезоне. Наоборот, остатки оленя встречаются почти в 7 раз чаще и выходят по встречаемости на первое место. Хозяйственные отбросы (в большинстве случаев непереваримые) совер-

шенно не встречались в 1932/33 г., а в следующем сезоне появляются в большем количестве, очевидно, как вынужденный корм, съеденный из-за отсутствия основной пищи — обского лемминга.

Куски тряпок, ремней, выделанной кожи, обрывки сетей, найденные в желудке песцов в этот срок, свидетельствуют о голодании животных.

Рис. 5 показывает резкое падение встречаемости обского лемминга

Таблица 4. Состав кормов песца в промысловый сезон 1933/34 г. (из 163 анализов)

О с т а т к и	Число встреч	Процент
Грызунов	84	51,5
Оленя	111	68,1
Хозяйств. отбросов	40	24,4
Птиц	19	11,6
Песца	9	5,5
Рыб	2	1,2
Моллюсков	2	1,2
Землероек	2	1,2
Морского зверя	1	0,6

в пище песца за зиму 1933/34 г. Следует отметить, что 1932 г. был годом обилия леммингов на Ямале, в то время как сезон 1933/34 г. был беден этими грызунами. То же можно сказать и о численности песцов за эти два года.

Таблица 5. Соотношение встреч видов грызунов в пище песца по материалам 1933/34 г.

В и д г р ы з у н о в	Число встреч	Процент встреч к грызунам (84 случая)	Процент встреч по отношению ко всему материалу (168 шт.)
Обской лемминг (<i>L. obensis</i>)	62	75,0	38,6
Ошейниковый лемминг (<i>D. torquatus</i>)	14	16,6	8,6
Б. узкочерепная полевка (<i>St. major</i>)	3	3,6	1,8
Грызуны, ближе не определенные	9	10,7	5,5

Анализ экскрементов песца дал почти 100% (99,6) встреч остатков грызунов при ничтожной встречаемости частей другой пищи. Судя по результатам анализов содержимого пищеварительного тракта песцов и их экскрементов, а также и непосредственным наблюдениям в тундре, обской лемминг, являясь основным кормом ямальского песца, играет исключительную роль в экологии этого хищника. В годы, обильные леммингом, многочислен бывает в тундре и песец. Наоборот, когда лемминга мало, песец начинает голодать, переходит на другие, часто малопитательные корма, уходит в поисках корма далеко от родных мест, гибнет; популяция песцов редет.

Таким образом, Североямальская тундра по отношению к песцу является стеноτροφной, т. е. имеющей очень узкий список кормов, встречающихся круглый год в достаточном количестве. Очевидно, все кормовые ресурсы этой тундры, взятые вместе, не могут компенсировать недостатка обского лемминга в годы его неурожая.

Ненцы говорят, что бывают случаи, когда песец бросает в норах детенышей и уходит из занятого района, если пищи (главным образом лемминга) здесь становится слишком мало. Щенки при этом, конечно, гибнут. Это обстоятельство наталкивает на мысль, что недостаток корма в период выращивания молодняка гораздо сильнее отражается на численности песцовой популяции, чем зимняя голодовка, от которой песец может уйти в более кормные места, не будучи в это время привязан к определенной территории.

Эта мысль несколько не противоречит тому факту, что «холодному» песцу летом гораздо легче найти себе пищу, чем зимой.

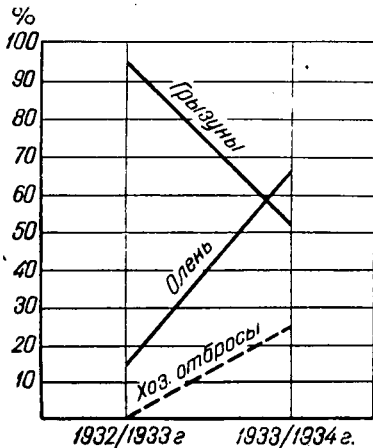


Рис. 4

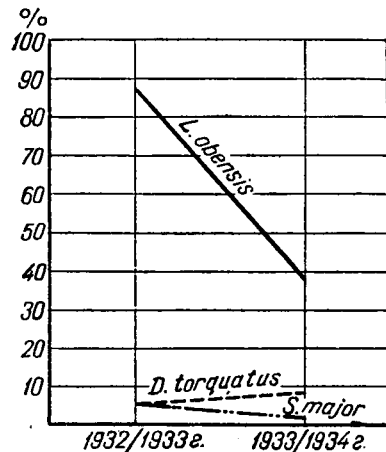


Рис. 5

Интересно отметить, что в желудках 6 песцов, добытых зимой, были встречены детеныши грызунов в возрасте от нескольких дней до нескольких недель. (В материале за 1932/33 г. найден один выводок *Stenocranius major*, состоящий из 5—6 молодых, и 3 выводка *Lemmus obensis*. В одном из них было 7 молодых. В 1933/34 г. встречены два выводка *Lemmus obensis* в 3 и 4 молодых.) Как попали они в желудок песца зимой? Возможно, конечно, что они погибли еще летом и, сохранившись до зимы, были затем найдены хищником. Но хорошая сохранность и свежесть трупиков наводит на мысль, что не исключена возможность размножения грызунов в тундре зимой. Эта догадка становится еще более вероятной, если принять во внимание, что в январе в помещении фактории мной была поймана беременная самка полевки (*Stenocranius major*) с 15 крупными эмбрионами.

Миграции. В малокормные годы подвижка песца начинается еще летом, как только щенки становятся способными передвигаться на значительные расстояния. В 1933 г. первый бродячий щенок был пойман у фактории Тамбей 27 июля. В августе многие норы были уже покинуты песцами. В поисках пищи песцы кочуют по тундре всю осень и зиму, задерживаясь в тех местах, где находят достаточно корма, и лишь к весне, в период размножения, оседают у своей норы. В годы, богатые кормом, песец кочует меньше. Большой процент песцов остается на своих родных местах и живет по норам круглый год.

С осени североямальский песец стремится расширить свой ареал, растекаясь по всем направлениям. Так, например, оба окольцованные осенью 1936 г. песца ушли на север. В то же время мы знаем о кочевках песца к югу и в обоих широтных направлениях. Но с севера,

запада и востока полуостров окружен морем, а по суше путь для песка открыт лишь в южном направлении. В этом направлении массовые дальние заходы песка (до Сургута) неоднократно наблюдались в годы, следующие за массовым размножением зверя на Ямале. Так, например, урожай ямальского песка был в 1929 и 1933 гг., а под Сургутом песцы наблюдались в значительном количестве в сезоны 1930/31 и 1933/34 гг. Некоторые скопления мигрирующего песка замечаются на морском побережье и у больших рек при затрудненной переправе. Иногда наблюдается ярко выраженная направленность миграции (например, по побережью с Ямала в Большую Землю), причем бывает, что идут хорошо упитанные жирные песцы, так что трудно предполагать, что они уходят от бескормицы. Вероятно, здесь играют роль другие причины, изученные еще очень мало.

Смертность. Выше уже говорилось о большом проценте гибели молодняка в малокормные годы. Попытаемся определить этот процент для 1933 г. По следам беременности в матке (см. выше) самки в нашем материале разбиваются на 54 рожавших и 67 «холостых». В последнюю группу входят все молодые самки приплода 1933 г. плюс некоторый (вероятно, очень небольшой) процент старых самок, у которых почему-либо следов беременности в матке не оказалось. Таким образом, в нашем материале отношение числа молодых к числу производителей можно считать близким 1:1.

Среднее количество щенков в помете при рождении равно 11 (см. выше), а выжило из них к промысловому сезону (исходя из отношения 1:1) только 2. Следовательно, из 11 щенков должно было погибнуть 9, или 82%.

Расчет этот не вполне точен и требует некоторых поправок, но даже и в своем первоначальном виде может служить для сравнения смертности молодняка в условиях разных лет.

Для определения процента смертности взрослых песцов у нас нет достаточных данных.

Болезни. В годы большой численности песка развиваются эпизоотии. О размерах падежа можно судить по следующим данным. В районе р. Се-яга в течение мая—июня 1933 г. на территории площадью около 3000 км² 15 ненцами было найдено около 130 павших песцов. Некоторые ненцы находили по 15—20 штук. Большинство павших песцов было в зимнем меху, многие имели высокую упитанность. Эпизоотии песка изучены еще очень слабо. Констатированы случаи бешенства, некоторые авторы указывают на энцефалит.

Из многочисленных, описанных для песка, глистов, при вскрытиях мне чаще других встречались аскариды и значительно реже лептоспирозные глисты (те и другие в количествах, не угрожавших жизни животного).

Взаимоотношение с другими животными. Основными врагами песка в тундре являются собака, волк и росомаха. Белый медведь встречается на Ямале редко и не может принести значительного вреда песцам. Для молодых животных могут быть опасны белая сова, орлан-белохвост и, возможно, мохноногий канюк.

Перечисленные животные являются в той или иной степени также и конкурентами песка. К ним же надо отнести также поморников *Stercorarius* sp., горностаю, ласку и лисицу (для южной части полуострова).

Волк, являясь врагом, в то же время является и «кормильцем» песка. Остатки оленей, зарезанных волками, занимают видное место в питании песка. Реже песец становится комменсалистом белого медведя.

Сам песец поедает всех животных, с которыми может справиться (грызуны, землеройки, птицы), кроме крупных хищных (отчасти рыбы

и некоторые беспозвоночные). Ластоногие и китообразные также играют некоторую роль в экологии песца, так как он иногда питается их трупами.

Взаимоотношения с человеком. Человек в итоге своей хозяйственной деятельности доставляет песцу значительное количество пищи.

Оленеводство и охота, отбросами которых питается песец, играют здесь особо важную роль.

С другой стороны, весьма значительную часть песцовой популяции добывают ради шкурки. Иногда человек употребляет мясо песца в пищу.

Колебания численности. Урожай песца бывает весьма различен по годам. Годы высокой численности песца и лемминга обычно совпадают.

Таковыми годами для Ямала, по словам местных жителей, за последнее время были: 1926, 1929, 1932, т. е. максимум численности песцов здесь наступал через два года на третий, что, однако, не является общим правилом. Нередки случаи чередования урожая песца через иное количество лет. О колебаниях численности песца в природе можно отчасти судить по данным заготовок шкурок этого зверя, хотя эти данные отражают рассматриваемый вопрос несколько искаженно.

В кривой заготовок песца также намечается 3—4-летняя периодичность колебания численности.

Одной из основных причин, влияющих на численность песца в природе, являются кормовые условия для каждого данного года, особенно в период выращивания молодняка. Эпизоотии несомненно также играют здесь весьма большую роль. Влияние промысла в его современных условиях можно считать второстепенным. Миграции могут играть большую роль для отдельных участков ареала (особенно за пределами области норения), тогда как для больших территорий (округ, область и т. д. а тем более весь Союз ССР) значение миграций сильно уменьшается.

З а к л ю ч е н и е

Песец, благодаря своей плодовитости при благоприятных условиях, способен сравнительно быстро увеличивать свою численность. Одним из основных условий благополучия песцового стада является наличие достаточного количества кормов. Основной корм ямальского песца — обской лемминг — бывает обильным лишь периодически (один раз в 3—4 года).

В годы, бедные леммингом, песец голодает, численность его значительно сокращается. Отсюда ясно, что необходимо усилить его кормовую базу. Это усиление может пойти по двум путям: 1) увеличения естественных запасов корма; 2) создания искусственной подкормки.

Первый путь очень сложен и требует основательного изучения экологии и биологии обского лемминга и, может быть, некоторых других животных, могущих служить кормом для песца. Возможно, что на этом пути встретятся препятствия, связанные с климатическими условиями, для борьбы с которыми мы не имеем еще средств.

Второй путь проще. На отдельных участках тундры можно начать в виде опыта подкормку песцов отбросами морского зверобойного промысла, оленеводства и рыболовства.

При дальнейшем развитии этих отраслей хозяйства можно будет охватить подкормкой уже значительные площади.

В малокормные годы имеет смысл отлавливать молодняк и вскармливать его в условиях неволи.

Одной из мер борьбы с эпизоотиями может служить своевременная

«уборка урожая», другими словами, ускорение и усиление промысла в годы высокой численности песка.

Наоборот, в годы, когда песцовая популяция становится малочисленной вследствие недостатка кормов, эпизоотий и других причин,— нужно стараться сохранить возможно больше производителей путем ограничения промысла.

Враги и конкуренты не имеют решающего значения в колебаниях численности песка, и борьба с ними имеет лишь второстепенное значение.

Эпизоотии песка еще очень мало изучены, и мы не знаем еще достаточно эффективных методов борьбы с ними. Между тем эпизоотии уносят огромное количество жертв и играют очень важную роль в колебаниях численности как песка, так и лемминга. Поэтому изучение этих эпизоотий и изыскание методов борьбы с ними имеют очень большое значение.

Итак, увеличение кормовой базы, борьба с эпизоотиями, врагами и конкурентами, рационализация промысла (как охотничьего, так и выкормочного),— вот те основные пути, по которым дальше должна идти научно-исследовательская и производственная работа в области повышения численности песка в природе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Воробьева К. Е., Инструкция для сбора материалов по изучению песка и песцового промысла, 1932.—2. Гофман Э., Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой, ч. II, СПб., 1856.—3. Elton Charles, *Canad. Journ. of Research*, vol. 5, 1931.—4. Куклин С. А., *Уральск. охотник*, № 10, 1927.—5. Он же, *Звери и птицы Урала и охота на них*, 2-е изд., 1938.—6. Парамонов А. А., *Песец и песцовый промысел в СССР*. Материал КЕПС АН СССР, № 74, 1929.—8. Спицын Н. Н., *Отчет Ямальской экспедиции Уральск. обл. зем. управл.*, 1928 (рукопись).—9. Он же, *Уральск. охотник*, № 10, 11, 12, 1931.—10. Формозов А. Н., *Колебания численности промысловых животных*, 1935.

БАТОМЕТР НОВОЙ КОНСТРУКЦИИ

С. И. Рожко-Рожкевич

Днепропетровская научно-исследовательская гидробиологическая станция

В литературе описано большое количество батометров, начиная от простой мееровской бутылки до сложных батометров, применяющихся в океанографических исследованиях. И тем не менее до сих пор нет такого батометра, который отвечал бы всем требованиям гидробиологии. Даже лучшие батометры, как например, батометр Рутнера (Ruttner), Кнудсена (Knudsen), Жуковского и др. удовлетворяют лишь требованиям гидролога и отчасти гидрохимика. Требованиям же гидробиолога ни один из них не удовлетворяет. Дело в том, что во всех конструкциях батометров не устранены ни возможность захвата организмов из верхних слоев воды при погружении, ни перемешивание воды, а цилиндр, сделанный из металла, вследствие затемнения, способствует «убеганию» хорошо плавающих зоопланктеров. Кроме того, все батометры приносят слишком малый объем воды, и это делает их совершенно не пригодными для количественных ловов зоопланктона.

С другой стороны, многочисленные недостатки сетей для количественных ловов планктона всем ясны, и все же они и до сих пор остаются почти единственными приборами, имеющими широкое применение в планктологии. В связи с этим был сделан ряд попыток сконструировать такой планктоноуловитель, который не имел бы недостатков количественных сетей и батометров.

Наиболее удачной конструкцией такого прибора является планктоночерпатель Мюнстер Стром (Münster Strom)¹.

В основном этот аппарат состоит из металлического цилиндра с двумя крышками. Емкость его равняется 20 л. Крышки прибора прикреплены к краям цилиндра так, что в открытом положении они находятся под углом 45° к основанию цилиндра. В стенках цилиндра находятся четыре квадратных сита из тонкой бронзы — два у одного конца и два у другого. Сквозь эти сита происходит фильтрация воды.

Достоинством этого прибора является то, что количественный лов планктона относится к определенному объему воды с определенной глубины. Но в то же время сам автор, отмечая, что прибор работает абсолютно надежно в отношении взрослых Crustacea и больших Rotatoria, пишет: «...какая часть Nauplii и мелких Rotatoria и Protozoa проходит через эти отверстия, еще не установлено». Кроме того, непрозрачность стенок цилиндра прибора способствует «убеганию» хорошо плавающих зоопланктеров из зоны затемненной воды. Понятно, что этот прибор не отвечает также требованиям количественного лова фитопланктона.

Поскольку физические и химические данные при гидробиологических исследованиях получаются всегда для определенной глубины, и

¹ Münster Strom, Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrographie, Bd. 25, 1931.

все анализы фитопланктона тоже относятся к определенному объему и глубине, очевидно, необходимо достичь того же и при количественном учете зоопланктона. Этих результатов можно достичь, применив батометр такой конструкции, при которой возможно было бы избежать всех вышеуказанных недостатков. Попытка решить такую задачу сделана автором настоящей статьи.

Батометр нашей системы показан на рис. 1, 2, 3. Он состоит из стеклянного цилиндра, высота которого равняется 33 см при диаметре

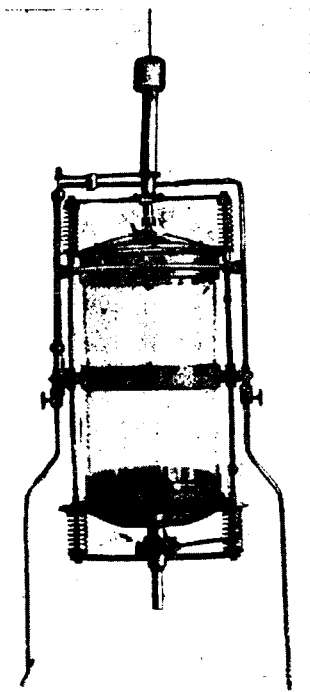


Рис. 1

19,8 см и толщине стенок 5 мм. Верхняя и нижняя крышки прикреплены к стальным стержням так, что в открытом положении батометра они располагаются параллельно продольной оси цилиндра. При ударе «всадика» приподнимается стержень, запирающий и удерживающий стальные стержни с крышками в горизонтальном положении и крышки батометра описывают дугу в 90° . После этого движения вследствие удара спускового стерженька о рамку прибора крышки под действием пружины герметически закрывают цилиндр.

Для выливания воды в нижней и верхней крышках имеются краны. Диаметр нижнего крана рассчитан так, что 10 л воды, взятых батометром, вытекают за 30 секунд при открытом кране верхней крышки. Если же необходимо замедлить скорость вытекания воды, то верхний кран оставляется закрытым; при желании выливать воду очень медленно этого можно достичь и неполным открыванием нижнего крана. Для предохранения прибора от ударов о камни или дно водоема к нему приделаны Т-образные съемные ножи (рис. 1).

Опыт показал, что батометр такой системы удовлетворяет всем требованиям, выдвинутым практикой гидробиологических исследова-

Таблица 1

Глубина в м	0		2		5		10		15		20		25	
	Б ¹	Д ²	Б	Д	Б	Д	Б	Д	Б	Д	Б	Д	Б	Д
Количество зоопланк- теров в 10 л воды	1 037	1 244	1 152	570	1 345	533	1 263	388	1 537	874	1 798	1 044	649	340

¹ Батометр.

² Сетка Дажди.

ний. Так, например, при взятии проб с глубины исключена возможность попадания в пробу организмов из верхнего слоя воды; ненарушение слоя воды гарантирует точность исследования не только в физическом и химическом отношениях, но и в гидробиологическом —

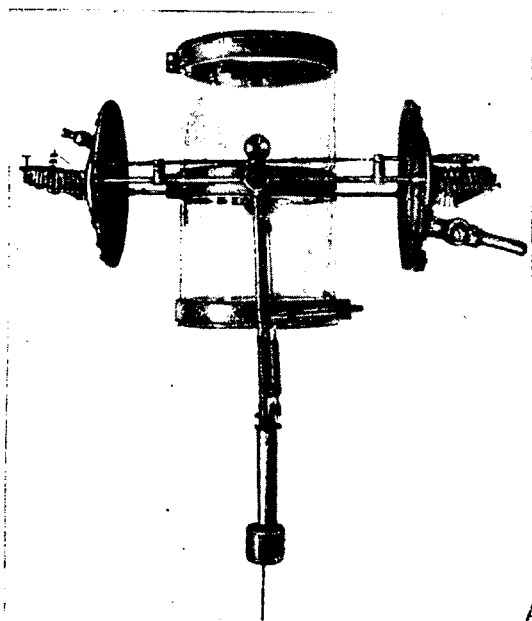


Рис. 2

не разгоняет хорошо плавающих зоопланктеров, а прозрачность цилиндра устраняет «убегание» их из захватываемой массы воды. Это, между прочим, подтверждается тем, что имели место неоднократные случаи лова этим батометром мальков рыб длиной 2—3,5 см, а также были случаи попадания и Mysidae. Прозрачность батометра вполне обеспечивает количественное изучение зоопланктона. Правда, это обстоятельство противоречит данным других исследователей. Так, например, В. М. Рылов¹ считает, что для количественного исследования ракообразных даже очень объемистый батометр за редкими исключениями дает материал слишком скудный.

С целью проверки, автором была собрана серия количественных проб планктона на разных глубинах в одном из пунктов озера им. Ленина (Днепровское водохранилище). Материал собран двумя методами: батометром с процеживанием воды через сетку из газа № 25 и сеткой Джеди, тоже из газа № 25. Суммарные результаты totals проб этих серий помещены в табл. 1.

Из приведенных данных видно, что масса воды в 10 л при надлежащей тщательности взятия дает достаточный материал для количественного определения зоопланктона (в озере Ленина).

Сравнивая количество зоопланктеров, пойманных батометром и сеткой Джеди, необходимо помнить, что высота батометра рав-

¹ В. М. Рылов, Краткое руководство к исследованию пресноводного планктона, Саратов, 1926.

няется 33 см, а сетью облавливался столб воды высотой 0,5 м. Тем не менее эти данные, хотя и мало подходящие для сравнения, все же позволяют судить об утрате организмов при сетяном лове.

Невзирая на целый ряд положительных качеств прибора, необходимо признать, что значительный вес его (10 кг) плюс вес воды (10 кг) представляет известное неудобство применения его при ис-

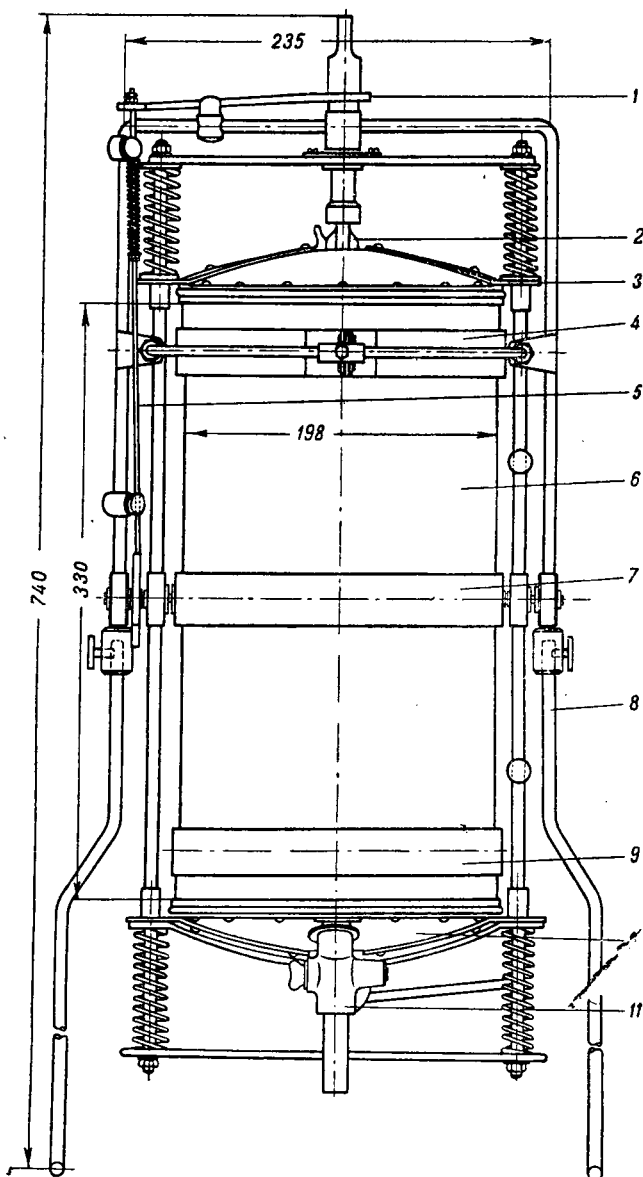


Рис. 3. 1 — спусковой рычаг, 2 — верхний кран, 3 — верхняя крышка, 4 — верхний пояс, 5 — рычаг задерж. крышки в горизонтальном положении, 6 — цилиндр стеклянный, 7 — средний пояс с осью вращения, 8 — предохранительные ножи, 9 — нижний пояс, 10 — нижняя крышка, 11 — кран для спуска воды

следованиях небольших водоемов. Но там, где может быть применена лебедка, работа с ним не представляет никаких затруднений.

К батометру очень легко прикрепить термометр так, как это сделано в батометре Рутнера.

BATOMETRE OF A NEW CONSTRUCTION

By S. I. Roshko-Roshkevitch

Dnepropetrovsk, Scientific Research Hydrobiological Station

Summary

None of the «batometres» described in literature can be regarded as satisfactory for the quantitative trapping of zooplankton.

The present author has constructed a batometre, which, as its application in practice has shown, is perfectly suitable not only for hydrological purposes, but also for hydrobiological ones.

We shall give here an explanation of its photographs and scheme. The main cylinder is made of transparent glass, which prevents the dispersing of zooplankters in the water layer under investigation.

On phot. № 1 the apparatus is shown in its closed state.

On phot № 2 it is in its disclosed state at the moment of the impact of the rider.

On the scheme are shown:

- | | |
|---|--------------------------------------|
| 1. Starting lever | 7. Middle band with axle of rotation |
| 2. Top cock | 8. Protection legs |
| 3. Top cover | 9. Lower band |
| 4. Top band | 10. Bottom cover |
| 5. Lever retaining cylinder covers in horizontal position | 11. Water let out cock |
| 6. Glass cylinder | |
-

О НАЛИЧИИ СЕКРЕТА, ПРЕПЯТСТВУЮЩЕГО СВЕРТЫВАНИЮ
КРОВИ У НАЕМENTERIA COSTATA MÜLLER, 1846

КРАТКОЕ СООБЩЕНИЕ

Л. И. Ш а п о в а л е н к о

Лаборатория общей биологии и зоологии III Московского медицинского
института (зав. лабор.— проф. Щеголев)

Среди веществ, задерживающих свертывание крови, одним из важнейших и наиболее хорошо известных является экстракт, добываемый из слюнных желез пиявок и заключающий в себе гирудин. Гирудин в настоящее время играет большую роль в области гирудинотерапии и применяется при лечении целого ряда заболеваний.

Обычно его получают из слюнных желез медицинских пиявок, относящихся к отряду челюстных пиявок (*Gnathobdellae*) и питающихся кровью главным образом млекопитающих.

Как известно, медицинские пиявки имеют хорошо развитые слюнные (шейные) железы, лежащие в окологлоточной области. Эти железы представляют собой совокупность мелких одноклеточных железок, каждая из которых снабжена длинным выводным протоком, открывающимся на челюстях между зубами. Железы продуцируют секрет, который, стекая по выводным протокам при сосании, попадает в ранку, смешивается с кровью и препятствует свертыванию последней. Благодаря противосвертывающему действию этого секрета, кровь, попавшая в желудок (зоб) пиявки, может сохраняться там в жидком состоянии очень долгое время (до 12 месяцев и более).

Как известно, противосвертывающее действие пиявочного экстракта было открыто Хайкрафтом в 1884 г. После него многие авторы (Якоби, Франц, Бодонг и др.) стали изучать вопросы секреции желез медицинских пиявок и методы получения и очищения гирудина. В результате этих исследований оказалось возможным получать гирудин в виде препарата и даже изготавливать последний фабричным способом. Однако все эти исследования были посвящены почти исключительно медицинской пиявке. Только у немногих авторов (Якоби, Бодонг) мы встречаем попытки получить гирудин у конской пиявки, причем в обоих случаях авторами отмечаются отрицательные результаты¹.

Что касается других пиявок, то никаких исследований по этому вопросу не имеется. Это отмечает и Гертер (Herter, 1936) в своей последней сводке.

¹ Надо думать, что пиявка, обозначенная Бодонгом под именем *Pferdeegel*, является не настоящей конской пиявкой (*Limnatis nilotica*), а так называемой ложноконской (*Haemoris sanguisuga*), питающейся, как известно, не кровью, а мелкими животными, преимущественно дождевыми червями. Трудно предположить, что *Limnatis*, являющаяся гематофагом, была бы совершенно лишена гирудина.

Между тем известно большое число представителей пиявок, которые питаются кровью теплокровных животных и сохраняют всосанную ими кровь долгое время жидкой, подобно медицинской пиявке. К их числу относится хоботная пиявка (*Haementeria costata* Müll.), питающаяся в естественных условиях кровью черепах, но охотно сосущая и кровь птиц, млекопитающих и в частности человека.

Она обладает двумя парами крупных, хорошо развитых слюнных желез, состоящих из групп одноклеточных железок. Наличие этих желез и кровоточивость ранки после укуса гементерий заставили меня предположить, что последние выделяют экстракт, препятствующий свертыванию крови подобно экстракту медицинских пиявок.

Подробное изложение поставленных опытов и полученных на основе их данных будет помещено в другом месте. Здесь я остановлюсь только на главных моментах моей работы.

В качестве основного метода по получению экстракта был взят метод Бодонга, несколько видоизмененный и упрощенный мною, а испытание экстракта производилось по методу Франца. Кровь для опыта бралась у кролика или человеческая, плацентарная. При каждом опыте с гементериями (всего было поставлено около 100 опытов) ставился контрольный опыт с медицинскими пиявками. Все опыты были поставлены на материале, выращенном из яиц в условиях лаборатории. Поставленные опыты показали с полной определенностью, что у гементерий в экстракте слюнных желез присутствует вещество, которое оказывает на кровь различных животных, и в том числе млекопитающих, противосвертывающее действие. Однако сила действия этого вещества у гементерий в 10—12 раз слабее, чем у медицинской пиявки, и не всегда одинакова. Лучшие результаты получаются у тех экземпляров, которые голодали в условиях лаборатории не более 3—4 месяцев. Более длительное голодание (6—10 месяцев) вызывает понижение силы действия экстракта настолько, что в нем не удается обнаружить даже следов противосвертывающего вещества.

С другой стороны, сила противосвертывающей субстанции у гементерий значительно уменьшается и тотчас же после сосания крови. Однако если для опыта взять гементерий, не вполне насосавшихся крови черепахи, а снятых с нее часа через полтора после начала сосания, то у них в слюнных железах можно обнаружить еще большее количество противосвертывающего вещества. Эти наблюдения показывают, что секрет, накопившийся в слюнных железах, постепенно поступает в кровь во время сосания и к концу его в слюнных железах остаются только следы противосвертывающего вещества.

Восстановление нормального количества этого вещества, как показали наблюдения, происходит не ранее 20—25 дней после кормления.

SUR LA PRÉSENCE DE LA SUBSTANCE ANTICOAGULANTE CHEZ L'HAEMENTERIA COSTATA MÜLLER, 1846

COURTE NOTICE

Par Lydie Schapovalenko

И Institut de Médecine de Moscou, Laboratoire de Biologie générale et de Zoologie.
(Directeur professeur G. Stchegolew)

Le travail en question a pour but de montrer si l'extrait des glandes salivaires de l'*Haementeria costata* agit sur le sang des animaux et de l'homme en qualité de substance anticoagulante comme on l'observe chez le *Hirudo*. Une description détaillée des expériences sera donnée ailleurs. Dans cette notice je ne donnerai que des conclu-

sions principales. Le procédé pour obtenir cet extrait avait pour base la méthode de Bodong quelque peu modifiée et simplifiée. L'épreuve de l'extrait s'effectuait d'après la méthode de Franz. On usait pour cette expérience du sang du lapin ou du sang placentaire de l'homme. A chaque expérience avec l'Haementeria on faisait une expérience de contrôle avec le Hirudo medicinalis. Au total on a fait 6 séries d'épreuves (100 épreuves environ). Toutes les expériences, excepté la première série, ont été faites avec le matériel élevé au laboratoire dès l'état de l'oeuf.

Comme résultat du travail nous avons obtenu les données suivantes:

1. L'Haementeria, ainsi que le Hirudo sécrète une substance, qui empêche le sang de se coaguler.
2. L'effet anticoagulant de ce sécret est 10—12 fois plus faible que celui de l'Hirudo.
3. La quantité de ce sécret ou sa force varient selon que l'Haementeria est plus ou moins affamée.
4. La force de l'action du sécret anticoagulant se réduit au minimum à la privation prolongée de la nourriture.
5. La force de l'action du sécret anticoagulant diminue sensiblement aussitôt la nourriture prise.
6. Le renouvellement de la force du sécret chez l'Haementeria s'effectue en un espace de temps plus prolongé que chez le Hirudo.

В ЗООЛОГИЧЕСКОМ ЖУРНАЛЕ, Т. XVIII, ВЫП. 6, 1939 г.

<i>Напечатано</i>	<i>По чьей вине</i>
В статье Мордухай-Болтовского «О годовых изменениях в бэнгосе Тиганрогского залива» рис. 4 помещен на месте и над подписью к рис. 5, а рис. 5 на месте и над подписью к рис. 4.	Техреда

Редактор *акад. С. А. Зернов*

Техн. редактор *Ф. С. Сорина*
Корректор *Е. М. Лидова*

Сдано в набор 17/1 1940 г. Печатно в печати 2/IV 1940 г. Формат 70×105¹/₁₆.
Объем 12¹/₂ п. л. +1 вкл. Уч.-авт. л. 1875. В 1 п. л. 62 000 знаков. Тираж 2960 экз.
Уполн. Главлита РСФСР № А-24022. АНИ № 1861. Зак. 70

18-я типография треста «Полиграфкнига». Москва, Шубинский пер., д. 10

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

	Стр.		P.
Скрябин К. И., К перестройке систематики цестод отряда Cyclophyllidea (цепни)	3	Skryabin K. I., To the Reconstruction of the Taxonomy of Cestods of the Order Cyclophyllidea	12
Шванвич Б. Н., О замечательной имитации сухого листа у бабочек из рода Zaretes	14	Schwanwitsch B. N., On a remarkable dead leaf imitation in Zaretetes, a genus of Nymphalid butterflies	25
Данилевский А. С., Опыт экологического анализа распространения и возможности акклиматизации айлантового шелкопряда (Philosamia cynthia Dr.)	26	Danilevsky A. S., Experiments of the ecological basis of geographical distribution and acclimatisation of Philosamia cynthia Dr.	45
Золотарев Е. X., Лаврова Н. П. и Токарева Л. В., Газообмен куколок китайского дубового шелкопряда, развивающихся без диапаузы и после нее	46	Zolotarev E. C., Lavrova N. P. and Tokareva L. V., The Gas-Exchange of Pupae of the Chinese Oak-Tree silkworm Developing without Diapause and after it	54
Минин Н. В., Сравнительные данные о летальном действии низких температур на гетеро- и гомотермных грызунов	56	Minin N. V., Vergleichende Untersuchungen über die lethale Einwirkung der Temperatur über heterotherme und homöotherme Nagetiere	71
Олифан В. И., Экспериментальные эколого-физиологические исследования над икрой и личинками рыб. I. Влияние солености на ранние стадии развития азовских леща, судака и волжской сельди	73	Oliphant V. I., Contribution to the physiological ecology of the Eggs and Larvae of Fishes. I. The effect of salinity on early developmental stages of Abramis brama L., Lucio-perca lucioperca L. and Caspiolossa volgensis Berg.	97
Пик-Левонтин Э. М. и Хейссин Е. М., Изменчивость инфузорий Balantidium coli из человека и свиньи. I. Наблюдения над изменчивостью в линиях	99	Pick-Levontin E. M. and Heissin E. M., The Variability of Infusoria Balantidium coli from Man and Pig. I. Observations on the variability in clones	117
Потемкина Д. А., Возрастные стадии некоторых Copepoda Черного моря	119	Potemkina D. A., The Age Stages of some Black-Sea Copepoda	125
Баркалова Л. М., Зоопланктон Черного моря у берегов Крыма	126	Barkalova L. M., Zooplankton of the Black-Sea of the shores off the Crimea	132
Карпевич А. и Богорад Г., Потребление корма креветкой Leander adpersus	134	Karpevitch A. and Bogorad G., The Consumption of Food by the Shrimp Leander adpersus	138
Есипов В. К., Ихтиофауна моря бр. Лаптевых	139	Essipov V., The Ichthyofauna of the Brothers Laptev Sea	142
Промптов А. Н., Изучение суточной активности птиц в гнездовый период	143	Promptov A. N., Untersuchung der Tagesaktivität der Vögel während der Nestperiode	158
Цалкин В. И., Материалы к биологии морской свиньи (Phocaena phocaena relicta Abel.) Азовского и Черного морей	160	Zalkin V. I., Some Materials to the Biology of the Porpoise of the Azov and Black Seas	170
Богоров В. Г., К методике исследования планктона в море. Некоторые новые приборы для сбора планктона	172	Bogorov V. G., On the Methods of Plankton investigation in the Sea. Some new apparatus for plankton catches	181
Цецевинский Л. М., Материалы по экологии песца Северного Ямала	183	Czecevinsky L. M., Contribution to the ecology of the polar fox on North Yamal	183
Рожко-Рожкевич С. И., Батометр новой конструкции	193	Roshko-Roshkevitch S. I., Batometre of a new construction	197
Шаповаленко Л. И., О наличии секрета, препятствующего свертыванию крови у Haementeria costata Müller, 1846	198	Schapovalenko Lydie, Sur la présence de la substance anticoagulante chez l'Haementeria costata Müller, 1846	199

Цена 7 руб.-