

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

Т О М **XIX** ВЫП. **3**
VOLUME FASC.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА ★ 1940

Цена 7 руб.

ВНИМАНИЮ

ПОЛУГОДОВЫХ ПОДПИСЧИКОВ

ПОДПИСКА НА

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

на второе полугодие 1940 г.

ДЛЯ НОВЫХ ПОДПИСЧИКОВ ЗАКРЫТА

Для обеспечения бесперебойного получения журнала подписчикам, у которых срок подписки истекает в июне, независимо от места сдачи подписки на первое полугодие, необходимо немедленно перевести стоимость полугодовой подписки 21 руб. исключительно по адресу: Москва, 12, Б. Черкасский пер., 2, Конторе „АКАДЕМКНИГА“, с обязательной припиской на почтовом переводе названия журнала, подробного адреса, срока подписки и № заказа.

Срок и номер заказа Вашей подписки указан на адресном ярлыке бандероли получаемых Вами номеров журнала и в подписной квитанции.

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, иностранные 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; см³; 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 цинкографического 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. ligustica* (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 и указанием, на какой иностранный язык автору желательно сделать перевод.

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. SERNOB (Rédacteur en chef), P. G. DANILTSCHENKO, L. B. LEVINSON

ТОМ XIX
ВЫПУСК 3

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА * 1940

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии МГУ,
редакция Зоологического журнала, тел. 13-00, доб. 1-27.

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ЕСТЕСТВЕННОМУ ОТБОРУ
У ПРОСТЕЙШИХ

IV. НАБЛЮДЕНИЯ НАД СТАБИЛИЗИРУЮЩИМ ОТБОРОМ В КУЛЬТУРАХ
СОЛОНОВАТОВОДНЫХ ИНFUЗОРИЙ РОДА *EUPLOTES*

Г. Ф. Гаузе

Лаборатория экологии Института зоологии МГУ

1. Типы скрещивания у инфузорий

При наших исследованиях по естественному отбору у простейших нам часто приходится прибегать к конъюгации инфузорий, принадлежащих к различным «типам скрещивания». Этим методом воспользовалась Н. П. Смараглова (1940) при работе с *Paramecium bursaria*, и этот метод также широко применяется и в настоящем сообщении о работе, произведенной с инфузориями рода *Euplotes*. Наша методика в значительной степени основана на результатах новейших исследований Дженнингса (Jennings, 1938) и его учеников. Это направление исследований не было еще освещено в советской зоологической литературе, и в связи с этим мы дадим здесь краткий обзор этих работ, чтобы облегчить тем самым изложение результатов наших собственных экспериментальных исследований.

Тот факт, что не всякая пара особей данного вида инфузорий может вступить в конъюгацию друг с другом, установил еще Мопс (Maupas, 1889) в своем знаменитом исследовании, опубликованном 50 лет назад. Он думал, что все дело здесь сводится к родству: близкородственные особи не конъюгируют друг с другом, тогда как более отдаленные родственники легко вступают в конъюгацию. Это истолкование наблюдавшихся им фактов оказалось неверным. Соннеборн (Sonneborn, 1938) и Дженнингс (1938) показали, что каждый вид инфузорий дифференцирован на различные группы или типы, названные ими «типами скрещивания». Особи, принадлежащие к одному и тому же типу, не конъюгируют друг с другом. Если же поместить вместе особей, принадлежащих к различным типам, то они вступают в конъюгацию. Особенно отчетливо это удается наблюдать у *Paramecium bursaria*. Если в одной баночке вывести чистую культуру, принадлежащую к определенному «типу скрещивания», а в другой баночке вывести чистую культуру особей другого типа и затем слить их друг с другом, то можно наблюдать замечательно интересную картину. Инфузории мгновенно слипаются друг с другом и образуют плотные комки, состоящие из нескольких десятков особей. Через несколько часов эти комки распадаются на отдельные парочки конъюгантов. Принципиально та же самая картина имеет место и у других видов инфузорий с некоторыми второстепенными отличиями. Так, например, у *Euplotes* реакция слипания перед конъюгацией протекает не так бурно, как у *P. bursaria*, и требует нескольких часов [Кимбалл (Kimball, 1939)].

Методика работы состоит в том, что из природных условий изолируется по одной инфузории определенного вида из разных мест, и эти особи затем культивируются в виде чистых культур — штоков. В штоках такого вида, как *P. bursaria*, обычно (об исключениях будет сказано ниже) не наблюдается конъюгации особей. Если же различные штоки сливать друг с другом попарно во всевозможных комбинациях, то легко можно обнаружить слипание и конъюгацию в некоторых из таких комбинаций. Этим путем обычно и устанавливают принадлежность данной пары штоков к тому же самому или же к различным типам скрещивания.

Наиболее обширное и интересное исследование над факторами, определяющими принадлежность инфузорий к определенному типу скрещивания, было произведено Соннеборном при работе с *Paramecium aurelia* (Соннеборн, 1939). Мы изложим здесь вкратце результаты, полученные Соннеборном.

У *P. aurelia* потомство отдельной особи, как правило, не конъюгирует друг с другом до тех пор, пока не произошло реорганизации ядра. Если же поместить вместе потомков некоторых различных особей, то тотчас же можно наблюдать слипание и конъюгацию. Разумеется, что во всех этих случаях сохраняет свою силу общее физиологическое условие конъюгации: инфузории не должны перекармливаться. Лучше всего конъюгируют особи, только что исчерпавшие запасы пищи в культуре.

Вегетативное потомство одной особи, среди которого конъюгация не имеет места, было названо Соннеборном (1939) к а р и о н и д о й. Две карпонида, которые не конъюгируют внутри себя, но конъюгируют при сливании друг с другом, принадлежат к различным т и п а м с к р е щ и в а н и я. У *P. aurelia* обычно наблюдаются карпонида двух типов, обозначаемые как тип I и тип II. Для того чтобы определить тип скрещивания любой неизвестной карпонида, необходимо смешать ее со стандартными культурами типов I и II. Если испытываемая карпонида будет конъюгировать с типом I, но не будет конъюгировать с типом II, то это значит, что она сама принадлежит к типу II. Тип скрещивания карпонида, следовательно, противоположен тому типу, с которым она конъюгирует.

Потомство отдельной особи, изолированной из природы, будет называться штоком. Как мы уже отмечали, у *P. bursaria* практически всегда будет сохраняться принадлежность данного штока к одному определенному типу скрещивания (Дженнингс, 1939). Однако у *P. aurelia* наблюдается более сложная картина. После реорганизации ядра при первом же эндомиксисе после изоляции данный шток становится неоднородным. Соннеборн исследовал 36 штоков, изолированных из различных мест Соединенных штатов Америки. Из них у 30 штоков, через некоторое время после изоляции, внутри каждого штока можно было обнаружить карпонида, принадлежащие к двум противоположным типам скрещивания. Остальные же 6 штоков состояли из представителей одного определенного типа скрещивания, как это было установлено путем многократной изоляции и испытания нескольких сотен карпонида.

В процессе дальнейшей работы Соннеборн попытался разрешить следующий вопрос: одинаковы ли два противоположных типа скрещивания у различных штоков? Например, шток А при культивировании распадается на 2 типа скрещивания — тип I и тип II, которые охотно конъюгируют друг с другом. Шток F также распадается на два типа скрещивания, дающих конъюгацию между собой и не конъюгирующих внутри себя. Как же эти два типа скрещивания штока F будут относиться к двум типам скрещивания штока А? Здесь наблюдается любопытная картина. У некоторых штоков типы скрещивания оказываются идентичными. Так, например, тип I у штока С не конъюгирует с типом I штока А и охотно конъюгирует с типом II штока А. Следовательно, здесь два различных штока, А и С, распадается на те же самые типы скрещивания — I и II. Но, например, у упомянутого нами штока F оба противоположных типа скре-

щивания не конъюгируют ни с типом I, ни с типом II штока А. Следовательно, шток F будет принадлежать к другой группе штоков, так как он не способен вступить в конъюгацию ни с одним из двух противоположных типов скрещивания, на которые распадается шток А. При исследовании большого числа штоков Соннеборном было обнаружено, что в составе вида *P. aurelia* можно отметить три четко выраженные группы штоков, не конъюгирующих друг с другом ни в каких комбинациях (табл. 1).

Т а б л и ц а 1. Конъюгация у *P. aurelia* по Соннеборну (1939)

Группа или подвид	Типы скрещи- вания	Группа или подвид					
		1		2		3	
		I	II	III	IV	V	VI
1	I . .	-	+	-	-	-	-
	II . .	+	-	-	-	-	-
2	III . .	-	-	-	+	-	-
	IV . .	-	-	+	-	-	-
3	V . .	-	-	-	-	-	+
	VI . .	-	-	-	-	+	-

Значок + здесь указывает на наличие конъюгации, а значок — на отсутствие таковой. В пределах каждой группы штоков имеет место нормальная конъюгация при сливании карионид, принадлежащих к различным типам скрещивания. Так, например, первая группа штоков распадается на два противоположных типа скрещивания — I и II. Вторая группа штоков состоит из двух типов скрещивания — III и IV. Наконец, в состав третьей группы штоков входят типы скрещивания V и VI, которые охотно конъюгируют друг с другом.

Однако инфузории, принадлежащие к различным группам, не могут вступить в половую реакцию друг с другом ни в какой комбинации. Невозможность скрещивания их друг с другом можно рассматривать как выражение половой изоляции. На основании этого Соннеборн рассматривает эти группы как подвиды в пределах вида *P. aurelia*. Очень жаль, что Соннеборн не указывает географического происхождения исследованного им материала, — его штоки были изолированы из самых различных мест Соединенных штатов Америки. Вообще вся проблема географической закономерности во внутривидовой изменчивости у простейших была оставлена американскими исследователями без всякого внимания. Однако как раз здесь можно было искать разгадки сущности наблюдавшихся ими внутривидовых групп.

Любопытно, что 3 подвида *P. aurelia*, установленные Соннеборном, отличаются друг от друга в отношении температурных условий конъюгации. Подвид 1, с типами скрещивания I и II, конъюгирует в любое время дня при любой температуре от 9 до 32°. Подвид 2, с типами скрещивания III и IV, конъюгирует только при температуре ниже 25° (лучше ниже 20°) и только между 6 час. вечера и 10 час. утра. Подвид 3, с типами скрещивания V и VI, конъюгирует только при температуре ниже 28°, лучше ниже 24°. Эти данные показывают, что подвид 1 является наиболее теплолюбивым, а подвид 2 наиболее холодолюбивым. Подвид 3 по этому признаку занимает промежуточное положение. Здесь следует еще раз отметить, что эколого-географическая сторона этой интересной внутривидовой дифференцировки у *P. aurelia* освещена американскими исследователями совершенно недостаточно.

Весьма интересны данные Соннеборна о наследовании типов скрещивания у *P. aurelia*. Эта часть работы была проведена только с первым подвигом *P. aurelia*. Здесь следует отдельно рассмотреть: 1) штоки, выпадающие при культивировании на два типа скрещивания; 2) штоки, постоянно сохраняющие принадлежность к одному определенному типу скрещивания; 3) гибриды между этими двумя породами штоков.

В штоках, содержащих два типа скрещивания, эти последние строго передаются по наследству в пределах кариониды, т. е. при вегетативном размножении.

При конъюгации наблюдается следующее. Некоторые эксконъюганты сохраняют принадлежность к одному определенному типу скрещивания, другие эксконъюганты сохраняют принадлежность к противоположному типу скрещивания. Наконец, у третьих эксконъюгантов тип скрещивания расщепляется после первого деления, следующего за расхождением конъюгантов, соответственно на типы I и II.

Такая же картина имеет место и в случае реорганизации ядра без оплодотворения. Соннеборн считает спорным представление Вудрефа и Эрдмана о цитологической стороне эндомиксиса, и поэтому избегает этого последнего термина. Здесь часть особей дает потомство типа I, часть особей потомство типа II, а у некоторых особей тип скрещивания расщепляется после первого деления, следующего за формированием нового ядерного аппарата.

Следовательно, наследование типа скрещивания оказывается в общем одинаковым после конъюгации и после эндомиксиса. Очевидно, что поступление ядерного материала из другой особи не влияет на наследование этого признака. Отсюда следует, что определение типа скрещивания зависит от какого-то процесса, общего для конъюгации и для ядерной реорганизации без оплодотворения. Следующие наблюдения Соннеборна позволили ему разгадать детерминацию типа скрещивания. При первом делении, следующем за расхождением конъюгантов, каждая особь получает по одному из тех двух новых макроукулеусов, которые образовались после реорганизации ядра. Не определяется ли тип скрещивания именно макроукулеусом?

Наблюдение над одним аномальным штоком позволило ответить на этот вопрос положительно. У этого штока расщепление типа скрещивания часто наблюдалось не после первого, а после второго деления, следующего за расхождением конъюгантов. Если макроукулеус действительно определяет тип скрещивания, то тогда у особей этого штока после реорганизации ядра должно быть больше чем два новых макроукулеуса. Это обстоятельство и должно приводить к расщеплению типа скрещивания не после первого, а после второго послеконъюгационного деления. Действительно, цитологическое исследование показало, что 20% особей этого штока после реорганизации ядра содержит больше чем два новых макроукулеуса.

Следующие количественные соотношения наблюдаются при нормальной передаче типа скрещивания по наследству. Если половина карионид принадлежит к типу I, а другая половина к типу II, то при скрещивании их друг с другом 25% новых карионид будет принадлежать к типу I, 25% к типу II, а у остальных 50% тип скрещивания расщепится вслед за первым делением после реорганизации ядра. Таким образом соотношение между частотой трех возможных случаев передачи типа скрещивания по наследству определяется законами случайного распределения макроукулеусов.

Что касается таких штоков, которые при культивировании постоянно сохраняют принадлежность к одному определенному типу скрещивания, то здесь имеют место более простые соотношения. Конъюгация в пределах такого штока оказывается невозможной. При эндомиксисе никогда не происходит расщепления типа скрещивания. Шток типа I всегда сохраняет свою принадлежность к типу I.

Далее интересно рассмотреть гибридов между штоками, содержащими только тип I, и штоками, распадающимися при культивировании на два типа скрещивания — I и II (мы можем называть их для краткости однотипными и двутипными штоками).

У 149 пар гибридов таких штоков все кариониды, полученные из эксконъюгантов, оказались двутипными. Следовательно, двутипное состояние доминирует здесь над однотипным. Если родительские штоки отличаются одной парой генов, то двутипный родительский шток можно обозначить через AA, однотипный родительский шток через aa, и первое поколение гибридов через Aa.

Гибриды Aa были затем скрещены с рецессивными родителями aa. На основании закона Менделя можно ожидать, что половина потомства будет обладать генотипом Aa и будет двутипной, а другая половина потомства будет однотипной (aa). Опыт показал, что от 158 пар конъюгантов получается следующее потомство: у 81 пары конъюгантов каждый эксконъюгант дал две двутипные кариониды, а у 77 парочек конъюгантов каждый эксконъюгант дал по две однотипные кариониды.

Гибриды Aa были также скрещены между собой и получено 120 парочек конъюгантов. Из них у 88 парочек каждый эксконъюгант дал двутипные кариониды, а у остальных 32 парочек каждый эксконъюгант дал однотипные кариониды. Эти цифры очень близки к ожидаемому менделевскому отношению трех доминантов на одного рецессива. Изложенные нами работы Соннеборна представляют собой ясное доказательство того, что наследование типа скрещивания у простейших подчинено законам Менделя.

До настоящего времени типы скрещивания и передача их по наследству обследованы у следующих инфузорий: *P. aurelia* (Соннеборн, 1939), *P. bursaria* (Дженнингс, 1939), *P. caudatum* [Гильман (Gilman, 1939)], *P. multimicronucleatum* [Гизе (Giese, 1939)] и *Euplotes* (Кимбэл, 1939). Новые факты, установленные в этих работах, значительно облегчают исследование закономерностей естественного отбора в популяциях простейших.

2. Задачи исследования

Основной вывод трех предшествующих исследований этого цикла работ, посвященного изучению естественного отбора у простейших, состоял в том, что при приспособлении инфузорий к постепенному повышению солености среды наблюдается сильная отрицательная зависимость между приспособляемостью и исходной приспособленностью. При этом как раз приспособляемость приобретает решающее значение в процессе естественного отбора. В смешанных популяциях переживают такие линии инфузорий, которые обладают большой приспособляемостью и небольшой исходной приспособленностью.

Эти наблюдения заставили нас отказаться от некоторых рассуждений эволюционистов по поводу того, что приспособляемость (образование адаптивных модификаций) и приспособленность обычно суммируются друг с другом (Гаузе, 1940). Однако мы тотчас же должны отметить принципиальное различие между изменчивыми и относительно устойчивыми условиями внешней среды, к которым приспособляется организм. Очевидно, что в наших опытах условия существования постепенно изменялись, так как соленость среды все время повышалась. В этих условиях переживали линии, обладающие большой приспособляемостью в сочетании с малой врожденной приспособленностью, и погибали формы, обладающие большой врожденной приспособленностью в сочетании с малой приспособляемостью. Переживающие линии могут быть охарактеризованы как неспециализированные, но пластичные, тогда как те линии, которые исчезают из популяции, обладают специализацией в сочетании с ослабленной пластичностью. Таким образом в наших опытах с внутривидовым отбором было получено экспериментальное подтверждение важ-

ной эволюционной закономерности, которую подметил еще американский палеонтолог Коп в 1896 г.: в меняющихся условиях существования специализированные формы погибают в результате своей ослабленной пластичности. Экспериментальное изучение внутривидовой эволюции позволяет, следовательно, вскрыть те же самые закономерности, что и палеонтологическое изучение филогенеза больших систематических групп. Вот лишнее подтверждение справедливости дарвиновского положения о том, что микро- и макроэволюция подчиняются тем же самым закономерностям.

В случае приспособления организма к новым, но относительно устойчивым условиям внешней среды теоретически можно ожидать проявления действия «стабилизирующего отбора» (Шмальгаузен, 1939). Под стабилизирующим отбором следует понимать наследственное закрепление неко-

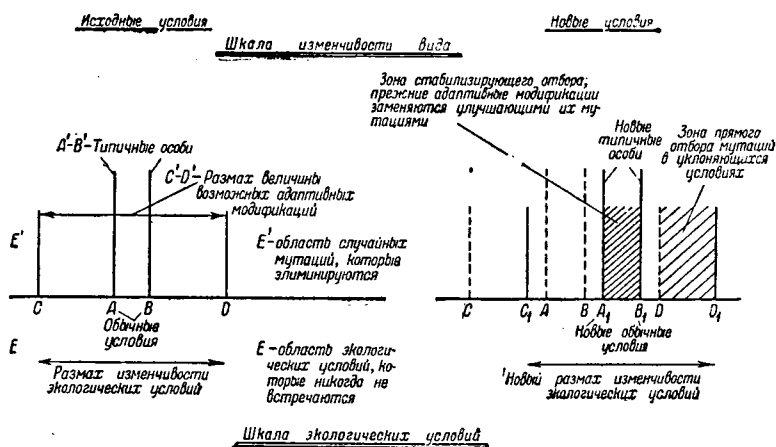


Рис. 1. Соотношение между стабилизирующим отбором и прямым естественным отбором при изменении условий существования (по Шмальгаузену, 1939, изменено).

торых адаптивных модификаций в результате естественного отбора похожих на них мутаций, усиливающих и улучшающих их внешнее выражение. Как отмечает Шмальгаузен, мысль о возможности такого рода отбора не нова, подобно многим другим мыслям общего характера о закономерностях эволюции. По крайней мере она была высказана еще Ллойдом Морганом в 1896 и Болдуином в 1902 гг.

Интерес работ Шмальгаузена состоит в том, что он попытался более ясно теоретически рассмотреть место и значение стабилизирующего отбора среди других форм естественного отбора. На рис. 1 нами, в несколько измененном виде, представлены теоретические соображения о соотношении стабилизирующего и прямого отбора, которые были высказаны Шмальгаузенем (1939). В исходной обстановке, в обычных условиях существования, можно встретить типичных особей данного вида (AB). Однако время от времени экологические условия выходят за пределы обычных колебаний, и организм реагирует на такие отклонения образованием адаптивных модификаций. Способность к образованию адаптивных модификаций рассматривается здесь не как изначальное свойство живых существ, а как результат естественного отбора определенных способов реагирования, выгодных организму. Вследствие такого взгляда на природу адаптивных модификаций можно сказать, что в области экологических условий, с которыми организм никогда не встречался в своей предшествующей истории (за пределами CD), он не будет в состоянии образовывать никаких адаптивных модификаций. Время от времени будут появляться мутации,

случайно пригодные для жизни в таких условиях, но они будут погибать, не находя подходящей обстановки для своего развития.

В случае относительно небольшого изменения условий существования, представленного на правой половине рис. 1, можно отметить следующее. Новые обычные условия, A_1B_1 , будут соответствовать прежним уклоняющимся условиям, в которых возможно образование адаптивных модификаций (в пределах зоны BD). Новые типичные особи будут теперь представлены прежними адаптивными модификантами. Так как приспособленность этих модификантов может быть еще значительно повышена путем естественного отбора мутаций, усиливающих и улучшающих их фенотипическое выражение, то в зоне новых обычных условий A_1B_1 и будет происходить «стабилизирующий отбор». Иными словами, генотипический состав популяции будет перестраиваться таким образом, что адаптивные модификации будут заменяться улучшающими их мутациями.

Разумеется, что такой стабилизирующий отбор возможен только при относительно устойчивой среде, так как, согласно нашим экспериментальным данным, в условиях внешней среды, постепенно меняющейся в одном определенном направлении, даже частичная генотипическая фиксация адаптивных модификаций обычно оказывается невыгодной.

Наконец, если в новых условиях экологические факторы будут иногда уклоняться за пределы имевших место ранее колебаний (DD_1), то в этих случаях будет происходить прямой естественный отбор случайно приспособленных мутаций, так как адаптивные модификации в таких крайних условиях существования уже не могут образовываться в связи с отсутствием для этого исторических предпосылок.

Таким образом можно теоретически представить себе стабилизирующий отбор как один из частных случаев естественного отбора. В самом деле, если у приспособляющихся особей происходит образование адаптивной модификации, и если новые условия внешней среды настолько устойчивы, что генотипическая стабилизация этой модификации, усиливающая ее внешнее выражение в данных специфических условиях, действительно полезна, то мы можем ожидать действия стабилизирующего отбора.

Проблема стабилизирующего отбора нуждается в конкретном исследовании на фактическом материале. В настоящем сообщении описываются результаты, полученные при изучении солоноватоводных инфузорий рода *Euplotes*.

3. М а т е р и а л и м е т о д и к а

Беспозвоночные, обитающие в солоноватых водах, неоднократно служили объектом изучения приспособительных изменений. Особенно широкую известность приобрели работы Шманкевича (1875). Ему удалось показать, что солоноватоводный рачок *Artemia salina*, живущий в соленых лужах и лиманах в окрестностях г. Одессы¹, при воспитании в более пресной воде вырабатывает признаки, сближающие его с пресноводным жаброногом *Branchipus stagnalis*. Эти наблюдения были в дальнейшем подтверждены Гаевской (1916). Работа Шманкевича часто приводится как пример параллелизма модификационной и наследственной изменчивости (Шмальгаузен, 1939). В дальнейшем Гаевской (1925) были также описаны интересные приспособительные изменения у солоноватоводных инфузорий, связанные с изменением солёности среды. Солоноватоводные инфузории представляют собой вполне подходящий материал для исследования закономерностей стабилизирующего отбора.

Материалом для настоящей работы послужили инфузории рода *Euplotes*, которые были собраны мной в окрестностях Одессы в 1939 г. в тех же водоемах, в которых добывал материал для своих исследований и Шманкевич². В окрестностях Одессы мной были обнаружены следующие виды рода *Euplotes*. В пресноводном Дюковском пруде обитает крупная ребристая форма *E. patella* Müll. (длина тела 120—130 μ).

¹ В окрестностях г. Одессы *Artemia salina* является типичной эвригалинной формой, и мы находили ее как в самых соленых, так и в почти пресных водоемах.

² Автор выражает благодарность доценту биологического факультета Одесского университета Г. И. Коноплеву за содействие при сборании экспериментального материала.

Следует отметить, что систематика *E. patella* недостаточно проработана, и этот сборный вид, согласно Калю (1932), включает в себя довольно большое число разнообразных форм. В Хаджибейском лимане с соленостью 2,5% доминирующей формой оказался *E. vannus* Müll. (длина тела около 110 μ), характерный для Черного и Средиземного морей. Наконец, в условиях еще более высокой солености (4%) в Куяльницком лимане обитает более мелкий *E. elegans* Kahl. (длина тела около 65 μ).

Мы можем, таким образом, отметить совершенно закономерное уменьшение величины тела у видов рода *Euplotes* при переходе от пресной воды к более соленой в такой последовательности: *E. patella* > *E. vannus* > *E. elegans*. Этот ряд, очевидно, отражает наследственные различия в величине тела, выработавшиеся в связи с особенностями условий существования отдельных видов.

Наибольшее число наших опытов было поставлено с *E. vannus*, и в связи с этим мы остановимся здесь более подробно на условиях обитания этого вида в природе. Хаджибейский лиман, в котором живет *E. vannus*, представляет собой огромный водоем около 33 км длиной и 2,5 км шириной. Вода этого лимана по своему составу очень близка к воде Черного моря. Соленость Хаджибейского лимана на протяжении последних 70 лет была довольно устойчивой, как это видно из табл. 2.

Таблица 2. Соленость Хаджибейского лимана (по Бурксеру, 1928)

Г о д	1871	1893	1896	1913	1918	1919	1921	1924	1926	1927
Соленость, ‰ . .	6,1	4,4	6,3	4,7	4,9	5,1	6,2	5,7	5,9	6,1

Сезонные колебания солености в Хаджибейском лимане, по данным Бурксера (1928), не превышают 2%. Нами был взят материал из Хаджибейского лимана осенью 1939 г. после необычно длительного периода дождей, в результате которых вода в лимане оказалась распресненной и крепость солей составляла всего 2,5%. Мы имеем, таким образом, известные основания утверждать, что экспериментальное повышение концентрации солей от 2,5 к 5% должно представлять для такого обитателя Хаджибейского лимана, как *E. vannus*, экологическое изменение обычного порядка, с которым этот вид часто встречался и раньше, в то время как дальнейшее распреснение будет воздействием необычного порядка, не имеющим прецедента в предшествующей истории этой морской инфузории.

Условия культивирования *Euplotes* в лаборатории были следующими. Отдельные особи, взятые из природы, промывались в искусственной солевой среде и отсаживались поодиночке в солевые растворы с пищей, где они и давали начало чистым культурам — штокам. Солевые растворы готовились на бидистиллированной воде с химически чистыми препаратами солей. Крепость исходного солевого раствора составляла 10% (NaCl — 8,80 г, MgSO₄ — 0,92, KCl — 0,20, CaCl₂ — 0,08 г, H₂O до 100 см³). Из этого исходного раствора готовился 2,5%-ный раствор для культивирования *E. vannus* и 0,025%-ный раствор для культивирования *E. patella*. Пищей для инфузорий служили дрожжи *T. utilis* и бактерии *V. subtilis*, выращиваемые на твердой среде и вносимые платиновой петлей в солевые растворы. Инфузории ежедневно подкармливались и через каждые 3—4 дня переводились в свежие растворы. Эти условия культивирования оказались вполне подходящими для обоих изученных нами видов рода *Euplotes*.

Если несколько капель массовой дикой культуры *E. vannus*, взятой прямо из Хаджибейского лимана, поместить на стекло с углублением и оставить во влажной камере при 18°, то через несколько дней, после исчерпания запасов пищи, можно наблюдать конъюгацию в культуре. В отличие от парамеций, в популяциях *E. vannus* наблюдается значительная изменчивость величины тела, и при этом часто можно наблюдать конъюгацию крупных особей с мелкими. Очевидно, что типы скрещивания здесь отличаются также и по своей величине.

Несколько сот конъюгирующих парочек было изолировано нами на стеклах с углублениями в искусственной питательной солевой среде. Смертность после конъюгации здесь настолько значительна, что лишь с трудом удается найти такие парочки, у которых оба эксконъюганта дают вполне жизнеспособные линии. Далее, при скрещивании таких жизнеспособных линий друг с другом в некоторых комбинациях получается такое потомство, которое погибает в 100% случаев в результате каких-то летальных комбинаций наследственного материала. Эти любопытные явления были недавно описаны в литературе Ковном (Cohen, 1934) для *E. patella*.

Несмотря на все эти затруднения, путем многократной изоляции отдельных конъюгирующих парочек и вторичной изоляции эксконъюгантов, нами был в конце концов получен ряд штоков, дающих безотказную конъюгацию при сливании их друг с другом и не конъюгирующих при культивировании их в чистых культурах. Для сливания лучше всего брать штоки, недавно исчерпавшие запасы пищи, и сливать их друг с другом около 2 час. дня при 16—18°. Тогда к 8 час. вечера можно обнаружить массовую конъюгацию в слитых культурах.

4. Приспособление *Euplotes patella* к повышению солености среды

Параллелизм ненаследственных адаптивных модификаций с наследственными различиями между отдельными видами можно ясно видеть на примере приспособления пресноводной формы *E. patella* к повышению солености среды. Три линии этого вида — № 1, № 2 и № 3 — были переведены из исходной солености 0,025 в 0,1%, через 4 дня они были пересажены в 0,2% и так далее, пока через 32 дня соленость среды не достигла 1%. В этих условиях инфузории культивировались еще 18 дней, а затем были подвергнуты измерению. Перед измерением *Euplotes* фиксировались в небольшой капле жидкости из культуры над парами осмиевой кислоты и тотчас же измерялись под микроскопом при помощи окуляр-микрометра. В качестве признаков бралась максимальная длина и максимальная ширина, что не представляет затруднений, так как *Euplotes* обладают плоским эллиптическим телом. Результаты измерений представлены в табл. 3.

Таблица 3. Влияние повышения солености среды на размеры пресноводного *E. patella*. Длина и ширина тела выражены в делениях окуляр-микрометра. Цена деления равна 3,45 μ .

Признак	Линия 1		Линия 2		Линия 3	
	пресные	1%	пресные	1%	пресные	1%
Длина тела	37,48 \pm 0,27	34,23 \pm 0,33	37,23 \pm 0,40	35,13 \pm 0,41	37,79 \pm 0,32	34,64 \pm 0,34
Ширина тела	23,96 \pm 0,17	20,35 \pm 0,25	24,00 \pm 0,22	21,75 \pm 0,25	23,44 \pm 0,17	21,18 \pm 0,19

Во всех случаях было измерено по 25 особей. Мы можем отметить значительное уменьшение размеров тела у пресноводных *E. patella* при культивировании их в более соленой воде. Особенно отчетливо это уменьшение размеров тела выявляется при расчете площади тела *Euplotes*. Для этого расчета мы можем воспользоваться формулой площади эллипса, так как по форме *Euplotes* напоминает эллипс. Оказывается, что у линии 1 площадь тела при повышении солености уменьшается на 22,2%, у линии 2 на 14,4% и у линии 3 на 17,2%.

Следовательно, при повышении солености среды пресноводный вид *E. patella* дает адаптивную модификацию, приближающую его к более мелким морским видам этого рода. Для образования такой адаптивной модификации имеются значительные исторические основания: мы знаем, что пресноводные виды рода *Euplotes* произошли от морских видов, и следовательно, в своей прежней истории они, несомненно, подвергались действию повышенной солености среды.

5. Приспособление *Euplotes vannus* к повышению солености среды до 5%

Euplotes vannus, культивируемый нами при солености 2,5%, без труда выдерживает внезапный перенос в 5%-ную соленость. Мы уже видели выше, что история Хаджибейского лимана, в котором обитает эта инфузория, позволяет обнаружить корни такого своеобразного поведения.

В опытах с *E. vannus* мы работали с четырьмя линиями этого вида. Первая пара линий: 7a (мелкая) и 7b (крупная) охотно конъюгируют друг с другом и не конъюгируют внутри себя. Если отсадить 100 конъюгирующих парочек этих двух линий, то в среднем 22 парочки оказываются жизнеспособными (22%) и дают 44 жизнеспособных линии. Вторая пара линий: 10a (крупная) и 10b (мелкая). Диморфизм в этом случае выражен

менее резко. Условия конъюгации те же самые. Однако гибель при конъюгации здесь несколько больше, так как 100 конъюгирующих парочек дают в среднем только 16 жизнеспособных линий.

Таблица 4. Размеры *E. vannus* в различных условиях через 20 дней после начала опыта. N (число особей)=50. (M—средняя величина признака, C%—коэффициент изменчивости)

Номер линии	Признак	Характеристика	2,5%-ная соленость	5%-ная соленость	1%-ная соленость
7a	Длина тела	M ± P. E.	26,10 ± 0,14	26,54 ± 0,16	26,40 ± 0,15
7a	» »	C% ± P. E.	5,10 ± 0,34	6,53 ± 0,44	6,10 ± 0,41
7a	Ширина »	M ± P. E.	15,12 ± 0,12	14,52 ± 0,12	14,80 ± 0,12
7a	» »	C% ± P. E.	8,60 ± 0,58	8,98 ± 0,60	8,25 ± 0,56
7b	Длина »	M ± P. E.	31,14 ± 0,14	29,64 ± 0,15	30,52 ± 0,17
7b	» »	C% ± P. E.	4,63 ± 0,31	5,20 ± 0,35	5,93 ± 0,40
7b	Ширина »	M ± P. E.	18,84 ± 0,12	17,73 ± 0,14	17,86 ± 0,14
7b	» »	C% ± P. E.	6,70 ± 0,45	8,14 ± 0,55	8,45 ± 0,57
7ab	Длина »	M ± P. E.	—	27,72 ± 0,21	30,82 ± 0,16
7ab	» »	C% ± P. E.	—	7,95 ± 0,54	5,60 ± 0,38
7ab	Ширина »	M ± P. E.	—	15,50 ± 0,16	18,02 ± 0,14
7ab	» »	C% ± P. E.	—	11,00 ± 0,74	8,00 ± 0,54
10a	Длина »	M ± P. E.	26,35 ± 0,15	24,52 ± 0,14	27,56 ± 0,30
10a	» »	C% ± P. E.	6,08 ± 0,41	6,04 ± 0,41	11,45 ± 0,77
10a	Ширина »	M ± P. E.	15,44 ± 0,12	13,30 ± 0,10	14,70 ± 0,10
10a	» »	C% ± P. E.	8,42 ± 0,57	7,90 ± 0,53	6,80 ± 0,46
10b	Длина »	M ± P. E.	25,33 ± 0,15	24,60 ± 0,13	27,56 ± 0,21
10b	» »	C% ± P. E.	6,10 ± 0,41	5,73 ± 0,39	7,98 ± 0,54
10b	Ширина »	M ± P. E.	14,44 ± 0,11	12,96 ± 0,12	17,28 ± 0,19
10b	» »	C% ± P. E.	8,19 ± 0,55	9,41 ± 0,64	11,70 ± 0,79
10ab	Длина »	M ± P. E.	—	23,52 ± 0,25	28,98 ± 0,16
10ab	» »	C% ± P. E.	—	11,20 ± 0,76	5,78 ± 0,39
10ab	Ширина »	M ± P. E.	—	12,72 ± 0,15	15,96 ± 0,11
10ab	» »	C% ± P. E.	—	15,70 ± 1,06	7,40 ± 0,50

Результаты наших опытов представлены в табл. 4. Через 20 дней после помещения отдельных линий *E. vannus* в 5%-ную соленость было измерено по 50 особей каждой линии и вычислены средняя длина и ширина тела, а также вероятная ошибка (P. E.) и коэффициент изменчивости (C%) этих признаков. Одновременно измерялись особи из 2,5%-ной солености, воспитывавшиеся при совершенно одинаковых прочих условиях существования в термостате при 18°. Вычисляя попрежнему площадь тела, мы можем отметить, что в 5%-ной солености во всех линиях *E. vannus* наблюдается уменьшение площади тела по сравнению с 2,5%-ной соленостью. При этом у линии 7a площадь тела уменьшается на 2,2%, у 7b на 9,9%, у 10a на 20,1% и у 10b на 12,5%. Мы можем рассматривать эти изменения как несомненные адаптивные модификации, приближающие *E. vannus* к видам, обитающим в более соленых водоемах.

Теперь мы имеем все основания для постановки основного опыта. Какие коррективы в приспособление *E. vannus* к 5%-ной солености среды будут вноситься естественным отбором случайных наследственных изменений, возникающих в процессе приспособления? Для разрешения этого вопроса нами была произведена массовая конъюгация инфузорий путем сливания линии 7a с 7b и отдельно линии 10a с 10b в 2,5%-ной солености. По 100 конъюгирующих парочек помещалось затем сразу в 5%-ную соленость, причем такой опыт ставился одновременно с началом приучения к 5%-ной солености отдельных линий. Через 10 дней после начала опыта нами наблюдалась повторная спонтанная массовая конъюгация в смешанных популяциях при 5%-ной солености среды. Культуры пересевались время от времени, и в них происходил естественный отбор наиболее мощных штаммов, случайно возникших в процессе конъюгации, которые ока-

зывались затем лучше других приспособленными к повышенной солености среды.

Через 20 дней после начала опыта одновременно с измерением отдельных линий нами было измерено по 50 особей в смешанных популяциях 7аb и 10аb, развивавшихся при 5%-ной солености среды. Поскольку средняя площадь тела у линии 7а, культивируемой отдельно, при 5%-ной солености составляет 96,5¹, а у линии 7b соответственно 132,0, то в случае отсутствия естественного отбора средняя площадь тела у особей из смешанной популяции при 5%-ной солености должна была бы приблизительно равняться средней площади тела двух родительских линий, т. е. 114,2. Фактически же площадь тела у потомков конъюгантов меньше и составляет 107,0. Иными словами, естественный отбор в смешанной популяции действует в направлении усиления адаптивных модификаций. Под влиянием повышения солености среды все инфузории в чистых культурах уменьшаются по величине (адаптивные модификации), в смешанной же популяции еще и отбираются относительно более мелкие из таких линий. Несомненно, что мы имеем здесь явный пример действия стабилизирующего отбора, усиливающего адаптивные модификации отбором случайных наследственных изменений в том же самом направлении.

Такая же картина наблюдалась нами и у другой пары линий. Средняя площадь тела у линии 10а, культивируемой отдельно при 5%-ной солености, составляет 81,5, у линии 10b соответственно 79,9. Средняя площадь тела у особей из смешанной популяции в 5%-ной солености при отсутствии естественного отбора должна была бы быть равна 80,7. Фактическая же средняя площадь тела у потомков конъюгантов значительно меньше и составляет 74,9. Здесь опять, налицо действие стабилизирующего отбора, усиливающего выражение приспособительного измельчания путем естественного отбора мелких линий в смешанной популяции.

6. Приспособление *Euplotes vannus* к повышению солености среды до 7%

Если медленно в течение месяца повышать соленость в культурах отдельных линий *E. vannus*, начиная от исходной 2,5%-ной солености, то при достижении 7%-ной солености инфузории обычно начинают дегенерировать и вскоре погибают. На ряду с чистыми культурами четырех упомянутых нами линий (7а, 7b, 10а, 10b) такие же результаты были получены и при работе с шестью другими линиями (2b, 4а, 5а, 5b, 8а, 8b). Постепенная дегенерация и гибель культур наблюдаются также и при внезапном переводе инфузорий отдельных штоков сразу из 2,5 в 7%-ную соленость. На 15—17-й день культивирования нами постоянно наблюдалось полное отмирание этих культур. Очевидно, что наши инфузории не в состоянии выработать никаких адаптивных модификаций при таком резком изменении условий существования, как повышение солености среды до 7%.

Если же 200—300 конъюгирующих парочек или 500—600 только что разошедшихся конъюгантов поместить сразу из 2,5 в 7%-ную соленость, то в 50% таких опытов через некоторое время начинается успешное развитие культуры *E. vannus* при 7%-ной солености среды, и на 15—17-й день опыта в культуре можно отметить значительное количество инфузорий. Очевидно, что при конъюгации в процессе рекомбинации наследственного материала появляются новые линии инфузорий, часть из которых оказывается случайно приспособленной к таким крайним условиям существования, как 7%-ная соленость. Соответствующие опыты повторялись нами 12 раз. Это наблюдение может рассматриваться как при-

¹ При вычислении площади тела мы ограничивались вычислением произведения полуосей эллипса и не умножали это произведение на π , так как этот множитель является общим для всех случаев.

мер того, что при приспособлении организма к крайним условиям существования адаптивная модификация не является первым этапом приспособительного процесса. Здесь происходит прямой естественный отбор случайных приспособительных наследственных изменений, и стабилизирующий отбор не имеет места.

Нами был поставлен следующий опыт. Потомки конъюгантов 7ab и 10ab, успешно развивающиеся при 7%-ной солености среды, через 17 дней после начала опыта были возвращены в исходную 2,5%-ную соленость. Через 8 дней после возвращения было измерено по 30 инфузорий из каждой популяции. Результаты измерений представлены в табл. 5.

Таблица 5. Размеры *E. vannus*, возвращенных из 7% в 2,5%-ную соленость, через 8 дней после возвращения

Признак	Линия 7ab	Линия 10ab
Длина тела . .	28,13 ± 0,28	24,83 ± 0,19
Ширина тела	15,60 ± 0,17	13,60 ± 0,17

более мелкой родительской линии 10b составляет 25,33±0,15, а ширина 14,44±0,11. Что касается популяции 7ab, то здесь возвращенные инфузории просто оказываются близкими к более мелкой родительской линии 7a, в особенности по признаку ширины тела. Таким образом прямой естественный отбор в условиях значительно повышенной солености среды действует в сторону уменьшения величины тела.

Рассматривая возвращенных инфузорий 10ab, мы можем отметить, что они оказываются более мелкими, чем родительские линии. Повидимому, после конъюгации в условиях высокой солености отобрались такие мелкие случайно возникшие биотипы, которых не было в исходной популяции. В самом деле, на основании табл. 4

7. Приспособление *Euplotes vannus* к понижению солености среды до 1%

В табл. 4 приведены также данные о действии пониженной солености среды на *E. vannus*. Инфузории легко выдерживают непосредственный перенос из 2,5 в 1%-ную соленость. Измерения величины тела производились нами через 20 дней после начала опыта.

Бросается в глаза, что исследованные нами линии инфузорий в большинстве случаев неспособны образовывать адаптивные модификации при таком понижении солености среды, т. е. они не могут увеличивать площадь своего тела. При вычислении площади тела мы получили следующие результаты. У линии 7a площадь тела не меняется, у линии 7b площадь тела уменьшается на 6,8%, у линии 10a площадь тела не меняется, а у линии 10b площадь тела увеличивается на 30,9% при переходе от 2,5 к 1%-ной солености среды. Только у одной линии из трех наблюдается, следовательно, увеличение размеров при снижении солености.

Для проверки этой закономерности мы изучили поведение еще двух других линий Ха5 и Ха8, которые никогда не конъюгировали в лаборатории и являются вегетативными потомками особей, изолированных из природных условий. Полученные нами результаты представлены в табл. 6.

Таблица 6. Влияние понижения солености среды на величину тела у двух линий *E. vannus*

Признак	Линия Ха5		Линия Ха8	
	2,5%	1%	2,5%	1%
Длина тела . .	26,80 ± 0,23	25,40 ± 0,17	30,60 ± 0,22	31,04 ± 0,19
Ширина » . .	16,20 ± 0,25	14,52 ± 0,15	18,47 ± 0,23	18,04 ± 0,18

Инфузории были сразу переведены из 2,5 в 1%-ную соленость, и измерения производились через 12 дней после распреснения. Можно отметить, что у этих двух линий также не наблюдается покрупнения при снижении солености.

Далее нами были поставлены опыты с постепенным распреснением. Соленость постепенно снижалась и через месяц после начала опыта была доведена до 1%. Спустя еще 15 дней инфузории были измерены. Они принадлежали к трем линиям (2b, 4a, 5a), и нами измерялось 15 особей в каждой линии (табл. 7).

Таблица 7. Влияние постепенного распреснения на величину тела у трех линий *E. vannus*

Признак	Линия 2b		Линия 4a		Линия 5a	
	2,5‰	1‰	2,5‰	1‰	2,5‰	1‰
Длина тела .	28,20	27,40	28,15	26,60	27,35	26,35
Ширина » .	14,96	16,30	16,05	15,00	15,33	14,87

Эта серия наблюдений хорошо согласуется со всеми остальными. Никакого увеличения размеров тела при снижении солености не наблюдается. Наоборот, можно отметить даже некоторое измельчание.

Отсутствие способности к адаптивному увеличению размеров тела при понижении солености среды можно поставить в связь с историей вида *Euplotes vannus*. Очевидно, что этот вид вселился в лиман из моря и никогда не жил в условиях пресной воды. В связи с этим он и не обладает способностью к адаптивному модифицированию в этом направлении.

В каком же направлении будет действовать естественный отбор в условиях 1%-ной солености среды? Для разрешения этого вопроса 100—200 конъюгирующих парочек 7ab или 10ab помещались нами сразу из 2,5 в 1%-ную соленость. Среди жизнеспособных эконъюгантов протекал естественный отбор, и через 20 дней после начала опыта производились измерения величины тела. Соответствующий материал приведен нами в табл. 4.

Для оценки полученных результатов нами попрежнему было произведено вычисление площади тела. Площадь тела у линии 10a при 1%-ной солености составляет 101,5, у линии 10b соответственно 119,5. Средняя площадь тела в популяции 10ab при отсутствии естественного отбора должна была бы быть 110,5. Фактически же наблюдаемая средняя площадь тела в смешанной популяции равна 115,6. Превышение над средней площадью тела составляет +4,6%. Очевидно, что естественный отбор благоприятствует более крупным особям.

Соответствующие данные для популяции 7ab таковы. Площадь тела у линии 7a при 1%-ной солености равна 98,0, у линии 7b соответственно 136,7. Средняя площадь при отсутствии естественного отбора должна была бы быть 117,3. Фактически наблюдаемая площадь тела у потомков эконъюгантов 7ab равна 139,0. Превышение над средней площадью тела составляет +18,6%.

Мы приходим, таким образом, к заключению, что при понижении солености среды до 1% адаптивные модификации у *E. vannus* не образуются, а происходит прямой естественный отбор более крупных линий, лучше других приспособленных к изменившимся условиям существования.

В заключение этого раздела нами были поставлены опыты по возвращению *E. vannus* из 1%-ной солености, в которой он культивировался в течение 20 дней, назад в исходную 2,5%-ную соленость. Измерения производились нами через 10 дней после возвращения, и результаты их представлены в табл. 8. Во всех случаях нами измерялось по 30 особей.

Таблица 8. Размеры *E. vannus*, возвращенных из 1%-ной солености в 2,5%-ную соленость

Признак	Линия 7a	Линия 7b	Линия 7ab
Длина тела	$27,10 \pm 0,26$	$30,20 \pm 0,22$	$29,90 \pm 0,20$
Ширина »	$14,89 \pm 0,24$	$17,83 \pm 0,24$	$17,70 \pm 0,17$

Так как в условиях 1%-ной солености среди эксконъюгантов 7ab произошел естественный отбор более крупных биотипов, то при возвращении смешанной популяции в исходные условия мы видим, что величина особей в популяции стала теперь практически равна величине более крупного штамма 7b.

8. Обсуждение результатов

На рис. 2 дано схематическое изображение действия снижения и повышения солености среды на *E. vannus*. Мы можем прежде всего отметить, что при повышении солености среды от 2,5 до 5% у всех линий происходит

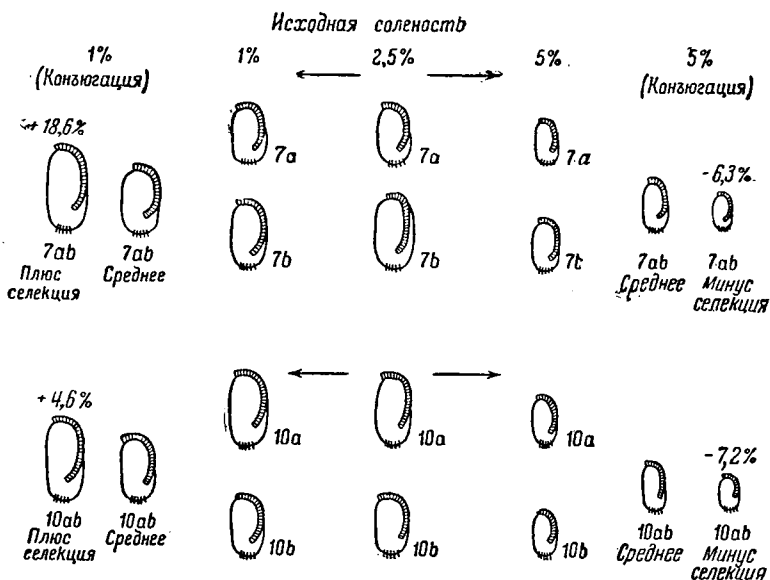


Рис. 2. Схематическое изображение действия снижения и повышения солености на *Euplotes vannus*

образование адаптивных модификаций — величина тела у них уменьшается. В случае конъюгации при сливании отдельных линий происходит образование большого наследственного разнообразия форм, и последующий естественный отбор в условиях 5%-ной солености благоприятствует развитию мелких линий. Мы можем рассматривать этот процесс как стабилизирующий отбор в смысле Шмальгаузена — естественный отбор усиливает те изменения, которые сперва создаются путем адаптивных модификаций.

В случае уменьшения солености среды от 2,5 до 1% адаптивных модификаций, увеличивающих размеры тела, не образуется. Однако среди эксконъюгантов происходит прямой естественный отбор на большую величину тела. Таким образом при приспособлении к распреснению среды стабилизирующий отбор в культурах *E. vannus* не имеет места.

9. В ы в о д ы

1. Пресноводный вид *Euplotes patella* крупнее вида *E. vannus*, который живет при 2,5 %-ной солености среды. При 4 %-ной солености обитает еще, более мелкий вид — *E. elegans*.

2. Наблюдается параллелизм модификационной изменчивости с наследственными различиями отдельных видов. В случае постепенного повышения солености пресной воды до 1 % размеры тела у различных линий *E. patella* уменьшаются.

3. При повышении солености среды от 2,5 до 5 % размеры тела у различных линий *E. vannus* также уменьшаются. В случае конъюгации в условиях 5 %-ной солености происходит повышение наследственного разнообразия за счет перекомбинаций наследственного материала, и при этом естественный отбор благоприятствует сохранению более мелких форм. Естественный отбор здесь действует в том же направлении, что и адаптивные модификации, и мы можем рассматривать этот случай как пример стабилизирующего отбора.

4. При повышении солености среды до 7 % адаптивных модификаций у *E. vannus* не образуется, и отдельные линии этого вида полностью вымирают. Среди эксконъюгантов происходит прямой естественный отбор жизнеспособных вариантов. Если таковые случайно появляются, то они становятся родоначальниками культуры, которая продолжает развиваться. В этом случае, очевидно, стабилизирующий отбор не имеет места.

5. При понижении солености среды до 1 % адаптивного увеличения размеров тела у отдельных линий *E. vannus* не образуется. Видимо, для этого нет исторических предпосылок, так как этот вид никогда ранее не жил в пресной воде. Среди эксконъюгантов происходит прямой естественный отбор особей с большой величиной тела. В этом случае стабилизирующего отбора также не наблюдается.

6. Следовательно, при приспособлении инфузории *E. vannus* к различным изменениям условий существования в двух случаях нами наблюдался прямой естественный отбор и в одном случае было зарегистрировано действие стабилизирующего отбора.

В заключение автор выражает благодарность М. А. Максимовой за помощь при постановке опытов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бурксер Е., Тр. физ.-мат. отд. Всеукр. Акад. Наук, 8, в. 1, 1928. —
2. Гаевская Н., Тр. Особой зоол. лабор. Акад. Наук, сер. II, № 3, 1916. —
3. Она же, Русский Архив протистологии, 4, 1925. — 4. Гаузе Г., Зоол. журн., XVIII, в. 4, 1939; Журн. общ. биол., № 1, 1940. — 5. Гаузе Г. и Смарагдова Н., Зоол. журн., XVIII, в. 4, 1939. — 6. Giese A., Amer. Natur., 73, 1939. —
7. Gilman L., там же, 1939. — 8. Jennings H., Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 24, 1938. — 9. Она же, Amer. Natur., 73, 1939. — 10. Kahl A., Protozoa, Tierwelt Deutschlands, Fischer, Jena, 1932. — 11. Kimball R., Amer. Natur., 73, 1939. —
12. Cohen B., Genetics, 19, 1934. — 13. Mauras E., Arch. Zool. exp. et gen. (2) 7, 1889. — 14. Смарагдова Н., Зоол. журн., XIX, в. 2, 1940. — 15. Sonneborn T., Proc. Nat. Acad. Sci., U. S. A., 23, 1938. — 16. Она же, Amer. Natur., 73, 1939. — 17. Шмалльгаузен И., Пути и закономерности эволюционного процесса, М., 1939.

STUDIES ON NATURAL SELECTION IN PROTOZOA

IV. OBSERVATIONS ON STABILIZING SELECTION IN CULTURES OF INFUSORIA OF THE GENUS EUPLOTES INHABITING SALINE WATERS

By G. F. Gause

Laboratory of Ecology, Institute of Zoology, University of Moscow

S u m m a r y

1. The fresh-water species *Euplotes patella* is larger than *E. vannus*, which inhabits waters of 2,5% of salinity. At 4% of salinity dwells another species, *E. elegans*, which is still smaller.

2. A parallelism is observed of adaptive modifications with hereditary distinctions between species. If salinity of the fresh water is gradually increased up to 1%, the body size in various strains of *E. patella* is diminished.

3. With the increase of salinity of the medium from 2,5% to 5% the body-size in various strains of *E. vannus* also diminishes. In the case of conjugation of infusoria, the inherent diversity in population increases at the expense of recombinations of hereditary material, and at 5% of salinity the natural selection favors the survival of relatively smaller strains. The natural selection works here in the same direction with adaptive modifications, and this case could consequently be considered as an example of stabilizing selection.

4. With the increase of salinity of the medium to 7% the adaptive modifications in *E. vannus* are no longer formed, and various strains of this species entirely die out. Among ex-conjugants operates direct natural selection of viable individuals. If such variants occasionally appear, they become ancestors of the culture that continues living. In this case evidently there is no stabilizing selection.

5. With the decrease of the salinity of the medium to 1% the adaptive increase of the body-size in various strains of *E. vannus* do not take place. The roots for such modifications are evidently lacking as far as this species never inhabited fresh water in its past history. Among ex-conjugants operates direct natural selection of individuals of larger body-size. In this case too there is no stabilizing selection.

6. It follows that in the adaptation of *Euplotes vannus* to various modifications of environmental conditions in two cases is observed direct natural selection, and in one case is recorded the action of stabilizing selection.

О ПРИСПОСОБЛЕНИЯХ К ПЛАВАНИЮ ЛАСТОНОГИХ

М. М. Слепцов

Лаборатория сравнительной морфологии позвоночных МГУ

У ныне живущих ластоногих, помимо общеизвестных приспособлений к плаванию, имеются еще и такие, о которых в литературе о ластоногих, насколько автору известно, до сего времени нет никаких указаний.

Автор этих строк участвовал в экспедиции по изучению биологии и анатомии ластоногих Охотского и Чукотского морей, организованной в 1939 г. Тихоокеанским институтом рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО), где имел возможность ознакомиться с интересными приспособлениями, способствующими уменьшению удельного веса тела у представителей Phocidae, Odobaenidae и Otareidae.

Несомненно, что эти приспособления являются важными факторами, способствующими экономии мышечной энергии во время плавания по чистой воде.

1. Строение воздушного мешка у полосатого тюленя *Nitriophoca fasciata* Zimmermann

У самцов полосатого тюленя имеется большой воздушный мешок, расположенный под кожей с правой стороны. Он делится на два отдела. Первый располагается между шейной и подкожной мускулатурой (шейный отдел), а второй на правом боку, где достигает первого свободного ребра (туловищный отдел).

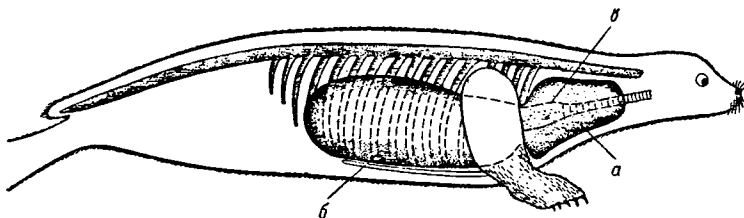


Рис. 1. Общий вид наполненного воздухом воздушного мешка полосатого тюленя (вид с правой стороны): а, б — шейный и туловищный отделы; в — трахея

Общее расположение воздушного мешка показано на рис. 1 (схематично); межреберная мускулатура и мускулатура тела не показана. Шейный отдел мешка прилегает к трахее и прикреплен к ней своей внутренней поверхностью. Форма этого отдела мешка неправильная. Впереди он уже, сзади расширен, но в области первого грудного ребра он вновь суживается и переходит в туловищный отдел, который внутренней поверхностью прикреплен к межреберной мускулатуре.

Передняя часть туловищного отдела мешка прикрывается правым ластом.

Наружная поверхность всего воздушного мешка связана с подкожной мускулатурой. Стенки воздушного мешка лишены мускулатуры. Они очень тонки и эластичны. На всей поверхности мешка имеется густая сеть венозных сосудов, и поэтому цвет его синеватый.

Перейдем теперь к описанию связи воздушного мешка с другими органами и его функции.

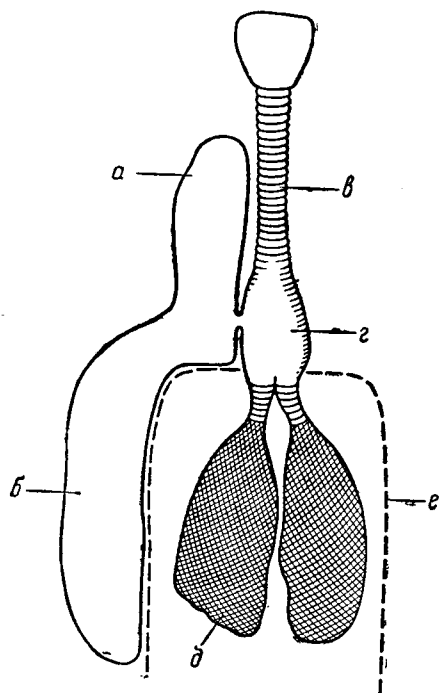


Рис. 2. Схема дыхательных путей полосатого тюленя: *a* — шейный отдел воздушного мешка; *б* — туловищный отдел воздушного мешка; *в* — трахея; *г* — расширенный отдел нижней части трахеи; *д* — легкие; *е* — грудная клетка

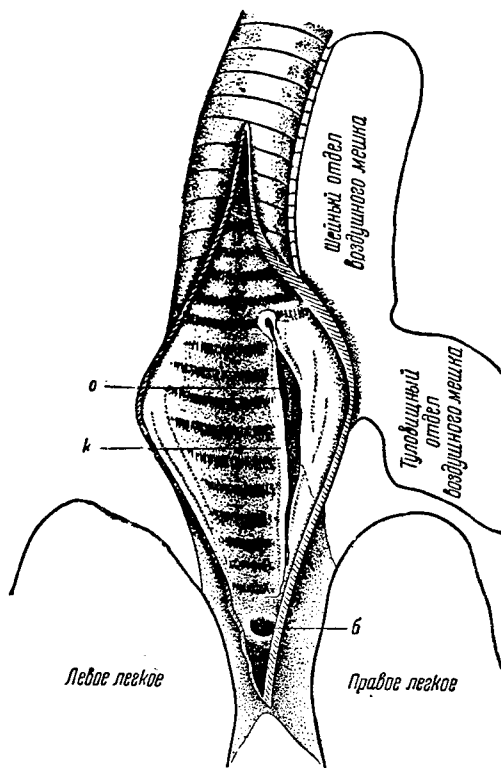


Рис. 3. Внутренний вид нижней части трахеи (вскрыто с дорзальной стороны): *o* — отверстие в стенке трахеи, ведущее в полость воздушного мешка; *к* — мышечный клапан, запирающий отверстие *o*; *б* — отверстие бронха (воздушный мешок показан в сжавшемся состоянии) .

В нижнем расширенном отделе трахеи, лишенной трахейных хрящевых колец, имеется овальное отверстие, диаметр которого равен 1,5—2 см, через которое эпителий выходит наружу и образует воздушный мешок (рис. 2).

Указанное овальное отверстие расположено с правой стороны нижней части трахеи (перед бронхами, *б*) и прикрывается со стороны просвета трахеи продольной мышечной складкой, служащей запирательным клапаном. Клапан образован мускулатурой, выстилающей внутреннюю поверхность нижнего расширенного отдела трахеи.

На рис. 3 показана вскрытая с дорзальной стороны нижняя область трахеи, где хорошо видна продольная щель, в середине которой отверстие *o* и прикрывающий его мышечный клапан *к*.

Автору не пришлось исследовать развитие воздушного мешка в эмбриогенезе, и поэтому затруднительно представить точный генезис этого

образования. Однако из рассмотрения препарата все же можно сказать, что воздушный мешок полосатого тюленя является производным эпителия дыхательных путей или, точнее, эпителия нижней части трахеи.

По нашим наблюдениям над агонизирующим животным со снятой шкурой, механизм наполнения мешка воздухом осуществляется следующим образом.

Вдыхаемый воздух поступает в просвет трахеи; при этом нижний ее отдел сильно расширяется. В это время продольный мускульный клапан *к* смещается влево и открывает отверстие *о*. При этом часть воздуха проходит в воздушный мешок, а часть в легкие. Когда запас воздуха иссякнет, трахея оказывается в исходном положении и клапан *к* вновь плотно прикрывает отверстие *о*. Далее следует новый вдох и т. д. В результате последовательных вдохов мешок наполняется воздухом.

Кроме описанного способа наполнения мешка воздухом, автор наблюдал и другой. Животное мощным вдохом сильно расширяет легкие, затем сжимает гортань и выдыхает воздух. Так как проникновение воздуха наружу затруднено, то значительная часть его проходит в воздушный мешок.

Из мешка воздух удаляется при помощи произвольного сокращения мускулатуры. Клапан открывает отверстие, и воздух из мешка устремляется в просвет трахеи, а затем наружу. Кроме того возможно, что выход воздуха из мешка ускоряется сокращением подкожной мускулатуры и сдавливанием мешка правым ластом.

Описанный воздушный мешок самцов полосатого тюленя является, с одной стороны, гидростатическим аппаратом, с другой стороны, весьма вероятно, что он служит добавочным резервуаром воздуха, который используется животным для дыхания, без подъема на поверхность, что увеличивает время пребывания под водой. Весьма вероятно, что воздушный мешок служит самцам также и резонатором.

У самок полосатого тюленя воздушных мешков нет, но они обладают иными, заменяющими воздушный мешок, приспособлениями.

Жировой слой самок на 1 см больше, чем у самцов. Кроме того, у них нижняя область трахеи может расширяться значительно больше, чем у самцов. И наконец, у самок плевральная полость значительно превышает таковую у самцов. Кроме того, у самок обхват груди больше на 10—11 см, чем у самцов такой же длины. Описанные приспособления у самцов и самок полосатого тюленя помогают нам объяснить некоторые особенности их биологии.

До сего времени неизвестно, где обитает полосатый тюлень в неледовое время. Зимой, весной и первые месяцы лета, когда в Охотском море имеется лед, полосатый тюлень держится на льдах и в разводьях. Но как только исчезнут льды, полосатый тюлень куда-то уходит и в летнее и осеннее время его никто не видит.

В связи с тем, что у этого тюленя обнаруживаются прекрасные приспособления к плаванию, следует думать, что этот вид уходит в открытое море, а быть может и в океан, и там ведет пелагический образ жизни.

При этом уместно заметить, что гренландский тюлень дважды в год совершает большие переходы из Горла Белого моря к кромке полярных льдов и обратно; интересно было бы выяснить, нет ли и у этого вида приспособлений, подобных имеющимся у полосатого тюленя.

2. Особенности строения пищевода моржа *Odobenus rosmarus divergens* Illiger

У самцов моржа так же, как и у полосатого тюленя, имеется своеобразное приспособление к уменьшению удельного веса тела, но несколько иного строения. Оказывается, у моржа обнаруживаются большие парные

воздушные мешки, которые представляют собой выпячивания верхнего отдела пищевода.

Оба мешка открываются в пищевод широкими отверстиями, в которые свободно проходит кулак. Запирающие клапаны отсутствуют. Наружная поверхность мешков гладкая, а внутренняя выстилка складчатая. Последняя весьма сходна со складчатостью пищевода.

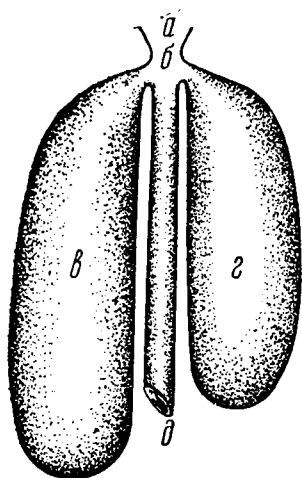


Рис. 4. Схематический рисунок выростов пищевода моржа (вид с вентральной стороны): *а* — ротовая полость; *б* — глотка; *в* и *г* — правый и левый выросты пищевода; *д* — пищевод

На схематическом рис. 4 показан общий вид мешковидных выпячиваний пищевода (вид с дорзальной стороны; трахея не показана). Когда в мешках воздух отсутствует, они невелики и обнаружить их не так легко. При наполнении воздухом мешки раздуваются настолько, что, распространяясь под кожей шеи, заворачиваются вверх так, что их задние концы располагаются между лопатками (рис. 5).

На рис. 4 и 5 мешки изображены асимметричными, но в действительности они симметричны. Асимметрия обуславливается следующим. Так как оба мешка свободно сообщаются друг с другом через просвет пищевода, то величина их зависит от положения зверя.

Если убитый морж лежит на правом боку, то воздух из правого мешка переходит в левый. Последний растягивается, и величина мешков фиксируется в таком объеме, какое количество воздуха оставалось в них до трупного окоченения. Автор наблюдал как правостороннюю, так и левостороннюю асимметрию мешков.

В эмбриональном развитии мешковидные выпячивания пищевода закладываются и развиваются симметрично. Они располагаются сейчас же за глоткой и вместе с просветом пищевода образуют большое расширение (рис. 6).

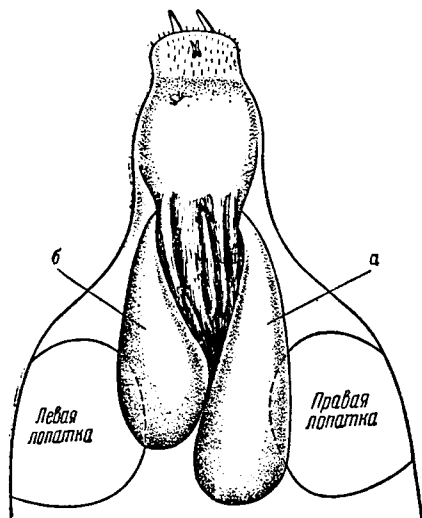


Рис. 5. Общий вид выростов пищевода, наполненных воздухом (вид с дорзальной стороны): *а* и *б* — правый и левый выросты пищевода

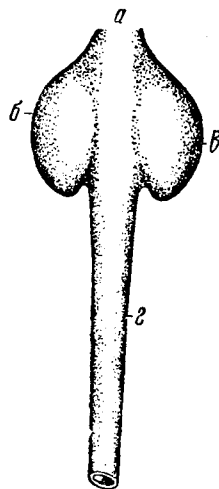


Рис. 6. Общий вид зачатков выростов пищевода у эмбриона моржа 3—4-месячного возраста: *а* — глотка; *б* и *в* — левый и правый выросты; *г* — пищевод

По мере роста эмбрионов мешковидные выпячивания пищевода увеличиваются и к концу эмбрионального развития приобретают тот же вид, что и у взрослых, но соответственно меньшего размера.

Механизм наполнения мешков воздухом, по наблюдениям над агонизирующими животными, происходит следующим образом. Вследствие сокращения шейной мускулатуры сжимается нижняя часть пищевода. Нагнетаемый глотательными движениями воздух проходит в мешки.

М. П. Розанов¹ накануне нашего отъезда в экспедицию сообщил нам о наличии у моржа воздушных мешков. Он наблюдал на береговых лежбищах моржей, которые наполняют мешки воздухом, выдыхаемым из легких. Подобных явлений нам наблюдать не приходилось, но мы считаем подобное наполнение весьма правдоподобным, так как отверстие трахеи располагается вблизи отверстия пищевода.

С мешками, надутыми воздухом, моржи прекрасно держатся на воде долгое время и даже спят. Во время промысла не один раз приходилось видеть спящих на воде моржей. Во время сна животное принимает полувертикальное положение; при этом из воды торчит только вздутая холка. Время от времени животное поднимает голову, вдыхает воздух и снова опускает ее.

Один раз промышленники приняли спящего на воде моржа за смертельно раненого, подъехали к нему на моторной лодке (где был и автор этих строк) вплотную и загарпунили его. Только тогда выяснилась ошибка; зверь поднял голову, заревел и рванулся с такой силой, что едва не опрокинул лодку.

Выросты пищевода моржа служат вместилищем не только для воздуха, но и для пищи. Два раза в выростах пищевода была обнаружена пища. В первом случае она была в обоих выростах и состояла из моллюсков и ракообразных. В другом — лишь в левом и состояла из ракообразных. В обоих случаях желудок был переполнен пищей. Пища, обнаруженная в мешках, значительно растягивала их.

В свете указанных фактов можно считать, что выросты пищевода самцов играют двоякую роль: во-первых, воздушных мешков и, во-вторых, хранилища пищи.

Характер использования выростов пищевода, очевидно, зависит от обстоятельств; если зверю нужно плыть или спать на воде, он наполняет их воздухом. При обилии пищи выросты используются как хранилища ее. В последнем случае, вероятно, происходит следующее. По мере переваривания пищи в желудке, когда зверь после кормежки выходит на льдину, пища из выростов поступает в пищевод, а затем в желудок.

Стенки выростов пищевода способны сокращаться так сильно, что дно их может придвинуться к просвету пищевода почти вплотную. Подобное сокращение выростов пищевода обеспечивается мускулатурой, имеющейся на поверхности мешков. Как показано на рис. 7, пучки мускулатуры являются ответвлениями прилежащих к пищеводу шейных мышц. Кроме того, на поверхности мешков имеется густая сеть мелких мышц, расположенных кольцевидно, продольно и поперечно, залегающая в соединительнотканной оболочке, охватывающей мешки. Вышеописанные особенности строения выростов пищевода прослежены нами только у самцов.

Что же касается самок, то во время промысла моржа в Чукотском море

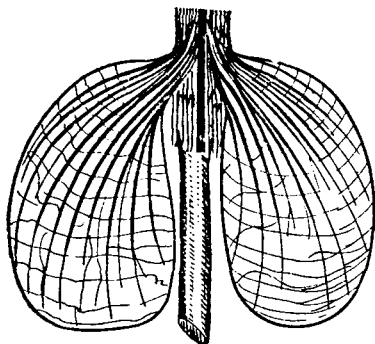


Рис. 7. Характер расположения мускулатуры на поверхности мешков

¹ М. П. Розанов, О миграциях моржа у берегов Чукотки, 1940 (рукопись).

было добыто всего четыре особи, из которых нам удалось осмотреть только одну. В результате осмотра выяснилось, что в передней части пищевода самки оказались парные выпячивания, размер которых, однако, был значительно меньший, чем у самцов.

На фиксированном формалином препарате пищевода самки моржа, привезенном А. Н. Дружининым с о. Врангеля в 1938 г., можно видеть, что в передней части пищевода имеется расширение его, но значительно меньшее, чем выросты пищевода у самцов. Совершенно ясно, что выросты или, точнее, вздутие передней части пищевода у самок не достигают таких размеров, как у самцов. К сожалению, у нас нет данных о том, могут ли они наполняться воздухом, и вообще, какую функцию они выполняют.

На своеобразное строение пищевода моржа, как это ни странно, зоологи до сих пор почти не обратили внимания.

Следует, однако, отметить, что уже в 1935 г. П. Г. Никулин видел воздушные мешки у моржа и описал их в отчете для ТИНРО в 1939 г., но допустил ошибку, указав, что они связаны с трахеей.

3. О способах уменьшения удельного веса тела у других ластоногих

Сивуч (*Eumetopias jubatus* Schreb.) обладает длинной и объемистой трахеей и значительным объемом плевральной полости. Наполнив воздухом легкие и трахею, сивуч способен подолгу держаться на воде, выставив на поверхность все четыре лапа (наше наблюдение в Японском море). Если к тому же учесть, что у сивуча как передние, так и задние лапы сравнительно очень крупные, то станет понятной легкость и быстрота движений, свойственная этим животным во время переходов по чистой воде.

У таких представителей Phocidae, как морской заяц (*Erignathus barbatus*), ларга (*Phoca vitulina largha*) и акиба (*Phoca hispida*), ярко выраженных приспособлений к уменьшению удельного веса тела нет.

Правда, все указанные виды Phocidae способны некоторое время держаться на поверхности воды, однако их возможности значительно меньше, чем, например, у сивучей. Их плевральная полость сравнительно невелика и способность к расширению трахеи незначительна.

4. Заключение

Описанные выше примеры приспособлений к уменьшению удельного веса тела ластоногих являются хорошей иллюстрацией того, как одна цель — плавание с наименьшей затратой мышечной энергии — в процессе естественного отбора была достигнута разными путями. Так, например, у полосатого тюленя воздушный мешок является производным трахеи, т. е. дыхательной системы. У моржа воздушные мешки — производные пищеварительной системы. У сивуча и других ластоногих уменьшение удельного веса тела достигается наполнением трахеи и легких воздухом.

Воздушные мешки полосатого тюленя и моржа выполняют не одну функцию, а несколько, т. е. они мультифункциональны. Это положение подтверждается даже поверхностным наблюдением, и весьма возможно, что дополнительные и более тщательные исследования дадут возможность открыть новые, еще не установленные функции этих образований.

Кроме того, на примере различных морфологических особенностей у разных видов ластоногих мы можем констатировать своеобразие биологии ластоногих, обусловленной различными путями их эволюции.

Так, например, морской заяц, ларга и акиба в процессе эволюции приспособлялись к прибрежному образу жизни. Известно, что указанные представители Phocidae постоянно связаны с сушей или льдами. Они не

совершают длительных переходов по чистой воде, как, например, сивуч или котики, а поэтому у них отсутствуют добавочные приспособления, как у самцов полосатого тюленя или у моржа.

Иной путь эволюции был у полосатого тюленя и у моржа. У первого возникли приспособления, уменьшающие удельный вес тела, что обусловило пелагический образ жизни; у второго также возникли приспособления к уменьшению удельного веса, но моржи в отличие от полосатого тюленя ведут не пелагический образ жизни. Известно, что моржи держатся на дрейфующих льдах и на берегу. Характер питания моржа (моллюски, ракообразные) связывает его с мелководьями. Следовательно, значение воздушных мешков заключается в том, чтобы облегчить при плавании массивное и тяжелое тело. Подкожный слой жира у моржа так мал, что шкура с салом, снятая с него и брошенная в воду, тонет, между тем, как шкура с салом других ластоногих плавает. Не менее интересным является факт различных путей приспособления к плаванию у самцов и самок одних и тех же видов. Самцы полосатого тюленя и моржа обладают воздушными мешками, назначение которых вполне определено, но у самок полосатого тюленя воздушных мешков нет, а у самок моржа они малы и вряд ли могут служить для уменьшения удельного веса.

Нам кажется, что различие в морфологическом строении дыхательных путей у самцов и самок полосатого тюленя и пищевода у самцов и самок моржа могло возникнуть независимо от пола. Указанные приспособления у самцов моржа и полосатого тюленя возникли на одном из этапов онтогенеза, как новообразования, оказавшиеся для них биологически полезными.

Новые приспособления обусловили и новые возможности — уменьшение удельного веса при плавании.

В связи с новыми приспособлениями у самцов моржа и полосатого тюленя нужно полагать, что у самцов и самок этих видов в отдельные сезоны времени могут быть различные места обитания и различные биологические условия. Весьма вероятно, что самцы полосатого тюленя и моржи, пользуясь указанными приспособлениями к плаванию, совершают более продолжительные и дальние миграции, чем самки и т. д.

5. В ы в о д ы

1. Воздушный мешок, обнаруженный у самцов полосатого тюленя *Nisriophoca fasciata*, является производным дыхательных путей и выполняет в основном функцию гидростатического аппарата.

Помимо указанной функции, он может использоваться как резервуар, из которого берется воздух, когда животное находится под водой. Кроме того, воздушный мешок может служить самцам резонатором. Воздух проникает в мешок через отверстие в стенке нижней части трахеи, которое прикрывается мышечным клапаном.

2. Парные выросты пищевода самцов моржа *Odobenus rosmarus divergens* Illiger выполняют две функции: воздушных мешков и, возможно, хранилищ пищи.

При плавании выросты пищевода способствуют поддержанию тела на воде.

Выросты пищевода в эмбриональном и постэмбриональном состоянии развиваются симметрично. Асимметрия мешков у убитых взрослых моржей зависит от того, в каком из мешков к моменту трупного окоченения окажется больше воздуха.

3. У сивуча (*Eumetopias jubatus* Schreb.), а также у представителей Phocidae — морского зайца, ларги и акибы — уменьшение удельного веса при плавании достигается наполнением воздухом трахеи и легких.

4. Указанные приспособления показывают нам, как различные органы ластоногих выполняют в общем одну главную функцию — уменьшение удельного веса тела, что способствует экономии мышечного напряжения при плавании.

ON THE ADAPTATIONS TO SWIMMING IN THE PINNIPEDS

By M. M. S l e p t s o v

Laboratory of Vertebrate Comparative Morphology, Institute of Zoology, University of Moscow

S u m m a r y

In the present paper the author describes the Pinniped adaptations to swimming, which he had occasion to observe during an expedition to the Okhotsk and Chukchee Seas in 1939.

In males of *Histiophoca fasciata* Zimm. the writer found out a swim-bladder situated on the right side of the neck and body beneath the subcutaneous musculature. That swim-bladder is connected with the trachea (Fig. 2) by means of an orifice covered with a special valve (Fig. 3), and it serves as a hydrostatic apparatus.

The adaptation indicated is of importance for pelagic mode of life.

In *H. fasciata* females the swim-bladder is absent, but instead of it they possess a thick layer of subcutaneous fat together with a highly elastic lower part of the trachea and a large size of the thorax.

Furthermore, the present work contains an account of a peculiar structure of the oesophagus in males of the walrus, which consists in large paired sac-like protuberances being present on the upper part of that organ (Fig. 4), and that are used in two ways. In one of them air is forced into those protuberances, which makes them serve as swim-bladders. Air cannot penetrate into the stomach owing to the contraction of cervical muscles in the median part of the oesophagus. Walruses fill the outgrowths of the latter with air, lightening thereby the specific weight of their body and increasing thus, its floating capacity. With inflated outgrowths of the oesophagus the animals rest and sleep on the water. In investigating the embryos, the author has noticed that the protuberances of the oesophagus in embryonic state form a pair of symmetrical outgrowths, while in adult walruses the above protuberances are asymmetrical. The asymmetry of the oesophagus outgrowths is not a true, but a functional one, as both of them are freely communicating with each other through the lumen of the oesophagus, for there are no closing valves between them. Besides performing the function of swim-bladders the outgrowths of the oesophagus serve to store food. The latter passes from the outgrowths into the oesophagus due to the contraction of their own walls and to that of subcutaneous cervical muscles. In females the oesophagus is also extended, but to a slighter degree than in males.

Less pronounced adaptations are present in *Eumetopias jubatus*, *Eriognathus barbatus*, *Phoca vitulina largha* and *Phoca hispida*. For decreasing the specific weight of the body those animals inhale air both into the lungs and trachea.

ЗНАЧЕНИЕ ТЕПЛОПРОДУКЦИИ ПРИ ДВИЖЕНИИ И ПОД ДЕЙСТВИЕМ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ В ЭКОЛОГИИ ДНЕВНЫХ ВЫСОКОГОРНЫХ НАСЕКОМЫХ ¹

И. Д. Стрельников

Экологическая лаборатория Научного института им. П. Ф. Лесгафта (Ленинград)

Способность насекомых к теплопродукции при дыхании и движении и к значительному повышению температуры своего тела является довольно распространенным явлением. Указания на это имеются в литературе (Жиран, Бахметьев, Гаммер, Доттервейх, Стрельников, 1935 ² и др.). На экологическое значение теплопродукции и на ее роль в географическом распространении насекомых до сих пор не обращали внимания. Между тем собственная теплопродукция насекомых имеет чрезвычайно важное значение в экологии и распространении многих форм насекомых. Ряд определений температурного режима насекомых в природных условиях, произведенных мной и моими сотрудниками в различных частях СССР, показывают большое значение теплопродукции насекомых при движении и в определении их поведения в течение суток и в различные периоды года.

Мои исследования значения теплопродукции некоторых видов насекомых в горах Эльбруса (1937—1938) и параллельные исследования нашего аспиранта А. Париенко (1936—1938) в полярной зоне, в Хибинах, имели целью выяснить экологическое значение собственной теплопродукции насекомых.

Ряд высокогорных насекомых, как шмели, осы, крупные бабочки-бражники, крапивницы, жуки и другие насекомые, во время полета продуцируют большее или меньшее количество тепловой энергии, которая вызывает повышение температуры тела и ускорение всех физиологических процессов в организме. Всякое превышение температуры тела над температурой воздуха в тени до восхода солнца или после захода солнца обязано прежде всего теплопродукции при движении; по температуре тела в этих условиях можно судить о величине теплопродукции при мышечной работе во время движения.

Днем, когда насекомые, продуцирующие тепло при движении, летают под солнечными лучами, они испытывают тепловое действие последних. В таких случаях у насекомых образуется тепло в теле под действием как внутренних физиологических факторов, так и внешних экологических. Та температура тела, которую имеют насекомые в ясные солнечные часы дня, обязана своим происхождением действию двух указанных факторов.

¹ Настоящее сообщение является восьмым в серии «Свет как фактор в экологии животных».

² Известия Научного ин-та им. П. Ф. Лесгафта, XIX, в. 1, 1935. В статье приведена литература.

Б Р А Ж Н И К И

Крупные сильные бабочки-бражники продуцируют большое количество тепла при движении как во время полета, так и при помощи вибрационных движений крыльев у сидящих на месте бабочек. Исследования Бахметьева ¹ и Стрельникова ² показали, что бражники могут повысить температуру своего тела в тени во время полета на 16—17° выше температуры окружающего воздуха.

На Эльбрусе я встречал бражников на высоте от 3000 до 3500 м. Температура их тела видна из табл. 1.

Таблица 1. Температура тела бражников *Macroglossa stellatarum* в естественном состоянии

№ определений	Место и высота, м	Месяц и число	Время		Солнечная радиация, г-кал	Ветер, м/сек	Температура воздуха	Температура бабочек	Разница между температурой бабочек и воздуха	Примечание
			чао.	мин.						
182	Кругозор 3300	12.VIII	14	40	1,65	2	12,0	39,6	27,6	На лету » »
193	То же	14.VIII	9	55	1,6	2—2,5	13,5	38,4	24,9	
194	»	14.VIII	10	20	—	—	13,0	32,8	19,8	
196	»	14.VIII	10	45	—	—	14,0	36,2	22,2	
197	»	14.VIII	11	03	1,73	3—4	15,0	37,3	22,3	
201	»	14.VIII	12	23	—	—	15,0	36,7	21,7	

Температура тела бражников (в груди), летающих днем на высоте более 3000 м и во время посещения ими цветов, колеблется между 32—40°, т. е. они являются теплокровными животными.

Во время полета бражники должны продуцировать огромное количество тепловой энергии, необходимой как для поддержания высокой температуры тела, так и для теплоотдачи. Величину теплоотдачи показывает опыт с охлаждением бражника *Macroglossa stellatarum* в покое (Эльбрус, Кругозор, высота 3300 м; опыт № 201; 14.VIII.1937) (рис. 1).

При отсутствии движений бражники очень быстро теряют тепло своего организма путем лучеиспускания, конвекции и, вероятно, путем испарения воды из трахей. В течение 5 мин. температура крупной бабочки снизилась на 13°, а через 10 мин. температуры бабочки и воздуха почти сравнялись. Этот опыт показывает, что в тени и в покое теплопродукция бабочки настолько невелика, что она не в состоянии поднять температуру своего тела выше температуры среды. В приведенном опыте температура тела опустилась даже немного ниже температуры среды, что является, вероятно, следствием теплоотдачи при испарении воды из трахей во время дыхания.

Охлаждение *Macroglossa stellatarum* происходит очень медленно, когда бабочка производит время от времени вибрационные движения крыльями (рис. 2). В некоторые отрезки опыта, когда бабочка производит вибрационные движения, не происходит охлаждения тела в течение 12 мин.; наблюдается даже небольшое повышение температуры тела на 1—1,5°.

¹ Р. В а х м е т ъ е в, Experimentelle entomologische Studien. I. Temperaturverhältnisse bei Insekten, Leipzig, 1901.

² И. Д. С т р е л ь н и к о в, О продукции тепла насекомых при движении и под действием солнечной радиации, Известия Научного ин-та им. П. Ф. Лесгафта, XIX, в. 1, 1935.

В опыте № 201 при отсутствии вибрационных движений крыльев у бражника температура тела спустилась в течение 11 мин. с 36,7 до 15,6°, т. е. на 21,1°, и почти сравнялась с температурой воздуха.

Вибрационные движения крыльев бражников настолько незначительны, что не всегда их можно заметить глазом; иногда они заметны лишь при рассматривании под лупой. Бабочка кажется находящейся в полном покое, в полной неподвижности. И все же этих еле заметных движений крыльев достаточно для того, чтобы при мышечной работе, производящей эти вибрационные движения, продуцировалось количество тепла, достаточное для покрытия всех расходов по теплоотдаче, для поддержания

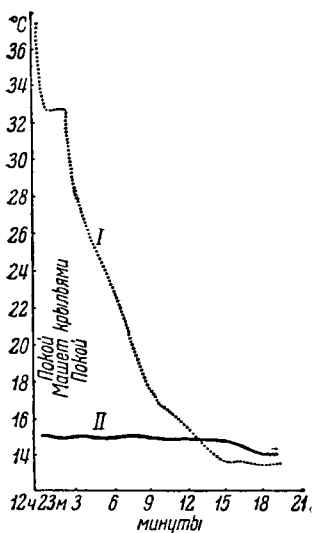


Рис. 1. Охлаждение бражника *Macroglossa stellatarum* в покое: I — температура тела бабочки; II — температура воздуха (Эльбрус, Кругозор, высота 3300 м; 14.VIII.1937)

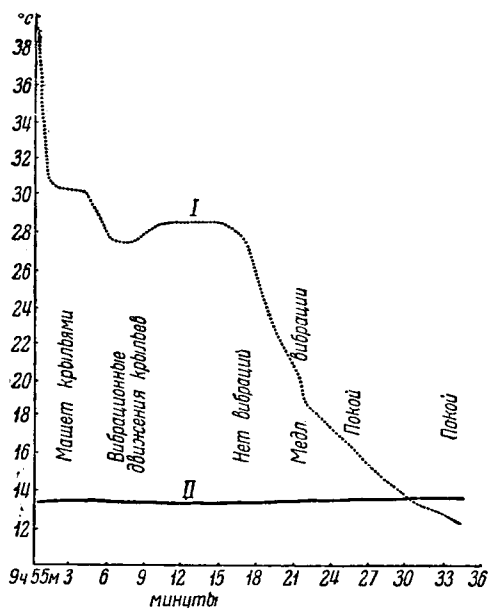


Рис. 2. Охлаждение бражника *Macroglossa stellatarum* в тени и значении вибрационных движений крыльев: I — температура тела бражника; II — температура воздуха (Эльбрус, Кругозор, высота 3300 м; 14.VIII.1937)

постоянной температуры тела и даже для поднятия ее. Теплоотдача у бражников, сравнительно с мелкими бабочками, замедляется относительно малой поверхностью крупного тела, волосатым покровом, образующим теплую одежду для бабочек. Я наблюдал, что вибрируют не только крылья, но и хвостовое опушение бабочек. Большое количество воздуха в волосистом покрове бабочек образует теплонепроницаемую прослойку¹.

При работе летательных мышц тепло продуцируется по преимуществу в грудном отделе тела насекомых; отсюда тепло распределяется по организму. Так, в то время как в груди бражника температура равна 31°, в брюшке она 27,2°.

Бражники могут активно регулировать температуру своего тела, а вместе с тем и регулировать свои отношения с окружающей средой.

На Эльбрусе летающих бражников я видел лишь в дневные часы. В местах обитания с более высокой температурой воздуха, в Крыму и в

¹ И. Д. Стрельников, Теплопродукция при движении и ее значение в экологии ночных бабочек. По исследованиям 1938—1939 гг. Известия Научного института им. П. Ф. Лесгафта, 22, 1940.

Азербайджане, я наблюдал полеты бражников по преимуществу в вечерние часы перед заходом солнца, а также в ранние утренние часы после восхода солнца. Объясняется это, видимо, тем, что благодаря большой теплопродукции возможно перегревание в те часы суток, когда температура воздуха является высокой: 20—30° и больше. Теплоотдача при этих условиях очень невелика; бражники предпочитают поэтому те часы суток, когда температура воздуха невелика, когда продуцируемое бабочкой тепло отдается окружающей среде путем лучеиспускания и конвекции. Время активности бабочек определяется, таким образом, соотношением между теплопродукцией организма и комплексом окружающих экологических факторов. Судя по моим определениям как в Крыму, Азербайджане, так и на Эльбрусе на высоте 3300 м, обычно температура тела равна 35—40°. Надо полагать, что эта температура является наиболее благоприятной для течения физиологических процессов. Меняя свое отношение к окружающей среде, выбирая для своей активности время дня с наиболее благоприятным для теплового обмена комплексом экологических условий, бражники обнаруживают высокую степень приспособляемости. Эта приспособляемость заключается не только в выборе определенного времени в течение суток для полета, питания и прочих активных жизненных отправлений, но и в выборе места в прострастве и возможных областей обитания. Теплопродукция при движении и под действием солнечной радиации дает возможность бражникам распространить область своего обитания на большие высоты в горах до 3000—3500 м, где они могут быть активными при невысокой температуре воздуха. Но там, на этих высотах в горах, бражники активны в наиболее теплые часы дня, когда теплоотдача является сравнительно меньшей и когда к теплоте, образуемой при движении, может прибавляться тепло, возникающее в организме под действием солнечной радиации. Таким образом географическое распространение и распространение по различным высотам в горах является для бражников в значительной мере функцией теплопродукции и теплового обмена организма с окружающей средой.

ШМЕЛИ

Исследование теплового обмена шмелей предпринято мной на Эльбрусе и А. В. Париненко в Хибинах с целью:

1) понять закономерность их географического распространения и обилия в горах и в Арктике и тем самым дать пример экспериментально-экологического анализа внутренних морфолого-физиологических свойств организма и условий среды как факторов географического распространения;

2) выяснить, при каком комплексе условий повышается активность шмелей как опылителей ценных диких и культурных растений.

На Эльбрусе шмели многочисленны. В некоторые периоды цветения растений они являются преобладающей составной частью фауны насекомых. Они начинают свой лёт на утренней заре, до восхода солнца, активны в течение дня.

Температура тела шмелей под действием солнечной радиации и во время полета

Для выяснения значения солнечной радиации в температурном режиме шмелей¹ был поставлен следующий опыт (табл. 2).

В приведенной табл. 2 даны два ряда определений температуры тела шмелей. Температура шмеля *Alpigenobombus alpigenus* ♀ в покое на

¹ И. Д. Стрельников, Свет как фактор в экологии животных. 1. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых пойкилотермных животных, Известия Научного ин-та им. П. Ф. Лесгафта, XVII—XVIII, 1934, 313—372. Опыты с *Bombus lapidarius*,

Таблица 2. Температура тела шмелей под действием солнечной радиации и во время полета

Эльбрус, Терскол, высота 2300 м; опыт № 63; 7.VIII.1937

Время		Солнечная радиация, г-кал	Ветер, м/сек	Температура воздуха	Температура шмеля в покое	Температура летающих шмелей
час.	мин.					
°C						
6	03	Тень	—	9,0	—	37,5
6	05	—	—	9,0	—	35,3
6	10	P 0,14	—	9,0	—	34,3
6	15	—	—	9,5	—	39,0
6	20	—	—	9,5	—	39,8
6	25	—	—	9,5	—	35,3
6	35	—	—	9,5	—	33,6
7	10	—	—	10,0	10,5	—
7	12	—	—	10,0	10,8	—
		Восход солнца				
7	13	—	—	10,0	11,6	—
7	14	—	—	11,0	15,6	—
7	15	—	—	11,5	20,4	—
7	16	—	—	11,5	23,5	—
7	17	—	—	12,0	23,5	—
7	20	—	—	13,0	27,1	38,0
7	23	—	1	14,0	27,8	36,5
7	40	—	—	15,0	28,2	—
7	42	—	—	15,0	—	41,6
7	45	Суммарн.	1,5	15,0	26,1	42,3
7	50	1,52	—	15,0	—	38,3
7	52	—	—	15,0	29,6	—
7	53	—	—	16,0	—	36,4
7	55	—	—	16,0	—	44,3
8	05	—	—	15,0	28,6	—
8	10	—	—	15,0	—	38,8
8	14	—	—	16,0	—	42,3
8	17	—	1,5	16,0	28,7	—
8	20	—	—	16,0	—	38,3
8	33	—	—	16,0	—	40,1
8	35	—	2,5	16,0	27,6	—
8	42	—	—	16,0	—	38,7
8	43	1,53	—	16,0	29,1	—

термоигле определялась до восхода и после захода солнца. В тени до восхода солнца шмель в покое имел температуру тела, почти равную температуре воздуха. Лучи восходящего солнца начали быстро нагревать шмеля и через 10 мин. после восхода температура шмеля, под влиянием движений тела, конечностей и солнечной радиации, поднялась на 17°, превысив температуру воздуха на 13,8°. Температура шмеля в покое в течение 1 часа держалась около 27—29,6°, превышая температуру окружающего воздуха на 13—14,6°. Ветер 1,5—2,5 м/сек ограничивал повышение температуры тела шмеля под действием солнечной радиации.

В графе «температура летающих шмелей» приведены определения температуры тела шмелей разных видов (табл. 2 — дневной ход температуры тела шмелей) немедленно после улова их на лету или на цветке во время собирания ими пыльцы. Температура тела шмелей до восхода солнца колебалась от 33,6 до 39,8°, после восхода солнца в течение полутора часов от 36,5 до 44,3°. Превышение температуры тела шмелей над температурой воздуха до восхода солнца колебалось в пределах 24,1 и 30,3°, а после восхода солнца 22,5—28,0°. Таким образом существенной разницы в температурном режиме шмелей до восхода и после восхода солн-

ца не имеется. Повышение температуры тела шмелей после восхода солнца по сравнению с температурой тела до восхода достигает 2—5° для некоторых экземпляров; оно связано как с понижением теплоотдачи при повышении температуры воздуха с 9 до 16° после восхода солнца, так и с действием солнечных лучей.

Шмели и без действия солнечной радиации имеют высокую температуру тела, почти такую же, как и под действием солнечной радиации. Это обозначает, что солнечная радиация не играет решающей роли в определении температурного режима шмелей и всех вытекающих отсюда последствий в их экологии.

Шмели в полете продуцируют колоссальное количество тепловой энергии; при невысокой температуре воздуха потеря тепла путем лучеиспускания велика; во время быстрого полета шмели теряют также очень много тепла путем конвекции. Несмотря на огромную потерю тепла, температура тела шмелей поддерживается на уровне столь высоком (около 40° в среднем), что она превышает температуру воздуха на 20—30°.

Температура в разных частях тела шмелей и других насекомых в естественном состоянии

Образование тепла происходит у насекомых при работе летательных мышц крыльев. В виду этого грудной отдел насекомых является местом, где продуцируется тепло и откуда оно распространяется потом по всему организму (табл. 3).

Таблица 3. Температура в разных частях тела шмелей в естественном состоянии
Эльбрус, Терскол, высота 2300 м; 7.VIII.1937

В и д	Время		Солнечная радиация, г-кал	Ветер, м/сек	Температура воздуха	Температура груди	Температура брюшка	Разница между температурой груди и воздуха	Разница между температурой груди и брюшка
	час.	мин.							
<i>Bombus lucorum</i> ♀	6	35	Тень Р 0,14	1,5	9,5	33,6	26,4	24,1	7,2
	7	42	Восход солнца	—	—	—	—	—	—
<i>Soroënsibombus amicis</i> ♀	7	45	—	—	15,0	42,3	31,5	27,3	10,8
То же	7	50	—	—	15,0	38,3	32,1	23,3	6,2
»	8	00	Суммарн. 1,52	—	15,5	41,0	30,7	25,5	9,3
»	8	14	—	—	16,0	42,3	36,1	26,3	6,2
»	9	10	1,53	1,5	17,5	40,0	32,8	22,5	7,2
<i>B. lucorum</i> ♀	9	15	—	1,5	18,0	44,8	37,1	26,8	7,7
<i>Alpigenobombus alpigenus</i> ♀	9	20	—	—	19,0	42,4	34,7	23,4	7,7
<i>B. audax</i> (Garr) ♀	9	47	—	—	19,0	43,8	35,3	24,8	8,5
<i>Agrobombus mlocosiewitzi</i> ♀	12	25	1,65	—	21,5	40,8	33,6	19,3	7,2
То же	17	35	Тень облаков	—	16,0	32,7	26,2	16,7	6,5
<i>A. mlocosiewitzi</i> ♀	18	30	—	—	14,5	35,0	26,1	20,5	8,9

Приведенные определения показывают, что температура тела шмелей в разных частях неодинакова. Температура груди всегда выше температуры брюшка, если шмель был в активном состоянии; разница достигает до $10,8^{\circ}$; наименьшая разница между температурой груди и брюшка, по нашим определениям, равнялась $6,2^{\circ}$.

У ос с меньшими размерами тела, чем у шмелей, разница между температурой груди и брюшка достигает 5° в среднем.

У бабочек с относительно большими размерами тела температура груди превышает температуру брюшка на $4-5^{\circ}$.

Несмотря на то, что при циркуляции крови у насекомых происходит быстрое перераспределение тепла и перенос его из одних частей тела в другие, все же разница в температуре груди и брюшка, доходящая у шмелей часто до 10° , поддерживается огромной теплопродукцией при работе летательных мышц грудного отдела. Образованное в груди тепло переносится в другие части тела не только с током кровяной жидкости, но и путем теплопроводности. Сама разность температур в разных частях тела должна приводить к образованию токов жидкости в организме насекомых и являться одним из факторов кровообращения. Разница в температуре разных частей тела насекомых может быть не только в результате теплопродукции, но может образоваться и в результате одностороннего действия солнечной радиации. Поверхность насекомого, подвергающаяся действию лучистой энергии солнца, нагревается больше, чем теневая. Так, по определению на высоте 3100 м в то время, как температура освещенной поверхности саранчи *Chorthippus scalaris* была $34,1^{\circ}$, теневая сторона имела $28,3^{\circ}$; разница $5,8^{\circ}$. Температура кузнечика *Decticus vegucivorus* с освещенной стороны равнялась $31,5^{\circ}$, а теневой $28,2^{\circ}$; разница $3,2^{\circ}$.

Неравномерное распределение температуры в теле насекомых имеет существенное значение в физиологии насекомых (Стрельников, 1934, 1935).

Изучение распределения температуры в теле насекомых имеет значение для определения теплопродукции самого организма при движении в отличие от теплопродукции под действием солнечной радиации. В тени и покое температура разных частей тела почти одинакова и близка к температуре окружающей среды. Под действием солнечной радиации части тела нагреваются более или менее равномерно, если они расположены под одинаковым углом к лучам солнца.

В е л и ч и н а о х л а ж д е н и я ш м е л е й

О величине теплопродукции можно судить как по разнице между температурой тела и воздуха, так и по скорости охлаждения в покое и в тени. Для определения охлаждения шмелей в разных условиях температуры воздуха и движения мной были поставлены опыты на высоте 2300—3300 м (рис. 3).

При температуре воздуха $9,5-10,0^{\circ}$ температура тела шмеля снизилась с $36,1$ до $10,7^{\circ}$ в течение 6 мин. и почти сравнялась с температурой воздуха. В дальнейшем температура шмеля опустилась даже ниже температуры воздуха, что является, вероятно, следствием охлаждения при испарении воды из трахей во время дыхания.

Несколько иначе протекает охлаждение при более высокой температуре и под действием рассеянной радиации (табл. 4).

Этот опыт показывает очень большую скорость охлаждения небольшого шмеля. Вначале в течение 1 мин. шмель охлаждается на 9° ; по мере уменьшения разницы между температурой шмеля и воздуха уменьшается и скорость охлаждения. В тени облаков температура шмеля все время сохраняется на уровне более высоком, чем температура воздуха, превышая последнюю на $2,5-5,0^{\circ}$. Это превышение может быть обусловлено, с одной стороны, действием рассеянной радиации облаков, с дру-

гой, — собственной теплопродукцией шмеля при довольно высокой для него температуре воздуха около 21—22°, а также при ничтожных, еле заметных движениях ножками и крыльями.

Таблица 4. Охлаждение шмеля *Soroënsibombus amicus* ♀
Эльбрус, Терскол, высота 2300 м; опыт № 133; 7.VIII.1937

Время			Температура воздуха	Температура шмеля	Разница между температурой шмеля и воздуха	Примечание
час.	мин.	сек.				
			°C			
13	59	—	22,0	41,7	19,7) В тени облаков; облачность 6. Рассеянная радиация. Шмель в покое
13	59	30	22,0	37,6	15,6	
14	00	00	22,0	32,4	10,4	
14	00	30	22,0	30,8	8,8	
14	02	00	22,0	29,6	7,6	
14	03	—	22,0	29,5	7,5	
14	05	—	22,0	29,5	7,5	
14	07	—	22,0	27,2	5,2	
14	10	—	22,0	28,1	6,1	
14	15	—	20,5	24,5	4,0	
14	45	—	20,5	24,8	4,3	
15	15	—	19,0	21,5	2,5	

При наличии хотя бы слабых движений охлаждение шмеля задерживается и даже может приостановиться совсем (рис. 4).

Как видно из рис. 4, охлаждение шмеля очень сильно замедляется, а иногда и совсем приостанавливается при наличии хотя бы слабых движений ножками, брюшком и головой.

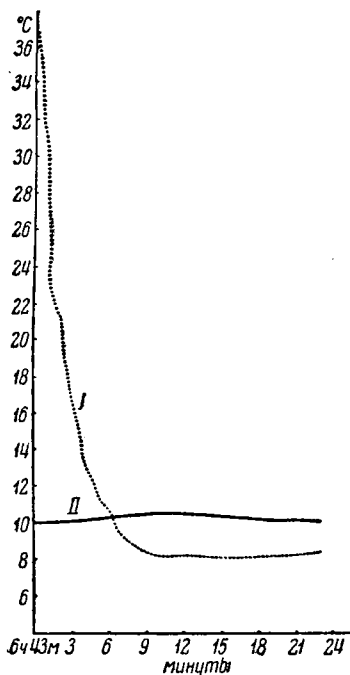


Рис. 3. Скорость охлаждения шмеля *Alpiglobombus alpinus* ♀ в тени и покое: I — температура шмеля; II — температура воздуха (Эльбрус, Терскол, высота 2300 м; 7.VIII.1937)

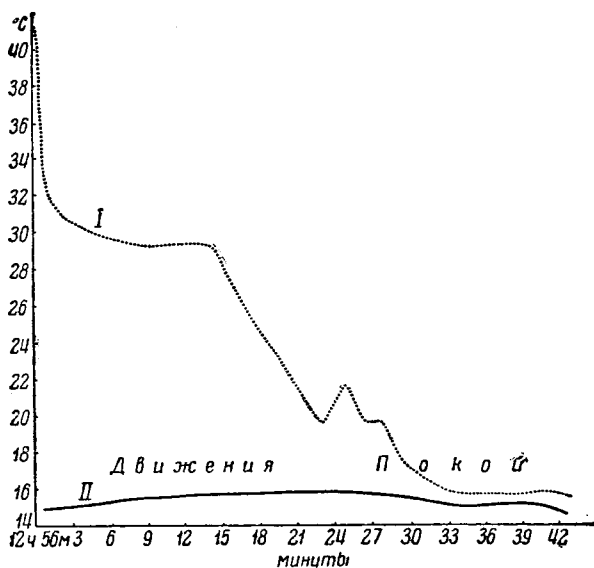


Рис. 4. Охлаждение шмеля *Pratiбombus brodmannicus* ♂ в тени и значение слабых движений в теплопродукции: I — температура шмеля; II — температура воздуха (Эльбрус, Кругозор, высота 3300 м; 14.VIII.1937)

Это с ясностью говорит о большой мощности теплопродукции у шмелей при движении. В природных условиях во время полета, во время лазания по растениям в поисках пищи, на цветах шмели находятся в непрерывном движении и, следовательно, непрерывно продуцируют тепло. Тепловые токи большой силы и быстроты непрерывно проходят в теле насекомых.

Дневной ход температуры тела шмелей в естественных условиях

В течение дня я производил определения температуры шмелей, пойманных на лету или на растениях (иван-чай — *Epilobium*). В табл. 5 температура тела для каждого вида шмелей дана двумя цифрами: первая цифра получена непосредственным определением при помощи термоэлектрического прибора с петлевым гальванометром Цейсса. Полученная таким определением температура тела ниже истинной в момент улова, так как за 10—20 сек. от улова до определения шмель охлаждается. Вторая цифра температуры тела получена путем прибавления к первой цифре величины охлаждения за время от улова до определения; разница эта получается на основании величины охлаждения за соответственный промежуток времени после первого определения (см. предыдущую статью в Зоол. журн., XIX, в. 2).

Суммируя как приведенные в табл. 5, так и не приведенные в ней определения за тот же день, в табл. 6 мы показываем ход средней температуры тела шмелей разных видов во времени и превышение температуры тела над температурой воздуха.

Энергия теплообразования, о которой можно судить по превышению температуры тела над температурой воздуха, особенно велика рано утром до восхода солнца. Она постепенно падает в течение дня, как показывают это следующие средние величины превышения температуры тела над температурой воздуха: 27,0; 25,7; 24,3; 20; 18,2; 16,5; 17,2°.

Как видно, к концу дня, после захода солнца, величина превышения температуры тела над температурой воздуха упала в $1\frac{1}{2}$ раза.

Следует иметь в виду, что особенно велика энергия теплообразования у шмелей и особенно велика их активность в полете и при посещении цветов в ранние утренние часы при низкой температуре воздуха 9°. Вечером же при температуре воздуха 20—18—15°, при гораздо более высокой температуре, чем рано утром, падает как температура тела шмелей, так и величина превышения температуры тела над температурой воздуха.

От восхода солнца (от $7\frac{1}{2}$ час.) до 14 час. часто встречались шмели с температурой тела выше 40° (40—44°).

Количество шмелей, летавших по цветущим полянам альпийского луга, будучи очень большим в ранние утренние часы, уменьшилось около середины дня, что, вероятно, стоит в связи с перегреванием тела. В полуденные часы к теплопродукции при движении прибавлялось тепло солнечных лучей. В связи с этим находится уменьшение количества шмелей около 10 час. утра. В середине же дня, от 11 час. и позже, солнце временами закрывалось облаками, не было непрерывного действия солнечной радиации, ослаблялась опасность перегревания шмелей. В виду этого от 11 до 14 час. шмелей летало так же много, как и рано утром.

От 14 час. до захода солнца количество шмелей начало быстро убывать, а после захода солнца они встречались все реже и реже, встречались единичными экземплярами; в 19 час. шмелей уже не было совсем, они все попрыгали на ночь.

Пока еще нет возможности выяснить причину понижения энергии шмелей как в теплообразовании, так и в полете, и в посещении цветов перед заходом и после захода солнца, в промежутки от 14 до 19 час. Можно высказать лишь предположение об утомлении нервной системы и о свя-

Таблица 5. Дневной ход температуры тела шмелей в естественных условиях Эльбру, Теркол, высота 2300 м; 7.VIII.1937

Вид	№ определений	Время		Солнечная радиация, г-кал	Ветер, м/сек	Температура воздуха	Температура шмеля		Разница между температурой шмеля и воздуха	Примечание
		час	мин				тура шмеля	°С		
<i>Soroënsibombus amicus</i> ♀	51	6	03	Тень до восхода солнца	4,5	9,0	36,0—37,5	28,5	Шмелей много	
То же	52	6	05	—	—	9,0	32,3—35,3	26,3	—	
<i>Alpigenobombus alpigenus</i> ♀	53	6	10	—	—	9,0	31,2—34,3	25,3	—	
<i>Bombus lucorum</i> ♀	54	6	15	P 0,14	—	9,5	35,9—39,0	29,5	—	
То же	56	6	20	—	—	9,5	36,7—39,8	30,3	—	
»	58	6	30	—	—	9,5	32,0—35,3	25,8	—	
»	59	6	32	—	—	9,5	32,0—35,3	25,8	—	
»	60	6	35	—	—	9,5	31,5—33,6	24,1	—	
—	—	7	42	Восход солнца	—	—	—	—	—	
<i>B. lucorum</i> ♀	67	7	35	—	—	15,0	38,1—41,2	26,2	—	
<i>S. amicus</i> ♀	68	7	38	—	1,0	15,0	38,1—41,6	26,6	—	
То же	70	7	45	—	—	15,0	39,1—42,3	27,3	—	
»	71	7	50	Суммарн. 1,52	4,5	15,0	35,2—38,3	23,3	—	
»	74	8	00	—	—	15,5	38,1—41,0	25,5	—	
»	76	8	14	—	—	16,0	39,5—42,3	26,8	—	
<i>Alp. alpigenus</i> ♀	78	8	20	—	—	16,0	35,2—38,3	22,3	—	
<i>S. amicus</i> ♀	81	8	33	—	2,5	16,0	40,0—43,1	27,1	—	
То же	86	8	50	—	—	16,5	36,8—39,9	23,4	Шмелей заметно меньше, чем до восхода солнца	
»	87	9	00	1,53	1,5	16,5	38,5—40,8	24,8	—	
»	88	9	10	—	—	17,5	36,9—40,0	22,5	—	

B. lucorum ♀	89	9	45	—	18,0	41,7—43,8	26,8	—
Alp. alpinus ♀	90	9	20	—	19,0	40,8—43,4	24,4	—
S. amicus ♀	94	9	40	—	19,0	39,7—42,8	23,8	—
B. audax ♀	96	9	47	—	19,0	39,9—43,0	24,0	Шмелей меньше, чем до во- схода солнца
B. lucorum ♀	99	10	00	1,59	19,0	39,0—42,0	23,0	—
S. amicus ♀	103	10	35	—	20,5	36,9—40,0	19,5	—
То же	110	11	40	1,60	21,0	39,6—42,1	21,1	Облачность 4
»	113	11	35	—	23,0	40,7—42,8	19,8	Через 40 мин. ватенения солнца кучевыми облаками
»	115	11	47	—	23,0	42,5—44,0	21,0	Через 40 мин. ватенения солнца облаками
»	116	12	00	—	22,0	38,5—40,1	18,1	Облачность 5. Чередование света солнца и тени обла- ков
»	117	12	40	—	22,0	42,2—43,7	21,7	—
B. audax ♂	118	12	15	—	21,5	39,2—40,8	19,3	—
Alp. alpinus ♀	124	12	52	1,65	21,0	38,9—40,4	19,4	Шмелей много, как и рано утром
S. amicus ♀	127	13	30	—	23,5	43,3—44,8	21,3	—
B. audax ♀	129	13	35	1,60	23,5	40,5—42,0	18,5	Облачность 5
B. lucorum ♀	130	13	40	—	23,5	40,5—42,0	18,5	—
S. amicus ♀	134	14	25	—	22,0	37,6—38,8	16,8	—
Agrobombus mlocosiewitzi ♀	136	14	55	—	20,5	33,4—34,6	14,1	—
Hortobombus portschinskii ♀	137	15	00	—	20,5	35,8—37,0	16,5	—
Alp. alpinus ♀	138	15	10	—	19,0	35,2—36,6	17,6	—
Ag. mlocosiewitzi ♀	139	15	35	—	18,0	33,1—34,3	16,3	—
Soroensibombus amicus ♀	140	15	40	—	18,0	34,3—35,5	17,5	—
То же	141	15	45	—	18,0	32,8—34,4	16,0	—

В и д	№ опреле- ний	Время		Солнечная радиация, г-кал	Ветер, м/сек	Темпе- ратура воздуха	°C		Примечание
		Час	Мин				Темпера- тура шмели	Разница тем- пературой шмели и воздуха	
<i>B. agrorum</i> ♀	142	15	50	—	—	17,0	32,1—33,3	16,3	—
<i>Alp. alpiigenus</i> ♀	143	16	00	—	—	17,0	34,5—35,7	18,7	—
То же	144	16	04	Ясно	—	18,0	33,0—34,2	16,2	—
»	145	16	10	—	2	17,5	35,2—36,4	18,9	Косые лучи падают на лу- говую полянку
—	—	16	20	Заход солнца за ле- сом и горой	—	—	—	—	Шмелей летает очень мало
<i>S. amicus</i> ♂	148	16	44	—	—	15,5	30,9—31,6	16,1	—
<i>Agr. mlocosiewitzi</i> ♀	149	16	46	—	—	15,5	31,8—33,7	18,2	—
<i>S. amicus</i> ♀	150	17	00	—	—	15,5	31,7—32,9	18,4	—
<i>Lapidariibombus cazurroi</i> (Vest) ♀	151	17	04	—	—	15,5	34,1—35,1	19,6	—
<i>Agr. mlocosiewitzi</i> ♀	152	17	06	—	—	15,5	31,3—32,5	17,0	Шмели единичны; встреча- ются крупные виды
<i>Alp. alpiigenus</i> ♀	153	17	22	—	—	15,5	33,1—34,3	18,8	Облачность 5
<i>Agr. mlocosiewitzi</i> ♀	154	17	35	—	—	16,0	31,5—32,7	16,7	—
<i>Agr. mlocosiewitzi</i> ♀	155	17	53	—	—	15,5	34,0—35,7	22,2	Шмели единичны
<i>Pomibombus alboluteus</i> (Pall.) ♀	157	18	20	—	—	15,0	29,9—30,9	15,9	—
<i>Agr. mlocosiewitzi</i> ♀	158	18	30	—	—	14,5	34,3—35,0	20,5	Облачность 9. Шмели еди- ничны
<i>Pomibombus alboluteus</i> ♀	159	18	55	—	—	14,5	32,2—33,4	18,9	Облачность 10. Спускается туман, шмелей не видно

занном с этим ослаблении энергии обмена веществ, возникающем в результате чрезвычайной интенсивности жизненных проявлений в первую половину дня.

Таблица 6. Ход средней температуры тела шмелей разных видов в течение дня

В р е м я	Средняя температура шмелей и колебания	Температура воздуха	Превышение температуры шмелей над температурой воздуха
До восхода солнца			
6—7 час.	36,3 (33,6—39,8)	9,3 (9—9,5)	27,0 (24,1—30,3)
После восхода солнца			
7—8 час.	41,6 (36,1—44,3)	14,9 (14,5—15,5)	25,7 (22,0—29,3)
8—9 »	40,4 (38,3—43,1)	16,1 (15,0—16,5)	24,3 (22,3—27,1)
9—10 »	42,7 (40,0—43,8)	18,5 (17,5—19,0)	24,2 (22,5—26,8)
10—12 »	41,3 (38,9—44,0)	21,3 (20,0—22,0)	20,0 (18,1—21,6)
12—14 »	40,8 (38,3—44,8)	22,6 (23,5—20,5)	18,2 (15,3—21,7)
14—16 ч. 20 м. до захода солнца	35,2 (33,3—38,8)	18,7 (22,0—17,5)	16,5 (14,1—18,7)
16 ч. 20 м.—19 час. до темноты	32,5 (30,9—35,7)	15,3 (16,0—14,5)	17,2 (15,9—22,7)

В течение всего дня шмели являются не только теплокровными животными, но скорее горячекровными, так как температура их тела держится около 40° и часто превышает 40° и доходит до 44°. Благодаря такой высокой температуре тела энергия всех физиологических процессов в организме держится также на высоком уровне.

Энергия теплопродукции и энергия окислительных процессов при дыхании пчел на единицу массы в 75 раз больше, чем энергия окислительных процессов у человека (Parhon). У шмелей эта энергия обмена веществ, вероятно, не меньше, чем у пчел, а больше.

Т е м п е р а т у р н ы й р е ж и м ш м е л е й в г н е з д е

Являются ли шмели теплокровными в течение периода относительного покоя в гнезде? Тепловой режим гнезда шмелей изучался Гиммером, который показал, что в гнезде держится довольно ровная температура, не зависящая от колебания температуры наружного воздуха. Исследования А. Париенко в Хибинах на 67—68° с. ш. показали, что внутри гнезда шмелей в течение суток поддерживается шмелями довольно высокая и ровная температура воздуха. Мною произведены лишь единичные определения температурного режима шмелиных гнезд.

9.VIII на высоте 2300 м мною было обнаружено в траве у поверхности земли гнездо шмеля *Alpigenobombus alpigenus*. Гнездо это лишь своим основанием, примерно до половины, находилось в земле; верхняя часть его была расположена над поверхностью почвы. Гнездо было построено из тонких растительных волокон, имело приблизительно шаровидную форму. Внутри были соты с небольшим количеством ячеек. В большинстве ячеек были личинки на разных стадиях развития. Температура периферических ячеек была: 31,4; 32,8; 32,9; 31,3; 32,8; 30,8°. В периферических ячейках из нижней части гнезда, соприкасавшейся с почвой, температура была: 26,8; 27,3; 27,2°.

Температура воздуха внутренних частей гнезда в различных частях была равна 33,5—35,0°. Температура в центральных частях ячеек была также равна 33,5—35,0°.

Температура воздуха в периферических частях гнезда была 30,5°, а температура около гнезда в траве 27,5°.

Температура тела шмелей, обнаруженных в гнезде, была 42,1—43,7°. Температура шмелей, влетающих в гнездо, колебалась от 42,2 до 43,7°. Шмели в гнезде имели высокую температуру и сами согревали свое гнездо, создавали свой собственный микроклимат. Шмели поддерживают постоянную температуру своего тела в течение суток.

О С Ы

Осы, как и шмели, способны продуцировать большое количество тепла при движении и поднимать температуру своего тела до высоты, благоприятной для течения физиологических процессов. Мои определения говорят о том, что осы в естественном состоянии во время полета или во время питания на цветах имеют высокую температуру тела (табл. 7).

Таблица 7. Дневной ход температуры ос в естественных условиях Эльбрус, Терскол, высота 2300 м; 7.VIII.1937

Вид	№ определений	Время		Солнечная радиация, г-кал	Ветер, м/сек	Температура воздуха	Температура осы	Разница между температурой осы и воздуха	Примечание
		час.	мин.						
<i>Vespula silvestris</i> Scop.	55	6	17	Тень до восхода солнца	1—1,5	9,5	37,5	28,0	
То же	57	6	25	—	—	9,5	33,6	24,1	
—	—	7	42	Восход солнца	—	—	—	—	
<i>Vespula silvestris</i> Scop.	66	7	30	—	—	14,0	38,2	24,2	
То же	72	7	53	—	—	16,0	36,4	18,4	
»	102	10	30	—	—	20,5	38,3	17,8	Улетела после определения
»	105	10	46	Ясно	—	20,5	34,1	13,6	
»	132	43	45	Тень облаков	—	20,0	37,7	17,7	
»	135	14	30	—	—	19,5	34,9	15,4	
—	—	16	20	Заход солнца	—	—	—	—	
<i>Vespula silvestris</i> Scop.	147	16	40	—	—	16,0	31,8	15,8	Ос много на цветах иван-чая
То же	156	18	07	—	—	15,0	31,3	16,3	
—	—	18	40	—	—	—	—	—	Осы активны
»	160	19	00	—	—	14,5	33,4	18,9	То же

На высоте 3000 м и выше осы попадались редко; их трудно ловить, и потому мне не удалось сделать определений в достаточном количестве. Приведу одно определение на Кругозоре на высоте 3300 м 14.VIII.1937 в 14 ч. 25 м. Температура осы *Odynerus parietinus* P., пойманной на лету, была 34° при температуре окружающего воздуха 14,5°.

Как показывают приведенные определения, температура тела ос в различное время дня колеблется от 31 до 38°. Температура ос в тени и до восхода солнца достигала до 33,6—37,5°. Из этого видно, что высокая температура ос является следствием теплопродукции при движении и ды-

хании. По одному из моих определений, температура тела в груди осы *Vespa silvestris* была $36,4^{\circ}$, а в брюшке $31,7^{\circ}$, разница $4,7^{\circ}$. Очевидно, продуцируемое в груди при работе летательных мышц тепло постепенно распределяется по всему организму и затем уходит из него в окружающую среду.

Осы, пойманные на лету или на цветах в солнечные часы дня, имели температуру тела от $34,1$ до $38,3^{\circ}$. Как и у шмелей, тепловой режим ос определялся главным образом их собственной теплопродукцией; они находятся в малой зависимости от теплового действия солнечной радиации, как это имеет место у менее активных насекомых.

Осы летали и питались на цветах как до, так и после восхода солнца. Вечером от 18 до 19 час. осы были активны и встречались в достаточно большом количестве, в то время как шмели начали исчезать, прячась на ночь в свои гнезда.

У С Л О В И Я В Н У Т Р Е Н Н Е Й С Р Е Д Ы Н А С Е К О М Ы Х И Т Е М П Е Р А Т У Р А В О З Д У Х А

Теплопродукция при движении и под действием солнечной радиации и температура воздуха играют решающую роль в жизни высокогорных пойкилотермных животных. Нормальное течение жизненных процессов для разных групп и видов насекомых находится на различной высоте. Ночные и сумеречные насекомые активны при относительно невысокой температуре воздуха по ночам. Ночные бабочки при 10° в воздухе нагреваются в полете до $30-42^{\circ}$ ¹. Большинство дневных насекомых нуждается в довольно высокой температуре тела для процессов роста, развития и размножения. Летом, особенно в южных областях степной и пустынной зоны нашего Союза, дневная температура воздуха достаточно высока, чтобы дать возможность живущим в такой среде насекомым жить и размножаться. Другое дело в таких ландшафтах, как полярный и высокогорный. Там температура воздуха всегда низка; даже днем в самые «жаркие» часы дня на высоте около 3000 м температура редко повышается до 15° . При таких условиях жизнь пойкилотермных животных почти невозможна.

Жизнь на высоких горах становится возможной, с одной стороны, благодаря действию солнечной радиации, а с другой стороны, благодаря собственной теплопродукции ряда насекомых при движении и дыхании.

Солнечная радиация высоко в горах достигает большого напряжения; на Эльбрусе, на высоте 2200—4250 м, солнечная радиация достигает в июле-августе напряжения до $1,66-1,76$ г-кал. Это напряжение является настолько большим и тепловое действие его на животных настолько велико, что оно способно было бы в летние месяцы в Ленинградской области и в южных степных районах сжечь все живое, когда к температуре воздуха в $30-35^{\circ}$ прибавилась бы температура в $25-30^{\circ}$ под действием солнечных лучей.

Напряжение солнечной радиации, губительное внизу на равнине, является спасительным для животных и растений высоко в горах. Мощное тепловое действие высокогорного солнца нагревает животных до $30-40^{\circ}$ и даже несколько выше при температуре воздуха $4-10-15^{\circ}$; температура животных превышает температуру окружающей их среды на $20-25-30^{\circ}$. Только такое большое тепловое действие солнечной радиации в состоянии нагреть животных при низкой температуре воздуха до $35-40^{\circ}$, до уровня, на котором возможны нормальные жизненные отправления.

В нашем исследовании температурного режима насекомых Эльбруса

¹ И. Д. Стрельников, Теплопродукция при движении и ее значение в экологии ночных бабочек, Известия Научного ин-та им. П. Ф. Лесгафта, XXII, 1940.

мы направили внимание на анализ их в естественных условиях и в естественном их состоянии. Мы определяли ту температуру тела, которую имело насекомое во время полета, во время питания на цветке, во время передвижения по земле, по растениям, во время покоя на растениях и т. д. Насекомые могли быть все время под лучами солнца, могли быть до определения более или менее продолжительное время в тени растений или облаков, могли быть до определения активными или в покое и т. д. Я захватывал их в какой-нибудь из моментов их жизни, поэтому определения температуры тела насекомых даже одного вида, произведенные почти одновременно, давали разные величины, что, несомненно, стоит в зависимости как от целого ряда физиологических свойств организма, так и от предшествующего его состояния.

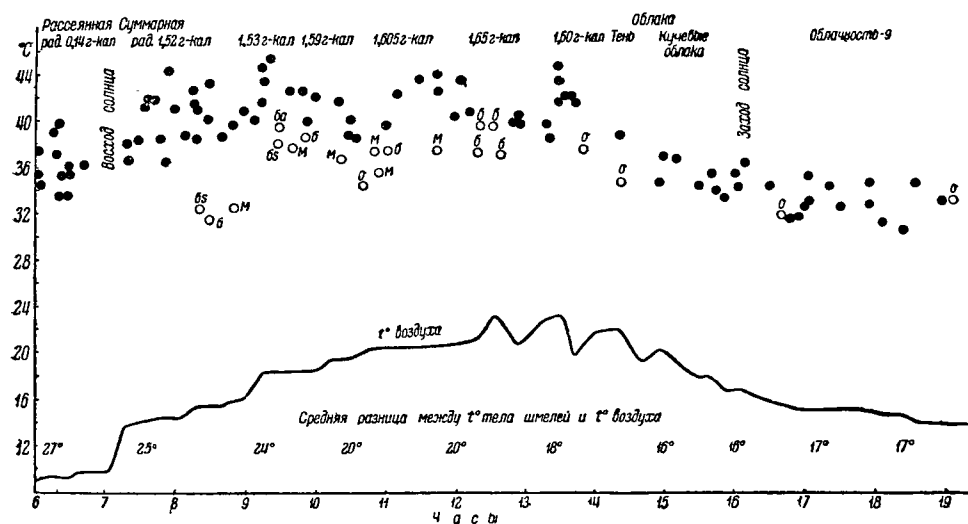


Рис. 5. Температура тела шмелей и некоторых других насекомых в течение дня в естественных условиях (Эльбрус, Терскол, высота 2300 м; 7.VIII.1937)

шмели — ●; в течение дня определена температура тела видов: *Soroënsibombus amicus*, *Alpigenobombus alpigenus*, *Bombus lucorum*, *B. audax*, *B. agrorum*, *Agrobombus mlocqsiewitzi*, *Hortobombus portschinskii*, *Lapidariibombus cazurroi*, *Pomibombus alboluteus*;
осы — ○: *Vespula sylvestris* Scap.;
бабочки — *Erebia aethiops* Esper. и *Odezia atrata* — *bs*; *Pieris rapae* — *б*, *Argynnis aglaja* — *ба*.
мухи — *м*: *Sarcophaga* sp., *Echinomyia* sp., *Chrysotoxum festivum*, *Micropalpus* (*Linnaeugia*) *minima* Zim., *Dysmachus* sp.

Значительное количество произведенных мной определений, обнаруживая вариации у различных особей одного и разных видов, дает возможность с большой отчетливостью проследить ход температурного состояния насекомых на различных высотах и в различные периоды дня. Для характеристики температурного режима разных насекомых я приведу сводку определений, произведенных в течение дня на высоте 2300 и 3300 м (рис. 5 и 6) ¹.

Приведенные на рис. 5 и 6 определения показывают, что насекомые разных отрядов (бабочки, мухи, перепончатокрылые, прямокрылые) живут в течение дня при высокой температуре тела, в среднем 35—40°. Колебания этих величин в ту или другую сторону встречаются

¹ Рис. 5 и 6 составлены по материалам настоящей и предыдущей моей статьи, напечатанной в Зоол. журн., XIX, в. 2, 1940.

довольно часто, и они зависят как от предыдущего состояния организма перед определением, так и от напряжения радиации и от температуры воздуха. Ход средней температуры тела большинства дневных исследованных мной насекомых в малой степени зависит от температуры окружающего воздуха. Так, по определению на высоте 2300 м при температуре воздуха 9—10° температура тела в среднем равна 37°; при температуре воздуха 15—16° средняя температура тела держится около 40°, сохраняясь на том же уровне и при температуре воздуха 21—23°. На высоте 3300 м при температуре воздуха 12—14° температура различных насекомых держится около 35—36° в различные часы дня.

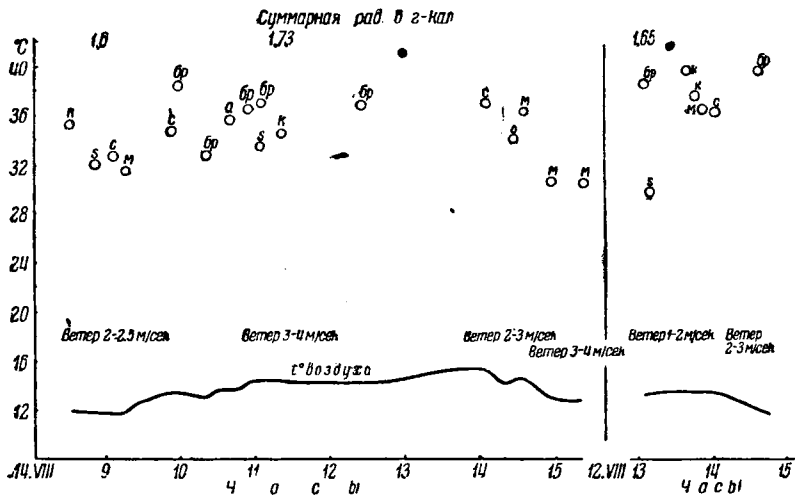


Рис. 6. Температура тела некоторых дневных насекомых в естественных условиях (Эльбрус, Кругозор, 3300 м; 12—14.VIII.1937):

бабочки: 14.VIII. — *Vanessa urticae* — *k*, *Erebia aethiops* — *s*, *Agynnis aglaja* — *a*, *Macroglossa stellatarum* — *бп*; 12.VIII — *Macroglossa stellatarum* — *бп*, *Vanessa urticae* — *k*, *Erebia aethiops* — *s*;
мухи — *м*: 14.VIII — *Lasiophiticus pyrastris*, *Chorthophila* sp., *Scopeuma stercoraria* L., *Muscina assimilis*; 12.VIII — *Eristalis tenax* L.;
саранчовые — *с*: 14.VIII — *Aeropus sibiricus* L., *Chorthippus scalaris*, *Omocestus maculatus*; 12.VIII — *Omocestus maculatus*;
шмели — *•* — *Pratibombus brodmannicus* (Vogt); 12.VIII — *Pratibombus brodmannicus*;
осы — *о*: *Odynerus parietinus* P.

Приведенные материалы показывают, что дневные насекомые исследованных нами отрядов и видов в общем имеют сходные условия внутренней среды при одинаковых экологических условиях. Различия в температурном режиме между разными видами и отрядами не выходят за пределы индивидуальных колебаний внутри одного вида. Комплекс морфолого-физиологических свойств самих насекомых и комплекс экологических условий существования определяют высокую температуру тела, а вместе с ней и высокий уровень всех жизненных функций. Одни из насекомых, как шмели, осы и некоторые бабочки (бразники), обладают высокой собственной теплопродукцией и в состоянии сами поднять температуру своего тела до 40° и даже выше. Другие насекомые, как прямокрылые, мухи, некоторые бабочки, не в состоянии поднять температуру своего тела средствами своего организма, а поднимают последнюю под воздействием экологических факторов и прежде всего под действием солнечной радиации.

Независимо от источников теплопродукции, в результате сложных соотношений внутренних и внешних факторов, насекомые имеют благоприятный температурный режим в своем теле и нормальное течение жизненных функций.

Приведенные материалы показывают также высокий уровень интенсивности физиологических функций в организме высокогорных насекомых, которые вырабатывают так много тепловой энергии, что в состоянии покрыть и огромные расходы по теплоотдаче и поднять температуру своего тела до 40° и выше.

Высокая интенсивность физиологических процессов в горах должна подвергнуться дальнейшему исследованию, и надо надеяться, что сравнительно-экологическое исследование интенсивности жизненных явлений и, особенно, теплового обмена на разных биотопах, в разных ландшафтах, позволит проникнуть в понимание явления адаптации и соотношения между внутренними морфолого-физиологическими свойствами отдельных животных и их комплексов с условиями существования.

Из приведенных данных явлено, что дневные насекомые активны при той же температуре тела 35—40° (в среднем), как птицы и млекопитающие. Тепловые условия внутренней среды у подавляющего большинства активных дневных (и у значительной части ночных) насекомых сходны с теплокровными позвоночными.

ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ ШМЕЛЕЙ И ИХ ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Большая теплопродукция шмелей приводит к значительному превышению температуры их тела над температурой среды. Если шмели могут поднять температуру своего тела на 20—30° выше температуры среды, то тем самым они не находятся в прямой зависимости от температуры воздуха. При низкой температуре воздуха в результате теплопродукции температура шмелей может достигнуть до 30—40°, т. е. до нормальной и оптимальной для их деятельности температуры. При высокой температуре воздуха (20—30°) шмели легко могут перегреться; возможность перегревания при повышенных температурах воздуха определяет активность шмелей в течение суток. Так, в южных широтах шмели активны рано утром и поздно вечером; их не видно совсем днем в наиболее жаркое время суток. Музиченко¹ отмечает для Украины «необыкновенно локализованный интенсивный лёт шмелей: от 4 ч. 15 м. утра до 8 час. утра (утренний лёт) и от 4 до 7 час. вечера (вечерний лёт). Посещаемость цветов находится под влиянием температуры, света и ветра. Наиболее чувствительными к колебанию этих факторов оказываются пчелы, наиболее стойкими — шмели».

Шмели более выносливы к условиям погоды и работают быстрее других. Значительна роль шмелей, работающих ранним утром и опыляющих, таким образом, цветы первыми.

Теплый климат является неблагоприятным для шмелей; их жизнедеятельность является наибольшей при относительно низких температурах окружающей среды, когда устанавливается подвижное равновесие между теплопродукцией и теплоотдачей, в результате чего поддерживается температура тела около 35—40°. Тепловой обмен у шмелей является фактором, определяющим их географическое распространение. В южных широтах шмелей либо мало, либо они отсутствуют совсем. В тропиках шмели живут на горах, будучи окружены, повидимому, необитаемыми для них равнинами (Скорилов, 1922).

¹ Ю. О. Музиченко, Тр. Ин-ту Зоології та біології, IX, Збірник праць відділу екології наземних тварин, № 3, Київ, 1936.

Наибольшее число видов шмелей имеется в Старом свете в фаунах Центральной Азии, в Юго-восточной Азии, Западной Европе и европейской части СССР; оно велико также для Кавказа. «Эти территории богатством своего систематического состава шмелей обязаны прежде всего и главным образом обильным в них горным дебрям» (Скориков, 1922, стр. 136).

«Начиная с эры расцвета видообразования, мы полагаем, что большинство видов шмелей первично возникло в горах, а с течением времени, по мере охлаждения климата, оттуда они стали распространяться и на равнину, продолжая, конечно, дифференцироваться» (Скориков, 1932) ¹.

Шмели отсутствуют в тропическом климате Южной Америки, большое число видов шмелей привязано к горам.

Шмелей нет совсем в Австралии; Африка заселена шмелями только на севере. На крайнем севере шмели поднимаются в Гренландии до 80°.

Распространение шмелей в Арктике и в горах, отсутствие их на равнинах в тропиках и в теплых районах умеренной зоны обусловлены тепловым обменом. Таким образом внутреннее физиологическое состояние организма, возникающее в результате теплопродукции во время полета и при движениях, создает определенный режим теплового обмена со средой. В зависимости от температуры среды находится и состояние внутренней среды в организме шмелей; последняя определяет активность шмелей и их географическое распространение.

В данном случае мы видим пользу экспериментально-экологического анализа не только для понимания поведения, но и для понимания географического распространения насекомых.

Насекомые, с которыми производились наши исследования на Эльбрусе, определены в Зоологическом институте Академии Наук СССР: бабочки — Н. Я. Кузнецовым, прямокрылые — Э. Ф. Мирам, шмели — А. С. Скориковым, мухи — А. А. Штакельбергом и Л. С. Зиминим, осы — В. В. Гусаковским. Всем им приношу большую благодарность.

MUSCULAR HEAT PRODUCTION, SOLAR RADIATION AND THE ECOLOGY OF HIGH MOUNTAIN DIURNAL INSECTS

By I. D. Strelnikov

Ecological Laboratory of the Lesshaft Scientific Institute (Leningrad)

S u m m a r y

1. On Mt. Elbruz at a height of over 3000 m the body temperature of *Macroglossa stellatarum* while in flight or alighting on flowers, varies from 32 to 40°. Thus they may be considered as warm-blooded animals like many other diurnal insects in high mountain regions.

2. On Mt. Elbruz *Macroglossa stellatarum* was observed in flight only during the day. Muscular heat production and solar radiation enables these butterflies to extend the range of their distribution to mountain heights of 3000—3500 m., where they are active, when the temperature of the air is not lower than 10—15° (Table 1).

3. The temperature of bumble-bees in the shade before sunrise, while they were at rest, was almost the same as that of the air. Bumble-bees are quickly heated by the rays of the rising sun: within 10 minutes after sunrise the temperature of the bumble-bee used in our experiment increased by 17°, exceeding the temperature of the air by 13,8° (Table 2).

¹ А. Скориков, Шмели Палеарктики. Ч. I, Общая биология. Изв. Сев. обл. станции защиты растений, т. IV, в. 1, Петроград, 1922.

4. Bumble-bees in flight produce a tremendous amount of heat energy; when the temperature of the air is fairly low, the loss of heat through irradiation is very great; during rapid flight the bumble-bee also loses much heat through convection. The body temperature of bumble-bees in flight remains at a high level (an average about 36—40°), and exceeds the temperature of the air by 20—30°.

5. The temperature of a bumble-bee is different in different parts of its body. When the bumble-bee is in motion, the temperature of the thorax is always higher than that of the abdomen. In our experiments the difference varied from 6,2 to 10,8°. With wasps, which have comparatively large bodies, the thoracic temperature exceeded the abdominal temperature by 4—5°. While they were in the shade and at rest the temperature of different parts of their bodies showed almost no variation and was the same or approximately the same as the temperature of the surrounding air.

6. In connection with the cooling off of bumble-bees we found that in the shade and while at rest in an air temperature of 9,5—10°, the body temperature of the bumble-bee ♀ *Alpigenobombus alpigenus* dropped from 36,1 to 10,7° within 6 minutes, almost equaling the temperature of the air (Table 6). When the bumble-bee moves its legs, abdomen or head even slightly the cooling off process is delayed or even checked completely (Fig. 4).

7. A study was made of the variations of the temperature of bumble-bees during the course of the day under natural conditions (Table 9, Figs. 5 and 6). The place, where the observations were made, was situated at a height of 2300 m (Fig. 5) and at a height of 3300 m (Fig. 6). Before sunrise the body temperature of the bumble-bees varied from 34 to 40°, exceeding the temperature of the air by 25—30°. Throughout the day bumble-bees are not only warmblooded animals but may even be called «hotblooded», their temperature being approximately 40° or over, sometimes reaching 44°.

The fact that the body temperature is always considerably higher than the air temperature indicates the intensity of heat production, which is particularly high early in the morning before sunrise. It gradually falls during the course of the day, as we see from the following averages showing the extent to which the body temperature of bumble-bees exceeds the temperature of the air: 27° (before sunrise — 7 h. 12 m. a. m.), 25° (7—8 h. a. m.), 24° (9—10 h. a. m.), 20° (10—12 h. a. m.), 18° (12 h. a. m. — 2 p. m.), 16° (2—4 h. 20 m. p. m. — sunset), 17° (4 h. 20 m. — 7 h. p. m.) (Fig. 5).

8. Owing to the high body temperature of the bumble-bees (42,1 — 43,7°) they are able to heat their nests.

9. The body temperature of wasps in the shade and before sunrise was found to be as high as 30,6—37,7° owing to the heat produced by the muscular work during flight. Wasps caught in flight or on flowers during the sunny hours of the day had the body temperature of 34,1—38,3° (Table 6).

10. The existence of insects in high mountain regions where the temperature is low is made possible by solar radiation and by heat production through motion.

11. The results of our investigations (see Figs. 5 and 6) show that certain orders of insects (butterflies, flies, hymenopteran and orthopteran insects) have a high body temperature averaging 35—40°.

The average temperature graph for the majority of the insects studied by the author, depended only to a slight extent on the temperature of the surrounding air. For example, at a height of 2200 m and an air temperature 9—10°, the body temperature averaged 37°; with an air temperature of 15—16° the average body temperature was about 40°, remaining on that level even when the temperature of the air rose to 21—23°.

К ВОПРОСУ О ХОЛОДОСТОЙКОСТИ ПРЕСНОВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Э. Я. Граевский

Лаборатория гидробиологии и ихтиологии Петергофского биологического института ЛГУ

(заведующий лабораторией — проф. К. М. Дерюгин)

Температура среды, обуславливая различное течение метаболических процессов, оказывает большое влияние на активность, обилие и распространение животных.

Крайние температуры являются фактором, ограничивающим распространение многих животных, и в частности, низкие температуры в большинстве случаев определяют границу проникновения того или иного вида на север. Поэтому изучение холодостойкости (под которой понимается способность организма переносить низкие температуры) пойкилотермных животных северных и умеренных широт представляет большой интерес для экологов.

Холодостойкость различных видов зависит от способности к переохлаждению, перенесению полного или частичного замерзания, и в ряде случаев определяется также их выносливостью к температурам, близким к 0°.

Так как точки замерзания и, особенно, переохлаждения обнаруживают обычно значительные сезонные и индивидуальные колебания, то установление нижней температурной границы выживаемости возможно лишь при учете физиологических особенностей организма и условий внешней среды (температура, влажность и др.).

При наличии большого числа исследований, посвященных холодостойкости наземных животных, водным объектам было уделено сравнительно мало внимания.

Водные организмы в естественных условиях могут избегать действия температур ниже 0°, уходя в профундальную и сублиторальную зоны водоемов. Однако Норденскиольд (Nordenskiöld, 1897, по Жадину, 1933), Патшер (Patzner, 1927), Зернов (1928), Болдырева (1926, 1930), Шармина (1929), Жадин (1933) и др. отмечают, что целый ряд представителей пресноводной фауны часто вмерзает в лед озер и прудов или в грунт пересыхающих водоемов. В таком состоянии они проводят в умеренных и особенно в северных широтах значительную часть года и «живают» при оттаивании.

Обитая в своеобразных термических условиях, представители водной фауны должны обладать некоторыми особенностями по отношению к температуре сравнительно с наземными представителями тех же систематических групп. Большая константность температуры среды обитания водных организмов может влиять на степень их приспособленности к действию низких температур.

Действие низких температур на различные виды пресноводных животных изучалось Ефимовым (1922) на простейших, Пэйн (Payne, 1926, 1927) на различных представителях водных насекомых и рядом авторов на моллюсках [Барков (Barkow, 1846), Пуше (Pouchet, 1866) и Редель (Roedel, 1881) на *Limnaea stagnalis* и *Planorbis corneus*; Пашер (Patzner, 1927) на *Galba truncatula*; Альстерберг (Alsterberg, 1930) на *Limnaea stagnalis*, *L. ovata*, *Planorbis corneus*, *Ancylus lacustris*, *Bithynia tentaculata* и *Vivipara contecta*; Вейгман, (Weigmann, 1933) на *Limnaea stagnalis* и *Bithynia tentaculata*.]

Полученные этими исследователями результаты во многих случаях противоречивы и не дают ясного представления о холодостойкости пресноводных животных. При этом, за исключением работ Пэйн (1926, 1927), сезонные и возрастные изменения холодостойкости упомянутыми авторами не изучались.

Мной исследовалась холодостойкость трех видов пресноводных моллюсков: *Planorbis corneus*, *Limnaea stagnalis* и *Viviparus viviparus*. Эти виды, имеющие чрезвычайно широкое географическое распространение, часто встречаются в мелких и пересыхающих водоемах и поэтому являются одними из наиболее обычных представителей «пагона».

1. Материал и методика работы

Материалом для настоящего исследования послужили три вида *Gastropoda*: *Limnaea stagnalis*, *Planorbis corneus* и *Viviparus viviparus*, собранные в прудах Петергофского заповедника. Опыты проводились с различными возрастными группами летом 1938 г. и зимой 1938/39 г. *L. stagnalis* были представлены экземплярами с высотой раковины 18—43 мм, *P. corneus* 10—29 мм и *V. viviparus* с высотой раковины 17—27 мм. Так как сбор материала производился в тех же участках водоемов в течение всего периода исследований, можно полагать, что различие в размерах обусловлено возрастом.

Моллюски, предназначенные для опытов, переносились в лабораторию, где в тот же день или на следующий определялись их точки замерзания и переохлаждения, а также выживаемость после образования льда в их теле при различных температурах.

Температура тела моллюсков измерялась с помощью термоэлектрического метода (Калабухов, 1935в; Лозина-Лозинский, 1935б; Кожанчиков, 1937). Термопара состояла из медного и константанового проводов. Для опытов употреблялись провода с толщиной меди 0,1 мм и константана 0,1 мм с хорошей изоляцией. Длина спая термоиглы была около 2 мм. Провода термопары направлялись к переключателю и от него к зеркальному гальванометру с чувствительностью $8 \cdot 10^{-9}$ ампер. Точность отсчетов, производившихся по шкале гальванометра, достигала 0,05°. Одна пара помещалась в нулевую температуру (термос с тающим снегом или льдом), другая вводилась в ногу моллюска на глубину термоспая или прикладывалась к нему. Робинсон (Robinson, 1928) указывает, что прокол повышает точку замерзания и понижает способность организма к переохлаждению. Кроме того, прокол может повести к гибели моллюска. Мной были проколоты 10 моллюсков, из которых ни один не погиб, однако возможно, что в условиях низких температур действие прокола может сказываться на выживаемости животных иначе, нежели при обычных температурах лаборатории.

Сравнивая результаты измерений температуры тела контактным методом и путем прокалывания, я не обнаружил существенных различий в точках замерзания и переохлаждения. Поэтому я пользовался главным образом измерением температуры тела методом прокола, как более удобным и точным.

Для охлаждения моллюсков при температурах ниже 0° применялись охлаждающие смеси из снега или льда и солей (Кожанчиков, 1937).

Для получения охлаждающих смесей с постоянной определенной температурой были использованы следующие криогидратные растворы:

$K_2Cr_2O_7$	5,3%	точка замерзания	—0,7°
K_2SO_4	7,0%	»	» —1,5°
Na_2SO_4	насыщ.	»	» —1,2°
KNO_3	12,2%	»	» —2,9°
$MgSO_4$	23,5%	»	» —3,9°
$BaCl_2$	20,0%	»	» —7,8°

и в различных пропорциях NaCl, дававший температуры от —10° до —20°.

Моллюск с термоиглой помещался в двойную пробирку, которая погружалась в термос с охладительной смесью. Охлаждение моллюсков производилось в воздухе. Опыты проводились как с живыми, так и с раздавленными моллюсками. Кроме того, производилось длительное выдерживание моллюсков в переохлажденной воде и во льду без измерения температуры тела с целью определения их холодостойкости.

2. Результаты исследования

Точки замерзания и переохлаждения. Температура тела всех трех видов в течение нескольких минут или даже секунд, в зависимости от размеров моллюска, принимает температуру среды (рис. 1).

Необходимо отметить, что, в то время как точка замерзания соков тела обнаруживала относительную константность, температура переохлажде-

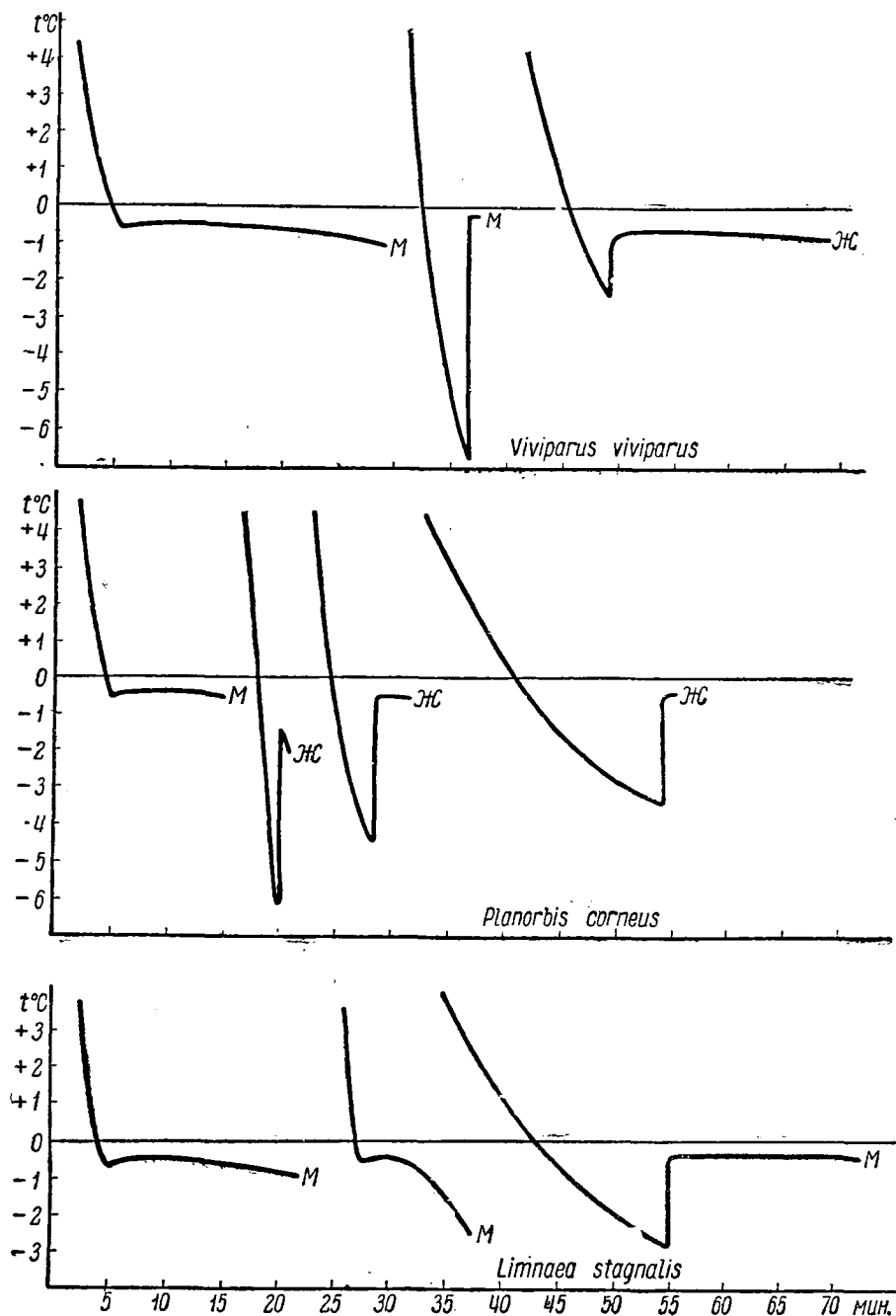


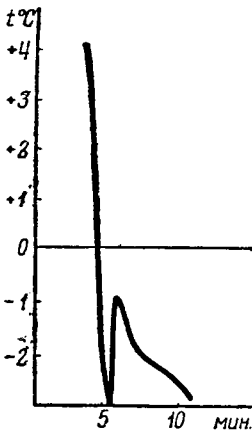
Рис. 1. Температурные кривые, показывающие характер охлаждения пресноводных моллюсков в воздухе: ЖС — моллюск ожил после замораживания; М — моллюск не ожил после опыта

ния оказалась чрезвычайно непостоянной. Это непостоянство точки переохлаждения уже отмечалось рядом авторов для животных и растений [Пэйн, 1926, 1927; Робинсон, 1926, 1928; Боденгеймер (Bodenheimer, 1934); Калабухов, 1933—1935; Лозина-Лозинский, 1935а, б и др.] и в настоящее время установлена ошибочность мнения Бахметьева (1901, 1912) о постоянстве критической точки.

Небольшие различия в точках замерзания, которые наблюдаются в моих опытах, и особенно слишком низкие их величины следует объяснить, как мне кажется, не только физиологическими особенностями организма, а, как это отмечает Солт (Salt, 1936), также тем, что часть выделяемого при замерзании тепла, особенно в случаях небольшой величины организма и незначительного содержания воды в его теле, поглощается окружающей средой. Естественно, что эта ошибка в точке замерзания увеличивается с увеличением скорости охлаждения. Такие, заведомо неправильные, слишком низкие точки замерзания хорошо заметны по характеру температурной кривой после помещения животного в охлаждающую смесь. В этом случае скачок, начавшись довольно быстрым подъемом температуры тела, замедляется до остановки, и затем температура тела падает снова. Последнее обусловлено тем, что организм при замерзании освобождает недостаточно тепла для поднятия собственной температуры до истинной точки замерзания.

Явно слишком низкой является точка замерзания и в случае замерзания части воды в теле организма (рис. 2), когда вслед за скачком следует быстрое падение температуры, которое затем замедляется.

Рис. 2. Температурная кривая с низкой точкой замерзания при замерзании части воды в теле моллюска



Величины точек замерзания трех исследованных видов не обнаруживают межвидовых отличий (табл. 1), что отмечается также Пэйн (1926, 1927) для различных пресноводных насекомых. Тем не менее наблюдается некоторое различие в способности к переохлаждению. Для *V. viviparus*, переохлаждение не превышает $-6,5^{\circ}$, для *P. corneus* $-6,1^{\circ}$, а у *L. stagnalis* критическая точка никогда не наблюдалась ниже $-2,9^{\circ}$. Во многих случаях организм замерзал без переохлаждения. При сопоставлении моих

Таблица 1. Температура переохлаждения и замерзания моллюсков

В и д	Число опытов	Температура переохлаждения, °С			Температура замерзания, °С		
		макс.	средн.	мин.	макс.	средн.	мин.
Л е т о							
<i>Planorbis corneus</i> . . .	41	-6,1	-1,97	-0,25 ¹	-0,9	-0,36	-0,1
» раздавл.	4	-4,5	-3,24	-1,0	-0,5	-0,40	-0,2
<i>Limnaea stagnalis</i> . . .	28	-2,9	-1,30	-0,4 ¹	-0,9	-0,48	-0,1
» раздавл.	4	-1,5	-0,56	-0,35 ¹	-0,4	-0,37	-0,35
<i>Viviparus viviparus</i> . .	43	-6,0	-2,14	-0,2	-0,95	-0,46	-0,15
З и м а							
<i>Planorbis corneus</i> . . .	26	-5,6	-1,91	-0,4 ¹	-0,62	-0,32	-0,2
<i>Limnaea stagnalis</i> . . .	10	-1,0	-0,66	-0,5 ¹	-0,45	-0,33	-0,3
<i>Viviparus viviparus</i> . .	10	-6,55	-3,57	-1,0	-0,76	-0,48	-0,21

¹ Приводится температура начала замерзания, так как переохлаждения не наблюдалось.

данных по пресноводным моллюскам с данными Пэйн (1926, 1927) для различных видов и фаз развития водных насекомых, необходимо отметить большую способность к переохлаждению у моллюсков при более высокой точке замерзания.

Из табл. 1 следует также, что сезонные изменения в точках замерзания и переохлаждения отсутствуют, так как температуры замерзания и переохлаждения пресноводных моллюсков в зимний и летний периоды обнаруживают различия, лежащие в пределах колебаний, установленных для различных индивидуумов того же вида в один и тот же сезон.

Это постоянство точек замерзания, отмеченное Пэйн (1926, 1927) для пресноводных насекомых и обнаруженное мной у водных моллюсков, отсутствует у большинства наземных пойкилотермных животных, которые подвержены значительным термическим колебаниям в течение года.

Интересным представляется вопрос: имеют ли место возрастные изменения в критической точке и в точке замерзания. Для выяснения этого вопроса весь материал по моллюскам был разбит на классы в зависимости от высоты раковины.

Таблица 2. *Limnaea stagnalis*

Размер в мм	Колич. экз.	Температура переохлаждения, °С			Температура замерзания, °С		
		макс.	средн.	мин.	макс.	средн.	мин.
18—22,9	7	-2,1	-1,23	-0,5	-0,7	-0,30	-0,1
23—27,9	8	-2,9	-1,82	+0,5	-0,9	-0,60	-0,45
28—32,9	6	-2,4	-1,08	-0,5	-0,5	-0,36	-0,3
33—37,9	5	-2,8	-1,23	-0,5	-0,5	-0,43	-0,3
38—43	7	-1,7	-0,72	-0,2	-0,9	-0,47	-0,2

Таблица 3. *Planorbis corneus*

Размер в мм	Колич. экз.	Температура переохлаждения, °С			Температура замерзания, °С		
		макс.	средн.	мин.	макс.	средн.	мин.
10—12,9	6	-5,6	-2,53	-1,1	-0,9	-0,47	-0,28
13—15,9	29	-4,5	-1,70	-0,4	-0,8	-0,36	-0,1
16—18,9	46	-6,1	-2,01	-0,4	-0,5	-0,31	-0,2
19—22	14	-5,55	-2,44	-0,25? (0,45)	-0,4	-0,31	-0,15

Таблица 4. *Viviparus viviparus*

Размер в мм	Колич. экз.	Температура переохлаждения, °С			Температура замерзания, °С		
		макс.	средн.	мин.	макс.	средн.	мин.
12—14,9	8	-6,55	-3,88	-0,65	-0,85	-0,44	-0,15
15—17,9	10	-4,0	-1,46	-0,4	-0,65	-0,39	-0,2
18—20,9	14	-5,3	-1,99	-0,45	-0,95	-0,50	-0,2
21—23,9	15	-5,6	-2,02	-0,2	-0,95	-0,47	-0,15
24—27	2	-5,7	-4,72	-3,75	-0,8	-0,67	-0,54

Таблица 5. Зависимость величины переохлаждения от размеров

Температура переохлаждения, °С	Viviparus viviparus					Limnaea stagnalis					Planorbis corneus			
	Размер в мм													
	12—14,9	15—17,9	18—20,9	21—23,9	24—27	18—22,9	23—27,9	28—32,9	33—37,9	38—43	10—12,9	13—15,9	16—18,9	19—22
От 0 до —0,49	—	1	1	1	—	—	—	—	—	2	—	2	2	
» —0,5 » —0,99	1	3	7	3	—	3	2	4	2	1	—	12	4	
» —1,0 » —1,99	1	4	1	5	—	3	1	1	2	3	3	6	1	
» —2,0 » —2,99	1	—	—	2	—	1	5	1	—	—	1	2	5	
» —3,0 » —3,99	—	1	2	—	1	—	—	—	—	—	1	4	3	
» —4,0 » —4,99	2	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	3	—	
» —5,0 » —5,99	1	—	2	1	2	—	—	—	—	—	1	—	—	
» —6,0 » —6,99	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	
	8	10	14	13	3	7	8	6	5	6	6	29	16	13

Как видно из табл. 2, 3, 4, 5, возрастные изменения в температурах переохлаждения и замерзания лежат в пределах индивидуальных вариаций и обуславливаются частично также скоростью охлаждения, таким образом возрастные изменения в точках замерзания и переохлаждения не имеют места.

Холодостойкость. Кодис (Kodis, 1898, 1902) показал, что животные и отдельные органы способны переносить температуры ниже точки замерзания только в переохлажденном состоянии. При замерзании соков тела всегда наступала смерть. Это положение получило подтверждение в опытах Ефимова (1922), Чемберса и Хела (Chambers and Hale, 1932), Калабухова (1933—1935) и др. Напротив, Бахметьев (1901—1912) считал, что насекомые и летучие мыши способны оживать после полного замерзания жидкостей в их теле. Лозина-Лозинский (1937) показал, что гусеницы кукурузного мотылька оживают после полного замерзания соков в организме при температуре -80° .

С другой стороны, Ефимов (1922) для простейших отмечает губительное действие сильного переохлаждения. Летальное действие переохлаждения отмечают также Калабухов (1933) для *Citellus pygmaeus* и Лозина-Лозинский (1935б) для гусениц лугового мотылька. Вейгман (1936), наблюдая гибель *Limnaea stagnalis* и *Bithynia tentaculata* при температурах ниже $-1,5^{\circ}$, считает, что оба вида гибнут при замерзании, хорошо вынося многочасовое переохлаждение до $-4,5^{\circ}$.

Мои данные показали, что переохлаждение в той степени, в которой оно обнаружено у моллюсков, не вызывает их гибели, и моллюски отвечают на раздражение и начинают двигаться через короткий срок после перенесения их в нормальные условия.

Результаты определения минимальной, предельной для жизни температуры сведены в табл. 6.

Большой процент гибели, приводимый в табл. 6, наблюдается даже сразу после образования льда, особенно среди *V. viviparus*.

Однако отдельные экземпляры *P. corneus*, после пребывания в замерзшем состоянии при $-3,5^{\circ}$ в течение 1 часа, оживали. Указанные температуры и срок, очевидно, являются предельными для оживания этого вида. В случае двух других видов нижняя температурная граница сдвигается в сторону более высоких температур. Для *L. stagnalis* такой температурой является $-3,0^{\circ}$. Один экземпляр этого вида ожил после пре-

бывания при этой температуре после скачка в течение 30 мин. Для *V. viviparus* такой предельной температурой является, повидимому, $-2,5^{\circ}$, при которой 1 экземпляр пробыл в замерзшем состоянии в течение 1 часа и затем ожил.

Таблица 6. Выживаемость моллюсков при замерзании

Окончательная температура тела после скачка, $^{\circ}\text{C}$	Экспозиция, мин.	<i>Planorbis corneus</i>		<i>Limnaea stagnalis</i>		<i>Viviparus viviparus</i>	
		колич. экз.	число оживших	колич. экз.	число оживших	колич. экз.	число оживших
От $-0,5$ до $-0,99$	0	24	20	9	6	13	3
	до 30	10	6	2	0	2	0
» $-1,0$ » $-1,49$	» 60	1	0	2	2	1	0
	» 30	9	6	5	2	14	7
» $-1,5$ » $-1,99$	» 60	3	1	8	4	2	0
	» 30	2	2	1	1	2	1
» $-2,0$ » $-2,49$	» 60	—	—	1	0	5	2
	» 30	4	2	2	1	5	0
» $-2,5$ » $-2,99$	» 60	1	0	2	0	4	1
	» 30	—	—	3	1	1	0
» $-3,0$ » $-3,49$	» 60	—	—	—	—	—	—
	» 30	2	0	2	0	—	—
» $-3,5$ и ниже	» 60	3	2	—	—	—	—
	» 30	5	0	—	—	—	—
	» 60	4	0	—	—	1	0

Более низкие температуры не выдерживаются в замерзшем состоянии ни одним из исследованных видов, и гибель наступает через несколько минут. Температуры от $-1,5$ до -2° после скачка в течение 1 часа переносят около 50% особей.

Такая небольшая холодостойкость моллюсков соответствует результатам, полученным для других групп пресноводной фауны, показавшим, что эти животные могут выдерживать только частичное и кратковременное замерзание (Пэйн, 1926, 1927 для водных насекомых, Калабухов и Никольский, 1934 и Вейгман, 1936 для рыб).

Зависимость между выживаемостью при кратковременном охлаждении в воздухе и размерами тела у всех трех видов, как это видно из табл. 7, не установлена.

Также не установлено никаких сезонных изменений в холодостойкости пресноводных моллюсков, даже таких незначительных, на какие указывают Шмидт и Платонов (1938) для некоторых осетровых и карповых рыб.

Длительное выдерживание *P. corneus* во льду и воде при температурах ниже 0° , как это следует из табл. 8, показало, что вмерзание в лед при температурах ниже $-0,7^{\circ}$ оказывает губительное действие, в то время как при более высоких температурах гибель не наблюдалась ни в одном случае. В переохлажденной воде *P. corneus* не погибал и при температуре $-2,8^{\circ}$.

Таким образом все исследованные виды моллюсков, обладая высокой точкой замерзания и погибая при образовании льда в их теле, способны длительное время переносить низкие температуры (ниже точки замерзания соков тела) лишь в переохлажденном состоянии. Однако и достигаемое ими переохлаждение не превышает $-6,5^{\circ}$, а для *L. stagnalis* оно не наблюдалось ниже $-2,9^{\circ}$. Эти сравнительно небольшие величины переохлаждения достигаются в единичных случаях, и поэтому, естественно, интерес представляет вопрос о том, какие условия необходимы для достижения наи-

Таблица 7. Выживаемость моллюсков различных размеров при заморозки

Окончательная температура тела после скачка, °С	Planorbis corneus													
	Viviparus viviparus						Limnaea stagnalis							
	Размеры в мм						Размеры в мм							
	12—14,9	15—17,9	18—20,9	21—23,9	24—27	18—22,9	23—27,9	28—32,9	33—37,9	38—43	10—12,9	13—15,9	16—18,9	19—22
	кол. экз.	число оживших	кол. экз.	число оживших	кол. экз.	число оживших	кол. экз.	число оживших	кол. экз.	число оживших	кол. экз.	число оживших	кол. экз.	число оживших
От -0,5 до -0,99	6	4	2	5	1	3	4	1	2	2	4	2	2	1
» -1,0 » -1,49	2	2	4	2	—	—	4	1	1	4	2	1	0	2
» -1,5 » -1,99	—	—	4	0	—	1	—	—	—	1	—	—	—	1
» -2,0 » -2,49	—	—	3	4	—	—	1	1	—	—	—	1	0	1
» -2,5 » -2,99	—	—	3	4	—	—	1	1	—	—	—	1	0	1
» -3,0 » -3,49	—	—	1	0	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—
» -3,5 и ниже	—	1	0	—	—	—	2	0	—	—	1	0	2	1
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0	7	0

более низкой критической точки и имеют ли эти условия в тех местообитаниях, где встречаются наши объекты.

Условия переохлаждения организма. Вопрос о влиянии термических условий среды на степень переохлаждения и устойчивость этого состояния изучались Бахметьевым для насекомых (Бахметьев, 1900а, б, 1907, 1912). Он установил периодическую зависимость точки переохлаждения от температуры среды, считая критическую точку константной для данных условий охлаждения. Бахметьев показал также, что степень переохлаждения жидкости

обратно пропорциональна ее объему, т. е. для достижения переохлаждения требуется равномерное охлаждение всего объема жидкости. Кюдис (1898, 1902) считал, что каждое животное может замерзнуть при всякой температуре ниже точки его замерзания, т. е. возможность переохлаждения и образования льда в организме рассматривалась им как случайность. Калабухов (1935а, б) утверждает, что переохлаждение не представляет собой случайного явления, а зависит от физиологических особенностей животного и от условий охлаждения.

Прежде всего имеют значение моменты, влияющие на теплоотдачу организма (отношение между поверхностью и объемом, наличие оболочек, замедляющих теплоотдачу). Чем меньше величина тела, т. е. чем больше отношение поверхности к объему тела, тем легче наблюдается переохлаждение и тем оно глубже и продолжительнее, так как тем равномернее происходит охлаждение.

На величину переохлаждения влияет также количество находящейся в организме свободной и коллоидно связанной воды, солей, сахаров и жира. Из внешних факторов Калабухов отмечает большое значение влажности покровов животного. Рыбы и жабы в его опытах и рыбы в опытах Бородина (Borodin, 1934) вследствие влажности покровов почти всегда замерзали без переохлаждения. На отрицательную роль контактной влажности в переохлаждении насекомых указывает Солт (Salt, 1936).

Калабухов считает, что чем медленнее протекает охлаждение, тем больше величина и продолжительность переохлаждения. Лозина-Лозинский (1935б) также отмечает, что чем быстрее идет охлаждение, тем меньше амплитуда температурного скачка, тем меньше величина переохлаждения.

Устойчивость переохлажденного состояния мне кажется независимой от скорости охлаждения. Естественно, что чем больше амплитуда между точкой замерзания и критической точкой, тем менее устойчивым будет переохлаждение.

Здесь я остановлюсь лишь на зависимости между скоростью охлаждения и величиной переохлаждения.

Из табл. 9, в которой скорость охлаждения выражалась отрезком времени в секундах, в течение которого температура тела понижалась от 0 до -1° , следует, что степень переохлаждения у моллюсков увеличивалась вместе со скоростью охлаждения.

Таблица 8. Выживаемость *Planorbis corneus* во льду и в переохлажденной воде при различной экспозиции

Среда	Температура среды, $^{\circ}\text{C}$	Экспозиция, часы	Коллич. экз.	Число оживших
Лед	-0,2	72	7	7
»	-0,7	4	2	2
»	-0,7	6	5	5
»	-2,0	6	3	0
»	-2,2	4	3	0
»	-2,8	4	2	0
»	-2,8	5	2	2?
»	-3,8	5	2	0
Переохлажденная вода	-0,7	25	3	3
То же	-1,8	4	2	2
»	-2,0	6	3	3
»	-2,8	1 ч. 30 м.	2	2

Так, при скорости охлаждения до 100 сек. на 1° достигалось переохлаждение до $-6,5^\circ$; при скорости до 200 сек. максимальное переохлаждение не превышало $-5,5^\circ$ и при более медленном охлаждении критическая точка никогда не лежала ниже $-2,5^\circ$. Графическое выражение этой зависимости представлено на рис. 3.

Расхождение моих данных с данными Бахметьева, Калабухова, Лозина-Лозинского и др., возможно, объясняется различием в величине объектов.

В опытах Калабухова имела место большая величина переохлаждения у более мелких объектов, что объяснялось им исключительно более равномерным их охлаждением. Но здесь должна была наблюдаться и большая

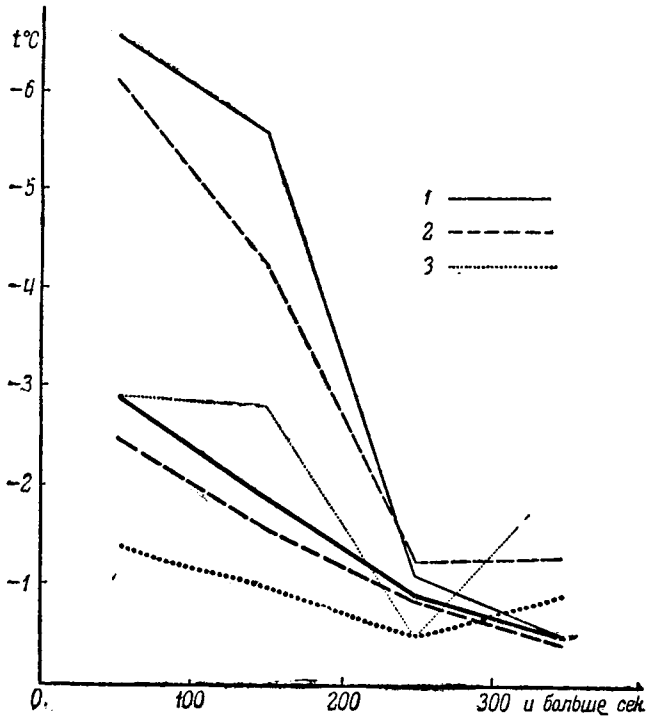


Рис. 3. Величина переохлаждения пресноводных моллюсков в зависимости от скорости охлаждения: 1 — *Viviparus viviparus*; 2 — *Planorbis corneus*; 3 — *Limnaea stagnalis*

скорость охлаждения, вследствие чего и достигалось более глубокое переохлаждение. Равномерность охлаждения, без сомнения, играет чрезвычайно важную роль в явлении переохлаждения, но только в случае крупных объектов. Для мелких объектов равномерность как фактор, влияющий на переохлаждение, практически не играет роли, и здесь, очевидно, положение критической точки определяется главным образом скоростью охлаждения: чем быстрее производится охлаждение, тем при более низкой температуре тела происходит скачок.

Чрезвычайно интересным, хотя и парадоксальным представляется вывод Бахметьева о периодичности критической точки в зависимости от температур охлаждения. Указания на такую периодичность имеются и в моих материалах, однако этот вопрос требует специального и более точного анализа.

Зимовка гидробионтов во льду. На ряду с другими гидробионтами пресноводные моллюски часто вмерзают в лед озер и прудов или в грунт пересыхающих водоемов.

Жадин (1933) указывает, что приспособление моллюсков к перенесению зимы сводится к зарыванию в грунт водоема, замыканию раковин жаберными моллюсками и выделению слизистых пленок на устье легочными моллюсками.

При наступлении похолодания моллюски стремятся уйти в глубь водоема, зарываются в грунт, и лишь немногие особи остаются близ уреза воды и после замерзания ползают по нижней поверхности льда. Депрессивное состояние жизненных функций позволяет моллюскам переносить неблагоприятные условия зимнего режима.

По наблюдениям Фокина и Демина (цитир. по Жадину, 1933), моллюски при наступлении зимы стремятся уйти возможно дальше от ледяного покрова, и поэтому в более или менее глубоких водоемах вмерзание моллюсков в лед наблюдается редко. В более мелких водоемах, где промерзает большая часть воды или даже вся ее толща, моллюски, вмерзшие в лед, попадают чаще, как правило, локализуясь в нижних слоях льда.

Зернов (1928), Болдырева (1926, 1930), Шармина (1929), Жадин (1933) и др. указывают, что вмерзание в лед гидробионтов и, в частности, моллюсков в большинстве случаев не вызывает их гибели, — с оттаиванием льда они оживают. Однако повышенная смертность организмов в «пагоне» указывает на неблагоприятные условия зимовки во льду. Из неблагоприятных факторов, обуславливающих гибель гидробионтов, прежде всего следует указать на давление льда. Ефимов (1922), измеряя давление льда в открытых трубках, нашел, что оно очень невелико (0,007 ат). Поэтому он считает, что гибель простейших обуславливается не сжатием их окружающим льдом, а образованием льда в их теле. Тем не менее Болдырева (1930) указывает на массовую гибель гидробионтов, вмерзших в лед в бочках с водой, при сравнительно высоких температурах. В моих опытах часто наблюдалось повреждение тканей и отдельных органов гидробионтов окружающим их льдом при температурах выше точки замерзания их гемолимфы. Возможно, однако, что в сосудах с отвесными стенками давление льда большее, нежели в естественных условиях.

Болдырева (1930) предполагает, что соки тела организмов «пагона» не замерзают и в некоторых случаях они могут находиться в переохлажденном состоянии, безвредном для организма.

С другой стороны, опыты Калабухова и Никольского (1934) и Бородина (1934) на рыбах, Калабухова (1935) на жабах, так же как и опыты Солта (Salt, 1936) с насекомыми, показали, что животные, имеющие влажную поверхность, не переохлаждаются. Тем более переохлаждения не может быть при соприкосновении организма со льдом. При замораживании моллюска во льду температура тела его все время равна температуре окружающего льда. Ни в одном случае не наблюдалось переохлаждения моллюска во льду, а всегда происходило замерзание организма при достижении температурой льда точки замерзания соков его тела. Замерзание без переохлаждения во льду хорошо заметно на кривой (рис. 4), показывающей постепенное падение температуры тела без подъемов. Эти подъемы должны были бы иметь место в случае переохлаждения при скачке. Прямая зависимость между скоростью охлаждения и величиной переохлаждения также говорит за то, что вследствие крайне медленного охлаждения организма, заключенного в лед, возможно достижение лишь незначительного переохлаждения. С другой стороны, мне ни разу не пришлось наблюдать замерзание организма даже в сильно переохлажденной воде, в которой моллюск всегда находился тоже в переохлажденном состоянии (рис. 5).

Из всего этого следует, что водные организмы находятся во льду в незамерзшем и в непереохлажденном состоянии, так как длительное пребывание в состоянии частичного замерзания приводит к полному замерзанию организма, т. е. к его гибели.

Длительного переохлаждения организма во льду также не происходит, так как окружающий лед индуцирует образование льда в теле животного.

Следовательно, водные организмы находятся во льду или в ледяных камерах, содержащих воду, при температуре выше точки заморзания соков их тела. Вмерзшие в лед гидробионты находятся почти исключительно в его нижнем слое, где температура в природных условиях редко падает ни-

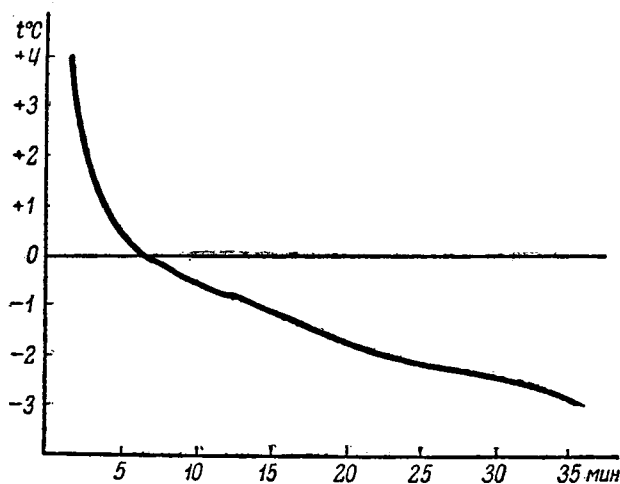


Рис. 4. Температурная кривая *Limnaea stagnalis*, изображающая заморзание без переохлаждения моллюска во льду. Моллюск погиб

же $-0,5^{\circ}$. Встречаясь при этих температурах, близких к точке заморзания соков их тела, гидробионты, очевидно, могут существовать неопределенно долгое время. В случае понижения температуры слоя льда, в котором заключены животные, ниже температуры заморзания их гемолимфы, организмы всегда погибают вследствие образования льда в их теле.

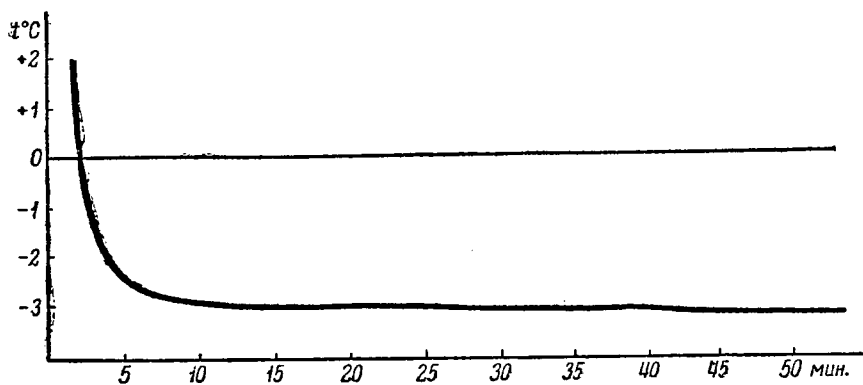


Рис. 5. Температурная кривая *Planorbis corneus*, показывающая длительное переохлаждение моллюска в переохлажденной воде. Моллюск остался живым

3. В ы в о д ы

На основании изложенных выше материалов по холодостойкости пресноводных моллюсков можно сделать следующие выводы:

1. Холодостойкость пресноводных моллюсков невелика и определяется величиной переохлаждения и точкой заморзания; последняя для пресноводных моллюсков лежит около $-0,4^{\circ}$. Гибель всегда наступает после

температурного скачка, когда начинается замерзание гемолимфы. Моллюски переносят лишь небольшое охлаждение после начала замерзания до температур около $-1,0^{\circ}$ $-2,0^{\circ}$ в течение до 2 час., после чего гибель неизбежна.

2. Сезонных изменений в точках замерзания и переохлаждения и в холодостойкости пресноводных моллюсков не происходит.

3. Возрастные различия пресноводных моллюсков не влияют на температуры замерзания и переохлаждения и на холодостойкость.

4. На величину переохлаждения влияет скорость охлаждения: чем быстрее охлаждается мелкий организм, тем ниже лежит критическая точка.

5. Окружающий лед и влажная поверхность снижают, а чаще вовсе элиминируют переохлаждение в организме.

6. Лед, окружающий вмерзших гидробионтов, оказывает на них механическое воздействие, в ряде случаев вызывая тканевые повреждения.

7. При понижении температуры льда ниже точки замерзания соков тела моллюска, длительного переохлаждения не наступает, и обычно сразу происходит замерзание, вызывающее гибель организма.

При охлаждении в воздухе до температур, лежащих ниже точки замерзания гемолимфы моллюска, состояние переохлаждения может продолжаться несколько суток, не приводя к гибели организма.

ЛИТЕРАТУРА

1. Alsterberg O., Wichtige Züge in der Biologie der Süßwasser-Gastropoden, Lund, 1930.
2. Бахметьев П., Арх. биол. наук, т. VIII, в. 3, 1900а.
3. Bachmetjew P., Ztschr. wiss. Zool., 67, 1900б.
4. Он же, Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus, B. I, Leipzig, 1904; B. II, Sophia, 1907.
5. Бахметьев П., Природа, 1912.
6. Он же, Природа, 1912.
7. Варков Н., Der Winterschlaf, Berlin, 1846.
8. Wodenheimer F., Zool. Jahrb., B. 66, H. 1/2, 1934.
9. Боядырева Н., Работы Окс. биол. ст., т. IV, 1926.
10. Она же, Гидроб. журн. СССР, т. IX, № 1—3, 1930.
11. Bogodinn N., Zool. Jahrb., Abt. Zool. u. Physiol., 53, 1934.
12. Weigmann R., Biol. Zbl., V. 56, H. 5/6, 1936.
13. Ефимов В., Арх. русск. протист. о-ва, т. 1, 1922.
14. Жадин В., Пресноводные моллюски СССР, ВНИОРХ, ОГИЗ, 1933.
15. Зернов С., Русск. гидроб. журн., т. VII, № 1—2, 1928.
16. Калабухов Н., Бюлл. Моск. о-ва исп. природы, отд. биол., т. XI—II (2) 1933.
17. Он же, ДАН СССР, т. 1, № 7, 1934.
18. Kalabuchow N., Zool. Jahrb. (Physiol.), B. 55, H. 1, 1935а.
19. Калабухов Н., Зоол. журн., XIV, в. 1, 1935б.
20. Он же, Бюлл. Научно-иссл. ин-та зоол. МГУ, № 2, 1935в.
21. Калабухов Н. и Никольский Г., Рыбн. хов-во СССР, № 2, 1934.
22. Kodis F., Zbl. physiol., B. 12, 1898.
23. Кодис Ф., Изв. АН СССР, т. XVII, № 3, 1902.
24. Кожанчиков И., Изд. Всес. Акад. с.-х. наук, Л., 1937.
25. Ловина-Ловинский, Защ. раст., № 1, Л., 1935а.
26. Он же, Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, т. XIX, в. 1, 1935б.
27. Он же, Зоол. журн., XVI, в. 4, 1937.
28. Maximow N., Ber. d. Deut. Bot. Ges., 30, 1912.
29. Максимова Н., Изв. Лесного ин-та, 1913.
30. Patzer H., Zool. Jahrb. Abt. Syst., B. 53, H. 4/5, 1927.
31. Pavesi N., Quart. Rev. Biol., v. 1, № 2, 1926.
32. Она же, J. Morph. and Physiol., v. 43, № 2, 1927.
33. Pouchet F., J. Anat. Physiol. de Ch. Robin, B. 3, 1866.
34. Robinson W., Minn. Agr. Expt. Sta. Techn. Bull., 41, 1926.
35. Он же, Jour. Agr. Res., v. 37, № 12, 1928.
36. Он же, Jour. Agr. Res., v. 37, № 12, 1928.
37. Roedel H., Über das vitale Temperaturminimum wirbelloser Tiere, Dissert. Halle, 1881.
38. Salt R., Minn. Agr. Expt. Sta. Techn. Bull., 116, 1936.
39. Шармина П., Русск. гидроб. журн., т. VIII, № 8—9, 1929.
40. Chambers R. and Hale H., Proceed. R. Soc., B., v. 110, 1932.
41. Шмидт П. и Платонов Г., ДАН СССР, т. XIX, № 3, 1938.

A CONTRIBUTION TO THE PROBLEM OF COLD-HARDINESS IN FRESH-WATER ANIMALS

By E. J. G r a e v s k y

Laboratory of Hydrobiology and Ichthyology of the Peterhof Biological Institute
(Head of the Laboratory — prof. K. M. Derjugin)

Summary

The present paper states the results of a study on cold-hardiness in fresh-water molluscs: *Limnaea stagnalis*, *Planorbis corneus* and *Viviparus viviparus*.

The determination of the freezing-points and of overcooling was made by applying the thermo-electric method. The species investigated were kept for a prolonged period of time in ice and overcooled water at various constant temperatures. Apart from the above indicated there were also studied the conditions of the organism's overcooling as well as those of the hibernation of animals in ice.

On the ground of data secured with respect to the cold-hardiness of fresh-water molluscs the following conclusions may be drawn:

1. The cold-hardiness of fresh-water molluscs is not great and may be determined by the value of overcooling as well as by the freezing point, the latter lying about $-0,4^{\circ}\text{C}$ for the above animals. Death always occurs after a temperature jump, when the freezing of the haemolymph begins. The molluscs can stand but a slight cooling after the commencement of freezing to temperatures of about $-1,0^{\circ}$ — $-2,0^{\circ}\text{C}$ for as long as 2 hours, when death becomes inevitable.

2. There occur no seasonal alterations either of the freezing- and overcooling points or cold-hardiness of fresh-water molluscs.

3. Age differences of fresh-water molluscs do not influence the temperatures of freezing and overcooling as well as cold-hardiness.

4. The value of overcooling is affected by the rate of the latter process: the more rapidly a small organism gets cooled, the lower is the critical point.

5. The surrounding ice and moist surface lower, and more often fully eliminate the overcooling in the organism.

6. The ice surrounding the animals congealed therein exercises a mechanical action upon them, causing tissue lesions in a number of cases.

7. With a dropping of the ice temperature beneath the freezing-point of fluids in the body of the molluscs no prolonged overcooling sets in and freezing, which leads to the organism's death, usually, takes place at once.

When the air temperature falls beneath the freezing-point of the mollusc haemolymph, the state of overcooling may last for several days without involving the death of the organism.

НЕКОТОРЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ НАД ВЛИЯНИЕМ ТЕМПЕРАТУРЫ
НА РОСТ И РАЗМНОЖЕНИЕ *PROTOCLEPSIS MACULOSA*
RATHKE, 1862

М. В. С и н е в а

Лаборатория общей биологии и зоологии III Московского медицинского института
(заведующий лабораторией — проф. Г. Г. Щеголев)

Изучая биологические особенности *Protoclepsis maculosa*, я попутно сделала некоторые наблюдения над влиянием температуры на рост и размножение этой формы, представляющей, так же, как и *Hirudo medicinalis*, типичный гематофаг и являющейся весьма удобным объектом для постановки соответствующих опытов. В лабораторных условиях мной было получено 4 поколения *Pg. maculosa*, на каждом из которых удалось проследить развитие данной формы, начиная от яйца до момента гибели животного после размножения (Синева, 1938).

Как мной было показано, *Pg. maculosa*, по крайней мере в лабораторных условиях, питается 3 раза в течение жизни. После третьего принятия пищи (кормления) пиявка становится способной к размножению, а затем погибает. Кроме того, в этой же работе на основании взвешиваний мной было показано, что увеличение веса пиявок тотчас после кормления продолжается до полного исчезновения крови, после чего вес начинает уменьшаться и пиявки опять нуждаются в кормлении.

Для выяснения вопроса о влиянии температуры на рост и размножение *Pg. maculosa* был поставлен ряд опытов с особями разного возраста (кормления) сначала при двух, а затем при трех температурах: 1) постоянной, или высокой (24°), 2) комнатной, 3) температуре водопроводной проточной воды.

Для содержания пиявок при 24° был сделан аквариум с толуоловым терморегулятором. Для содержания пиявок в комнатной температуре был взят такой же аквариум с водой; температура воды колебалась при этом от 13 до 18°. Наконец, для содержания пиявок при минимальной температуре, которая до некоторой степени приближалась бы к естественным зимним условиям, был устроен аквариум с проточной водой, поступающей непосредственно из водопроводного крана; температура воды в аквариуме в продолжение зимнего времени была около 5°.

Подопытные пиявки кормились на гусе, затем на второй день взвешивались и ставились одновременно в различные температуры. В продолжение всего времени, пока пиявки находились в аквариумах, делались наблюдения за исчезновением крови в кишечнике. Когда кишечник освобождался от крови, пиявки из всех температур взвешивались вторично.

И о п ы т. Пиявки после первого кормления были взвешены и помещены в температуры 24° и комнатную от 13 до 18°. На вид все пиявки были цвета крови, выделялись только светлые передняя и задняя присоски. Через

месяц, а в некоторых случаях и раньше, у пиявок из температуры 24° кровь в кишечнике исчезала и они начинали убывать в весе. Пиявки, стоявшие в комнатной температуре, еще имели кровь в заднем отделе кишечника и, следовательно, еще прибывали в весе. В табл. 1 показан вес пяти таких пиявок при двух температурах.

II о п ы т. Пиявки после второго кормления, предварительно также взвешенные, были поставлены в температуры 24°, комнатную и водопроводной воды. Эти пиявки после кормления также имели окраску цвета крови. Через 2 мес., а некоторые раньше, они были взвешены вторично. Из табл. 2, где приведены данные этих опытов, видно, что пиявки, содержащиеся при температуре 24°, начали убывать в весе и имели к этому времени совершенно пустой кишечник. Пиявки из температур комнатной и минимальной имели еще в кишечнике кровь и продолжали увеличиваться в весе.

III о п ы т. В те же температуры были поставлены пиявки после третьего кормления, т. е. пиявки, способные размножаться. Мне не удалось довести всех пиявок после третьего кормления до момента исчезновения крови в кишечнике, чтобы сравнить их вес, так как пиявки в температуре 24° обычно через 2—3 мес., а иногда и раньше, погибали. Однако было проведено несколько взвешиваний у таких пиявок через месяц и результаты получились такие же, как и при первом и втором кормлениях, т. е. наибольшее увеличение веса происходило в температуре водопроводной воды, наименьшее — в температуре 24° и среднее — в комнатной.

Т а б л и ц а 1. Результаты взвешивания пяти пиявок из температуры 24° и комнатной

№ пиявки	Продолжительность опыта	Вес одной пиявки в г	
		24°	комнатная t°
1	14.V—2.VI	0,0079	0,0070
		0,0064	0,0075
2	25.V—4.VI	0,0070	0,0078
		0,0076	0,0088
3	20.V—26.VI	0,0079	0,0079
		0,0072	0,0087
4	23.V—22.VI	0,0080	0,0079
		0,0072	0,0090
5	42.VI—4.VII	0,0078	0,0079
		0,0074	0,0091

Т а б л и ц а 2. Результаты взвешивания пяти пиявок из температур 24°, комнатной и водопроводной воды

№ пиявки	Продолжительность опыта	Вес одной пиявки в г		
		24°	комнатная t°	водопроводной воды
1	27.IV—14.VI	0,0503	0,0505	0,0501
		0,0491	0,0542	0,0565
2	16.IX—15.XI	0,0319	0,0286	0,0358
		0,0226	0,0305	0,0380
3	21.IX—27.X	0,0369	0,0367	0,0403
		0,0354	0,0382	0,0563
4	27.IX—2.X	0,0341	0,0356	0,0361
		0,0275	0,0376	0,0405
5	29.X—1.XII	0,0365	0,0380	0,0413
		0,0376	0,0402	0,0445

Таким образом при низкой температуре мы наблюдаем медленное расхождение крови в кишечнике. Вместе с тем полное исчезновение крови в кишечнике и, следовательно, готовность к следующему кормлению, происходили в низкой температуре позднее, чем в комнатной и особенно в высокой. Полученные данные ясно показывают, что высокая температура отрицательным образом влияет на приращение биомассы и, кроме того, после третьего кормления, вообще неблагоприятна для пиявок, тогда как

низкая удлиняет наступление момента готовности к следующему кормлению и достижению взрослого состояния. Таким образом наилучшие результаты в отношении приращения биомассы и одновременно готовности к следующему кормлению могут быть получены при средней температуре в 13—18°.

Полученные данные еще раз подтверждают выводы ряда работ, показывающих, что накопление биомассы у холоднокровных животных при низкой температуре идет медленнее, чем при высокой (Алпатов, 1929).

Однако, кроме различия в росте, содержание пиявок в трех различных температурах сказалось и на их размножении, и это представляет особый интерес. Ни одна из пиявок, поставленных в высокую температуру 24°, никогда не размножалась. Пиявки из комнатной температуры 13—18° вели себя различно. Одна часть пиявок нормально совокуплялась и откладывала яйца, из которых развивалась молодежь. Другая часть хотя и совокуплялась, однако отложенные яйца не развивались, и пиявки через несколько дней слезали с коконов. Наконец, третья группа пиявок совсем не совокуплялась и не откладывала яиц.

Пиявки из температуры водопроводной воды, обладавшей, как уже говорилось выше, в течение зимнего периода температурой около 5°, с наступлением весны, как только вода достигала температуры 12—14°, обнаруживали все признаки наступления периода размножения. Они становились подвижными, поднимались к поверхности воды, меняли окраску и с дальнейшим потеплением начинали совокупляться и откладывать яйца. За очень малым исключением, у всех таких пиявок из отложенных яиц развивалась молодежь. Результаты этих опытов целиком совпадают и подтверждаются серией длительных наблюдений, проведенных мной над несколькими поколениями в различных комнатных температурах. Так, все пиявки первого поколения после третьего кормления стояли в комнате с температурой 8—10° в течение всей зимы. С наступлением весны температура повысилась сначала до 16—18°, а затем и выше (комната солнечная), и в марте пиявки начали совокупляться и откладывать яйца. Почти все пиявки этого поколения отложили яйца, из которых вывелась молодежь. Пиявки второго поколения находились в двух разных помещениях. Часть из них в прежних условиях, в той же самой комнате, с той же температурой. Часть же в комнате с более высокой температурой 14—16°. Последние начали совокупляться раньше — в январе-феврале. Некоторые отложили яйца, но из отложенных яиц молодежь развивалась далеко не у всех пиявок. Пиявки, находившиеся в более низкой температуре, начали размножаться позднее — в марте-апреле, когда комната стала нагреваться солнцем. Они почти все отложили яйца, из которых вывелась молодежь. Третье поколение находилось в комнате с температурой 16—18°. Период размножения у них начался в ноябре-декабре, но очень немногие пиявки дали яйца, из которых развивалась молодежь. Наконец, четвертое поколение находилось в еще более высокой температуре 18—20°, и процент пиявок, отложивших яйца, из которых развивалась молодежь, был очень небольшой. Вместе с тем все пиявки четвертого поколения, помещенные в температуру водопроводной воды, с наступлением весны приступили к размножению и принесли нормальное потомство.

Таким образом из наблюдений и опытов ясно, что понижение температуры в течение периода третьего кормления является важным, а в большинстве случаев, быть может, и необходимым условием для наступления в дальнейшем полового размножения и для максимальной плодовитости *Pg. maculosa*.

Однако вместе с тем при понижении температуры, наступившем в определенный момент после третьего кормления, следующее за тем повышение ее ускоряет момент наступления полового размножения без плохого влияния на плодовитость. Так, пиявки после третьего кормления, поставленные в проточную воду 10.X.1937, были вынуты оттуда 26.III.1938 и постав-

лены в комнатную температуру 18—20°. Почти тотчас же после пересадки можно было по внешнему виду и поведению видеть, что пиявки начинают уже готовиться к размножению. Через несколько часов после помещения их в температуру 18—20° они начали совокупляться, а затем отложили яйца, из которых вывелась молодеь.

Явление это уже отмечалось для *Piscicola geometra*, и приводится Гертером в его сводке, посвященной биологии *Hirudinea* (1932).

Пиявки, вынутые из водопроводной воды раньше наступления весны, т. е. раньше естественного потепления, тоже начали совокупляться, но через несколько дней, а затем откладывали яйца, из которых также развивалась молодеь.

Так, пиявки, поставленные в проточную воду 19.IV.1938, были вынуты 25.XI.1938 и поставлены в температуру 18—20°. Совокупление у них началось в начале декабря и 20.XII они уже отложили яйца. 27.XII.1938 были вынуты из водопроводной воды 2 пиявки, кормленные и поставленные в июле 1938 г. Одна из них отложила яйца 29.I.1939, а вторая 2.II.1939.

Из вышеприведенных опытов и наблюдений становится ясным тот практический путь, который может дать наилучшие результаты в смысле достижения максимальной быстроты роста, ускорения размножения и нормальной плодовитости *Pr. maculosa*.

Температура, при которой может идти развитие в периодах до первого, после первого и после второго кормлений, должна быть комнатной; после третьего кормления пиявки переводятся в низкую температуру, в которой они проходят определенную стадию, после чего переносятся опять в комнатную, где почти немедленно наступает процесс размножения, дающий нормальное потомство. Таким путем можно в несколько раз ускорить развитие половых продуктов у *Pr. maculosa* по сравнению с процессами, протекающими в природе, без понижения плодовитости. Этот путь может быть применен и к практически важному для нас объекту — *Hirudo medicinalis*.

В ы в о д ы

1. Все возрастающее значение медицинских пиявок как лечебного средства делает актуальным их искусственное разведение и изучение факторов, влияющих на рост и размножение пиявок-гематофагов.

2. Настоящая работа имеет целью выяснение влияния температуры на рост и плодовитость типичного гематофага *Pr. maculosa*.

3. Высокая температура отрицательным образом влияет на приращение биомассы, тогда как низкая, давая наибольшее приращение, удлиняет наступление момента готовности к следующему кормлению, а следовательно, и к взрослому состоянию.

4. Наилучшие результаты в отношении приращения биомассы и одновременно готовности к следующему кормлению достигаются при средней температуре.

5. Понижение температуры в течение периода после третьего кормления является важным и, по видимому, необходимым условием для обеспечения в дальнейшем нормального полового размножения и нормальной плодовитости.

6. Наступление полового размножения и откладка коконов возможны только при средней температуре.

7. Перенесение пиявок после определенного времени из низкой температуры в среднюю немедленно вызывает наступление полового размножения без плохого влияния на плодовитость.

8. Содержание *Pr. maculosa* до третьего кормления в средней температуре, а после третьего кормления в низкой с последующим перенесением в среднюю является наилучшим практическим путем для достижения в одно и то же время максимальной быстроты роста, ускорения размножения и нормальной плодовитости.

9. Этот практический путь с некоторыми изменениями должен быть применен и к медицинской пиявке.

10. Опыты показывают огромную роль внешней среды в протекании процессов размножения и в явлениях плодовитости и приводят к выводам, имеющим точки соприкосновения с теорией стадийного развития растительных организмов.

11. Дальнейшие исследования в этом направлении над *Pr. maculosa*, представляющей удобный объект для подобных опытов, позволят, быть может, применить плодотворную концепцию акад. Лысенко и на животном организме.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алпатов В. В., Сб. работ «Рост животных», Биомедгиз, 1935. — 2. Негтер К., *Zeitschr. vergl. Phys.*, 10, 2, 1929. — 3. Он же, *Hirudinea in Biologie der Tiere Deutschlands*, herausg. P. Schulze, 35, 1932. — 4. Нотц, *Revue suisse de Zool.*, 45, 1938. — 5. Синева М. В., Работы лаборатории общей биол. и зоол. III Московского медицинского ин-та, в. 1, 1938.

QUELQUES OBSERVATIONS SUR L'INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA CROISSANCE ET LA RÉPRODUCTION CHEZ *PROTOCLEPSIS MACULOSA*

Par M. W. Ssynewa

Laboratoire de biologie générale et zoologie du 3-me Institut Médical de Moscou
(Directeur — prof. G. G. Stschegolew)

R é s u m é

Le travail en question avait pour but d'étudier l'influence de la t° sur la croissance et la reproduction chez une sangsue haematophage typique — *Protolepsis maculosa* Rathke 1862. Dans les conditions de laboratoire les individus de cette espèce ne s'alimentent que trois fois au cours de leur vie. Après la troisième alimentation ces sangsues deviennent capables de la reproduction, se multiplient et ensuite périssent (Ssynewa, 1938). Une série d'expériences était entreprise, dont les objets furent les sangsues, placées après la prise de la nourriture dans les diverses conditions thermiques, à savoir: 1) dans une t° élevée et constante — au niveau de 24°C ; 2) dans la t° moyenne, variée pendant l'année entre $13\text{--}18^{\circ}\text{C}$ et 3) dans la t° de l'eau courante d'aqueduc, c'est à dire, dans la t° la plus proche de celle des conditions naturelles et pendant l'hiver équivalente aux 5°C environ. La t° élevée exerce une action négative sur l'augmentation de la biomasse, tandis que la température basse est la plus favorable pour la croissance; elle éloignait toutefois le moment où les sangsues étaient prêtes pour l'alimentation suivante et, par conséquent, pour leur maturité. Les meilleurs résultats sous le rapport de l'augmentation de la biomasse et en même temps sous le rapport de la capacité des sangsues pour l'alimentation suivante, s'obtiennent dans la t° moyenne. L'entretien des *Pr. maculosa* dans les t° diverses se ressentait aussi sur leur reproduction. Ainsi la baisse de la t° pendant quelque temps après la troisième alimentation apparaît comme une condition importante et peut-être indispensable pour que la reproduction et la fécondité des sangsues soient normales. Néanmoins si la baisse de la t° après la troisième alimentation avait eu lieu, on aurait pu par l'élévation suivante de la t° au moment donné accélérer l'approche de la reproduction sans aucune diminution de la fécondité. En se basant sur les expériences et des observations entreprises on peut établir la meilleure méthode pour obtenir chez *Pr. maculosa* en même temps une rapidité maximale de la croissance,

l'accélération de la reproduction et la fécondité normale. La t° dans laquelle peut avoir lieu le développement avant et après la première et la seconde alimentations doit être la t° moyenne; après la troisième alimentation les sangsues doivent être placées dans la t° basse, dans laquelle elles passent une stade définie, après quoi on les transporte de nouveau dans la t° moyenne, où presque immédiatement commence le processus de reproduction, qui donne les jeunes normaux. Cette méthode avec quelques modifications doit être appliquée de même au *Hirudo medicinalis* pour l'accélération de sa croissance et de sa reproduction.

Les résultats obtenus montrent incontestablement le rôle important du milieu ambiant pour les processus de la reproduction et du développement et ont quelque rapport à la théorie du développement stadial des organismes végétaux.

МАТЕРИАЛЫ ПО ИЗУЧЕНИЮ КРОВСОСУЩИХ ДВУКРЫЛЫХ
(ГНУСА) СЕВЕРОУССУРИЙСКОЙ ТАЙГИ

А. В. Гуцевич

Кафедра общей биологии и паразитологии Военно-медицинской академии РККА
им. С. М. Кирова
(начальник кафедры — акад. Е. Н. Павловский)

В результате работ, проведенных экспедициями Наркомздрава СССР в 1937 и 1938 гг. под руководством Е. Н. Павловского, А. А. Смородинцева и Л. А. Зильбера, было установлено, что иксодовые клещи являются переносчиками весенне-летнего энцефалита. Тем не менее в течение 1937 и 1938 гг. в одном из районов Хабаровской области продолжалось изучение кровососущих двукрылых насекомых, так как нельзя было считать полностью исключенной возможность участия некоторых из них в передаче весенне-летнего энцефалита. В настоящей статье излагаются энтомологические результаты этого изучения; предварительные данные о работе по кровососущим членистоногим в 1937 г. уже опубликованы (Гуцевич и Скрынник). Результаты экспериментального исследования комаров с точки зрения возможности передачи ими вируса весенне-летнего энцефалита излагаются в другой статье (Левкович и Гуцевич).

Задачи моей работы в основном заключались в следующем: а) выявление видового состава кровососущих двукрылых насекомых в обследуемом районе, б) изучение сезонности различных кровососов (с применением методов количественного учета,) в) исследование биологических особенностей, в частности условий размножения и активности важнейших кровососущих насекомых. На основании всех этих данных, в сопоставлении их с результатами экспериментальных исследований, следовало подойти к решению вопроса о том, являются ли какие-либо кровососущие насекомые переносчиками весенне-летнего (клещевого) энцефалита.

Полученные данные являются дальнейшим этапом в деле изучения гнуса, т. е. комплекса кровососущих летающих насекомых. Исследование гнуса на Дальнем Востоке начато в порядке экспедиционных работ в 1935 г. (Гуцевич, 1937 и 1939). Произведенными в 1935 и 1936 гг. обследованиями было охвачено довольно много пунктов на Дальнем Востоке и в Забайкалье, но эти обследования носили ориентировочный характер. Назрела необходимость в полустационарных исследованиях в одном районе на протяжении если не всего сезона, то значительной его части; это и было осуществлено в 1937 и 1938 гг. Таким образом было проведено изучение гнуса в условиях североуссурийской тайги, где аналогичные исследования еще не производились (обследованный район расположен по р. Обор на юго-восток от Хабаровска). То обстоятельство, что работа велась в течение двух сезонов в одном месте и одинаковыми методами, позволило получить некоторое представление о колебаниях численности и состава гнуса в разные годы. До 1937 г. изучение гнуса проводилось пре-

имущественно в давно заселенных обжитых местах. Обследованный же район находится еще в начальной стадии освоения. Таким образом удалось получить данные по вопросу о влиянии заселения местности и хозяйственной деятельности человека на состав и обилие гнуса.

В районе Обора работы велись в 1937 г. с 23 мая по 15 августа и в 1938 г. с 10 мая по 2 августа. Таким образом была охвачена большая часть сезона активности гнуса, в частности, что особенно важно, — начало сезона. Кроме того, в этом районе я побывал 4—8 мая 1939 г. В апреле-мае 1939 г. некоторые наблюдения и сборы кровососущих насекомых произведены в Оборе А. Н. Скрынник.

1. Методика работы

Основным способом получения материала было собирание кровососущих насекомых во время их нападения на людей, т. е. собирание на себе. Собранные насекомые определялись до вида и подсчитывались; сборы регистрировались по карточной системе. Единицей измерения был 20-минутный сбор одним наблюдателем на себе. Наряду с этим применялись и обычные приемы собирания насекомых: кошение сачком, сборы на животных (слепни), собирание в домах и пр. Изучались также места выплода комаров и мошек.

Для учета сезонных изменений состава и активности гнуса, в определенном контрольном пункте проводились систематические сборы кровососущих двукрылых в течение всего периода работы обоих лет. Таким образом данные сезонов 1937 и 1938 гг. вполне сравнимы друг с другом. Контрольным пунктом служила поляна в лесу на берегу небольшого озера на расстоянии около 4 км от окраины селения.

Место, выбранное для контрольного пункта, — сильно заболоченный, разреженный вырубкой смешанный лес с преобладанием лиственницы и березы — вполне типично для данной местности. Я стремился получить представление о том, какие насекомые и в каком количестве нападают на людей, работающих и вообще бывающих в лесу в обследуемом районе. Поэтому была выбрана точка вне пределов населенного пункта, но и недалеко от селения, так как значительная часть работ — расчистка леса, обработка огородов, заготовка сена, выпас скота и пр. — происходит вблизи селений. Для контрольного пункта надо было выбрать именно типичное место, а не место с «рекордным» количеством гнуса; на многих других участках гнуса было гораздо больше, чем на контрольном пункте.

Контрольные сборы производились независимо от погоды, обычно 5, 10, 15-го и т. д. числа, и в каждый учетный день дважды: в 11 и в 20 час. по местному декретному времени. При составлении таблиц и графиков я пользовался подекадными данными; при этом резко выступают на первый план изменения сезонного характера и несколько сглаживаются колебания численности гнуса, зависящие от влияния метеорологических факторов. Каждая декадная цифра представляет, следовательно, сумму четырех 20-минутных сборов. Помимо учета гнуса на контрольном пункте, проводились в порядке экскурсионной работы сборы гнуса и наблюдения во многих других пунктах изучаемого района.

Часть 20-минутных сборов и некоторые наблюдения произведены П. Е. Грачевым. При камеральной обработке материала определение мошек взял на себя И. А. Рубцов. Остальные насекомые определены мной. Правильность определения слепней подтверждена Н. Г. Олсуфьевым.

2. Видовой состав гнуса

За два сезона в обследованном районе найдено 19 видов комаров (*Culicidae*), 6 видов мокрецов (*Heleidae*=*Ceratopogonidae*), 10 видов мошек (*Simuliidae*) и 28 видов слепней (*Tabanidae*), а всего 63 вида кровососущих двукрылых. Для небольшого района, радиусом 20—30 км, с довольно однообразным ландшафтом (равнинный рельеф, отсутствие больших рек и озер) указанную цифру следует признать высокой; она свидетельствует о значительном разнообразии местной фауны кровососов.

В табл. 1. приведен список найденных видов с указанием времени появления (первого обнаружения) и приблизительной частоты нападения на людей.

Отмечаются впервые для Дальнего Востока *Tabanus autumnalis*, *Culicoides nubeculosus*, *C. obsoletus* и *C. oxystoma*: последние два вида одновременно найдены и в Приморье (Мончадский, 1939). Комар *Theobaldia ochroptera* указывается впервые для территории Советского Союза.

Таблица 4. Видовой состав гнуса в обследованном районе

Семейство, род и вид	Дата первого обнаружения имаго ¹		Нападение на людей ²	Частота нападения на людей (количество насекомых, собранных на людях за сезон)			
	1937	1938		1-10	11-100	101-500	свыше 500
I. Culicidae — комары							
<i>Aedes alectorovi</i> Montch.	—	20. VII	—				
» <i>cinereus</i> Mgn.	3. VI	20. V	++	×			
» <i>communis</i> Deg.	30. V	20. V	+++	×			
» <i>diantheus</i> H. D. K.	3. VI	17. V	+++		×		
» <i>esoensis</i> Yam.	3. VI	18. V	+++	×			
» <i>excrucians</i> Wlk.	6. VI	24. V	+++			×	
» <i>flavescens</i> Müll.	10. VI	5. VI	+++		×		
» <i>galloisi</i> Yam.	—	20. VII	—				
» <i>intrudens</i> Dyar	29. V	20. V	++		×		
» <i>punctor</i> Wirby	27. V	15. V	+++		×		
» <i>riparius</i> D. K.	4. VI	—	+++	×			×
» <i>vexans nipponi</i> Theo	4. VI	27. V	+++				×
<i>Anopheles hyrcanus</i> Pall.	17. VI	15. VI	++		×		
<i>Culex apicalis</i> Ad.	11. VIII	8. VII	—				
» <i>orientalis</i> Edw.	30. VII	19. VII	—				
» <i>pipiens</i> L.	—	—	—				
» <i>vagans</i> Wied.	24. VI	25. VI	—				
<i>Theobaldia borealis</i> Shing.	5. VII	—	+	×			
» <i>ochroptera</i> Peus	31. VII	8. VII	—				
II. Heleidae — мокрецы							
<i>Culicoides nubeculosus</i> Mgn.	2. VI	—	+	×			
» <i>obsoletus</i> Mgn.	24. V	13. V	++			×	
» <i>oxystoma</i> Kieff.	30. VI	20. VI	++	×			
» <i>pulicaris</i> L.	20. VI	20. VI	++	×			
» sp.	—	13. V	—				
<i>Forcipomyia</i> sp.	26. VI	—	—				
III. Simuliidae — мошки							
<i>Prosimulium irritans</i> Rubz.	20. VI	24. V	+	×			
<i>Simulium curvipes</i> Rubz.	20. VII	22. VII	+	×			
» <i>latipes</i> Mgn.	—	—	—				
» <i>maculatum</i> Mgn.	2. VI	31. V	+				×
» <i>malyshevi</i> Dor. et Rubz.	—	25. VI	+	×			
<i>Simulium morsitans</i> Edw.	—	—	—				
» <i>pavlovskii</i> Rubz.	4. VII	—	+	×			
» <i>subvariegatum</i> Dor. et Rubz.	—	—	—				
»	5. VI	31. V	+			×	
<i>Simulium transiens</i> Rubz.	11. VII	—	++	×			
» <i>venustum</i> Say.	20. VI	—	+		×		
IV. Tabanidae — слепни							
<i>Chrysops dissectus</i> Lw.	16. VII	—	—				
» <i>japonicus</i> Wied.	12. VI	26. V	+	×			
» <i>nigripes</i> Zett.	30. VI	19. VI	+		×		
» <i>suavis</i> Lw.	1. VII	25. VI	+	×			
» <i>van-der-wulpi</i> Kröb.	4. VII	1. VII	+	×			
<i>Chrysozona desertorum</i> Szil.	13. VII	9. VII	+	×			
» <i>tamerlani</i> Szil.	—	11. VI	+	×			
<i>Tabanus angustipalpis</i> N. Ols.	16. VI	28. V	—				
» <i>autumnalis</i> L.	—	28. VI	+	×			
» <i>borealis</i> Lw.	26. VI	5. VI	+	×			
» <i>brevis</i> Lw.	21. VI	31. V	+	×			

кредов и слепней. Река Обор и впадающие в нее ручьи служат местом массового выплода мошек. Теплое, влажное лето, обилие древесной растительности, преобладание дней безветренных или со слабым ветром (табл. 5) создают благоприятные условия для окрыленных кровососущих насекомых.

Для иллюстрации обилия гнуса можно привести ряд цифр. Но численность и состав гнуса в сезон 1937 г. и в сезон 1938 г. были существенно отличны. Поэтому различные показатели приводятся за каждый сезон отдельно; цифры, относящиеся к 1938 г., каждый раз даются в скобках за цифрами, относящимися к 1937 г.

Всего было сделано 73 (38) 20-минутных сборов, которые дали 4303 (1324) кровососущих насекомых; на один сбор в среднем приходится 59 (35) насекомых, — в 1938 г. значительно меньше, чем в 1937 г. Максимальный сбор в 1937 г. (№ 59, 5 июля в 20 час., на контрольном пункте, произведен П. Грачевым) дал 401 насекомое, в том числе 386 комаров, 6 мокрецов и 9 мошек. Гнуса при этом было так много, что можно было успеть собрать лишь небольшую часть нападавших насекомых. В 1938 г. такого обилия гнуса не наблюдалось. Максимальный сбор (№ 19, 19 июня в 10 час., в лесу в 23 км к востоку от Обора) дал 140 насекомых, в том числе 12 комаров, 9 мокрецов, 35 мошек и трех слепней.

При оценке активности гнуса по пятибалльной шкале (Гудевич, 1939) произведенные сборы распределяются следующим образом:

Баллы		1	2	3	4	5	Всего сборов
Количество } сборов	1937 г.	14	12	17	9	21	
	1938 »	9	6	9	9	5	38

Отсюда видно, что очень высокая активность гнуса (балл 5) во втором сезоне работы наблюдалась реже, чем в первом.

Еще более наглядно выступает различие обоих сезонов при сравнении сезонных изменений активности гнуса (рис. 1).

В 1937 г. в третьей декаде мая и в первой декаде июня интенсивность нападения кровососущих двукрылых была весьма умеренной. Затем численность гнуса начала очень

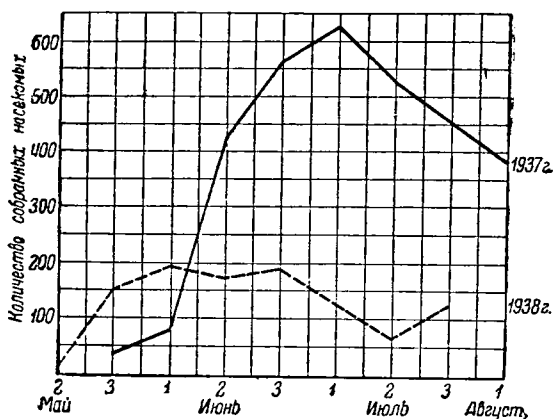


Рис. 1. Активность гнуса в целом (1937 и 1938 гг.)

быстро возрастать, достигнув максимума в первой декаде июля; далее началось постепенное снижение. В 1938 г., в силу раннего появления гнуса, его нападения были довольно интенсивны уже в последней декаде мая, но затем кривая активности нарастала очень медленно и дала вершины в первой и последней декадах июня, далеко не достигнув уровня 1937 г.

Всего за два сезона (111 20-минутных сборов) собрано 5627 кровососущих двукрылых, из них 3400 ко-

маров (60,4%), 1466 мошек (26,1%), 732 мокреца (13,0%) и 29 слепней (0,5%). Следовательно, здесь, как и в прежде обследованных районах, в составе гнуса доминируют комары, далее идут мошки и мокрецы.

Для сравнения численности и состава гнуса в течение обоих сезонов следует взять данные по контрольному пункту за один и тот же отрезок времени — 7 декад (табл. 2).

Таблица 2. Состав гнуса (количество различных кровососущих насекомых, собранных на контрольном пункте за 7 декад)

Г о д	Комары, Culicidae		Мокрецы Heleidae	Мошки, Simuliidae	Слепни, Tabanidae	Всего	% по отношению к 1937 г.
	Абс. %						
1937	2 041 76,8	94 3,5	514 19,4	8 0,3	2 657 100,0	— 100,0	
1938	411 40,1	188 18,3	421 41,1	5 0,5	1 025 100,0	— 38,6	

Полученные данные показывают, что оба сезона отличаются не только в отношении численности гнуса, но и в отношении его состава, т. е. численного соотношения его компонентов.

Данные, характеризующие сезонные изменения активности отдельных семейств кровососущих двукрылых, представлены в табл. 3.

Таблица 3. Сезонные изменения кровососущих двукрылых (по сборам на контрольном пункте)

Год	М е с я ц ы		Май		Июнь			Июль			Август
	Д е к а д ы		2	3	1	2	3	1	2	3	1
1937	Комары, Culicidae	—	1	48	382	419	467	377	—	—	347
	Мокрецы, Heleidae	—	39	32	5	6	6	2	—	—	4
	Мошки, Simuliidae	—	—	2	35	135	157	150	—	—	35
1938	Комары, Culicidae	2	36	106	89	49	51	42	38	—	—
	Мокрецы, Heleidae	9	94	69	2	8	8	6	1	—	—
	Мошки, Simuliidae	—	17	17	81	134	68	15	89	—	—

Полученные материалы показывают, что в обследованном районе, если не считать перезимовавших комаров, роль которых в комплексе гнуса ничтожна, наиболее ранними из кровососов являются мокрецы, в частности *Culicoides obsoletus*. Максимум их активности наблюдался в конце мая и в начале июня, когда они являются главным компонентом гнуса. В середине июня кривая лёта мокрецов резко идет вниз. В первой половине июня быстро увеличивается активность комаров. В 1938 г., вследствие сокращения количества комаров, они летом несколько уступали по численности мошкам. Кривая активности последних запаздывает по сравнению с комарами.

Для учета сезонности слепней, скудно представленных в сборах на контрольном пункте, раз в декаду слепни вылавливались в доме, служившем паразитологической лабораторией; слепни залетали туда в большом количестве (табл. 4). Слепни вылавливались и у стада коров, а также собирались на людях во время экскурсий.

Высокая активность слепней наблюдается на протяжении 40—50 дней, причем максимум приходится на первую декаду июля или на конец июня. Обращает на себя внимание более раннее появление и значительно меньшее количество слепней во втором сезоне работы.

Таблица 4. Сезонность слепней Tabanidae (количество слепней, выловленных в контрольном помещении)

Месяцы	Май		Июнь			Июль			Август	Всего	% по отношению к 1937 г.
	Декады	2	3	1	2	3	1	2	3		
1937 г.	—	—	7	144	339	583	93	29	4	1 199	100
1938 г.	—	17	49	87	215	69	16	1	—	354	29,5

Сопоставление всех имеющихся данных за оба сезона позволяет установить, что: а) вообще гнуса в 1938 г. было в 2—3 раза меньше, чем в 1937 г.; б) в 1937 г. резко доминировали комары, в 1938 г. их численность сократилась раз в 5, в то время как численность мошек не изменилась сколько-нибудь значительно; в) количество мокрецов в 1938 г. не только не сократилось, но даже заметно возросло, благодаря чему их удельный вес в комплексе гнуса резко повысился; г) слепней в 1938 г. было значительно, раза в 3—4, меньше, чем в 1937 г.

Эти различия объясняются метеорологическими особенностями обоих сезонов. В течение всего времени работы в Оборе силами сотрудников паразитологического отряда велись регулярные (трижды в день, в обычные часы) метеорологические наблюдения, причем учитывались следующие элементы погоды: температура воздуха, относительная влажность, скорость ветра, облачность (табл. 5).

Таблица 5. Метеорологические данные (по пункту наблюдений над гнусом) (пос Обор.)

Месяц	Годы	Май	Июнь			Июль		
		3	1	2	3	1	2	3
Температура воздуха (средняя)	1937 г.	10,1	11,0	19,1	21,8	21,3	21,9	19,5
	1938 г.	18,0	17,1	18,8	19,3	23,6	24,4	23,5
Относительная влажность воздуха (средняя)	1937 г.	86	83	80	78	89	80	94
	1938 г.	66	72	74	80	79	81	77
Количество дней с дождем	1937 г.	8	8	4	0	7	4	7
	1938 г.	1	3	3	6	3	5	2
Скорость ветра (средняя, м/сек)	1937 г.	1,2	1,3	0,8	1,1	0,7	1,0	0,8
	1938 г.	1,6	1,8	1,1	0,8	0,8	0,8	1,1

Главнейшее отличие обоих сезонов заключается в том, что конец весны и большая часть лета 1938 г. характеризовались меньшим количеством дождей и значительно более низкой влажностью по сравнению с соответствующим периодом предыдущего года. Различие во влажности, особенно резко сказывавшееся в первую половину сезона, вызвало в 1938 г. сокращение количества и площади стоячих водоемов. Из тех водоемов, которые в 1937 г. были наполнены в течение всего сезона, многие в 1938 г. высохли уже в мае, прежде чем закончилось развитие комаров *Aedes*. Естественно, что это привело к резкому сокращению численности комаров. Это же, оче-

видно, создало менее благоприятные условия и для метаморфоза слепней, хотя численность их сократилась не так сильно, как численность комаров.

В гораздо меньшей степени понижение влажности отразилось на состоянии проточных водоемов. Естественно, что численность мошек не сократилась сколько-нибудь заметно.

Увеличение численности мокрецов, вероятно, связано с тем, что наиболее массовый в местных условиях вид *Culicoides obsoletus* выплывает, по видимому, вне воды, во влажной земле; надо полагать, что избыточная влажность почвы, сплошная заболоченность тормозят размножение этого насекомого. Характерно, что вообще наибольшее количество мокрецов наблюдалось не на сильно заболоченных пространствах, а в тех участках леса, которые расположены на небольших, относительно более сухих повышениях (у поселков Кедрач, Седима). Можно предполагать, что в условиях избыточной влажности некоторое сокращение заболоченности создает более благоприятные условия для развития мокрецов, по крайней мере для *Culicoides obsoletus*.

Сезон 1938 г. отличался от предыдущего значительным сдвигом времени появления различных кровососущих двукрылых на более ранние сроки (табл. 1, 3, 4, рис. 1). Причина этого заключается в различии температурных условий (табл. 5). Во второй половине мая и в первой половине июня, т. е. в период, когда завершался метаморфоз большинства видов кровососущих двукрылых, температура в 1938 г. была значительно выше, чем в предыдущем, что и обусловило передвижку фенологических дат на 10—15 дней. В середине лета уже не наблюдалось столь резкого различия в температурных условиях обоих сезонов. Соответственно этому более поздние виды дали в 1938 г. в большинстве случаев менее значительное ускорение времени их появления.

4. Суточный ход активности гнуса; влияние метеорологических факторов

Активность гнуса в высокой степени зависит от метеорологических условий, а также подчинена определенной суточной периодичности, которая в свою очередь отчасти определяется метеорологическими факторами. Имеющий серьезное практическое значение вопрос о суточном ходе активности кровососущих насекомых и о зависимости их от погоды не раз подвергался изучению. Не вдаваясь в рассмотрение литературы вопроса, изложу вкратце полученные мной данные.

Для суждения о суточном ходе активности гнуса некоторый материал дает сопоставление дневных и вечерних сборов (табл. 6).

Таблица 6. Активность гнуса по данным дневных (11 час.) и вечерних (20 час.) сборов; количество кровососущих насекомых, собранных на контрольном пункте

Год	Месяц Декада	Май		Июнь			Июль			Август	Всего
		2	3	1	2	3	1	2	3	1	
1937	Днем . .	—	2	25	192	173	48	63	—	131	634
	Вечером	—	37	57	233	387	584	469	—	255	
1938	Днем . .	—	3	46	64	79	62	14	109	—	377
	Вечером	41	144	148	109	112	65	50	20	—	

Почти всегда активность гнуса вечером значительно выше (в среднем в 2—3 раза), чем днем. Иногда это различие выражено очень резко. Так,

например, в июле 1937 г., при исключительном обилии гнуса вечером, днем он сравнительно мало беспокоил. Лишь в виде исключения наблюдалось обратное соотношение; это имело место в последней декаде июля 1938 г. и было вызвано массовым появлением мошек *Simulium maculatum*.

Различие активности гнуса днем и вечером объясняется, главным образом, изменениями влажности воздуха. Ее относительное падение днем (соответственно повышению температуры) тормозит активность кровососущих насекомых (кроме слепней). Поэтому «разрыв» между цифрами дневных и вечерних сборов бывает наиболее выражен при относительно сухой жаркой погоде.

Различие дневных и вечерних сборов касается не только количественной стороны; различен и удельный вес компонентов гнуса, что видно из следующих цифр (суммарные цифры сборов за оба сезона):

	Комары	Мокрецы	Мошки
Дневные сборы	642	18	343
Вечерние сборы	1 811	272	592

Приведенные цифры показывают, что отличие дневной и вечерней активности наиболее отчетливо выражено у мокрецов; они очень чувствительны к понижениям влажности воздуха. Затем идут комары, нападавшие вечером в среднем раза в три интенсивнее, чем днем, и наконец, мошки, у которых различие между дневной и вечерней активностью выражено довольно слабо¹. Хотя вечернее повышение влажности является фактором благоприятствующим, к 20 час. (когда производились сборы) начинает уже сказываться сумеречное понижение активности мошек; с наступлением темноты, как известно, нападения мошек и слепней полностью прекращаются.

Для иллюстрации изменений интенсивности лёта слепней в течение суток привожу результаты ежечасного вылова слепней в помещении паразитологической лаборатории (21 июня 1937 г.): количество пойманных слепней в 8 и 9 час. — 2; 10 и 11 час. — 22; 12 и 13 час. — 40; 14 и 15 час. — 39; 16 и 17 час. — 22; 18 и 19 час. — 19; в 20 и 21 час — 1; всего 145.

Полученные результаты типичны для жарких солнечных дней, каким и был день, выбранный для наблюдений (температура: 8 час. — 22°, 14 час. — 29°, 22 часа — 19°; относительная влажность соответственно: 76, 57, 95%; скорость ветра 1,7; 2,7; 0,6 м/сек; облачность 0,0,0 баллов). Практически с нападением слепней приходилось считаться с 10—11 до 17—18 час.; максимальный лёт обычно наблюдался между 13 и 15 час. Соответственно этому в «слепневый сезон» (примерно со второй декады июня по вторую декаду июля включительно) выпас скота в лесу производился только утром и вечером. Середину дня скот проводил в стойлах, так как из-за слепней пастьба была невозможна.

Для уточнения некоторых вопросов, касающихся суточных изменений активности гнуса, было выбрано два дня — 5 и 20 июня 1937 г., в течение которых учет гнуса в контрольном пункте производился каждые 3 часа — с 8 до 20 час. При этом температура, влажность и скорость ветра каждый раз учитывались непосредственно в точке сбора. Метеорологические наблюдения на контрольном пункте в момент сбора проводились и в ряде других случаев.

Суточный ход активности комаров и мошек иллюстрируется данными за 20 июня (рис. 2). Активность *Aedes*, значительная утром, днем падает (тем сильнее, чем погода суше и жарче), а к вечеру снова повышается. Некоторые особенности суточной активности комаров в день наблюдений

¹ Относительно небольшое различие между цифрами дневных и вечерних сборов в 1938 г. (табл. 6) объясняется именно тем, что в этом сезоне удельный вес мошек в составе гнуса был более значительным, чем в 1937 г.

(Утренняя активность выше вечерней, почти одинаковая интенсивность нападения в 17 и в 20 час.) находят свое объяснение в условиях погоды этого дня, в частности в изменениях относительной влажности. Как видно из рис. 3, изменения активности комаров вполне соответствовали изменениям относительной влажности. Скорость ветра в день наблюдений была умеренной и довольно постоянной — все 5 наблюдений в пределах от 0,9 до 1,6 м/сек. Заметной скоростью ветра и относительно низкой влажностью объясняется вообще умеренная активность гнуса в этот день.

Имеющиеся данные показывают, что важнейшими метеорологическими факторами, определяющими активность комаров и мошек, являются относительная влажность воздуха и скорость ветра. При влажности ниже 55—60% комары *Aedes* не нападают в сколько-нибудь заметных количествах; с повышением влажности их активность резко возрастает, если тому не препятствует ветер. Последний оказывает особо сильное влияние на мошек. При скорости ветра более 1 м/сек. интенсивного нападения мошек ни разу не наблюдалось.

Влияние температуры оказывается менее существенным уже потому, что температурный минимум активности комаров и мошек лежит довольно низко. Так, комары *Aedes*, правда в небольшом количестве, напали 8 июня 1937 г. при температуре 9° и относительной влажности 97%, а при температуре 13—14° комары были довольно назойливы (балл 3). Аналогичные данные получены и по отношению к мошкам. Так, 3 июня 1937 г. при температуре 11,5° и влажности 92% мошки напали довольно интенсивно (балл 3—4). Для выяснения вопроса об ограничивающем влиянии высоких температур я не располагаю достаточным материалом. Во всяком случае при температуре 24—26° и достаточной влажности (70—80%) не раз наблюдалось очень интенсивное нападение комаров, оцениваемое баллом 5.

Говоря о влиянии метеорологических условий, следует отметить, что интенсивное нападение комаров, мошек и мошек неоднократно наблю-

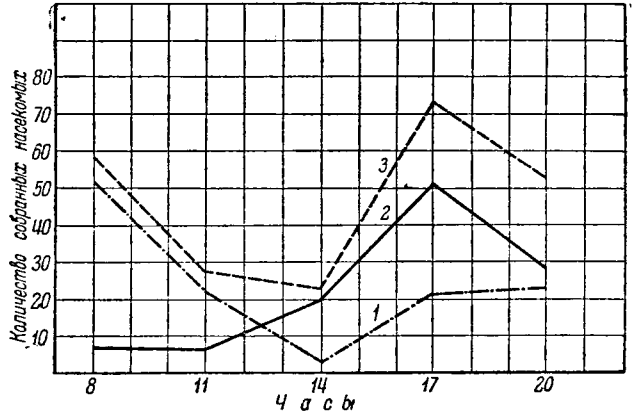


Рис. 2. Изменения активности комаров (*Aedes*) и мошек (*Simulium*) в течение суток (20 июня). Количество насекомых, собранных на людях в контрольном пункте: 1 — комаров, 2 — мошек; 3 — комаров и мошек вместе

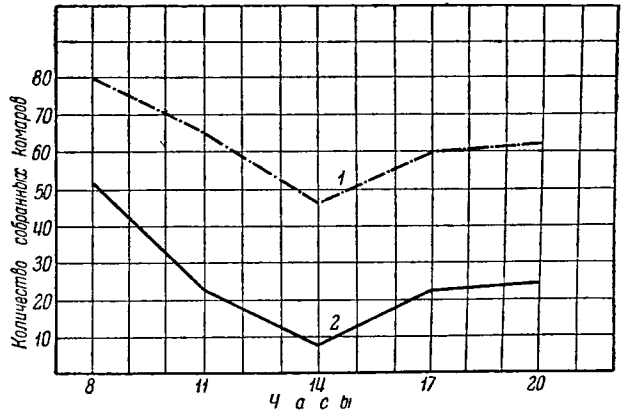


Рис. 3. Активность комаров (*Aedes*) и колебания влажности воздуха в течение суток (20 июня): 1 — относительная влажность воздуха; 2 — количество собранных комаров

далось и во время дождя. Особенно замечателен в этом отношении сбор № 54, произведенный 4 июля 1937 г. при непрерывном дожде и давший 46 комаров, 12 мокрецов и 7 мошек, а всего 63 насекомых, относящихся к шести видам. Субъективно нападение гнуса в этот раз было очень тягостным.

5. Активность гнуса под открытым небом и в домах

В условиях обследованного района летающие кровососущие насекомые нападают, главным образом, под открытым небом. Типичная картина такова: в домах гнус беслокоит мало, в поселке около домов — умеренно, в тайге — очень сильно. Но, если кровососущих двукрылых много, то нередко они массами залетают в дома, особенно в расположенные на окраине селений или непосредственно в лесу. В первую очередь это относится к комарам. Летом 1937 г. в домах их было так много, что приходилось спать под пологом или выкуривать комаров на ночь курительными свечами. Из массовых видов комаров очень часто встречались в домах *Aedes vexans*, редко — *Aë. punctor* и почти никогда не залетали в дома *Aë. excrucians*. Изредка попадались в домах *Anopheles hyrcanus*. В сезон 1938 г. комаров в домах было мало.

Мокрецы нередко проникали в жилые помещения, но нападали там, по сравнению с комарами, лишь в редких случаях. Мошки кусают в домах лишь в виде исключения. Факт массового залетания слепней в закрытые помещения уже отмечался. В паразитологическую лабораторию — небольшой домик с одной дверью, расположенный на окраине селения, ежедневно залетали десятки и даже сотни слепней, почти исключительно рода *Tabanus*; доминировал (в середине сезона) *T. distinguendus*. Максимальное количество слепней отмечено 10 июля 1937 г., когда за один день залетело 583 экземпляра. Это был солнечный, очень жаркий день (температура: 8 час. — 25,5°, 14 час. — 32,5°, 21 час. — 22, 5°); он завершился сильнейшей грозой. Слепни, залетавшие в дома, нередко кусали людей. В поисках выхода слепни скоплялись на окнах, ослабевали и к следующему дню в большинстве случаев погибали.

6. Изменения обилия и состава гнуса под влиянием освоения тайги

По данному вопросу, за недостатком материала, приходится ограничиться предварительными соображениями. В районе Обора мы могли наблюдать различные этапы освоения тайги. Сопоставление результатов обследования отдельных участков и сравнение их с результатами произведенных ранее обследований обжитых районов позволяют сделать некоторые выводы.

Освоение тайги происходит разными путями в зависимости от направления хозяйственной деятельности в данном районе (сельскохозяйственное использование осваиваемых площадей, лесные заготовки, промышленное, дорожное строительство и пр.). При этом происходит полная или частичная вырубка леса, причем большая или меньшая часть расчищенной площади используется тем или иным образом (поля, огороды, строительство и т. д.). В обследованном районе (и в других, сходных по физико-географическим условиям) расчистка тайги в большей или меньшей степени ведет к осуждению местности, что в свою очередь создает условия, менее благоприятные для массового размножения кровососущих двукрылых. Таким образом освоение тайги сокращает численность гнуса. Местные жители единогласно утверждают, что за 5—6 лет, прошедшие со времени основания поселков, гнуса стало заметно меньше. Этот вывод подтверждается обследованием участков, находящихся на разных этапах освоения.

Сокращение численности гнуса происходит в первую очередь за счет

мокрецов и комаров, в меньшей степени — за счет слепней. Таким образом изменяется как численность гнуса, так и его состав. Освоение тайги сопровождается не только вытеснением таежных видов кровососов (каковы, например, *Aedes punctor*, *Culicoides obsoletus*), но и проникновением в заселяемые места тех видов кровососущих насекомых, которых нет в нетронутой тайге. К таким, новидимому, относятся *Anopheles hircanus*, *Culex orientalis*, может быть и *C. vagans*. Правда, упомянутые три вида как компоненты гнуса в обследованном районе в настоящее время имеют очень малое значение.

Изменения видового состава и численности кровососов, вызываемые освоением тайги, происходят довольно медленно. Поэтому, не рассчитывая на «автоматическое» исчезновение гнуса, необходимо шире внедрять в практику средства защиты от гнуса, а там, где это необходимо, проводить и активные мероприятия по борьбе с гнусом.

7. Наблюдения, относящиеся к отдельным семействам кровососущих двукрылых

Комары. Из числа комаров, собранных на людях, не менее 95% относится к роду *Aedes*. Резкое сокращение численности гнуса в 1938 г. по сравнению с предыдущим сезоном, произошло, главным образом, за счет *Aedes*; оно объясняется пересыханием значительной части стоячих водоемов. Казалось бы, что не высохшие, пригодные для развития *Aedes* водоемы, весной 1938 г. должны были интенсивно заселяться личинками комаров этого рода. В действительности же наблюдалось скорее обратное: плотность личиночного населения весной 1938 г. была менее значительна, чем год назад. Объяснение этого явления заключается в особенностях яйцекладки. Известно, что *Aedes* откладывают яйца, как правило, по берегам водоемов, выше уровня воды, или на дно высохших водоемов. Летом 1937 г., когда происходила массовая яйцекладка, водоемы были заполнены; поэтому яйца были отложены преимущественно на более высоких уровнях. Весной 1938 г. эти места оказались в большинстве случаев вне воды, чем и объясняется малое количество вышедших личинок. Подтверждением данного объяснения служит то обстоятельство, что при заполнении дождевыми водами некоторых впадин в них появлялось много личинок *Aedes*.

Как и в обследованных в 1935 г. районах Дальнего Востока, среди комаров, нападающих на людей, преобладали *Aedes vexans*. Численное соотношение видов *Aedes* в 1938 г. несколько изменилось по сравнению с предыдущим сезоном, главным образом за счет *Ae. punctor*, численность которого уменьшилась не менее чем в 10 раз. Представление о сезонности главнейших видов комаров дает рис. 4.

В начале сезона (до конца июня в 1937 г. и до начала июня в 1938 г.) среди комаров доминировала «группа communis» рода *Aedes* (*punctor*, *diantheus*, *intrudens*). Кривая их активности довольно рано идет вниз, так как эти комары дают лишь одно поколение за сезон. Несколько более поздним является *Ae. excrucians*, который в обследованном районе давал тоже лишь одну генерацию. *Ae. vexans*, появляясь позже, вскоре становится доминирующим видом, что особенно резко было выражено во второй половине сезона, когда после летних дождей появляется второе поколение *Ae. vexans*. Вторую генерацию давали также *Ae. cinereus* и *Ae. esoenis*, но эти комары, вообще многочисленные в природе, нападали на людей сравнительно редко.

В обследованном районе малярийные комары (единственный вид *Anopheles hircanus*) в составе гнуса были мало заметны. Перезимовавшие малярийные комары активны уже в апреле. Так, 21 апреля 1939 г. на открытом месте, в районе ст. Кругликово, малярийные комары нападали в довольно значительном количестве. Перезимовавшие *An. hircanus* попада-

лись также в мае и в начале июня; последний раз это отмечено 10 июня. К этому времени зимовавшее поколение, повидимому, нацело отмирает. В последней (1937) или во второй (1938) декаде мая появились личинки малярийных комаров. Окрыление началось 17—20 июня в 1937 г. и в третьей пятидневке июня в 1938 г.

Что касается комаров рода *Culex*, то ни одного случая их нападения на людей за два сезона не было отмечено. А между тем *Culex* в природе были не так уже малочисленны. Может быть они более активны осенью. *Culex ripiens* в обследованном районе встречался лишь в единичных экземплярах.

Род *Theobaldia* представлен двумя видами — *Th. borealis* и *Th. ochroptera*. Последний, недавно описанный вид до сего времени был найден только в Германии и в Латвии (Peus). Дальневосточная форма, пови-

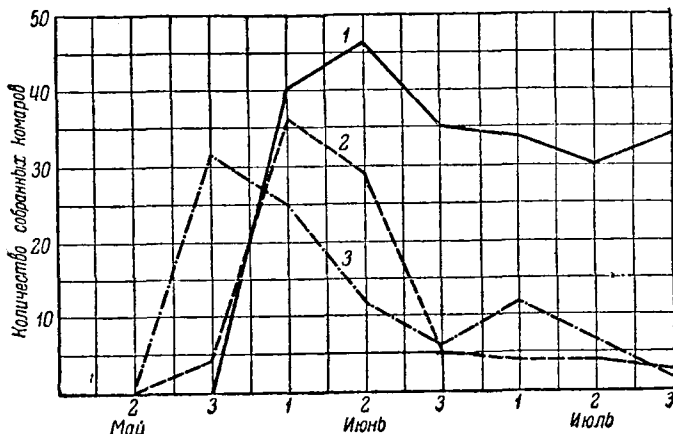


Рис. 4. Активность массовых видов комаров (1938 г.): 1—*Aedes vexans*; 2 — *Aedes excrucians*; 3 — *Aedes «группы communis»* (*punctor*, *intrudens* и *dianteus*)

димому, представляет собой особый подвид или даже вид. Взрослые особи резко отличаются окраской брюшка: у дальневосточной формы тергиты сплошь в светлых чешуйках, в то время как у западноевропейской *Th. ochroptera* задняя часть каждого тергита покрыта темными чешуйками, т. е. брюшко имеет светлые перевязи.

Личинки *Th. ochroptera* найдены в пяти искусственных водоемах—заброшенных, заросших канавах и в придорожных впадинах, оставшихся после выемки грунта. Повидимому, *Th. ochroptera* зимует во взрослом состоянии. Единичные имаго были найдены в мае. В 1937 г. окрыление наблюдалось в конце июля, а в следующем сезоне раньше, так как молодые личинки были найдены уже 19 июня. Нападения *Th. ochroptera* на людей не отмечалось.

Интересную биологическую группу образуют комары, выплывающие в дуплах деревьев. В Южно-Уссурийской области известны 3 вида комаров этой группы. О нахождении дупловых комаров в северо-уссурийской тайге в литературе нет никаких указаний. В 1938 г. мне удалось обследовать три дупла с личинками комаров. Первое дупло представляло собой небольшое углубление в пне срубленного дерева. 18 июля там были найдены личинки *Aedes (Stegomyia) galloisi* первой стадии. Второе дупло имело вид широкой чаши в обгорелом пне крупного срубленного кедра; емкость около 7—8 л. 18 июля были найдены многочисленные куколки и взрослые личинки *Culex aricalis* и в несколько меньшем количестве личинки *Aedes galloisi*. Как известно, *C. aricalis* не является дупловым комаром. При втором обследовании 26 июля личинки *C. aricalis* отсутствовали; происходил интенсивный выплод *Aedes galloisi*. Среди последних окрыли-

лась одна самка *Aedes (Finlaya) alectorovi* Montch. Этот вид в 1937 г. был обнаружен А. С. Мончадским в Приморье. В третьем дупле — в стволе дуба — при осмотре 19 и 28 июля оказались многочисленные личинки и куколки *Aë. galloisi*.

Мокрецы. Хотя при суммарном подсчете на долю мокрецов приходится не очень высокий процент по отношению к числу собранных в обследованном районе кровососов, в определенное время года мокрецы являлись доминирующим компонентом гнуса. Как видно из табл. 3, майские сборы гнуса состояли почти исключительно из мокрецов, местами они преобладали и в июне.

На протяжении сезона происходит смена видов мокрецов. В начале сезона нападает почти исключительно таежный вид *Culicoides obsoletus*;

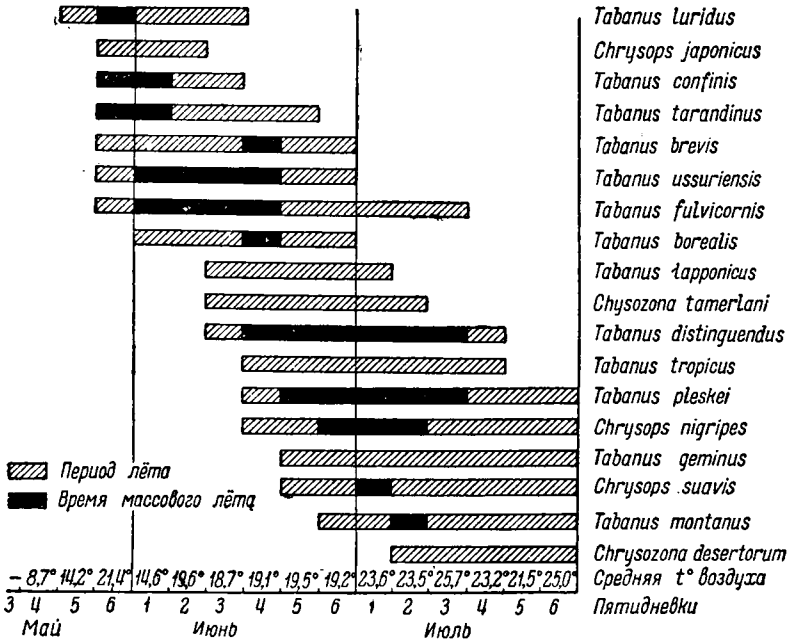


Рис. 5. Сезонность видов слепней (1938)

кривая его активности с первой половины июня резко идет вниз. Более поздними (табл. 1) являются мокрецы *Culicoides nubeculosus*, *C. pulicaris* и *C. oxystoma*; но эти виды в обследованном районе не являются массовыми кровососами.

Мошки. В обследованном районе мошки являются важным (а на протяжении части сезона 1938 г. были доминирующим) компонентом гнуса. Как и в ранее обследованных районах Дальнего Востока, среди мошек, нападающих на людей, преобладает *Simulium maculatum* Mgn. var. *ussuriense* Rubz. Массовым кровососом является также *S. subvariegatum*. Массовые нападения мошек отмечаются, начиная со второй декады июня. Максимум активности наблюдался в 1937 г. в первой половине июля, а в 1938 г. — несколько раньше, в конце июня. В третьей декаде июля 1938 г. отмечен второй резкий подъем активности за счет появления второй генерации *S. maculatum*.

Местами выплода мошек в обследованном районе являются, во-первых, небольшие реки (Обор, Сита), характеризующиеся умеренной скоростью течения и относительно высокой температурой воды (летом около 15 — 20°); во-вторых, небольшие ручьи с умеренной или, чаще, незначительной скоростью течения. Главную массу мошек продуцирует р. Обор, где установлен выплод *S. maculatum*, *S. subvariegatum*, *S. malyshevi* и *S. curvi-*

res. В небольшом материале, собранном на р. Хор (многоводная река с быстрым течением), представлены *S. maculatum*, *S. malyshevi* и *S. venustum*.

С л е п н и. Как уже указывалось, обилие слепней в обследованном районе было исключительным. Но и при этих условиях слепни нападали на людей несравненно реже, чем прочие кровососущие двукрылые. Зато домашние животные — лошади, коровы, свиньи — очень страдали от слепней.

У слепней более резко, чем у других кровососущих двукрылых, выражена определенность времени появления, массового лёта и исчезновения каждого вида. Время обнаружения различных видов слепней указано в табл. 1, а период лёта наиболее массовых видов представлен на рис. 5. В течение сезона происходит закономерная смена видов слепней. Наиболее ранним является *Tabanus luridus*; первое обнаружение его имело место в 1937 г. 4 июня, в 1938 г. — 22 мая и в 1939 г. — 20 мая. Затем появляется *T. confinis*. Эти виды к началу или середине июня отходят на второй план по сравнению с *T. distinguendus* и *T. fulvicornis*, доминирующими в период наиболее массового лёта слепней (вторая половина июня — первая половина июля). Во второй половине июля и в августе господствуют *T. montanus*, *T. pleskei* а местами — *T. geminus* и *Chrysops nigripes*. Особенно болезненны укусы самого крупного из местных слепней — *T. pleskei*, довольно часто нападающего на людей. Активность *T. pleskei* продолжается до поздних сумерек: неоднократно отмечались случаи нападения этого слепня после захода солнца. Было собрано довольно большое количество самцов *T. pleskei*; ранним утром они парили над лесной дорогой (17 июля).

8. К р о в о с о с у щ и е д в у к р ы л ы е и в о п р о с о п е р е н о с ч и к а х в е с е н н е - л е т н е г о э н ц е ф а л и т а

Поставленный вопрос был уже рассмотрен в статье, написанной по материалам экспедиции 1937 г. (Гуцевич и Скрынник). Сделанные тогда выводы подтверждаются результатами работ второго сезона. Весной 1938 г. наблюдения начались раньше, чем в предыдущем году, что дало возможность более точно установить время появления различных интересующих нас кровососущих насекомых. Еще раньше начались наблюдения в 1939 г.

Сопоставление полученных за 3 года данных (табл. 7) показывает, что к началу эпидемического сезона (условно принимая, что заражение наступает в среднем за декаду до начала заболевания) из кровососущих двукрылых в активном состоянии находятся только комары, зимующие в фазе

Таблица 7. Время первого обнаружения различных кровососущих двукрылых

	1937 г.	1938 г.	1939 г.
1. Мокрецы, <i>Culicoides</i>	24 мая ¹	13 мая	—
2. Комары, <i>Aedes</i>	27 »	15 »	19 мая
3. Слепни, <i>Tabanus</i>	4 »	22 »	20 »
4. Мошки, <i>Simulium</i> и <i>Prosimulium</i>	2 »	2½ »	—
Первое заболевание весенне-летним энцефалитом ² . .	2 мая	20 мая	28 апреля

¹ Первое появление мокрецов в 1937 г. могло быть пропущено, так как наблюдения начались только 23 мая.

² Сведения о заболеваемости получены от А. Н. Шаповала и Е. Н. Левкович.

имаго, т. е. *Anopheles*, *Culex* и *Theobaldia*. Но эти комары в местных условиях редко нападают на людей, а ко времени максимального подъема кривой заболеваемости зимующее поколение комаров оказывается очень малочисленным; новое же поколение к тому времени еще не успевает появиться. Таким образом в период, когда заражения энцефалитом наиболее вероятны (вторая половина мая — начало июня), из компонентов гнуса массовую активность проявляют только мокрецы *Culicoides*. В этом смысле кривая заболеваемости и кривая лёта этих насекомых обнаруживают некоторое совпадение. Однако в то время, когда происходят первые весенние заражения энцефалитом, мокрецы, как правило, еще отсутствуют.

Таким образом нет ни одной группы кровососущих насекомых, период активности которых полностью охватывал бы эпидемический сезон, как это наблюдается в отношении иксодовых клещей — специфических переносчиков вируса весенне-летнего энцефалита. Если к этому еще добавить, что попытки экспериментального заражения вирусом энцефалита комаров *Aedes vexans* и *Aë. excrucians* дали, по существу, отрицательный результат (Левкович и Гудевич), то следует прийти к заключению, что в настоящее время мы не имеем оснований приписывать двукрылым насекомым роль переносчиков вируса весенне-летнего энцефалита.

9. В ы в о д ы

1. В обследованном районе кровососущие двукрылые весьма многочисленны, причем по частоте нападения на людей первое место занимают комары, далее идут мошки, мокрецы (семейство *Heleidae*) и слепни, на долю которых приходится соответственно 60,5; 26; 13 и 0,5 % общего числа насекомых, добытых в результате 111 специальных 20-минутных сборов на людях.

2. За два сезона в обследованном районе обнаружено 63 вида кровососущих двукрылых (19 видов комаров, 6 — мокрецов, 10 — мошек, 28 — слепней). Из них 4 вида отмечено впервые для Дальнего Востока, один — впервые для СССР. Важнейшими компонентами гнуса в местных условиях являются комары *Aedes vexans*, *Aë. punctor* и *Aë. excrucians*, мокрецы *Culicoides obsoletus*, мошки *Simulium maculatum* и *S. subvariegatum*.

3. Установлено значительное отличие в отношении численности, а отчасти состава и сезонности гнуса в 1937 и 1938 гг., что объясняется метеорологическими особенностями обоих сезонов.

4. Сравнение дневных и вечерних сборов гнуса показало, что последние в среднем в 2—3 раза обильнее, причем это соотношение весьма неодинаково для различных компонентов гнуса.

5. В местных условиях кровососущие двукрылые нападают, главным образом, под открытым небом. При обилии гнуса (1937) нападение его было весьма интенсивно и в домах, преимущественно за счет комаров *Aë. vexans*.

6. Сравнительное обследование пунктов, находящихся на различных этапах заселения и хозяйственного освоения, показало, что расчистка тайги ведет к значительному сокращению обилия гнуса и к изменению его состава.

7. Малярийные комары *Anopheles hirsutus* в обследованном районе относительно немногочисленны и не часто нападают на людей. Впервые в Северо-Уссурийской области обнаружены дупловые комары *Aë. galloisi* и *Aë. alestorovi*; найдены места их выплода.

8. Сопоставление сезонности гнуса и кривой заболеваемости весенне-летним энцефалитом показывает, что нет ни одного вида кровососущих двукрылых, период массовой активности которого полностью охватывал бы эпидемический сезон. Учитывая все имеющиеся данные, следует признать, что в настоящее время нет оснований приписывать роль переносчиков весенне-летнего энцефалита каким-либо кровососущим двукрылым насекомым; это не исключает желательности дальнейшего изучения гнуса в очагах энцефалита.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гуцевич А. В., Тр. Военно-медицинской акад. им. С. М. Кирова, т. VIII, 1937. — 2. Он же, там же, т. XIX, 1939. — 3. Гуцевич А. В. и Скрынник А. Н., там же, т. XVIII, 1939. — 4. Левкович Е. Н. и Гуцевич А. В., там же, 1940. — 5. Мончадский А. С., там же, т. XVIII, 1939. — 6. Олсуфьев Н. Г., Слепни (Tabanidae). Фауна СССР, Двукрылые, VII, 2, 1937. — 7. Павловский Е. Н., Роль паразитологического фактора в эпидемиологии весенне-летнего энцефалита, Тезисы Всесоюзной конференции микробиологов 25—31 января 1939 г., Медгиз, 1939. — 8. Павловский Е. Н., Первомайский Г. С. и Чагин К. П., Военно-санитарное дело, 1940. — 9. Письякуова В. В., Опыт геоботанической характеристики местообитаний клещей-переносчиков весенне-летнего энцефалита (в печати). — 10. Рубцов И. А., Мошки (Simuliidae). Фауна СССР (в печати). — 11. Reus F., Märkische Tierwelt, I, 3, 1935.

SOME DATA ON THE STUDY OF BLOOD-SUCKING DIPTERA OF THE NORTH-USSURI DISTRICT

By A. V. Gutsevich

Department of General Biology and Parasitology of the Kirov Military Medical Academy

(Head of Department acad. E. N. Pavlovsky)

Summary

In the region where cases of spring-summer encephalitis occurred, a study of blood-sucking Diptera was carried on during two seasons (in the years 1937 and 1938). According to the frequency of attack made upon man the first place belongs to mosquitoes (Culicidae) which are followed by black-flies (Simuliidae), midges (Heleidae) and horse-flies (Tabanidae), all of them forming 60,5%, 26%, 13% and 0,5%, respectively, of the total number of insects secured as a result of 111 special catches made on people. For two seasons there were found in the region investigated 63 species of blood-sucking Diptera, the list of which is given in Table 1 together with an indication of the date of their first detection and of the frequency of their attacking man. The most important blood-suckers are as follows: *Aedes vexans*, *Aë. punctor*, *Aë. excrucians*, *Culicoides obsoletus*, *Simulium maculatum* and *S. subvariegatum*. The methods of a qualitative census applied in the investigations gave the possibility of studying the seasonal prevalence of various blood-sucking Diptera.

The number of insects, the seasonal occurrence and the ratio of diverse species were different in the years 1937 and 1938 (Tables 2—4, Fig. 4). Those differences may be accounted for by meteorological conditions of both seasons. Meteorological data are listed in Table 5.

Evening catches (8 p. m.) gave on an average 2—3 times as many insects as the diurnal ones (11 a. m.), but that correlation was found to vary with different insects (Table 6). Figs. 2—3 show alterations in the activities of blood-sucking Diptera depending upon the time of the day and meteorological conditions. In the region inspected the blood-sucking Diptera seem to be most troublesome in the open air. Indoors the attacking insects consist chiefly of mosquitoes, particularly of *Aedes vexans*. Malaria mosquitoes (the single species — *Anopheles hyrcanus*) occur in a relatively small number in the region considered, and they rather rarely attack man. For the first time in the North-Ussuri district there were found mosquitoes *Aedes galloisi* and *Aë. alectorovi* Montch (in litt.), which develop in hollow trees.

At present there are no reasons to believe any Diptera to be carriers of the spring-summer encephalitis¹.

¹ Ticks Ixodidae are to be considered as specific transmitters of the virus of the spring-summer encephalitis.

ДВОЙСТВЕННЫЙ ХАРАКТЕР ПИТАНИЯ И ПОЛОВОЙ ЦИКЛ
У САМОК СЛЕПНЕЙ (DIPTERA, TABANIDAE)

Н. Г. О л с у ф ь е в

Отдел медицинской паразитологии ВИЭМ им. Горького
(заведующий — акад. Е. Н. Павловский)

Питание и, соответственно, половой цикл изучены у слепней совершенно недостаточно. Вместе с тем эти вопросы имеют не только биологический, но и эпидемиологический интерес. Слепни могут служить агентами распространения отдельных заболеваний человека и домашних животных, вводя заразное начало в момент укула и кровососания. Совершенно очевидно, что механизм передачи тесно связан с характером питания слепней, в частности с их способностью повторно сосать кровь, и естественно, что этот вопрос должен быть всесторонне изучен.

По вопросу о питании слепней я нашел в доступной мне литературе следующие указания. Петтон и Крегг (Patton и Cragg, 1913) сообщают, что в неволе слепни (индийской фауны) могут кормиться кровью каждые 3 дня. Как развиваются при этом личинки и сколько порций крови нужно для их развития, авторы не указывают. Крегг (1920) отмечает, что *Tabanus albimediis*, с которым он экспериментировал в неволе, может быть удержан в живых значительное время, если его кормить кровью через день; о развитии личинок или об откладке яиц автор также ничего не говорит. Более обстоятельные данные имеются в работе Кемерона (Cameron, 1934) в отношении обыкновенной дождевки (*Chrysozona pluvialis*). Мухи, накормленные кровью на кролике, по прошествии 6—12 дней отложили яйца; до откладки, лишь как исключение, самки проявляли желание повторно сосать кровь. Самки, отложившие яйца, повторно насосались крови, некоторые из них снова отложили яйца и насосались крови в третий раз, но затем погибли, не оставив потомства. Неоплодотворенные самки, выведенные в лаборатории, отказывались сосать кровь. То же наблюдалось у части самок, пойманных в природе, и исследование (путем срезов) спермотек этих последних показало, что самки не были оплодотворены.

При кормлении одним сахаром самки жили до 30 дней и самцы 10—12 дней. У дождевок, пойманных в природе и содержавшихся далее в лаборатории, развития личинок при этом кормлении не происходило, но у некоторых самок, выведенных в лаборатории и оставшихся неоплодотворенными, автор обнаружил на 7—8-й день вполне развитые личинки. В своих более ранних опытах в Канаде Кемерон (1926) получил яйцекладку от неоплодотворенных и не сосавших кровь самок *Chrysops moerens*, *C. mitis*, *C. fulvaster* и *Tabanus reinwardtii*; слепни были выведены в неволе из личинок.

Нишульц (Nieschulz, 1935), в противовес данным Кемерона, сообщает, что самки тропического вида *T. rubidus*, будучи неоплодотворенными, способны сосать кровь. Большая часть мух сосала кровь либо ежедневно, либо через день. Три неоплодотворенные самки из 130 отложили яйца, но вылупления личинок из них не последовало.

Кроме этих данных, в литературе имеются еще указания на то, что самки слепней на ряду с кровью питаются в природе сладкими растительными соками или выделениями насекомых. Самцов и самок многих видов слепней заставляли лакомиться на цветах. Особенно это относится к слепням-пангониям, которые обладают сильно вытянутым хоботком, приспособленным для добывания нектара из цветов.

Хайн (Hine, 1906) в США проследил, как самцы и самки *T. sulcifrons* кормились на хвойных деревьях капельными росы, содержащими растворенные выделения тлей.

так называемую «медвяную росу». В другом случае он наблюдал на огуречном дереве (*Magnolia acuminata*), как слепни этого же вида кормились выделениями червецов (*Eulecanium*). В другой местности Хайн в течение короткого времени отметил не менее 6 видов *Chrysops* и *Tabanus*, кормящихся сладкими выделениями тлей, массами покрывавших листья тростника (*Phragmites*). О питании слепней (*Tabanus*, *Chrysozona*) выделениями щитовок сообщает Скотт (Scott, 1912).

Эксперименты и некоторые полевые наблюдения мной проведены летом 1937 г. в дельте р. Волги во время моего пребывания в Астраханском гос. заповеднике¹; некоторые дополнительные данные добыты мной летом 1938 и 1939 гг. в южной части Московской области.

1. Питание самок слепней растительными соками и выделениями насекомых

Наши данные полностью подтверждают вышеприведенные наблюдения Хайна и других авторов о том, что самки слепней в природе питаются растительными соками и особенно сладкими выделениями насекомых.

В окрестностях Алма-Аты мной однажды было замечено, как самки *T. autumnalis* лакомились соком, выступавшим из трещин на стволах ивовых деревьев (*Salix*). Несколько экземпляров самцов и самок *T. bovinus* и *T. autumnalis* были мне доставлены из Воронежской области с указанием, что они извлечены из ловчих корыт с патокой, применяемых для ловли некоторых вредных бабочек. Серия самцов и самок *T. rusticus* была мне прислана М. И. Волковой из Казани с указанием, что слепни извлечены из ловчих корыт с патокой. Попадание слепней в ловушки с патокой, предназначенные для вылавливания бабочек восточной плодоярки, отмечает в США Фрост (Frost). В числе пойманных слепней около 75% составляли самки.

В 1939 г. в южной части Московской области мне пришлось наблюдать в один из жарких летних дней, как самки *T. bromius* кормились сладкими выделениями листоблошек (*Psyllidae*), так называемой «падью», обильно покрывавшей листья молодых осинок и березок. Повидимому, в условиях средней полосы «падь» используется слепнями в качестве довольно регулярной пищи. Исследуя содержимое зоба самок, пойманных на воле, я неизменно находил здесь сладкую, слегка вязкую на вкус, бесцветную или желтовато-зеленоватую прозрачную жидкость.

В неволе самки всех видов слепней, с которыми я экспериментировал (*Tabanus*, *Chrysops*, *Chrysozona*), охотно кормились сладкими веществами — медом, сахарным сиропом и т. д. При систематическом подкармливании слепни жили в лаборатории неделями, иногда до месяца, что совпадает с вышеприведенными данными Кемерона. Следовательно, для поддержания жизни взрослых слепней углеводная пища вполне достаточна, в природе она является почти единственной для самцов и основной для самок².

Надо полагать, что при исключительной подвижности слепней в природе углеводный обмен должен быть у них весьма интенсивным, и следовательно, потребление углеводной пищи должно быть очень велико. В лабораторных условиях при температуре 25—30° самок *T. autumnalis* приходилось подкармливать сахарным сиропом ежедневно; вскрытие показало, что всасываемая слепнем порция составляет, примерно, 1—2 капли.

Но на ряду с питанием сладкими выделениями насекомых или соками растений самки большинства видов слепней³ нуждаются в обязательном дополнительном питании кровью теплокровных животных, за счет которой в основном происходит созревание яйцеклеток в яичниках.

Питание самок слепней имеет, следовательно, двойственный харак-

¹ Пользуюсь случаем выразить свою благодарность дирекции Астраханского госзаповедника за предоставление для моих работ рабочего места и обеспечение жильем.

² Частичное белковое питание самцов и самок за счет растений и выделений насекомых не может быть исключено.

³ Известны некровососущие формы, например, *T. plebejus*, *T. aethereus* и др.

тер. Это обстоятельство накладывает отпечаток не только на их поведение, но и на важнейшие черты их внутренней организации и прежде всего на органы принятия пищи. На этом необходимо вкратце остановиться.

Прямые наблюдения показали, что отдельные части ротового аппарата самки слепня имеют различные функции. Имеется колющая часть, слагающаяся из тонких, сильно хитинизированных пластинок (верхняя губа, 2 мандибулы, 2 максиллы и гипофаринкс), служащая для прокалывания кожи и сосания крови, и затем лижущая часть — нижняя губа, посредством которой слепень подлизывает различные сладкие соки или утоляет жажду. В акте сосания крови нижняя губа не участвует. Это замечательное разделение функций отдельных частей хоботка самки вполне соответствует двойственному характеру ее питания. Кровь, добытая при помощи колющих частей ротового аппарата, попадает в желудок, сладкие соки, которые слепень подлизывает нижней губой, поступают не в желудок, а в зоб, хотя и проходят через тот же пищеводный канал. Зоб служит резервуаром для сладких соков (и воды), и уже из него жидкость отдельными порциями поступает в желудок. В поступлении сладких соков именно в зоб я имел возможность неоднократно убедиться, кормя слепней сахарным сиропом, подкрашенным кармином или нейтральротом. Переваривания пищи в зобу не происходит.

Кемерон (1934) указывает, что у *Chrysozona pluvialis* в тех случаях, когда желудок уже переполнен кровью, последняя может поступать в зоб. Я многократно кормил слепней (*Tabanus*, *Chrysozona*) на животных и убедился, что при акте сосания, сопровождающемся уколom, всосанная кровь неизменно поступает непосредственно в желудок и ни разу в зоб. В другом опыте слепень, проколов тонкую перепонку, насосался подогретого и подкрашенного сахарного сиропа. Немедленное вскрытие показало, что сироп поступил не в зоб, а в желудок. Следовательно, первоначальное поступление той или иной жидкости в зоб или в желудок зависит не от ее свойств, а исключительно от того, какой частью ротового аппарата слепень действует — лижущей или колющей. Регуляция осуществляется, очевидно, через сфинктеры, расположенные в месте перехода пищевода в желудок и где в него впадает зоб. Надо полагать, что действие этих сфинктеров координируется с действием ротовых органов посредством нервной системы. В небольшой серии опытов, поставленных еще в 1936 г. с комарами *Aedes* (*Aë. lutescens*, *Aë. vexans*), я имел возможность убедиться, что у них наблюдается совершенно аналогичное явление. Подкрашенный кармином сахарный сироп, всосанный комаром нижней губой, поступал неизменно в зоб, тогда как кровь, которой комар насыщался посредством колющего аппарата на кролике или свинке, поступала только в желудок.

У слепня желудок довольно длинный и явственно делится на две части — передний и задний отделы. Передний отдел имеет форму длинной трубки, расширенной на переднем конце в два плоских крыловидных отростка. Задний отдел имеет мешковидную форму. Кровь поступает в этот задний отдел, стенки которого растягиваются в несколько раз. Здесь она переваривается и усваивается. В переднем отделе кровь, как правило, не задерживается.

До сих пор считалось (Крегг, 1920), что перитрофическая мембрана в желудке слепня отсутствует. Производя, однако, многочисленные исследования желудков слепней, я имел возможность убедиться, что этот взгляд основан на недоразумении, и перитрофическая мембрана на самом деле имеется. Она обнаруживается в виде тонкой оболочки, окружающей в заднем отделе желудка пищевую массу (кровь) и берущей начало в переднем отделе желудка.

Отмечаемая нами двойственность в питании и, соответственно, строении слепней находит свое отражение и в их биологии. Слепни совмещают в себе черты свободноживущих насекомых и паразитов теплокровных животных. На данном этапе их эволюции первые преобладают над вторыми.

2. Половой цикл при питании кровью

Опыты были поставлены с *Tabanus*, *Chrysops* и *Chrysozona*. Насосавшиеся крови слепни собирались в природе на лошади или корове, доставлялись в лабораторию и далее содержались в стеклянных цилиндрических баночках. В баночки на дно насыпался влажный песок, в который втыкались нарезанные куски листьев осоки. Слепни содержались при температуре 26—30° и ежедневно подкармливались сахарным сиропом.

Общее количество слепней, использованных в опытах, составляет около 100, главным образом *T. autumnalis*, *T. acuminatus*, *Chrysozona hispanica* и *Chrysops relictus*. Опыты показали, что для полного созревания яйцеклеток в яичниках вполне достаточна та порция крови, которой слепень насыщается на животном в один прием. До откладки яиц слепни неизменно отказывались повторно сосать кровь, что проверялось на кролике. Наши данные, таким образом, совпали с данными Кемерона в отношении *Chrysozona pluvialis*.

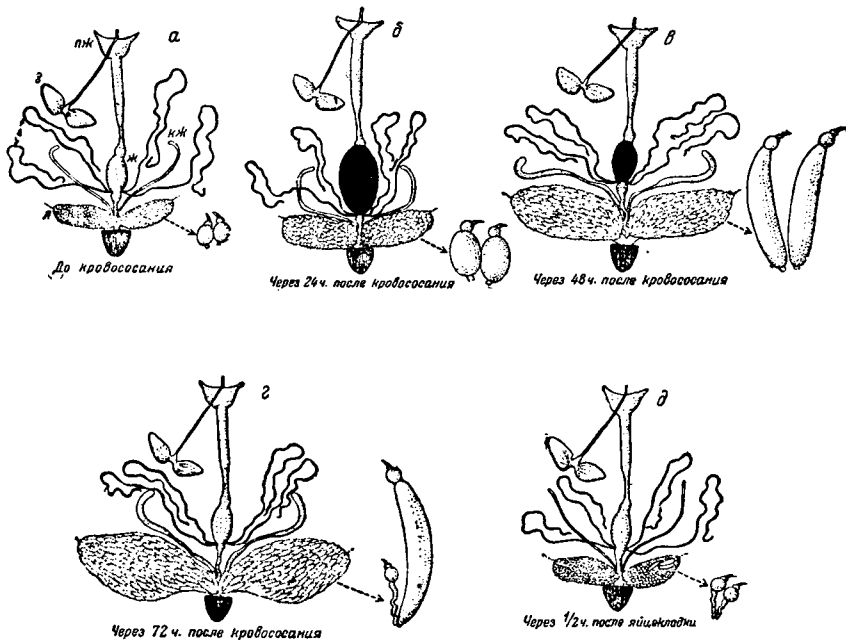


Рис. 1. Гонотрофический цикл у самки *Tabanus autumnalis* L. (содержание при температуре 26—30°): *з* — зоб; *жс* — желудок; *пжс* — передний отдел желудка; *м* — мальпигиевы сосуды; *кжс* — клеевая железа; *з* — яичник

Остановлюсь на одной серии опытов, поставленной с *T. autumnalis*.

25.VII с лошади сняты 8 досыта насосавшихся крови самок и рассажены поодиночке в баночки.

26.VII, через сутки, вскрыты 2 слепни. В желудке у обоих довольно значительное количество темной крови, яичники в сравнении с исходным состоянием (рис. 1, *а*) увеличены (по длине) в 1,5 раза (рис. 1, *б*); яйцевые фолликулы первого ряда белого цвета, кроме небольшого полупрозрачного участка в дистальной части; размеры фолликулов увеличились (по длине), примерно, вдвое против исходного состояния, но еще сохраняют овальную форму.

27.VII, через 2 суток, вскрыты 3 слепни. У двух экземпляров в желудке имеется небольшое количество полупереваренной крови, у третьего экземпляра крови не видно. Яичники (рис. 1, *в*) сильно увеличены в объеме и занимают значительную часть брюшка. Яйцевые фолликулы первого ряда сильно выросли, приобрели удлиненную форму и стали молочно-белого цвета. В дистальной части яйцевых трубок наметилось

деление третьего ряда фолликулов. Клеевые железы заметно набухли, особенно в дистальной части, и стали непрозрачными, беловатого цвета. Точно так же заметно наполнились секретом слюнные железы; после кровососания они истощаются и стенки их несколько спадаются.

28.VII, через 3 суток, вскрыты две самки. В желудке крови нет, вполне развитые яичники (рис. 1, *г*) занимают большую часть брюшной полости, оттесняя прочие органы. Вполне зрелые яйца легко выходят из яйцевых трубок. Часть яиц уже перешла в яйцевод. Клеевые железы утолщены в 2—3 раза, особенно в базальной и дистальной части, и имеют молочно-белый цвет. Жировое тело стало тонким и мало заметным.

Оставленная в живых последняя самка в 2 часа дня 28.VII отложила кладку яиц и после этого была немедленно вскрыта. В желудке кровь отсутствует: яичники сильно сократились, но все же имеют несколько больший объем, нежели в исходном состоянии (рис. 1, *д*). В левом яичнике осталось неотложенным 1 вполне зрелое яйцо, в правом — 3 яйца. Яичники беловатого цвета, а не полупрозрачные, как в исходном состоянии. Базальная часть яйцевых трубок вытянута в узенькую трубочку, так что фолликулы сидят как бы на ножках; после выхода яиц эластичные стенки яйцевых трубок сократились, но еще недостаточно. В общей массе эти трубочки и придают яичникам беловатый цвет. Фолликулы очередного (первого) ряда несколько мельче и круглее, нежели исходные, что ясно видно из сопоставления рис. 1, *а* и *д*.

Из приведенных данных видно, что развитие яйцевых фолликулов происходит совершенно параллельно перевариванию и усвоению крови; в данном случае и то, и другое закончилось, примерно, к концу третьих суток. Развиваются и превращаются в яйца лишь фолликулы первого ряда, но во всех трубках одновременно. Следующий за ними второй ряд фолликулов за это время лишь слегка увеличивается в размерах. К концу развития фолликулов первого ряда в дистальной части яйцевых трубок намечается дифференциация третьего ряда фолликулов. Одновременно с ростом яйцеклеток клеевые железы наполняются секретом, утолщаясь в 2—3 раза против исходного состояния. Точно так же слюнные железы, будучи истощенными после кровососания, вновь наполняются секретом. Количество жирового тела, наоборот, уменьшается. У самок, только что отложивших яйца, яичники отличаются от исходного состояния своей несколько большей величиной, беловатым цветом и яйцевыми трубками, вытянутыми в базальной части в узенькую трубочку. Дальнейшие наблюдения, однако, показали, что уже через 24—48 час. яичники отложившей яйца самки становятся макроскопически не отличимыми от яичников «девственной» самки. Фолликулы первого ряда несколько увеличиваются в размерах, а базальная часть яйцевых трубок сокращается до исходного положения, так что лишь наличие в яичнике застрявших яиц (если таковые окажутся) свидетельствует о том, что яйцекладка уже однажды осуществлена.

Для выяснения роли отдельных питательных веществ в процессе созревания яичников мной были поставлены опыты с кормлением слепней сахарным сиропом и затем коровьим молоком. Молоко было выбрано как сравнительно универсальный продукт, содержащий одновременно углеводы, белки и жиры. В опытах Дербеновой-Уховой (1935) с *Musca domestica* было показано, что для этой мухи молоко является вполне полноценной пищей, за счет которой яичники достигают полного развития.

На сахарной диете содержалась партия из 11 самок *T. autumnalis*; сахарный сироп давался им ежедневно до полного насыщения. Начиная с 11-го дня, слепни начали гибнуть, вскрытие показывало, однако, что яичники у них оставались совершенно неразвитыми. Последняя самка вскрыта на 20-й день и с тем же результатом.

Опыт с кормлением молоком был проведен на 16 самках *T. autumnalis*. Слепни кормились ежедневно, но сосали молоко неохотно, и его приходилось слегка подсахаривать. Гибель слепней началась со следующего же дня, и к концу шестидневки ни одного слепня не осталось в живых.

Вскрытие показало, что молоко, поступая в зоб и частью в передний отдел желудка, здесь створаживалось; в двух случаях плотные белые скопления были обнаружены в задней кишке. Развития яичников ни в одном случае не наблюдалось.

Следовательно, ни сахарная, ни молочная пища не вызывают развития яйцевых клеток, последняя к тому же оказывает на слепней явно неблагоприятное действие.

3. Повторные кровососания и яйцекладки

В лабораторных условиях самки, отложившие яйца, оказались затем способными повторно насасываться крови и вновь откладывать яйца.

Кровососание осуществлялось по большей части сразу же после яйцекладки, тогда как до этого, как я уже указывал, самки отказывались колоть животных. Кормление производилось на кроликах. Результаты проведенных мной опытов представлены в табл. 1.

Таблица 1

Виды слепней	Число особей осуществивших											
	1-е кровососание	1-ю яйцекладку	2-е кровососание	2-ю яйцекладку	3-е кровососание	3-ю яйцекладку	4-е кровососание	4-ю яйцекладку	5-е кровососание	5-ю яйцекладку	6-е кровососание	6-ю яйцекладку
<i>Tabanus autumnalis</i> . .	33	26	13	9	8	5	4	3	3	1	1	—
<i>Tabanus acuminatus</i> . .	15	4	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tabanus peculiaris</i> . .	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tabanus flavoguttatus</i> .	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Chrysozona hispanica</i> . .	27	15	4	3	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Chrysops relictus</i> . . .	8	5	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	89	50	22	13	9	5	4	3	3	1	1	—

Из табл. 1 явствует, что повторное кровососание и, соответственно, откладка яиц имели место у *T. autumnalis*, *Chrysozona hispanica* и *Chrysops relictus*, причем у *T. autumnalis* в отдельных случаях наблюдалась трех-, четырех- и даже пятикратная яйцекладка при соответствующем же числе кровососаний. У *T. peculiaris* ни разу не удалось получить яйцекладки даже по первому разу, несмотря на то, что яичники у самок были вполне развиты. Это указывает на то, что условия неволи неблагоприятно отражаются на этом виде. *T. autumnalis* в этом отношении оказался наиболее неприхотливым, но и у него часть насосавшихся крови самок почему-то не отложила яиц, хотя яичники были вполне развиты. Рекорд поставил слепень № 26, который на протяжении 20 дней 6 раз насасывался крови; яйца он откладывал 5 раз, после 6-го кровососания он погиб, не успев отложить яиц. Данные об этом слепне приведены в табл. 2.

Таблица 2

Кровососание	Дата кровососания	Дата откладки яиц	Число отложенных яиц	Дата вылупления личинок
1-е	6.VII	10.VII	904	14.VII
2-е	10.VII	13.VII	901	18.VII
3-е	13.VII	16.VII	855	21.VII
4-е	17.VII	20.VII	656	25.VII
5-е	20.VII	24.VII	299	Не вылупились
6-е	25.VII	Погиб 26.VII, не отложив яиц		

В общей сложности этот слепень отложил 3545 яиц. Эти яйца были затем проверены на их жизнеспособность: первые 4 кладки дали личинок, тогда как из 5-й кладки личинки не были получены. Запаса спермы, получаемого самкой при оплодотворении, хватает, следовательно, на несколько порций яиц. Из таблицы также видно, что количество яиц в каждой кладке неодинаково, — наблюдается уменьшение, особенно в последних кладках. В других опытах отмечалось, что количество яиц во второй кладке было несколько большим, нежели в первой, или же в обеих кладках количество яиц в точности совпадало. Но при большом числе кладок (3—4) количество яиц в последней кладке всегда было меньше, нежели в предыдущих. Следовательно, число одновременно функционирующих яйцевых трубок может изменяться на протяжении жизни слепня, обычно в сторону уменьшения.

4. Сроки яйцекладки

По этому вопросу у меня имеются довольно подробные данные, полученные в лабораторных условиях при содержании слепней при температуре 26—30°. Они сведены в табл. 3.

Из табл. 3 видно, что яйцекладка чаще всего имела место через 3—4 суток после кровососания. Наименьшим сроком были 2 суток (4 случая) и наибольшим — 11 суток (1 случай), оба у *T. autumnalis*. При повторных кровососаниях сроки яйцекладки оставались, примерно, теми же. Качество крови также не оказывало видимого влияния. У слепней, накормленных кровью лошади, коровы, кролика и человека, сроки развития яичников были более или менее одинаковыми.

С целью выяснения сроков яйцекладки в условиях, близких к природным, был поставлен контрольный опыт, в котором насосавшиеся крови слепни (*T. autumnalis*) содержались затем при наружной температуре воздуха. Опыт был начат 4.VIII. Из 12 самок 4 особи отложили яйца через 3 суток (7.VIII), 4 — через 4 суток (8.VIII) и 1 — через 5 суток (9.VIII); остальные особи погибли, не отложив яиц. Температура воздуха за это время колебалась в пределах от 22,5 до 33,5°.

Следовательно, сроки яйцекладки при наружной температуре, имевшей довольно значительные колебания, в среднем равнялись 3—4 суткам и совпали с тем, что было получено в лаборатории при более ровной температуре (26—30°).

5. Результаты исследования яичников слепней, пойманных в природе

Помимо прямых экспериментов, на протяжении лета 1937 г. в дельте р. Волги производилось систематическое вскрытие слепней, пойманных в природе в момент нападения на животных. Исследовалось, главным образом, состояние яичников и затем выяснялось, имеется ли в желудке кровь. Всего в разное время было вскрыто 154 экз. *T. autumnalis* и 79 экз. *Chrysozona hispanica*, всего 233 экз. Кроме того, было вскрыто еще 28 экз. других видов, главным образом *Tabanus*. Вскрытие показало, что у нападающих слепней яичники неразвиты и в желудке кровь отсутствует. Это подтверждает данные эксперимента, что для полного развития яичников однократного насыщения кровью достаточно. Если бы это было не так, то возле животных, как правило, встречались бы слепни, у которых кровь в желудке находилась на разных стадиях переваривания и, соответственно, яичники на разных стадиях развития. На 261 экз. вскрытых слепней мне, однако, попались 2 дождевки (*Chrysozona hispanica*) и 1 пестряк (*Chrysops relictus*), у которых желудок содержал немного старой крови и яичники были частично развиты. Но эти случаи можно объяснить тем, что эти особи в силу каких-то причин не смогли при первом нападении

полностью насосаться крови и им потребовалось дополнительное питание. 3 случая из 261 говорят о случайности этого явления.

Исследуя тщательно яичники слепней, я неоднократно находил в них застрявшие вполне развитые яйца, по 1—2 в каждом яичнике. Однажды в обоих яичниках было обнаружено 12 застрявших яиц. Эти яйца явственно свидетельствовали о том, что откладка уже однажды была осуществлена. Подобное явление я наблюдал по крайней мере в экспериментальных условиях (см. выше). Между 30.VI и 20.VII из числа вскрытых 94 экз. *T. autumnalis* застрявшие яйца обнаружены у 7 экз. (7%) и из 56 экз. *Chrysozona hispanica* — у 4 экз. (7%).

При последующих вскрытиях я уже использовал в качестве дополнительного показателя осуществленной яйцекладки данные о строении яйцевых трубок (см. выше), что значительно повысило процент положительных ответов.

В период с 25.VII по 5.VIII из вскрытых 60 экз. *T. autumnalis* следы яйцекладки обнаружены у 22 экз. (37%), в том числе застрявшие яйца найдены у 10 экз. (17%), и из 23 экз. *Chrysozona hispanica* следы яйцекладки найдены у 7 экз. (30%), в том числе застрявшие яйца у 5 экз. (22%).

Без сомнения, и эти данные, хотя они и ближе к истине, все же не отражают полной картины. По яйцевым трубкам макроскопически могут выявляться лишь те самки, которые отложили яйца в тот же день или накануне, тогда как отложившие за 2 дня и более уже имеют яичники, достоверно не отличающиеся от нормальных. В таких случаях показательными могут быть лишь застрявшие яйца, но это наблюдается не всегда.

Небольшое количество вскрытий слепней было затем произведено летом 1938 г. в южной части Московской области (Михневский район). Слепни собирались с лошади в момент нападения, каждый раз в одном и том же месте. 28 июня из 20 вскрытых самок *T. fulvicornis* измененные яйцевые трубки (после недавней яйцекладки) обнаружены у 11 экземпляров (55%), в том числе застрявшие яйца у 6 экземпляров (30%), и из 20 вскрытых самок *T. bovinus* измененные яйцевые трубки обнаружены у 3 экз. (15%), в том числе застрявшие яйца обнаружены у 1 экз. (5%). Первый к тому времени заканчивал свой лёт, тогда как лёт второго вида находился в разгаре. 6 июля были пойманы и вскрыты еще 20 самок *T. bovinus*, измененные яичники обнаружены у 11 экз. (55%), в том числе застрявшие яйца оказались у 4 экз. (20%). Налицо, следовательно, увеличение числа самок, отложивших яйца. Лёт *T. bovinus* в это время приближался к концу. У всех без исключения вскрытых самок желудки не содержали крови.

Итак, произведенные в дельте р. Волги и в южной части Московской области исследования показали, что и в том, и в другом районах слепни после откладки яиц нападают снова на животных и в довольно значительном проценте. У нападающих самок желудки не содержат крови, а яйцевые фолликулы находятся в неразвитом состоянии, что указывает на то, что для развития одной порции яиц слепни не нуждаются в нескольких кровососаниях, а им для этого достаточно одна порция крови. Налицо, следовательно, полное совпадение полевых наблюдений с данными эксперимента.

Ранее нами высказывалось предположение (Олсуфьев, 1935), что в природе лишь небольшая часть самок слепней успевает насосаться крови вследствие самозащиты животных, на которых они нападают. Наши новые данные показывают, что среди нападающих слепней отложившие яйца самки могут регистрироваться в довольно большом проценте, возрастающем к концу их массового лёта. Отсюда можно заключить, что одно кровососание и соответственно, откладка яиц, осуществляются в природе большинством самок. Два кровососания и две яйцекладки также осуществляются, очевидно, многими самками, и, судя по экспериментам, некоторая часть самок может сверх этого еще 2—3 раза насасываться крови и откладывать яйца.

6. В ы в о д ы

1. В природных условиях самки слепней, помимо крови теплокровных животных, питаются еще растительными соками и сладкими выделениями насекомых (тлей, листоблошек и др.). Этот последний род пищи является для их жизнедеятельности основным, тогда как питание кровью служит лишь для развития яйцеклеток в яичниках. Двойственному характеру питания самок соответствует двойственность строения и функции органов принятия пищи. Указанная особенность слепней налагает отпечаток на некоторые другие стороны их организации, что в совокупности определяет своеобразные пути их эволюции: а) как свободно живущих насекомых и б) как паразитов теплокровных животных.

2. Испытанным в эксперименте самкам *Tabanus*, *Chrysops* и *Chrysozona* для полного созревания яйцевых фолликулов вполне достаточно порция крови, всасываемая в один прием; процесс переваривания крови и развития фолликулов протекает синхронно, последние развиваются одновременно во всех яйцевых трубках, по одному в каждой трубке.

3. Самки, отложившие яйца, способны к повторному кровососанию и, соответственно, к повторной яйцекладке, без дополнительного спаривания; откладываемые повторно яйца вполне жизнеспособны. В лабораторных условиях отдельные слепни (*T. autumnalis*) откладывали яйца до 5 раз при соответствующем числе кровососаний.

4. В летнее время развитие яичников происходит в короткие сроки; при температуре 26—30° откладка яиц осуществляется слепнями (*T. autumnalis*, *T. acuminatus*, *Chrysops relictus*, *Chrysozona hispanica*) чаще всего через 3—4 суток после кровососания, а в отдельных случаях даже через 2 суток. После откладки яиц слепни способны немедленно сосать кровь. Повторное развитие яиц заканчивается в те же сроки, что и первоначальное.

5. Вскрытие слепней, пойманных в природе около животных в момент нападения, показало, что: а) нападают лишь самки с неразвитыми яйцевыми фолликулами в яичниках и пустыми (без крови) желудками; б) среди нападающих слепней отложившие яйца самки регистрируются в довольно большом проценте, возрастающем к концу их массового лета.

ЛИТЕРАТУРА

1. Wigglesworth V., *Parasitology*, 23, № 1, 1931. — 2. Дербенева Ухова, Мед. паразитология, IV, 1935. — 3. Cameron A., *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, 58, № 10, 1934. — 4. Cragg F., *Ind. Journ. of Med. Research*, 7, № 3, 1920. — 5. Nieschulz O., *Zool. Anz.*, 112, № 11—12, 1935. — 6. Олсуфьев, Сб. по вредителям животноводства, Л., 1935. — 7. Patton W. and Cragg F., *Textbook of Medical Entomology*, *Tabanidae*, 1913. — 8. Scott Macfie J., *Bull. Ent. Res.*, III, 1912. — 9. Hine J., *U. S. Dept. Agr., Bur. Ent., Tech. Series*, 12, pt. II, 1906.

THE DOUBLE CHARACTER OF NUTRITION AND THE SEXUAL CYCLE IN THE FEMALES OF HORSE-FLIES (DIPTERA, TABANIDAE)

By N. G. Olsufiev

Department of Medical Parasitology of the Gorki All-Union Institute of Experimental Medicine
(Head — acad. E. N. Pavlovsky)

Summary

1. Under natural conditions the females of horse-flies besides sucking the blood of warm-blooded animals, feed upon vegetative juices and sweet excretions of insects (aphides, jumping plant lice and others). The latter kind of food is found to be the staple one for the sustenance of their life,

because the blood-diet serves but for the development of egg-cells in ovarium. To the double character of the female nutrition there corresponds a double structure and function of organs for taking food. The above particularity of horse-flies affects some other sides of their organisation, which determines in total the peculiar ways of the evolution both as of free-living insects and as parasites of warm-blooded animals.

2. Experiments have shown that for investigated females of *Tabanus*, *Chrysops* and *Chrysozona* a portion of blood sucked in at one time, proves to be quite sufficient for a complete ripening of egg-follicles. The process of blood digestion and of the development of follicles takes place synchronously, the latter developing simultaneously in all ovarian tubules, one in each of them.

3. After oviposition the females are again able to suck blood, and consequently to lay afresh their eggs without additional copulation; those eggs repeatedly deposited are fully viable. Under laboratory conditions individual horse-flies (*Tabanus autumnalis*) were seen to oviposit as many as 5 times with a corresponding number of blood-suctions.

4. In summer the development of ovaries occurs within short intervals of time, and at temperatures of 26—30°C the horse-flies (*T. autumnalis*, *T. acuminatus*, *Chr. relictus* and *Chrysozona hispanica*) most frequently lay their eggs 3—4 days after blood-sucking, in separate cases even after 2 days. When egg-lying is over, the horse-flies can immediately suck blood. The repeated development of eggs takes the same time to be completed as the initial one.

5. The dissection of horse-flies, caught in nature near animals at the moment of attack, has revealed the following facts: a) that the attack is made only by females with undeveloped egg-follicles in their ovaries and empty (without blood) stomachs; b) that among attacking horse-flies a rather high percentage of females with their eggs already deposited may be observed, that percentage increasing towards the end of their mass flight.

О ЗНАЧЕНИИ РАЗМЕРОВ ПОВЕРХНОСТИ ЖЕЛТОЧНОГО
МЕШКА ЯИЦ КОСТИСТЫХ РЫБ ДЛЯ ОРГАНОГЕНЕЗА

С. Г. Крыжановский

Институт эволюционной морфологии им. акад. С. Н. Северцова
Академии Наук СССР

1. НОРМАЛЬНЫЕ СООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ КОЛИЧЕСТВАМИ ЖЕЛТКА
И ПРОТОПЛАЗМЫ

В течение эволюции изменялись как абсолютная величина яиц костистых рыб, так и соотношения между количествами желтка и протоплазмы. В яйцах большинства костистых рыб количество плазмы по отношению к желтку очень невелико, и оно тем меньше, чем больше желтка (олигоплазматические яйца, рис. 1, *b*). Но у некоторых рыб эволюция пошла в сторону относительного обеднения желтком, или, что то же, в сторону относительного накопления плазмы, и привела к созданию полиплазматических яиц, т. е. таких, у которых плазмы только немного меньше, чем желтка (а в полиплазматических яйцах некоторых *Gobiiformes* количества их даже равны; рис. 1, *a* и *c*)¹.

Все большие яйца — олигоплазматические, но среди мелких яиц (диаметр которых 1,5 мм и меньше) встречаются оба типа. Так, яйца *Abramis*

- ¹ Рис. 1. *a* — полиплазматическое яйцо *Abramis brama*: *vit.* (диаметры желточного мешка) — $\frac{16}{20}$ ед. (числитель — вертикальный диаметр, знаменатель — горизонтальный диаметр). Диаметр бластодиска — 21 ед., высота его — 7 ед.;
*a*₁ — эмбрион *Carassius carassius*, развивающийся из полиплазматического яйца (размеры почти такие же, как у *Abramis brama*): *Oc* (продольный диаметр глаза) — 6,25 ед.; *Au* (слуховая капсула) — 3 ед.; *Oc—Au* (расстояние между глазом и слуховой капсулой) — 7 ед.; *4M* (длина четырех миотомов) — 5 ед., *vit.* — $\frac{16}{16}$ ед. Эмбрион опоясывает почти весь желточный мешок; расстояние между задним концом тела и головой очень невелико;
b — олигоплазматическое яйцо *Atherina pontica*: *vit.* — 23 ед.; диаметр бластодиска — 11 ед.; его высота — 4 ед.;
*b*₁ — эмбрион *Atherina pontica*: *Oc* — 3,5 ед.; *Au* — 1,25 ед.; *Oc—Au* — 5 ед.; *7M* — 5 ед. Эмбрион занимает меньшую часть поверхности желточного мешка; его длина и размеры органов меньше, чем у *Carassius carassius*;
c — полиплазматическое яйцо *Gobius niger*: *vit.* — $\frac{4,5}{6}$ ед.; диаметр бластодиска — 6 ед.; его высота — 3,5 ед.; количество плазмы у него лишь немного меньше, чем у *Atherina pontica*, тогда как желточный мешок меньше почти в 4 раза (по диаметру);
*c*₁ — эмбрион *Gobius niger*: он немного меньше, чем эмбрион *Atherina*, несмотря на то, что желточный мешок его в 3—4 раза меньше, а миотомы его больше, чем у *Atherina*; *vit.* — $\frac{5}{7}$ ед.; *Oc* — 2 ед.; *3M* — 3 ед.; длина эмбриона — 17 ед.

Все яйца и эмбрионы изображены при одинаковом увеличении: 1 ед. = 65 микронам; размеры (как и на других рисунках) выражены в единицах окуляр-микрометра,

полиплазматические (диаметр 1,2 мм), а почти такой же величины яйца *Atherina* олигоплазматические (рис. 1, *a* и *b*). Очень маленькие яйца *Mullus*, *Xirichthys* и многих других рыб олигоплазматические (диаметр 0,5—0,8 мм), а столь же мелкие яйца *Gobius niger* полиплазматические. Однако наибольшее относительное количество плазмы (почти равное количеству желтка) встречается только в самых малых яйцах — у *Gobius niger* (рис. 1, *c*).

Все известные полиплазматические яйца донные, т. е. все они имеют большой удельный вес и тонут в спокойной морской воде (*Gobius niger*, *Srenilabrus* и др.). Наоборот, все известные планктонные яйца, имея небольшой удельный вес и величину, олигоплазматичны. Однако многие небольшие олигоплазматические яйца и все крупные имеют большой удельный вес и развиваются на дне (*Atherina*, *Belone*, некоторые *Gobiiformes* и др.).

Полиплазматическое состояние возникало, очевидно, в разных группах рыб самостоятельно как параллелизм. Так, среди *Labridae* в яйцах *Xirichthys* плазмы мало, а у *Srenilabrus* — много. Среди *Gobiiformes* у всех *Benthophilini* яйца крупные олигоплазматические, а у всех *Gobiini* яйца мелкие полиплазматические. Среди *Ostariophysi* у *Cyprinidae* яйца полиплазматические, а у многих *Siluridae*, вероятно, олигоплазматические. Яйца некоторых *Clupeidae* почти полиплазматические (*Caspialosa*), тогда как у большинства других *Malacopterygii* они олигоплазматические.

Изменения соотношений между количествами желтка и плазмы совершались по разным причинам и разными способами. Так, пелагические олигоплазматические яйца *Xirichthys* происходят, вероятно, от донных богатых плазмой мелких яиц других *Labridae*; переход их к пелагической жизни осуществился, отчасти, благодаря уменьшению количества плазмы (а также отчасти благодаря накоплению жира), уменьшившему их удельный вес; но количество желтка в них осталось такое же, как в донных яйцах *Labridae*. Наоборот, бедные плазмой крупные донные яйца многих рыб (*Benthophilini*, *Salmonidae* и др.) создались благодаря чрезмерному накоплению желтка, сопровождавшемуся лишь очень незначительным увеличением количества плазмы. Эти изменения яиц были связаны с понижением плодовитости рыб и с повышением выживаемости личинок и мальков.

Относительное обогащение яиц плазмой создано в одних случаях благодаря уменьшению количества желтка, приведшему к уменьшению размеров яиц и к повышению плодовитости рыб (*Gobiini*, *Percidae*, *Labridae*); происхождение их мелких яиц от более крупных, богатых желтком, убедительно доказывается явлением редукции желточной криве-

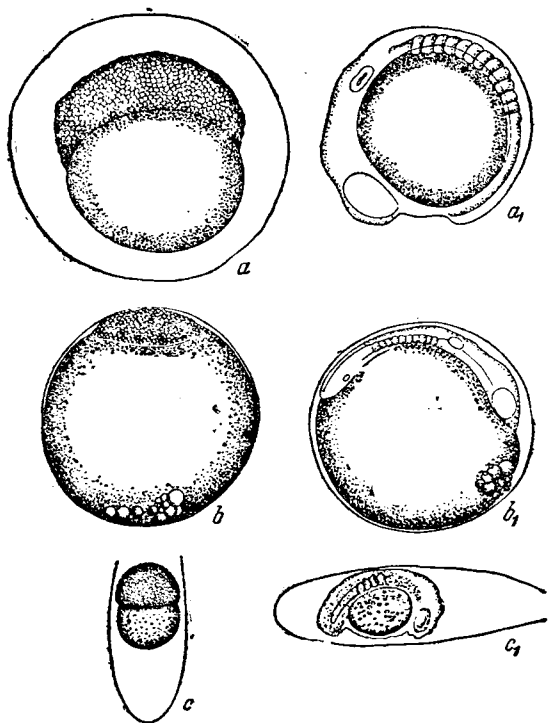


Рис. 1.

носпой системы, наблюдаемой в онтогенезе этих рыб. В других случаях полиплазматическое состояние было достигнуто благодаря увеличению количества плазмы, не сопровождавшемуся увеличением количества желтка (многие Cyprinidae). Смысл этих изменений пока непонятен.

От абсолютного количества плазмы в яйце отчасти зависит абсолютная величина закладываемых эмбрионов и их органов: они тем крупнее, чем яйца богаче плазмой. Поэтому, например, в полиплазматическом яйце *Carassius* закладывается большой эмбрион, опоясывающий почти весь желточный мешок, тогда как в олигоплазматическом яйце *Atherina* закладывается гораздо меньший эмбрион на гораздо меньшей поверхности желточного мешка, несмотря на то, что все яйцо *Atherina* больше яйца *Carassius* (рис. 1, *a* и *b*). Поэтому эмбрионы *Atherina* и *Gobius niger*, развивающиеся почти из одинаковых количеств плазмы, мало отличаются по величине, несмотря на то, что желточный мешок *Gobius niger* по диаметру в 3—4 раза меньше, чем у *Atherina* (рис. 1, *b* и *c*).

Однако абсолютная величина закладываемых органов зависит не только от абсолютного количества плазмы, но также отчасти от относительных размеров поверхности желточного мешка (о чем будет сказано позже) и от других, пока неучтенных, факторов. Последние являются причиной того, например, что у *Gobius niger* закладываемые миотомы крупнее, чем у *Atherina*, хотя плазмы у него меньше.

Абсолютное количество желтка не имеет непосредственного значения для органогенеза. Известные различия между эмбрионами и личинками, развивающимися из яиц, богатых желтком, и из яиц, бедных им, объясняются разницей экологических условий дыхания, питания и т. п.

Относительные количества желтка (и плазмы) не безразличны для органогенеза. Скорость органогенеза от этих соотношений не зависит. Чем больше в яйцах желтка (по отношению к плазме), тем позже заканчивается обрастание желточного мешка blastодермой и тем позже замыкается blastопор. Поэтому в полиплазматических яйцах эмбрионы с глазами и передними миотомами закладываются после замыкания blastопора, тогда как в олигоплазматических яйцах они закладываются раньше замыкания blastопора. Накопление желтка не сопровождается другими изменениями, кроме этих, и поэтому в настоящее время нельзя указать предел увеличения желточного мешка, который, судя по акуловым рыбам (и по птицам), может достигать огромных размеров (5 см у *Cestracion*, по Дину, 1901). Возможно, что предел увеличения ставится только размерами материнского организма и экологическими условиями (И. И. Шмаульгаузен, 1935). Наоборот, уменьшение количества желтка возможно только до предела, обусловленного свойствами самого яйца, т. е. оно возможно только до тех пор, пока количества желтка и плазмы не станут приблизительно равными; при таких соотношениях на желточном мешке еще имеется столько места, сколько нужно для закладки эмбриона нормальных размеров. Этот предел достигнут, как мы видели, яйцами *Gobiini* (*Gobius niger*). Но дальнейшее эволюционное уменьшение желточного мешка (без уменьшения количества плазмы) у костистых рыб невозможно, потому что оно приводит к недостатку места для закладки эмбрионов нормальных размеров и сопровождается сперва уменьшением эмбрионов, а затем гибельными нарушениями развития. Это доказывается опытами искусственного уменьшения желточного мешка.

II. ИСКУССТВЕННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ СООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ КОЛИЧЕСТВАМИ ЖЕЛТКА И ПЛАЗМЫ

1. Удаление всего желтка

А. Дробление. Удаление всего желтка на ранних стадиях дробления некоторое время не нарушает процесса дробления, однако обычно blastомеры в конце концов расползаются и погибают, не образуя бла-

стулы (у Cyprinidae и Gobiiformes). У *Fundulus*, по Оппенгеймер (Oppenheimer, 1936), даже 4 бластомера без желтка в результате деления образуют шарообразное скопление клеток, а 8 бластомеров, лишенные желтка, уже способны образовать настоящую «гипербластулу», т. е. «массу клеток, обычно дифференцирующуюся в полый пузырек, стенки которого образованы эктодермальной частью эпителия желточного мешка»; внутри него даже будто бы «начинается самодифференцировка нервной ткани и образуются группы клеток, окруженные слоем, похожим на тот, который нормально окружает хорду». 128 клеток, совершенно будто бы лишенные желтка, образуют, по Оппенгеймер, уже настоящих эмбрионов с нормальной головой (глазами, мозгом, слуховой капсулой), с нормальной сегментированной передней частью туловища, но с ненормальным изогнутым укороченным хвостом. Однако на рисунке Оппенгеймер видно, что ее эмбрион, развившийся из яйца, якобы, совершенно лишенного желтка, на самом деле имеет настоящий, хотя и небольшой, желточный мешок, и что у него развиты нормально именно голова и та часть туловища, которые расположены на поверхности этого мешка. Те эмбрионы, «которые типичны только по конфигурации головы», тоже имеют на самом деле небольшой желточный мешок (если судить по рисункам, а не по тексту Оппенгеймер). Эмбрионы, действительно совсем не имеющие желтка, организованы во всех отношениях крайне ненормально, т. е. зачатки их органов — глаза, мозг, хорда, сегменты и т. п. — беспорядочно смещены и перепутаны. К сожалению, Оппенгеймер не изобразила ту стадию, на которой она удаляла желток, и поэтому нет полной уверенности в том, что 128 бластомеров совершенно без желтка способны гастрულიровать и развиваться в ненормальные эмбрионы.

Б. Бластула. Полное удаление желтка на стадии бластулы не мешает тому, чтобы из нее развилась гастрולה. Несмотря на отсутствие желтка, эта гастрולה может иметь форму диска, вогнутого с одной стороны и неправильно выпуклого с другой. Края этого диска могут сомкнуться наподобие того, как смыкаются края бластопора, и образовать небольшую пустую полость, морфологически соответствующую полости желточного мешка.

После этого начинается дифференциация органов эмбриона, т. е. намечаются головной и туловищный отделы, появляются зачатки глаз, хорды, миотомов; но как размеры зачатков этих органов, так и соотношения между ними крайне ненормальны (рис. 2). Развитие таких эмбрионов далеко не идет, они совсем не растут и скоро погибают.

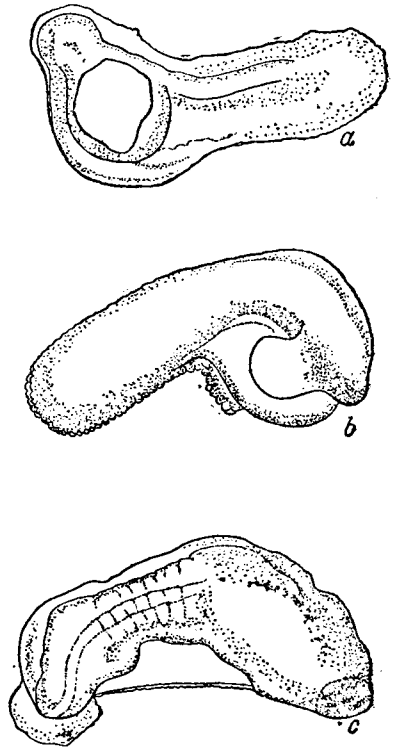


Рис. 2. Эмбрионы *Abramis brama*, развившиеся из бластодиска, совсем лишенного желтка перед началом гастрულიации:

- a* — эмбрион без дифференцированных органов головы и туловища; полый пузырек соответствует желточному мешку;
- b* — эмбрион, у которого дифференцирован зачаток правого глаза; остальные органы недифференцированы; вздутая полость, соответствующая желточному мешку, такая же, как у эмбриона *a*;
- c* — эмбрион, у которого дифференцирована хорда и миотомы

2. Частичное удаление желтка

Ранние стадии развития. Удалить часть желтка на стадиях морулы или бластулы возможно не у всех рыб. У Gobiidae, например, бластодиск всегда сползает с поврежденного желточного мешка и превращается в клеточный шар, который без заметной дифференциации через несколько часов погибает. Но у многих других рыб [Cyprinidae, Esox, а также Fundulus, по Моргану (T. Morgan, 1893) и по Оппенгеймер (1936)] можно удалить нужное количество желтка, не вызывая сползания бластодиска.

Уменьшение количества желтка не отражается на скорости процесса гастрюляции, как и на скорости всего развития вообще. Поэтому обрастание желточного мешка бластодермой и полное замыкание краев бласто-

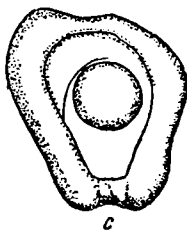
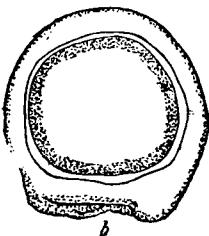
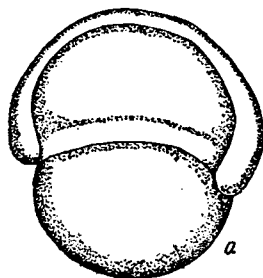


Рис. 3. Гастрюляция нормального и уменьшенных яиц *Abramis brama*. Все яйца изображены на одинаковой стадии развития: *a* — нормальное яйцо; бластодиск покрывает половину желточного мешка, *vit* — $\frac{15,75}{20,75}$ ед.;

b — яйцо, у которого желточный мешок был уменьшен в начале гастрюляции приблизительно вдвое: *vit.* — $\frac{11}{12}$ ед; бластодиск закрывает весь желточный мешок;

c — яйцо, у которого совсем маленький желточный мешок (уменьшен в начале гастрюляции): *vit.* — $\frac{6}{6}$ ед.; бластодиск не помещается на желточном мешке и образует полость, сообщающуюся с наружной средой между губами бластопора

Рис. 4. Поздняя гастрюла *Abramis brama*, развившаяся из бластулы, у которой было оставлено немного желтка. Бластодерма окружает весь желток; ей не хватает на нем места и она поэтому сильно сморщилась

пора осуществляется тем скорее, чем меньше оставлено желтка. Например, в то время как нормальное яйцо *Abramis* покрылось бластодермой только до половины, вдвое уменьшенное яйцо уже все успело покрыться бластодермой (рис. 3, *a* и *b*). Если желтка оставлено слишком мало, то для бластодермы не хватает места на его поверхности: она очень сильно сморщивается, если желточный мешок был уменьшен на стадии морулы или бластулы (рис. 4), или образует полость, если желточный мешок был уменьшен в начале гастрюляции, — полость, по объему гораздо большую, чем заключенный в ней ничтожный желточный мешок (рис. 3, *c*).

Органогенез. Как утверждал еще Морган и как подтверждает Оппенгеймер, уменьшение количества желтка у костистых рыб будто бы совсем не отражается на органогенезе. Однако это справедливо только в том смысле, что желток не обладает органобразующими потенциальными. Но закладка эмбриона и его органов происходит на поверхности желточного мешка, и для нормального осуществления этой закладки необходим вполне определенный минимум поверхности, за пределами которого (в сторону уменьшения) изменяется весь органогенез, т. е. количество переходит в качество.

Из яиц олигоплазматических (*Esox*, *Fundulus*), у которых плазмы слишком мало по сравнению с желтком и на которых поэтому эмбрионы

занимают относительно ничтожную часть поверхности, нужно удалить слишком много желтка, чтобы перешагнуть за тот минимум поверхности, который нужен для нормального развития. При этом исследователи всегда удаляли или слишком мало, или, чаще, слишком много желтка, что приводило к утрате регуляционной способности яйца (о которой будет сказано позже), сопровождаемой такими нарушениями органогенеза, которые не позволили уловить сущность явлений.

На яйцах полиплазматических, т. е. таких, у которых плазмы очень много по сравнению с желтком (*Cyprinidae*, *Gobiini*), закладывающиеся эмбрионы занимают так много поверхности, что они почти совсем опоясывают желточный мешок, а их головной и хвостовой концы почти соприкасаются друг с другом (рис. 1, с и 5, b). Поэтому даже сравнительно ничтожное уменьшение количества желтка уменьшает поверхность желточного мешка таких яиц настолько, что ее не хватает для закладки эмбрионов нормальных размеров. Это вызывает регулятивные процессы в развитии, которые, однако, могут осуществиться в ограниченных пределах; они не осуществляются в том случае, если слишком значительно уменьшить поверхность желточного мешка.

А. Регулятивное уменьшение поверхности желточного мешка; полная регуляция. Для полиплазматических яиц карповых рыб (*Abramis*, *Carassius*) уменьшение диаметра желточного мешка приблизительно вдвое является тем пределом, за которым утрачивается регулятивная способность. Сущность этой способности можно понять, сравнив развитие нормального яйца карася с развитием почти вдвое уменьшенного яйца (рис. 5 и 6 и табл. 1 и 2)¹.

а) Как было сказано, уменьшение желточного мешка не отражается на скорости развития. На уменьшенном яйце эмбрион закладывается тогда же, как и на нормальном, и у них одновременно начинается дифференциация органов. Но так как на уменьшенном яйце эмбриону предоставлено меньше площади, то этот эмбрион опоясывает весь желточный мешок, так

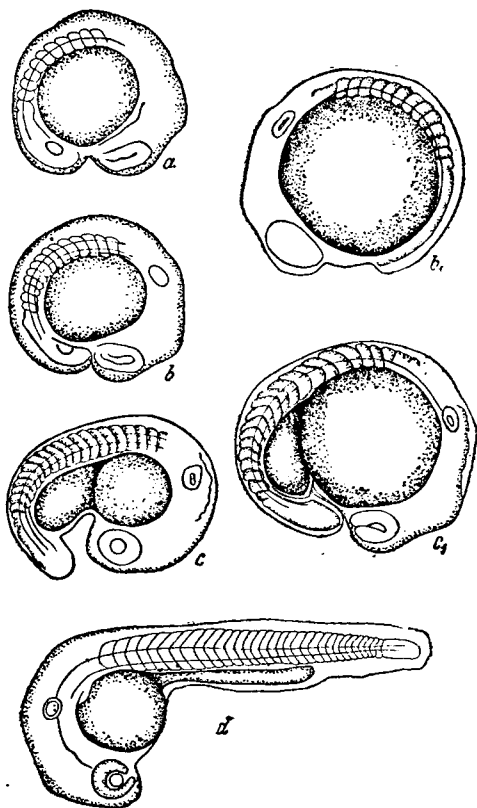


Рис. 5.

¹ Рис. 5 и 6. Развитие *Carassius carassius* на уменьшенном желточном мешке (a—d) и на нормальном (b₁—c₁). Все эмбрионы изображены при одинаковом увеличении; a — эмбрион, заложённый на уменьшенном желточном мешке (диаметр 11 ед.); возраст — 1 сутки; у эмбриона есть зачатки глаза, 10 миотомов и купферов пузырек; эмбрион опоясывает в отличие от нормального (b₁) весь желточный мешок, так что голова и задний конец тела соприкасаются; Oc — 5 ед.; 10 M — 10 ед.; b — он же в возрасте 1 суток 3 час.; появился слуховой пузырек; заложено 14 миотомов, задний несегментированный конец тела с купферовым пузырьком отделился от поверхности желточного мешка; Car (длина головы) — 14 ед.; Oc — 5 ед.; Oc — Au — 6 ед.; Au — 2 ед.; 5 передних миотомов — 5 ед.; 6 следующих

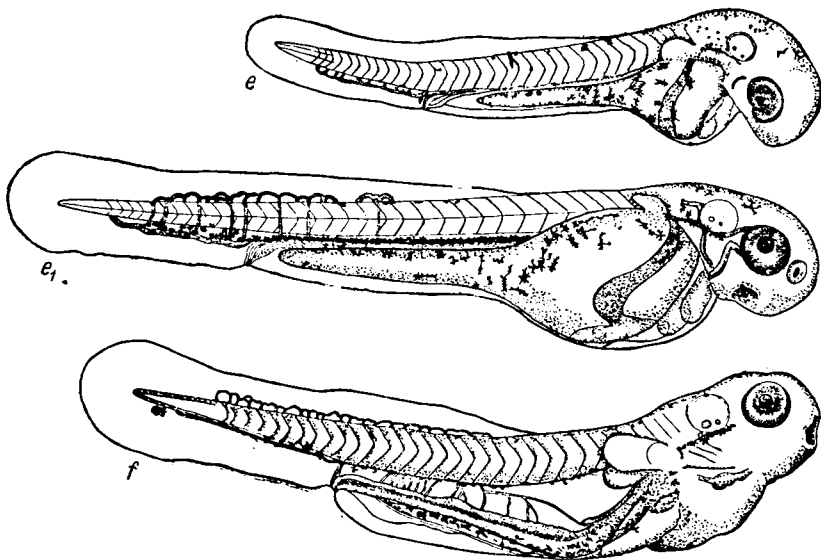


Рис. 6.

что голова и хвостовой конец у него соприкасаются, тогда как на нормальном яйце эмбрион не опоясывает всего желточного мешка (рис. 5, *a* и *b*₁). Однако, несмотря на это, эмбрион на уменьшенном желточном мешке меньше эмбриона нормального, потому что у него короче (по длине тела,) зачаток глаза, 10 появившихся миотомов и несегментированный задний отдел туловища (табл. 1 и 2).

- миотомов — 5 ед.; 6—10-й миотомы стали меньше передних (на предыдущей стадии они были равны); новые миотомы 11—14-й меньше передних;
- c* — он же в возрасте 1½ суток; заложен 21 миотом; *Oc—Au* — 6,5 ед.; оно очень немного увеличилось по сравнению с предыдущей стадией *b* и гораздо меньше, чем у нормального эмбриона *c*₁; все остальные органы тоже меньше нормальных; *Cap* — 15 ед.; *Oc* — 5 ед.; *Au* — 2,5 ед.; 12 *M* — 10 ед.;
- d* — он же в возрасте 2 суток; *Cap* — 12,5 ед.; длина туловища с хвостом — 35,5 ед.; *Oc* — 4 ед.; *Oc—Au* — 5,5 ед. (короче, чем на стадии *c*); *Au* — 2 ед.; 11 *M* (в туловище) — 15 ед.; 13 *M* (в хвосте) — 7,3 ед.; эмбрион и его органы меньше нормальных;
- b*₁ — нормальный эмбрион, по степени развития промежуточный между эмбрионами *a* и *b*; *vit.* — $\frac{11}{16}$ ед.; *Cap* — 16,75 ед.; *Oc* — 6,25 ед.; *Oc—Au* — 3 ед.; все 12 заложенных миотомов равны между собой (4*M* = 5 ед.);
- c*₁ — он же в стадии развития, соответствующей эмбриону *c*; значительно увеличилось расстояние между глазом и слуховой капсулой и удлинилась голова; *Cap* — 18,25 ед.; *Oc* — 6 ед.; *Oc—Au* — 9,5 ед.; *Au* — 2,25 ед.; 4 *M* — 5 ед.
- e* — уменьшенный эмбрион *Carassius carassius* в возрасте 3 суток, развившийся из эмбриона *d*, изображенного на рис. 5; у него функционирует кровеносная система: на желточном мешке виден кювьеров проток, в анальном плавнике — нижняя хвостовая вена (остальные сосуды, скрытые миотомами, не изображены); глаз пигментирован; меланофоры, появившиеся в нормальном количестве, покрывают уменьшенный желточный мешок гуще, чем нормально (ср. с эмбрионом *e*₁); вся длина эмбриона — 54,25 ед.; *Cap* — 10,5 ед.; *Oc* — 4,75 ед.; *Oc—Au* — 1,25 ед.; *Au* — 3 ед.; 1 *M* — 1,17 ед.; длина головы содержится в длине тела 4,3 раза;
- e*₁ — нормальный эмбрион, немного более развитой, чем эмбрион *e*; у него уже появились сосуды в спинном плавнике и развита полоса пигмента вдоль вентральных краев миотомов; вся длина эмбриона — 74,5 ед.; *Cap* — 11,5 ед.; *Oc* — 5 ед.; *Oc—Au* — 1 ед.; *Au* — 3,5 ед.; 1 *M* — 1,6 ед.; длина головы содержится в длине тела 5,4 раза;
- f* — эмбрион, развившийся из эмбриона *e* в возрасте 11 суток; у него водяника перикардия и полости тела; по размерам он меньше эмбриона *e*₁ (возраст которого 4 суток); *Cap* — 12,25 ед.; *Oc* — 5 ед.; *Oc—Au* — 1 ед.; *Au* — 4,25 ед.; 1 *M* — 1,42 ед.
- Все эмбрионы изображены при одинаковом увеличении,

Таблица 1¹

№	Рис.	Дата	Возраст		Ос	Ос—Аи	Аи	Сар	1 М	Cr+Cd	SM	Vit.
			сутки	часы								
1	5, a	20.VI	1	—	5	—	—	—	1	—	11	9/11
2	5, b	20.VI	1	3	5	6	2	14	1	—	15	9/11
3	5, c	20.VI	1 ^{1/2}	—	5/4	6,5	2,5	15	1	—	22	7/13
4	5, d	21.VI	2	—	4	5,5	2	12,5	1	—	—	—
5	6, e	22.VI	3	—	4,75	11,25	3	10,5	1,17	43,75	—	—
6	—	23.VI	4	—	4,5	1	3,25	9,75	1,42	—	—	—
7	—	26.VI	7	—	5	1	4	11,5	1,40	—	—	—
8	6, f	30.VI	11	—	5	1	4,25	12,25	1,42	—	—	—
9	—	4.VII	15	—	4,5	1,25	4	12,25	1,40	—	—	—

¹ Размеры органов эмбрионов *Carassius carassius*, закладывающихся на искусственно уменьшенном желточном мешке, и их онтогенетические изменения: *Ос* — продольный диаметр глаза; *Ос—Аи* — расстояние между глазом и слуховой капсулой; *Аи* — продольный диаметр слуховой капсулы; *Сар* — длина головы; *1 М* — средняя длина одного из передних миотомов; *Cr + Cd*, — общая длина туловища (без головы) и хвоста; *SM* — количество миотомов, *Vit.* — размеры желточного мешка (числитель — наибольшая высота желточного мешка, знаменатель — длина желточного мешка).

Размеры органов выражены в единицах окуляр-микрометра; 1 единица равна 65 микронам (μ).

Таблица 2¹

№	Рис.	Дата	Возраст, сутки	Ос	Ос—Аи	Аи	Сар	1 М	Cr+Cd	SM	Vit.
1—2	5, b ₁	29.V	2	6,25	7	3,125	16,75	1,25	—	13	16/16
3	5, c ₁	29.V	2 ^{1/2}	6	9,5	2,25	18,25	1,25	—	20	—
4	—	30.V	3	5	5	3	15	1,25	—	—	—
5	6, e ₁	1.VI	4	5	1	3,5	11,5	1,6	63	35	—
6	—	2.VI	5	5	1	4	13	1,8	72,5	—	—
6a	—	3.VI	6	6,5	1,5	4,5	14,5	2	—	—	—
6b	—	4.VI	7	6,5	1,5	5	15,5	2	—	—	—
7	—	5.VI	8	6,75	1,5	5	15,75	2	86	—	—
7a	—	7.VI	10	7,25	1,75	5,75	16,75	22	—	—	—

¹ Размеры органов эмбрионов *Carassius carassius*, закладывающихся на нормальном желточном мешке, и их онтогенетические изменения. Обозначения те же, что в табл. 1. Порядковые № 1—7 соответствуют по степени развития № 1—7 в табл. 1. Возрасты эмбрионов, данные о которых приведены на обеих таблицах, не совпадают со степенями их развития, потому что они развивались при разных температурах.

б) Зачаток слуховой капсулы и первоначальное расстояние между ею и глазом у него тоже меньше, чем у нормального эмбриона (рис. 5, b и b₁, табл. 1 и 2). Новые закладывающиеся миотомы (11—14-й) еще меньше, чем передние, но вместе с тем уменьшаются, очевидно вследствие сжатия, передние 6—10-й миотомы (на предыдущей стадии они были крупнее). Задний несегментированный конец тела с купферовым пузырьком уже не помещается на поверхности желточного мешка и обособляется от нее (рис. 5, b и 7, b). У нормального эмбриона новые задние миотомы так же велики, как и передние; они не сжимаются и не укорачиваются (по сравнению с предыдущим состоянием), а несегментированный задний конец тела, несмотря на это, помещается еще на поверхности желточного мешка (рис. 5, b и 7, a). Зато высота головы на уменьшенном желточном мешке больше, чем на нормальном (рис. 5, a, b и b₁).

в) В то время, когда эмбрион имеет около 15 миотомов, нормально происходит очень сильное растяжение его головного отдела, благодаря чему очень увеличивается расстояние между глазом и слуховой капсулой: если сперва это расстояние было равно 7 ед., то в результате растяжения оно достигает 10 ед. Такое удлинение головы сопровождается ее уплощением, т. е. уменьшением высоты (рис. 5, c₁ и 7, a).

У эмбрионов, развивающихся на уменьшенных желточных мешках, расстояние между глазом и слуховой капсулой или не увеличивается совсем, или увеличивается очень мало (рис. 5, *b*, *c* и 7, *b*). Благодаря отсутствию растяжения высота головы не уменьшается: она попрежнему больше нормальной (рис. 5, *c*, *c*₁ и 7, *a* и *b*).

В результате всех этих особенностей развития на уменьшенном желточном мешке закладывается уменьшенный, карликовый, эмбрион.

г) После наибольшего нормального удлинения головы начинается постепенное ее укорочение, проявляющееся в том, что уменьшается расстояние между глазом и слуховой капсулой. Процесс укорочения головы происходит и у карликовых эмбрионов (несмотря на то, что перед этим их голова не удлинялась), но у них этот процесс происходит медленнее: в то время, когда у нормального эмбриона расстояние между глазом и слуховой капсулой равно 5 ед., у карликового эмбриона оно еще равно 5,5 ед. (рис. 5, *d* и табл. 1 и 2). Несмотря на это, длина их головы (12,5 ед.) короче нормальной (15 ед.) потому, что у них меньше глаза и слуховая капсула. Длина их тела также короче нормальной.

Изгиб головы вокруг желточного мешка у карликовых эмбрионов больше, чем у нормальных.

Как у карликовых эмбрионов, так и у нормальных происходит укорочение продольного диаметра глаза. Оно обусловлено округлением глаза (т. е. увеличением его вертикального диаметра за счет укорочения продольного); на предыдущих стадиях развития глаз имел эллиптическую удлиненную форму (рис. 5, *a—d*).

д) Кровеносная система начинает функционировать у карликового эмбриона тогда же, когда и у нормального, и в ее строении нельзя указать никаких существенных различий (рис. 6, *e* и *e*₁). По времени появления пигмента и по его распределению нормальные и карликовые эмбрионы тоже ничем существенным между собой не отличаются. Различия заключаются только в величине органов и в пропорциях головы. Хотя вся длина тела карликовых эмбрионов (54,5 ед. — 3,56 мм) значительно меньше всей длины тела нормальных (74,5 ед. — 4,85 мм), но голова их немного короче нормальной (10,5 и 11,5 ед.). Это зависит от того, что у карликовых эмбрионов расстояние между глазом и слуховой капсулой укоротилось меньше, чем у нормальных. Поэтому относительная длина головы карликовых эмбрионов больше, чем у нормальных: у первых она содержится в длине тела 4,3 раза, а у нормальных — 5,4 раза.

В течение развития карликовые эмбрионы все время остаются меньше нормальных (и отличаются от них пропорциями головы и тела). Например, в возрасте 11 суток карликовая личинка по степени развития органов не отличается от нормальной личинки того же возраста, но по длине она короче даже 4-суточного нормального эмбриона (рис. 6, *e*₁, *f*). Карликовая личинка (*f*) страдает водянкой перикардия и полости тела, однако этот дефект не является результатом недостатка желтка: другие карликовые личинки были без таких дефектов.

К сожалению, дальше 11 суток не удалось воспитать карликовых личинок; они все погибли от случайного недостатка ухода. Поэтому пока неизвестно, как происходил бы их рост на поздних стадиях развития, и неизвестно, смогли бы они достичь когда-нибудь нормальных размеров взрослых рыб.

Уменьшение размеров эмбрионов и органов является выражением способности органогенного материала регулировать размеры закладываемых органов по размерам поверхности желточного мешка. Регуляция достигается отчасти непосредственно — механическим сжатием и деформацией зачатков органов, отчасти изменением процесса развития, обусловленным тем же механическим фактором, т. е. недостатком пространства. Так, например, голова у эмбриона, развивающегося на уменьшенном желточном мешке, короче нормальной, несомненно, благодаря сжатию материа-

ла, из которой она развивается. Сжатие материала вдоль продольной оси тела сопровождается выпячиванием его вверх, благодаря чему высота головы, как и всего туловища, становится больше нормальной (рис. 7, *a* и *b* и 5, *b* и *b*₁)¹. Благодаря увеличению высоты головы зачатки глаза и слуховой капсулы, уступая вместе с головой продольному сжатию, имеют возможность укоротить свои продольные диаметры, повысив за их счет вертикальные диаметры и приобретая, таким образом, округлую форму вместо нормальной удлинненно-эллиптической (рис. 7, *a* и *b*).

Непосредственным следствием сжатия является также онтогенетическое уменьшение передних миотомов после того, как появляются следующие за ними задние миотомы (рис. 5, *a* и *b*) и таким же следствием можно считать почти полную неспособность головы временно удлиниться после закладки слуховой капсулы (тогда как нормально голова временно удлинняется очень сильно; рис. 7, *a* и 5, *c*₁).

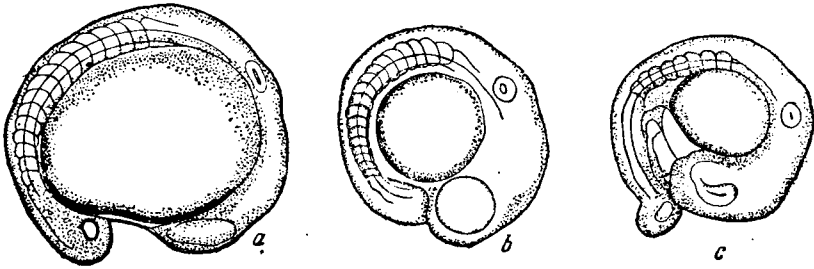


Рис. 7.

Изменение развития проявляется в том, что задняя часть туловища, содержащая купферов пузырек, вследствие недостатка места отчленяется от поверхности уменьшенного желточного мешка на очень ранней стадии развития, тогда как на соответствующих стадиях развития нормальных яиц часть туловища, содержащая купферов пузырек, не отчленяется от поверхности желточного мешка. Задние туловищные и хвостовые миотомы закладываются вне поверхности желточного мешка и не испытывают сжатия и недостатка места при искусственном уменьшении желточного мешка. Тем не менее они тоже меньше, чем нормальные миотомы.

Б. Частичная или полная потеря регуляционной способности. Если удалить слишком много желтка, то весь клеточный материал уже не может приспособиться к ничтожным размерам поверхности желточного мешка и отрегулировать по ней размеры закладываемых органов. На таком желточном мешке хватает места только для закладки головы и небольшой части туловища, тогда как большая часть туловища до купферова пузырька включительно закладывается вне поверх-

¹ Рис. 7. *a* — Нормальный эмбрион *Carassius carassius*: *vit.* — $\frac{13}{17}$ ед.; *Cap* — 20 ед.;

Ос — 6 ед.; *Ос—Аи* — 10 ед.; *Аи* — 3 ед.; 4,5 *М* — 5 ед., все миотомы равны между собой; глаз и слуховая капсула — удлинненные эллиптические, голова низкая; конец тела с купферовым пузырьком не отчленен от поверхности желточного мешка;

b — эмбрион, развившийся на уменьшенном желточном мешке в соответствии с размерами его поверхности: *vit.* — 8 ед.; *Cap* — 13,5 ед.; *Ос* — 4,5 ед.; *Ос—Аи* — 2 ед.; 5 *М* (передних) — 5 ед.; 7 *М* (задних) — 5 ед.; отличается от эмбриона *a* тем, что голова у него короче, но значительно выше; глаз и слуховая капсула округлые, не эллиптические; задние миотомы меньше передних; задний конец тела отчленился от желтка и заходит за передний конец головы;

c — эмбрион, развившийся на желточном мешке, меньшем, чем у эмбриона *b*. Голова, зачатки глаза и слуховой капсулы меньше, чем нормальные, но миотомы нормальной величины (и они больше, чем у эмбриона *b*); *Ос* — 3 ед.; 4 *М* — 5 ед.; задний конец тела с купферовым пузырьком развивается вне поверхности желточного мешка.

ности желточного мешка, а отдел тела сзади купферова пузырька (хвост) совсем не закладывается (рис. 7, с и 8, а). При этом в некоторых случаях происходит частичная регуляция, выражающаяся в том, что голова (глаза и слуховая капсула), расположенная на желточном мешке, закладывается меньших размеров, чем нормальная, но миотомы не уменьшаются (рис. 7, с). В других случаях и голова с ее органами и миотомы, расположенные на маленьком желточном мешке, закладываются уже такие большие, как на нормальном не уменьшенном желточном мешке, т. е. в этих случаях совсем утрачивается регуляционная способность (рис. 8, а).

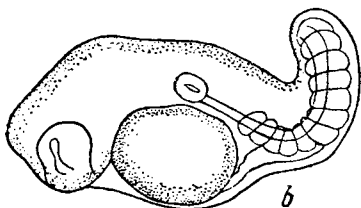
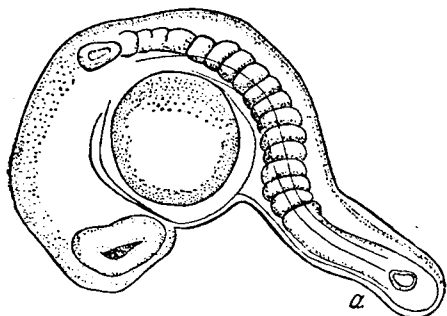


Рис. 8. *a*— эмбрион *Carassius carassius*, заложившийся на малом желточном мешке; утрачена способность урегулировать величину органов по величине поверхности желточного мешка; все органы нормальной величины и совсем не соответствуют размерам желточного мешка: *oil.* — 7,8 ед.; *Cap* — 16,25 ед.; *Oc*—5,25 ед.; *Oc—Au*—9 ед.; *Au*—2 ед.; *4 M* — 5 ед.; задний несегментированный отдел тела с купферовым пузырьком заложился вне поверхности желточного мешка; *b* — эмбрион *Carassius carassius*, заложившийся на очень малом желточном мешке; голова, глаза и слуховая капсула малы; все миотомы заложились вне поверхности желточного мешка; передние миотомы меньше задних (инверсия); большая часть поверхности желточного мешка совсем не использована для закладки органов: *Cap* — 10,75 ед.; *Oc* — 4 ед.; *Oc — Au* — 5,5 ед.; *Au* — 1,75 ед.

Если желточный мешок слишком мал, то только часть его поверхности используется для закладки головы, а туловище, вместо того, чтобы использовать, как нормально, остальную часть поверхности, закладывается вне желточного мешка. При этом размеры миотомов извращены в том смысле, что передние меньше задних (рис. 8, *b*).

Если желточный мешок слишком мал, то только часть его поверхности используется для закладки головы, а туловище, вместо того, чтобы использовать, как нормально, остальную часть поверхности, закладывается вне желточного мешка. При этом размеры миотомов извращены в том смысле, что передние меньше задних (рис. 8, *b*).

В. Развитие нерегулированных эмбрионов. У неприспособившихся к слишком малому желточному мешку эмбрионов отдел тела сзади купферова пузырька, как было сказано, никогда не дифференцируется и не развивается. Хотя рост тканей в этом отделе продолжается, но он носит совершенно беспорядочный характер, отчего задний конец тела всегда загибается и приобретает вид неправильно-бугорчатой клеточной массы (рис. 9, *a* и *b*). Но передний отдел тела и голова с ее органами некоторое время развиваются более нормально. Расстояние между глазом и слуховой капсулой

постепенно уменьшается, появляются меланофоры в местах, типичных для нормальных эмбрионов, и в глазах своевременно отлагается черный пигмент (рис. 9, *a* и *b*). Но сердце, будучи нормальной величины, оказывается слишком большим по сравнению с уменьшенным желточным мешком: поэтому оно неправильно изгибается, расширяется при основании и хотя пульсирует, но не может создать кровообращения, тем более, что вместо стройной кровеносной системы существуют только отдельные ее отрезки—кьюберовы протоки на желточном мешке и кардинальные вены в области девяти передних миотомов (может быть есть и передняя часть аорты, но она не видна на живом эмбрионе). Появляется ненормально вздутый мочевои пузырь (?), который расположен под 11—13-м миотомами, тогда как нормально он закладывается под 23-м миотомом (рис. 9, *a*). Такое вздутие пузыря объясняется, повидимому тем, что пузырь не имеет наружного мочевого отверстия, которое, как и анальное отверстие, никогда не закладывается на необычном месте—впереди 23-го миотома.

Благодаря отсутствию кровообращения все следующее развитие изменяется очень своеобразно. Глаза с течением времени не только не увеличиваются, но уменьшаются (от 3,7 до 3 ед.), слуховой пузырек, наоборот, очень сильно раздувается и становится гораздо больше нормального и больше глаза, чего обычно никогда не бывает (рис. 9, *a* и *b*)¹. Перикардиальная полость тоже пузыревидно вздувается вследствие водянки — постоянного явления при недостатке функционирования кровеносной системы.

Красный (вероятно гемоглобиновый) диффузный пигмент, который на соответствующих стадиях нормального развития у карповых рыб интенсивно окрашивает жидкость перикардиальной и мозговых полостей, заметен только в упомянутых раньше главных кровеносных сосудах — в кювьеровых протоках и в кардинальной вене, а в полостях он никогда не появляется. Желтый пигмент появляется только в одном очажке в самой задней загнутой части тела, тогда как нормально этот пигмент появляется сперва в голове и покрывает затем равномерно и голову и туловище (сверху).

На заднем загнутом конце тела рост тканей, несомненно, происходит, но он носит беспорядочный характер и, как было сказано, не сопровождается дифференциацией органов (миотомов и т. п.). Иногда неправильные клеточные разрастания происходят и спереди на голове и на желточном мешке (рис. 9, *b*). Уменьшение желточного мешка сопровождается иногда созданием циклопов с увеличенным глазом; они развиваются так же, как только что описанные дефектные эмбрионы (рис. 9, *c*).

Г. П о т е н ц и и. Кроме указанной уже способности организма под влиянием механических факторов изменить, приспособляясь к ним, размеры закладываемых органов (миотомов, глаз, слуховой капсулы) и соотношения между ними (пропорции головы и туловища), можно указать попутно и другие потенции, обнаруживаемые при развитии эмбрионов на уменьшенном желточном мешке.

Купферов пузырек у всех рыб, насколько известно, закладывается на поверхности желточного мешка, связан с ней и является той границей, за

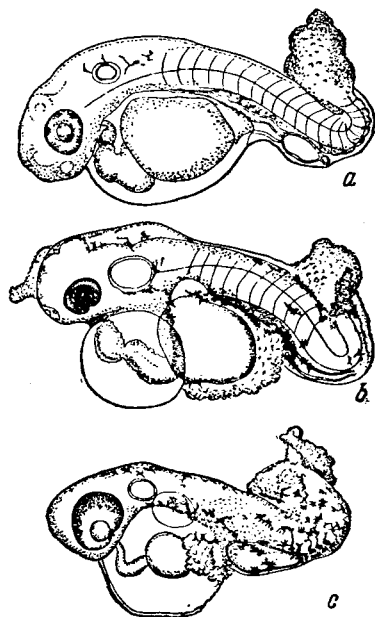


Рис. 9.

¹ Рис. 9. *a* — эмбрион *Carassius carassius*, развившийся на малом желточном мешке и не отрегулированный по его размерам; стадия более поздняя, чем у соответствующего эмбриона, изображенного на рис. 9, *c*. Появился пигмент в глазах и туловище; сердце вадито и искривлено; мочеточники оканчиваются в расширении (мочевом пузыре?) под 13-м миотомом; задний конец тела беспорядочно разрастается и не дифференцируется: *vit.* — $\frac{7}{9}$ ед.; *Cap* — 9,75 ед.; *Oc* — 3,75 ед.; *Oc—Au* — 3 ед.;

Au — 2 ед.; 4 *M* — 5 ед.;

b — тот же эмбрион через 1 сутки; сердце пульсирует, но нет движения крови; глаз уменьшился, слуховая капсула чрезмерно вздулась, перикардий вздут; густым пунктиром указан красный диффузный пигмент в кювьеровом протоке (на желточном мешке) и в кардинальной вене; в хвостовом отделе сверху мелким пунктиром указано желтое пигментное пятно: *Cap* — 7,9 ед.; *Oc* — 3 ед.; *Oc—Au* — 0,5 ед.; *Au* — 3,4 ед.;

c — циклоп *Carassius carassius*, развившийся из яйца с очень малым желточным мешком; желток почти весь вытек после закладки эмбриона, вздута перикардиальная полость и сзади мочевой пузырь (?); *Oc* — 5 ед.; *Oc—Au* — 1 ед.; *Au* — 2 ед.

которой начинается независимая от поверхности желточного мешка дифференциация хвоста. При искусственном уменьшении желточного мешка купферов пузырек закладывается вне его поверхности (рис. 7, с и 8, а). При этом все впереди него лежащие туловищные миотомы, которые нормально развиваются на поверхности желточного мешка, тоже могут закладываться независимо от нее (рис. 8, а и b).

Но сзади пузырька уже не дифференцируются ни хорда, ни миотомы: вместо образования хвоста происходит беспорядочный рост и нагромождение клеток.

Весь кишечник у карповых рыб нормально развивается в связи с поверхностью желточного мешка и достигает до 21-го миотома (у карася).

Повидимому, вне поверхности желточного мешка у этих рыб кишечник не может закладываться

Мочеточники так же, как и кишка, нормально закладываются на поверхности желточного мешка в пределах передних 22 миотомов. Но передний отдел мочеточников (в пределах до 14-го миотома) может закладываться и вне поверхности желточного мешка, тогда как задний их отдел не закладывается (рис. 9, а). Пузыревидное вздутие под 11—13-м миотомами, похожее на мочевой пузырь, может быть, является вздутием мочеточника, а не настоящим мочевым пузырем (который нормально закладывается сзади анального отверстия под 23-м миотомом).

Д. Регуляция олигоплазматических яиц. Уменьшая желточный мешок олигоплазматических яиц, можно создать такие соотношения между количествами желтка и плазмы, при которых приспособительно уменьшится величина закладываемых органов. Так, если у *Esox* уменьшить количество желтка больше чем вдвое (например, если диаметр желточного мешка сделать равным 21 вместо 46 ед. нормальных), то глаз и миотомы закладываются меньших размеров, чем нормальные (рис. 10, а: 13 заложенных миотомов по величине равны 10 нормальным).

Рис. 10. а — эмбрион *Esox lucius*, заложившийся соответственно размерам уменьшенного желточного мешка; глаза и миотомы меньше нормальных; б его миотомов равны 5 нормальным миотомам (ср. с эмбрионом б): *vii.* — 21 ед. (нормальных 46 ед.); б — эмбрион *Esox lucius*, заложившийся на слишком малом желточном мешке; закладываемые органы не отрегулированы по размерам желточного мешка (они нормальной величины и больше, чем у эмбриона а): *vii.* — 15 ед. Эмбрионы а и б изображены при одинаковом увеличении

Такие уменьшенные эмбрионы, в отличие от уменьшенных эмбрионов карповых рыб, нормально, однако, не развивались, в них не появлялась кровеносная система, и они погибли раньше, чем были использованы запасы всего желтка. Эта особенность *Esox* по сравнению с карповыми рыбами пока не вполне понятна и заслуживает специального исследования. Причина ее коренится в том, что у *Esox* нормально очень сильно развита кровеносная система желточного мешка, значительное уменьшение которого неизбежно должно значительно изменить и условия существования кровеносной системы и, может быть, оказывается в состоянии совсем подавить ее развитие. У карповых рыб на желточном мешке только спереди есть кювьеровы протоки, а вся остальная, большая, часть его поверхности совсем не имеет сосудов. Поэтому уменьшение желточного мешка у карповых рыб незначительно изменяет условия развития кровеносной системы и само по себе не вызывает ее дефектов.

Чрезмерное уменьшение количества желтка у *Esox*, как и у карповых рыб, создает для эмбрионов невозможность приспособиться к ничтожным размерам поверхности желточного мешка. Если, например, желточный мешок уменьшить втрое (т. е. до 15 ед. вместо 46 ед. нормальных), то глаза и миотомы закладываются уже нормальной величины, т. е. большие, чем у эмбриона, желточный мешок которого уменьшен до 21 ед.; задняя часть туловища преждевременно обособляется от желточного мешка, она изгибается и затем перестает дифференцироваться, так же как и у неотрегулированных эмбрионов карповых рыб (рис. 10, *b*).

Вообще говоря, олигоплазматические яйца трудно уменьшить настолько, чтобы вызвать уменьшение размеров закладываемых органов, потому что развивающиеся на них эмбрионы и в нормальных условиях занимают ничтожную часть поверхности желточного мешка.

Яйца *Fundulus*, повидимому, олигоплазматичны. Судя по рис. 8 Оппенгеймер (а не по ее тексту), чрезмерное уменьшение их желточного мешка сопровождается такими нарушениями развития, при которых сохраняются нормальные размеры закладываемых органов, как и у неотрегулированных эмбрионов *Esox* и *Carassius* (рис. 9, *a* и *b* и 10, *b*). Нет оснований верить Оппенгеймер, будто подобные эмбрионы могут развиваться из бластодермы, совсем лишенной желтка.

На основании результатов всех опытов искусственного уменьшения размеров желточного мешка можно уверенно сделать тот вывод, что клеточный материал в определенных пределах способен регулировать размеры закладываемых эмбрионов и их органов по размерам поверхности желточного мешка: из одного и того же количества плазмы (клеточного материала) закладываются тем меньшие эмбрионы и органы, чем меньше поверхность желточного мешка, на которой они закладываются. Однако регулятивное уменьшение эмбрионов и органов начинается только после того, как количество желтка делается по объему меньше количества плазмы. Чрезмерное уменьшение желточного мешка сопровождается утратой регулятивной способности и закладкой неуменьшенных органов.

III. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Описанные факты позволяют сделать следующие обобщения:

1. Размеры желточного мешка по отношению к количеству плазмы у разных рыб различны. Наименьший желточный мешок имеют полиплазматические яйца *Gobiini* (*Gobius niger*), у которых приблизительно одинаковые количества желтка и плазмы. В яйцах большинства других рыб желтка гораздо больше, чем плазмы (олигоплазматические яйца).

2. Предвидеть предел относительного эволюционного увеличения количества желтка нельзя, но, судя по акуловым рыбам (и по *Saurapsida*), оно может быть очень большим. Наоборот, можно считать, что предел эволюционного уменьшения желтка уже достигнут теми полиплазматическими яйцами, в которых приблизительно равные количества желтка и плазмы, и что дальнейшее эволюционное уменьшение желточного мешка невозможно при существующем типе развития костистых рыб.

3. Дальнейшее (искусственное) уменьшение желточного мешка до определенных пределов, создавая недостаток места для развития, приводит к уменьшению эмбрионов. Это уменьшение достигается отчасти механическим сжатием и деформацией зачатков органов (глаз, слуховой капсулы и головы), отчасти уменьшением размеров закладки органов (миотомов) и преждевременным отчленением зачатка заднего отдела туловища от поверхности желточного мешка, а также утерей нормальной способности временно увеличить расстояние между глазом и слуховой капсулой.

Уменьшенные эмбрионы отличаются от нормальных пропорциями головы и тела и по мере роста они никогда не достигают нормальных размеров; но в развитии их нет никаких других особенностей, кроме тех, которые указаны выше.

4. Чрезмерное уменьшение желточного мешка приводит к частичной или к полной утрате способности урегулировать размеры эмбрионов и их органов по размерам поверхности желточного мешка: голова и немногие передние миотомы, помещающиеся на желточном мешке, закладываются нормальной величины, но вне поверхности желточного мешка дифференцируется только передний отдел тела до купферова пузырька включительно, а задний отдел тела совсем не дифференцируется.

Кровеносная система таких эмбрионов не функционирует, они развиваются ненормально и преждевременно погибают.

ЛИТЕРАТУРА

1. Dean B., *Annotat. Zoolog. japonenses*. v. IV, Tokyo, 1901.—2. Morgan T. H. *Anat. Anz.*, Bd. 8, 1893.—3. Oppenheimer J. M., *J. Exp. Zool.*, v. 72, № 2, 1936.—4. Sparta A., *Contributa alla conoscenza di Uova e Larve nei Labridi*, VI, *Uova e Larve di Xyrichthys novacula*, Cuv., 1936.—5. Шмальгаузен И. И., Сб. «Рост животных», 1935.

THE YOLK-SAC SURFACE SIZE OF TELEOSTEAN EGGS AND ORGANOGENESIS

By S. G. K r y ž a n o v s k y

Severtzoff Unstitute of Evolutionary Morphology of the Academy of Sciences of the USSR

S u m m a r y

1. The size of the yolk-sac, as compared with the amount of protoplasm, differs in different fishes. The smallest yolk-sac is presented in polyplasmatic eggs of *Gobius niger* with approximately equal amounts of yolk and protoplasm. In the eggs of most other fishes there is much more yolk than protoplasm (oligoplasmatic eggs).

2. It is impossible to set any limit as regards the evolutionary increase in the amount of yolk, but taking the sharks (and also Sauropsida) into consideration it may be very large. On the other hand, it may be noted that the limit of the evolutionary decrease in the amount of yolk has already been attained by those polyplasmatic eggs in which there are approximately equal amounts of yolk and protoplasm and that any further evolutionary decrease in the size of the yolk-sac is impossible for the existing type of development of teleostean fish.

3. Any further (artificially induced) decrease in the size of the yolk-sac up to certain limits, by creating insufficient space for development, leads to a decrease in the size of embryos. This decrease arises in part due to a mechanical pressure and deformation of the rudiments of organs (eyes, auditory capsule, and head) and in part due to a decrease in the size of the «Anlagen» of organs (myotomes) a premature detachment of the rudiment of the hind part of the body from the surface of the yolk-sac, and a loss of the normal ability to increase temporarily the distance between the eye and the auditory capsule. Such abnormally small embryos differ from normal ones in the relative size of the head and body, and they never attain a normal size, but in their development there are no other peculiarities except those mentioned above.

4. An exceptionally great decrease in the size of the yolk-sac leads to a partial or complete loss of the ability to regulate the size of the embryos and their organs in conformity with the size of the surface of the yolk-sac. The head and a few of the anterior myotomes laid down on the yolk-sac are of normal size, but of those parts which do not find space on the surface of the yolk-sac only the anterior part of the body up to and including Kupfer's vesicle is differentiated, while the posterior part of the body is not differentiated at all. The blood-circulatory system of such embryos does not function. They develop abnormally and perish prematurely.

ВЛИЯНИЕ СОЛЕННОСТИ НА ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ИКРЫ НЕКОТОРЫХ КАСПИЙСКИХ ПОЛУПРОХОДНЫХ РЫБ

В. С. И в л е в

Астраханский государственный заповедник

Строительство на Волге гидроузлов повлечет изменение ее гидрологического режима. Вероятное осолонение нерестовых участков в низовьях Волги и, главным образом, в ее дельте вызывает необходимость проверки физиологической возможности для важнейших промысловых, в основном полупроходных рыб, перехода на нерестилища с повышенной соленостью.

Настоящая статья является итогом работы, проведенной в лабораторных условиях, по выяснению влияния солености на оплодотворение и развитие икры и личинок воблы, леща и сазана.

1. М а т е р и а л и м е т о д и к а

Рыба с текучими половыми продуктами ловилась на нерестилищах вблизи полевой лаборатории заповедника, расположенной в приморской части дельты Волги. Опыты ставились при лабораторной температуре в большинстве случаев с искусственной морской водой, содержащей каспийский комплекс солей. Вода, приготовленная из химически чистых реактивов, содержала следующие соли (в %):

CaSO ₄ — 6,92	MgCl ₂ — 4,47
MgSO ₄ — 23,58	CaCO ₃ — 1,24
KCl — 1,21	MgBr ₂ — 0,07
NaCl — 62,15	

В качестве контроля работа с икрой и личинками леща проведена параллельно с искусственными растворами и естественной морской водой Каспия. В обоих случаях результаты были совершенно тождественны, и в дальнейшем мы не даем раздельно материалов обеих серий, суммируя полученные данные.

Работая с постоянным солевым комплексом, мы не задавались целью выяснить специфическую роль каспийской морской воды по сравнению с качественно иными растворами. Однако нет никаких оснований полагать, что каспийский солевой комплекс биологически специфичен и что действие, оказываемое им, имеет в основе не осмотический фактор, а какой-либо другой.

Действие солености прослежено в интервале от 0 до 12‰ — средней солености Каспийского моря. Растворы брались через 1‰. Нулевая концентрация — естественная вода, в которой происходит нерест, а не дистиллята, как показали опыты, вредно влияющая на изучаемые процессы.

Во всех опытах брались точно одинаковые объемы растворов, чтобы совершенно элиминировать действие продуктов жизнедеятельности. Для легкости сравнения экспериментальных данных с материалами, полученными в естественных условиях, концентрации растворов выражаются в промиллях, а не в единицах осмотического давления (атмосферах) или понижении точки замерзания.

2. В ы ж и в а е м о с т ь с п е р м ы

Как показали Шленк и Каманн (Schlenk и Kahmann, 1935), сперма рыбы обладает оплодотворяющей способностью, только находясь в активном, подвижном, состоянии. Поэтому мы регистрировали не момент смерти спер-

матозоида, а прекращение движения, и выживаемостью называем время его активного состояния.

Опыты ставились в основном по схеме, описанной в работе Строганова (1938). Разница заключалась в том, что мы отмечали лишь одну точку — время прекращения движения примерно 90% сперматозоидов. Для каждой концентрации производилось от 8 до 10 отдельных измерений, по которым находились средние, приведенные в табл. 1.

Таблица 1. Выживаемость спермы при различной солености (в секундах)

Виды рыб	Соленость воды													
	0	1 ⁰ / ₀₀	2 ⁰ / ₀₀	3 ⁰ / ₀₀	4 ⁰ / ₀₀	5 ⁰ / ₀₀	6 ⁰ / ₀₀	7 ⁰ / ₀₀	8 ⁰ / ₀₀	9 ⁰ / ₀₀	10 ⁰ / ₀₀	11 ⁰ / ₀₀	12 ⁰ / ₀₀	
Вобла	138	139	133	124	115	97	96	71	55	23	< 1	< 1	< 1	
Лещ	104	101	102	87	86	85	71	66	59	44	26	10	< 1	
Сазан	87	81	83	73	73	55	53	40	30	16	< 1	< 1	< 1	

Как видно, скорость инактивации спермы стоит в определенной, резко выраженной зависимости от солености. По выживаемости при нулевой концентрации подошпытные виды располагаются в следующем порядке: вобла — 140 сек., лещ — 100 сек. и сазан — 85—90 сек. Однако повышение солености неравномерно влияет на выживаемость спермы. Летальной концентрацией, когда неподвижность сперматозоидов наступает в доли секунды, будут: для воблы — 9,5⁰/₀₀, для сазана — 10⁰/₀₀ и для леща — 11,5⁰/₀₀. Следует отметить, что инактивированная сперма, перенесенная в пресную воду, вновь приобретает подвижность, однако не в той мере, как первоначально. Часть же сперматозоидов не оживает.

Литературные данные по выживаемости спермы рыб чрезвычайно противоречивы. Объясняется это, как правильно указывает Строганов, тем, что отдельные сперматозоиды находятся в активном состоянии весьма длительное время (порядка нескольких десятков минут). Поэтому на ряду с данными, совпадающими с нашими [Хэмпель (Hampel, 1913), Грэй (Gray, 1920)], имеются указания на чрезвычайно длительный срок жизни (Евтюхин, 1933; Бородин, 1898). Евтюхин приводит для сазана при повышенной солености (4 мг Cl/l.) время выживаемости спермы 24 мин., что можно объяснить только тем, что регистрировалось не прекращение движения основной массы сперматозоидов, но инактивация последних экаемиларов.

Из других данных по влиянию солености на сперму каспийских рыб следует отметить для волжской сельди (*Caspialosa volgensis*) данные Строганова, приведшего к выводу, что сперма этой рыбы может быть активна при всех соленостях Каспия. Кроме того он же показал, что действие солености на сперму — осмотическое действие, в широких пределах не зависящее от ионного состава растворов.

Имеются данные по влиянию на оплодотворение и развитие икры пузанка (*Caspialosa caspia*) у Арнольда (1904), утверждающего, что оба процесса идут одинаково как в пресной, так и в морской воде. Известно также, что имеются нерестилища, а следовательно, и условия для сохранения в течение некоторого времени спермы воблы в активном состоянии, при $S = 10,5 - 12,0\%$ (Зернов, 1938).

3. Оплодотворение

Опыты по оплодотворению ставились следующим образом. В широкогорлые колбы Эрленмейера с налитыми в них растворами вносились меркой примерно равные порции икры и легким перемешиванием распределялись равномерно по дну. Почти одновременно (с разницей не более 1 мин.) туда же пипеткой спускалась порция спермы, и содержимое колбы вновь перемешивалось. Спустя 5 — 10 мин., растворы, загрязненные быстро разлагающейся спермой, сливались и заменялись свежими. Через 2 — 3 часа, не отделяя икринки от стекла, мы производили точный подсчет оплодотворенных и неоплодотворенных икринок.

Для каждой концентрации параллельно ставились 10 опытов. Количество икринок в отдельном опыте колебалось от 60 до 110.

В табл. 2 сведены все данные по этому разделу, причем каждая цифра является средней из всех 10 опытов. Как следует из этой таблицы, процесс оплодотворения не эквивалентен степени инактивации спермы.

Таблица 2. Процент оплодотворенных икринок при разной солености

Виды рыб	Соленость воды												
	0	10/00	20/00	30/00	40/00	50/00	60/00	70/00	80/00	90/00	100/00	110/00	120/00
Вобла	82,6	82,7	79,1	83,2	73,2	73,1	66,0	60,0	55,2	42,1	34,8	25,9	14,1
Лещ	89,3	91,6	91,5	82,0	84,1	72,7	53,6	21,0	0	0	0	0	0
Сазан	72,2	71,9	71,9	72,3	65,4	62,6	58,5	45,1	45,9	27,0	12,5	0	0

Сопоставляя данные табл. 1 и 2, видно, что $S=9,50/00$, приводящая к инактивации 90% сперматозоидов, допускает тем не менее оплодотворение 40% икринок, т. е. лишь вдвое меньшее количество, чем в пресной воде. С другой стороны, оплодотворение икры леща заканчивается между 7 и 80/00, когда сперма находится в активном состоянии в течение времени, более чем достаточном, для оплодотворения. Отсюда можно сделать вывод, что в процессе оплодотворения икры воблы при повышенной солености ограничивающим фактором является выживаемость спермы, в случае же леща отсутствие оплодотворения обусловлено или патологическими изменениями в сперматозоиде, не приводящими, однако, к прекращению движения его, или к процессам, вызываемым повышенной соленостью в яйце.

У сазана цифры, характеризующие предельную концентрацию как для выживаемости спермы, так и для оплодотворения, совпадают, и следовательно, скорее можно предполагать, что и здесь фактором в минимуме является инактивация спермы.

4. Выживаемость оплодотворенных икринок

Чтобы дифференцировать явление солевого действия на оплодотворение и развитие, этот раздел работы мы начинали с уже оплодотворенной икры. Икра оплодотворялась сухим методом, клалась на траву и вместе с травинками, через 5 — 10 мин. после оплодотворения, вносились в колбы с солевыми растворами. Количество параллельных опытов, как и в предыдущем разделе, равнялось десяти. Каждые 24 часа растворы заменялись новыми, что устраняло опасность загрязнения продуктами обмена. Во всех опытах соотношение объема раствора, открытой поверхности и количества икринок, или личинок, было таково, что неоднократные измерения содержания O_2 ни разу не показали заметного дефицита.

В настоящем разделе в каждую колбу помещалось от 20 до 50 икринок.

Таблица 3. Процент выживаемости икры при разной солености (верхняя строка — процент нормальных личинок, нижняя — уродливых)

Виды рыб	Соленость воды													
	0	10/00	20/00	30/00	40/00	50/00	60/00	70/00	80/00	90/00	100/00	110/00	120/00	
Вобла	Норм.	86,1	87,6	86,9	88,0	86,7	85,6	80,2	75,4	68,8	55,5	35,4	16,1	0
	Ур.	0	0	0	0	0	0	1,2	1,6	1,6	8,1	17,4	26,5	26,4
Лещ	Норм.	87,8	92,2	92,1	95,5	94,9	89,4	87,1	79,4	58,2	35,7	4,6	0	0
	Ур.	0	0	0	0	0	2,1	2,0	4,2	19,3	25,7	45,3	29,1	1,8
Сазан	Норм.	94,4	93,3	93,1	91,9	89,0	80,4	73,2	57,8	42,4	12,8	0	0	0
	Ур.	0	0	0	0	0,5	3,4	3,3	9,7	10,0	30,8	21,7	0	0

Разбор данных по влиянию солености в этот период усложняется тем обстоятельством, что, начиная с некоторой величины и выше, соленость влияет не только в сторону летальных результатов, но вызывает образование уродливых форм, гибнущих на более поздних стадиях. В табл. 3 даны средние величины, характеризующие количество личинок, вышедших из икры. Как видно, минимальный отход происходит не в пресной воде, а при некоторой солености: для леща при $S = 3 - 3,6\text{‰}$, для воблы — 3‰ , причем в последнем случае максимум выражен слабо. Наименьший отход сазана наблюдается в пресной воде, и повышение солености сразу же дает снижение вышедших личинок. Весьма вероятно, что благоприятное действие невысокой солености обусловлено подавляющим действием ее на грибковые заболевания, дальнейшее же повышение солености оказывает специфическое влияние на развивающуюся икру, перекрывая дезинфицирующую роль повышенной солености.

Предельная соленость, когда констатируется выход нормальных личинок, будет: для сазана — 9‰ , для леща — 10‰ и для воблы — $11-11,5\text{‰}$. Выход уродливых форм наблюдается при более высоких концентрациях; для сазана — $10,5\text{‰}$, для леща — 12‰ и для воблы — больше 12‰ ¹.

Для характеристики соотношения нормальных и уродливых форм приводим табл. 4, где те и другие личинки даны в процентах от суммы их, вышедших из икры. Цифры с достаточной ясностью показывают увеличение процента уродств при повышении солености.

Характер уродств в основном заключается в следующем: недоразвитый и искривленный хвост (около 50% от суммы уродств), укорочение туловища (30%), искривленное туловище (20%), вздутый перикардий (10%), неправильное кровообращение, главным образом деформированные кювьеровы протоки (10%). Чем выше соленость, тем уродства встречаются не только чаще, но и качественно усложняются.

Специфических особенностей для разных видов не наблюдалось, — характер уродств для леща, сазана и воблы остается, примерно, одинаковым. Как правило уродливые личинки погибают до резорбции желточного мешка. Однако наблюдались единичные случаи, когда личинки с искривленным позвоночником или недоразвитым хвостом переходили к активному питанию и существовали до конца наблюдений.

Таблица 4. Процентное соотношение нормальных и уродливых личинок, развившихся при разной солености

Виды рыб	Соленость воды													
	0	10‰	20‰	30‰	40‰	50‰	60‰	70‰	80‰	90‰	100‰	110‰	120‰	
Вобла	Норм.	100	100	100	100	100	98,5	97,9	97,7	87,3	67,0	37,8	0	
	Ур.	0	0	0	0	0	1,5	2,1	2,3	12,7	33,0	62,2	100	
Лещ	Норм.	100	100	100	100	97,7	97,8	95,0	75,1	58,1	9,2	0	0	
	Ур.	0	0	0	0	2,3	2,2	5,0	24,9	41,9	90,8	100	100	
Сазан	Норм.	100	100	100	99,4	95,9	95,7	85,6	80,9	29,4	0	—	—	
	Ур.	0	0	0	0,6	4,1	4,3	14,4	9,1	70,6	100	—	—	

Легкие уродства, например ненормальности в хвосте, иногда в процессе дальнейшего роста исчезали, и малек приобретал совершенно нормальный вид.

Наименее резистентной стадией к повышенной солености, когда происходит массовый отход, следует признать стадию формирования

¹ По влиянию солености на выживаемость икры некоторых рыб работала В. И. Олифан, которая нашла, что предельной соленостью для лососевых является $8-9\text{‰}$, для леща, судака и воблы — $10-12\text{‰}$ и для сельдевых — до 25‰ . (Цитирую по докладу в Моск. о-ве исп. прир., 1939.)

эмбриона, что хорошо согласуется с данными Трифионовой (1935, 1937), Никифорова (1937) и Привольнева (1935, 1939) для окуня и ряда авторов [Нидгем (Needham, 1931)] для лососевых. Имеется такая же критическая стадия и на более ранних возрастах, но определить ее нам не удалось. Можно предполагать по аналогии с действиями других факторов, что это будет гастрюляция или еще более ранние стадии [Привольнев (л. с.); Штоккард (Stockard, 1921) и др].

5. Выживаемость личинок

По сравнению с развивающейся икрой личинки значительно выносливее к повышенной солености. В табл. 5 даны цифры, характеризующие отход личинок при различных концентрациях. Опыты ставились в больших чашках Петри (3 чашек для каждой концентрации) примерно по 20 личинок в каждой (от 18 до 23). Личинки отбирались без видимых дефектов, причем в каждый раствор данной концентрации помещались личинки, развившиеся при той же солености. Это правило не соблюдалось, когда данная соленость не допускала получения нормальных личинок. В этом случае личинки брались из наиболее близких концентраций.

Таблица 5. Процент отхода личинок при разной солености

Виды рыб	Соленость воды												
	0	1 ⁰ / ₀₀	2 ⁰ / ₀₀	3 ⁰ / ₀₀	4 ⁰ / ₀₀	5 ⁰ / ₀₀	6 ⁰ / ₀₀	7 ⁰ / ₀₀	8 ⁰ / ₀₀	9 ⁰ / ₀₀	10 ⁰ / ₀₀	11 ⁰ / ₀₀	12 ⁰ / ₀₀
Вобля	6,8	6,3	7,0	5,1	5,4	8,3	5,4	1,6	3,2	4,8	6,9	10,5	14,3
Лещ	8,6	11,3	6,8	7,0	11,9	4,5	3,9	6,8	11,0	8,0	12,3	16,8	16,7
Сазан	2,1	2,2	0,9	3,5	1,9	6,3	4,0	2,4	3,9	7,9	15,4	15,9	20,3

Как видно из табл. 5, личинки воблы до 9 — 10⁰/₀₀, леща до 10⁰/₀₀ и сазана до 9⁰/₀₀ нейтральны к повышенной концентрации. Увеличенный отход наблюдается только при переходе этого предела, что может найти объяснение в том факте, что личинки вышли из икры, развивавшейся при более низких концентрациях, и к данной солености они не адаптированы.

Отход происходит преимущественно в первые сутки после выхода из икры. Ожидаемая повышенная смертность при переходе на активное питание, когда малек начинает заглатывать воду, не наблюдалась.

6. Скорость развития икры

При постановке опытов на выживаемость развивающейся икры регистрировалась также скорость ее развития. В табл. 6 приведены относящиеся сюда цифры, причем средние вычислены на основании части опытов (половины), так как вторая половина ставилась не параллельно с первой и при несколько отличной температуре. Цифры, приведенные в таблице, получены: для воблы при температуре, равной 16—18°, для леща 18—20°, для

Таблица 6. Скорость развития икры при разной солености (в часах)

Виды рыб	Соленость воды												
	0	1 ⁰ / ₀₀	2 ⁰ / ₀₀	3 ⁰ / ₀₀	4 ⁰ / ₀₀	5 ⁰ / ₀₀	6 ⁰ / ₀₀	7 ⁰ / ₀₀	8 ⁰ / ₀₀	9 ⁰ / ₀₀	10 ⁰ / ₀₀	11 ⁰ / ₀₀	12 ⁰ / ₀₀
Вобля	135	131	125	126	122	122	120	122	124	131	140	146	160
Лещ	111	106	100	102	100	102	103	106	112	112	115	122	127
Сазан	92	90	89	91	90	93	92	94	100	105	112	119	132

сазана 20—24°. Как видно, действие солёности при низких концентрациях оказывает стимулирующее действие, и наивысшая скорость имеет место для воблы при 6‰, для леща 4‰ и для сазана — около 3‰. В последнем случае повышение скорости выражено нечетко.

Более высокие концентрации оказывают тормозящее действие на развитие икры. Аналогичные результаты получены Морозовой и Каракаш для азовского анчоуса (1939).

Слабые концентрации солей дают еще один эффект — преждевременное разрушение оболочки и выход несформировавшейся личинки. Это явление не носит массового характера, но регистрировалось нами неоднократно.

Кроме стимулирующей роли низкой солёности, существенное влияние на скорость развития икры оказывает степень скученности икринок. Этим вопросом, разрабатываемым школой Олли (Allee, 1931, 1934), мы не занимались специально и не имеем данных для суждения о механизме его.

7. Адаптация

В связи с постановкой вопроса о возможностях перехода подопытных видов на солоноватые нерестилища чрезвычайно существенным являлось определить потенциальную возможность икры этих рыб приспособляться к повышенной солёности. Цитированные данные Зернова и ряд неопубликованных наблюдений говорят о том, что имеются расы воблы, сазана и леща, приспособившиеся к повышенной солёности и нормально нерестящиеся при концентрациях, летальных для рыбы, нерестящейся в пресной воде.

Опыты были поставлены следующим образом. Оплодотворенная сухим способом икра помещалась в колбы (24 параллельных опыта) с пресной водой, и затем через каждые 6 час. сменялся раствор, причем каждый новый был на 1‰ выше, чем предыдущий. Затем, начиная от концентраций, близких к летальной, в трех колбах раствор сменялся без увеличения концентрации, в остальных же она продолжала увеличиваться.

Таким образом была получена икра, постепенно переведенная для воблы в растворы от 9 до 16‰, для леща и сазана — от 8 до 15‰.

В табл. 7 даны результаты этой серии опытов. В первой графе приведены данные, взятые из табл. 3, во второй — результаты описанных опытов и в последней — разница в солёности, являющаяся результатом адаптации.

Таблица 7. Влияние адаптации на выживаемость развивающейся икры

Виды рыб	Неадаптированные	Адаптированные	Разница
Вобла	9,25	12,45	3,2
	11,5	13,6	2,1
Лещ	8,5	10,3	1,8
	10,1	11,4	1,3
Сазан	7,6	9,6	2,0
	9,1	10,0	0,9

Для каждого вида верхняя строчка дает величину солёности, при которой отход достигает 50%, нижняя — 100%. Приведенные данные величины солёности получены интерполяцией.

Как видно, наиболее высокой приспособленностью к повышенной солёности обладает вобла, давшая при примененной технике опыта увеличение критической концентрации от 2,1 до 3,2‰. Лещ и сазан дали

сходные результаты, и разница заключается только в том, что у леща адаптация к солености, вызывающей 50%-ную гибель икры, выше, чем у сазана, к солености же абсолютно летальной — ниже. Можно предполагать, что значительная пластичность изученных видов по отношению к солености может приводить к образованию большого количества рас, которые по-разному будут реагировать на изменения осмотического давления внешней среды.

Характерно, что величины, характеризующие адаптацию к растворам, вызывающим 50%-ный отход для всех трех видов, выше, чем к летальной.

Следует добавить, что при постановке этих опытов учитывались только нормальные личинки. Вышедшие и жившие некоторое время уроды считались отходом.

8. В ы в о д ы

1. Предельной концентрацией, при которой 90% спермы инактивируются в доли секунды, является соленость: для воблы— $9,5^0/_{00}$, для леща — $11,5^0/_{00}$, для сазана — $10,0^0/_{00}$.

2. Оплодотворение икры заканчивается: для воблы при солености $12,0^0/_{00}$, для леща — $7,5^0/_{00}$, для сазана — $10^0/_{00}$.

3. Предельные концентрации для развивающейся икры и выхода нормальных личинок будут: для воблы — $11,5^0/_{00}$, для леща — $10,4^0/_{00}$, для сазана — $9,1^0/_{00}$.

4. Летальные концентрации, при которых прекращаются выходы уродливых форм: для воблы $> 12^0/_{00}$, для леща — $12^0/_{00}$, для сазана — $10,7^0/_{00}$.

5. Повышение солености приводит к увеличению процента уродливых форм от суммы всех вышедших личинок.

6. Основные уродства, вызываемые повышенной соленостью: искривленный и укороченный хвост, искривленное туловище, вздутый перикардий, деформирующиеся протоки Кювье.

7. Подавляющая часть уродливых личинок погибает до резорбции желточного мешка. Незначительные уродства в процессе роста исчезают.

8. Личиночная стадия индифферентна к различной солености за исключением концентраций летальных для развивающейся икры.

9. Слабая соленость (для воблы — $6^0/_{00}$, для леща — $4^0/_{00}$, для сазана — $3^0/_{00}$) стимулирует скорость развития икры. Повышенная соленость оказывает тормозящее действие.

10. Постепенным переводом развивающейся икры в более высокие концентрации удаётся значительно сдвинуть концентрации, вызывающие 50 и 100%-ный отход.

11. По потенциальной возможности адаптироваться к повышенной солености вобла занимает первое место, лещ и сазан — второе.

12. Складывая данные по оплодотворению, развитию икры и личинок неадаптированных особей, предельной соленостью, при которой возможен нерест и нормальное развитие до стадии сформировавшегося малька, оказываются: для воблы — $11^0/_{00}$, для леща — $7^0/_{00}$, для сазана — $9^0/_{00}$.

ЛИТЕРАТУРА

1. А л л е е W. C., Animal aggregation, 1931. — 2. О н ж е, Biol. Rev., 9, 1934. — 3. А р н о л ь д И. Н., Тр. Касп. эксп. 1904 г., I, 1907. — 4. Б о р о д и н О., Вестн. рыбпром., 1898. — 5. Е в т ю х и н А. В., Искусственное разведение карповых, окуневых, осетровых, лососевых рыб, 1933. — 6. Г г а у J., Journ. Physiol. 53, 1920. — 7. З е р н о в А. С., Тр. по компл. изуч. Касп. моря, в. II, 1938. — 8. М о р о з о в а Т. Е. и К а р а к а ш Н. В., Зоол. журн., XVIII, в. 2, 1939. — 9. N e e d h a m, Chemical embryology, 1931. — 10. Н и к и ф о р о в, Учен. зап. ЛГУ, 15, 1937. — 11. П р и в о л ь н е в Т. И., Тр. Петерб. биол. ин-та ЛГУ, 13—14, 1935. — 12. П р и в о л ь н е в Г. И. и Р а з у м о в с к и й А. М., ДАН СССР, 23, 1939. — 13. S c h l e n k W., K a h m a n n H., Pflüg. Arch., 236, 1935. — 14. S t o c k a r d, Amer. J. Anat., 28, 1921. — 15. С т р о г а н о в Н. С., Зоол. журн., XVII, в. 2, 1938. — 16. Т р и ф о н о в а А. Н., Арх. биол. наук., 37, 1935. — 17. О н а ж е, Биол. журн., 6, 1937. — 18. Н а е т р е л О., Fische, I, Allgemeine anatomisch-physiologische Uebersicht, 1913.

THE EFFECT OF SALINITY ON THE FERTILIZATION AND DEVELOPMENT OF EGGS OF SOME CASPIAN SEMI-ANADROMOUS FISHES

By V. S. I v l e v

The Astrakhan State Reservation

S u m m a r y

The present work was carried out for the purpose of determining the possibilities of *Rutilus rutilus caspius*, *Abramis brama* and *Cyprinus carpio* to pass over into salt-water spawning grounds in connection with a possible increase of salinity in the present spawning regions of the Volga delta. On the ground of a series of experiments, whose results (mean numbers) are listed in the accompanying tables, the author comes to the following conclusions:

1. The threshold concentration at which 90 per cent of the sperm become inactivated in a fraction of a second, is expressed by salinity which reaches $9,5^{\circ}/_{\infty}$ for *R. rutilus*, $11,5^{\circ}/_{\infty}$ for *A. brama* and $10,0^{\circ}/_{\infty}$ for *C. carpio* (Table 1).

2. The fertilization of eggs is found to cease for *R. rutilus* at salinity of $12,0^{\circ}/_{\infty}$, for *A. brama* at $7,5^{\circ}/_{\infty}$ and for *C. carpio* at $10^{\circ}/_{\infty}$ (Table 2).

3. The threshold concentrations for the developing eggs as well as for the hatching of normal larvae are as follows: $11,5^{\circ}/_{\infty}$ for *R. rutilus*, $10,1^{\circ}/_{\infty}$ for *A. brama* and $9,1^{\circ}/_{\infty}$ for *C. carpio* (Table 3).

4. Lethal concentrations at which do not hatch even monstrous forms are: for *R. rutilus* — $12^{\circ}/_{\infty}$, for *A. brama* — $12^{\circ}/_{\infty}$ and for *C. carpio* — $10,7^{\circ}/_{\infty}$ (Table 3).

5. Increased salinities lead to a rise of the monstrous form percentage among the total of the hatched larvae (Table 4).

6. The principal monstrosities caused by an increased salinity consist of a twisted and shortened tail, a curved trunk, an inflated pericardium and deformed Cuvier's ducts.

7. A large majority of monstrous larvae perish before the resorption of the yolk-sac, while slight deformities disappear during the process of growth.

8. The larval stage is more stable to variable salinity, being only affected by concentrations which prove to be lethal for developing eggs (Table 5).

9. A weak salinity ($6^{\circ}/_{\infty}$ for *R. rutilus*, $4^{\circ}/_{\infty}$ for *A. brama* and $3^{\circ}/_{\infty}$ for *C. carpio*) stimulates the rate of the development of eggs sed. An increased salinity exerts an inhibitory action (Table 6).

10. By means of a gradual transfer of the developing eggs into higher concentrations it becomes possible to shift considerably the concentrations causing 50 per cent and 100 per cent of mortality (Table 7).

11. The salinity resistance and, therefore, the adaptability of *R. rutilus* is higher than that of *A. brama* and *C. carpio* (Table 7).

12. In summing up the data on the fertilization and development of eggs and larvae of non-adapted individuals, the threshold salinity at which both the spawning and the normal development are possible, will be $11^{\circ}/_{\infty}$ for *R. rutilus*, $7^{\circ}/_{\infty}$ for *A. brama* and $9^{\circ}/_{\infty}$ for *C. carpio*.

ЛИНЬКА СОКОЛОВ

Г. П. Д е м е н т ь е в

Зоологический музей МГУ

Соколы довольно часто содержатся в неволе, а в последнее время, в связи с возрождением соколиной охоты, привлекают к себе большое внимание. Несмотря на это, вопрос о линьке этих птиц освещен в зоологической литературе недостаточно. Поэтому мной при помощи сотрудников Орнитологической секции Московского зоопарка, в особенности же Г. Г. Кочкина, было организовано в 1939 г. возможно детальное изучение линьки содержащихся в зоопарке соколов. Непосредственными объектами изучения были лапландский кречет (*Falco gyrfalco gyrfalco* L.), балобан (*Falco cherrug cherrug* Gray) и сапсан (*Falco peregrinus leucogenys* Brehm). Кроме того, велись наблюдения менее регулярного характера за двумя другими балобанами того же подвида.

Метод изучения был таков. Выпавшие у птиц линные перья ежедневно собирались ухаживающими за соколами лицами¹, попутно велись наблюдения над птицами с соответствующими записями. В результате получился дневник и коллекция датированных линных перьев. Этот материал был проанализирован и сравнен с коллекционным — шкурками птиц соответствующих видов (главным образом в Зоологическом музее Московского университета, отчасти — в Зоологическом институте Академии Наук и Дарвинском музее).

Всего было просмотрено более 300 кречетов, более 150 балобанов и до 200 сапсанов.

Имевшийся в нашем распоряжении материал позволял поставить довольно разнообразные задачи. Сформулировать их в общем можно так: по возможности точное выяснение процесса линьки у соколов, общей продолжительности процесса, его последовательности, в частности в связи с вопросом о сохранении у линяющей птицы летательных способностей. Поскольку соколы главным образом питаются летающей добычей, вопрос о сохранении на время линьки в полном объеме летных качеств должен иметь для них большое биологическое значение.

Второй вопрос — выяснение биологических различий, выражающихся в различном ходе линьки у близких форм. Как известно, вопрос о биологических различиях между близкими видами и подвидами, иначе говоря, о биологических особенностях как систематическом признаке изучен очень немного, но имеет очень большое значение. В частности, интерес представляло сравнение кречета и балобанов в связи с высказываемым некоторыми авторами мнением о принадлежности этих соколов к одному виду и сопоставление результатов с данными о сапсане. Наш материал был особенно интересен потому, что позволял сопоставить линьку,

¹ К сожалению, бывали и некоторые пропуски и возможны в некоторых случаях небольшие (1—2 дня) неточности в датах; не удалось полностью собрать мелкие перья.

с одной стороны, у двух систематически очень близких форм, но живущих в разных климатических зонах (кречет и балобан), с другой стороны, у более отдаленных форм, но гнездящихся в сходных условиях (кречет и сапсан, принадлежащий к северному подвиду).

Частной, но интересной деталью представлялся вопрос о точном выяснении возрастных изменений в окраске оперения, связанных со сменой наряда. В особенности существенно было выяснение этого в отношении балобанов, о которых в литературе до последнего времени встречаются утверждения о наличии сложных возрастных изменений.

Вопрос о сохранении соколами в зоопарке нормального хода линьки, свойственного данной птице в естественных условиях, заслуживает внимания по ряду соображений. Старые авторы часто указывали на то, что в условиях неволи линька птиц проходит с существенными отклонениями от нормы. В отношении соколов таких нарушений можно было бы ожидать и по известным теоретическим соображениям. Как известно, гормональные факторы, определяющие линьку, находятся в известной корреляции с функцией половых желез. Соколы в неволе, и в частности, у нас в зоопарке не размножаются. Отражается ли это на линьке и как?

Далее, сопоставление срока линьки в условиях зоопарка с календарем линьки той же птицы в естественных условиях весьма интересно с точки зрения выяснения пластичности основных периодических циклов в жизни птиц. Соколы содержатся в климатических условиях (свет, температура и т. д.), более или менее резко отличающихся от этих условий на их родине. И с точки зрения выяснения пределов и возможностей адаптации организма птицы к изменению внешних условий, и с точки зрения практики содержания птиц в зоопарке и их акклиматизации вопрос этот подлежал по возможности рассмотрению.

Кречет, один из балобанов и сапсан содержались в большой общей вольере, обращенной на север. Два балобана содержались в другой вольере, также обращенной к северу. Круглый год птицы находились на свежем воздухе.

Кречет — самка, происходящая с острова Кильдина, доставленная в зоопарк в первом (гнездовом) наряде в 1930 г. Предыдущие линьки проходили у нее нормально. Попыток к размножению ни разу не делала. Общее состояние птицы к началу линьки удовлетворительное, если не считать старого повреждения восковицы и рамфотеки и общего ожирения. Вес перед линькой 1400 г, температура 42° (данные на 24.IV.1939).

Балобан — также самка, происходящая из Наурзумского заповедника (Северный Казахстан), в зоопарке с сентября 1937 г., доставлена была мне в том же году гнездарем. В 1938 г. линяла нормально, общее состояние к началу линьки вполне удовлетворительное. Вес 870 г, температура тела $41,2^{\circ}$ (данные на 24.IV.1939, перед линькой).

Сапсан — самка, из низовьев Енисея, рождения 1937 г., доставлена была в зоопарк в первом наряде, в плохом состоянии. Линька 1938 г. прошла не вполне удовлетворительно, от первого наряда осталось довольно много мелких перьев на крыльях и спине, рулевые перья вышли с «переслежинами» (т. е. с поперечными вдавлениями от запоздания отпадения чехликов с растущего пера), не все первостепенные маховые были выведены. Все же к весне 1939 г. птица была очень бодрой и здоровой, вес ее составлял 1050 г, температура тела $42,5^{\circ}$ (24.IV.1939).

Балобаны, сидевшие в другой вольере, — того же происхождения и возраста, как и упомянутый выше экземпляр. Линька 1938 г. у них происходила нормально, общее состояние птиц к началу линьки было удовлетворительным.

Начало линьки у кречета выразилось в потере им 12 и 14.V 7-го махового из правого и левого крыльев. Если за окончание линьки первостепенных маховых надо считать достижение полной длины 1-м маховым и 2-м маховым, сменяющимися последними, то надо заметить, что еще 20.IX

у кречета длина 1-го махового равнялась примерно (определение на расстоянии) $\frac{2}{3}$ полной нормы, а 2-е маховое было еще короче 3-го. Полного развития эти перья достигли к 27.IX. Задние (последние) второстепенные маховые выпали 24 и 26.IX и новые доросли до нормы около 10.X. Мелких перьев в вольере не находили после 3.IX (тут, к сожалению, возможны и неточности, но срок этот показывает во всяком случае завершение в основном смены мелкого пера). Таким образом линька тянется очень долго — почти 5 месяцев.

Линька первостепенных маховых начинается со средних перьев и идет затем центробежно, заканчиваясь сменой 10-го и 1-го махового; до этого сменяется 2-е маховое. Последовательность линьки маховых, по нашим наблюдениям, такова (номера указывают маховые по порядку): 7—6—5—8—4—3—9—2—10—1. Эта последовательность, по крайней мере в отношении начальных и конечных стадий линьки, хорошо подтверждается и коллекционным материалом. Однако, по наблюдениям Валлера (Deutscher Falkenorden, 1939, стр. 18—20), последовательность смены первостепенных маховых у его гренландского кречета была несколько иная, а именно: 5—6—7—8—4—9—3—2—10—1. Известные вариации в последовательности смены маховых бывают и в природе, например, у самки кречета, добытой 3.V.1933 у с. Шестаково на берегу Пенжинского залива, линька началась с выпадения 8-го махового. Однако в основном последовательность смены маховых должна быть постоянной в том смысле, что линька идет центробежно от средних маховых и что последними сменяются наиболее ответственные в аэродинамическом отношении перья — 2-е и 1-е маховые, причем 1-е сменяется, когда 2-е уже достаточно развито: выпадает 1-е маховое тогда, когда длина 2-го махового уступает длине 3-го и равняется, примерно, длине 4-го махового. То, что линька маховых начинается с 7-го махового, подтверждается и литературными данными (наблюдения над исландскими кречетами Н. Brüll, Deutscher Falkenorden, 1938, стр. 34). Можно заметить, что у самок кречета начало линьки маховых (выпадение 7-го и 6-го маховых) совпадает с насиживанием, так как у таких экземпляров всегда хорошо развиты наседные пятна.

Выпадение маховых идет симметрично, причем соответствующие перья из правого и левого крыльев выпадают обычно с промежутком в 1—2 дня. Процесс смены маховых занимает длительное время, причем такая постепенность, конечно, обеспечивает птице сохранение в период линьки высокого уровня летательных способностей. У бывшего под наблюдением кречета выпадение маховых наблюдалось 12 и 14.V (7-е маховое), 1.VI (6-е маховое), 8.VI (5-е маховое), 22 и 24.VI (8-е маховое), 8 и 10.VII (4-е маховое), 15 и 16.VII (3-е маховое), 21 и 22.VII (9-е маховое), 2.VIII (2-е маховое), 14 и 18.VIII (10-е маховое) и 28 и 29.VIII (1-е маховое). 17.VIII 2-е маховое еще заметно недоросло до полной длины, а 1-е маховое было старое. Эти сроки линьки в общем, насколько можно судить по коллекционным материалам, совпадают со сроками линьки на воле (у всех подвидов кречета линька начинается в период между последними числами апреля и серединой мая). Обращает на себя внимание, что смена средних маховых идет более быстро, чем смена более ответственных с точки зрения сохранения способности к полету передних маховых.

Смена второстепенных маховых начинается со средних (4-го или 5-го) и, примерно, в то же время, как и смена первостепенных маховых. Последним выпадает заднее второстепенное маховое (это также может быть связано с функциональными требованиями), причем смена этого пера заканчивает собой смену крупного оперения. Выпадение этого пера у нашего кречета отмечено было 24 и 26.IX.

Рулевые у кречета линяют центробежно. Если считать среднюю пару за первую, то последовательность смены их такова: 1—2—3—4—6—5. Линька, следовательно, начинается со средних рулевых и идет затем центробежно, за одним лишь исключением: вторая от края (5-я по нашему

счету пара) сменяется последней. Даты выпадения рулевых у кречета по моим наблюдениям: 29 и 30.V, 22 и 26.VI, 11 и 13.VII, 20 и 26.VII, 2 и 5.VIII, 12 и 15.VIII. Линька проходит симметрично и медленно, причем после выпадения средних рулевых происходит явственное замедление процесса, который ускоряется лишь после того, как средняя пара рулевых достигает половины полного роста.

Мы видим, что начало линьки крупного оперения совпадает с периодом насиживания и вывода птенцов и наступает после периода спаривания, т. е. в известной мере чередуется с периодом максимального развития го-над.

Точная регистрация смены мелкого контурного оказалась затруднительной по техническим причинам. Можно только отметить, что в противоположность некоторым литературным данным (в частности Witherby, *A Practical Handbook of British Birds*, vol. II, 1924 стр. 102¹) мелкое перо начинает сменяться одновременно или несколько только позднее, чем «средние» первостепенные маховые. Выпадение мелкого пера происходит и на спинной и на брюшной сторонах птицы. Интенсивная линька мелкого пера отмечена уже 30.V, особенно энергично шла она в июне и примерно до 21—22 июля. Впрочем, мелкие перья находились в вольтере до начала сентября (3.IX). На интенсивность линьки в июне и начале июля указывает число выпавших перьев. Интенсивная смена пуха у кречетов наблюдалась в течение первой половины июня, но точного описания этого процесса сделать не удалось, как не удалось сделать измерений, позволяющих установить скорость роста отдельных перьев, хотя бы самых больших. Незадолго до окончания линьки (15.IX) выпали задние большие кроющие крыла, соответствующие сменяющемуся последним из второстепенных заднему маховому.

Линька у кречетов, таким образом, весьма растянута и продолжается около 5 мес., а иногда и дольше. Уизерби (Witherby, *A Practical Handbook of British Birds*, vol. II, 1924, стр. 104—105) отмечает, что у исландских кречетов линька затягивается до января, а у гренландских кречетов и до февраля. Таких запозданий линьки мне среди большого просмотренного мной материала обнаружить не удалось; самая поздняя дата добычи кречета с недоросшим до полной длины 1-м маховым, которую мне удалось установить, это 23.XII (самка во втором наряде, с. Парень на берегу Пенжинского залива). Самая ранняя дата смены 7-го и 6-го маховых из моего материала — 23.IV (самка из финской Лапландии), но птицы с таким состоянием пера попадают и в мае, даже 19.V (о. Беринга) и 21.V (Кангайтсиак, Гренландия). Таким образом календарь линьки кречета в Московском зоопарке сохраняет в общем сходство с ходом линьки в естественных условиях. Такая стабильность годового цикла у кречетов, содержащихся в иной климатической обстановке, весьма интересна.

Медленность линьки обеспечивает кречетам максимально возможное сохранение летательных способностей. Заслуживает внимания с этой точки зрения темп и последовательность смены рулевых и маховых. Смена рулевых идет центробежно и последовательно от средней пары к крайней, но последняя сменяется ранее, чем вторая с краю пара. Для полета крайние рулевые являются в хвосте очень ответственным участком, которому при поворотах, подъеме, опускании птицы и разворачивании хвоста приходится выдерживать большое сопротивление. Смена рулевых идет довольно быстро, и выпадение и начало роста той или иной пары не связывается с полным развитием соседней пары, а имеет место тогда, когда эта соседняя пара не доросла и когда основание ее еще находится в пеньках. Если бы крайняя пара рулевых выпадала последней, то она при росте опиралась бы на соседнюю, еще недоразвитую пару, что существенно ослаб-

¹ Для куриных птиц совпадение во времени линьки мелкого оперения и крупных перьев доказано.

ляло бы оба боковых отдела (если так можно выразиться) хвоста. На самом же деле крайняя пара выпадает тогда, когда старая соседняя с ней пара рулевых полностью сохраняется, а последняя выпадает тогда, когда крайняя пара достигает почти полной или даже полной длины. Аэродинамическое значение такой последовательности несомненно.

Точно так же и с маховыми: линька начинается и довольно быстро идет на сравнительно неотвественных участках в середине крыла, а затем замедляется, причем между выпадением наиболее ответственных в отношении полета перьев 2-го и 1-го маховых промежутков равен 26—27 дням, тогда как между сменой 6-го, 5-го, 8-го маховых соответствующие промежутки не превышают 16 дней и доходят до 7 дней. Существенна и последовательность: последними сменяются 2-е и 1-е маховые, составляющие наружный край летательного аппарата. После их смены выпадает заднее второстепенное маховое, наличие которого обеспечивает сплошную поверхность на участке соединения развернутого крыла с туловищем. Все эти «ответственные» в отношении полета участки сменяются тогда, когда все остальные части системы крыла получают полное развитие.

Биологическое значение такого хода линьки для птицы, преследующей летящую добычу, понятно.

Другие особенности линьки кречета могут быть связаны с общими условиями его существования в арктической и бореальной зонах. Сюда, быть может, относится медленность смены мелкого оперения, обеспечивающая сохранение во всякое время достаточного теплоизолирующего покрова, и совпадение довольно быстрой линьки пуха с началом северного лета (июнь). Эти обстоятельства надо, быть может, сопоставить с тем, что кречеты гнездятся очень рано, «по снегу». При изучении линных перьев кречета бросается в глаза, при сравнении их с балобанами и, в особенности, с сапсанами, сильное развитие пуховой части пера, в особенности на брюхе, боках, подхвостье. Напомним, что кречеты насиживают при отрицательных температурах, а также, судя по поведению экземпляра Московского зоопарка, охотно и подолгу лежат зимой на снегу¹.

Каких-либо различий в окраске после линьки по сравнению с предыдущим нарядом (кречет линял из 9-го в 10-й наряд), подметить не удалось ни в отношении развития поперечного рисунка на верхней стороне тела, ни в смысле сокращения темного рисунка на груди. Лапы, голое кольцо вокруг глаз, восковица у кречета бледножелтые. После линек в годы, следовавшие за заменой гнездового наряда вторым годовым, у кречета замечалось некоторое уменьшение темных пестрин на груди и усиление поперечного рисунка на спине, плечах, крыльях; однако после 5-й или 6-й линьки изменения эти стали трудноуловимы.

Московский экземпляр кречета представляет собой довольно редкий пример удачной акклиматизации этой северной птицы, поскольку он живет уже 9 лет; впрочем Хорребоу в XVIII в. говорил, что исландские кречеты у соколиных охотников хорошо выживали до 12 лет, а Латам (Latham, 1615) упоминает о кречете, прожившем 20 лет. Все эти цифры далеки от потенциального долголетия крупных соколов и кречета в частности. Мы видим, что кречет в Московском зоопарке сохранил нормальный процесс смены оперения как в смысле календаря, так и в смысле ритмов (без ускорений или замедлений).

Следовательно, определяющие ход линьки гормональные факторы находятся по всей вероятности у кречета в норме. Чрезвычайно интересен

¹ Далеко идущие морфо-физиологические приспособления кречета к жизни в Арктике видны и из того, что из всех наблюдавшихся мной соколов он наиболее активен в сумерках. Waller (1939) сообщает, что содержащийся у него гренландский кречет узнает его даже в темноте, чего не делают сапсаны. Это указывает на то, что для пробуждения активности кречет нуждается в меньшей интенсивности освещения, чем другие соколы, и что зрительный аппарат его достаточно приспособлен к зрению в условиях слабого освещения. Со всем этим следует сопоставить нахождение по крайней мере части кречетов зимой в области полярной ночи.

поэтому вопрос, почему до сих пор все попытки заставить соколов размножаться в вольерах неизбежно приводили к неудаче¹.

Одним из факторов, определяющих время линьки у птиц, служит давление гормонами половых желез, находящихся в активном состоянии, стимулирующих перообразующую потенцию кожи гормонов щитовидной железы. С этим связано чередование во времени максимального развития линьки у птиц и максимальной активности половых желез. Таким образом самый факт нормальной линьки у кречета, служившего предметом нашего изучения, как бы косвенно указывает на сохранение в тех или иных пределах нормальной периодичности функционирования его полового аппарата. Косвенные доказательства известного полового возбуждения весной у кречета имеются и из других областей. С конца марта по май птица становится, судя по моим наблюдениям, более беспокойной, чаще подает голос и издает особую звуковую трель, которую Валлер (R. Waller) считает за «токовую песню». В этот же период соколы становятся особо восприимчивыми ко всякого рода испугу и т. д., так что весной обслуживающему их персоналу надо быть особо осторожным. Впрочем, если известные показатели сохранения тех или иных сторон нормального полового цикла и имеются, то они, повидимому, не имеют решающего значения.

С другой стороны, несомненно, что какие-то весьма существенные моменты, долженствующие довести до конца намечающиеся у соколов в вольерах признаки стремления к размножению, отсутствуют. При тщательном изучении жизни хищных птиц в период размножения бросается в глаза, какое большое значение в процедурах брачной жизни этих птиц имеет так называемый «брачный полет», когда самец и самка носятся в воздухе, издавая определенные крики и проделывая сложные эволюции полета. Этот полет обычно предшествует акту спаривания.

Между тем, это существенное звено вовсе выпадает из жизни хищных птиц в условиях зоопарков и в условиях содержания их у соколиных охотников, что в связи с недостаточными упражнениями в движении может иметь решающее значение и объяснить неудачу всяких попыток заставить размножаться соколов в вольерах². Кормовой режим соколов как в условиях Московского зоопарка, так и у соколиных охотников обычно таков, что не позволяет искать в этом направлении причин отсутствия нормального размножения этих птиц в неволе (птицы получают свежее мясо в достаточном количестве и в рацион входят и свежеебитые птицы). Высказанные предположения, конечно, не исчерпывающие. Отсутствие размножения в неволе у соколов зоопарка может объясняться и другими причинами. Известно, например, что большое значение для синхронизации полового цикла самцов и самок птиц имеет наличие гнезда или места, подходящего для устройства гнезда. Для соколов условия содержания в зоопарке едва ли представляются благоприятными в этом отношении. Наконец, несомненно доказано значение определенных условий освещения в созревании гонад у птиц. Разница в условиях освещения между «родиной» птицы и местом содержания ее в неволе может играть решающую роль при ускорении, замедлении или сезонном перемещении цикла размножения. Однако, не отрицая вероятия влияния фактора света, приходится отметить, что и «местные» соколы, содержащиеся в Западной Европе у соколиных охотников, не размножаются, хотя находятся в совершенно сходных с естественными световых условиях. Следует, впрочем, учесть, что реакция организма у разных видов птиц на световое воздействие может быть весьма различной или даже специфичной.

¹ В единичных известных мне случаях, когда самки сокола откладывали яйца в вольерах, они повидимому, оказывались неоплодотворенными (Waller, 1937; Bartels, 1938).

² Речь идет о тех случаях, когда птицы сидят парами; если же говорить конкретно о кречете Московского зоопарка, то он прежде всего не имеет партнера; впрочем, и наличие последнего, по моему мнению, не гарантировало бы ни в какой мере успеха попыток заставить кречета вывести птенцов,

У балобана, сидевшего в общей вольере с кречетами, линька началась с выпадения 7-х первостепенных маховых из обоих крыльев между 16.V и 18.V. Последовательность смены маховых такова (обозначения как и в описании линьки кречета): 7—6—5—8—4—3—9—2—10—1.

Даты выпадения первостепенных маховых 16 и 18.V, 28.V, 4 и 6.VI, 20.VI, 26 и 27.VI, 13 и 14.VII, 24.VII, 2 и 3.VIII, около середины августа и 26 и 27.VIII. О скорости роста первостепенных маховых можно судить по тому, что 7-е и 6-е маховые достигли, судя по определению на расстоянии, нормальной длины 7.VI; 20.IX 1-е маховое выросло более чем на половину, но 2-е маховое было еще короче 3-го. Полного развития первостепенные маховые достигли к I.X. Средняя пара рулевых выпала 30.V, в дальнейшем линька рулевых шла в той же последовательности, как у кречета. Мелкое перо стало сменяться по крайней мере с 25.V, особенно интенсивно шла линька во второй половине июня — июле, отдельные перья попадались еще в первых числах октября (одно ventральное перо — 8.X). В отношении этих данных необходимо напомнить сделанные при обсуждении вопроса о линьке кречета оговорки. Заднее второстепенное маховое выпало 22.IX (линька второстепенных маховых шла центробежно и заканчивалась упомянутым только что пером). Таким образом и срок начала линьки, и общая продолжительность этого процесса (около 5 мес.) совпадает с линькой у кречета.

Сходно линяли и другие два балобана Московского зоопарка — самец и самка. Половых различий между ними в отношении линьки установить не удалось, что же касается известных индивидуальных колебаний сроков отдельных сторон процесса, то они, несомненно, имеются. Для подтверждения приведем таблицу смены первостепенных маховых у двух самок балобана и кречета.

Общая картина совпадения хода смены оперения у кречетов и балобанов замечательно подтверждает соображения о систематической близости этих птиц.

При сравнении с коллекционными экземплярами балобанов, происходящими из тех же районов, откуда были привезены наши птицы, а именно из района Кустаная, Наурзума, а также из арало-каспийских степей, можно прийти к выводу о сохранении нашими экземплярами того же календаря и хода линьки, как и в естественных условиях; небольшие различия между отдельными птицами не выходят, по видимому, за пределы индивидуальных колебаний. Так, например, у одного самца из района Кустаная 27.V выпало уже и 5-е маховое; с другой стороны, самка из Наурзума, добытая 10.VI, сменила лишь 6-е и 7-е маховые и не потеряла 5-е; другая самка оттуда же уже 21.V потеряла и 5-е маховое. Добавим, что сходно линяют и балобаны из средней полосы Европейской части СССР (Тула, Воронеж). На срок конца линьки в естественных условиях указывают также экземпляры: взрослая самка, Ейск, 17.IX — линька закончена; взрослый самец, Балаклава, 29.IX — 1-е и 2-е первостепенные маховые и 2-я от края пара рулевых не достигла полного роста; взрослый самец, Тула, 14.IX — не доросли 1-е и 2-е первостепенные маховые; взрослый самец Терсек, Северный Казахстан, 7.IX — не доросли 1-е и 2-е первостепенные маховые; взрослый самец, Аман-Карагай, Северный Казахстан, 14.IX — такое же состояние пера; взрослый самец, Балаклава, 7.X — все перья крыла вполне развиты; взрослый самец, Эрзерумский вилайет, Турция, 5.XI — несколько недоразвито 1-е маховое; ноябрьские взрослые балобаны из района Зайсана и Тавриды (Аскания Нова), равно как и апрельские из различных местностей — без следов линьки.

Из приведенного выше видно, что те положения, которые были высказаны выше относительно кречетов, распространяются и на балобанов. В частности, это относится к связи между ходом линьки и способностью к полету и к связи между ходом линьки и размножением. Можно только добавить, что балобаны самец и самка сидели в одной вольере и, несмотря

Виды птиц	Наименование			
	1	2	3	4
Кречет	29.VIII	2.VIII	15 и 16.VII	8 и 10.VII
Балобан светлой окраски . . .	26 и 27.VIII	2 и 3.VIII	13 и 14.VII	26 и 27.VI
Балобан темной окраски . . .	24.VIII	3.VIII	11 и 12.VII	20.VI

на некоторое изменение их поведения весной (апрель), попыток спаривания не наблюдалось. Весной балобаны подавали голос чаще, чем в другое время, когда они молчаливы, но характерной для кречета «трели» не издавали.

Одетый балобанами после линьки из 2-го наряда 3-й годовой наряд не обнаружил наличия каких-либо возрастных изменений, если не считать некоторого изменения окраски лап, которая из сероватой превратилась в сероватую с желтоватыми краями крупных щитков на пальцах; очень незначительно (как и у других крупных соколов) сократились темные пестрины на нижней стороне тела.

Большого интереса заслуживает то обстоятельство, что один из балобанов по окраске (поперечный рисунок дорзальной стороны) не отличим от гнездящегося в Средней Азии и в Средней Сибири подвида балобана *Falco cherrug raseroïdes*, тогда как другие балобаны из Северного Казахстана типичные *F. ch. cherrug*. Мы видим здесь интересный пример индивидуальной вариации (или мутации), параллельной другой географической форме того же вида.

По линьке сапсана Московского зоопарка материал был собран, к сожалению, менее полный, чем по предыдущим видам. Все же и он позволил установить, во-первых, значительное сходство между последовательностью смены пера у всех трех видов, а во-вторых, большое различие в сроке начала линьки у сапсана, с одной стороны, а у кречета и балобана — с другой.

Линька началась выпадением 7-го махового 17.VII, затем смена маховых отмечена последовательно 6.VIII, 19.VIII, 31.VIII, 11 и 12.IX, 20 и 22 .IX, 14.X, 15.XI. Последовательность смены 7—6—5—8—4—3—9—2—1; точную дату выпадения 10-го махового установить не удалось. 15.XI заднее второстепенное маховое было еще старым, 2-е первостепенное не доросло, 1-е первостепенное маховое отсутствовало. Общая продолжительность линьки у сапсана должна составлять, таким образом, более 4 мес. Смена рулевых шла в той же последовательности, что и у кречета, интенсивная смена мелкого оперения происходила в августе-сентябре.

Начало (и конец) линьки сапсана Московского зоопарка с достаточной точностью соответствует ходу линьки у тундряных соколов в естественных условиях. Напомним, что наша птица происходит с низовьев Енисея. Приведем даты смены 7-го махового у хранящихся в коллекции Зоологического музея Московского университета соколов.

Низовья Колымы: самка 14.VII; самка 16.VII; самка и самец 15.VII. Алазея: самка 5.VII. Тиманская тундра: самка 11.VII. Северный Ямал: самец 30.VI; самка 8.VII. Экземпляры, указывающие на конечные этапы линьки соколов подвида *F. p. leucogenus*: Ленкорань, самка 17.XII — 1-е маховое не доросло; самец, Телецкое озеро, 21.IX — 1-е, 2-е и 3-е маховые старые; самец, Сарыджас в Центральном Тянь-Шане, 20.X — 1-е и 2-е маховые старые; самец, Аскания Нова в Тавриде, 29.XI — нет 1-го махового.

Добытые в январе и в первой половине июня взрослые соколы этого

5	6	7	8	9	10
8.VI	1.VI	12 и 14.V	22 и 24.VI	21 и 22.VII	14 и 18.VIII
4 и 6.VI	28.V	16 и 18.V	20.VI	24.VII	Около середины августа
12.VI	25.V	Около того же числа	20.VI	26.VII	7 и 8.VIII

же подвида не несут следов линьки. Так у северного подвида. Но у подмосковных сапсанов линька 7-го и 6-го маховых уже в середине и даже в начале июня, т. е. почти на месяц раньше, чем у тундряных. В то же время у самки с наседными пятнами, добытой 8.V у Балаклавы в Крыму, выросло уже новое 7-е маховое. Московские соколы, как известно, относятся к другому подвиду (*F. p. brevirostris* Menzb.), чем тундряные (*F. p. leucogenys* Br.), а крымские с кавказскими к третьему (*F. p. caucasicus* Kl.).

Из предыдущего следует, что биологическое различие между подвидами соколов, в смысле сроков наступления линьки, а следовательно, и находящихся с ней в корреляции других периодических явлений (в частности размножения), весьма велико и больше, например, чем между кречетами и балобанами, представляющими собой на наш взгляд хотя и очень близкие, но все же отдельные виды. Интересно отметить, что морфологические различия между подвидами палеарктических сапсанов, если не считать группы пустынных подвигов *babylonicus* и др., очень незначительны и выражаются, в сущности, лишь в несколько иных оттенках окраски и в размерах. Биологическая дивергенция в данном случае как бы ушла далее вперед, чем морфологическая. Иное дело кречеты и балобаны, где морфологические отличия как бы выступают на первый план по сравнению с биологическими.

Не следует упускать из виду, что такого рода различия в циклах периодических явлений, которые мы только что привели для соколов из различных местностей, создают физиологическую изоляцию между отдельными популяциями. Разница в сроках линьки и, следовательно, активности половых желез настолько велика, что практически исключает уже возможность скрещивания между представителями отдельных популяций. Вместе с тем календарь наступления периодов размножения, линьки и т. п. является врожденным (это и понятно, так как он зависит от времени рождения данного индивида; продолжительность же отдельных этапов годовых периодических явлений в пределах вида более или менее постоянна) и весьма константным. Это хорошо видно на примере сапсана Московского зоопарка, сохранившего тот же календарь линьки, какой имеют птицы данного подвида у себя на родине, на далеком севере, а не такой, как у московских и среднерусских соколов. Значение этого факта для видообразования, систематики и биогеографического анализа нельзя недооценивать¹.

В ы в о д ы

1. Линька крупных соколов рода *Falco* (это относится, конечно, к исследованным видам) происходит весьма медленно, около 5 мес., что стоит в связи с необходимостью сохранения летних качеств птицы.

2. Последовательность смены оперения по птерилиям и, в частности, больших перьев (маховые и рулевые) сходна у всех трех исследованных

¹ Подробнее об этом см. в моей подготовленной к печати работе «Материалы к авифауне Корякской земли».

видов. Начинается смена крупного оперения с выпадением 7-го и 6-го первостепенных маховых, а заканчивается сменой заднего второстепенного махового и 1-го и 2-го первостепенных маховых. В последовательности смены оперения наблюдаются известные индивидуальные колебания.

3. Линька у соколов начинается в период насиживания, т. е. не совпадает с максимальным периодом активности гонад, хотя активность гонад и линька друг друга не исключают абсолютно. Максимальное развитие линьки связывается с началом периода покоя гонад.

4. Естественный календарь линьки (срок начала и т. д.) весьма стабилен и полностью сохраняется у содержащихся в неволе соколов, несмотря на разницу в климате.

5. Календарь линьки у кречетов обнаруживает очень близкое сходство с календарем линьки балобанов, что говорит в пользу таксономической близости этих птиц.

6. Календарь линьки тундряного сапсана существенно отличается от календаря линьки кречета и балобана (линька начинается позднее) и вместе с тем отличается и от календаря линьки других подвидов сапсана. Специфические особенности линьки могут рассматриваться как систематические (в широком смысле) признаки подвидов сапсана.

7. Возрастные изменения балобанов не отличаются от таковых у других палеарктических соколов рода *Falco*.

8. Смена кроющих перьев как на дорзальной, так и на вентральной сторонах происходит в такое время года, когда внешние условия наиболее благоприятны для сохранения тепла организмом птицы.

У кречета специфическое приспособление к жизни на севере, и в частности, к раннему насиживанию представляет собой сильное развитие пуховой части перьев, в особенности на боках, брюхе и голени.

9. Сохранение у содержащихся в зоопарке соколов нормального в естественных условиях хода линьки позволяет предполагать, что особых физиологических причин, препятствующих размножению этих птиц в зоопарке, не имеется.

SUR LA MUE DE CERTAINES ESPÈCES DU GENRE FAUCON (*FALCO LINNAEUS*)

Par G. P. Dementiev

Musée Zoologique de l'Université de Moscou

En 1939 l'auteur eut l'occasion d'étudier le processus de la mue chez les faucons vivant dans le Parc Zoologique de Moscou. C'étaient une femelle de gerfaut (*Falco gyrfalco gyrfalco* L.) arrivée à Moscou de Lapponie (île Kildin) en 1930 comme oiseau niais; une femelle de faucon pèlerin (*Falco peregrinus leucogenys* Brehm), née en 1937 et provenant de la région des embouchures du fleuve Yenisseï; un mâle et deux femelles de faucon sacre (*Falco cherrug cherrug* Gray), tous les trois — niais de 1937, pris dans la réserve d'État de Naurzum dans le Kazakhstan Septentrional.

La mue du gerfaut commençait entre le 12 et le 14 mai par la perte symétrique des septièmes rémiges primaires et finit vers le 10 octobre, quand la rémige secondaire proximale atteignit le développement parfait. La première rémige primaire atteint toute sa longueur vers le 27 septembre. La mue chez le gerfaut durait ainsi près de 5 mois.

La succession de la mue des rémiges primaires peut être représentée d'une façon suivante: 7 (12 et 14.V) — 6 (1.VI) — 5 (8.VI) — 8(22 et 24.VI) — 4(8 et 10.VII) — 3 (15 et 16.VII) — 9 (21—22.VII) — 2 (2.VIII) — 10

(14 et 18.VIII) — 1 (28 et 29.VIII). Le numéro qui précède les parenthèses indique la paire respective des rémiges primaires, les chiffres pris entre les parenthèses — les dates où les plumes en question tombèrent.

La mue des rémiges secondaires est centrifugale, elle commence par la perte des cinquièmes ou des quatrièmes et finit par la rémige proximale.

Les rectrices muent aussi en commençant par la paire médiane (nous l'indiquerons par le № 1). La succession de la mue des rectrices et les dates de leur perte sont les suivantes: 1—2—3—4—6—5; 29 et 30.V, 22 et 26.VI, 11 et 13.VIII, 20 et 26.VII, 2 et 5.VIII et 12—15.VIII.

Les autres plumes muent pendant la même période que les grandes: la mue intensive a lieu en juin et en juillet.

La mue du sacre № 1 (femelle) commença presque à la même date que celle du gerfaut, les septièmes rémiges primaires tombèrent le 16—18.V. La succession de la perte des rémiges primaires était: 7 (16 et 18.V)—6 (28.V) — (4 et 6.VI) — 8 (20.VI) — 4 (26 et 27.VI) — 3 (13 et 14.VII) — 9 (24.VII)—2 (2 et 3.VIII) — 10 (vers le milieu d'août) — 1 (26 et 27.VIII).

Nous voyons ici une coïncidence très grande avec le processus de la mue des rémiges primaires chez le gerfaut. C'était aussi le cas chez les autres sacres. La rémige secondaire proximale tomba le 22.IX, ainsi la période de mue comprend approximativement 5 mois. Les rectrices muent comme chez le gerfaut.

La mue de notre faucon pèlerin (rappelons ici qu'il appartient à la forme qui habite la zone arctique) commença seulement le 17.VII; elle finit vers le commencement du décembre. La succession de la perte des rémiges primaires et secondaires, des rectrices, le tableau général de la mue des petites plumes, des couvertures alaires et des scapulaires — était en somme semblable avec celle chez le gerfaut et les sacres. La première rémige primaire ne fut perdue que le 15.XI. La mue énergique des petites plumes et des couvertures avait lieu en août et en septembre.

La comparaison détaillée de notre matériel avec les données relevées sur les peaux de ces oiseaux (nous avons étudié dans ce but plus de 300 gerfauts, 150 sacres et 200 faucons pèlerins) permet d'établir une coïncidence très grande. Nos oiseaux — quoique captifs — ont conservé le processus de la mue normal, y compris la périodicité.

Nous venons ainsi à des conclusions suivantes:

1. Le processus de la mue chez les formes étudiées du genre *Falco* est très lent, il comprend 5 mois environ: les facultés du vol de l'oiseau souffrent ainsi minimalement; l'importance de ce fait pour les prédateurs qui chassent surtout la proie volante est indéniable.

2. La succession de la perte des plumes chez toutes les formes étudiées est pareille. La mue commence par la perte des rémiges primaires 7 et 6-e et finit par le changement de la rémige primaire 1-e et enfin par celui de la rémige secondaire proximale. La mue des rectrices est centrifugale, mais la paire latérale est changée avant que la paire prélatérale (ou la 5-e paire à compter de la paire médiane). La succession de la perte des grandes plumes (rémiges et rectrices) est telle que les facultés d'emploi des ailes et de la queue pour le vol restent conservées en bon état. La mue est symétrique et complète.

3. La mue commence pendant la période de l'incubation et succède à la période de l'activité maximale des gonades; le développement maximal de la mue peut être considéré comme coïncidant avec le commencement de la période de repos des glandes sexuelles.

4. La périodicité de la mue est assez stable, elle est conservée dans notre cas par les oiseaux provenant des régions au climat bien différent de celui où ils se trouvent à présent.

5. Le processus de la mue chez le gerfaut et les sacres est semblable — un nouvel argument en faveur de leur proximité très grande sous le point de vue taxonomique.

6. Les caractères principaux de la mue de *F. p. leucogenys* ressemblent à ceux chez le gerfaut et le sacre. Mais la mue commence plus tard: elle commence d'ailleurs plus tard que chez les autres races de la même espèce. Il est à noter qu'entre les différentes formes de *F. peregrinus* existent aussi sous le point de vue de la périodicité de la mue des différences biologiques importantes.

On peut enfin ajouter que la succession des plumages chez les sacres ne révèle aucune différence entre eux et les autres faucons, différence présumée par plusieurs auteurs. Les différences entre le second et le troisième plumage annuel chez les sacres ne sont nullement plus grandes que chez *F. gyrfalco* ou *F. peregrinus*.

ОПЫТ УЧЕТА ГНЕЗДОВОЙ ОРНИТОФАУНЫ МЕТОДОМ
ПРОБНЫХ ПЛОЩАДЕЙ

А. Г. К о м п а н и е ц

Чугуево-Бабчанская лесная дача, Чугуевского района Харьковской области

1. ВВЕДЕНИЕ

Сравнительно легко и быстро определяя видовой состав орнитофауны данной территории, мы сталкиваемся с большими трудностями при необходимости провести количественный учет.

Причины этого вполне понятны. Установить наличие любого вида обычно удается путем непосредственного наблюдения, но при этом остаются неясными количественные данные о распространении его в обследуемой местности.

Техника фаунистического учета знает ряд методов комплексного качественно-количественного обследования. Достаточно упомянуть методы ленточных проб, площадей вида (Лаптев), маршрута (Форбс), подсчета следов, подсчета при специальном загоне, учета нор и гнезд.

Последний метод, хотя несколько трудоемок, но по надежности получаемых результатов может считаться одним из наиболее подходящих для орнитологических обследований, так как он исключает возможную при маршрутном учете повторную регистрацию одних и тех же особей. Кроме того, при перечеке жилых гнезд постоянные обитатели обследуемого участка не могут быть смешаны с залетными.

Учет орнитофауны, итогом которого является эта работа, проведен мной в июне 1930 г. в Чугуево-Бабчанской лесной даче (рис. 1), входившей тогда в состав Чугуево-Бабчанского лесничества (Харьковская область, УССР). Инициатива проведения учета принадлежит В. Г. Аверину. В окончательном оформлении работы мне оказал большую помощь Е. М. Воронцов, давший ряд весьма ценных указаний. Считаю долгом выразить ему здесь свою признательность.

Для наблюдений были выделены из лесного массива две пробные площади в виде квадратов, имеющих по 500 м в каждой стороне, т. е. площадь в 25 га каждый (рис. 1). Отбивка пробных площадей сделана при помощи буссоли и мерной ленты.

В качестве пробных площадей были сознательно выбраны два различных по природе участка, чтобы отчетливее выступала приуроченность того или иного вида к определенным условиям местообитания. Внутри каждой пробной площади были выделены в отдельные описательные участки места с различным характером флоры (по составу древесных пород, высоте, густоте кроны и т. д.), чтобы получить более отчетливое представление о характере насаждений.

П р о б н а я п л о щ а д ь № 1. Заложена на границе двух лесных формаций: а) молодого (до 40 лет) дубняка с сильной примесью полевого

клена (*Acer campestris* L.) и единичными ясенками и б) старой (до 120 лет) дубравы с одиночно стоящими большими ясенями.

Пробная площадь № 2. Целиком расположена в старой дубраве, где нет никаких иных пород, кроме дуба, и почти совершенно от-

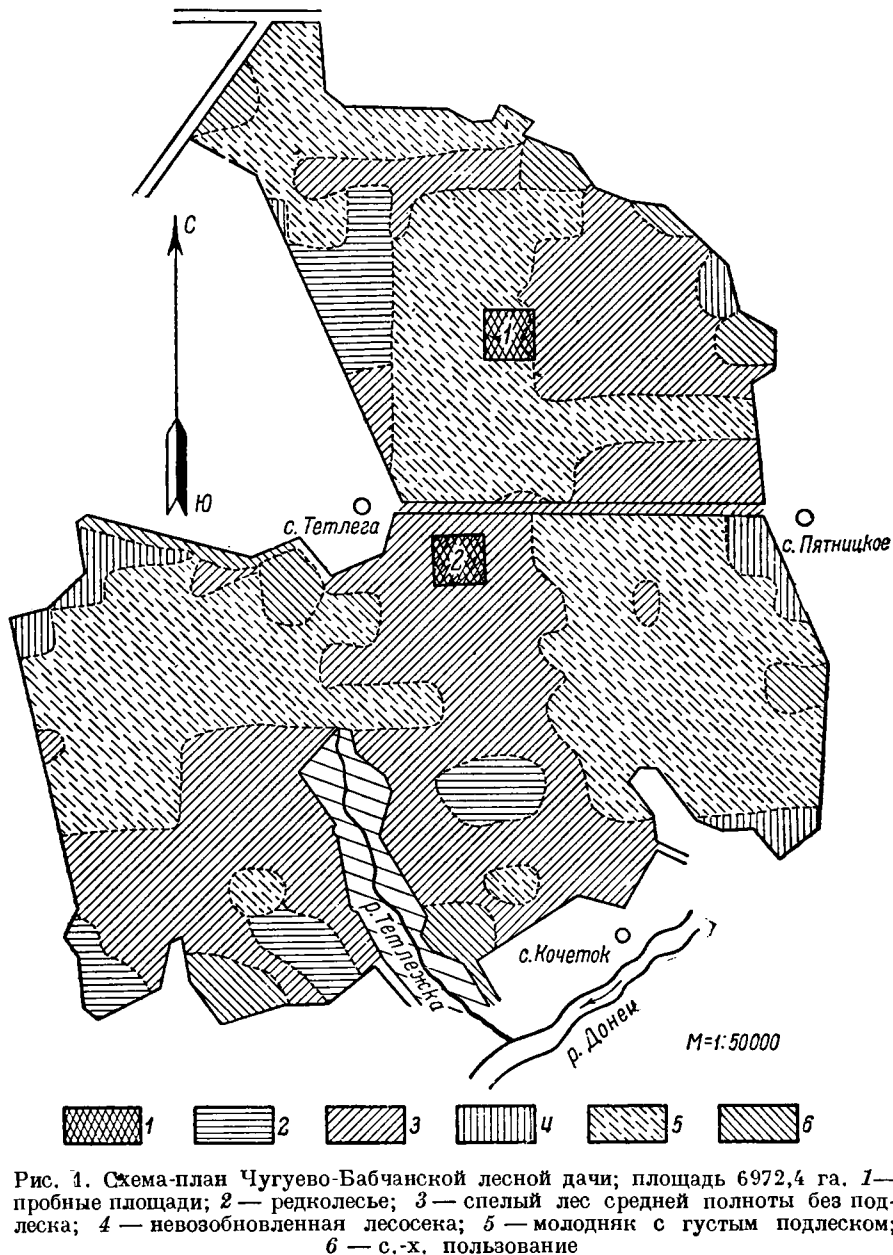


Рис. 1. Схема-план Чугуево-Бабчанской лесной дачи; площадь 6972,4 га. 1— пробные площади; 2 — редколесье; 3 — спелый лес средней полноты без подлеска; 4 — невозобновленная лесосека; 5 — молодняк с густым подлеском; 6 — с.-х. пользование

сутствуют кустарники, весьма многочисленные на пробной площади № 1. (Повторяю, что указанная характеристика, а также план, относятся к 1930 г.)

2. СИСТЕМА ОБСЛЕДОВАНИЯ ПРОБНЫХ ПЛОЩАДЕЙ

Предварительно была намечена граница между пробной площадью и окружающей местностью, для чего на всем протяжении границы, через каждые 100 м, были забиты в землю колышки. Затем, для отчетливого обо-

значения границы мной отмечались мелом деревья, находившиеся на линии колышков. Отступления меченых деревьев от колышков в ту или иную сторону нигде не превышали 1 м, а в среднем были значительно меньшими.

После того как пробная площадь была отбита на местности, внутри ее был произведен пересчет всех деревьев; каждое из них отмечалось при этом горизонтальной чертой. Затем было произведено общее ознакомление с почвой, рельефом и флорой пробной площади, причем отмечались господствующие растения. Далее, на площади № 1, где имелся густой кустарник, были прорублены проходы по наиболее крепким зарослям, без чего нельзя было обследовать находившиеся там многочисленные гнезда.

В кустарниках и невысоко над землей каждое гнездо было осмотрено, гнезда же, находившиеся на большой высоте, обнаруживались путем наблюдения за их хозяевами, зачастую с помощью бинокля, после чего высота гнезд определялась с помощью высотомера Фаустмана, широко применяемого лесоводами для точного измерения высоты деревьев.

Определение вида птицы обычно не представляло затруднения ввиду общего знакомства с украинской орнитофауной, наличие же в гнезде птенцов и их количество узнавались простым осмотром.

В сомнительных случаях, когда вид птицы нельзя было надежно определить даже с помощью бинокля, в качестве вспомогательного средства применялся отлов. Определив вид пойманной птицы, ее выпускали на волю.

На самой технике отлова здесь нет возможности остановиться: это заняло бы слишком много места и завело бы далеко в сторону от темы. Основными орудиями отлова были тайники, понцы и различные самоловы. Широко применялся метод лова на водопое.

Дерево, на котором было обнаружено гнездо, отмечалось второй меловой чертой, а когда была обойдена вся пробная площадь, были повторно обследованы деревья с одной чертой, т. е. те, на которых гнезд не предполагалось. Если там и вторично не было обнаружено гнезд, на дерево ставилась вертикальная меловая черта, поперек прежней — горизонтальной, т. е. на такие деревья, в буквальном смысле слова, ставился крест.

Такой способ обследования гарантировал осмотр решительно всех деревьев и позволил надеяться на большую точность учета.

3. ХАРАКТЕРИСТИКА ВСЕЙ ЛЕСНОЙ ДАЧИ В ЦЕЛОМ

Свежая нагорная дубрава. Почва — суглинок, подпочва — лёсс. Рельеф — возвышенность, изрезанная по всем направлениям балками. Главная порода — дуб, к которому довольно обильно (0,2—0,5) примешан ясень. Наравне с ними местами растет осина. Всюду вкраплен низкорослый клен полевой, изредка — клен остролистый. В подлеске преобладает лещина, бересклеты, жестер. Ильмовые породы встречаются редко в виде кустарников.

В травяном ярусе, в молодых насаждениях, доминирует крапива, часто образующая сплошные заросли. Кроме нее, встречаются копытень, сныть обыкновенная, сочевник, чистец лесной, кислица, осоки — волосная и лапчатая, дубровка и др.

Грунтовые воды выходят на поверхность в сравнительно немногих местах; чаще встречается по балкам застойная атмосферная вода.

Для состояния насаждения характерно обилие угнетенных суховершинных стволов. Особенно буйно развита травяная растительность на невозобновившихся вырубках; здесь преобладают высококорослые сорняки. В редколесье и в зрелом лесу травяной покров не получил большого развития вследствие усиленного выпаса скота. Здесь преобладают крупномерные высокие (25—30 м) деревья, сильно пораженные гнилью, с значительной дуплистостью.

Ягодники представлены земляникой и клубникой. Мохово-лишайниковая растительность большого развития не имеет.

4. ОПИСАНИЕ ПРОБНЫХ ПЛОЩАДЕЙ ПО ВЫДЕЛАМ

Под «выделом» в дальнейшем всюду подразумевается часть пробной площади, выделенная по каким-либо особенностям и описываемая самостоятельно.

Выделы производились по таким признакам: а) состав древесных пород, б) возраст древесных пород, в) характер рельефа местности (балка, возвышенности и т. д.), г) развитие и состав кустарников и травяного покрова.

Пробная площадь № 1

Выдел I. Выделен по составу кустарников (здесь и далее см. рис. 2). Чистая лещина, образующая густые сплошные заросли. Над лещиной изредка выдаются кое-где разбросанные дубочки. Много полевого клена, едва превышающего лещину по росту. Травяной ярус мало развит.

Выдел II. Также выделен по составу кустарников. К лещине пришиваются бересклеты, жестер, дикая яблоня, осина; все в виде кустов; травяной покров несколько гуще.

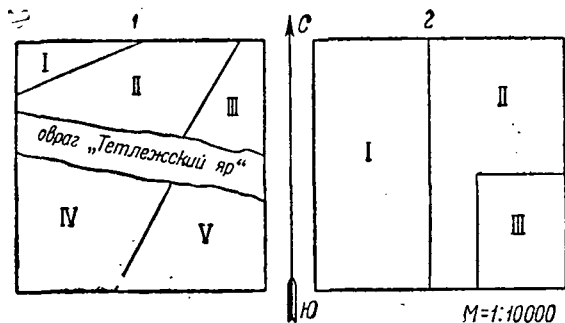


Рис. 2. Распределение выделов на пробных площадях

Выдел III. Выделен по возрасту древесных пород. Дубки и ясени достигают высоты 10—12 м, кустарники те же, что и в выделе II, но реже. Травяной покров средней густоты.

Выдел: овраг «Тетлежский Яр». Выдел произведен на основании резко отличного от соседних участков характера местности. Низ

оврага занят дубами, вершины которых возвышаются над оврагом. Средняя высота дубов 25 м. Кустарники отсутствуют, травяной покров не развит вследствие толстого слоя опавшей листвы. На дне оврага лужи застойной воды. Овраг крутообрывистый.

Выдел IV. Выделен по возрасту древесных пород. Чистый молодой дубняк в 3—4 м высотой, в который вкраплена равная ему по высоте осина и изредка более высокий ясень. В кустарнике лещина и клен полевой. В травяном ярусе много крапивы.

Выдел V. Выделен по составу древесных пород. Смешанное дубово-ясеневое насаждение большой высоты (27—29 м) с подлеском из клена остролистного и клена полевого. Местами чахлый боярышник. Сплошная крапива.

Пробная площадь № 2

Выдел I. Выделен по составу древесных пород. Дуб и ясень, поровну; все старые деревья, до 150 лет. Весьма сильно развита дуплистость. Наблюдается очень интенсивное поражение грибами-паразитами, из которых преобладают *Daedalia quercina* и *Polyporus*. Довольно часто встречаются клены полевой и остролистный, изредка — ильмовые. Скучно разбросан боярышник, сильно объединенный скотом. Из-за пастбы в травяном ярусе уцелела лишь крапива, образующая сплошные заросли.

Выдел II. Выделен по возрасту древесных пород. Насаждение возрастом приблизительно в 80—90 лет, из дуба и ясеня; преобладает дуб. Дуплистость и пораженность грибами меньше, чем в предыдущем выделе. Остальное без изменения.

Выдел III. Выделен по развитию кустарников. Дубово-ясеневый спелый лес, такого же характера, как и в выделе II, но с наличием кустарников из молодых осин, смешанных с лещиной, медвежьим орехом (*Corylus colurna* L.) и молодым дубовым подростом; малая густота. Травяной покров незначителен.

5. СОСТАВ ОРНИТОФАУНЫ

Распределение гнезд на пробных площадях № 1—2, насколько это выявило обследование, выражено в табл. 1.

Таблица 1. Распределение гнезд на пробных площадях № 1 и 2

В и д	Число гнезд на пробной площади	
	№ 1	№ 2
Горлица обыкновенная — <i>Streptopelia turtur</i> L.	Нет	29
Ястреб-перепелятник — <i>Accipiter nisus</i> L.	»	11
Коршун черный — <i>Milvus korschun</i> Gm.	»	1
Канюк рыжий — <i>Buteo buteo</i> L.	»	2
Совка-плюшка — <i>Otus scops</i> L.	»	1
Куклушка (птены в гнездах других видов) — <i>Cuculus canorus</i> L.	(4)	(7)
Ководой — <i>Caprimulgus europaeus</i> L.	Нет	1
Дятел большой пестрый — <i>Dryobates major</i> L.	»	2
Вертишейка — <i>Junx torquilla</i> L.	»	6
Сорока — <i>Pica pica</i> L.	»	7
Сойка — <i>Garrulus glandarius</i> L.	»	27
Скворец — <i>Sturnus vulgaris</i> L.	»	7
Иволга — <i>Oriolus oriolus</i> L.	14	6
Дубонос — <i>Coccothraustes coccothraustes</i> L.	Нет	11
Зеленушка — <i>Chloris chloris</i> L.	7	3
Щегол — <i>Carduelis carduelis</i> L.	18	7
Зяблик — <i>Fringilla coelebs</i> L.	96	107
Овсянка — <i>Emberiza citrinella</i> L.	Нет	3
Жаворонок лесной, юла — <i>Lullula arborea</i> L.	»	1
Пищуха — <i>Certhia familiaris</i> L.	»	2
Поползень — <i>Sitta europaea</i> L.	»	34
Синица большая, синька — <i>Parus major</i> L.	18	21
Синица лазоревка, луговка — <i>P. coerulesus</i> L.	2	14
Гаичка черноголовая, синица болотная, пухляк — <i>P. palustris</i> L.	8	12
Сорокопут черноголовый — <i>Lanius minor</i> Gm.	1	Нет
Сорокопут-жулан — <i>L. collurio</i> L.	8	10
Мухоловка серая — <i>Muscicapa striata</i> Pallas.	27	29
Мухоловка белошейная — <i>M. albicollis</i> Zemm.	1	Нет
Мухоловка малая, лоцманчик — <i>M. parva</i> Bechst.	5	9
Пеночка-кузнечик — <i>Phylloscopus collybitus</i> Vieillot	Нет	33
Пеночка-желтобровка — <i>P. sibilator</i> Bechst.	18	26
Садовая камышевка, пеночка-пересмешка — <i>Hippolais icterina</i> Vieillot	3	7
Славка ястребиная — <i>Sylvia nisoria</i> Bechst.	27	19
Славка садовая — <i>S. borin</i> Bodd.	3	1
Славка черноголовая, черношляпка — <i>S. atricapilla</i> L.	Нет	41
Славка завирушка — <i>S. curruca</i> L.	»	16
Дрозд певчий — <i>Turdus ericetorum</i> Turton.	27	11
Дрозд черный — <i>T. merula</i> L.	9	11
Каменка — <i>Oenanthe oenanthe</i> L.	3	Нет
Горихвостка обыкновенная, лысушка, — <i>Phoenicurus phoenicurus</i> L.	6	»
Соловей восточный — <i>Luscinia luscinia</i> L.	13	21
Зорянка, малиновка — <i>Erithacus rubecula</i> L.	24	11
Всего 42 вида	342	558*

6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассматривая результаты обследования, можно заметить несколько неожиданный количественный перевес дуплогнездников и высокогнездников над видами, гнездящимися на земле.

* В переводе на 1 га округлено; на площади № 1 было обнаружено 13 гнезд, на площади № 2 — 22.

При наличии на обеих пробных площадях кустарниковых зарослей, местами весьма густых, при обильном распространении высоких широколиственных трав (в частности больших сплошных зарослей крапивы), при множестве балок, изрезающих местность вдоль и поперек, можно было ожидать сильного преобладания видов, гнездящихся на земле или в непосредственной близости к ней, тогда как обследование показывает обратное.

Даже на пробной площадке № 1, где кустарниково-травянистая растительность сильно преобладает над древесной (см. описание по выделам), группа дуплогнезdnиков и высокогнезdnиков преобладает и по количеству видов и по числу особей (табл. 1).

При таком положении вещей на пробной площадке № 1 естественно ожидать, что пробная площадка № 2, где лучше развита древесная растительность, даст еще более заметное преобладание дуплогнезdnиков и высокогнезdnиков (табл. 2).

Это предположение полностью оправдывается. На пробной площадке № 2 имеются не только почти все виды, отмеченные на пробной площадке № 1, но к ним присоединяются еще новые виды, также основывающие безопасность своих гнезд более на недоступности, чем на незаметности.

Более развитая древесная растительность прилекла на пробную площадку № 2 представителей семейств Columbidae, Accipitridae, Picidae, Corvidae, Sturnidae, Certhiidae, Sittidae.

По сравнению с пробной площадью № 1 заметно резкое сокращение числа низкогнезdnиков и наземных, безусловно связанное изменением характера флоры (табл. 2).

Таблица 2. Местонахождение гнезд на пробных площадях № 1 и 2

Количественное распределение гнезд								Примечание
на земле		в кустах		на деревьях		в дуплах		
№ 1	№ 2	№ 1	№ 2	№ 1	№ 2	№ 1	№ 2	
19	14	39	9	42	51	18	26	Данные приведены в процентах, за 100 принято общее количество гнезд на пробной площадке

В итоге обследования мы получили достаточно данных для вычисления количества птиц на единице площади под конец гнездового периода (табл. 3).

Таблица 3. Степень заселенности и среднее количество птиц на 1 га на пробных площадях № 1 и 2

Степень заселенности		Число птиц на 1 га		Примечание
пробная площадка № 1	пробная площадка № 2	пробная площадка № 1	пробная площадка № 2	
$\frac{336}{1021} = 0,32$	$\frac{558}{617} = 0,90$	197	218	Число птиц указано для конца лета по окончании гнездового периода, перед началом линьки

Теоретическое обоснование этих расчетов было следующее: в конце лета, до начала миграций, общее количество птиц, находящихся на данной площади, равно сумме имеющих там выводков (молодежь + старые птицы). Зная число гнезд, число и величину кладок, перемножением этих величин получаем суммарное количество выведшейся молодежи всех видов, гнездящихся на данной площади.

Добавив сюда численность старых птиц, равную удвоенному числу гнезд (на одно гнездо два старика — самец и самка), и учтя естественную убыль, получим искомую величину.

Конечно, полученные результаты следует рассматривать как весьма приблизительные, так как, не говоря уже о неясном размере естественного отхода, в основе подсчета лежат два условных допущения: а) что молодежь после вылета первое время держится поблизости от места вывода; б) что старые птицы по окончании гнездового периода время линьки проводят поблизости от места вывода птенцов.

В перелетную пору и зимой приведенные подсчеты, само собой разумеется, почти утрачивают свое значение.

В табл. 3, кроме общего количества птиц на единицу площади, указана также и степень заселенности птицами деревьев.

Степень заселенности есть отношение числа гнезд на деревьях к принятому за единицу числу всех деревьев на пробной площади. Гнезда на земле и в кустах не были включены в подсчет в виду отсутствия величины, могущей быть принятой за единицу с надлежащей показательностью.

Можно предполагать, что на большей части обследованной лесной дачи существует близкий к приведенному состав орнитофауны. Исключением являются лишь юго-западная и юго-восточная ее части (рис. 1), где близость воды вызывает появление птиц (камышевки, варакушки, луни, трясогузки и др.), отсутствующих на обеих обследованных пробных площадях. Взаимоотношения соседствующих видов и явления конкуренции, несомненно, представляют большой интерес, но приведенную работу следует рассматривать лишь как подготовительную для последующей постановки экологических исследований. Собранный материал представляет довольно точные статистические данные о плотности орнитофауны и ее видовом распределении, но все же не дает достаточных оснований для развернутого экологического анализа.

EIN VERSUCH DER FESTSTELLUNG DER BRUTSTATTEN DER ORNITHOFAUNA MIT HILFE EINER METHODE VON STICHPROBEFLÄCHEN

Von A. G. K o m p a n i e z

Tschuguewo-Babtschanskaja-Forstrevier, Rayon Tschuguewa, Gebiet Charkow

Z u s a m m e n f a s s u n g

Die Feststellung der Anzahl nistender Vögel auf Grund der Berechnung der Nester und der Anzahl der Nestlinge auf bestimmten und ausgeschiedenen Stichprobeflächen, nach dem Übertragen der erhaltenen Resultate auf das Ganze zu untersuchende Territorium, ermöglicht, die nistenden Vögel mit grösserer Genauigkeit zu registrieren, als nach allen anderen Berechnungsmethoden. Die auf solche Weise erhaltenen Angaben entsprechen aber den Tatsachen nur bis zum Beginn des Wegzuges der Brut.

Als Mangel der gewählten Berechnungsmethode muss der grosse Arbeitsaufwand betrachtet werden. Dann ist es auch schwierig, für das ganze

Territorium typische Stichprobenflächen zu wählen, die es gestatten würden, die Resultate der Feststellung auf den Stichprobenflächen so objektiv wie möglich auf das ganze Gebiet zu übertragen. Die positive Seite dieser Methode ist der Umstand, dass wir hier die Möglichkeit erhalten, die Dynamik der Veränderungen des Artbestandes der Fauna, gleichlaufend mit den Veränderungen des Charakters der Umgebung (Waldassoziation), verfolgen zu können.

Wie aus den ausgeführten Untersuchungen zu ersehen ist, schwankt die natürliche Dichte der Bevölkerung, der gleichen Arten verschiedener Standorte und Biozönosen in sehr breiten Grenzen. Auf Grund mehrerer Stichprobenflächen in verschiedenen Assoziationen, mit einer allmählichen Steigerung der für die Vögel voraussichtlich günstigen oekologischen Komponenten in jeder Assoziation, zeigt sich auch klar ein Anwachsen der Dichte der Bevölkerung der Ornithofauna, sowie die Ursachen dieser Vermehrung.

Die Berechnung der Dichte der Vögelbesiedlung auf eine Flächeneinheit, welche auf Grund der Feststellung der Nesterzahl ausgeführt wurde, ist bedeutend höher als die wirkliche Dichte und muss als Exponent der potentialen Dichte der Zönose zum Abschluss der Fortpflanzungsperiode angesehen werden.

Der faktische Verlust von Jungvögeln infolge verschiedener Ursachen, in den Nestern und nach dem Ausflug, die Einmischung des Menschen, die Auswanderung der Brut jenseits der Grenze der Stichprobenflächen,— alle diese Ursachen vermindern die Dichte der Vogelbevölkerung im Verhältnis zu der theoretisch möglichen Dichte sehr stark.

ПИТАНИЕ И СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОБРАЗА ЖИЗНИ
КРЫМСКОГО БАРСУКА (MELES MELES TAURICUS OGN.)

С. Г. А л г у л ь я н

Лаборатория зоологии позвоночных НИИЗ МГУ

1. В в е д е н и е

Сведения по биологии крымского барсука (*Meles meles tauricus* Ogn.) носят фрагментарный и часто случайный характер. Поэтому даже небольшой материал, собранный нами летом 1935 г. и зимой 1936 г. в Крымском государственном заповеднике, представляет интерес, тем более, что об образе жизни южного барсука вообще почти ничего не известно.

Было изучено стационарное распределение колоний барсука, его питание и особенности суточного образа жизни в разные сезоны.

2. Р а с п р е д е л е н и е б а р с у к а

В отдельных участках заповедника найдено следующее количество колоний:

1. Чернореченский участок — 24 колонии с 86 выходами. Минимальное количество нор в колонии — 1, максимальное — 15, среднее — 3,4.
2. Алабачский участок — 12 колоний с 48 выходами, минимальное количество нор в колонии — 1, максимальное — 16, среднее — 4.
3. Коссе-Суат-Чатырдагский участок (состоящий из трех обходов) — 25 колоний с 91 выходом нор. Минимальное количество нор в колонии — 1, максимальное — 13, среднее — 3,6.
4. Барлакош-Арахчинский участок (состоящий из двух обходов) — 14 колоний с 97 выходами. Минимальная плотность на колонию — 1 нора, максимальная — 17, средняя — 6,3.
5. Каракашинский участок — 6 колоний с 45 выходами, минимум в колонии — 1 нора, максимум — 15, среднее — 7,5.
6. Ломбат-Алуштинский участок — 4 колонии с 9 выходами. Минимум в колонии — 1 нора, максимум — 4, среднее — 2,2.

Наибольшая густота колоний барсука отмечена для районов Чернореченского, Алабачского и Барлакош-Арахчинского. Вышеуказанные участки отличаются друг от друга высотой над уровнем моря; так, например, Чернореченский участок расположен от 400—500 до 600—700 м над уровнем моря, Алабачский участок — от 800 до 1200—1500 м.

Распределение колоний связано с характером почвенного покрова, так как последний определяет удобство рытья нор. Излюбленным грунтом для барсука служит мягкощебенчатый. Из 85 обследованных колоний в мягком грунте расположено 53 колонии, или 62,3% (рис. 2).

Зависимость расположения колонии от экспозиции склонов следующая: на южном склоне — 6 колоний, на северном — 6, западном — 19, восточном — 13, юго-восточном — 10, юго-западном — 12, северо-восточном — 5 и на северо-западном склоне — 14.

Как видно, большинство колоний сконцентрировано на западных и юго-восточных склонах, что связано с направлением господствующих ветров. Направление выходов тоже ориентировано чаще всего на запад и юго-запад.

По станциям колонии барсука распределены следующим образом: буквый лес — 31 колония, или 36,5%; дубовый лес — 30 колоний, или 35,3%, смешанный лес¹ — 20 колоний, или 23,5%, и грабовый лес — 4 колонии, или 4,7%.

Барсук явно предпочитает широколиственные (буковые и дубовые) леса (71,8% колоний) с подлеском из кизила, боярышника и с фруктовыми деревьями. Плоды последних при их созревании составляют важную пищу барсука.

По своим размерам, устройству и назначению колонии барсука различаются сильно. Это хорошо видно из табл. 1, где показано распределение колоний по числу ходов.

Таблица 1

Число выходов	1	2	3	4—5	6—10	11—15	16—20	Всего колоний
Число колоний	16	15	17	17	12	6	2	85

Мелкие колонии (с 1—3 выходами) служат временными, обычно летними убежищами (рис. 3). Для них часто используются естественные укрытия (щели в камнях, дупла и т. п.). Более сложные рытые норы используются для постоянного обитания. На их долю приходится всего четверть общего числа колоний.

3. Питание крымского барсука (*Meles meles tauricus* Ogn).

а) Летнее питание. Крымский барсук всеядный хищник так же, как и другие формы барсука, питающийся в летний период животной пищей (главным образом беспозвоночными), дополняемой плодами и ягодами в период их созревания.

Результаты анализа 100 экскрементов барсука, собранных с 20.V по 17.VIII 1935 г., приводятся в табл. 2.

Таблица 2. Соотношение кормовых групп летом 1935 г. в Крымском заповеднике¹

Виды пищи	Число встреч в %
Млекопитающие — Mammalia	14
Птицы — Aves	9
Брюхоногие моллюски — Gastro- poda	12
Ракообразные — Crustacea	1
Многоножки — Myriapoda	2
Насекомые — Insecta	98
Растительные остатки	56

¹ При разборе экскрементов, за одну встречу принималось наличие норма данной группы в анализируемом образце кала, независимо от количества остатков или его процента в этом образце. Количественное значение оценивалось отметкой — много, мало.

Как видно, в летний период основным кормом барсука служат насекомые, плоды и ягоды. Млекопитающие, птицы и моллюски служат второстепенными кормами. Встречи ракообразных и многоножек случайны.

Приводим видовой состав пищи барсука по тем же данным (табл. 3).

¹ Основные породы в смешанном лесу составляли бук, дуб, граб, ясень, клен.



Рис. 1. Вход в нору барсука в 127-м квартале Крымгосзаповедника



Рис. 2. Колонии барсука в буковом лесу 121-го квартала Чернореченского обхода Крымгосзаповедника

Таблица 3. Летнее питание крымского барсука в 1935 г.

Виды пищи	Встречаемость	Общее число встреч	
		много	мало
Животные			
Ласка — <i>Mustela nivalis</i>	2	—	—
Серая полевка — <i>Microtus arvalis</i>	6	6	—
Лесная мышь и желтогорлая мышь — <i>Apodemus silvaticus</i> и <i>Apodemus flavicollis</i>	4	4	—
Мышевидные — <i>Muridae</i> (ближе не опред.)	2	2	—
Воробьиные — <i>Passeriformes</i> (ближе не опред.)	9	9	—
Жужелица — <i>Sarabus dejcani</i>	81	57	24
Жужелица — » <i>cancellatus</i>	20	—	20
» » <i>sp.</i>	26	4	22
» крымская — <i>Procerus tauricus</i>	15	—	15
» кавказская — » <i>caucasicus</i> (?)	1	—	1
Платизма — <i>Platysma nigrum</i> Schall.	26	—	26
Мертвоед — <i>Silpha carinata</i>	41	8	33
» — » <i>sp.</i>	1	—	1
Олений рог — <i>Lucanus cervus</i>	46	32	14
» — » <i>sp.</i>	1	—	1
Копр — <i>Copris lunaris</i>	1	—	1
Бронзовка — <i>Cetonia sp.</i>	5	—	5
Июньский хрущ — <i>Amphimallon solstitialis</i>	2	2	—
Носорог — <i>Oryctes nasicornis</i> (личинки)	2	1	1
Щелкуны — <i>Elaterridae</i> (ближе не опред.)	1	—	—
Майка — <i>Meloë sp.</i>	1	—	—
Усач — <i>Cerambyx cerdo</i>	8	—	8
» — <i>Morimus lugubris</i>	10	—	10
Древоточец — <i>Prionus coriarius</i>	16	2	14
Саранчевые — <i>Acrididae</i> (ближе не опред.)	6	—	—
Шмели — <i>Bombus sp.</i>	6	1	5
Оса — <i>Vespa sp.</i>	18	7	11
Куколки мух	8	—	8
Моллюски — <i>Mollusca</i> (ближе не опред.)	12	—	—
Ракообразные — <i>Crustacea</i> (ближе не опред.)	1	—	—
Мокрицы — <i>Oniscus sp.</i>	1	—	—
Многоножки — <i>Myriapoda</i> (ближе не опред.)	2	—	2
Растительная пища			
Кизил — <i>Cornus mas</i>	5	—	—
Вишня — <i>Prunus cerasus</i>	8	—	—
Черешня — <i>Prunus avium</i>	4	—	—
Алыча — <i>Prunus divaricata</i>	2	—	—
Крушина слабит. — <i>Rhamnus cathartica</i>	1	—	—
Кизильник белый — <i>Cornus sibirica</i>	8	—	—
Груша обыкновенная — <i>Pirus communis</i>	3	—	—
Груша лохолистная — <i>Pirus elaeagrifolia</i>	1	—	—
Смородина — <i>Ribes sp.</i>	1	—	—
Клубника — <i>Fragaria viridis</i>	1	—	—
Боярышник — <i>Crataegus sp.</i>	1	—	—
Терн — <i>Prunus spinosa</i>	1	—	—
Плоды бука — <i>Fagus silvatica</i>	42	—	—
Корневища пролески — <i>Mercurialis perennis</i>	3	—	—
Корни бука — <i>Fagus silvatica</i>	5	—	—
Слоевница лишайника — <i>Cladonia rangiferina</i>	3	—	—
<i>Ptilium crista castrensis</i>	1	—	—
<i>Thuidium abietinum</i>	2	—	—
<i>Politrichum juniperinum</i>	1	—	—
Мох (ближе не опред.)	10	—	—
Соцветия бука — <i>Fagus silvatica</i>	8	—	—
» граба — <i>Caprinus betulus</i>	3	—	—
» кизила — <i>Cornus mas</i>	1	—	—
Побеги бука — <i>Fagus silvatica</i>	5	—	—

В и д ы п и щ и	Встречаемость	Общее число встреч	
		много	мало
Побеги граба — <i>Carpinus betulus</i>	3	—	—
» кизила — <i>Cornus mas</i>	2	—	—
« таволги — <i>Spiraea sp.</i>	1	—	—
» ирги — <i>Cotoneaster vulgaris</i>	1	—	—
Листья березы бородавчатой — <i>Betula verrucosa</i>	1	—	—
» граба — <i>Carpinus betulus</i>	6	—	—
» бука — <i>Fagus silvatica</i>	19	—	—
Хвоя сосны — <i>Pinus laricio</i>	2	—	—
Листья дуба — <i>Quercus sp.</i>	1	—	—
Листья ивы — <i>Salix sp.</i>	1	—	—
Бодяк — <i>Cirsium sp.</i>	1	—	—
Овсяница — <i>Festuca sp.</i>	2	—	—
Листья (ближе не опред.)	2	—	—
Почки деревьев (ближе не опред.)	1	—	—
Листья алака	2	—	—
» лютика — <i>Ranunculus sp.</i>	2	—	—
» груши обыкновенной — <i>Pirus communis</i>	1	—	—

Табл. 2 и 3 показывают, что по числу встреч в летнем питании барсука явно преобладают насекомые (98%) и растения (56%).

Встречи позвоночных в сравнении с этими группами реже и занимают лишь 23%. Среди остатков позвоночных первое место занимают млекопитающие (грызуны) — 14%, затем птицы (птены воробьиных) — 9%. Обе группы служат подсобным, а иногда и случайным кормом барсука, на что указывает процент их встреч в экскрементах (ласка — 2%, полевки 6%, мыши — 4%).

Кроме перечисленных кормов по собранным нами сведениям, барсук поедает также молодых зайчат, изредка яйца птиц, ежей, земноводных, пресмыкающихся и в большом количестве виноград, кукурузу, тыкву, падаль и пр.

Среди остатков насекомых первое место занимают жуки, встреченные в 97% экскрементов, затем идут перепончатокрылые — в 23%, двукрылые — в 8%, наконец, прямокрылые — в 6% экскрементов.

Среди жуков наиболее часты жужелицы (90%), усачи (47%) и мертведы (42%), т. е. крупные и средние по размерам жуки, живущие в лесу.

Остатки растительной пищи в экскрементах представлены обильно. Они могут быть разбиты на 7 групп по различному значению в питании барсука:

I. Сочные плоды (точнее их косточки)	24%
II. Сухие плоды	42%
III. Корневища	8%
IV. Мхи и лишайники	12%
V. Части соцветий	11%
VI. Веточки	9%
VII. Листья	28%

Первая группа растительной пищи имеет, несомненно, весьма важное значение для барсука. Значение второй группы, особенно в летний период, меньшее. Оно возрастает лишь к зиме. Остальные же, по видимому, являются случайной механической примесью, захватываемой при поедании корма.

Обращаясь к сравнению наших данных с данными о питании северного барсука (*Meles meles meles* L.) (В. П. Теплов и И. В. Жарков, 1932), приведем табл. 4, куда включены и данные Емельяновой, студентки Мос-

ковского пушного института, работавшей в 1935 г. в Крымском заповеднике в зонах, расположенных ниже нашего места работы.

Таблица 4. Сравнительная таблица по питанию крымского барсука (*Meles meles tauricus* Ogn.) и северного барсука (*Meles meles meles* L.)

Виды пищи	<i>Meles meles tauricus</i> (Крымский заповедник)		<i>Meles meles meles</i> (Татарская республика)
	наши данные	данные Емельяновой	данные Теплова и Жаркова
Млекопитающие — Mammalia	14	12,3	54,2
Птицы — Aves	9	11,4	2,3
Пресмыкающиеся — Reptilia	—	4,7	0,6
Земноводные — Amphibia	—	26,6	3,4
Брюхоногие — Gastropoda	12	11,4	—
Ракообразные — Crustacea	1	—	—
Многоножки — Myriapoda	2	—	—
Насекомые — Insecta	98	95,2	76,8
Растительные остатки	56	53,8	28,3

Питание барсука в Крыму и Татарской АССР различается довольно заметно. Обращает внимание вчетверо большая встречаемость в пище *Meles meles meles* L. млекопитающих. Это может объясняться двумя причинами: относительной бедностью крупных насекомых в Татарской республике или временным обилием там мелких грызунов. Обе причины вероятны в равной степени, так как в год наших работ в Крымском заповеднике было очень мало грызунов. С этим же, повидимому, связан и большой процент встреч птиц у крымского барсука, тогда как в Татарской республике они занимают всего 2,3%.

Отличается и питание барсука, обитающего на различной высоте. Так, в данных, собранных Емельяновой, в большом проценте присутствуют земноводные и рептилии. Естественно, что в материале из верхних зон эти классы отсутствуют, так как в этих местах они редки. *Gastropoda* встречались как в моих данных, так и в данных Емельяновой одинаково часто. В материале из Татарской республики они отсутствовали. Насекомые в пище обеих форм барсука (*Meles meles meles* L. и *Meles meles tauricus* Ogn.) встречаются одинаково часто, что и следовало ожидать в отношении основного корма барсуков в летний период.

Значительно меньше количество растительных кормов характеризует питание северного барсука. Это и лишний раз подтверждает значение обилия млекопитающих, при котором барсук меньше уделяет внимания другим кормам. Кроме того, следует указать, что флора Крымского заповедника и вообще Крыма богаче ягодами и плодами, чем флора Татарской АССР.

б) **З и м н е е п и т а н и е.** В литературе нет данных о зимнем питании северных барсуков, так как они впадают в спячку. У крымского барсука, ведущего и зимой активную жизнь, зимнее питание я наблюдал в период с 10.I по 20.II 1936 г.

Очень теплая первая половина зимы 1936 г. была необычной для Крыма. Такая зима была здесь только в 1915 г., тогда как остальные годы отлича-

лись более низкой температурой этого периода. Начиная со второй половины зимы, выпало много снега, что усложнило добычу пищи почти для всех животных. По нашим наблюдениям, вследствие этого барсуки были вынуждены увеличить районы своих охот, выходя в приайлинские альпийские луга и криволесье.

Приводим список кормов барсука в зимний период по данным анализа 48 экскрементов (табл. 5).

Таблица 5. Зимнее питание крымского барсука в 1936 г.

В и д ы п и щ и	Число встреч	%
Ж и в о т н ы е		
Жужелицы — Carabidae	12	25
Личинки жужелиц	26	54,2
Долгоносики — Curculionidae	10	20,8
Мертвоеды — Silphidae	12	25
Коконы — Tenthredinidae (ближе не опред.) . .	17	35,4
Моллюски — Mollusca	39	81,2
Сегменты кивсяка — Diplopoda	12	25
Земляные черви	31	64,6
Р а с т е н и я		
Сочные плоды (косточки)		
Кизил — Cornus mas	17	35,4
Груша лохолистая — Pirus elaeagrifolia	13	27
Боярышник (семена и листья) — Crataegus sp. . .	21	43,7
С у х и е п л о д ы		
Плоды бука — Fagus silvatica	48	100
Жолуди — Quercus sp.	38	79,1
Граб (семена и летучки) — Caprinus betulus . . .	15	31,2
Клен (летучки) — Acer sp.	20	41,4
Липа (летучки) — Tilia sp.	21	43,7
К о р н е в и щ а		
Зубянка (стебли) — Dentaria quinquefolia . . .	42	87,5
» (корневища) » » . . .	27	56,2
М х и и л и ш а й н и к и		
Мох (ближе не опред.)	13	27
Хвоя сосны — Pinus sp.	7	14,5
Г р и б ы		
Грибы (ближе не опред.)	12	25

Из табл. 5 видно, что в зимнем питании барсука явно преобладают сухие плоды (буковые орешки — 100%, жолуди — 79%), корневища и стебли зубянки (87,5%) и моллюски (81,2%). Процент встреч насекомых сильно снижен по сравнению с двумя вышеуказанными группами. Позвоночные вообще не найдены, что следует, очевидно, объяснить их малочисленностью в природе. В зимнем питании появились черви, отсутствовавшие летом.

4. С п я ч к а б а р с у к о в

Н. Я. Динник (1915) указывает, что «...в более или менее холодных местностях Кавказа, например в Ставропольской, Кубанской губ., и везде на довольно высоких горах барсуки на зиму засыпают».

И.И. Пузанов (1927) замечает, что у крымских барсуков зимой спячки не наблюдалось. Это подтвердили и наши регулярные наблюдения, произведенные в течение полутора месяцев (с 10.I по 20.II 1936 г.) за 5 колониями, расположенными в Чернореченском обходе на высоте приблизительно от 500 до 700 м. Ежедневно регистрировалось по следам число выходов барсуков из нор. Кроме того, маршрутным путем был установлен суточный ход или суточный «охотничий участок» барсука. В период наблюдений установлены почти ежедневные выходы барсуков из нор, что указывает на отсутствие у них в Крыму спячки. Лишь в морозные дни при глубоком снеге они не выходят из нор (рис. 4).

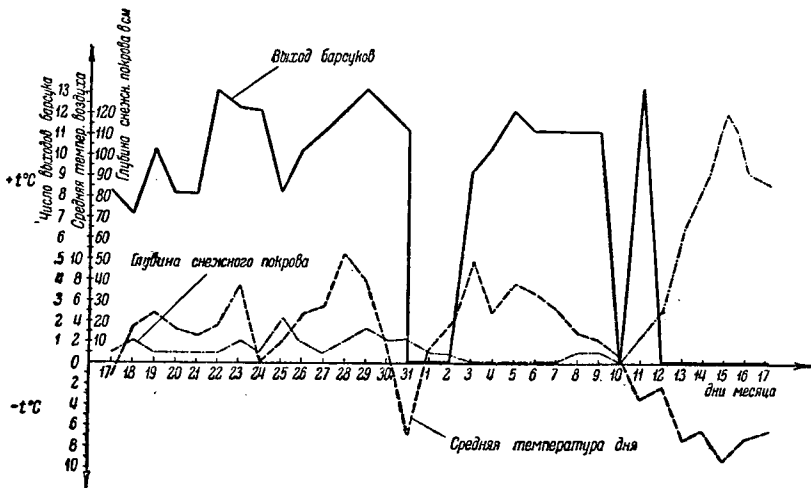


Рис. 4. Кривые выходов барсуков в зависимости от температуры воздуха, почвы и глубины снежного покрова в Крымгосзаповеднике за январь-февраль 1936 г.

Результаты наблюдений представлены на диаграмме (рис. 4), где показано изменение активности барсуков в сопоставлении с ходом температуры воздуха и величиной снегового покрова.

Как показывает эта диаграмма, барсуки бодрствуют в наиболее суровый период зимы.

В течение 15 дней января (с 1.I по 15.I) в пяти колониях отмечено 142 выхода. В день наблюдалось выходов минимум 7, максимум — 13. В среднем за день наблюдалось 9,5 выхода. В первой половине февраля (17 дней) активность несколько упала и отмечено 88 выходов (минимум 0, максимум 13, в среднем 5,3 выхода за сутки). Падение активности объясняется тем, что январь был более теплым, чем февраль. Наконец, отсутствие выходов барсуков с 12.II по 17.II зависело от больших снегопадов, — снеговой покров в это время достиг 80—115 см, а местами и более.

Погода как экологический фактор весьма сильно влияет на активность барсуков в зимний период, что ясно видно на рис. 4. Кривая числа выходов барсука очень хорошо совпадает с изменениями температуры воздуха и глубины снежного покрова. Чем меньше снежный покров, тем легче барсук добывает себе пищу, а поэтому чаще выходит на поверхность (рис. 5).

Наблюдения, проведенные одновременно с вышеописанными в Косинском (высота 300—500 м), Чернореченском (500—700 м) и Алабачском обходах с суровым яйлинским климатом (от 800 до 1400—1500 м высоты), показали, что настоящей спячки нет нигде.

Таблица 6. Суточный охотничий участок

Число и месяц	Стация	Длина суток, охотн. слѣд, м	Колличество копок	Места копок							Средняя температура воздуха, в °С	Глубина снежного покрова в обследованном маршруте, см	
				под валожком	под листьями	под корнями деревьев	под снегом	в земле	под стволом бука	под дуплом			
46. I	Буково-дубов. лес	800	7	2	5	—	—	—	—	—	—	0,6	15
24. I	Границы букового леса	400	3	—	3	—	—	—	—	—	—	0,0	15
24. I	Смешанный лес	4600	45	—	15	—	—	—	—	—	—	2,7	20
4. II	Буковый	800	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40
21. I	Буково-грабов. лес.	4350	5	3	2	—	—	—	—	—	—	—	15
17. I	Буково-дубов.	4500	12	—	12	—	—	—	—	—	—	—	15
11. II	Смешанный	600	10	1	2	—	2	—	—	—	—	—	20
8. II	»	400	15	—	15	—	—	—	—	—	—	—	15
25. I	»	4200	3	1	2	—	—	—	—	—	—	—	25
25. I	Буковый	4500	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20
23. I	Смешанный	4050	5	1	1	—	—	—	—	—	—	—	20
15. I	Буковый	1400	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	20
29. I	»	600	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25
21. I	Дубовый	750	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25
4. II	Буковый	800	11	4	3	—	—	—	—	—	—	—	30
24. I	Смешанный	800	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25
29. I	Буковый	1000	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	30
31. I	Дубово-буков.	800	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15
20. II	Смешанный	400	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20
В среднем		934,2	5,3	0,7	3,2	0,5	0,1	0,5	0,1	0,1	0,1	—	—

В первом участке (Коссе) зимы со снегом не бывает, и в местных дубравах барсуки бродят свободно целую зиму, легко добывая себе пищу. В последних двух районах, сходных между собой, снег выпадает регулярно, и его покров достигает глубины 50—70 см и более, но и в этих участках барсуки бодрствуют, хотя выходят из нор реже, чем внизу. В Чернореченском обходе барсуки не залегают в норе даже на короткие промежутки (2—5 дней), как это имеет место в Алабачском.

5. Суточные циклы активности

Летний суточный цикл барсука изучен в двух различных участках, отличающихся высотой: Алабач — 800—1500 м и Черная речка — 500—700 м.

Наблюдения на Черной речке (9.VI и 10.VII 1935 г.) показали, что часов до 13—15 барсук обычно находится в норе или вблизи нее во временном убежище. Часов в 15—16 барсук выходит из норы или временного убежища и первое время пасется невдалеке от них, обычно около ручьев и рек. Около 20—21 часа уходит на охоту дальше, иногда раза 2—3 в течение ночи возвращается в нору. Оканчивает охоту и залегает спать, примерно, в 7—8 час. утра.

Сходные же результаты получены и для Алабачского участка.

Неудачная ночная охота заставляет барсука бродить весь день. Случаи дневной охоты наблюдались нами и лесными сторожами заповедника неоднократно.

Приведенные наблюдения показывают, что крымский барсук не вполне ночное животное. Он еще засветло начинает охоту, а иногда бодрствует целый день.

Зимний суточный цикл мало отличается от летнего. Его характер в основном определяется величиной снежного покрова, от которого зависит возможность добывания пищи. Как мы видели, при глубоком и особенно твердом снеговом покрове барсуки из нор не выходят из-за невозможности найти и извлечь пищу из-под слоя снега.

Зимний суточный цикл прослежен нами на Алабаче 9—10.II. 1936 (высота 1250 м) и был следующим: 1) с 10—11 час. до 15 час. лежал в норе; 2) с 15 час. до 18—19 час. пасся около колонии (в радиусе в 100 м), 3) с 19 час. до 3 час. ночи был на ночной охоте в буково-дубовом лесу; 4) после 3 час. возвратился в нору, находился там до 6—7 час., после чего бродил в окрестности колонии и, наконец, вернулся в колонию.

6. Суточный охотничий участок

Зимой по следам мы имели возможность определить величину дневного охотничьего участка, что очень важно для установления распределения и плотности населения барсука.

Суточный охотничий участок может резко колебаться в зависимости от состава и обилия пищи в месте обитания барсуков. Судя по опросным данным и нашим наблюдениям, охотничий участок барсука равен в диаметре 0,5—1 км, изредка увеличиваясь до 5—6 км.

Ниже мы приводим данные по учету длины суточного охотничьего хода в различных местах (Алабачский, Чернореченский обходы). При троплении следов нами также учитывалось количество «копок», т. е. мест остановок барсука, искавшего пищу (табл. 6).

Как видно из табл. 6, охотничьи участки барсуков зимой, главным образом, приурочены к буково-дубовым лесам, так как плоды этих деревьев обильны здесь под опавшими листьями и служат основным кормом зверя. Поэтому не случайно, что барсуки копают чаще всего под кронами дубов и буков.

Влияние глубины снежного покрова можно проиллюстрировать табл. 7.

При увеличении глубины снежного покрова убывает число копок и несколько уменьшается общая длина суточного хода.

Таблица 7

Глубина снежного покрова, см	Количество маршрутов	Средняя длина суточного хода, м	Число копок на суточном ходе
10—15	9	855,5	6,0
20	5	1180,0	5,6
25—30	5	830	3,8

7. В ы в о д ы

Подытоживая работу, можно установить следующие положения:

1. В Крыму и, в частности, в заповеднике барсук безусловно полезен уничтожением вредных насекомых.

2. Вред, наносимый им охотничьему и сельскому хозяйству поеданием молодых промысловых зверей, птиц и полезных насекомых, незначителен.

3. Питаясь летом, главным образом, насекомыми, а зимой растительной пищей (жолудями, орехами бука, различными кореньями и пр.), он не приносит ущерба и лесному хозяйству.

4. По образу жизни крымский барсук полудневное-полуночное животное, активное в течение круглого года. Длина его суточного охотничьего хода зимой колеблется от 300 до 2000 м, составляя в среднем около 1 км.

ЛИТЕРАТУРА

1. Антипов-Каратаев Н. И. и Прасолов Л. И., Сб. по изуч. заповедников, 1932. — 2. Богданов М. Н., Птицы и звери черноземной полосы, СПб., 1874. — 3. Бихнер Е. А., Млекопитающие (по Брему и другим источникам), СПб., 1902. — 4. Барановская Т. Н. и Колосов А. М., Зоол. журн., XIV, в. 3, 1935. — 5. Брем, Животный мир, XII, 1920. — 6. Вульф, Растительность Крыма, Крымгосиздат, 1927. — 7. Динник Н. Я., Звери Кавказа, II, Тифлис, 1914. — 8. Lönnberg E., Ark. Zool., Stockholm, 19 A. no 26, 1928. — 9. Кесслер К. Ф., Позвоночные Киевского округа. СПб., 1851. — 10. Колосов А. М., Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, XIV, (4), М., 1935. — 11. Middleton A., Animal Ecology, v. 4, № 2, 1935. — 12. Огнев С. И., Звери СССР и прилежащих стран, II, М., 1931. — 13. Огнев С. И. и Воробьев, Позвоночные Воронежской губ., М., 1923. — 14. Пузанов И. И., Тр. по изуч. заповедников, 1931. — 15. Он же, Крымская охота, Крымгосиздат, № 2, 1932. — 16. Он же, Фауна Крыма, Крымгосиздат, 1927. — 17. Поплавская Г. И., Материалы по изучению растительности Крымского государственного заповедника, М., 1925. — 18. Она же, Журнал Русского ботанич. о-ва, LI, 1930. — 19. Сатуини К. А., Млекопитающие Кавказского края, т. 1, Тифлис, 1915. — 20. Троицкий Н. Д., Ботанич. журн. СССР, № 5, 1934. — 21. Теплов В. П. и Жарков И. В., Работы Волжско-камской охот. пром. биостанции, в. II, Казань, 1932. — 22. Юргенсон П. Б., Барсук, серия Пушные звери СССР, М., 1932.

THE NUTRITION AND SEASONAL PECULIARITIES IN THE MODE
OF LIFE OF THE CRIMEAN BADGER (MELES MELES TAURICUS
OGN.)

By S. G. Algulian

Laboratory of Vertebrate Zoology, Institute of Zoology, University of Moscow

Summary

The habits of the Crimean badger (*Meles meles tauricus* Ogn.) have thus far received but a very insufficient and fragmentary study.

The present work carried out in the Crimean State Reservation (Crimean ASSR) in the summer of 1935 and in the winter of 1936, made it possible to acquire some knowledge concerning the nutrition and certain peculiarities of the southern badger's mode of life.

It was established that in summer the badger fed chiefly on large insects and fruits of wild fruit-trees, while in winter its food consisted for the most part of acorns, beech-tree seeds and cornelian cherries.

In eating a great number of insects, and fruits the southern badger differs from the northern one which feeds to a considerable extent on vertebrates.

The Crimean badger does not fall into dormancy, remaining active all winter long. At low temperatures and in case of a deep snow-cover it is almost never seen to leave its burrow. In winter the diameter of the badger's hunting area is approximately 0,5—1 km.

НОВЫЙ ТИП ТРАЛА ДЛЯ ЛОВЛИ ПРИДОННЫХ ПЛАНКТИЧЕСКИХ ОРГАНИЗМОВ

Т. С. Расс

Всесоюзный институт морского рыбного хозяйства и океанографии

Придонные слои воды представляют собой среду обитания ряда организмов, имеющих существенное значение в жизни моря. Таковыми, в первую очередь, являются многие Schizopoda, держащиеся у дна в дневные часы, многие Amphipoda и Cumacea, а также полупелагические икринки сельдевых (роды *Caspialosa* и *Alosa*) и придонные личинки и мальки ряда рыб (*Clupeidae*, *Pleuronectidae* — вскоре после метаморфоза и др.).

Проблема лова придонных планктических организмов до настоящего времени не является вполне разрешенной. Ни одно из существующих орудий лова планктических объектов не облавливает придонные слои воды с достаточной эффективностью. Ловы планктонными сетками обычно не затрагивают 1—2 м над дном, в тех же случаях, когда лов начинается от самого дна, подвижные элементы планктона распугиваются сеткой в момент ее опускания. Ловы дночерпателем приносят почти исключительно представителей донной ин- и эпифауны, не захватывая подвижных бенто-пелагических организмов.

С успехом применяемые для ловов крупных донных объектов трал Сигсби, бим-трал и оттер-трал не годятся для ловов придонных планктеров, так как их нижний край тащится по дну, захватывая грунт, что делает невозможным постройку этих орудий из мелкоячеистых тканей.

Совершенно очевидно, что нижний край орудия, облавливающего бенто-пелагических планктеров, должен итти на некоторой высоте над дном с тем, чтобы указанное орудие лова не набирало грунта. Этот принцип и использован в применявшихся до сих пор для лова придонных планктеров орудиях, как то: трал Остроумова (салазочный), трал Расселла (Russell, 1928), трал Новикова (Суворов, 1907).

Однако эти орудия либо не приспособлены для лова на глубине (трал Новикова), либо по условиям конструкции не имеют крыльев и навеса (сквера), вследствие чего большинство подвижных бенто-планктических объектов от них ускользает.

Сконструированный нами трал имеет крылья и навес (сквер), сохраняя в то же время правильную ориентировку при посадке на дно.

Край зева у него приподнят над дном благодаря наличию вращающейся трубы, подобно имеющейся у трала Новикова, крепление которой, однако, несколько отлично от крепления трубы у трала Новикова; площадь зева трала равна 3 тыс. см²; сетью (мешком) для трала может служить сетной конус обычной стандартной икринной сетки (Расс, 1939).

Трал состоит из следующих частей: 1) основная рама, 2) башмаки, 3) бим и 4) сеть трала.

1. Основная рама трала (рис. 1) сделана из полосового железа 30×6 мм и 3,5-дюймовой газовой трубы. Внутренние размеры рамы: длина 95 см, ширина 32 см, длина ножек, через которые проходит ось трубы (внутренняя), 87 мм. Длина трубы 928 мм. Бока рамы несут по

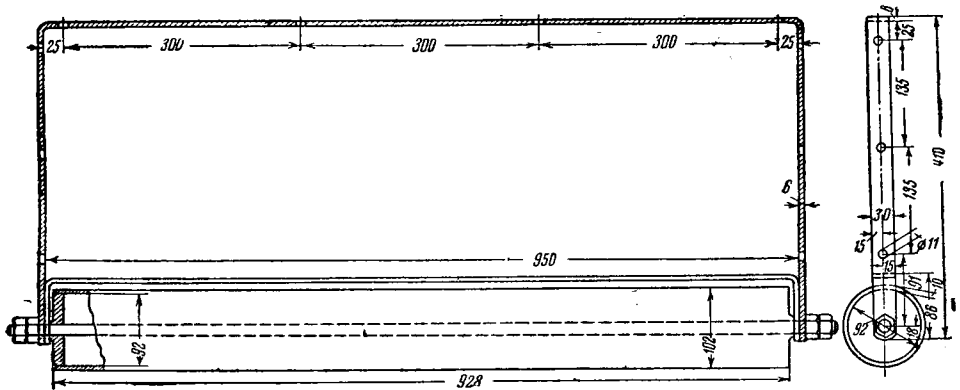


Рис. 1. Основная рама малькового бим-трала; вид спереди и сбоку
Fig. 1. Main Frame of the new Young-fish Beam-trawl; front and side views

три отверстия, служащие для скрепления рамы с перекладинами башмаков трала; одно в середине бока и по одному по краям, отступя 25 мм от внутреннего края рамы. Верхняя сторона рамы несет четыре отверстия, крайние из которых расположены отступя 25 мм от внутренних краев рамы, два средних на расстоянии 300 мм от крайних и друг от друга. Диаметр всех отверстий основной рамы равен 11 мм.

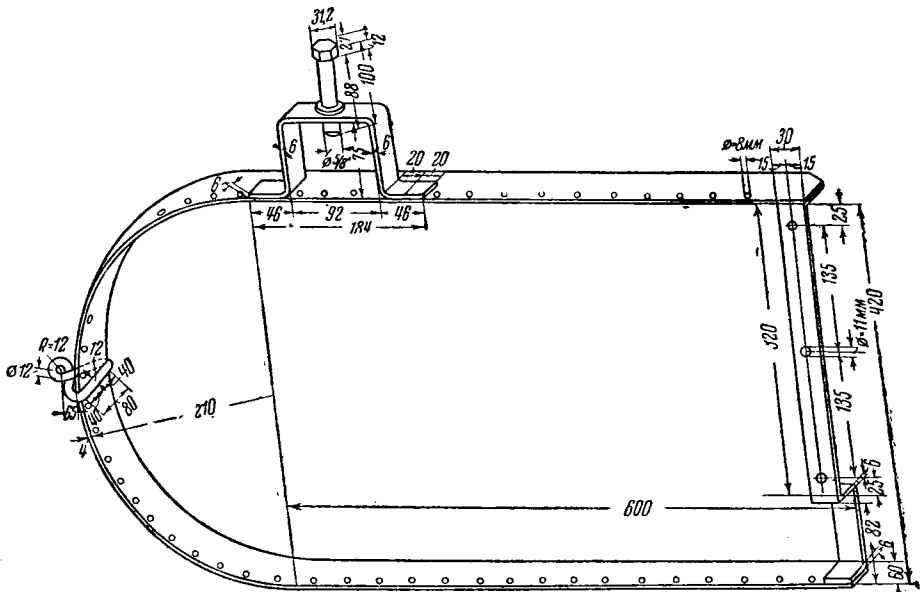


Рис. 2. Башмак малькового бим-трала (правый); вид сбоку в перспективе
Fig. 2. Trawl-head of the new Young-fish Beam-trawl (right), side view

2. Башмаки трала (рис. 2) представляют собой полоза из дугообразно изогнутого полосового железа 80×4 мм. Задний край их укреплен S-образно изогнутой перекладкой полосового железа 30×6 мм. Сверху полоза несут скобу с болтом 16 мм толщины для укрепления

бима. По передней дуге полоза ходит «восьмерка» (петля) из круглого 15-миллиметрового железа. Высота полоза равна 420 мм. Дуга начинается отступя 600 мм от конца полоза. По внутреннему краю вдоль всего полоза идут отверстия диаметром по 8 мм на расстоянии 30 мм друг от друга.

Концы S-образной перекладки приклепываются или привариваются к верхнему и нижним концам полоза. Верхняя часть перекладки имеет по внутреннему краю длину 320 мм и несет три отверстия, диаметром 11 мм, для скрепления с боковой стороной основной рамы. Нижняя часть перекладки выгнута и образует уступ глубиной 60 и длиной 100 мм.

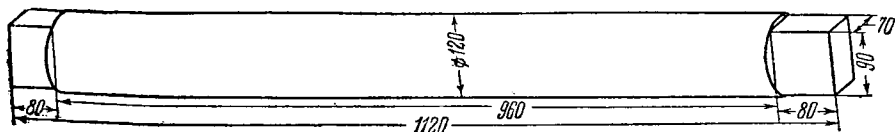


Рис. 3. Бим, вид в перспективе

Fig. 3. Beam

Башмаки затягиваются куском 10—15-миллиметровой дели, края которой пришиваются к краю полоза через отверстия по его внутреннему краю. В передней части дуги полоза край дели не пришивается (рис. 2) для обеспечения подвижности «восьмерки» (петли).

3. Б и м (рис. 3) представляет собой круглое бревно с четырехгранными концами. Вся длина бима 112 см. Длина четырехгранных концов 8 см, ширина их 10 см и высота 7,5 см. Диаметр круглой части бима 12 см.

4. С е т ь т р а л а состоит из рамы (рис. 4), сетного конуса, верхнего и нижнего фартуков и стакана. Рама сети сделана из круглого 8—10-миллиметрового железа и имеет форму прямоугольника длиной 95 и шириной 32 см (размеры внутренние). Сетной конус представляет собой стандартную икряную сеть (Расс, 1939), сделанную из шелкового газа № 12 (12 ячеек в 1 см), с длиной бока 300 см, с холщевой надставкой, раскидывающейся на 8 лопастей, что позволяет удобно одевать сеть на раму, и пояском для прикрепления растяжек на расстоянии $\frac{1}{3}$ длины бока. Вдоль боков конуса от рамы до стакана идут 4 веревочные оттяжки, к которым сверху и снизу крепятся полотнища фартуков.

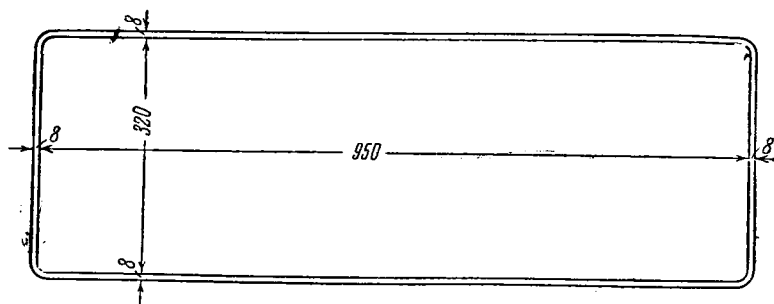


Рис. 4. Рама сети малькового бим-трава

Fig. 4. Frame of the net of the new Young-fish Beam-trawl

Фартуки сети представлены двумя прямоугольными полотнищами размером 320×100 см из холста или грубой дели. Передний край фартуков привязывается к раме, середина крепится к оттяжкам, края связываются друг с другом 3—4 парами веревочных завязок.

Рис. 5 показывает вид собранного трава. Сборка трава производится следующим порядком. Концы бима вставляются в верхние скобы башма-

ков и закрепляются там болтами. Бока основной рамы скрепляются с перекладинами башмаков болтами и гайками или толстой проволокой. Пространство между бимом и верхними краями башмаков между основной рамы обтягивается 5—10 миллиметровой делью, образующей сквер трала. Собранный сет трала прикрепляется четырьмя чекелями (скобами) или просто привязывается к основной раме.

Спуск трала производится на малом ходу судна. Вначале выбрасывается за борт конец сети трала с стаканом, оттягиваемый водой кзади, затем спускается весь трал. Троса вытравливается 2,5—4¹ глубины, пока трал не будет ползти по дну.

На вязких илах рекомендуется вытравливать меньше троса или же подвязывать к башмакам трала палку с бочонками (предложено Я. А. Бирштейном) во избежание захватывания большого количества ила.

Работа трала может быть оценена при сравнении его улова с уловом одновременно работавшей в верхних слоях икряной сетки, сделанной из того же материала, что и сеть трала. Несмотря на то, что трал тянули только 5 мин., а икряную сетку 10 мин., приводимая таблица показывает большую уловистость трала для придонных животных.

В навигацию 1935 г. трал был испытан в северной части Каспийского моря. Испытания дали хорошие результаты и к осени 1935 г. на Северном Каспии работало 9 мальковых бим-тралов.

В результате произведенных работ удалось впервые составить карты количественного распределения икринок *Caspialosa caspia*, установив места и условия ее размножения (Перцева, 1938), а также удалось составить карты количественного распределения *Schizopoda* в Северном Каспии (Задульская).

В последние годы мальковые бим-тралы с успехом применялись также в Баренцевом море.

Применение малькового бим-трала для сборов придонного планкто-бентоса рекомендовано Л. А. Зенкевичем (1937).

Для работ с малых судов на реках и в ильменях можно использовать малую модель малькового бим-трала (Расс, 1939), с успехом применявшуюся в дельте Волги и в ее среднем течении, на Днепре, на Амуре и в Азовском море.

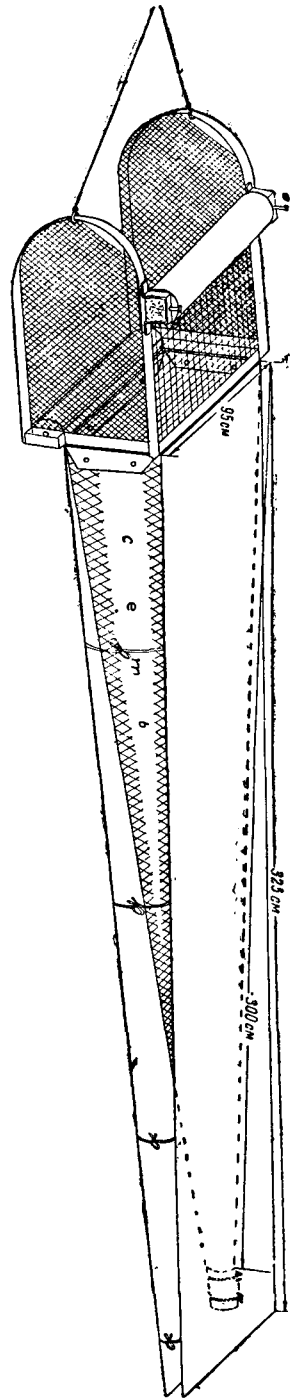


Рис. 5. Мальковый бим-трал в собранном виде
Fig. 5. Mounted Young-fish Beam-trawl

¹ На мелководьях иногда больше.

Таблица 1. Сравнение уловов малькового бим-трала и икряной сетки

№ станции и время	Орудие лова	Длительность лова, мин.	Улов в экз.	
			икринки Caspiatlosa	Mysidae
Эксп. судно «Почин»				
1-й рейс, ст. 19, 15.VI.1935; глубина 2,8 м	Икряная сеть Мальковый бим-трал	10	1	Отсутствуют
		10	1050	»
2-й рейс, ст. 24, 15.V.1935, 12 ч. дня; глубина 24 м	Икряная сеть Мальковый бим-трал	10	—	»
		5	—	4290 экз. (<i>Metamysis trauchi</i> , <i>Paramysis baeri</i> , <i>P. bacuensis</i>); вес 28,05 г

ЛИТЕРАТУРА

1. Задульская Е., Количественное распределение Mysidae в Северном Каспии, рукопись, Зоол. ин-т МГУ. — 2. Зенкевич Л., Зоол. журн., XVI, в. 5, 1937. — 3. Перцева Т., Рыбное хоз-во, № 7, 1938. — 4. Расс Т., Инструкция по сбору икринок и мальков рыб, ВНИРО, Пищепромиздат, 1939. — 5. Russell F., J. Mar. Biol. Ass., XV, 1928. — 6. Суворов Е., Вестн. рыбпром., XXII, 1907.

A NEW TRAWL FOR CATCHING MESO-PLANKTON NEAR THE BOTTOM

By Theodor S. Rass

Institute of Marine Fisheries and Oceanography

Summary

Our trawl represents a Young-fish Beam trawl and is supplied with wings and a square. It is intended for the sampling of moving benthoplankton organisms: schizopods, fish-larvae etc., which escape usually from other fishing gear.

The trawl consists of the following parts: 1. Frame (main frame); 2. Trawl heads; 3. Beam; 4. Trawl net.

1. The frame of the trawl (Fig. 1) is made of band iron 30 by 6 mm, and of a $3\frac{1}{2}$ " gas tube; dimensions of the frame (inside length — 95 cm; width — 32 cm, length of legs, through which the tube axis is passed — 87 mm. Length of tube — 928 mm. The sides of the frame have three holes, through which the frame is bolted to the cross bars of the trawl heads: one in the middle of the frame, and one at each end, at a distance of 25 mm from the inner edge of the frame. The upper part of the frame is provided with four holes those at the extreme end are 25 mm. distant from the inner edges of the frame, the two middle ones are 300 mm distance from each other. The diameter of all the holes in the main frame is 11 mm.

2. The trawl heads (Fig. 2) are special arched runners made of curved band-iron 80 by 4 mm. Their back part is strengthened by a gooseneck iron cross band of 30×6 mm. On the top, the trawl-heads are provided with a socket for holding the beam. Along the front curve of the runners moves a loop from 15 mm rod-iron. The height of the runners is 420 mm. The bow is 600 mm distant from the end of the runners. The inner edge

of the runners is provided with holes 8 mm in diameter, at a distance from one another of 30 mm.

The ends of the gooseneck crossbar are welded to the upper and lower ends of the runners. The upper part of the crossbar is 320 mm in length (along the inner edge), and is provided with three holes of 11 mm in diameter for bolting with the side of the main frame. The lower part of the crossbar is bent, forming a step 60 mm deep and 100 mm long.

On the trawl heads a net piece (with the mesh 10—15 mm) is stretched, the border of which is fixed on the edge of the runners by means of holes in the inner rim. In the front part of the runners bow the edge of net-piece remains unfastened to ensure the movability of the rod-iron loop.

3. The beam (Fig. 3) is a round timber bar with tetrahedral ends. The length of the whole beam is 112 cm. The length of the tetrahedral ends — 8 cm; width — 10, height — $7\frac{1}{2}$ cm. Diameter of the round part of the beam — 12 cm.

4. The trawl net consists of a rectangular frame, conical bag, two loose canvas pieces, an upper and a lower one, and a brass bucket. The frame of the net (Fig. 4) is made of a 8—10 mm rod-iron; the frame is 95 cm in length and 32 cm in width (on the inside). The net bag is represented by our standard Egg-Net (4) of silk gauze, 12 meshes to 1 cm¹ the side of which is 300 cm in length with a burlap edge, unfolding into 8 flaps (this enabling to fasten easily the net to the frame) and a girdle, to attach the strings at a distance of one-third of the whole length of the side. Along the sides of the conical bag, from the frame to the bucket, there are four ropes, to which the loose canvas pieces are attached at top and bottom.

These canvas pieces are rectangular, 320×100 mm. The front end is attached to the framing, the middle part to the ropes, the edged are fastened to one another by 3—4 pairs of strings.

Fig. 5 shows the mounted trawl. The mounting of the trawl is made in the following way: the ends of the beam are inserted into the upper sockets of the trawl-heads and bolted. The sides of the main frame are fastened to the crossbars of the heads by means of bolts and nuts or by thick wire. The space between the beam and the upper edges of the heads and the main frame is covered with the net-piece (mesh 5—10 mm), forming the square of the trawl. The assembled trawl net is attached by 4 clamps or simply by strings to the main frame.

The trawling is carried on from the vessel, sailing at slow speed. The end of the trawl net, with the bucket is first lowered overboard, the end of the net being dragged backwards by the water then the whole trawl is let down. The cable is delivered to a length of $2\frac{1}{2}$ — 4 times that of the depth, until the trawl is dragging along the bottom.

Our trawl was tested in the Caspian Sea and in the Barents Sea. The results were satisfactory on hard and semi-hard grounds.

¹ It is preferable to use a stramin net.

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

	<i>Стр.</i>		<i>Page</i>
Гаузе Г. Ф., Исследования по естественному отбору простейших. IV. Наблюдения над стабилизирующим отбором в культурах солонатоводных инфузорий рода <i>Euplotes</i>	363	Gause G. F., Studies on Natural Selection in Protozoa. IV. Observations on stabilizing selection in cultures of infusoria of the genus <i>Euplotes</i> inhabiting saline waters .	378
Слепцов М. М., О приспособлениях к плаванию ластоногих	379	Sleptsov M. M., On the Adaptations to Swimming in the Pinnipeds	386
Стрельников И. Д., Значение теплопродукции при движении и под действием солнечной радиации в экологии дневных высокогорных насекомых	387	Strelnikov I. D., Muscular Heat Production, Solar Radiation and the Ecology of High Mountain Diurnal Insects	405
Граевский Э. Я., К вопросу о холодостойкости пресноводных животных	407	Graevsky E. J., A Contribution to the Problem of Cold-Hardiness in Fresh-Water Animals	421
Синева М. В., Некоторые наблюдения над влиянием температуры на рост и размножение <i>Protocleipsis maculosa</i> Rathke, 1862	422	Synewa M. W., Quelques observations sur l'influence de la température sur la croissance et la reproduction chez <i>Protocleipsis maculosa</i>	426
Гуцевич А. В., Материалы по изучению кровососущих двукрылых (гнуса) Североусурийской тайги	428	Gutsevich A. V., Some Data on the Study of Blood-Sucking Diptera of the North-Ussuri District	444
Олсуфьев Н. Г., Двойственный характер питания и половой цикл у самок слепней (<i>Diptera</i> , <i>Tabanidae</i>)	445	Olsufiev N. G., The Double Character of Nutrition and the Sexual Cycle in the Females of Horse-Flies (<i>Diptera</i> , <i>Tabanidae</i>)	454
Крыжановский С. Г., О значении размеров поверхности желточного мешка яиц костистых рыб для органогенеза	456	Kryzhanovsky S. G., The Yolk-Sac Surface of Teleostean Eggs and Organogenesis	470
Ивлев В. С., Влияние солености на оплодотворение и развитие икры некоторых каспийских полупроходных рыб	471	Ivlev V. S., The Effect of Salinity on the Fertilization and Development of Eggs of some Caspian Semi-Anadromous Fishes	478
Деметьев Г. П., Линька соколов	479	Dementiev G. P., Sur la mue de certaines espèces du genre <i>Falcon</i> (<i>Falco</i> Linnaeus)	488
Компаниец А. Г., Опыт учета гнездовой орнитофауны методом пробных площадей	491	Kompaniez A. G., Ein Versuch der Feststellung der Brutstätten der Ornithofauna mit Hilfe einer Methode von Stichprobenflächen	497
Алгульян С. Г., Питание и сезонные особенности образа жизни крымского барсука (<i>Meles meles tauricus</i> Ogn.)	499	Algulian S. G., The Nutrition and Seasonal Peculiarities in the Mode of Life of the Crimean Badger (<i>Meles meles tauricus</i> Ogn.)	509
Расс Т. С., Новый тип трала для ловли придонных планктических организмов	510	Rass Theodor S., A New Trawl for Catching Meso-Plankton near the Bottom	514

Технический редактор *М. И. Сорокина*

Сдано в набор 15/V—1940 г. Подписано к печати 12/VIII—1940 г. Формат 70×108 см.

9 3/4 печ. л., уч.-авт. 46,5.

A28606.

Тираж 2 950 экз.

АНИ № 1924.

Заказ № 1138

Набрано в 1-й Образцовой типографии Огиза РСФСР треста «Полиграфкинг». Москва, Валуевая ул., 28.

Отпечатано в ~~Москве~~ в 48-й типографии.