

БУЛЕТИНУЛ

АКАДЕМИЕЙ ДЕ ШТИИНЦЕ
А РСС МОЛДОВЕНЕШТЬ

ИЗВЕСТИЯ

АКАДЕМИИ НАУК МОЛДАВСКОЙ ССР

1

1967

Бюлетень ч. 1

БУЛЕТИНУЛ
АКАДЕМИЕЙ ДЕ ШТИИНЦЕ
А РСС МОЛДОВЕНЕШТЬ
ИЗВЕСТИЯ
АКАДЕМИИ НАУК МОЛДАВСКОЙ ССР

№ 1

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ И ХИМИЧЕСКИХ НАУК

М. Ф. ЯРОШЕНКО и Н. И. ДЕДЮ

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Член-корреспондент АН СССР Я. С. Гросул (главный редактор), академик Академии наук Молдавской ССР А. А. Спасский (зам. главного редактора), член-корреспондент Академии наук Молдавской ССР М. Ф. Ярошенко, доктор биологических наук А. М. Мариц, кандидат биологических наук Н. И. Дедю.

ОСНОВНЫЕ ИТОГИ И ЗАДАЧИ ИССЛЕДОВАНИЯ
ФАУНЫ МОЛДАВИИ

Несмотря на небольшую территорию, природные особенности Молдавской ССР чрезвычайно разнообразны. Географическое положение и физико-географические условия края способствовали образованию интересных фаунистических комплексов, которые вот уже свыше 250 лет привлекают внимание естествоиспытателей.

В истории изучения фауны Молдавии условно можно наметить два периода: натуралистический (с середины XVIII столетия до 1945 года) и планомерные научные исследования (с 1945 года по настоящее время).

Началом первого периода следует считать появление в 1769 году известной книги выдающегося молдавского ученого-энциклопедиста Дмитрия Кантемира «Описание Молдавии», в которой содержатся сведения о 15 видах зверей. Затем в разное время появляются разрозненные, но ценные сведения о наземной фауне Молдавии (Свиньин, 1816; Targent, 1840; Стамати, 1854; Защук, 1862; Радаков, 1879, 1881; Берг, 1918; и др.). Нужно особо отметить работы А. А. Браунера (1894, 1923), первого зоолога, наиболее подробно изучившего фауну рептилий, птиц и млекопитающих Бессарабии.

Сведения, имеющиеся в работах указанных авторов, представляют в основном историческую ценность и для характеристики того или иного вида птиц или млекопитающих, ныне распространенных на территории Молдавии, неприемлемы, так как за минувшие 100—150 лет изменился как видовой состав фауны, так и ее биотопы. Поэтому ссылки на упомянутых авторов при описании отдельных видов в наше время приводят к недоразумениям. Например, в шеститомной сводке «Птицы Советского Союза» ошибочно указано гнездование в Молдавии стрепета, журавля-красавки, белоголового сипа, степного орла, огаря и др. Теперь эти виды здесь уже не только не гнездятся, но даже и не встречаются.

Первые попытки систематического изучения фауны края были сделаны членами Бессарабского общества естествоиспытателей и любителей естествознания (1904—1917 годы), выпускавшего специальный журнал¹. Конечно, ни о каком планомерном изучении фауны Молдавии в то время не могло быть и речи. Все исследования основывались на личном энтузиазме членов этого общества или просто любителей природы. Кроме сбора материала по отдельным группам животных, члены общества

¹ Журнал «Труды Бессарабского общества естествоиспытателей и любителей естествознания» выходил ежегодно с 1906 по 1917 год.

058738
Центральная научная
БИБЛИОТЕКА
Академии наук Киргизской ССР

принимали активное участие в пополнении коллекции созданного в 1889 году Музея естественной истории при Бессарабском Губернском Земстве.

За период существования Общества естествоиспытателей основное внимание обращалось на инвентаризацию фауны насекомых, гадов, птиц и млекопитающих. Водная фауна оставалась почти вне внимания естествоиспытателей, если не считать сведения о фауне эстуарной системы Днестра, имеющиеся в работах Е. Эйхвальда (Е. Eichwald, 1829; 1830), А. А. Остроумова (1897), В. К. Совинского (1904), П. Н. Бучинского (1915).

Исследованию энтомофауны были посвящены работы известных энтомологов — Э. Э. Миллера и Н. Н. Зубовского, которые опубликовали в трудах общества интересные статьи (1906, 1907, 1912), содержащие сведения о нахождении на территории Бессарабии около 1000 видов насекомых (преимущественно *Macrolepidoptera* и *Coleoptera*). Видовой состав энтомофауны Бессарабии изучали также И. М. Красильщик (1907), Е. Яцентковский (1912), Н. Витковский (1914).

Большой вклад в изучение фауны наземных позвоночных внес А. А. Браунер (1907, 1912). Он зарегистрировал в Бессарабии свыше 50 видов птиц, 2 вида сусликов, 10 видов летучих мышей, 26 видов гадов. Сведения о 108 видах птиц встречаются в работах А. И. Остерман (1912, 1914).

После Великой Октябрьской социалистической революции Бессарабский музей естественной истории, как и раньше, строил свою работу в трех направлениях: 1) составление коллекций, предназначенных в основном для показа широкой публике; 2) непосредственное изучение фауны (главным образом ее инвентаризация); 3) пропаганда естественно-научных знаний среди широких слоев населения. В 1926 году музей начал выпускать специальный журнал «Buletinul Muzeului național de istorie naturală din Chișinău», в котором регулярно освещалась деятельность музея, а также печатались научные статьи, отражающие результаты исследования природы Бессарабии, в том числе фауны.

Сотрудники музея по-прежнему ограничивались инвентаризацией фауны Бессарабии и сопредельных территорий. Делались попытки географического районирования края. Проводилось изучение видового состава некоторых больших групп насекомых (*Macrolipodoptera*, *Coleoptera* и др.). Заслуживают внимания исследования Е. Миллера, Н. Зубовского, А. Рушинского, В. Безвали, М. Еништы, С. Полизу.

В результате всех работ бессарабских и приезжих энтомологов, фауна насекомых Молдавии оставалась мало и неравномерно изученной. Наиболее полно представлены только отряды жесткокрылых и чешуекрылых. Почти не было сведений о дендрофильных насекомых. В этих работах указывались лишь места находок и даты сбора насекомых и не сообщалось об их биологии, питании, распространении и т. д.

О насекомых, имеющих медицинское значение, до Советской власти получены лишь некоторые сведения о комарах и очень ограниченные — по слепням. Полностью отсутствовали данные о мокрецах, мошках, москитах. Широкое и планомерное развитие энтомологических исследований в Молдавии началось только в советский период.

² «Бюллетень Кишиневского Национального музея естественной истории» издавался ежегодно до 1938 года.

³ С работами перечисленных авторов можно ознакомиться в «Бюллетене Кишиневского Национального музея естественной истории».

⁴ В фаунистических списках приводится около 1500 видов насекомых.

Уже в 1945 году в Кишиневе была создана Научно-исследовательская станция защиты растений (ныне Институт защиты растений). Сотрудники этого учреждения многое сделали и делают для разработки химических мер борьбы с насекомыми — вредителями полевых, плодовых культур и винограда.

В 1946 году в Кишиневе состоялся XIV пленум Секции защиты растений Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук. Он указал основные направления работ по сельскохозяйственной энтомологии. Позже, в 1950 году, энтомологические исследования начаты в Молдавском научно-исследовательском институте садоводства, виноградарства и виноделия, где большое внимание уделялось изучению тетраниховых и галлообразующих клещей, тлей, розанной цикадки, филлоксеры, энтомофагов.

Насекомыми — важнейшими вредителями полевых культур — на протяжении нескольких лет занимается кафедра защиты растений Кишиневского сельскохозяйственного института им. М. В. Фрунзе под руководством В. П. Антонова.

Большую работу по изучению вредителей овощных культур проводит Молдавский научно-исследовательский институт орошаемого земледелия и овощеводства в г. Тирасполе во главе с Н. А. Филипповым. Здесь испытывают новые препараты против капустной совки, капустной мухи, медведки, паутинного клеща и др.

Начало изучению водной фауны Бессарабии положил И. Лепши (1932—1936), который исследовал южнобессарабские озера, а также реки Дунай и Прут. К сожалению, многие из его работ по гидрофауне Прута так и остались неопубликованными. Сведения о фауне водоемов Бессарабии встречаются также в работах И. Борча (I. Borcea, 1924); Ф. Ф. Егермана, 1925, 1926; А. К. Макарова, 1929, 1938; Г. Василиу (G. Vasiliu, 1932); Харера (Harega, 1933, 1935); Л. Родевальда (L. Rodewald, 1935); М. Бэческу (M. Băcescu, 1940); С. Кэрэушу (S. Cărgăușu, 1943). Паразитофауной занимался Б. Флореску (B. Florescu, 1936, 1937). Систематическое изучение фауны Молдавии было прервано второй мировой войной. Сотрудники Кишиневского музея естественной истории ограничивались лишь составлением коллекций по тем или иным группам животных.

После освобождения Молдавии от фашистского ига начинается новый этап в изучении животного мира нашей республики. В 1946 году, после образования Молдавской научно-исследовательской базы Академии наук СССР, началось планомерное исследование фауны края. Перед зоологами поставлена задача: изучить наземные и водные животные ресурсы республики и разработать научно обоснованные методы увеличения полезных и сокращения численности вредных видов животных.

Первая послевоенная работа по наземным позвоночным Молдавии появилась в 1951 году. Это небольшая статья В. А. Быковского о крапчатом суслике и способах борьбы с ним. В 1952 году опубликована работа Г. Ф. Зворыгина по биологии сонь в Молдавии. В том же году появляется крупная работа Б. А. Кузнецова о млекопитающих Молдавии, а в 1954 году — статья Н. А. Гладкова, в которой приводятся сведения об экологии и распространении 88 видов птиц, встречаемых на территории республики. Немалую роль в изучении фауны Молдавии сыграла кафедра зоологии Одесского университета (И. И. Пузанов, Л. Ф. Назаренко, В. С. Губский и др.).

Фауне беспозвоночных, обитающих в водоемах дельты Днестра и

Днестровского лимана, была посвящена монография Ю. М. Марковского (1953), внесшего большой вклад в изучение гидробиологического режима низовьев рек Северо-Западной части Черноморского бассейна вообще и днестровской эстуарной системы в частности.

Более широко стали исследовать фауну Молдавии сотрудники сектора зоологии, созданной в 1947 году Молдавской научно-исследовательской базы Академии наук СССР. К этому времени относятся работы по изучению гидрофауны Днестра и рыбохозяйственных возможностей прудов Молдавии. С образованием в 1961 году Института зоологии Академии наук Молдавской ССР началось углубленное исследование большинства групп как наземной, так и водной фауны республики.

В энтомологии особое внимание стали уделять фауне насекомых (вредителей плодовых, лесных насаждений и винограда), чтобы разработать научные методы борьбы с ними. Многолетние исследования академика АН Молдавской ССР Я. И. Принца и его сотрудников помогли разработать наиболее эффективный химический препарат гексахлорбутадиев, с помощью которого успешно ведется борьба с виноградной филлоксерой. Получены интересные результаты по использованию системных ядов (метилмеркаптофос, БИ-58) против калифорнийской щитовки.

Энтомофауна древесных насаждений изучается сотрудниками Института зоологии АН Молдавской ССР Б. В. Верещагиным и С. Г. Плугару, а также сотрудниками Молдавского института садоводства, виноградарства и виноделия В. И. Талицким, О. Г. Кискиной, В. В. Верещагиной и Кишиневского университета — А. И. Поддубным, Л. И. Терешко и др.

Исследования энтомологов Института зоологии АН Молдавской ССР велись в таких направлениях: а) познание хозяйственно важных, но мало изученных систематических групп дендрофильных насекомых (тли, орехотворки, псиллиды); б) исследование энтомофауны отдельных древесных пород; в) изучение наиболее вредных насекомых, биологические меры борьбы с ними; г) исследование фауны мокрецов и слепней. В последнее время начато изучение щелкунов (В. Остафичук), злаковых мух (Г. Киаука), свекловичных тлей (Н. Горбатюк) и дендрофильных псиллид (А. Поддубный).

В Молдавии к настоящему времени на древесных растениях установлено 68 родов представителей тлей, в том числе на розанных — 38 видов, на ивовых — 25, на буковых — 13, на кленовых — 9, на сосновых — 7, на ильмовых — 6, на камнеломковых — 6, на растениях других семейств — 17. Впервые для фауны Молдавии указаны 82 вида тлей, некоторые из них — впервые для фауны СССР.

На дубе — основной породе лесов Молдавии — зарегистрировано 472 вида насекомых (из них 116 — впервые для фауны Молдавии), в том числе: вредных — 369, случайных — 69, полезных — 34, а среди вредителей — 234 вида полифаги, 101 — монофаги, 34 — олигофаги. Выявлены 144 вида паразитических насекомых, из них 82 — вредители древесных насаждений, в том числе 3 вида браконид и ихневмонид оказались новыми для науки, а 79 — отмечаются впервые для фауны Молдавии.

В результате исследования фауны мокрецов и слепней впервые для республики установлены 20 видов слепней и 15 — мокрецов. Некоторые из них важны в эпидемиологическом отношении.

На основании изучения, анализа и отбора морфологических и биологических признаков тлей, дубовых орехотворок, нематод — вредителей виноградной лозы — составлены (впервые в мире) цифровые политомические

ческие таблицы для диагностики вредных комплексов и систематических групп насекомых и других беспозвоночных⁵.

В систематическом отношении наиболее полно изучена фауна наземных позвоночных. Благодаря исследованиям сотрудников Института зоологии АН Молдавской ССР Г. А. Успенского, Ю. В. Аверина, И. М. Гани, М. Н. Лозана, а также Г. Н. Гассовского, И. Ф. Андреева, Я. М. Саенко, Д. М. Гауштейна, А. М. Дидусенко и других (кафедра зоологии Кишиневского университета) инвентаризация фауны птиц, млекопитающих и отчасти амфибий и рептилий в основном закончена. В данный период в Молдавской ССР зарегистрировано 257 видов птиц, 7 видов млекопитающих, 13 видов земноводных и 14 видов пресмыкающихся. Благодаря работам по акклиматизированию, проводимым под руководством Г. А. Успенского, охотничья фауна Молдавии за послевоенные годы обогатилась шестью видами (асканийский марал, пятнистый олень, лань, енотовидная собака, ондатра, фазан).

Исследование результатов интродукции, в республике указанных видов животных показало, что наиболее эффективным оказалось вселение ондатры, благородного оленя и фазана. Завоз енотовидной собаки научно не обоснован.

Если изучение фауны наземных позвоночных и свободно живущих насекомых в Молдавии имеет свою историю, то систематические паразитологические исследования были начаты только после войны. С 1948 года лаборатория гельминтологии Молдавского научно-исследовательского института гигиены и эпидемиологии во главе с А. М. Руховой начала изучение эпидемиологии аскаридоза и трицефалоза человека. Одновременно паразитологические исследования стали проводиться кафедрой общей биологии Кишиневского медицинского института (Н. А. Ильина, Н. Ф. Литвинова, В. А. Синельщикова, Н. М. Мариц, В. Ф. Царалунга-Симонова), позднее — коллективом этой же кафедры под руководством проф. В. И. Захарова.

В конце 50-х годов в работу по наблюдению паразитов домашних животных включилась лаборатория гельминтологии Молдавского научно-исследовательского института животноводства и ветеринарии во главе с М. И. Сопельниковым.

В 1961 году при Институте зоологии АН Молдавской ССР была организована лаборатория паразитологии, ставшая центром паразитологических исследований в республике. Под руководством академика А. А. Спасского коллективом лаборатории за последние пять лет исследовано большинство групп диких и домашних животных. В результате у животных Молдавии выявлено свыше 500 видов паразитов⁶.

Впервые фитогельминты стали изучаться также в Институте зоологии сначала в лаборатории зоологии беспозвоночных (О. Ф. Стегареску), а затем в 1963 году была создана фитогельминтологическая группа лаборатории паразитологии (П. И. Нестеров, Л. Ф. Лисецкая, С. П. Дементьева, И. В. Бумбу, Г. И. Кожокару), обнаружившая у главнейших культурных растений около 200 видов нематод, более 70% из которых оказались новыми для фауны Молдавии.

⁵ См.: Ю. В. Аверин, Б. Е. Балковский, Б. В. Верещагин, И. М. Ганя; Н. И. Дедю, А. П. Евдошенко, Л. А. Зинковская, П. Х. Кискин, О. Г. Кискина, С. Г. Плугару, Г. М. Семенюк, О. П. Стегареску, Г. М. Шафир. Политомический принцип определения животных и растений. Кишинев, «Карта Молдовеняскэ», 1966.

⁶ Более подробные сведения об истории паразитологических исследований в Молдавии можно найти в работе А. А. Спасского и О. Ф. Андрейко (1966).

Планомерные и систематические гидробиологические исследования в Молдавии начались только в 1945 году. Пионерами этих исследований стали сотрудники кафедры биологии Кишиневского педагогического института во главе с М. Ф. Ярошенко и Биологической рыбохозяйственной станции Кишиневского сельскохозяйственного института, руководимой В. Л. Гримальским, а с 1947 года — и сотрудники кафедры зоологии позвоночных Кишиневского университета (В. С. Чепурнов и М. С. Бурнашев), внимание которых было направлено на Северо-Западную часть Черного моря, морских лиманов Дунайско-Днестровского междуречья и низовьев Днестра и Дуная.

С 1947 года исследования биологических процессов в водоемах Молдавии сосредоточены в Академии наук Молдавской ССР, где с 1957 года при Институте зоологии организована лаборатория гидробиологии во главе с членом-корреспондентом АН Молдавской ССР М. Ф. Ярошенко.

С самого начала исследования этой лаборатории нацелены на вскрытие закономерностей биологических процессов в водоемах для получения максимального рыбохозяйственного эффекта. Некоторые из этих исследований настолько связаны с ихтиологией и рыбоводством, что в одинаковой мере могут считаться и гидробиологическими, и ихтиологическими.

С 1947 по 1951 год сотрудники лаборатории гидробиологии (М. Ф. Ярошенко, А. И. Набережный, О. И. Вальковская) изучали физико-химические и гидробиологические особенности реки Днестра и его поймы. Результаты исследований обобщены в монографии М. Ф. Ярошенко «Гидрофауна Днестра» (1957). С 1951 по 1955 год лаборатория занималась вопросами повышения рыбопродуктивности водоемов Молдавии. Исследовалось свыше 30 прудов, расположенных в различных зонах республики. Перед сотрудниками стояла задача: установить рыбохозяйственные возможности прудов Молдавии и резко увеличить улов рыбы. В результате проведенных исследований разработаны биологически обоснованные мероприятия повышения рыбопродуктивности прудов.

С 1955 года лаборатория начала исследование закономерностей гидробиологического режима Дубоссарского водохранилища, чтобы потом указать конкретные пути увеличения добычи рыбы, что и было сделано по окончании исследований в 1959 году. Коллективом авторов во главе с М. Ф. Ярошенко в 1964 году выпущена монография «Дубоссарское водохранилище (становление и рыбохозяйственное значение)». Становление и рыбохозяйственные возможности малых водохранилищ Молдавии изучались на протяжении пяти лет (1960—1964).

С 1964 года коллектив лаборатории гидробиологии начал свои исследования по новой теме — «Эколого-физиологические основы биологической продуктивности водоемов Юго-Запада СССР». В результате исследований будут разработаны основные пути развития рыбного хозяйства республики как в искусственных, так и в естественных водоемах.

Таковы в общих чертах главные итоги изучения наземной и водной фауны республики.

Только при Советской власти, 50-летие которой празднует в этом году наш народ, стали возможными систематические и планомерные исследования фауны Молдавии. Сейчас мы имеем довольно ясное представление о видовом составе, географическом распространении, экологии, хозяйственном значении основных групп животного мира республики. Без этого невозможно разработать многие методы увеличения численности полезных животных и борьбы с вредными видами.

Большие задачи стоят перед зоологами Молдавии по дальнейшему

изучению фауны нашей республики. Они четко определены в резолюции зонального зоологического совещания по проблеме «Биологические основы реконструкции, рационального использования и охраны фауны южной зоны европейской части СССР», которое состоялось в 1965 году в Кишиневе по инициативе Института зоологии АН МССР.

Нам, зоологам Молдавии, необходимо усилить проведение разносторонних теоретических исследований по экспериментальной экологии, экофизиологии и экоморфологии, изучение циклов развития вредителей и паразитов, а также адаптивной изменчивости экотипа.

Мы должны улучшить и расширить работу по медицинской ветеринарной зоологии, экологии и биологии животных — носителей трансмиссивных заболеваний и санитарной гидробиологии.

Особое внимание следует уделить фауне фитогельминтов.

Все исследования по биологической продуктивности водных и наземных биоценозов необходимо проводить в соответствии с Международной биологической программой.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. 1918. Бессарабия. Страна — люди — хозяйство. Пг.
 Браунер А. А. 1894. Заметка о птицах Херсонской губернии. Одесса.
 Браунер А. А. 1907. Заметка об экскурсии в Бессарабии в 1907 году. Труды Бессарабского общества естествоиспытателей и любителей естествознания, т. I, ч. 2. Кишинев.
 Браунер А. А. 1912. О летучих мышах Бессарабии и Подольи. Труды Бессарабского общества естествоиспытателей и любителей естествознания, т. II, вып. I. Кишинев.
 Браунер А. А. 1923. Сельскохозяйственная зоология. Одесса.
 Бучинский П. Н. 1915. Экскурсия по Днестру в 1914 году. Записки общества Подольских естествоиспытателей и любителей природы, т. III.
 Витковский Н. 1814. Вредители и болезни растений, наблюдавшиеся в течение 1913 г. в Бессарабской губернии. Труды Бессарабского общества естествоиспытателей и любителей естествознания, т. V.
 Егерман Ф. Ф. 1925. Материалы по ихтиофауне Кучурганского лимана. Труды ВУГЧАНПОС, т. II, вып. I. Херсон.
 Егерман Ф. Ф. 1926. Материалы к планктону Кучурганского лимана бассейна Днестра. Труды ВУГЧАНПОС, вып. I. Херсон.
 Защук А. 1862. Бессарабская область. Материалы для географии и статистики России, собранные офицерами Генерального штаба. СПб.
 Красильщик И. М. 1907. К вопросу о вредителях льна в Бессарабской и Херсонской губерниях и на Северном Кавказе. Труды Бессарабского общества естествоиспытателей и любителей естествознания, т. I, ч. 2.
 Кузнецов Б. А. 1952. Фауна млекопитающих Молдавии. Известия Молдавского филиала АН СССР № 4—5 (7—8).
 Makaroff A. (Макаров А.) 1929. Die Cumaceen der Nordwestgebiets des Schwarzen Meers. Zool. Anz., 91.
 Макаров А. К. 1938. Распространение некоторых ракообразных и лиманных моллюсков в устьях рек и открытых лиманах Северного Причерноморья. Зоол. журн., т. XVII, вып. 6.
 Марковский Ю. М. 1953. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины I: Водоемы дельты Днестра и Днестровский лиман. Киев, Изд-во АН УССР.
 Миллер Э. и Зубовский Н. 1906. Материалы по энтомологической фауне Бессарабии. Труды Бессарабского о-ва естествоиспытателей и любителей естествознания, т. I, ч. I.
 Миллер Э. и Зубовский Н. 1907. Материалы по энтомологической фауне Бессарабии. Труды Бессарабского о-ва естествоиспытателей и любителей естествознания, т. I, ч. 2.
 Миллер Э. и Зубовский Н. 1912. Материалы по энтомологической фауне Бессарабии. Труды Бессарабского о-ва естествоиспытателей и любителей естествознания, т. II.

- Остерман А. И. 1912. Заметки о птицах Бессарабии. Труды Бессарабского о-ва естествоиспытателей и любителей естествознания, т. II.
- Остерман А. И. 1914. Заметки о птицах Бессарабии. Труды Бессарабского о-ва естествоиспытателей и любителей естествознания, т. V.
- Остроумов А. А. 1897. О гидробиологических исследованиях в устьях южно-русских рек в 1896 году. Известия Академии наук, т. VI, № 4.
- Radakoff W. N. (Радаков В. Н.) 1879. Ornithologische Bemerkungen über Bessarabien, Moldau, Walachei, Bulgarien und Ost-Rumelien. Bull. de la Soc. de natur. de Moscou.
- Радаков В. Н. 1881. Список птиц центральной Бессарабии. Протоколы заседаний о-ва любителей естествознания, антропологии и географии, т. 37, вып. I. М.
- Свиньин П. М. 1816. О естественном состоянии Бессарабской области. Труды вольного экономического о-ва, ч. 58, СПб.
- Совинский В. К. 1904. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемая с точки зрения самостоятельной зоогеографической провинции. Киев.
- Спасский А. А. и Андрейко О. Ф. 1966. О развитии паразитологических исследований в Молдавии. Паразиты животных и растений, вып. 2. Кишинев.
- Стамат К. К. 1854. Воспоминания об охоте в Бессарабии. Одесса. Статистическое описание Бессарабии, собственно так называемой Буджак., произведенное с 1822 по 1828 г. Аккерман.
- Eichwald E. (Эйхвальд Э.) 1829. Zoologia specialis quam expositis animalibus vivus, tum. fossilibus. Vilnae.
- Eichwald E. (Эйхвальд Э.) 1830. Naturhistorische Skizze von Lithauen vollhynien und Polonien. Wilna.
- Яценковский Е. 1912. Материалы по энтомологической фауне Бессарабии. VII. Жесткокрылые. Труды Бессарабского о-ва естествоиспытателей и любителей естествознания, т. II.
- Ярошенко М. Ф. 1957. Гидрофауна Днестра. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Băcescu M. 1940. Les Mysidasés des eaux roumaines: étude taxonomique morphologique, biogéographique et biologique. Ann. Sc. Univ. Jassy, t. 26.
- Borcea I. 1924. Faune survivante de type caspien dans les limans d'eaux douce de Roumanie. Ann. Sc. Univ. Iassy, 13, 207—232.
- Cărașuș S. 1943. Amphipodes de Roumanie. I. Gamarides de type Caspien. Instit. de cercet. piscicole al României. București.
- Florescu B. 1936. Le cycle évolutif de Polymorphus minutus Goetze en Roumanie (Acanthocephala). Bul. Muz. Nat. de ist. nat. din Chișinău, N 7.
- Florescu B. 1937. Revision de quelques espèces du genre Centrorhynchus (Zuhe). (Acanthocephala). Bul. Muz., Regional al Basarabiei, № 8.
- Harega N. 1933. Asupra moluștelor din lacul Sasie și din Marea Neagră limnitrofă. Bul. Muz. Naț. de ist. nat. din Chișinău, № 5.
- Harega N. 1935. Notă asupra conținutului stomacal al unor pești marini și limnici din regiunea Jibreni și Volcioc. Bul. Muz. Naț. de ist. nat. din Chișinău, № 6.
- Lepși I. 1932. Lacurile din sudul Basarabiei (geologie, morfologie, biologie). Bul. Muz. Naț. de ist. nat. din Chișinău, fasc. 4.
- Lepși I. 1935. Über Culiciden und die Malaria der gegend von Chișinău — Basarabien. Bul. Muz. Naț. de ist. nat. din Chișinău, № 6.
- Lepși I. 1936. Lacurile Jibreni și Soloneț. Bul. Muz. Naț. de ist. nat. din Chișinău, № 7.
- Rodewald L. 1935. La faune des Rotifères des printemps aux environs de Chișinău. Bul. Muz. Naț. de ist. nat., din Chișinău, № 6.
- Tardent Ch. 1840. Essai sur l'histoire naturelle de la Bessarabie. Losane.
- Vasiliu G. D. 1932. Note ichtiologice din Basarabia. Bulet. Muz. Naț. de ist. nat. din Chișinău, fasc. 4.

А. А. СПАСКИЙ

ДВА НОВЫХ РОДА ГИМЕНОЛЕПИДИД БОЛОТНОЙ ПТИЦЫ

Среди циклофиллидных цестод, паразитирующих у водоплавающих и болотных птиц Восточного полушария, наиболее распространенным и многочисленным по количеству видов и особей является семейство гименолепидид. В настоящее время оно переживает период биологического прогресса и в связи с этим — период бурной филогенетической дивергенции, приведшей к возникновению многочисленных и разнообразных систематических групп различных рангов. По этой причине исследовательская работа, связанная с построением зоологической системы гименолепидид, оказалась особенно сложной и трудоемкой, а достигнутые результаты далеко не полны и противоречивы. Хотя история систематики этого семейства цепней насчитывает около двух столетий, по некоторым филогенетическим группам гименолепидид еще не выработаны надежные критерии распознавания и определения видов. Основная масса родов гименолепидид была описана за последние 10—15 лет, а контуры классификации только намечаются. Наиболее полно выявлен контингент родов среди гименолепидид водоплавающих в границах Палеоарктики. Цестоды болотных птиц в этом отношении менее изучены. В качестве иллюстрации приведем следующие факты.

В орнитофауне Советского Союза, по Иванову и Штегману (1964), значится 57 видов 22 родов гусиных и 78 видов 31 рода куликов. Практически все они служат дефинитивными хозяевами цестод упомянутого семейства. У гусиных СССР зарегистрировано более 110 видов и 27 родов гименолепидид, не считая факультативных паразитов (Спаская, 1965), а у куликов — около 60 видов и только 4 рода. Конечно, условия и характер эволюции цепней этих двух групп хозяев различны, и в цифровых показателях не может быть пропорционального соответствия. Тем не менее, приведенные сводные данные свидетельствуют о том, что контингент родов и видов гименолепидид куликов. Палеоарктики выявлен неполно. Это подтверждают наши последние работы по изучению гельминтофауны куликов Камчатки и Чукотки. В результате обработки материалов 317-й и 318-й союзных гельминтологических экспедиций оказалось, что в большинстве найденные здесь виды гименолепидид куликов описаны французскими авторами (Deblock et Rose, 1962, Deblock, 1964) в процессе повторного изучения препаратов, неточно идентифицированных другими авторами.

Анализ собственных и литературных данных показал, что в упомянутой экологической группе цепней имеется и несколько неизвестных науке родов.

Глубоко изучив музейный и литературный материалы по трехсемянниковым гименолепидидам от куликов земного шара (в общей сложности более 50 видов), французские специалисты приходят к неожиданному выводу: все эти цепни относятся к роду *Hymenolepis* Weinland, 1858. Последний отличается редукцией вооружения сколекса, сильно разветвленной или даже сетевидной маткой и сухопутным жизненным циклом. Все настоящие гименолеписы — паразиты млекопитающих, типичный вид — *H. diminuta* изредка встречается и у человека. Более того, основную массу изученных видов они отнесли к типичному подроду *Hymenolepis*, к чему нет ни оснований, ни реальных предпосылок.

Если даже предположить, что какие-то из этих видов относятся к подроду *Hymenolepis* (*Hymenolepis*) Weinland, то остальные должны быть выделены в другие роды, так как рассматриваемая группа цестод куликов весьма гетерогенна. Она содержит примерно 7—8 отдельных родов. Приводим описание одного из них.

Род *Glareolepis* n. gen.

Диагноз. Гименолепидиды средних размеров. Стробила плоская, краспедотного типа, проглотида короткие, широкие. Пучки внутреннего слоя продольной мускулатуры многочисленны. Вентральные экскреторные сосуды с поперечными анастомозами. Половые отверстия односторонние, половые протоки дорзально от экскреторных сосудов. Половой атриум снабжен атриальным органом, состоящим из нескольких невооруженных симметрично расположенных дивертикулов, каналы которых сообщаются с полостью атриума. Наружный и внутренний семенные пузырьки имеются. Циррус покрыт шипиками. Мужские и женские гонады в поральной половине среднего поля, яичник вентрально от среднего семенника. Матка мешковидная, лопастная. Половозрелые — у куликов сем. *Glareolidae*.

Типичный вид: *Glareolepis portale* (Meggitt, 1927) n. comb. Syn.: *Hymenolepis portale* Meggitt, 1927, nec Dubinina, 1953; *Hymenolepis* (*Hym.*) *portale* (Meggitt, 1927) Deblock, 1964, от тиркушек (*Glareola pratincola*) Сев. Африки (Египет).

Дифференциальный диагноз. Среди трехсемянниковых родов гименолепидид по строению копулятивного аппарата *Glareolepis*, n. gen. отдаленно напоминает род *Biglandatrium* Spasskaja, 1961. У типичного вида *B. biglandatrium* в половой атриум открываются две морфологически обособленные многоклеточные овальные атриальные железы, у выводного протока которых гладкая стенка (шипик или щетинки отсутствуют). Одна из желез примыкает к передней, другая — к задней стенке атриума. Этот орган *Biglandatrium* несет экскреторные функции. Природа атриальных мешочков *G. portale* не описана. Возможно, что это тоже особая атриальная железа. В таком случае можно будет говорить лишь о параллельном развитии сходных структур у двух надвидовых групп цепней степенью не ниже рода, так как морфология других органов стробилы показывает мало общих признаков, а дефинитивные хозяева — кулики у *Glareolepis* и гагары у *Biglandatrium* — составляют разные, далеко отстоящие друг от друга ветви генетического дерева пернатых. Они относятся к двум различным надотрядам, имеют неодинаковый геологический возраст (гагары несравненно более древние) и несходны в экологическом отношении.

Луговая тиркушка (*Glareola pratincola*) — хозяин *Glareolepis portale*

обитает в степных и даже полупустынных районах Африки, Юго-Западной Азии и Южной Европы. Питается она сухопутными насекомыми, которых добывает в полете. По способу питания тиркушка приближается к ласточкам. Ни в экологическом, ни в филогенетическом отношении она не имеет ничего общего с гагарами, которые питаются водными животными, в частности рыбой. Анатомия атриального органа упомянутых двух цепней также различна (у *G. portale* — не два, а четыре симметрично расположенных мешочка).

У других обладателей добавочный мешочек снабжен шипиками или щетинками и, видимо, выполняет при копуляции механическую функцию (часто наряду с железистой). Парный добавочный мешочек отмечен у *Bisaccanthus* и *Parabisaccanthus* (паразиты гусиных). Ни к одному из этих родов *G. portale* не может быть отнесен на сходных основаниях, как и к роду *Biglandatrium*. Поскольку у типичных экземпляров не было сколекса (строение последнего пока остается неизвестным) определение вида и рода *G. portale* проводится по признакам строения органов стробилы, описанной Деблоком (Deblock, 1964, p. 712—714, f. 41—45).

У куликов встречается еще один вид семейства *Hymenolepididae*, который по морфологии сколекса и половозрелых члеников нельзя отнести ни к одному известному роду облигатных паразитов птиц этого отряда. Мы имеем в виду *Hymenolepis vaginalis* Baczińska, 1914 — цестоду шилоклювки (*Recurvirostra avocetta*) Палеоарктики.

По наличию на сколексе 8 крючьев, занимающих по типу строения промежуточное положение между диорхонидными и скрябиноидными, а также по строению копулятивного аппарата (крупная бурса цирруса, циррус с длинным стилетом, воронковидная выемка позади бursy цирруса), сетевидной структуре матки и расположению гонад (по типу V) этот гельминт соответствует роду *Hymenosphenacanthus* Lopez-Neyra, 1958.

Отличие в том, что у *H. vaginalis* стенка углубленного мужского участка полового атриума покрыта многочисленными мелкими шипиками. В дистальной (гермафродитной) части атриума шипики отсутствуют. Кроме того, в современной литературе нет подробного описания недозрелой матки, что затрудняет родовое определение паразита.

Anterolepis, n. gen.

В половозрелых члениках большинства гименолепидид с непарным половым аппаратом развивается по 3 семенника. Чаще они располагаются по сторонам или позади и по сторонам от женских половых желез, ближе к дорзальной мышечной стенке тела. Лопастные зрелые яичники обычно подстилают семенники с вентральной стороны. Признак взаиморасположения мужских и женских гонад имеет диагностическое значение и учитывается при составлении морфологической характеристики родов и видов.

В настоящее время известно 15 основных типовых модификаций взаиморасположения гонад (Скрябин и Матевосян, 1942, 1945; Спасский, 1959, 1963). Однако этим не исчерпывается разнообразие внутренней организации гименолепидид. Так, например, у американских цапель встречается цестода с совершенно необычной топографией половых желез. Мы имеем в виду *Hymenolepis ardeae* Fuhrmann, 1906. У этого гельминта, по последним данным (Perez-Vigueras, 1960), все три семенника расположены в один ряд у переднего края членика, в поральной части среднего по-

ля, впереди комплекса женских половых желез, лежащих по средней линии у задней границы проглотида.

Первоначально эта цестода была описана Фурманом (1906) на материале от *Butorides virescens* (L.) (отряд *Ardeiformes*) из Бразилии. Фурман не приводит изображения тотального препарата половозрелых члеников (их анатомия изучалась по срезам).

Необходимые анатомические данные приводятся в работе Перес-Вигеры (Perez-Vigueras, 1960), обнаружившего этого паразита у *Butorides virescens maculatus* Boddaert на Кубе.

Опубликованные Фурманом и Перес-Вигерой материалы свидетельствуют о том, что *H. ardeae* ни по морфологии сколекса и стробилы, ни по экологическим данным не может относиться к роду *Hymenolepis* Weinland, 1858. Лопес-Нейра (1942), а затем Скрябин и Матевосян (1945) рассматривают этот вид в составе рода *Drepanidotaenia* Railliet, 1892.

Составители последующих сводок ленточных гельминтов (Wardle et Melton, 1952; Yamaguti, 1959) не упоминают *H. ardeae* в списке видов рода *Drepanidotaenia*, с которым этот паразит цапель не имеет непосредственной генетической связи.

К другим известным родам этот своеобразный гельминт также нельзя отнести не только ввиду несходства в топографии семенников. Например, род *Microsomacanthus* Lopez-Neyra, 1942 (sensu Spassky et Spasskaja, 1954) отличается строением мускулатуры. Как известно, микрозомаканты имеют по 4 пучка во внутреннем слое продольной паренхимной мускулатуры с каждой плоской стороны тела, а у *H. ardeae* пучки многочисленны. Род *Oschmarinolepis* Spassky et Spasskaja, 1954, выделяется строением мускулатуры, а также иной структурой яичника, состоящего из трех грушевидных долей. 10 крючьев с длинной рукояткой, коротким лезвием и многочисленными пучками мускулатуры свойственны видам *Passerilepis* Spassky et Spasskaja, 1954, но последний род объединяет цестод сухопутных птиц (преимущественно воробьиных). Для всех известных видов *Passerilepis* характерно иное строение половозрелых члеников: среднее поле, заключенное между продольными сосудами, у них мало отличается от боковых и почти целиком заполнено гонадами, тогда как у *H. ardeae* среднее поле в несколько раз шире каждого из боковых, и половые железы занимают лишь его медианную область, причем апоральная половина медуллярной зоны свободна от семенников.

Сравнение цестод *Butorides* с другими группами гименолепидид птиц и млекопитающих свидетельствует о том, что они представляют самостоятельный род, который по расположению семенников у переднего края членика получает название *Anterolepis*, n. gen. Он характеризуется следующими признаками.

Диагноз. *Hymenolepididae*. Присоски невооруженные. Хоботок мешковидного типа, снабжен короной из 10 днорхондных крючьев с длинной рукояткой и коротким лезвием, отросток корня хорошо выражен, но короче лезвия. Членики многочисленные, краспедотного типа, все сильно вытянуты в поперечном направлении. Пучки внутреннего слоя продольной мускулатуры многочисленные. Экскреторных сосудов 2 пары. Половые отверстия односторонние, половые протоки дорзально от экскреторных сосудов. Три семенника лежат в поральной части среднего поля, впереди женских половых желез, залегающих медианно. Семенные пузырьки имеются. Циррус шиповатый, стилет и добавочные мешочки отсутствуют. Половой атриум невооруженный. Яичник многолопастный, веерообразный. Молодая матка в виде поперечной трубки, зрелая — мешко-

видная, с множеством карманов. Яйца очень многочисленные, без филamentos. Половозрелые — у болотных птиц (*Ardeiformes*).

Типичный вид: *Anterolepis ardeae* (Fuhrmann, 1906) n. comb., от цапель Америки.

Дифференциальный диагноз

Если следовать по определительной таблице родов в монографии Ямагути (Yamaguti, 1959), то *A. ardeae* определяется как *Drepanidotaenia*. Однако этот гельминт существенно отличается от настоящих дрепанидотений и числом хоботковых крючьев (10 вместо 8), и расположением семенников, и обитанием в организме птиц другого отряда (гусиные). Если использовать в этих же целях определительную таблицу родов гименолепидид птиц, составленную нами (1963), то можно подойти лишь к роду *Laricanthus* Spassky, 1962, но последний включает лишь цестод чаек и резко отличается положением яичника в апоральной половине среднего поля. Помимо этого, два поральных семенника находятся не у передней, а у задней границы среднего поля.

За последние 3 года было описано еще несколько родов гименолепидид от птиц земного шара: *Anserilepis* Spassky et Tolkatscheva, 1965; *Colymbilepis* Spasskaja, 1965; *Echinatrium* Spassky et Jurpalova, 1965; *Fuhrmanacanthus* Spassky, 1965; *Orientolepis* Spassky et Jurpalova, 1964; *Ortleppolepis* Spassky, 1965; *Parabisaccanthus* Maksimova, 1963; *Satyrolepis* Spassky, 1965, которые не вошли в упомянутые выше монографические сводки. Кроме того, Спасская (1965) восстановила в правах род *Confluaria* Ablasov, 1953. Ранее он был недостаточно отдифференцирован от рода *Dubinolepis* Spassky et Spasskaja, 1954.

Из этого списка род *Ortleppolepis* резко выделяется многорядным вооружением хоботка, *Fuhrmanacanthus* — повышенным числом семенников (по этой причине типичный вид — *F. biuterinus* ранее числился в составе рода *Lateriporus* семейства дилепидид); *Confluaria*, *Colymbilepis*, *Satyrolepis* и *Orientolepis* — отличаются от *Anterolepis*, n. gen. и строением крючьев, и внутренней организацией проглотида; *Parabisaccanthus* — наличием двойного добавочного мешочка, а *Echinatrium* — вооружением половой клоаки и другими признаками.

По морфологическим данным, к новому роду ближе других подходит *Anserilepis*. Тип рода — *A. barrowensis*, паразит гусиных, также обладает 10 крючьями с длинной, почти прямой рукояткой, тремя семенниками, расположенными в один ряд, порально от женских половых желез, и многолопастным веерообразным яичником. Однако доказать тесную (родовую) генетическую связь между *A. barrowensis* (Schiller) и *Hymenolepis ardeae* довольно трудно: слишком велико расхождение в топографии половых желез. В частности, женские гонады сдвинуты к самому краю среднего поля, причем яичник даже заходит за линию апоральных сосудов, тогда как у *H. ardeae* женские железы занимают медианное положение. Нельзя обойти и то обстоятельство, что дефинитивные хозяева представляют разные, филогенетически удаленные друг от друга отряды пернатых и разные экологические группы. К сожалению, жизненный цикл этих двух цепней еще не расшифрован, но можно предполагать наличие глубоких биологических различий.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванов А. И. и Штегман Б. К. 1964. Краткий определитель птиц СССР. М.—Л., 528 стр.
- Максимов А. П. 1963. Новые виды цестод от лебедей Казахстана. Труды Института зоологии АН Казахской ССР, т. XIX, 126—132, рис. 1—4.
- Спасская Л. П. 1965. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды (автореф. дисс.). М., 28 стр.
- Спасский А. А. 1963. Ленточные гельминты — гименолепидиды диких и домашних птиц. Часть первая. Основы цестодологии, под редакцией академика К. И. Скрабина. М., Изд-во АН СССР, 417 стр.
- Спасский А. А. и Юрпалова Н. М. 1964. Новый род цепней домашних кур — *Orientolepis* (Cestoda, Hymenolepididae). Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР. Экспериментальная и экологическая гельминтология. М., т. XIV, стр. 197—200, рис. а-д.
- Спасский А. А. 1965. Два новых рода гименолепидид птиц *Ortleppolepis* nov. gen. и *Satyolepis* nov. gen. (Cestoda, Cyclophyllidae). Труды Гельминтолог. лаб. АН СССР. М., т. XV, стр. 145—150.
- Спасский А. А. и Юрпалова Н. М. Цестоды рода *Aploparaksis* от куликов Чукотки и их краткий зоогеографический обзор (в печати).
- Спасский А. А. 1965. Филогенетический анализ цестод сборного рода *Lateriporus* (Cyclophyllidae). Паразиты животных и растений. Кишинев, вып. II, стр. 50—63, рис. 1.
- Спасский А. А. и Юрпалова Н. М. 1965. *Echinatrium*, gen. nov. — новый род гименолепидид гусиных птиц Чукотки. Паразиты животных и растений. Кишинев, вып. I, стр. 104—112, рис. 1—7.
- Спасский А. А., Толкачева Л. М. 1965. *Anserilepis* nov. gen. (Cyclophyllidae, Hymenolepididae) — новый род цестод гусиных птиц. Труды Гельминтол. лаб. АН СССР. М., т. XV, стр. 150—155, рис. 1—3.
- Deblock S. et Rose F. 1962. Les Hymenolepis (sensu lato) de Charadriiformes (a propos de 23 descriptions). Ann. Parasitol. hum. et comparee, XXXVII, N 5—6, 767—847.
- Deblock S. 1964. Les Hymenolepis de Charadriiformes. (Seconde note a propos d'une vingtaine d'autres descriptions dont deux nouvelles). Ann. parasitol. humaine et comparee, 39, N 6, 695—754.
- Deblock S., Rose F. 1964. Hymenolepididae (Cestoda) des Charadriiformes des Cotes de France. Validite du genre *Oligorchis* (Fuhm. 1906) et description d'*Hymenolepis longocylindrocirrus* n. sp. Ann. parasitol. humaine et comparee, 39, N 2, 157—177.
- Perez-Vigueras. 1960. Notas sobre algunos cestodes encontrados en Cuba. Libro homenaje al Dr. Eduardo Caballero y Caballero (Jubileo, 1930—1960). Mexico, p. 375—397, pp. I—II.
- Yamaguti S. 1959. Systema helminthum. Vol. II. The cestodes of Vertebrates. New York — London, 860 p.

Другие цитированные работы приведены в монографии Ямагути (Yamaguti, 1959).

А. А. СПАССКИЙ и Н. М. ЮРПАЛОВА

FUHRMANOLEPIS AVERINI, N. SP. — НОВЫЙ ВИД ДИЛЕПИДИД КУЛИКОВ ЧУКОТКИ

В материалах 318-й (Чукотской) гельминтологической экспедиции АН СССР за 1961 год содержатся богатые коллекции ленточных червей. Особенно интересными оказались цестоды куликов и среди них — гименолепидиды и дилепидиды. Почти половина обнаруженных здесь видов дилепидид еще не была описана в научной литературе. Ниже приводим описание нового вида цестод плавунчиков, который по совокупности морфологических признаков более всего подходит к роду *Fuhrmanolepis* Spassky et Spasskaja, 1965. Типичный вид этого рода — *F. decacantha* (Fuhmann, 1913) также паразитирует у куликов и обнаружен в бассейне реки Анадырь, где работали в 1961 году отряды экспедиции (Спасский и Познакомкин, 1965). *F. decacantha* первоначально описан по материалам от *Tringa alpina* Гётеборгского музея, но последующие находки зарегистрированы у того же хозяина и у бекаса (*Gallinago* sp.) в Индии. *F. joyeuxi* описан по экз. от вальдшнепа (*Scolopax rusticola*) Китая (Пекин), затем у вальдшнепа и *Tringa (Calidris?) maritima* на Цейлоне, а также у черныша *Tringa ochropus* и *Gallinago* sp. в Африке. Матевосян (1963) объединяет эти два вида в один, но материалы 318-й экспедиции подтверждают их самостоятельность.

Поскольку ранее *F. joyeuxi* был обнаружен только в тропическом и субтропическом поясе Азии, а *F. decacantha* — в Африке и на севере Европы, то появление их в тундровой зоне на крайнем северо-востоке СССР вначале казалось несколько неожиданным, но описание третьего вида — *Fuhrmanolepis averini*, n. sp., в том же районе Чукотского национального округа свидетельствует о том, что эта группа цепней в своем распространении тяготеет к северным широтам. Об этом же говорит и то обстоятельство, что в жарком поясе фурманолеписы зарегистрированы лишь у палеоарктических птиц, ареал которых (за исключением вальдшнепа) достигает тундровой зоны. Приводим описание нового вида, который посвящаем профессору Ю. В. Аверину, отдавшему много сил и энергии изучению орнитофауны Камчатки.

Fuhrmanolepis averini, n. sp.

Хозяин, место и время обнаружения: *Phalaropus lobatus* — у 4 (1 самец и 3 самки) из 48 вскрытых птиц; *Phalaropus fulicarius* — у 2 самок из 20 вскрытых; добыты в районе пос. Уэлькаль и Танюер в июне-июле. *Terra tipica* — пос. Уэлькаль.

Интенсивность: 1—6 экз. (молодые и зрелые). Описание (по препарату № 126 от *Phalaropus lobatus*). Тело зрелого экземпляра до 30 мм длины и 1 мм ширины. Сколекс маленький с развитыми присосками и небольшим хоботком. Размеры сколекса $0,17 \times 0,15$ — $0,16$ мм. Присоски невооруженные, округлые или овальные $0,084 \times 0,056$ мм. Хоботок

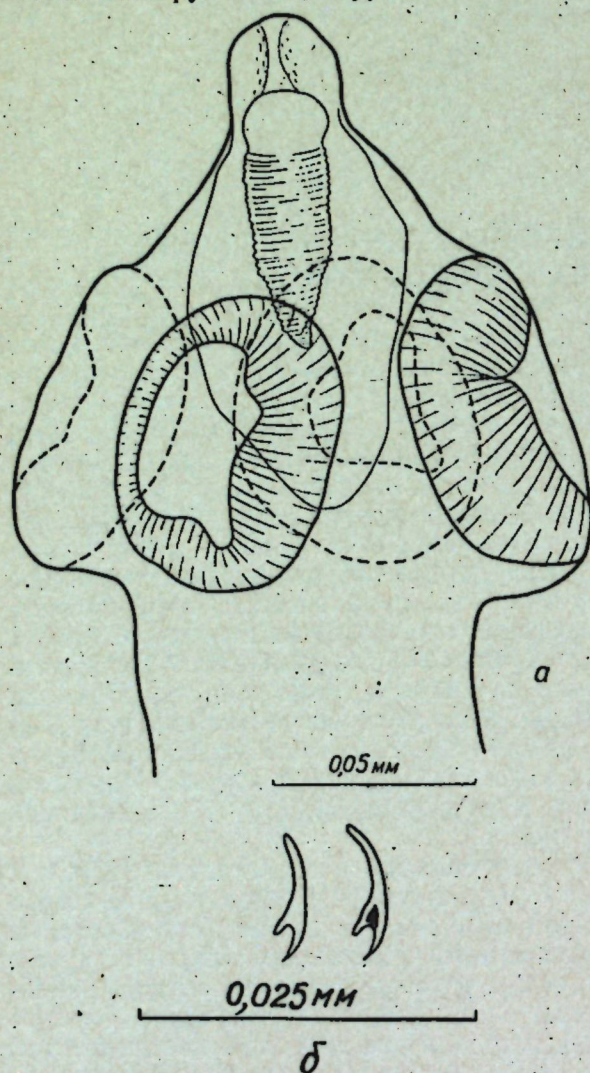


Рис. 1. *Fuhrmanolepis averini*, n. sp. от *Phalaropus lobatus*:

а — сколекс; б — крючья хоботка.

небольших размеров, мешковидный, $0,056$ — $0,084 \times 0,025$ — $0,028$ мм, снабжен влагалищем $0,112$ — $0,140$ мм длины и $0,035$ — $0,050$ мм ширины, дно которого не доходит до заднего края присосок. Хоботок вооружен очень мелкими крючьями длиной $0,014$ мм, длина лезвия $0,003$ мм, по своей форме и длине крючья одинаковы (напоминают аркуатидные). Шейка $0,285$ мм длины и $0,102$ мм ширины.

Стробила равномерно утолщается к заднему концу. Проглоттиды многочисленны — 110—120. Парус развит довольно хорошо, отчего края стробилы приобретают пильчатые очертания. Размеры половозрелых члеников $0,34$ — $0,40 \times 0,57$ — $1,0$ мм, маточные членики почти квадратные — $0,57$ — $0,74 \times 0,65$ — $0,90$ мм. Продольная мускулатура тела сильно развита. Удалось рассмотреть только вентральный экскреторный сосуд, ширина последнего $0,020$ — $0,022$ мм.

Половые отверстия односторонние, открываются посредине бокового края членика. Половые протоки следуют дорзально от вентрального со-

суда. В половозрелых и маточных члениках хорошо выражен половой бугорок. Семенники округлые, $0,060$ — $0,084$ мм в диаметре, расположены в задней части среднего поля, позади яичника. Количество семенников 16—22. Бурса цирруса овально, вытянутая, часто изогнута, $0,150$ — $0,160$ мм длины и $0,028$ мм толщины. Циррус эвагинированный (неполностью), конусовидно вытянутый, $0,084$ мм длины и $0,011$ мм толщины, у основания утончается к дистальному концу до $0,006$ мм. Поверхность

цирруса покрыта мелкими до $0,002$ мм шипиками. Семяпровод образует несколько петель внутри бursы цирруса и сложный клубок извилин за ее пределами.

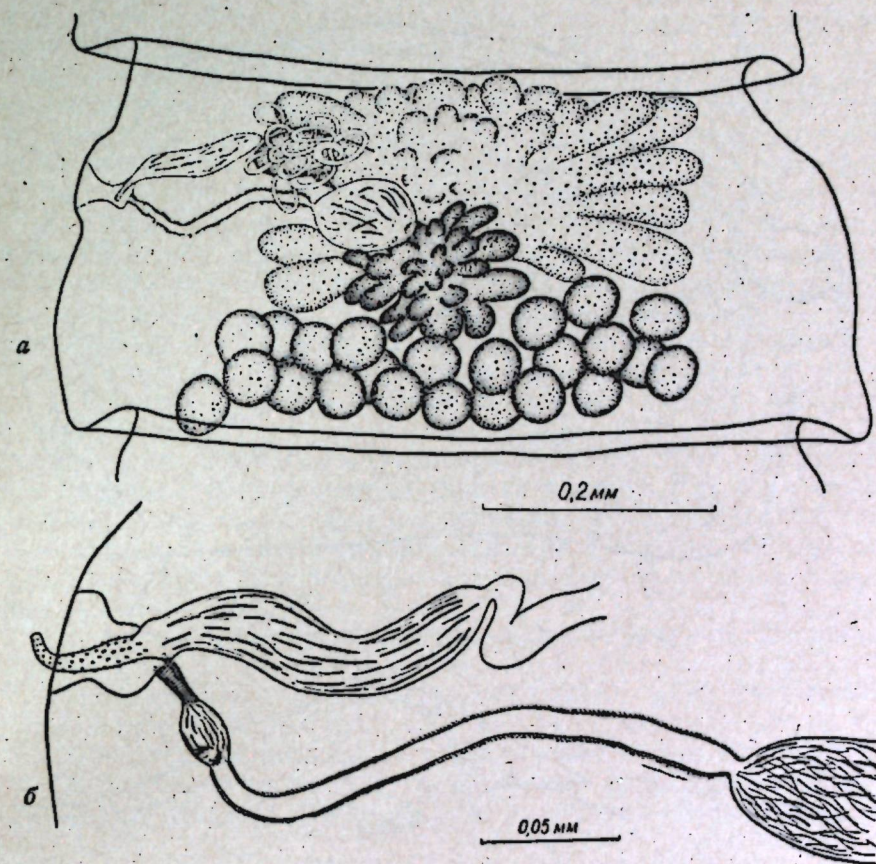


Рис. 2. *Fuhrmanolepis averini*, n. sp. от *Phalaropus lobatus*:
а — гермафродитный зрелый членик; б — копулятивный аппарат.

Яичник двукрылый многолопастный, состоит из булавовидных и пальцевидных лопастей. Он располагается медианно в передней части членика. Ширина зрелого яичника $0,400$ — $0,470$ мм. Позади и вентральнее его находится лопастный желточник. Размеры желточника $0,090$ — $0,100 \times 0,170$ — $0,195$ мм, диаметр его лопастей $0,028$ — $0,045$ мм. Морфологически обособленная дистальная часть вагины ($0,042$ — $0,056 \times 0,015$ — $0,017$ мм) окружена толстой мышечной стенкой с развитой продольной и кольцевой мускулатурой; остальная часть — в виде тонкостенного канала $0,160$ — $0,190$ мм длины и $0,010$ — $0,022$ мм толщины, окруженного тонкими кольцевыми волокнами. Семеприемник овальной или округлой формы $0,085$ — $0,095$ мм в диаметре, располагается на уровне порального крыла яичника.

Матка нечетких очертаний. Судя по расположению яиц, она может быть обозначена как лопастная. Яйца многочисленные, мелкие, слегка овальные, $0,025$ — $0,028 \times 0,032$ — $0,035$ мм (при рассмотрении в бальзаме). Эмбриофора тонкая, но довольно плотная, $0,022$ — $0,025 \times 0,028$ мм. На-

ружная оболочка яйца снабжена длинными тонкими придатками, возможно, что это полярные филаменты. Эмбриональные крючья средней и боковых пар почти одинаковы по форме и размерам — 0,010—0,012 мм.

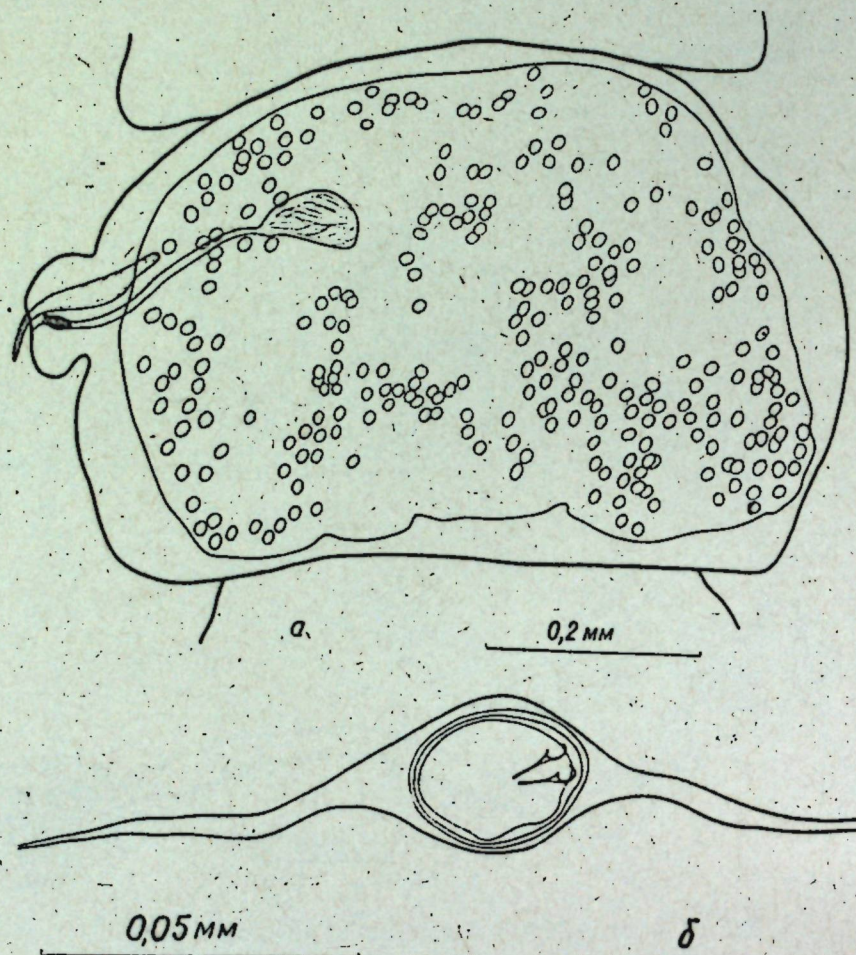


Рис. 3. *Fuhrmanolepis averini*, n. sp. от *Phalaropus lobatus*:

а — маточный членик; б — яйцо.

Дифференциальный диагноз

Новый вид характеризуется прежде всего очень малыми размерами крючьев (0,014 мм), по форме напоминающих аркуатоидные крючья гименолепидид. В изученном материале крючья сохранились на нескольких сколексах, но их естественное расположение нарушено. Когда хоботок типичного экземпляра был сдавлен между стеклами, обнаружено 10 крючьев. Однако новый вид относим к роду *Fuhrmanolepis* под вопросом и в дифференциальном диагнозе опираемся в первую очередь на форму и размеры крючьев.

Среди известных нам дилепидид птиц такие миниатюрные крючья свойственны лишь некоторым видам, отличающимся от нашего следующими признаками (родовая принадлежность цестод дается по Матевоссян, 1963).

Паразиты куликов

Choanotaenia arcticum (Baylis, 1919) отличается примерно вдвое (судя по рисунку) более длинным лезвием и более короткой рукояткой хоботковых крючьев, число которых достигает 30.

Choanotaenia burti Lopez-Neyra, 1952, также характеризуется иным строением крючьев, у которых рукоятка и лезвие примерно одинаковой длины, а число их равно 18, длина 0,017—0,018 мм. Этот вид первоначально был обозначен как *Paricterotaenia tringae* Burl, 1940. Лопес-Нейра (Lopez-Neyra, 1952) необоснованно переименовал его на *Choanotaenia burti*, а Сэндман (Sandeman, 1959) переместил в род *Anomotaenia*, восстановив первоначальное видовое имя. Надо сказать, что этот гельминт куликов по своим анатомическим данным не подходит ни к одному из перечисленных родов и нуждается в новом родовом определении.

Anomotaenia microphallos (Krabbe, 1869) Fuhrmann, 1908, несет на хоботке 24 крючка, расположенных в два ряда. Этот паразит куликов Палеоарктики отличается и размерами хоботка, диаметр которого в два-три раза крупнее.

Anomotaenia microrhyncha (Krabbe, 1869) Cohn, 1900, резко отличаются сетевидной структурой матки, большим числом (20) крючьев, расположенных в два ряда, и другими анатомическими признаками.

Anomotaenia secunda (Fuhrmann, 1907) Mathevossian, 1963, от куликов Бразилии, имеет 30 хоботковых крючьев длиной 0,019 мм, расположенных в два ряда.

Среди цестод птиц других отрядов также встречаются дилепидиды с мелкими (менее 0,018 мм) крючьями:

1. *Pseuda motaenia chelidonariae* (Spasskaja, 1957) Mathevossian, 1963, паразит ласточек;
2. *Choanotaenia aurantia* Singh, 1956, паразит крачек Индии;
3. *Ch. barbara* Meggitt, 1926, от различных воробьиных Индии;
4. *Ch. cholodkowskyi* Krotov, 1953, от жаворонка (*Passeriformes*) Сахалина;
5. *Ch. gondwana* Jnamdar, 1934, от воробьев Индии;
6. *Ch. oriolii* Joyeux et Baer, 1955, от иволги (*Passeriformes*) Франции;
7. *Ch. sylvarum* Oliger, 1950, от рябчика (*Galliformes*) СССР;
8. *Ch. uncinata* (Fuhrmann, 1918) Lopez-Neyra, 1952, от саланганы (*Cypseliformes*) Новой Каледонии и Цейлона;
9. *Anomotaenia dubininae* Mathevossian, 1963, (nec Sandeman, 1959) от кукушек Западной Сибири;
10. *A. ovolociniata* (Linstow, 1877) Fuhrmann, 1908, от ласточек (*Passeriformes*) Европы;
11. *A. passerina* (Fuhrmann, 1907) Lopez-Neyra, 1952, от различных воробьиных Старого Света;
12. *A. praecox* (Krabbe, 1882) Spasskaja, 1957, от различных воробьиных Палеоарктики.

Из них по количеству крючьев к новому виду приближаются *Ch. gondwana*, *Ch. oriolii* и в меньшей степени — *Ch. aurantia*.

У типичного экземпляра *Ch. gondwana* обнаружено 12 крючьев длиной 0,018 мм (у нашего вида — 0,014 мм). Индийский вид отличается также более крупным размером бursy цирруса (0,272×0,036 мм), обитает в кишечнике воробьев (*Passer domesticus*).

У *Ch. oriolii* свыше 15 крючьев длиной 0,017 мм, которые отличаются длинным лезвием.

У *Ch. aurantia* автор вида насчитывает от 14 до 18 крючьев длиной 0,014—0,019 мм, расположенных в один ряд. Если корона крючьев действительно не двойная, то столь значительного разброса в длине крючьев быть не может. В видовом диагнозе сказано, что циррус невооруженный 0,007—0,008 мм толщины. У нового вида циррус 0,011 мм толщины и усажен мелкими шипиками.

Остальные 9 видов отличаются по экологическому признаку (обитание в кишечнике сухопутных птиц), более значительным числом крючьев и серией других морфологических особенностей. Причем эти особенности строения так значительны, что приведенных здесь цепней нельзя причислить к одному роду с нашим видом (и после уточнения родового названия последнего).

Ни один из этих 12 видов не может оставаться также ни в составе рода *Anomotaenia*, ни среди видов рода *Choanotaenia*. Потому что настоящие аномотении обладают сетевидной маткой, двурядным вооружением хоботка и паразитируют у болотных птиц.

Истинные хоанотении тоже характеризуются сетевидным строением матки и наличием двойной короны хоботковых крючьев, а половой атриум их снабжен султаном длинных щетинок.

Ни у одного из упомянутых здесь 12 гельминтов сухопутных пернатых подобных анатомических структур не обнаружено. По этой причине их родовая принадлежность должна быть пересмотрена.

ЛИТЕРАТУРА

- Матевосян Е. М. 1963. Дилепидиды — ленточные гельминты домашних и диких животных. Основы цестодологии, т. III. М.
Спасский А. А. и Спасская Л. П. 1965. Ревизия рода *Paricterotaenia* (Cestoda: *Dilepididae*). В сб.: Паразиты животных и растений, вып. I, Кишинев, «Карта Молдовеняскэ».
Спасский А. А. и Познакомкин С. Д. 1966. Род *Fuhrmanolepis* (Cestoda: *Dilepididae*). В сб.: Паразиты животных и растений, вып. II. Кишинев.

Р. П. ШУМИЛО, Е. И. ТИХОН

АНАТОМИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ ПАРИКТЕРОТЕНИЙ (*DILEPIDIDAE*), ПАРАЗИТИРУЮЩИХ У *Scolopax rusticola* L. МОЛДАВИИ

У одной особи *Scolopax rusticola* L. (вальдшнеп), добытой 22.XI 1964 г. на территории Молдавской ССР (Ново-Аненский р-н, с. Цынцарены) обнаружено 579 половозрелых дилепидид очень маленьких размеров (длина червя не превышала 1 мм). Эти паразиты характеризуются двумя вариантами вооруженности хоботка при идентичной анатомии члеников и мягких деталей сколекса.

Паразиты, сколекс которых вооружен 16 крючьями 0,084—0,087 мм длины, по большинству признаков соответствуют виду *Amoebotaenia lumbrici* (Villot, 1883) Joyeux et Baer, 1932. Их мы сгруппировали в одну партию с условным названием *Paricterotaenia* sp. 1. Цестод, сколекс которых вооружен 14 крючьями 0,050—0,056 мм длины и полость крючьев обладает более крупными, чем у представителей первой партии, камерами, мы объединили во вторую партию с условным названием *Paricterotaenia* sp. 2.

В своей работе мы пользовались данными о видовом составе рода *Paricterotaenia*, опубликованными Спасским и Спасской (1965) на основании осуществленной ими ревизии этой группы.

Однако видовую принадлежность цестод, обнаруженных у вальдшнепа Молдавии, оставляем временно без определения из-за противоречивых данных о мелких париктеротениях, свойственных *Scolopax rusticola*, опубликованных за последние два года на страницах гельминтологической литературы.

В первую очередь мы имеем в виду сообщение Демшина (1966) о том, что для зрелых цистицеркоидов *Paricterotaenia paradoxa* (Rudolphi, 1802), характерна значительная индивидуальная изменчивость длины (0,076—0,105 мм), числа (10—20) и формы хоботковых крючьев. Такая изменчивость конкретных видов выходит за рамки видовых критериев цестод этой группы.

В своей работе Демшин (1966) поддерживает и подтверждает точку зрения ряда исследователей (например, Sandeman, 1959; Т. Генон, 1963; Scott, 1965) об идентичности *Paricterotaenia paradoxa* и *Amoebotaenia lumbrici*.

Нами отмечено, что обнаруженные гельминты группы *Paricterotaenia* sp. 1 очень близки виду *Amoebotaenia lumbrici*, кроме того, они схожи и с видом *Paricterotaenia* sp. 2. Но идентифицировать этих трех паразитов мы не можем, нельзя также отнести выявленных нами червей (обе партии) к виду *Paricterotaenia paradoxa*.

Это означало бы признание для одного вида вариабельности в длине (0,050—0,087 мм), числе (14—16) и форме крючьев, выходящей за рамки видовых критериев, а следовательно, и объединение наших данных с данными Демшина (1966). В результате для вида *P. paradoxa* вариабельность в длине крючьев выглядела бы от 0,050 мм до 0,105 мм, то есть свидетельствовала бы о еще более невероятной для дилептид характеристике вида.

Несомненно, у ржанкообразных (*Charadriiformes*) и, в частности, у *Scolopax rusticola* L. паразитирует несколько анатомически близких видов париктеротений. Тем необходимее становится более тщательное анатомическое описание этих паразитов, а также изучение их онтогенеза при экспериментальном заражении стерильных промежуточных и дефинитивных хозяев инвазионным материалом, полученным из одного маточного членика, принадлежащего половозрелому червю конкретного вида.

Мы полагаем, что различные виды мелких париктеротений, паразитирующих у *Scolopax rusticola*, дифференцируются друг от друга не только характером вооруженности сколекса (что имеет место в нашем случае), но и особенностями структуры цирруса.

Поэтому обнаруженные нами представители условного вида *Paricterotaenia* sp. 1 не могут быть отнесены к виду *P. paradoxa* (Rud., 1802), циррус которых имеет размер 0,1×0,008 мм (по Krabbe, 1869; из Матевосян, 1963), сильно вооружен и при эвагинации образует значительно выступающий половой сосочек (по Clerc, 1903; из Матевосян, 1963). Паразиты *Paricterotaenia* sp. 2 не могут быть отнесены к виду *Paricterotaenia burti* Sandeman, 1959 (несмотря на кажущееся сходство), у которого циррус короткий, не вооружен, диаметр его всего 0,003 мм. Собранные нами паразиты (и вид *P. sp. 1* и вид *P. sp. 2*) имеют покрытый шипиками циррус, размер которого 0,050×0,007—0,008 мм.

В то же время мы далеки от мысли, что располагаем новыми для науки видами, и уверены: паразиты эти уже встречались исследователям, но были недостаточно подробно описаны, поэтому мы не можем наш материал идентифицировать с зарегистрированным ранее. Так, близкий нашему *P. sp. 1* вид *Amebotaenia lumbrici* в описании Joyeux et Baer, 1939 (по Матевосян, 1963) не наделен сведениями о строении цирруса, а близкий нашему *P. sp. 2* вид *Taenia stellifera* Krabbe, 1869 (то есть *Paricterotaenia stellifera* Krabbe, 1869) в оригинальном описании настолько слабо охарактеризован, что мы не вправе на него ссылаться, тем более, найденные Краббе (1869) 14-крючные цестооды (длина крючьев 0,046—0,051 мм) сведены Сэндманом (Sandeman, 1959) в синоним вида *Paricterotaenia burti* Sandeman, 1959 (syn.: *Taenia stellifera* Krabbe, 1869, p. partae).

Мы полагаем, приведенные ниже описания и рисунки париктеротений, обнаруженных у вальдшнепа Молдавии, будут полезны при решении вопроса о видовом составе париктеротений, паразитирующих у *Scolopax rusticola* L.

В нашем сборе преобладают экземпляры вида *Paricterotaenia* sp. 2 (в 2,7 раза). Анатомическому изучению было подвергнуто 50 червей (примерно 11-я часть материала). Как указывалось, отличаются виды лишь вооруженностью сколекса.

У *Paricterotaenia* sp. 1 (рис. 1, а, б) 16 крючьев с бугристой поверхностью и мелкоячеистой структурой внутренней полости. Длина лезвия 0,042 мм, рукоятки — 0,043 мм. Несколько сплюснутый в дорзо-вен-

тральном направлении и подогнутый кончик лезвия сменяется резко расширенной частью, снизу углубленной бороздкой.

У *Paricterotaenia* sp. 2 (рис. 2, а, б) 14 крючьев с внутренней структурой, отвечающей более крупными, чем у *P. sp. 1*, полостями. Лезвие гладкое, когтевидное; рукоятка бугристая. Длина лезвия 0,024 мм, рукоятки — 0,029 мм.

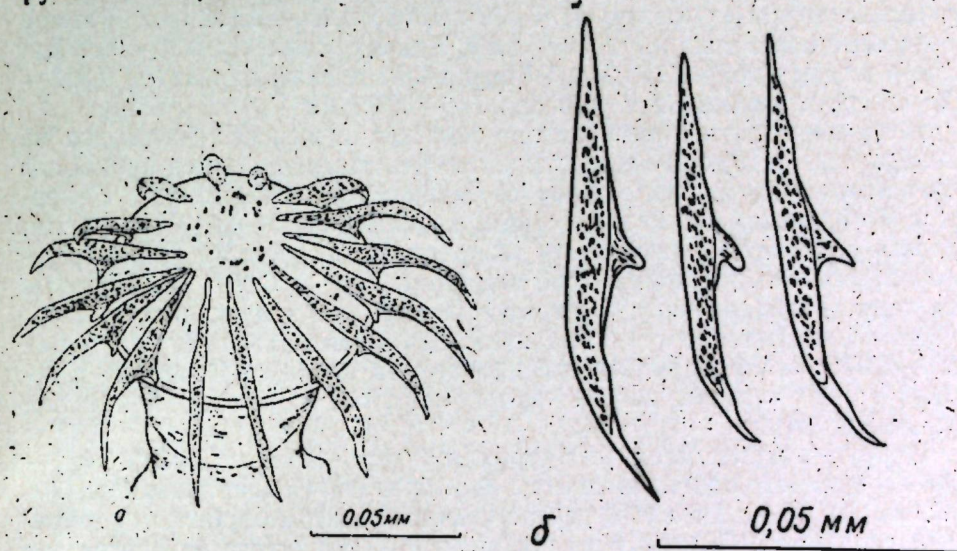


Рис. 1. *Paricterotaenia* sp. 1:
а — сколекс, б — хоботковые крючья.

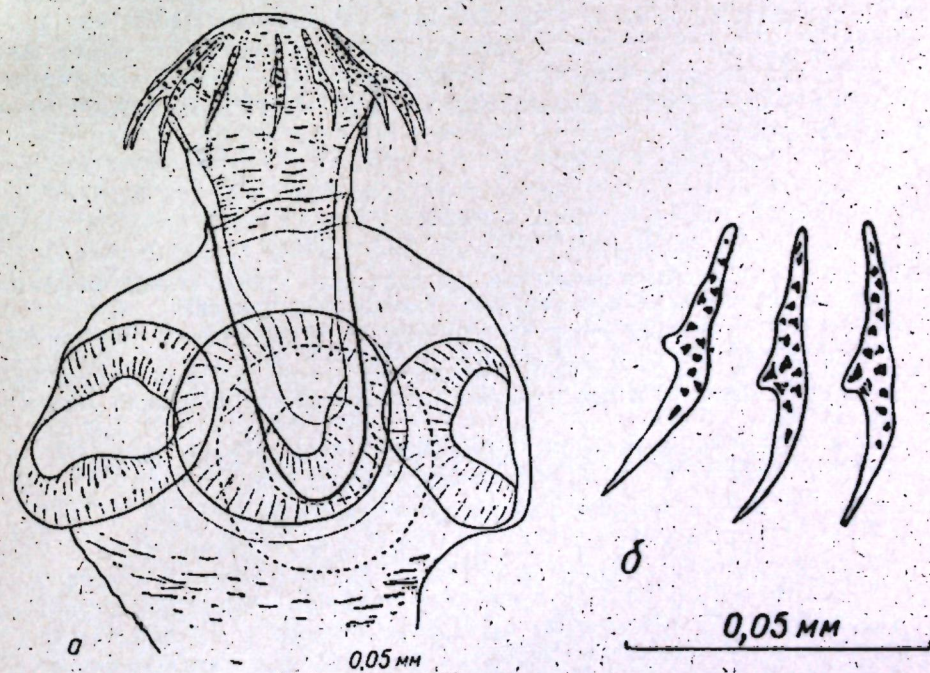


Рис. 2. *Paricterotaenia* sp. 2:
а — сколекс, б — хоботковые крючья.

У паразитов хорошо развита мышечная система, это заметно проявляется в мускулистости хоботка и присосок, а также в упругости латеральных стенок члеников (благодаря чему стробила принимает цилиндрическую форму и часто располагается в латеральном положении). Шляпка хоботка может конусовидно вытягиваться, но обычно она расширена и по форме напоминает низкий цилиндр диаметром в 0,087 мм. Присоски округлые, размер их 0,070—0,098×0,104—0,112 мм. Размер хоботкового влагалища 0,112×0,050 мм. Диаметр сколекса 0,20—0,23 мм. Размер шейки 0,057×0,172 мм. Общая длина зрелых паразитов 0,333—0,957 мм при максимальной ширине 0,146—0,377 мм.

Ясно выраженного перехода от мужских к женским членикам не наблюдается. Нередко в проглоттиде, с почти завершившимся процессом созревания яиц, лежат на дне нерассосавшиеся мужские гонады. Семенников 7—9, редко 10. Размер самых крупных 0,033—0,040×0,042 мм. Половые протоки проходят между экскреторными сосудами. Диаметр узкого экскреторного протока 0,004 мм, широкого — 0,007 мм. Половые отверстия правильно чередуются, открываются они в мускулистую клоаку. Вагина входит в половую клоаку позади и вентральнее бурсы. Бурса 0,056—0,070 мм×0,022—0,030 мм направлена апоральной частью к передней стенке членика, дно ее прикрывает клубок многочисленных петель семяпровода.

Циррус покрыт мелкими шипиками, его размеры 0,050×0,007—0,008 мм (диаметр одинаков на всем протяжении). Семеприемник 0,047—0,050 мм×0,033—0,036 мм. В центре членика лежит компактный желточник, его размер 0,050×0,028 мм. Впереди и по бокам его находятся два крыла слаболопастного яичника, протяженность яичника 0,0616 мм.

Матка в женском членике имеет форму полукольца, а в маточном — шаровидного мешка, покрытого волокнистой тканью. Созревает (развивается) сравнительно мало яиц. Диаметр эмбриофоры 0,022 мм, размер яйца 0,039×0,028 мм, длина зародышевых крючков 0,007—0,008 мм.

Размеры отдельных члеников: мужского — 0,057×0,172 мм, гермафродитного — 0,172×0,126 мм, женского — 0,207×0,195 мм, маточного — 0,310×0,230 мм.

ЛИТЕРАТУРА

- Демшин Н. И. Олигохеты и пиявки как промежуточные хозяева гельминтов. Автореф. дисс. на соискание уч. ст. канд. биол. наук. Владивосток, 1966.
 Матевосян Э. М. Дилепидиды — ленточные гельминты домашних и диких животных. Основы цестодологии, т. III. М., Изд-во АН СССР, 1963.
 Спасский А. А. и Спасская Л. П. Ревизия рода *Paricterolaenia* (Cestoda: Dilepididae). Сб. Паразиты животных и растений, вып. I. Кишинев, «Карта Молдовеняскэ», 1965.
 Sandeman I. M. A contribution to the revision of the dilepid tapeworms from Charadriiformes. Preliminary Note. Zoologischer anzeiger. Band 163, Heft 9—10. 1959.

О. Ф. АНДРЕЙКО, В. Г. СКВОРЦОВ

ЦЕСТОДЫ РОДА *MYOTOLEPIS* SPASSKY, 1954 (CESTODA: HYMENOLEPIDIDAE) ОТ РУКОКРЫЛЫХ МОЛДАВИИ

Наименее распространенной группой гельминтов у рукокрылых являются ленточные черви. В частности, у летучих мышей (подотряд *Microhiroptera*) зарегистрированы представители четырех родов, три из них относятся к семейству гименолепидид (*Myotolepis* Spassky, 1954; *Staphylocystis* Villot, 1877; *Vampirolepis* Spassky, 1954) и один — линстовинид (*Cycloskrjabinia* Spassky, 1951). В настоящее время эта группа гельминтов летучих мышей является наименее изученной.

Радикальные изменения в систему гименолепидид рукокрылых были внесены А. А. Спасским (1951, 1954), который обосновал три новых рода для этой группы паразитов, разработал их диагностику и уточнил систематическое положение ряда видов.

Цестодофауна рукокрылых Молдавии до настоящего времени никем не исследовалась. При обработке гельминтологического материала от летучих мышей республики, добытых в течение 1962—1965 годов и относящихся к 15 видам из 18 обнаруженных здесь (Андрейко и Скворцов, 1966), нами найдены и представители рода *Myotolepis*. Он был обоснован Спасским (1954) для цестод летучих мышей с типичным видом *Myotolepis crimensis* (Skarbilovitsch, 1946), Spassky, 1954. Характерные особенности этого рода: наличие невооруженного хоботка, расположение трехугольником трех семенников, мешковидная матка, односторонние половые отверстия и др.

Так как при первоописании данного вида Скарбилович (1946) недостаточно полно охарактеризовала многие морфологические структуры гельминта, считаем целесообразным переписать *M. crimensis* по нашему материалу, тем более, что до настоящего времени этот паразит никем не был зарегистрирован.

Семейство *Hymenolepididae* Fuhrmann, 1907.

Род *Myotolepis* Spassky, 1954.

Myotolepis crimensis (Skarbilovitsch, 1946) Spassky, 1954.

В Молдавии *M. crimensis* найден у двух видов хозяев: у 17 из 93 обследованных *Myotis blythi* Thomas и у 6 из 61 *Vespertilio serotinus* Schreb. Экстенсивность заражения остроухой ночницы этим видом составила 17,84%, позднего кожана — 9,83%. Собрано 589 экз. этого гельминта, и представлены они в основном молодыми формами. Максимальная интенсивность инвазии (150 экз.) зарегистрирована у остроухой ночницы, добытой в каменоломнях близ с. Сахарна в июле.

Локализация: тонкий кишечник, двенадцатиперстная кишка.

Описание. Длина тела цестоды 14 (12—20) мм, ширина — 0,588 (0,133—0,831) мм. Диаметр шаровидного невооруженного сколекса 0,168 (0,159—0,186) мм. Хоботок хорошо выражен, длина его 0,140 (0,135—0,148) мм, ширина — 0,058 (0,055—0,061) мм. Четыре округлые присоски 0,087 (0,079—0,095) мм в диаметре (рис. 1).

Сегментация появляется на расстоянии 0,722 (0,664—0,831) мм от головного конца. Членики трапецевидной формы вытянуты в поперечном направлении, количество их равно 98 (80—120), края стробилы зазубренные. Длина молодых члеников — 0,046 (0,037—0,053) мм, ширина — 0,148 (0,133—0,164) мм, гермафродитных соответственно — 0,118 (0,107—0,134) мм и 0,322 (0,295—0,349) мм, зрелых — 0,240 (0,225—0,299) мм и 0,481 (0,365—0,787) мм. Экскреторные сосуды хорошо выражены, толщина вентральных — 0,005 (0,005—0,007) мм, дорзальных — около 0,002 мм.

Половые отверстия односторонние, открываются в первой половине бокового края членика. Половые протоки проходят дорзальнее экскреторных сосудов (рис. 2, а). Половая бурса размером 0,029×0,093 (0,018—0,037×0,078—0,106) мм простирается за поральные экскреторные сосуды; внутренний семенной пузырек овальный 0,023×0,063

(0,015—0,026×0,048—0,070) мм, наружный — булабовидный 0,039×0,066 (0,020—0,042×0,040—0,077) мм. Циррус невооруженный, длина не установлена, так как во всех члениках червей, имевшихся в нашем распоряжении, он находился во втянутом состоянии, толщина цирруса — 0,0084 мм. Половые железы образуют в среднем поле проглоттиды компактную группу. У всех обнаруженных нами червей три семенника располагаются дорзальнее женских половых желез, треугольником (по типу III) (рис. 2, б). Семенники округлые 0,087 (0,079—0,093) мм в диаметре. Яичник неправильный, лопастный 0,066×0,146 (0,033—0,070×0,106—0,159) мм, лежит в средней части членика, а желточник — позади анатомического центра яичника несколько вентральнее последнего; размеры лопастного желточника 0,034×0,053 (0,020—0,037×0,029—0,058) мм. Вагина в виде прямой постепенно расширяющейся трубки 0,133 (0,106—0,138) мм длины и 0,007 (0,005—0,007) мм толщины, у входа в клоаку переходит в овальный семеприемник 0,095 (0,066—0,098) мм длины и 0,053 (0,046—0,058) мм ширины, расположенный вентральнее наружного семенного пузырька (рис. 2, в).

Мешковидная матка, заполняющая зрелые членики, обычно не заходит за линию экскреторных сосудов, образуя множество тонкостенных дивертикулов, заполненных яйцами (рис. 3, а). Яйца, округлой формы, размером 0,039—0,042 мм, с плотной наружной оболочкой 0,002 мм толщины; онкосфера также округлая 0,028 (0,028—0,031) мм с эмбриональными крючьями 0,014—0,016 мм (рис. 3, б).

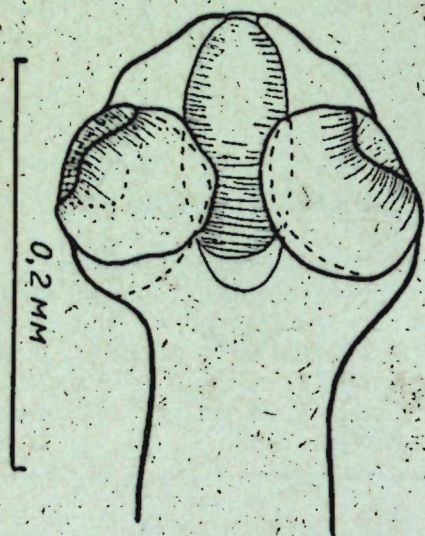


Рис. 1. *Myotolepis crimensis* (Skarbilovitsch, 1946); Spassky, 1954, от *Myotis blythi* Молдавии. Сколекс.

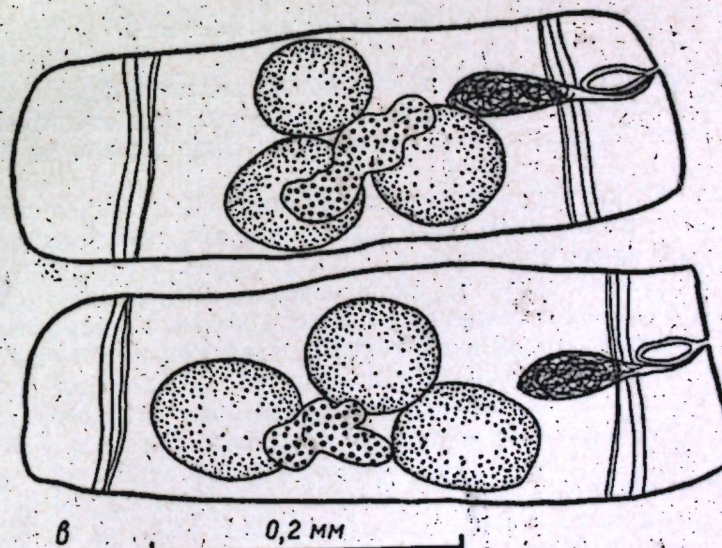
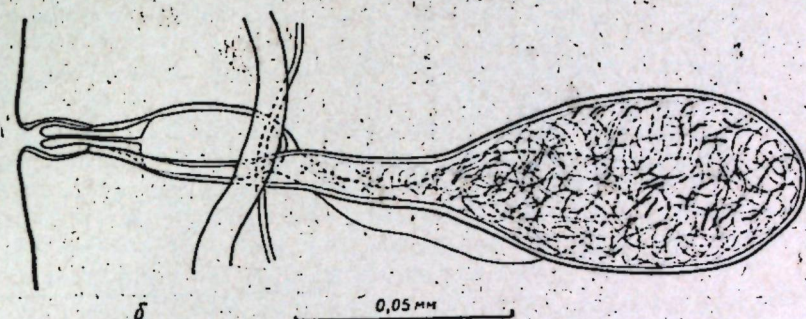
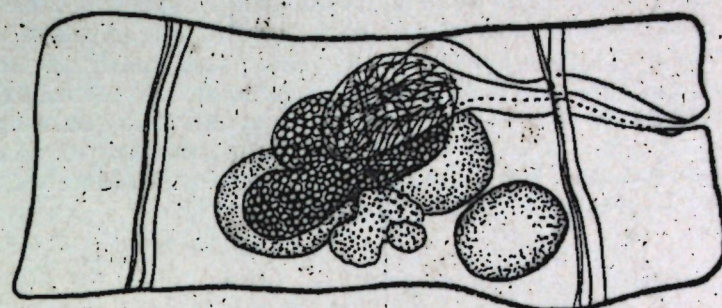


Рис. 2. *Myotolepis crimensis* (Skarbilovitsch, 1946); Spassky, 1954, от *Myotis blythi* Молдавии:

а — строение гермафродитного членика; б — половые протоки и копулятивный аппарат; в — схема расположения семенников.

Таким образом, цестоды, найденные у рукокрылых Молдавии и диагностируемые нами как *M. crimensis*, близки виду *V. grisea*, но отличаются от последнего как размерами тела и органов, так и рядом качественных морфологических признаков. При значительно большей длине

половозрелых особей они обладают меньшими бурсой и сколексом, последний снабжен более длинным хоботком. Более крупная онкосфера *M. crimensis* вооружена крючьями меньших размеров. Наиболее существенный из признаков — расположение семенников: у червей от рукокрылых Молдавии они всегда лежат в виде треугольника (по типу III), образуя вместе с женскими половыми органами компактную группу в центре членика (см. рис. 2, а), а у *V. grisea* (Скрябин и Матевосян, 1948) — обычно располагаются в одну линию (по типу VI).

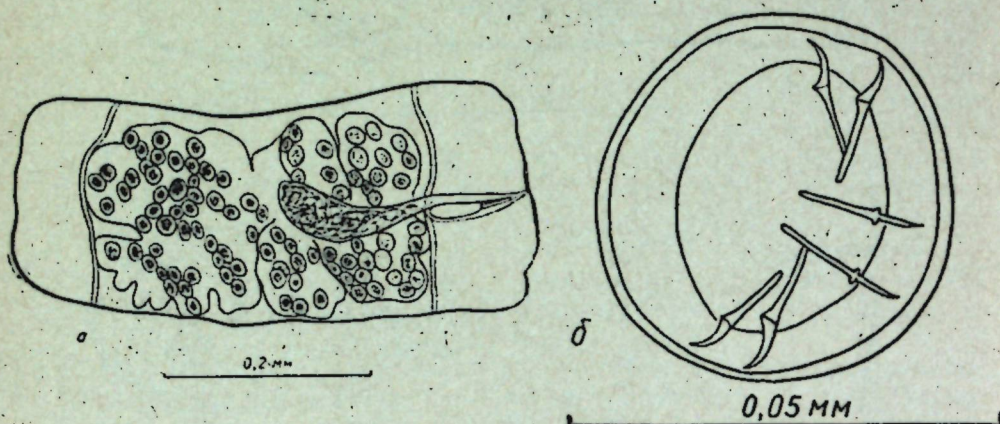


Рис. 3. *Myotolepis crimensis* (Skarbilovitch, 1946); Spassky, 1954, от *Myotis blythi* Молдавии:

а — зрелый маточный членик; б — зрелое яйцо.

Таким образом, наши данные не только подтверждают существование вида *M. crimensis*, но и показывают, что этот вид отчетливо дифференцируется от *V. grisea*; что в свое время Скарбилович не было сделано.

Изучая гельминтофауну летучих мышей ЧСР, чешские гельминтологи (Тенора и Барус, 1960) обнаружили у *Myotis myotis* цестод небольших размеров с невооруженным сколексом и отнесли их к виду *V. grisea* (в работе *M. grisea*), несмотря на значительные отклонения в размерах половозрелых особей, а также довольно существенные морфологические отличия. Известно, что для вида *V. grisea* свойственно типично горизонтальное расположение семенников по типу VI. У цестод же от большой почанцы из Чехословакии семенники в средней части стробилы расположены по типу III, в задней — по типу V, а на имеющихся в работе рисунках — близко к типу II. Одновременно эти авторы вид *V. grisea* из рода *Vampirolepis* переводят в род *Myotolepis*, а также считают *M. crimensis* синонимом этого вида. С перемещением *V. grisea* из рода *Vampirolepis*, объединяющего червей со сколексом, вооруженным многочисленными крючьями, можно, пожалуй, и согласиться, поскольку на сколексе цестод вида *V. grisea* крючья действительно отсутствуют. Однако по типу расположения семенников он правомочно может рассматриваться и в составе рода *Vampirolepis*. Цестоды, зарегистрированные чешскими учеными, характеризуются довольно сильно варьирующим расположением семенников. Нам кажется, что, по существу, они не соответствуют диагнозу ни вида *V. grisea*, ни *M. crimensis*. Судя по описанию, формы с типичным для *V. grisea* расположением семенников Тенора и Барушу не встретились, а по топографии половых органов они более соответствуют

виду *M. crimensis*. От последнего эти цестоды значительно отличаются не только размерами тела и органов, но и соотношением между ними, что является весьма стабильным диагностическим признаком каждого вида. Сведение вида *M. crimensis*, являющегося типом для рода *Myotolepis*, в синоним такого неполно описанного вида как *V. grisea*, для которого еще почти не изучены ни морфология, ни индивидуальная, ни популяционная изменчивость, неправомерно, так как это ставит под сомнение существование самого рода *Myotolepis*. Для решения этого вопроса необходимо более глубокое изучение обоих видов.

Myotolepis sp.

Кроме упомянутых выше форм, в тонком кишечнике 12 особей *Myotis blythi*, добытых у села Сахарна в июне-июле, было обнаружено около 400 экземпляров молодых цестод, на хоботке сколекса которых крючья также отсутствовали; по этому признаку мы их и отнесли к роду *Myotolepis*.

Описание. Длина паразитов 0,720—2,267 мм, ширина — 0,053 мм, стробила состояла из 20—30 члеников. Диаметр невооруженного сколекса 0,199—0,266 мм. Длина хоботка — 0,087—0,114 мм, ширина 0,042—0,047 мм. Присоски круглые или овальные 0,069—0,079 мм в диаметре. В наиболее длинной стробиле уже видна закладка половых органов, но изучить их топографию и морфологию не удалось.

Зимой у двух особей *Barbastella barbastellus* Schreb. были обнаружены дестробирированные цестоды, на сколексе которых тоже не были найдены крючья; возможно, и они относятся к роду *Myotolepis*, однако, ввиду отсутствия зрелых паразитов, мы пока воздерживаемся от включения в число хозяев этого рода европейской широкоушки до получения нового материала.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрейко О. Ф. и Скворцов В. Г. 1966. Первые итоги изучения паразитофауны летучих мышей Молдавии (нематоды). Паразиты животных и растений, вып. 2. Кишинев, «Карти Молдовенискэ».
- Скарбилович Т. С. 1946. К познанию гельминтофауны рукокрылых СССР. Гельминтол. сборник, посвящ. акад. Скрябину, М.—Л.
- Скрябин К. И., Матевосян Е. М. 1948. Гименолепиды млекопитающих. Труды Гельминтол. лаб., т. 1. М.
- Спасский А. А. 1951. Основы цестодологии, т. 1. М.
- Спасский А. А. 1954. Классификация гименолепид млекопитающих. Труды Гельминтол. лаб., т. 7. М.
- Тенора Ф. и Баруш В. 1960. Nové poznatky o tasemnicích netopýřů (Microchiroptera) v CSSR. Cs. parasitologie, VII.

В. Е. ТОФАН

ЭКОЛОГИЯ И ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК МОЛДАВИИ

Изучению зеленых лягушек Молдавии уделялось мало внимания. В имеющихся работах (Nordman, 1840; Браунер, 1906, 1906—1907; Чепурнов, Бурнашев, Саенко и Долгий, 1953; Дидусенко, 1959; Тофан, 1961, 1965) указывается только видовой состав и отчасти места их распространения.

Здесь мы остановимся на особенностях распространения, экологии и внутривидовой изменчивости этих видов.

Материалом для статьи послужили данные, полученные нами в Молдавии с 1958 по 1965 год в процессе зоологических обследований. За это время проводились многочисленные наблюдения и собран большой материал (более 1000 экз.).

Из группы зеленых лягушек на территории Молдавской ССР обитают два вида: озерная лягушка — *Rana ridibunda* Pall. и прудовая лягушка — *Rana esculenta* L. Первый вид широко распространен, многочислен, населяет всю Молдавию и встречается почти повсеместно в реках, озерах, прудах, плавнях и даже в лесных лужах. Второй вид малочислен (рис. 1). По Е. И. Фуну и Ш. Ванче (Fuhn și Vancea, 1960), прудовая лягушка распространена по всей Молдавии, по данным П. В. Терентьева и С. А. Чернова (1949), она отсутствует в южной части Прутско-Днестровского междуречья, а по В. Н. Таращуку (1959), этот вид встречается лишь в дельте Дуная и отсутствует на территории Молдавии. Нами этот вид найден только в некоторых пунктах Молдавской ССР. По сообщениям сотрудников кафедры зоологии Тираспольского государственного педагогического института им. Т. Г. Шевченко, прудовая лягушка была ими обнаружена в Джурджулештах и около г. Лесво.

В Молдавии встречаются следующие формы зеленых лягушек: озерная лягушка представлена типичным подвидом *Rana ridibunda ridibunda* Pall., который отличается от *Rana ridibunda sacharica* Blgr. тем, что если голени лягушки прижать к бедрам и расположить их на обеих ногах перпендикулярно к продольной оси тела, то голеностопные сочленения заходят друг за друга или соприкасаются (Терентьев и Чернов, 1949). В условиях Молдавии у 87% этих лягушек указанные сочленения заходят друг за друга, а у 13% лишь соприкасаются. Прудовая лягушка *Rana esculenta lessonae* Camer. отличается от типичной формы (*Rana esculenta esculenta* L.) тем, что если прижать голени к бедрам и расположить их на обеих ногах перпендикулярно к продольной оси тела, то

голеностопные сочленения не соприкасаются (Терентьев и Чернов, 1949). В Молдавии этот признак обнаруживается у 68% прудовых лягушек.

Изменчивости зеленых лягушек посвящено много работ (Camerano, 1882; Boulenger, 1891, 1918; Bolka, 1908; Терентьев, 1936, 1943, 1957, 1962; и др.).

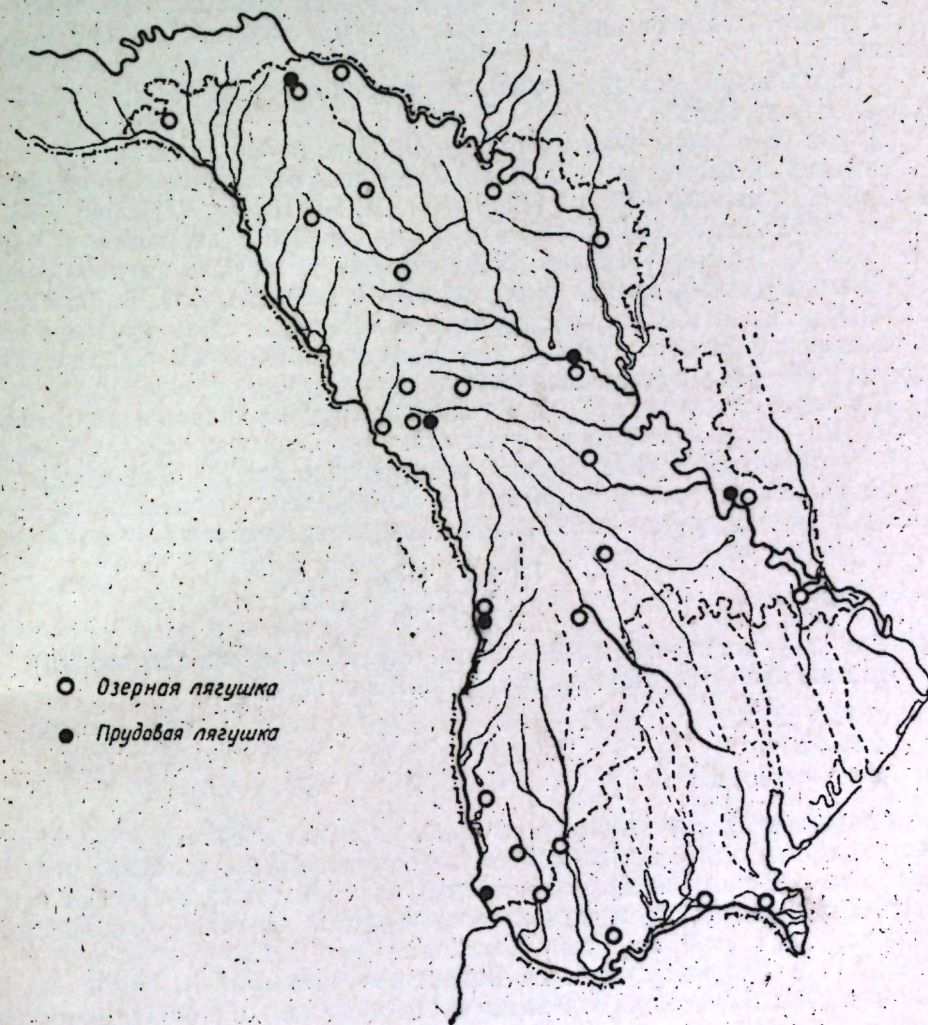


Рис. 1. Географическое распространение зеленых и озерных лягушек на территории Молдавии.

Возрастная изменчивость зеленых лягушек резко проявляется как в абсолютных размерах тела и в других метрических признаках, так и в колебаниях относительных величин (индексов), характеризующих пропорции тела. Значение этих возрастных изменений очень велико при решении вопросов систематики данной группы.

Для настоящей работы мы использовали промеры 200 экз. озерной и 50 экз. прудовой лягушек. Изучено 18 признаков и вычислено 6 индексов, которые даны в известной схеме П. В. Терентьева и С. А. Чернова (1949): L./L. с.; L./T.; F/T.; Д.р./С. int.; Lt. p./Sp.p.; L.o./L. tym. Их зна-

чение указано ниже. Материал распределен по возрастным группам и в некоторых случаях по широтам. Длина тела, как и другие промеры, приводится в миллиметрах. При обработке материалов использовались методы математической статистики.

Изменчивость признаков у прудовой лягушки проявляется в основном как и у озерной. Поэтому мы будем дальше останавливаться только на изменчивости озерной лягушки, по которой у нас больше материала.

Соотношение полов у озерной лягушки близко 3:4 — самцов 43,16%, самок 56,84%.

Длина тела этого вида на территории Молдавии достигает 112 мм. Максимальным размерам тела озерных лягушек отдельные авторы дают различные величины: 125 мм (Boulenger, 1918), 150 мм (Dürigen, 1897; Werner, 1897; Angel, 1946), 170 мм (Schreiber, 1912; Терентьев и Чернов, 1949). О. Шустер (Schuster, 1950) указывает, что размеры тела озерной лягушки увеличиваются с похолоданием климата, а П. В. Терентьев (1962), ссылаясь на «правило оптимума», отмечает для этого же вида уменьшение размеров тела во всех направлениях от 45°—50° северной широты и 30°—50° восточной долготы.

Наиболее важным систематическим признаком является длинноногость. Индекс длинноногости рассчитан по формуле, предложенной П. В. Терентьевым (1962): случаи, когда голеностопные сочленения не соприкасаются друг с другом, отмечаются баллом 1, соприкасаются — 2 и заходят друг за друга — 3. Указанный индекс вычисляется по формуле:

$$I = \frac{1n_1 + 2n_2 + 3n_3}{n_1 + n_2 + n_3},$$

где n_1, n_2, n_3 — количество особей соответствующих групп (категорий).

Наш материал по возрастным группам выглядит так:

длина тела	20	—40	—60	—80	—100;
индекс	2,42	2,76	2,78	2,74	2,41;
количество особей	34	26	66	51	5.

Молодые и старые особи имеют более короткие ноги, чем особи среднего возраста. Задние ноги после полного метаморфоза усиленно растут (по сравнению с ростом тела) до тех пор, пока животные достигают примерно 66 мм длины. Затем наблюдается обратная картина — возрастное удлинение ног отстает от общего роста тела (рис. 2, 1).

Накладывая нашу кривую на график, полученный П. В. Терентьевым (1962), мы видим, что она довольно точно совпадает с приводимыми им кривыми и подтверждает его мнение о возрастной и географической изменчивости этого признака.

Мы попытались изучить изменчивость признака длинноногости у разных популяций озерной лягушки, распространенных в степной и лесной зонах Молдавии и разобренных друг от друга пространством примерно в 100 км. Однако данные, полученные для этих двух популяционных серий, почти не различаются, и сделать какие-то выводы невозможно. Это объясняется, видимо, малым количеством экземпляров (лесные — 65 экз. и степные — 117 экз.).

Наряду с рассмотренным выше показателем, характеризующим относительную длину ног в целом, стоит и признак, указывающий на большую или меньшую относительную длину голени. Именно последняя обуславливает длину всей задней конечности. В силу этого обстоятельства

мы вычислили индексы, отвечающие отношению длины тела к длине голени:

длина тела	20	—40	—60	—80	—100;
индекс	2,06	1,97	1,90	1,94	2,06;
количество особей	34	27	65	51	5.

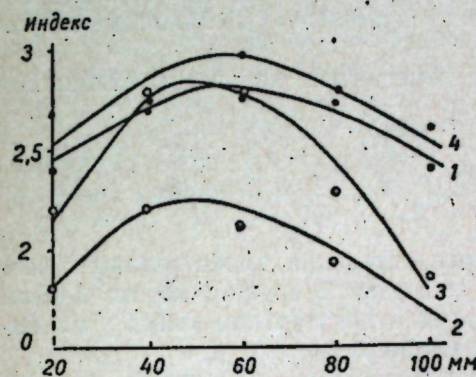


Рис. 2. Изменение относительной длинноногости озерной лягушки в зависимости от длины тела и географической широты местности. На оси абсцисс — длина тела лягушек разного возраста; на оси ординат — индекс длинноногости:

1 — от 45 до 48° с. ш. (данные по Молдавии); 2 — южнее 40° с. ш.; 3 — от 40 до 45° с. ш.; 4 — севернее 45° с. ш. (данные П. В. Терентьева).

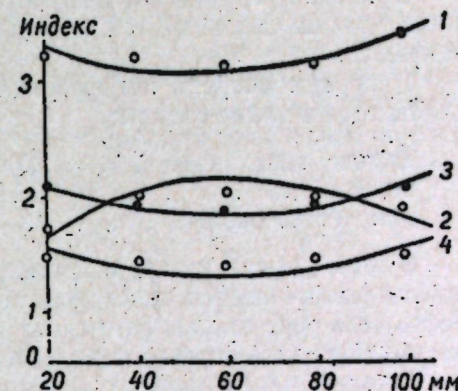


Рис. 3. Изменения относительной длины голени (3), головы (1), барабанной перепонки (4) и расстояния между веками (2) у озерной лягушки в связи с размерами ее тела (возрастом).

На оси абсцисс — длина тела разного возраста; на оси ординат — отношения (индексы): длины тела к длине голени (3), длины тела к длине головы (1), длины глаза к длине барабанной перепонки (4) и ширины верхнего века к расстоянию между веками (2).

Из данных видно, что с возрастом относительная длина голени увеличивается и достигает максимума, когда средняя длина самих лягушек равна примерно 60 мм. В дальнейшем рост голени замедляется в большей степени, чем рост тела, на что указывает уменьшение голени у наиболее старых особей (рис. 3, 3).

Степень развития пяточного бугра оценивается индексом, указывающим на отношение его к длине первого пальца задней ноги. Распределяя наш материал по возрастным группам, получаем:

длина тела	20	—40	—60	—80	—100;
индекс	3,08	2,80	2,76	2,71	2,68;
количество особей	37	27	59	49	5.

Рассмотренные цифры и относящиеся к ним кривые (рис. 4, 1) подтверждают реальность возрастного изменения данного признака. Последний сперва меняется в онтогенезе довольно интенсивно (примерно до возраста, соответствующего 35—40 мм общей длины животного), затем изменение замедляется.

Сопоставляя в этом случае графики наш и П. В. Терентьева (1962), получаем интересную картину. Кривые идут параллельно, но индекс у молдавской серии значительно меньше, чем общий индекс вида в преде-

лах всего его ареала (см. рис. 4). Возможно, это объясняется отчасти разницей в технике измерений. Однако вероятнее всего, здесь проявляется географическая изменчивость данного признака. Не исключено, что в сборах П. В. Терентьева оказалось больше материала из северных областей. Если это так, то размеры внутреннего пяточного бугра у озерных лягушек увеличиваются в направлении от севера к югу.

Важные признаки мы находили в особенностях общего строения головы и отдельных ее частей, которые с возрастом также закономерно изменяются.

В первую очередь мы выяснили изменение с возрастом отношения длины тела к длине головы:

длина тела	20	—40	—60	—80	—100;
индекс	3,11	3,10	3,05	3,08	3,19;
количество особей	43	25	42	27	4.

В этом случае, как и в других, относительная длина головы с возрастом увеличивается, пока тело не достигнет в среднем 60 мм длины. После чего рост головы замедляется и ее относительная длина у наиболее крупных экземпляров становится меньше (см. рис. 3, 1).

Относительные размеры барабанной перепонки мы определяли по тому, сколько раз ее продольный диаметр укладывается в длине глаза. Наш материал распределен по возрастным группам так:

длина тела	20	—40	—60	—80	—100;
индекс	1,48	1,46	1,43	1,49	1,50;
количество особей	43	25	42	27	4.

Из полученных данных видим, что возрастные изменения относительной длины барабанной перепонки аналогичны изменениям длины головы (см. рис. 3, 4).

Несколько иначе изменяется с возрастом расстояние между веками, относительную величину которого мы устанавливали по тому, сколько раз она содержится в ширине одного века:

длина тела	20	—40	—60	—80	—100;
индекс	1,74	2,03	2,04	2,00	1,90;
количество особей	43	25	42	27	4.

Оказывается, когда размеры тела приближаются к 60 мм, величина расстояния между веками уменьшается, а у более крупных лягушек — увеличивается (см. рис. 3, 2). Это может быть связано с возрастными изменениями как ширины головы в целом, так и ширины века.

Наличие у озерной лягушки продольной спинной светлой полосы варьирует с возрастом. Материал, который мы обработали, выглядит следующим образом:

длина тела	20	—40	—60	—80	—100;
экземпляры с полосой, %	4,54	51,85	56,92	47,00	24,00;
экземпляры без полос, %	95,46	48,15	43,08	53,00	76,00;
общее число экземпляров	44	27	65	51	5.

Продольная спинная полоса проявляется все сильнее, пока общая длина тела достигает 60 мм. Позже она постепенно исчезает (рис. 5, 1). Это, видимо, связано с закономерными возрастными изменениями кожной пигментации. Возникает вопрос: почему почти у всех молодых озер-

ных лягушек Молдавии отсутствует продольная спинная полоса? У головастики ее нет вовсе, а у молодых появляется на более поздних стадиях роста и то не у всех. Очевидно, это один из наиболее изменчивых признаков и при дальнейшей эволюции он вообще исчезнет. Так как некоторые авторы (Терентьев, 1962) считают озерную лягушку наиболее молодым видом, то, возможно, данный признак неустойчив. Кстати, особи с продольной спинной полосой у прудовой лягушки встречаются намного чаще, чем у озерной, а у чернопятнистой — чаще даже, чем у прудовой (Терентьев, 1962). Возникает и другое предположение: поголовное отсутствие спинной полосы у молодых озерных лягушек объясняется, вероятно, и тем, что они собраны в одном биотопе и принадлежат одной популяции (с. Чутешты Каларашского района). Этот признак тесно связан с местными экологическими условиями.

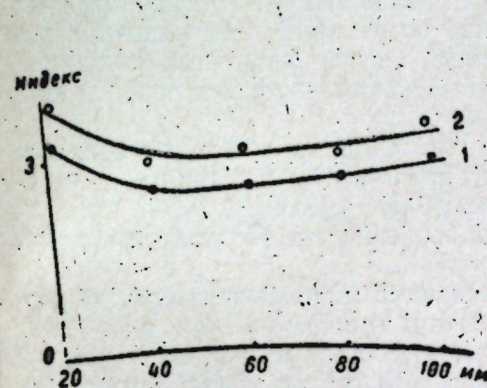


Рис. 4. Изменение относительной длины внутреннего пяточного бугра озерной лягушки в связи с размерами тела.

На оси абсцисс — длина тела лягушек разного возраста; на оси ординат — отношение (индекс) длины первого пальца задней ноги к длине внутреннего пяточного бугра:

1 — данные по Молдавии; 2 — данные П. В. Терентьева.

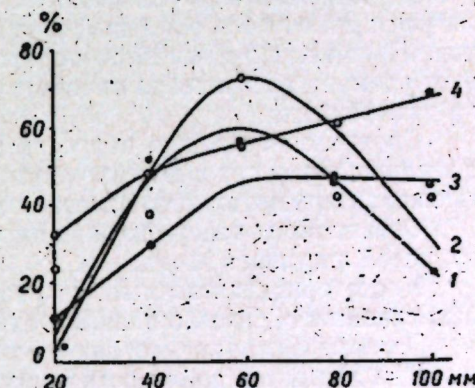


Рис. 5. Изменение процента озерных лягушек с продольной полосой на спине в зависимости от длины тела и географической широты местности.

На оси абсцисс — длина тела лягушек разного возраста; на оси ординат — процент лягушек с продольной полосой на спине:

1 — от 45° до 48° с. ш. (данные по Молдавии); 2 — южнее 40° с. ш.; 3 — от 40° до 45° с. ш.; 4 — севернее 45° с. ш. (данные П. В. Терентьева).

Интересно, что полученная нами кривая возрастных изменений признака продольной полосатости спины у озерных лягушек совпадает с аналогичными данными П. В. Терентьева (1962), приведенными им для разных местностей (см. рис. 5), и подтверждает его мнение о возрастной и географической изменчивости этого признака.

Некоторые авторы (Терентьев, 1962; и др.) указывают на пятнистость спины и другие особенности окраски как на важные систематические признаки зеленых лягушек, подверженные изменчивости.

Из 150 экземпляров просмотренных нами озерных лягушек 137 были с пятнами на спине и 13 — без пятен, что составляет 91,33 и 8,67%. Процент пятнистости этого вида по степени его распространения, по П. В. Терентьеву (1962), — 99,7%. Наблюдающаяся разница между сведениями названного автора и нашими объясняется, видимо, тем, что наш материал был собран как раз в зоне минимума встречаемости особей с полосой. Пятнистость и симметричное расположение пятен наблюдаются одно-

временно с наличием продольной спинной полосы. Отмечается (Терентьев, 1962), что в средних широтах ($40-45^{\circ}$ с. ш.) лягушек со спинной полосой меньше, чем южнее и севернее (это и объясняет разницу между нашими и данными П. В. Терентьева). Среди особей без полос появляются особи и без пятен — с темно-грязно-зеленым однотонным оттенком окраски спины, и наоборот.

Из приведенных данных, характеризующих некоторые систематические признаки двух видов распространенных в Молдавии лягушек, можно сделать некоторые выводы. Прежде всего необходимо отметить закономерность в их возрастных изменениях, что видно на представленных графиках и сопоставлении использованных цифровых показателей. Возраст лягушек, величина тела которых достигает примерно 60 мм, является как бы переломным, и количественные отношения разных признаков к этому времени или усиливаются, или ослабляются. У более крупных лягушек отмечается обратный характер возрастного изменения признаков. Предположим, что этот переломный период онтогенеза соответствует времени наступления окончательной половозрелости и первого цикла размножения.

Сравнивая сведения, полученные по Молдавии, с тем, что известно о зеленых лягушках в других частях их ареалов, можно сказать, что первые характеризуются определенной обособленностью.

Остановимся теперь на некоторых особенностях экологии озерной и прудовой лягушек в Молдавии.

Места обитания этих видов различаются мало. В некоторых биотопах, главным образом в плавнях, они живут вместе.

Зеленые лягушки населяют лесные, лесостепные и степные районы и всегда держатся поблизости водоемов. Иногда их можно встретить и далеко от воды, преимущественно в тенистых местах. Так, в июле 1964 года на окраине с. Этулия (Вулканештский р-н) нами были обнаружены десятки озерных лягушек в густом винограднике, расположенном приблизительно в 600—700 м от Кагульского лимана. В этом месте лишь кое-где имеются небольшие роднички.

Во время размножения наблюдаются скопления лягушек в довольно крупных стоячих водоемах. Позже эти лягушки мигрируют на большие расстояния по ручейкам в лесистые места и в районы, занятые садами и виноградниками. В июле 1964 года нами были выловлены почти все лягушки (около 40 экз.) в колхозном саду с. Этулия, около заброшенного родникового колодца, на большом расстоянии от лимана. Все особи оказались взрослыми. После размножения массы взрослых лягушек можно видеть в садах и виноградниках, расположенных вблизи воды. Возможно, значительная часть их остается зимовать здесь же, на суше. В водоемах в это время встречаются почти исключительно головастики и молодые особи.

В литературе (Банников и Денисов, 1956; Терентьев и Чернов, 1949) указывается, что зеленые лягушки зимуют только в воде (под водою), но мы находим их и на суше. В начале марта 1958 года в Реденском лесу Унгенского района было обнаружено под большим корнем старого дуба 5 озерных лягушек (от 50 до 70 мм длины). В октябре 1962 года в окрестностях города Бельцы, в засыпанной норке глубиной 0,5 м, мы отыскали озерную лягушку вместе с зеленой жабой.

Зимовки зеленых лягушек наблюдаются и в больших глубоких лужах. В декабре 1962 года из-под льда большой лужи (глубиной около 0,5—0,7 м) в пойме р. Днестр на окраине с. Парканы (Тираспольский

район) было выловлено несколько десятков зеленых лягушек. В этом же году в Днестре около г. Тирасполя мы нашли много лягушек в январе. Большинство из них были молодые.

Таким образом, взрослые и молодые лягушки зимуют в разных местах, причем последние, по-видимому, менее разборчивы в выборе зимовок. В холодные зимы бывают случаи массовой гибели зеленых лягушек. Наблюдается, что в лиманах, больших озерах и прудах, на местах скопления головастиков и молодых лягушек никогда не встречаются взрослые, и наоборот. Возможно, это связано с каннибализмом зеленых лягушек (Mertens, 1959; Терентьев и Чернов, 1949; Хозацкий, 1950).

Мы установили, что на отдельных участках водоемов, где как будто имеются подходящие условия обитания (освещение, глубина, растительность и т. д.), полностью отсутствуют и лягушки, и головастики, которых можно встретить в других местах этих же водоемов. Такое положение характеризует, как известно, распределение в природе многих животных. Например, Дрифт (Van der Drift, 1959), наблюдая размещение по разным биотопам жуужлиц, а Эдвардс (Edwards, 1958) — многоножек, установили, что этих животных нет в местах, рядом с которыми они обычно встречаются.

Отсутствие же на участках представителей тех или иных видов (в районе общего их распространения), очевидно, связано с какими-то условиями, необходимыми для благоприятного существования данных животных.

Активность земноводных определяется температурой, влажностью воздуха, она связана с продолжительностью ночей и, следовательно, зависит от времени года и географического положения местности. В разных географических пунктах ареала активность каждого вида неодинакова. Так, А. Г. Банников и М. И. Денисова (1956) пишут: «Ночью в средней полосе, вне периода размножения, лишь отдельные особи прудовой лягушки изредка появляются на поверхности. Основная же масса находится на дне водоема, где температурные условия наиболее благоприятны, а в Южном Дагестане в любое время суток общее число озерных лягушек, плавающих на поверхности воды или прыгающих в зарослях, остается примерно одинаковым».

В Молдавии зеленые лягушки активны круглосуточно, но максимумы активности наблюдаются поздним вечером и ранним утром. Ночью на суше в часы наиболее высоких температур и влажности воздуха (июнь, июль, август) встречаются исключительно взрослые особи, а молодые плавают на поверхности воды, сидят на водных растениях и плавающих предметах.

Мы наблюдали, что в одно и то же время суток, в сходных условиях температуры воздуха, в разных биотопах процент встречаемости зеленых лягушек на суше неодинаков (особенно в лесных и степных биотопах).

Характер суточного цикла активности зеленых лягушек изменяется при колебаниях температуры и влажности воздуха окружающей среды. Эти изменения происходят в зависимости от погоды, времени года, суток и географического положения местообитания.

ЛИТЕРАТУРА

- Банников А. Г. и Денисова М. Н. 1956. Очерки по биологии земноводных. М., Учпедгиз.
- Браунер А. А. 1906. Третье предварительное сообщение о пресмыкающихся и земноводных губерний Сувальской, Минской, Подольской, Черниговской, Бессарабской, Херсонской, Екатеринославской и Днепровского уезда Таврической. Записки Новороссийского о-ва естествоиспытателей, т. XXVIII.
- Браунер А. А. 1906—1907. Гады Бессарабии. Тр. Бессар. о-ва естествоиспыт. и любителей естеств. за 1906, 1907 год.
- Дидусенко А. М. 1959. О видовом составе амфибий и рептилий Молдавской ССР. Тр. объедин. научн. сессии АН СССР, Кишинев, т. 2.
- Тарашук В. И. 1959. Земноводні та ползуни. Фауна України, т. 7.
- Терентьев П. В. 1936. Метод индексов в систематике. Изв. АН СССР, отд. мат. и ест., № 6.
- Терентьев П. В. Корреляция индексов *Rana ridibunda* Pall., «Зоол. журн.», 22 (5).
- Терентьев П. В. и Чернов С. А. 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных, изд. III. М., «Сов. наука».
- Терентьев П. В. 1957. О применимости понятия «подвид» в изучении внутривидовой изменчивости, «Вестн. Ленингр. ун-та», № 21.
- Терентьев П. В. 1962. Характер географической изменчивости зеленых лягушек. Тр. Петергофского биол. ин-та ЛГУ, № 19.
- Тофан В. Е. 1961. Некоторые данные по изучению фауны позвоночных животных Молдавии. Тез. докл. научно-практ. конф. по вопр. изуч. природы и хоз-ва родного края в школах МССР. Тирасполь.
- Тофан В. Е. 1965. Состав и экономическое значение батрахогерпетофауны Молдавии. В кн.: Материалы зоол. совещ. по проблеме «Биологические основы реконструкции, рационализация использования и охраны фауны южной зоны Европ. части СССР», Кишинев.
- Хозацкий Л. И. 1950. К фауне земноводных и пресмыкающихся восточных Карпат. Изв. Всесоюз. географ. о-ва, 82(1).
- Чепурнов В. С., Буришев М. С., Саенко Я. М. и Долгий В. Н. 1953. Материалы по фауне позвоночных животных низовьев Днестра, Прута и южных районов Молдавии. Уч. зап. Кишин. гос. ун-та, т. VIII.
- Angel F. 1946. Reptiles et Amphibiens. Faune de France, 45.
- Bolkay S. 1908. Über die Artberechtigung des Flussfrosches, *Rana ridibunda*. Lacerta, No 13.
- Boulenger G. 1891. A contribution to the knowledge of the races of *Rana esculenta* and their geographical distribution. Proc. Zool. Soc. London.
- Boulenger G. 1918. On the races and variation of the edible frog, *Rana esculenta* L. Ann. Mag. Nat. Hist., (9): 2, No 10.
- Camerano L. 1882. Recherches sur les variations de la *Rana esculenta* et du *Bufo viridis* dans le bassin de la Méditerranée. C. R. de la 10e session Assoc. Française pour l'avancement de Sciences.
- Dürigen B. 1897. Deutschlands Amphibien und Reptilien Megeburg.
- Edwards C. A. 1958. The ecology of Symphyla: Part I. Populations, Ent. Exp. et Appl., I.
- Fuhn E. U. și St. Vancea. 1960. Fauna Republicii Populare Romîne Amfibii vol. XIV, fasc. I, București, Acad. RPR.
- Mertens R. 1957. Viața animalelor în delta Dunării. Amfibii și Reptile. Natura, an. 9, No 6.
- Nordman A. 1840. Voyage dans la Russie meridionale et la Crimée, par la Hongrie, la Valachie et la Moldavie exécuté en 1837, sous la dir. de Anatole de Demidoff par de Sainson, de Nordman, t. 3. Paris.
- Schreiber E. 1912. Herpetologia Europaea. II ed. Jena.
- Schuster O. 1950. Die Klimaparallele Ausbildung der Körperproportionen bei Poikilothermen. Abhandl. der Senckenberg. Naturforsch. Gesellschaft, No 482.
- Van der Drift J. 1959. Field studies on the surface fauna of forests. J. T. B. O. N. Medd., 41.
- Werner F. 1897. Die Reptilien und Amphibien Österreich-Ungarn und das Okkupationsländer.

Т. Д. ДЫМЧИШИНА-КРИВЕНЦОВА

ИНТЕНСИВНОСТЬ ПРОЦЕССОВ МИНЕРАЛИЗАЦИИ
ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА БАКТЕРИАЛЬНОЙ ФЛОРОЙ
В ВОДОХРАНИЛИЩАХ МОЛДАВСКОЙ ССР

В создании биологической продукции водоема микроорганизмы выполняют большую и многообразную работу. Одной из сторон проявления их активной деятельности в этом процессе является полная минерализация легко усвояемого органического вещества и возвращение биогенов в цикл круговорота.

Чтобы характеризовать минерализующую деятельность бактериальной флоры водохранилищ Молдавии, мы воспользовались формулой Н. Д. Иерусалимского¹, приведенной в монографии А. Е. Крисса (1959).

Разумеется, эта формула дает нам только ориентировочное представление о количестве минерализованного органического вещества, так как при расчетах мы используем величину биомассы не гетеротрофной, а общей микрофлоры, включающей наряду с гетеротрофами небольшой процент типичных автотрофных микроорганизмов, являющихся хемо- и фотосинтетиками. Кроме того, нужно отметить, что и среди гетеротрофных микроорганизмов есть виды, способные к хемосинтезу и ассимиляции CO₂, синтезирующее органическое вещество которых при расчетах дает несколько завышенные результаты.

В настоящей работе рассчитаны суточная и годовая величины минерализации органического вещества в трех малых водохранилищах: Лазовском, Комратском, Кишкарском и в сравнительно большом по площади Дубоссарском водохранилище².

Для расчета величин интенсивности процесса минерализации были использованы частично опубликованные данные по биомассе бактерий и коэффициенту Р/В (Дымчишина-Кривенцова, 1964, 1967), полученные в 1961, 1962 и 1964 годах исследования. Результаты расчетов приводятся в таблице.

¹ $P = amct + bmt$, где P — общее количество полностью минерализованного органического вещества; a — трофический коэффициент, то есть затрата энергетического материала (в виде органического вещества) на прирост единицы биомассы бактерий; b — коэффициент «основного обмена», то есть затрата энергетического материала (в виде органического вещества) на нужды «основного обмена» единицы биомассы бактерий в единицу времени; c — коэффициент роста (прирост единицы микробной биомассы в процессе роста и размножения в единицу времени); m — биомасса бактерий (сухой вес); t — время. На основании обзорных данных Г. Г. Винберга (1946), Н. Д. Иерусалимский принимает коэффициент a равный в среднем 3, коэффициент b — 0,5. Сухой вес бактерий, по данным М. Ф. Федорова (1949), составляет 20% от сырого веса.

² Морфометрические, гидрологические и типологические особенности названных водохранилищ приведены в работах М. Ф. Ярошенко (1964); М. Ф. Ярошенко, А. И. Набережного и В. М. Шалара (1964).

Общее количество органического вещества, минерализованного бактериальной флорой в некоторых водохранилищах Молдавии³

Водохранилище	Год исследования	Сезоны	Суточный Р/В-коэффициент	Биомасса бактерий (сухой вес, мг/л)	Суточная величина минерализации органического вещества, мг/л или г/м ³	Годовая величина минерализации органического вещества, кг/м ³
Лазовское (низовье, ст. 3)	1961	IV	10,59	3,48	112,3	26,7
"	"	VII	11,06	2,98	100,4	—
"	"	X	11,08	1,36	45,9	—
"	1962	II	6,89	1,60	33,9	—
Комратское (низовье, ст. 3)	1961	IV	8,90	5,48	149,1	29,2
"	"	VII	7,69	7,76	182,9	—
"	"	X	10,68	1,90	61,8	—
"	1962	II	5,21	1,60	25,8	—
Кишкарское (низовье, ст. 3)	1961	IV	10,33	4,16	131,0	23,4
"	"	VII	4,17	1,14	14,8	—
"	"	X	10,54	3,12	100,2	—
"	1962	II	4,36	0,76	10,3	—
Дубоссарское (верховье, ст. Рыбница, выше города)	1964	IV	5,29	0,91	14,9	8,6
"	"	VII	8,40	0,27	6,9	—
"	"	X	9,57	0,88	25,7	—
" (низовье, ст. Гояны)	"	IV	4,34	0,61	8,3	—
"	"	VII	17,10	1,28	66,3	—
" (Ягорлыкская заводь)	"	VII	15,26	0,88	40,7	—
"	"	X	8,76	0,38	10,2	—
" (низовье, ст. Кучиеры)	"	IV	12,03	0,71	26,0	—
"	"	VII	10,89	0,83	27,5	—
"	"	X	4,31	0,65	8,7	—

Как показывают данные таблицы, годовая величина минерализации органического вещества бактериальной флорой в Лазовском водохранилище составляет 26,7 кг/м³, в Комратском — 29,2 кг/м³, в Кишкарском — 23,4 кг/м³ и в Дубоссарском — 8,6 кг/м³, то есть в малых водохранилищах она очень высока (в 2,7—3,4 раза выше, чем в Дубоссарском и примерно одного порядка). Отсюда следует, что процессы разложения органического вещества наиболее интенсивно протекают в малых мелководных водоемах, где общее число микроорганизмов и величина первичной продукции фитопланктона достигают наибольших значений (Дымчишина-Кривенцова, 1964, 1967; Шаларь и Горбатенький, 1967). Существенную роль в этом играют и аллохтонные органические вещества, загрязняющие малые водохранилища в большей мере, чем Дубоссарское.

Суточная величина минерализации органического вещества микроорганизмами во всех изучаемых водоемах варьирует в широких пределах, однако, как и годовая величина минерализации, достигает наиболь-

³ Все данные приводятся для поверхностного слоя водной массы.

ших значений в Комратском (25,8—182,9 г/м³) и наименьших — в Дубоссарском (8,3—66,3 г/м³).

Значительные изменения суточной величины минерализации наблюдаются по сезонам. Так, в Лазовском водохранилище зимой 1962 года, когда первичная продукция фитопланктона была равна нулю, а температура воды всего на 0,2°C выше нуля, суточная величина минерализации остаточного количества органического вещества, неразложившегося осенью, составляла 33,9 г/м³. Весной же в период паводка при увеличении количества аллохтонного органического вещества в водохранилище и летом при максимальных температуре и фотосинтезе (1,12 г С под 1 м²) она значительно возросла — до 112,3 г/м³ в первом случае и до 100,4 г/м³ во втором.

Аналогичная картина наблюдалась и в Комратском водохранилище. В Кишкарском процессы минерализации органического вещества бактериальной флорой, коррелируя иногда с процессами фотосинтеза фитопланктона, достигали наибольшей интенсивности весной (131,0 г сухого органического вещества/м³) и осенью (100,2 г сухого органического вещества/м³), а зимой, так же как в Лазовском и Комратском, были относительно слабыми (10,3 г сухого органического вещества/м³).

На отдельных участках Дубоссарского водохранилища максимальные величины минерализации органического вещества не совпадают во времени. В верхнем участке (на ст. Рыбница выше города) процессы минерализации достигают наибольшей интенсивности осенью (25,7 г сухого органического вещества/м³), когда начинается усиленная работа и сброс в водохранилище отходов сахарного завода г. Рыбницы и расположенного на противоположном берегу маслосыроваренного завода г. Резины. На всех станциях нижнего участка водохранилища, а также в Ягорлыкской заводи минерализация усиливается летом, при более высоких температурах.

Из показателей таблицы видно, что минерализующая деятельность бактерий в летний период особенно интенсифицируется на ст. Гояны (66,3 г сухого органического вещества/м³), где содержание легко усвояемого органического вещества по сравнению с другими станциями водоема наиболее высокое (6,92 мг О₂/л по перманганатной окисляемости).

Подводя итог изложенному, отметим, что процессы минерализации органического вещества бактериальной флорой в водохранилищах Молдавии протекают очень интенсивно и определяются двумя главными факторами: наличием легко усвояемого органического вещества и температурой.

Отметим также, что такие результаты минерализующей деятельности бактериальной флоры молдавских водохранилищ можно ожидать в аналогичных водохранилищах южной зоны Европейской части СССР.

ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. 1946. Интенсивность дыхания микроорганизмов. Успехи совр. биол., т. 21, 401.
- Дымчишина-Кривенцова Т. Д. 1964. Бактериопланктон малых водохранилищ Молдавии. Биол. ресурсы водоем. Молд., вып. 2.
- Дымчишина-Кривенцова Т. Д. 1967 а. Продуктивность бактериопланктона некоторых водохранилищ Молдавии. Биол. ресурсы водоем. Молд., вып. 5.

- Дымчишина-Кривенцова Т. Д. 1967 б. Первичная продукция и деструкция органического вещества и их взаимосвязь с развитием бактериальной флоры в малых водохранилищах Молдавии. Биол. ресурсы водоем. Молд., вып. 5.
- Крисс А. Е. 1959. Морская микробиология (глубоководная). М., Изд-во АН СССР.
- Федоров М. В. 1949. Микробиология. М., Сельхозгиз.
- Шаларь В. М., Горбатенький Г. Г. 1967. Некоторые результаты изучения первичной продукции Дубоссарского водохранилища. Биол. ресур. водоем. Молд., вып. 5.
- Под общей ред. Ярошенко М. Ф. 1964. Дубоссарское водохранилище. М., «Наука».
- Ярошенко М. Ф., Набережный А. И., Шаларь В. М. 1964. Гидрография и морфометрия малых водохранилищ Молдавии. Биол. ресурсы водоем. Молд., вып. 2.

А. И. НАБЕРЕЖНЫЙ, Т. Д. ДЫМЧИШИНА-КРИВЕНЦОВА

О ВЛИЯНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ НА СКОРОСТЬ ВЫЕДАНИЯ БАКТЕРИЙ НЕКОТОРЫМИ ВИДАМИ CLADOCERA

В настоящее время в литературе накопилось достаточно данных, подтверждающих исключительно большую роль водных бактерий в трофической цепи почти всех гидробионтов, а в ряде случаев и позвоночных.

Применительно к ветвистоусым рачкам, как показали исследования Н. С. Гаевской (1941), А. Г. Родиной (1946, 1948—1950), М. К. Кастальской-Карзинкиной (1942), Е. Ф. Мануйловой (1951, 1958), Ю. С. Беляцкой (1959) и других, бактерии имеют основное, а при оптимальном развитии — решающее значение в их питании и в таких случаях обеспечивают все жизненные процессы у рачков.

Проведенные в этом направлении исследования выяснили, что интенсивность потребления ветвистоусыми рачками бактериофлоры находится в прямой зависимости не только от видовой принадлежности, плотности и размеров тела рачков-фильтраторов, но и от видового разнообразия и степени концентрации бактерий в водной среде. Установлено, что минимальные естественные концентрации бактерий, обеспечивающие трофические потребности ветвистоусых, составляют не менее 1 млн. кл/мл. В то же время чрезмерно высокие концентрации бактерий препятствуют нормальному пищеварению у рачков.

Среди абиотических факторов, определяющих интенсивность фильтрации бактериальной взвеси ветвистоусыми, существенную роль играет температура среды их обитания, что убедительно показала Е. Ф. Мануйлова (1964). К сожалению, таких работ немного, в то время как выяснение этих интимных сторон биологии ветвистоусых рачков, на наш взгляд, представляет определенный интерес при изучении продукционных процессов в водоемах.

Учитывая это, мы провели экспериментальные исследования по определению интенсивности выедания бактерий ветвистоусыми рачками *Daphnia pulex*, *Moina rectirostris*, *Bosmina longirostris* и *Simoccephalus velulus* в зависимости от температуры окружающей их водной среды. Один из вариантов опыта был поставлен при температуре воды 12,5°, второй — при 25,0°, то есть в пределах, свойственных нашим водоемам в течение вегетационного периода.

Опыты ставили в цилиндрических стеклянных сосудах емкостью 0,5 л каждый, наполненных водой из одного выростного пруда Приднестровского рыбхоза, отфильтрованной для задержки фито- и зоопланктона через предварительный мембранный фильтр. Наблюдения при температуре воды 25,0° проводили в естественных условиях, а при 12,5° — во

время опыта. Отсчет рачков был произвольным. Концентрации бактерий в опытных сосудах с первыми двумя рачками определяли перед началом эксперимента, а затем через каждый час на протяжении 4 часов; с двумя остальными рачками — через каждые 2 часа. Такая постановка опытов освободила нас от дополнительного проведения специальных исследований по выяснению времени генерации бактерий. Величину потребления последних рачками за единицу времени определяли по разности их концентрации в указанные выше сроки.

Скорость фильтрации в мл. экз./час высчитывали по формуле:

$$W = \frac{(B - b) \cdot 2v}{(B + b) \cdot n \cdot t},$$

где В — количество бактерий в начале опыта, тыс./мл;

b — количество бактерий в конце опыта, тыс./мл;

v — объем воды в опыте, мл; t — продолжительность опыта, часы;

n — количество рачков в опыте.

Результаты исследований, как видно по приведенной таблице, показывают, что пределы взятых температур в эксперименте оказывают существенное влияние на интенсивность потребления бактерий только первыми тремя подопытными рачками, отличающимися в экологическом отношении своей теплолюбивостью. Что касается последнего *Bosmina longirostris*, то у него каких-либо различий в интенсивности фильтрации бактерий на протяжении обоих вариантов опыта не наблюдается, хотя обеспеченность его бактериальной пищей была. Показателями в этом отношении являются абсолютные величины интенсивности потребления бактерий в расчете на одну особь и на единицу времени, а также скорость фильтрации, выраженная в мл/экз. час (см. табл.). Очевидно, что такая индифферентность босмины к взятым в опытах температурам обусловливается его эвритермностью. Вместе с тем не исключено, что одинаковый уровень потребления бактерий, по крайней мере в первые два часа опыта, объясняется и оптимальной обеспеченностью пищевых потребностей рачка.

К сожалению, подобные сведения не только для данного, но и для других рачков-фильтраторов в разных условиях среды отсутствуют. Известны лишь индивидуальные различия в интенсивности фильтрации и взаимозависимости ее от концентрации бактерий в окружающей среде, что подтвердилось и нашими исследованиями.

По данным таблицы, наиболее удовлетворительно в обоих вариантах был обеспечен пищей *Daphnia pulex*. Не случайно и скорость фильтрации бактерий этого рачка особенно высокая. Однако различия в температуре, как и следовало ожидать, отразились не только на интенсивности фильтрации, но и на ритме его питания. При температуре 12,5°, например, в среднем за час одной особью было отфильтровано 20,1% от наличной концентрации бактерий (9303 тыс. кл/мл) с колебаниями от 4000 тыс. кл. в первый час до 696 тыс. кл. в третий час опыта. С повышением температуры до 25,0° в такой же промежуток времени количество отфильтрованной пищи достигло 32,1%, несмотря на то, что концентрация бактерий в данном случае была в 1,5 раза меньше (6086 тыс. кл/мл). Кроме того, при температуре 12,5° наиболее интенсивно поедались бактерии в первый и четвертый часы опыта (см. табл.). В этом промежутке времени скорость фильтрации заметно понижается, что, очевидно, связано с процессом переваривания пищи, отфильтрованной в начале опыта.

Обеспеченность (в тыс. кл/мл) и интенсивность потребления бактерий (в тыс. кл/мл) ветвистоусыми рачками (в расчете на одну особь)

Вид рачка-фильтратора	Количество рачков в опыте, экз.	В 1-й час		Во 2-й час		В 3-й час		В 4-й час		В среднем за 1 час		Скорость фильтрации, мл. экз./час
		обеспеченность	интенсивность потребления	обеспеченность	интенсивность потребления	обеспеченность	интенсивность потребления	обеспеченность	интенсивность потребления			
При температуре 12,5°												
<i>Daphnia pulex</i> . . .	584	13042	4000	9042	1130	7912	696	7216	1652	9303	1869	0,18
<i>Moina rectirostris</i> . .	1836	3374	858	2516	83	2433	1023	1410	110	1483	516	0,06
<i>Simocephalus vetulus</i>	552	7778	—	—	769	7009	—	—	109	3697	219	0,33
<i>Bosmina longirostris</i> .	650	3874	—	—	1000	2871	—	—	31	1687	258	0,06
При температуре 25,5°												
<i>Daphnia pulex</i> . . .	584	9912	2608	7304	2619	4695	2261	2434	348	6086	1956	0,33
<i>Moina rectirostris</i> . .	1836	3954	2572	1389	121	1261	64	1177	180	1945	739	0,09
<i>Simocephalus vetulus</i>	552	6788	—	—	276	6518	—	—	2656	3326	733	1,50
<i>Bosmina longirostris</i> .	650	3817	—	—	974	2843	—	—	31	1665	251	0,06

При температуре 25,0° больше всего бактерий потребляется в течение первых трех часов, причем абсолютные величины отфильтрованной пищи почти одни и те же (2261—2619 тыс. кл.). Несомненно, повышение температуры окружающей среды способствует не только более интенсивному потреблению пищевых частиц, но и усиленному обмену веществ, что явилось причиной непрерывного процесса фильтрации у рачка. Об этом свидетельствует также относительно высокий показатель скорости фильтрации рачка, который почти в 2 раза выше, чем при температуре 12,5°.

Второй рачок *Moina rectirostris* был хуже обеспечен бактериальной пищей, что обусловило и небольшую величину ее фильтрации. Но, если рассмотреть их относительные показатели, то увидим ту же ритмичность, которая характерна и для предыдущего рачка. Менее выраженные средняя поедаемость за 1 час (34,7% от 1483 тыс. кл. при температуре 12,5° и 38,0% от 1945 тыс. кл. при температуре 25,0°), в такой же мере и скорость фильтрации (соответственно 0,06 и 0,09 мл экз./час), объясняются главным образом чрезмерно высокой концентрацией в опыте *Moina rectirostris* и малой насыщенностью бактерий.

Сравнительно лучше, чем у других, улавливается влияние различной температуры на интенсивность фильтрации у *Simoscephalus vetulus*. Например, если при температуре 12,5° в среднем за 1 час одной особью отфильтровывалось всего 219 тыс. кл. (с колебаниями от 54,5 до 384,5 тыс. кл.), то при 25,0° — 733 тыс. кл. (с колебаниями от 138 до 1328 тыс. кл.). Косвенным подтверждением сказанного является скорость фильтрации (см. табл.).

Таким образом, проведенные исследования показали, что температура окружающей среды, независимо от содержания бактерий, оказывает существенное влияние на скорость фильтрации ветвистоусых рачков, особенно теплолюбивых форм.

ЛИТЕРАТУРА

- Беляцкая Ю. С. Бактериопланктон озер Нарочь, Мясстро, Батории и его значение в питании зоопланктона. Автореферат канд. дисс., Минск, 1959.
- Гаевская Н. С. О методах выращивания живого корма для рыб. Тр. Моск. техн. ин-та рыбн. пром. и хоз-ва им. Микояна, вып. 3, 1941.
- Кастальская-Карзинкина М. А. Материалы по питанию дафний. «Зоол. журн.», т. XXI, вып. 4, 1942.
- Мануйлова Е. Ф. Опыт работы по повышению продуктивности новгородских водоемов. Тр. пробл. и темат. совещ. ЗИН АН СССР, вып. I, 1951.
- Мануйлова Е. Ф. К вопросу о значении численности бактерий в развитии ветвистоусых рачков в естественных условиях. Докл. АН СССР, 120, 5, 1958.
- Родина А. Г. Опыты по питанию *Daphnia magna*. «Зоол. журн.», т. XXV, вып. 3, 1946.
- Родина А. Г. Роль бактерий и дрожжевых грибов в питании *Cladocera* (*D. magna*). Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 8, 3, 1948.
- Родина А. Г. Бактерии как пища водных животных. «Природа», 10, 1949.
- Родина А. Г. Экспериментальные исследования питания дафний. Тр. Всес. гидроб. о-ва, 2, 1950.

А. И. НАБЕРЕЖНЫЙ

ПИЩЕВОЙ РЕЖИМ И СУТОЧНЫЙ РИТМ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК КАРПА НА РАННИХ ЭТАПАХ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Основная часть опубликованных работ по питанию карпа касается главным образом его сеголетней молодежи и более старших возрастных групп. Менее изучено питание личинок на ранних стадиях постэмбрионального развития, тем более в сочетании с гистологическим анализом формирования их пищеварительного тракта. Что касается суточного ритма питания личинок на ранних стадиях, то таких исследований, насколько нам известно, не проводилось. Выяснение же этих вопросов интересно не только с научной, но и с практической точки зрения.

Исходным материалом для настоящей работы послужил анализ содержимого 336 кишечника личинок карпа, из них 261 — для выяснения суточного ритма питания и 75 — для выяснения характера питания в первые 9 дней, то есть до полного рассасывания желточного мешка и полного перехода личинок на внешний корм. Последние были получены из икры, собранной в одном из нерестовых прудов Приднестровского рыбхоза. Икру помещали в кристаллизатор и всех выклюнувшихся на протяжении 2 часов личинок отсаживали в аквариум, заполненный водой из Дубоссарского водохранилища. Пока личинки развивались в аквариумах, им ежедневно в избытке давали планктонный корм, который отбирали из водохранилища. Одновременно для учета этого корма были собраны количественные пробы зоопланктона.

Отбор личинок карпа и фиксацию их в 3—4%-ном формалине проводили ежедневно только в первые три дня их жизни, затем на пятые и девятые сутки. Далее отбор личинок был прекращен в связи с окончательным рассасыванием желточного мешка и полного перехода их на внешнее питание. При каждой очередной фиксации отбирали обычно не менее 10 экземпляров личинок. Для гистологического анализа их фиксировали в смеси Буэна в те же сроки¹.

Наблюдения за суточным ритмом питания личинок карпа проводили также в аквариумах. В качестве исходного материала послужили двенадцатидневные личинки, отловленные из того же нерестового пруда Приднестровского рыбхоза. Отбор и фиксацию личинок в количестве по 15 экземпляров проводили через каждые 4 часа в течение трех суток (с 18 по 21 июня 1964 года). Кроме того, чтобы выяснить влияние света

¹ Гистологическая обработка кишечника выполнена младшим научным сотрудником лаборатории гидробиологии и ихтиологии М. П. Статовой, за что приносим ей глубокую благодарность.

на суточный ритм питания молоди карпа, в ночь на вторые сутки подключили две электролампы общим напряжением в 300 в. В первые и третьи сутки наблюдения сбор молоди карпа проводили в обычных условиях, близких к естественным.

Камеральную обработку всех личинок проводили в соответствии с «Руководством по изучению питания рыб в естественных водоемах» (1961) с тем лишь отличием, что содержимое кишечника просчитывалось тотально.

Интенсивность питания всех исследуемых личинок учитывалась количественным соотношением съеденных организмов, а также процентом их встречаемости в кишечниках, так как расчетные индексы наполнения кишечника и упитанности личинок в этом случае не выражают сути дела.

Проведенные исследования показали, что 40% личинок карпа переходят на внешний корм через 3 часа после выклева. Первой пищей их оказались мельчайшие *Navicula* sp., среднее количество которых в одном кишечнике не превышало 3 экз. Аналогичную картину отмечает и А. М. Чаплина (1958), вскрывшая 150 однодневных личинок карпа, причем компонентами их питания были также *Navicula* и *Cymbella*. Содержание кишечника у остальных 60% состояло из бесформенной массы студенистой консистенции.

У двухдневных личинок спектр питания увеличивается до 4 компонентов фитопланктона — *Navicula* sp., *Pediastrum duplex*, *Scenedesmus obliquus* и мелких обрывков *Ceratium hirundinella*. В этом случае внешняя пища была обнаружена у 70% личинок. В содержимом отдельных кишечника насчитывалось до 11 фрагментов *Ceratium hirundinella*. Преобладание названной водоросли в составе пищи двухдневных личинок связано с ее массовым развитием в этот период в водохранилище, откуда отбирали корм. Однако судить о каком-либо процессе переваривания у личинок этого возраста нет оснований. Как видно из гистологического строения, кишечник двухдневных личинок представляет прямую трубку, выстланную изнутри однослойным недифференцированным эпителием, покрытую снаружи тяжами соединительной ткани. В эпителиальном слое находится большое количество митозов (рис. 1), что свидетельствует об интенсивном процессе деления клеток и начале их гистологической дифференцировки. Все это лишний раз подтверждает, что при таком строении кишечника личинки не способны к перевариванию внешнего корма. Возможно, такие пищевые частицы как раздражители в какой-то мере способствуют ускорению процесса формирования кишечника у личинок. В частности, подобное предположение было подтверждено на ряде костистых рыб исследованиями А. А. Костомаровой (1962). К сожалению, проверить правильность такого предположения на личинках, питающихся только за счет желточного мешка, нам не удалось. Во всяком случае, формирование пищевого тракта у личинок, перешедших с первых дней на внешнее питание, протекает довольно быстро.

Уже на третий день жизни кишечник у личинок не только морфологически, но и функционально в какой-то степени подготовлен к перевариванию экзогенной пищи. Как видно из рис. 2, слизистая оболочка начинает образовывать складки, что обуславливает движение поверхности кишечника. Плазма слизистых клеток становится более вакуолизированной по сравнению с предыдущей стадией, что, по-видимому, связано с функцией пищеварения. В базальной части цилиндрического эпителия слизистой оболочки появляется каемка, выполняющая функции всасы-

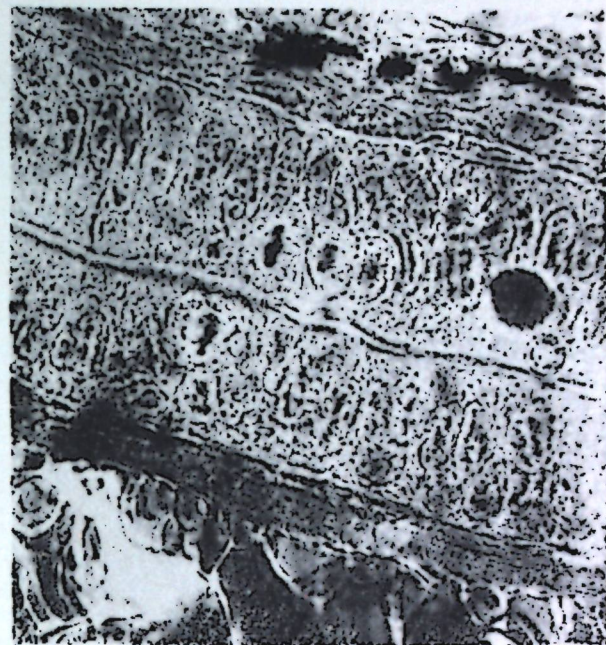


Рис. 1. Продольный разрез пищеварительного тракта личинок карпа в двухдневном возрасте. Видны митозы клеток. Увеличение 90×15.

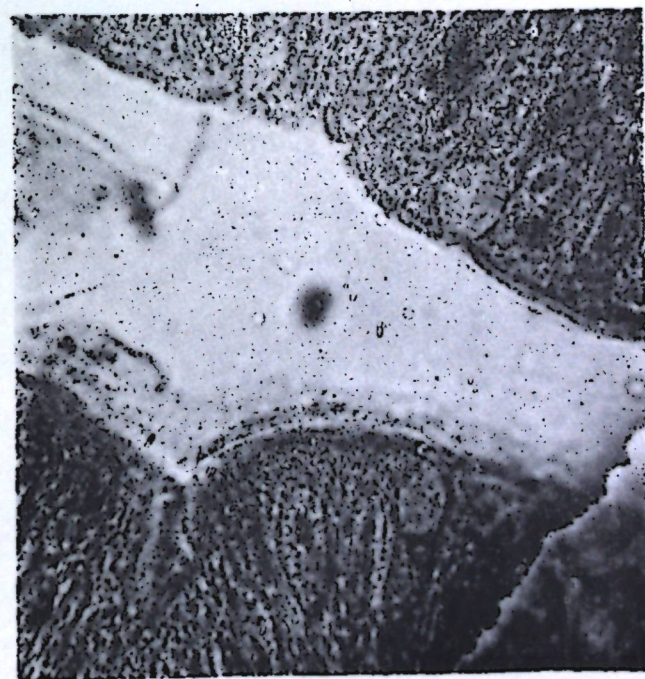


Рис. 2. Продольный разрез пищеварительного тракта личинок карпа в возрасте трех дней. Начало образования бокаловидных клеток. Увеличение 90×15.



Рис. 3. Продольный разрез пищеварительного тракта личинок карпа в возрасте пяти дней. Видно начало образования складок. Увеличение 40×15 .

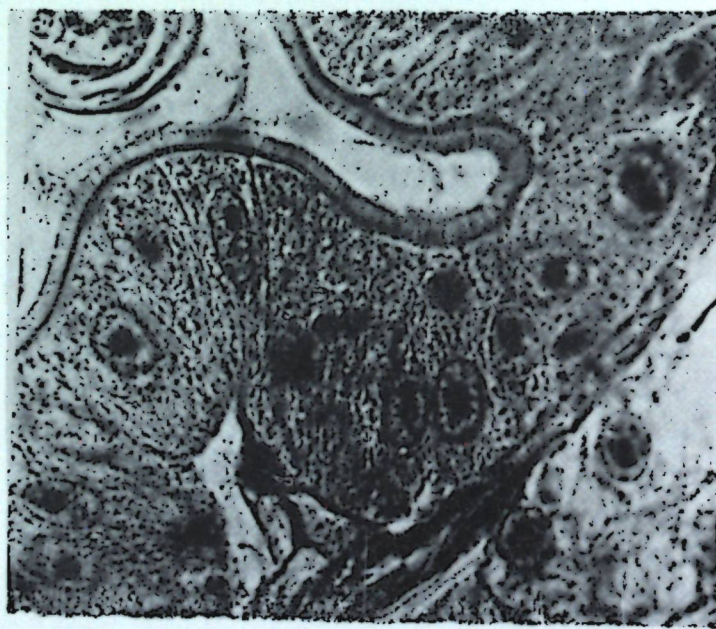


Рис. 4. Продольный разрез пищеварительного тракта личинок карпа в возрасте девяти дней. Хорошо развит каемчатый эпителий. Увеличение 90×15 .

вания и выделения ферментов. Несомненно, такое состояние кишечника обусловило переход личинок на более разнообразный корм.

К этому времени содержимое пищевых трактов личинок включало 12 кормовых гидробионтов, среди которых 3 представлены фитопланктоном и 9 — зоопланктоном (4 коловратки, 2 ветвистоусых и 3 веслоногих рачка). Основную пищу личинок этого возраста составляли *Bosmina longirostris* (90% по частоте встречаемости) при средней численности 8,5 экз. на кишечник и личиночные стадии циклопов (80% по частоте встречаемости) — 4 экз. на кишечник. В отдельных пищевых трактах общее количество гидробионтов достигало 29 экз.

Более совершенным становится гистологическое строение кишечника у личинок пятидневного возраста. Как видно из рис. 3, высота клеток цилиндрического эпителия и складок слизистой оболочки значительно увеличивается, а подслизистая оболочка становится многослойной, ядра цилиндрических клеток отодвинулись в их базальную часть. Возрастает количество бокаловидных клеток. Все это свидетельствует о более высокой функциональной подготовленности кишечника к перевариванию экзогенной пищи. Значит, не случайно пищевой рацион личинок данного возраста состоял исключительно из животных гидробионтов (14 компонентов из зоопланктона и 2 — из донной фауны). Среди них при 100%-ной встречаемости наиболее интенсивно поедались взрослые особи *Acanthocyclops vernalis* и его личиночные стадии. Именно с этого возраста личинки начинают питаться такими крупными рачками, как *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia cucullata*, *Daphnia longispina*, *Graptoleberis testudinaria* и др., встречаемость которых в содержимом кишечника не ниже 40%. Коловратки, несмотря на их обилие в составе корма, личинками не поедались. Очевидно, такое положение объясняется обеспеченностью их более крупными кормовыми гидробионтами.

К девятидневному возрасту, когда у личинок уже полностью рассасывается желточный мешок, процесс гистологической дифференцировки кишечного тракта можно считать почти законченным. Дальнейшее развитие стенок кишечника идет в направлении увеличения складок слизистой оболочки, размеров и количества эпителиальных и бокаловидных клеток (рис. 4).

Что касается пищевого спектра и интенсивности питания личинок в этом возрасте, то они обуславливаются обилием и доступностью кормовых гидробионтов. Такое явление было отмечено нами при исследовании питания личиночных стадий других рыб (Набережный и др. 1960, 1961, 1966).

Кроме того, пищевой спектр двенадцатидневных личинок на протяжении суток отличается своим непостоянством. В дневные часы он примерно в 2 раза выше, чем в ночные. В первом случае основу питания составляют планктонные ракообразные, во втором — коловратки. Такое явление, очевидно, объясняется различным скоплением в толще воды кормовых гидробионтов и личинок, что наблюдается и в обычных естественных условиях.

Исследования суточного ритма питания личинок данного возраста (рис. 5) показали, что наиболее активно они используют кормовые гидробионты в первой половине дня, затем наступает постепенный спад интенсивности питания до середины ночи. Искусственное освещение ночью не оказало никакого влияния на суточный ритм питания личинок.

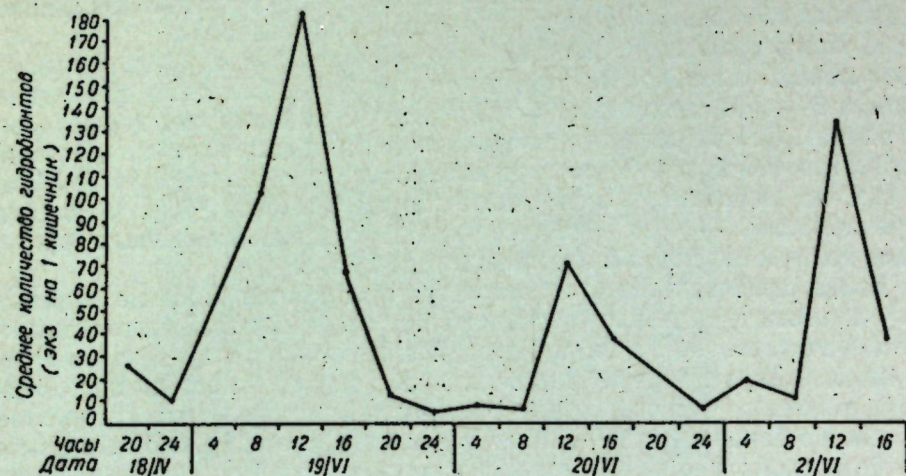


Рис. 5. Суточный ритм питания двенадцатидневных личинок карпа.

Выводы

1. Переход личинок карпа на смешанный корм начинается с первого дня их жизни. Первопищей им служат мельчайшие водоросли. К потреблению компонентов зоопланктона личинки приступают с третьего дня жизни, что совпадает с началом функциональной деятельности пищеварительного тракта.

2. Ко времени полного рассасывания желточного мешка у личинок почти заканчивается гистологическая дифференцировка кишечника, что предопределяет переход их на разнообразный корм. Характер и интенсивность питания личинок, начиная с этого возраста, зависят от обилия наличного состава кормовых гидробионтов.

3. Суточный ритм питания двенадцатидневных личинок характеризуется одновершинным пиком в первой половине дня.

ЛИТЕРАТУРА

- Костомарова А. А. Влияние голодания на развитие личинок костистых рыб. Тр. Ин-та морфологии животных, вып. 40, 1962.
- Набережный А. И., Вальковская О. И., Кубрак И. Ф., Дедю И. И. Питание чудского сига, акклиматизируемого в прудах Молдавии. Тр. Ин-та биол. Молд. фил. АН СССР, т. II, вып. 2, 1960.
- Набережный А. И., Кубрак И. Ф., Чорик Ф. П. Питание личинок чудского сига в прудах Молдавии. Вопросы гидробиол. и ихтиол. водоемов Молдавии, 1961.
- Набережный А. И., Владимиров М. З., Ротарь А. И. и Максимова О. Б. Питание днепровского рыбка на ранних этапах постэмбрионального развития. Тр. IV конф. молодых ученых Молдавии. Кишинев, 1966.
- Чаплина А. М. Экология выращивания молоди карпа и интенсификация роста ее в рыбопитомниках юго-востока Украины. Автореф. дисс., 1958.

М. П. СТАТОВА и И. Ф. КУБРАК

МАТЕРИАЛЫ ПО ГОДИЧНОМУ ЦИКЛУ ЯИЧНИКОВ НЕКОТОРЫХ ХИЩНЫХ РЫБ КУЧУРГАНСКОГО ЛИМАНА

Изучение влияния экологических факторов на развитие воспроизводительной системы рыб имеет важное значение для выяснения вопросов размножения и формирования их стада. Эти исследования представляют особый интерес в условиях Кучурганского лимана в связи с превращением его в водоем-охладитель Молдавской ГРЭС.

Исследованию подверглись половозрелые самки щуки *Esox lucius* L., окуня *Perca fluviatilis* L. и судака *Lucioperca lucioperca* L., выловленные из лимана в 1964—1965 годах.

По характеру икротеления исследованные рыбы относятся к типичным единовременно нерестующим рыбам. Несмотря на имеющиеся работы по годичным изменениям яичников окуня (Мейен, 1927), судака (Трусов, 1949; Статова, 1957; Рейнгардт и Турдова, 1962) и щуки (Зайцев, 1956; Сычева, 1965), исследования в этом направлении не теряют своей актуальности.

Яичники щуки, окуня и судака мы отбирали не менее двух раз в месяц в течение всего года и фиксировали в 40%-ном формалине. Предварительно рыб взвешивали и измеряли, а также определяли процентное соотношение веса яичников к весу тела самки в момент фиксации. Гистологическая обработка яичников была обычной, через хлороформ-парафин. Срезы толщиной в 6—8 микронов окрашивали по методу Маллори. Микрофотографии готовили через микроскоп МБИ-6 при увеличении окуляра 7X и объективов 3,5X и 9X.

Как известно, для половозрелых рыб каждый половой цикл начинается с развития новой генерации овоцитов. Этот процесс наступает не сразу после освобождения яичника от икры во время нереста, а через определенный промежуток после него. Как указывает П. А. Дрягин (1949), окончание посленерестовой стадии определяется минимальным коэффициентом зрелости, который устанавливается после полной атрезии остаточных элементов от предыдущего нереста. Кроме того, этот момент можно определить гистологической обработкой яичников.

У щуки Кучурганского лимана минимальный коэффициент зрелости устанавливается в конце мая-начале июня и составляет 0,40—0,50%. Внешне яичники представляют собой сморщенные плотные тяжи розовато-серого цвета. На гистологических препаратах основную массу яичника составляют овоциты периода малого роста — фазы А, В и С. Размеры последних колеблются от 161 до 224 м. Плазма яйцеклетки тонкозернистая. Ядро круглое или слегка овальное, расположено несколько экс-

центрично. Овоцит покрывает тонкая бесструктурная желточная оболочка. Фолликулярный эпителий, примыкающий к оболочке, состоит из редко сидящих клеток, к которым прилегают соединительнотканые клетки с веретеновидными ядрами.

У окуня полная ликвидация остаточных элементов после нереста и установление минимального коэффициента зрелости гонад происходит также в конце мая-начале июня и находится в пределах 0,70—0,87%. Гистологическое строение яичников окуня в этот период, как и у щуки, характерно для единовременно нерестующих рыб. На яйценесущих пластинках, расположенных правильными поперечными рядами, лежат многочисленные гнезда овогоний и овоциты фаз А, В и С. Размеры последних 133—175 μ .

Таким образом, II стадия зрелости у половозрелых самок щуки и окуня Кучурганского лимана наступает в конце мая-начале июня и длится два, два с половиной месяца. В течение этого времени коэффициент зрелости не изменяется.

В конце июля-начале августа в яичниках самок обоих видов рыб начинается вакуолизация овоцитов фазы С и их переход в фазу Д, а яичников — в III стадию зрелости. Процесс вакуолизации плазмы яйцеклеток асинхронный. На гистологических препаратах яичников щуки и окуня в конце августа обнаруживаются овоциты на разных фазах вакуолизации. У щуки образование вакуолей в плазме начинается с середины овоцита и происходит по направлению к оболочке. Величина овоцитов в период вакуолизации 329—518 μ . Коэффициент зрелости колеблется от 0,90 до 10,0%. Это свидетельствует о резко выраженных индивидуальных отклонениях трофоплазматического роста яйцеклеток щуки.

У окуня вакуолизация плазмы начинается одновременно с околоядерной зоны и по периферии овоцита. Величина половых клеток с вакуолизированной плазмой 147—469 μ и является результатом резко выраженной асинхронности этого процесса у окуня, что не было отмечено другими авторами. Строение оболочки яйцеклеток усложнилось. Собственная оболочка утолщена, но бесструктурна. Количество клеток фолликулярного эпителия увеличилось, они стали продолговатыми и тесно располагаются друг возле друга. Снаружи появляется студенистый слой, к нему сплошным рядом примыкают соединительнотканые клетки.

В результате начавшегося трофоплазматического роста овоцитов коэффициент зрелости гонад окуня повышается до 2,4%. Процесс вакуолизации яйцеклеток щуки и окуня продолжается до конца сентября, в это время происходит выравнивание в развитии.

В конце сентября в половых клетках щуки и окуня начинается накопление желтка в плазме в виде шариков, окрашенных в красный цвет (рис. 2). Размеры овоцитов щуки возрастают до 665—768 μ , окуня — до 511—560 μ . Коэффициент зрелости гонад щуки в этот период колеблется от 2,2 до 10,3%, у окуня — от 3,3 до 7,1%. В яичниках окуня появляется овариальная жидкость. После гистологической обработки она представляет гомогенную массу, окрашенную в голубой цвет. Клетки фолликулярного эпителия вытягиваются, приобретая форму воронки, тонким концом обращенную к собственной оболочке овоцита, в которой просматривается исчерченность.

С понижением температуры воды в лимане (рис. 1) накопление желтка в овоцитах усиливается, и в начале декабря яичники щуки и окуня переходят в IV стадию зрелости. В данный момент коэффициент зрелости гонад щуки составляет от 5,7 до 11,1%, у окуня — от 9,0 до 14,0%.

Гистологический анализ яичников показывает, что генерация овоцитов, подготавливаемая к вымету, находится в фазе Е, хотя они еще не достигли дефинитивных размеров. У щуки диаметр таких овоцитов 1040—1280 μ . Желток в виде крупных глыбок и шариков заполняет плазму яйцеклетки. Собственная их оболочка тонкая, с едва заметной исчерченностью; клетки фолликулярного эпителия сохраняют цилиндрическую форму.

У окуня диаметр овоцитов фазы Е составляет 720—784 μ . Желток и капли жира заполняют плазму до краевых вакуолей. Жировые включения концентрируются вокруг ядра. В пространстве между овоцитами находится овариальная жидкость (рис. 3).

Следует отметить случаи резорбции овоцитов фазы Е в яичниках щуки, отловленной в зоне теплой воды канала ГРЭС в конце декабря и в январе. На гистологических препаратах у большинства овоцитов ядра не обнаруживаются, часть желтка сливается в гомогенную массу неправильных очертаний. В плазме таких овоцитов появляются образования дугообразной формы, вдоль границы которых, обращенной во внутрь овоцита, идет процесс разрушения желтка (рис. 4). Между овоцитами находится жидкость пенистой консистенции. В нормальных яичниках ее нет. Поскольку подобные явления отмечены только в яичниках щуки, локализовавшейся в зоне теплой воды в зимний период, мы полагаем: резорбция овоцитов вызвана воздействием более высокой температуры воды в этой части лимана (см. рис. 2). Наше предположение подтверждается тем фактом, что у самок щуки, выловленных в верховье лимана вдали от теплой воды, таких нарушений в яичниках не было. Предполагаем, что случаи нарушения в развитии яйцеклеток щуки в зимний период будут участываться с повышением температуры воды при пуске в эксплуатацию новых энергоблоков ГРЭС.

В феврале в результате продолжающегося процесса накопления желтка овоциты щуки и окуня увеличиваются в размерах. Диаметр овоцитов фазы Е у щуки равен 1300—1520 μ , у окуня — 880—912 μ . В яйцеклетках окуня клетки фолликулярной оболочки еще больше вытянулись и лишь тонкими выростами соединяются с радиальной зоной, так что расстояние между ними достигает 140—160 μ . Подобное строение оболочки В. А. Мейен (1927) описывает для овоцитов фазы F, характерной для предовуляционного состояния овоцита. В наших материалах такое строение оболочки присуще овоциту фазы Е, не достигшему дефинитивного размера и полной зрелости.

В конце первой — начале второй декады марта отмечен массовый нерест щуки в прибрежных зарослях зоны канала ГРЭС при температуре воды 9—11°. В яичниках нерестующих и выбойных особей обнаруживается много неовулировавших, дегенерирующих овоцитов, состав-

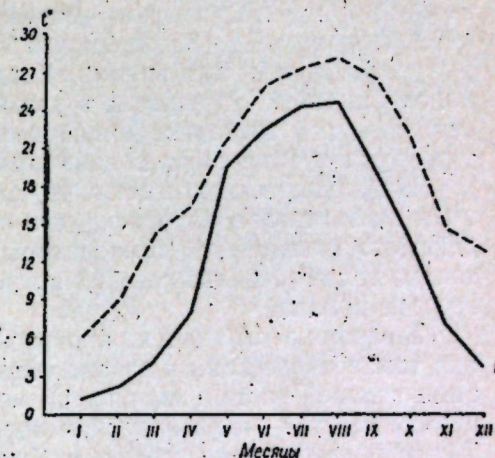


Рис. 1. Среднемесячная температура воды Кучурганского лимана за 1965 год: 1 — средней части лимана; 2 — ниже устья канала ГРЭС.

ляющих примерно одну пятую часть всех яйцеклеток. Однако процесс дегенерации овоцитов несколько не похож на резорбцию, обнаруженную в яичниках щуки в декабре и январе. Очевидно, здесь происходит типичный процесс фагоцитоза желтка фолликулярными клетками и разрушение радиальной зоны, который также обнаружила В. Н. Сычева (1965) в яичниках щуки Каховского водохранилища, ввиду отсутствия там условий для нереста. Мы полагаем, что частичная резорбция зрелых овоцитов у щуки Кучурганского лимана вызвана иной причиной, чем в Каховском водохранилище. Нарушения в развитии овоцитов возникают в процессе овогенеза под влиянием несвойственных для зимнего периода температур воды в незамерзающей зоне лимана.

Наблюдения показывают, что различные популяции щуки скапливаются на зимовку в зарослях, где весной и нерестуют. Следовательно, действию повышенной температуры воды подвергаются яйцеклетки только тех особей, которые локализовались на зимовку у выхода теплой воды из канала.

В вершине лимана и на противоположной стороне от ГРЭС, где средняя температура воды в начале марта была почти на 10° ниже, чем в незамерзающей части (см. рис. 1), нерест щуки произошел в последних числах марта — первых числах апреля при температуре воды $4,7-8,3^{\circ}$. Таким образом, нерест щуки в Кучурганском лимане растянут во времени из-за различного температурного режима в разных местах его акватории.

Коэффициент зрелости гонад щуки перед нерестом составлял $14,0-16,3\%$. На гистологических препаратах видно, что овоциты находятся в фазе F, то есть в предовуляционном состоянии, и достигли дефинитивных размеров — $1568-1720 \mu$. Ядра овоцитов находятся у самой оболочки, в центре их сконцентрированы немногочисленные ядрышки. Вокруг ядра собирается тонкозернистая оплазма и желток в виде крупных продолговатых глыбок (рис. 5).

Нерест окуня в лимане отмечался в начале второй декады апреля при температуре воды $9,6-11,0^{\circ}$. Коэффициент зрелости колеблется от $17,0$ до $21,2\%$. На гистологических препаратах яичников окуня перед нерестом овоциты находятся в фазе F, ядра уже не обнаруживаются, желток представляет скопления неправильной формы, жировые включения в виде единой капли, сдвинутой слегка к периферии яйцеклетки (рис. 6). Краевые вакуоли исчезли, их содержимое образовало под оболочкой вещество пенистой структуры. Дефинитивный размер овоцитов окуня $928-986 \mu$.

После нереста как у щуки, так и у окуня наступает стадия выбоя. Ее определяют у одновременно нерестующих рыб VI—II стадией, так как, кроме пустых фолликулярных оболочек и резорбирующихся невыметанных икринок, присутствуют овоциты фазы C и резервные — фазы A и B (рис. 7). Размеры овоцитов фазы C у окуня составляют $98-126 \mu$, у щуки — $161-210 \mu$. Количество овоцитов фазы C у обоих видов после выбоя зрелой икры не превышает $14,7-16,0\%$ от овоцитов периода малого роста. Коэффициент зрелости после нереста понижается у окуня до $2,0-2,5\%$, у щуки до $1,0\%$.

Резорбция остаточных элементов от нереста у окуня длится немногим более месяца (с середины апреля до середины-конца мая), у щуки — полтора-два (с середины марта-начала апреля до середины мая). Затем яичники переходят во II стадию зрелости, чем завершается предыдущий половой цикл и начинается новый, с развития новой генерации овоцитов.

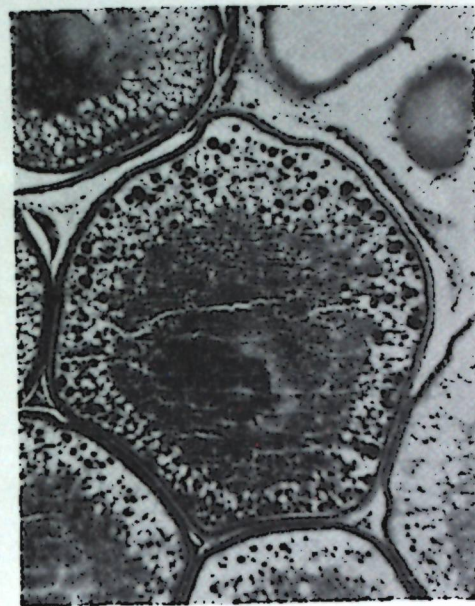


Рис. 2. Участок яичника щуки в III стадии зрелости. Овоциты в фазе начала накопления желтка. 28 сентября. Об. $9\times$, ок. $7\times$.

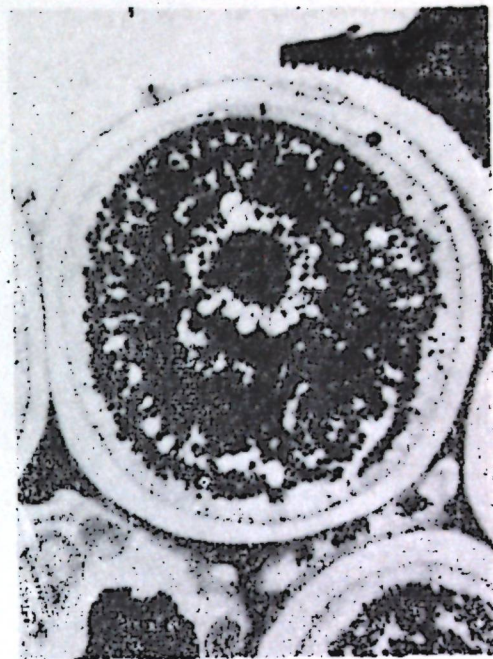


Рис. 3. Яичник окуня в IV стадии зрелости. Овоциты в фазе E. Пространство между овоцитами заполняет овариальная жидкость. 2 декабря. Об. $3,5\times$, ок. $7\times$.



Рис. 4. Начало дегенерации овоцитов щуки. Ядра не обнаруживаются. Между овоцитами видна жидкость. 27 декабря. Об. $3,5\times$, ок. $7\times$.



Рис. 5. Овоцит щуки перед овуляцией. Фаза F. Ядро овоцита у самой оболочки. 11 марта. Об. $9\times$, ок. $7\times$.

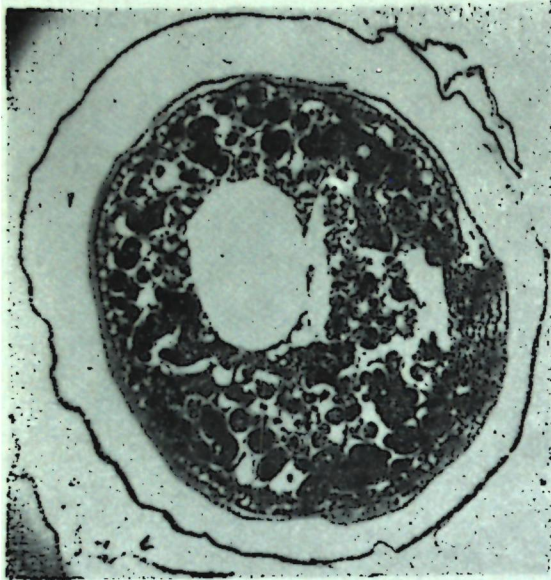


Рис. 6. Овоцит окуня перед овуляцией. Фаза F. Ядро и краевые вакуоли исчезли. 13 апреля. Об. 9X, ок. 7X.

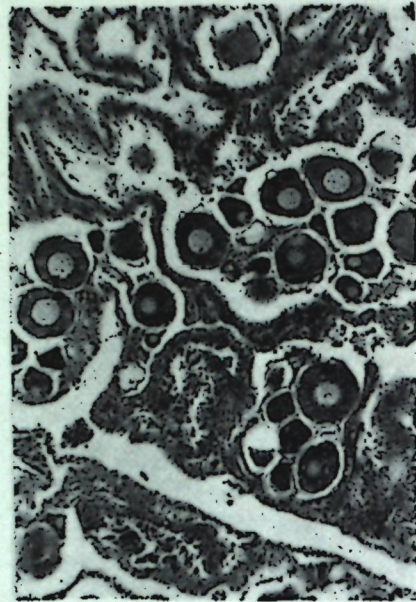


Рис. 7. Яичник окуня после нереста. Видны фолликулярные оболочки и овоциты периода малого роста. 29 апреля. Об. 9X, ок. 7X.

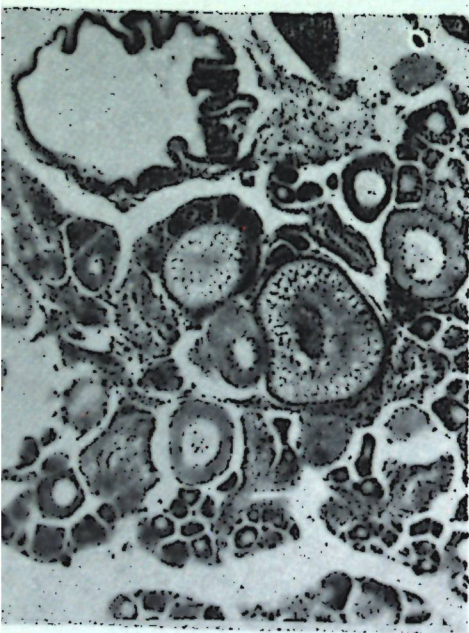


Рис. 8. Участок яичника судака после нереста в VI—III стадиях зрелости. Наряду с оликулярными оболочками и резорбирующимся овоцитом, видны яйцеклетки на разных фазах вакуолизации. 19 мая. Об. 9X, ок. 7X.

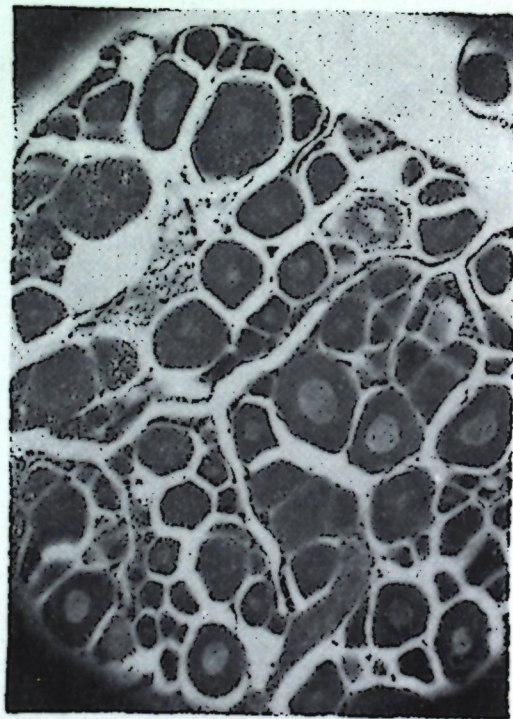


Рис. 9. Яичник судака во II стадии зрелости. Тяжи соединительной ткани свидетельствуют о прошедшем нересте. 10 июля. Об. 9X, ок. 7X.

Что касается изменений яичников половозрелого судака, то, как показали гистологические препараты, некоторые самки после нереста имеют яичники в VI—III стадиях зрелости, обнаруженной только у судака в заливе Пярну (Трусов, 1949)¹. В яичниках таких самок, наряду с пустыми фолликулярными оболочками, резорбирующимися икринками и комплексом овоцитов II стадии зрелости, присутствуют овоциты фазы конца вакуолизации (рис. 8), составляющие до 8,0% к общему числу яйцеклеток.

Кроме того, в яичниках находятся немногочисленные овоциты фазы накопления желтка в плазме. Однако они подвергаются резорбции одновременно с невыметанными овоцитами и в дальнейшем в яичниках не встречаются. Коэффициент зрелости гонад после нереста у таких самок составляет 3,3%.

В течение лета в овоцитах идет медленный процесс вакуолизации цитоплазмы. Этап трофоплазматического роста овоцитов является асинхронным и продолжается до конца сентября. К этому времени овоциты выравниваются в своем развитии, и величина их варьирует от 245 до 280 м. Яичники по состоянию зрелости не отличаются от таковых у самок судака Дубоссарского водохранилища (Статова, 1957). Коэффициент зрелости повышается до 8,7%.

Другие самки судака, выловленные в июле и августе, имели гонады на II стадии зрелости со следами прошедшего нереста. Основная масса овоцитов находится в фазе C (рис. 9), диаметр которых 105—133 м. Начало вакуолизации овоцитов и переход яичников в III стадию зрелости наблюдается лишь в сентябре. Количество овоцитов фаз вакуолизации теперь составляет 29,5% к общему числу овоцитов в яичнике.

К сожалению, отсутствие материала осенне-зимних сборов не позволяет судить о дальнейшем развитии половых клеток судака в Кучурганском лимане. Единственная самка, отловленная в декабре, имела яичники в III A стадии зрелости, то есть по состоянию зрелости не отличалась от самок судака других водоемов, описанных В. З. Трусовым (1949), а также от самок судака Дубоссарского водохранилища (Статова, 1957).

Таким образом, гистологические исследования отдельных моментов полового цикла яичников судака Кучурганского лимана показывают различия в прохождении отдельных стадий зрелости овоцитами у разных самок. Эти данные предполагают существование в Кучурганском лимане двух популяций судака: местной и входящей из Днестра, отличающихся характером развития воспроизводительной системы, а возможно, и биологией размножения.

Заключение

Изменение термического режима воды Кучурганского лимана под влиянием ГРЭС сдвигает нерест рассматриваемых видов рыб на более ранние сроки и растягивает его во времени. Последнее обстоятельство обусловлено различной температурой воды весной в разных местах акватории лимана.

При гистологических исследованиях яичников окуня в развитии яйцеклеток отклонений не обнаружено. В условиях Кучурганского лимана III стадия зрелости яичников более продолжительна и переход в IV осуществляется лишь в начале декабря. В яичниках самок щуки, зимую-

¹ Нерест судака в Кучурганском лимане в 1965 году был отмечен между 10—15 мая.

щих в зоне с повышенной температурой воды, выявлены нарушения в развитии яйцеклеток. У тех особей, которые были в стороне от этой зоны, никаких нарушений в развитии яйцеклеток не обнаружено.

Начало трофоплазматического роста овоцитов у обоих видов происходит в середине августа. В начале декабря яичники окуня и щуки находятся в IV стадии зрелости, хотя овоциты фазы Е не достигают дефинитивных размеров.

Гистологический анализ яичников судака показал, что после нереста состав овоцитов у одних самок характерен для VI—III стадии зрелости, у других для VI—II. У первых самок трофоплазматический рост овоцитов наблюдается сразу после нереста и продолжается все лето и осень. У вторых он начинается лишь в сентябре.

ЛИТЕРАТУРА

- Дрягин П. А. 1949. Половые циклы и нерест рыб. Известия ВНИОРХ, т. 28, Л.
 Зайцев А. В. 1956. Годичный цикл яичников щуки. Доклады АН СССР, т. 106, № 6.
 Мейен В. А. 1927. Наблюдение над годичными изменениями яичника у окуня (*Perca fluviatilis* L.). «Русский Зоологический журнал», т. 7, вып. 4.
 Рейнгагдт Л. В. и Трудова Т. К. 1962. Годичный цикл развития яичников судака озера им. Ленина. Тр. Зональн. совещ. по типологии и биол. обоснованию рыбохоз. использ. внутр. водоемов южн. зоны СССР, Кишинев.
 Статова М. П. 1957. Изменения гонад и гипофиза самок судака Дубоссарского водохранилища в процессе полового созревания. Известия Молд. филиала АН СССР, № 7, Кишинев.
 Сычева В. Н. 1965. Реакция половых желез щуки *Esox lucius* L. на изменение экологических условий. «Вопросы ихтиологии», т. 5, вып. 2, М.
 Трусов В. З. 1949. Годичный цикл яичников донского судака (*Lucioperca, lucioperca* L.) и особенности моментов цикла у судака других водоемов. Труды лабор. основ рыбоводства, т. 2, Л.

Г. Г. ГОРБАТЕНЬКИЙ, Г. М. СТЕПАНОВА,
 З. Т. БОРЩ, С. Ф. БЫТКО

О ВЫДЕЛЕНИИ СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА И ФОСФОРА И РЕГЕНЕРАЦИИ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ПРИ РАЗЛОЖЕНИИ РАСТЕНИЯ *ECHINOCHLOA CRUS-GALLI* В ВОДЕ

Скорость выделения органических веществ и регенерации биогенных элементов при разложении растительности, применяемой в рыбоводной практике для удобрений, имеет большое теоретическое и практическое значение. Выяснение этих процессов позволяет глубже познать круговорот органического вещества в водоеме и, тем самым, облегчит уточнение норм, сроков и методов внесения этих удобрений.

В литературе по этому вопросу основное внимание обращалось на экологическую и микробиологическую стороны процессов и на морфоанатомические изменения, происходящие при распаде растений (Мессиньева и Горбунова, 1947; Горбунов, 1953; Кузнецов и др. 1955; Крашевникова, 1958; Корелякова, 1958, 1959; Родина, 1959; Гак, 1959, 1960 и др.). Химические изменения растений при распаде и их влияние на химический состав воды изучены очень мало, а растительность прибрежно-водных зон водоемов Молдавии совершенно не исследовалась.

В течение вегетационных периодов 1964—1965 годов на нерестово-выростном хозяйстве Приднестровского рыбхоза в качестве зеленой массы для удобрения опытных прудов использовалось, помимо других, пестушиное просо — *Echinochloa crus-galli* (L.) R. et. sch. Мы поставили перед собой задачу: проследить в экспериментальных условиях механизм выделения из него азотных и фосфорных соединений в воду, процессы регенерации биогенных элементов и их влияние на химический режим воды.

Опыты проводили в прудовой воде в 12 четырехлитровых стеклянных аквариумах. В каждый из них положили по снопку вялой растительности из расчета 250 мг/л. Такое количество растительности взяли для того, чтобы можно было уловить влияние ее распада на химические показатели состава воды.

Опыты были заложены в шести вариантах по два (параллельные) аквариума в каждом с контролем. Все сосуды находились в одинаковых световых и температурных условиях. Температура воды 17,4—20°C. Срок снятия проб из всех вариантов был установлен через 3, 6, 9, 12, 15 и 18 дней от начала постановки опытов.

Перед опытом и при отборе проб в растительности определяли влажность, зольность, органическое вещество, общий азот и фосфор (табл. 1). В воде анализировали содержание растворенного кислорода, двуокиси углерода, активную реакцию pH, все формы минерального азота, органический азот, минеральный и органический фосфор, перманганатную и бихроматную окисляемость и цветность воды (табл. 2).

Таблица 1

Результаты химического анализа *Echinochloa crus-galli* (песушное просо) и скорости выделения соединений N и P при разложении его в воде

Вариант опыта, продолжительность в днях	Навеска растительности в опыте, мг/д		Влажность в % от веса сырого материала	Зольность в % от веса сухого вещества	Органическое вещество в % от веса сухого вещества	Общий азот				Общий фосфор			
	в вазом состоянии (в начале опыта)	в состоянии сухости в конце опыта)				наличие в навеске		убыль из растений в воду		наличие в навеске		убыль из растений в воду	
						мг/д	в % от веса сухого вещества	мг/д	в % от навески до начала опыта	мг/д	в % от веса сухого вещества	мг/д	в % от навески до начала опыта
0 До начала опыта	250	166,8	60,74	7,00	93,00	1,46	0,87	0	0	0,096	0,057	0	0
I Через 3 дня	250	91,4	—	4,97	95,03	1,10	1,20	0,36	24,66	0,051	0,056	0,045	46,88
II Через 6 дней	250	75,7	—	3,85	96,15	0,78	1,03	0,68	46,58	0,063	0,083	0,033	34,38
III Через 9 дней	250	77,9	—	3,14	96,86	0,63	0,81	0,83	56,85	0,064	0,082	0,032	33,34
IV Через 12 дней	250	58,0	—	3,53	96,47	0,90	1,55	0,56	38,36	0,038	0,065	0,058	60,42
V Через 15 дней	250	62,0	—	2,67	97,33	0,57	0,92	0,89	60,96	0,032	0,052	0,064	66,67
VI Через 18 дней	250	56,2	—	2,03	97,97	0,31	0,55	1,15	78,77	0,018	0,032	0,078	81,25

Кроме этого, вели наблюдения за численностью и биомассой фитопланктона, зоопланктона и микрофлоры в аквариумах, а также определяли БПК₅ и БПК₁₀ (см. табл. 1, 2).

Химические анализы показали (см. табл. 1), что растение *Echinochloa crus-galli* перед опытом содержало 60,74% влаги от веса сырого материала, 93% органического вещества и 7% золы (от сухого вещества). Общий азот по отношению к весу сухого вещества составлял 0,74 и общий фосфор 0,057%. Таким образом, в 250 мг растительности, взятой на каждый литр воды, содержалось 166,8 мг сухого вещества, из которого 11,68% было минеральных и 155,12 мг органических веществ.

Соединения азота составляли 146 мг/л, фосфора — 0,096 мг/л. Результаты опыта выразились в следующем.

Вода в аквариумах с растительностью на второй день опыта начинает менять цвет и на третий становится оливково-желтой, оставаясь такой до конца эксперимента. Цветность менялась в том же направлении, как и цвет воды, достигая максимальных показателей на шестой день до 30,9°. В дальнейшем происходит постепенное ее снижение до 27,2°. В контрольном аквариуме вода сохраняет первоначальный желтовато-зеленый цвет, а ее цветность составляет 12,8—19,2°, и только на шестой день она достигла 22,4°. Прозрачность воды в опытных аквариумах к третьему дню незначительно снижается, что, видимо, связано с более интенсивным развитием в них бактерио- и фитопланктона по сравнению с контролем. По визуальным наблюдениям, вокруг снопов растений на третий день началось образование бактериальной пленки в виде футляра или мешочка, а на девятый она стала довольно плотной и хорошо заметной в воде. Анализ показал, что эта пленка состояла из серобактерий. Численность фитопланктона в это время достигла 1416,250 тыс. кл./л с биомассой в 677,4 мг/л, против 687,350 тыс. кл./л с биомассой в 300,1 мг/л в контроле. Количество бактерий также было в 2—3,3 раза больше в опытных аквариумах, чем в контроле. После 6—9-го дня прозрачность воды снова увеличивается.

Аммонийный азот начинает возрастать после третьего дня и достигает максимума (0,64 мг/л) к девятому. На 6—9-й день (см. табл. 1) из растений в воду переходят уже 46,58—56,85% азота от общего количества его соединений, что связано с очень интенсивными процессами разложения растений в это время. В дальнейшем эти процессы замедляются и содержание аммонийного азота уменьшается до 0,38 мг/л в конце опытов.

Нитритный азот, отсутствующий в воде в начале опыта, на шестой день появляется в небольших количествах — 0,009 мг/л и в дальнейшем, на 14—18-й день, достигает 0,050—0,137 мг/л. Нитратный азот в начале опытов также не обнаружен в воде и лишь на третий день появляется 0,13 мг/л, сохраняясь почти на таком уровне до конца опытов. Если бы не было факторов потребления нитратного азота (бактерии и фитопланктон, по неопубликованным данным Т. Д. Кривенцовой, В. М. Шаларя и Н. И. Яловицкой, достигающих наибольших величин на 6—9-й день), то, вероятно, содержание его постепенно увеличивалось бы, особенно после девятого дня, когда явно обнаруживались процессы нитрификации аммонийного азота. Органический и общий азот возрастают в воде, достигая максимума на 6—9-й день, затем постепенно уменьшаются, приближаясь к первоначальным концентрациям.

Количество минерального фосфора начинает увеличиваться с первого дня и уже на третий достигает 0,040 мг/л. К этому времени из расте-

Результаты химических анализов воды в опытах по выявлению скорости вы-
разложению *Echinochloa crus-galli*

Показатели		Вариант опыта,				
		I через 3 дня		II через 6 дней		
		с 21.IX по 27.IX		с 21.IX по 27.IX		
		контроль	опыт	контроль	опыт	
Температура, °C		19,6	19,6	19,6	19,8	
O ₂	{ мг/л	5,07	3,97	5,93	5,17	
	{ %	53,6	41,8	62,9	54,9	
CO ₂ , мг/л		6,6	7,7	6,6	8,8	
РН		8,00	7,80	8,00	7,80	
Азот, мг/л	{ NO ₂ '	0	0	0,018	0,009	
	{ NO ₃ '	0,07	0,13	0,05	0,06	
	{ NH ₄ '	0,41	0,36	0,66	0,55	
	{ минеральный (NO ₂ ' + NO ₃ ' + NH ₄ ')	0,480	0,490	0,728	0,619	
	{ органический	0,845	0,748	0,805	1,182	
	{ суммарный (мин. + орг.)	1,325	1,238	1,533	1,801	
Фосфор, мг/л	{ PO ₄ '''	0	0,040	0,010	0,030	
	{ органический	0,160	0,154	0,121	0,145	
	{ суммарный (мин. + орг.)	0,160	0,194	0,131	0,175	
Окисляе- мость, мгО/л	{ П	7,44	10,64	4,64	6,24	
	{ Б	25,92	29,33	19,45	26,03	
% $\frac{П}{Б}$		28,7	36,3	23,9	23,9	
Цветность, градусы		16,0	28,8	22,4	30,9	
Цветность к						
П окисляемости		2,15	2,70	4,82	4,95	
БПК, мгO ₂ /л	БПК ₅	{ БПК ₅	2,59	3,16	2,87	2,12
		{ $\frac{БПК_5}{БПК_5}$	0,34	0,29	0,62	0,34
	БПК ₁₀	{ БПК ₁₀	4,57	4,02	3,11	3,93
		{ $\frac{БПК_{10}}{БПК_{10}}$	0,61	0,35	0,67	0,63
Органическое вещество		20,41	23,09	15,32	20,50	

Таблица 2

деления соединений азота и фосфора и регенерации биогенных элементов при
(петушиное просо)

днн	III через 9 дней		IV через 12 дней		V через 15 дней		VI через 18 дней	
	с 21.IX по 30.IX		с 21.IX по 3.X		с 21.IX по 6.X		с 21.IX по 9.X	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
	20,0	20,0	17,4	17,4	16,8	16,8	18,2	18,2
	6,51	6,90	6,89	6,63	9,17	7,23	7,52	6,03
	67,2	71,3	69,9	67,3	91,9	72,5	77,5	62,1
	3,9	7,4	3,5	6,2	3,1	5,7	2,2	5,7
	8,10	8,00	8,10	8,00	8,15	8,10	8,15	8,10
	0,068	0,037	0,036	0,019	0,044	0,034	0,021	0,137
	0,09	0,12	0,11	0,12	0,22	0,09	0,33	0,12
	0,66	0,64	0,61	0,47	0,38	0,54	0,28	0,38
	0,818	0,797	0,756	0,609	0,644	0,664	0,631	0,862
	1,030	1,102	0,649	0,941	0,870	0,906	0,652	0,633
	1,848	1,899	1,405	1,450	1,514	1,570	1,283	1,495
	0,023	0,025	0,016	0,060	0,005	0,008	0,005	0,013
	0,075	0,081	0,075	0,094	0,067	0,081	0,067	0,084
	0,098	0,104	0,091	0,154	0,072	0,089	0,072	0,097
	5,64	6,04	3,60	5,88	4,44	6,14	4,48	7,20
	19,90	21,43	27,47	30,17	26,73	29,70	26,68	31,25
	28,3	28,1	13,1	19,4	16,6	20,6	16,7	23,0
	16,8	29,6	14,4	28,8	13,6	28,0	12,8	27,2
	2,90	4,90	4,00	4,89	3,06	4,56	2,85	3,64
	1,69	1,83	3,16	3,09	4,64	2,67	1,34	1,85
	0,30	0,30	0,88	0,53	1,04	0,43	0,30	0,20
	4,66	3,32	5,17	4,09	6,28	4,28	2,12	3,22
	0,83	0,55	1,44	0,69	1,41	0,69	0,47	0,45
	15,67	16,88	21,63	23,76	21,05	23,39	21,01	24,61

ний в воду переходят 46,88% от общего содержания соединений фосфора растений. На 12-й день в воде обнаруживается максимум фосфатного фосфора — 0,060 мг/л. Органический фосфор на протяжении опытов постепенно уменьшается маленькими скачками. Динамика общего фосфора характерна и для минерального.

Органическое вещество в воде в период проведения опытов уменьшается от 27,92 до 16,88 мг/л. Уменьшаются и БПК₅, БПК₁₀, органический азот и органический фосфор. Однако содержание органических веществ в конце опытов остается выше (24,61 мг/л), чем в контроле (21,01 мг/л), и кривая имеет двухступенчатый характер, что, вероятно, связано с распадом интенсивно развившихся во время исследований бактерий и фитопланктона и обогащением воды органическими веществами. Кроме того, органические соединения помимо минерализации частично трансформируются и становятся стойкими подобно гуминовым соединениям.

Кривые БПК₅ и БПК₁₀ также двухступенчатые и отвечают двум последующим стадиям окисления: органического вещества и аммиака до нитратов и нитритов.

В численности бактерий наблюдается два подъема: первый на 3—6-й день — 3,22—3,69 млн. кл./мл и связан с непосредственным влиянием вносимых растений, на что указывают и другие авторы (Родина, 1959; Так, 1959, 1960); второй — на 18-й день — 5,29 млн. кл./мл в результате косвенного влияния растений, когда, вероятно, отмирание фито- и зоопланктона после первого максимального пика их развития (на 12-й день) вызывает вторичное бурное развитие бактерий.

Кривые численности и биомассы фитопланктона тоже имеют двухступенчатый вид с максимальными пиками на 9-й день — соответственно 730,4 тыс. кл./л и 350,8 мг/л и в конце опытов — 701,1 тыс. кл./л с биомассой в 385 мг/л. Они повторяют кривые аммонийного и нитратного азота.

Развитие зоопланктона, по неопубликованным данным А. И. Набережного, следовало за развитием бактериопланктона и совпадало с динамикой фитопланктона. Оно характеризовалось двумя максимальными пиками: первый — на 9-й день — 568 экз./л и второй — на 18-й день — 684 экз./л.

В контроле минерализация органического вещества отмершего планктона носила такой же характер, как и в опытных аквариумах с растениями, только процессы здесь проходили быстрее (примерно на 5—10 дней), и прирост минеральных производных азота и фосфора, естественно, был меньше.

Сопоставление данных химического анализа воды, химического состава растений и скорости перехода органических веществ из растений в воду и их минерализация выявили эти процессы довольно четко, а закономерности в изменении физико-химических свойств воды, установленные Б. А. Скопинцевым и Е. С. Брук (1940) при бактериальном разложении в ней фитопланктонных организмов, имели в основном такой же характер.

Таким образом, наши эксперименты показали, что соединения азота и фосфора выщелачиваются из растений в воде при 17,4—20°C (см. табл. 1) через 18 дней 66,30% от сухого вещества. При этом одновременно убывает 78,77% содержания соединений азота и 81,25% от соединений фосфора. Оставшиеся в растениях 18,75—21,23% от общего содержания органического вещества состоят в основном из стойких соедине-

ний, которые в аэробных условиях продолжают распадаться, но чрезвычайно медленно.

В первые 3—9 дней происходят интенсивные процессы аммонификации органических веществ, выделенных из растений в воду, а с 6-го начинается усиливаться нитрификация аммонийных соединений. На 14—18-й день содержание нитритного азота увеличивается более чем на 0,05 мг/л (0,05—0,137 мг/л) по сравнению с его количеством в исходной воде. Это показывает, что за данный период минерализуется основная часть нестойких органических соединений. На 9—12-й день количество нитратов становится практически постоянной величиной почти до конца проведения опытов.

Мы допускаем, что эти процессы происходили и в производственных условиях при внесении растений в прудовую воду и носили такой же характер, только, возможно, быстрее, так как температура воды в прудах была выше (22—24°C), чем в опытных аквариумах.

ЛИТЕРАТУРА

- Гак Д. З. Содержание мобилизующих фосфаты бактерий в некоторых водоемах Латвийской ССР. Тр. VI совещания по проблемам биологии внутренних вод. М.—Л., 1959.
- Гак Д. З. Микробные процессы мобилизации фосфора в удобряемых рыбоводных прудах. Автореф. канд. дисс., Киев, 1960.
- Горбунов В. К. Распад остатков водных растений и его экологическая роль в водоемах нижней зоны дельты Волги. Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, т. V, М., 1953.
- Корелякова И. Л. Некоторые наблюдения над распадом перезимовавшей прибрежно-водной растительности Рыбинского водохранилища. Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ, № 1, 1958.
- Корелякова И. Л. О распаде скошенной прибрежно-водной растительности. Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ, № 3, М., 1959.
- Крашенинкова С. А. Микробиологические процессы распада водной растительности в литорали Рыбинского водохранилища. Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ, № 2, М., 1958.
- Кузнецов С. И., Карзинкин Г. С., Егорова А. А., Кастальская М. А. и др. Жесткая растительность как зеленое удобрение для повышения рыбопродуктивности нерестово-выростных хозяйств. «Вопросы ихтиологии», вып. 5, 1955.
- Мессиньева М. А. и Горбунова А. И. Разложение микрофитов и участие их остатков в формировании донных отложений. Известия АН СССР, сер. биол., 1947.
- Родина А. Г. Микробиология удобряемых прудов. Тр. VI совещания по проблемам биологии внутренних вод. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1959.
- Скопинцев Б. А. и Брук Е. С. Исследование регенерации соединений N и P при разложении фитопланктона в аэробных условиях. «Микробиология», т. 9, вып. 6, М.—Л., 1940.

А. М. МАРИЦ

К ВОПРОСУ О ГИПОТАЛАМО-РЕТИКУЛЯРНЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ

Для выявления гипоталамо-ретикулярных взаимоотношений мы у двенадцати собак в полухронических и хронических опытах изучали эффект раздражения головных концов шейных симпатических нервов и заднего гипоталамуса на электрическую активность коры больших полушарий до и после тиреоидэктомии и частичного разрушения ретикулярной формации среднего мозга.

У семи собак с хронически вживленными электродами под эфирохлороформным наркозом и новокаиновой блокадой в области шеи препарировали симпатические нервы в области подключичной артерии. Их головные концы брали на лигатуру и вкладывали в миниатюрные изолированные погружные электроды. После прикрепления нерва к электродам оставляли его в ране. На шею накладывали швы, которыми прикрепляли выводные изолированные хлорвинилом провода для присоединения к импульсатору. Через 5—6 часов после операции и на второй день, когда животное выходило из наркоза, производили раздражение шейных симпатических нервов электрическим током напряжением 1—2 в при диапазоне частот от 8 до 30—60 гц. Показателем активности раздражения симпатических нервов служило расширение зрачков, сокращение третьего века и выпячивание глазного яблока. В зависимости от функционального состояния головного мозга и частоты электрического тока раздражение симпатических нервов вызывало диаметрально противоположные эффекты. Так, при частоте 30—60 гц у собак в дремотном состоянии оно вело к активации ретикулярной формации, гипоталамуса и коры больших полушарий; у бодрых собак раздражение в 8—10 гц вызывало дремотное состояние, а в некоторых случаях сон, который обычно наступал через 5—10 минут после окончания раздражения. В электрической активности, отводимой от ретикулярной формации, гипоталамуса и коры больших полушарий, наблюдали медленные высокоамплитудные ритмы.

Эти опыты полностью подтверждают результаты исследований Е. А. Мойсеева и А. В. Тонких (1939), которые отметили, что у бодрых кошек в результате раздражения головного конца симпатического нерва индукционным током наступает дремотное состояние. Раздражение головных концов шейных симпатических нервов электрическим током частотой 30—60 гц с амплитудой 1 в вызывает такую же активацию электрических потенциалов коры больших полушарий, как после введения адреналина или раздражения самой ретикулярной формации ствола мозга, а при частоте 8—10 гц при той же амплитуде тока, наоборот, дезакти-

вацию электрических потенциалов коры больших полушарий, как при раздражении гипоталамуса в опытах Гесса. (Hess W. R., 1928, 1956), Е. А. Мойсеева и А. В. Тонких (1939).

Принимая во внимание, что у тиреоидэктомированных собак понижается чувствительность ретикулярной формации среднего мозга к адреналину, перед нами стала задача: выяснить, как изменяется электрическая активность ретикулярной формации, заднего гипоталамуса и коры больших полушарий у тиреоидэктомированных животных при раздражении шейных симпатических нервов.

Для осуществления такого эксперимента у двух собак, предварительно тиреоидэктомированных, с вживленными электродами в ретикулярную формацию, задний гипоталамус и разные зоны коры больших полушарий, раздражали головные концы шейных симпатических нервов электрическим током при диапазоне частот 30—60 гц с амплитудой 0,2—2 в в течение 30—60 секунд. При этом резко сниженная электрическая активность ретикулярной формации, заднего гипоталамуса и коры больших полушарий не изменялась. Раздражение симпатических нервов электрическим током частотой 8—10 гц также не вело к дремотному состоянию, как это наблюдалось у животных с сохраненными щитовидными железами. Адреналин в дозе 20—25 гамм/кг тоже не изменял электрическую активность указанных образований головного мозга.

У двух других тиреоидэктомированных собак, которым за сутки до опыта вводили тироксин из расчета 0,1 мг/кг, раздражение шейных симпатических нервов изменяло электрическую активность в изучаемых отделах головного мозга, как у нормальных собак.

С целью выявления, участвует ли ростральный отдел ретикулярной формации в активации электрических потенциалов коры больших полушарий при раздражении головных концов шейных симпатических нервов, мы у двух контрольных собак с предварительно вживленными электродами двусторонне частично разрушали ретикулярную формацию среднего мозга. Через две недели после операции раздражение головных концов шейных симпатических нервов, при тех же условиях опыта, не изменяло электрическую активность коры больших полушарий, хотя наблюдалась активация электрических потенциалов в заднем гипоталамусе и лобной коре больших полушарий. Эта активация отличалась от обычной своей непродолжительностью. Внутривенное введение адреналина животным не приводило к реакции пробуждения с диффузной активацией коры больших полушарий. Адреналин так же, как и раздражение шейных симпатических нервов, изменял электрическую активность только в заднем гипоталамусе и лобной коре больших полушарий.

Из приведенного экспериментального материала видно, что реакция диффузной активации электрических потенциалов коры больших полушарий на раздражение шейных симпатических нервов и внутривенного введения адреналина проявляется через ретикулярную формацию среднего мозга.

В связи с этим возникает вопрос: какие взаимоотношения и взаимовлияния складываются между гипоталамической областью и ретикулярной формацией среднего мозга? Мы считаем, что опыты с двусторонним разрушением ретикулярной формации среднего мозга не могут служить доказательством того, что симпатическая нервная система оказывает влияние на электрическую активность коры больших полушарий через ростральный отдел ретикулярной формации. Так как при разрушении нервных клеток последнего, несомненно, разрушаются афферентные и

эфферентные нервные пути, направляющиеся как в выше- так и ниже лежащие отделы головного мозга. Для устранения этого недостатка мы произвели опыты на трех собаках с односторонним разрушением ретикулярной формации среднего мозга.

Эксперименты показали, что в результате раздражения головных концов шейных симпатических нервов и внутривенного введения адреналина наступает реакция активации электрических потенциалов в заднем гипоталамусе и в коре контралатерального полушария. В ипсилатеральном — реакция активации не наступала. Из этих опытов видно, что ретикулярные образования правой и левой сторон ствола мозга имеют прямые гомолатеральные связи с корой правого и левого полушарий.

Убедившись в том, что адреналин и шейные симпатические нервы оказывают как активирующее, так и дезактивирующее влияние на электрическую активность коры больших полушарий, мы решили выяснить эти взаимоотношения. С этой целью кратко рассмотрим морфологические и физиологические данные о взаимосвязи гипоталамуса с остальными отделами головного мозга, а также его роль в деятельности головного мозга.

Гипоталамус, благодаря многочисленным связям с корой больших полушарий и другими отделами центральной нервной системы, участвует в разнообразных проявлениях деятельности центральной нервной системы, связанных, в частности, с вегетативными реакциями.

В состав гипоталамуса входит множество различных ядер и их групп. Как и в ретикулярной формации ствола мозга, в составе этих ядер различают адренергические и холинергические нервные клетки. По данным некоторых авторов, при раздражении задней части гипоталамуса наступает возбуждение адренергической системы, а при стимуляции передней, наоборот, известное преобладание эффекта холинергической системы (Clark le Gros W. E., Baltie J., Riddoch G. a. Dott N., 1938).

Авторы выделяют переднюю группу ядер гипоталамуса, поддерживающих тонус парасимпатического отдела вегетативной нервной системы, заднюю группу ядер, регулирующих тонус симпатического отдела вегетативной нервной системы, и среднюю группу ядер, управляющих деятельностью желез внутренней секреции и различных сторон обмена веществ (Gellhorn E., 1941; Papez I., 1937; Nauta W. J. H., 1958; Adey W. R., Merrilles N. C., Sunderland S., 1956; Huang J. J., 1938 и др.).

В последние годы появились исследования, указывающие на функциональные различия латерального и медиального гипоталамуса. Раздражение латерального гипоталамуса сопровождается значительным повышением, а медиального — понижением пищевой возбудимости (Anand B. K. a. Dua S., 1955; Anand B. K., Dua S. a. Shoenberg K., 1955). А. Б. Коган (1949) рассматривает их как часть пищевого центра. Гипоталамическая область тесно связана с гипофизом, образуя единую гипоталамо-гипофизарную систему. Гипоталамус прямыми нервными путями и косвенно через гормоны гипофиза оказывает влияние на железы внутренней секреции, в частности, на щитовидные железы и надпочечники.

Из исследований Инграма (Ingram W. R., 1940) известны афферентные и эфферентные пути гипоталамуса.

Таким образом, морфологическими и физиологическими исследованиями доказано, что вегетативные ядра гипоталамуса получают афферентную импульсацию через таламус и субталамус от экстеро- и интеро-

рецепторов, а также от коры полушарий головного мозга. Наряду с этим, высшие вегетативные гипоталамические ядра по эфферентным путям посылают импульсацию к ниже лежащим вегетативным ядрам и непосредственно к гипофизу.

Оказывают ли вегетативные ядра гипоталамуса диффузное влияние на кору больших полушарий через упомянутые пути — не установлено.

Исходя из этого, мы поставили перед собой задачу: выяснить, существуют ли эфферентные неспецифические пути гипоталамуса к коре больших полушарий, принимающие участие в реакции диффузной активации коры. С этой целью мы провели серию опытов на пяти собаках с хронически вживленными электродами в дорзальную часть гипоталамуса (в области серого бугра) и в различные зоны коры больших полушарий головного мозга (лобные, теменные и затылочные). Расстояние между электродами в гипоталамической области равнялось 3 мм. Электрическую активность коры больших полушарий и поведение животных изучали до и после раздражения гипоталамуса при различных функциональных состояниях головного мозга, а также после двустороннего частичного разрушения ретикулярной формации среднего мозга.

Опыты показали, что при раздражении одних и тех же участков гипоталамуса наблюдаются противоположные реакции, зависящие от исходного фона головного мозга животных и частоты раздражения. Применение как слабых, так и сильных электрических раздражений частотой 6—8 гц вызывало сужение зрачков и сон. Если собаки находились в дремотном состоянии, их сон углублялся. При отведении электрической активности от коры больших полушарий фиксировали медленную высокоамплитудную электрическую активность, которая временами чередовалась низкоамплитудной высокочастотной.

При электрическом раздражении гипоталамуса частотой 100—300 гц у дремлющих животных наступало пробуждение с проявлением ориентировочной реакции и расширением зрачков. Электрическая активность коры в этих случаях переходила в длительную низкоамплитудную высокочастотную. Особо выраженная активация наступала в коре лобных долей.

Для установления, какими путями осуществляется реакция активации коры больших полушарий при раздражении заднего гипоталамуса, мы у этих же собак производили двустороннее разрушение ретикулярной формации среднего мозга. Через неделю после операции на протяжении двух месяцев у двух собак из пяти раздражение заднего гипоталамуса как низкочастотным, так и высокочастотным электрическим током не изменяло электрическую активность коры больших полушарий. Незначительные кратковременные изменения наблюдали только в лобной коре больших полушарий. У остальных трех собак реакция сна и пробуждения проявлялась.

После окончания опытов вскрытие головного мозга собак показало, что намеченные для разрушения боковые зоны среднего мозга, содержащие основную массу ретикулярных нейронов, были разрушены удачно только у двух собак. На основании этих опытов мы подтвердили наличие специфических эфферентных гипоталамо-лобных путей. Неспецифические пути, оказывающие диффузное влияние на кору больших полушарий, видимо, направляются от гипоталамуса к коре через ретикулярную формацию среднего мозга. Эти опыты хорошо согласуются с ли-

тературными данными, полученными на препаратах «изолированный мозг» и «изолированные полушария».

Таким образом, нами установлена тесная функциональная взаимосвязь между задним гипоталамусом и ретикулярной формацией среднего мозга, участвующая в реакциях наступления бодрствования и сна.

ЛИТЕРАТУРА

- Коган А. Б. Материалы к определению топографии пищевого центра. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. 28, № 3(9), 1949.
- Мойсеев Е. А. и Тонких А. В. Роль симпатической нервной системы в явлениях сна при электрическом раздражении подкорковых центров. «Физиологический журнал СССР», т. 26, № 4, стр. 394, 1939.
- Adey W. R., Merrilles N. C. R., Sunderland S. The enthorial area; behavioural, evoked potential and histological studies of its intrrelationships with brain stem regions. Brain, 79, 414, 1956.
- Anand B. K., Dua S. Blood sugar changes induced by electrical stimulation of the hypothalamus in cat. Indian Journal Med. Research, 43, 123, 1955.
- Anand B. K., Dua S., Shoenberg K. Hypothalamic control of food intake in cats and monkeys. Journal Physiol., 127, 143, 1955.
- Clark le Gros W. E., Battie J., Riddoch G. and Dott M. M. The hypothalamus. London, 1938.
- Gellhorn E. Physiological and pharmacological investigations on the nature of hypothalamic excitation. Americ. Journ., Psychiat. 97, 944, 1941.
- Hess W. R. Hirnreizversuche über Mechanismus des Schlafes. Arch. f. Psychiat. 86, 267, 1928.
- Hess W. R. Hypothalamus und Thalamus. Experimentaldokumente, Stuttgart, 1956.
- Huang J. J. A vagus-post-pituitary reflex. Chinese Journ. Physiol., 13, 367, 1938.
- Ingram W. R. Nuclear organization and chief connections of the primate hypothalamus. Research Publ. a. Nerv. Ment. Dis., 20, 195, 1940.
- Nauta W. J. H. Hippocampal projection and related neural pathways to the midbrain in the cat. Brain, 81, 31, 1958.
- Papez I. M. A proposed mechanisms of emotion. Arch. Neurol. Psychiat., 38, 725, 1937.

Н. И. ГУСКА

ВЛИЯНИЕ СИМПАТИЧЕСКОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И РЕТИКУЛЯРНОЙ ФОРМАЦИИ НА ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ОТДЕЛОВ ЖЕЛУДОЧНО-КИШЕЧНОГО ТРАКТА

Из литературы известно, что между деятельностью ретикулярной формации и вегетативными нервными центрами существует тесное взаимодействие и взаимосвязь.

При раздражении ретикулярной формации электрическим током или воздействием на нее фармакологическими агентами наблюдается ряд вегетативных сдвигов в организме: учащение сердечной деятельности, изменение кровяного давления, периферического кровообращения, выражающегося в сужении кожных сосудов или сосудов уха (у кролика) (О. Е. Пономарева, 1965; В. П. Авроров, 1956), изменение дыхания (П. К. Анохин, 1956; А. И. Ройтбак, 1959), пищеварительных процессов (А. Файбиш, 1963; А. Н. Бакурадзе, 1961 и др.).

При наркозе (небутал или аминазин) раздражение ретикулярной формации не вызывает таких сдвигов; все они подавляются.

По данным Делла, Бонвалле и Хюгелена (Dell P., Bonvallet M. A., Hugelin A.), Хюгелена, Дюмонта и Пайласа (Hugelin A., Dumont S., Paillas N.), раздражение ретикулярной формации вызывает расширение зрачков и выделение адреналина мозговой частью надпочечников.

Таким образом, при раздражении ретикулярной формации в организме наступают вегетативные изменения и активация коры больших полушарий головного мозга.

Следовательно, ретикулярную формацию ствола мозга необходимо рассматривать в едином комплексе с другими структурами мозга, в частности с симпато-адреналовой системой, оказывающей адаптационно-трофическое влияние на организм. Понятие об адаптационно-трофическом влиянии симпатической нервной системы на все органы и ткани, включая и все отделы центральной нервной системы, впервые дано было в работах Л. А. Орбели и его сотрудников. Это воздействие заключается в повышении или понижении возбудимости того или иного органа или ткани вследствие изменений обменных процессов, чем создаются условия, наиболее благоприятные для проявления специфической функциональной иннервации.

Задачей настоящего исследования является изучение влияния рострального и каудального отделов ретикулярной формации на электрическую активность мозга и рефлекторного взаимодействия желудка и тонкого кишечника у собак с удаленными верхними шейными симпатическими узлами.

Опыты проводились на собаках с хронически вживленными электродами в ростральный и каудальный отделы ретикулярной формации и в кости черепа на месте проекции лобного, теменного и затылочного отделов коры больших полушарий головного мозга. Все животные имели фистулу изолированного отрезка верхнего отдела тонкого кишечника и басову фистулу дна желудка.

Ретикулярную формацию раздражали прямоугольными импульсами от электронного стимулятора при диапазоне частот 50—100 гц.

Регистрация электрических потенциалов производилась на четырехканальном электроэнцефалографе при диапазоне частот от 3 до 100 гц. Моторика желудка и кишечника регистрировалась обычным баллонографическим методом. Барорецепторы желудка и тонкого кишечника раздражали раздуванием резиновых баллончиков, вводимых через фистулу в изолированную петлю кишечника или в желудок. После установления нормы электрической активности мозга и рефлекторного взаимодействия желудка и тонкого кишечника проводилась операция по удалению верхних шейных симпатических узлов.

В начале нами регистрировалась электрическая активность коры и ретикулярной формации в норме и при раздражении барорецепторов желудка и кишечника, а также изучались рефлекторные взаимодействия между желудком и тонким кишечником. Затем проводили операцию по удалению верхних шейных симпатических узлов, соблюдая все предосторожности от излишнего механического раздражения узлов и нервов. После операции у собак происходило сокращение третьего века, сужение глазной щели, а также появлялись трофические язвы на передних и задних конечностях.

Результаты исследования

Эксперименты показали, что двустороннее удаление верхних шейных симпатических узлов приводит к изменению фоновой электрической активности коры головного мозга и ретикулярной формации. В первые дни после операции электрическая активность резко падает, хотя временами наблюдаются медленные колебания, связанные с наркозом.

Реакция активации электрической активности коры и ретикулярной формации, вызванная звуковым или световым раздражителем или растяжением стенок желудочно-кишечного тракта, отличается от той, которая наступает у этих же собак до операции. Она характеризуется незначительным снижением амплитуд электрических потенциалов, непродолжительностью и быстрым угасанием на повторение одного и того же раздражителя.

После удаления верхних шейных симпатических узлов рефлекторно взаимодействие моторной активности желудка и кишечника, вызванное раздражением барорецепторов, усиливается. Даже при подпороговом раздражении рецепторов (для желудка 20—30, а для кишечника 40—50 мм рт. ст.) обнаруживаются интенсивные реакции желудочно-кишечного и кишечно-желудочного барорецепторного рефлексов. Эти рефлекторные взаимоотношения находятся в зависимости от силы и длительности растяжения стенок желудка. Электрическое раздражение каудального отдела ретикулярной формации (напряжением 0,5—0,8 в) ведет к угнетению желудочно-кишечного барорецепторного рефлекса, в то время как аналогичное раздражение рострального отдела вызывает повышение тонуса и усиление этого рефлекса. Вместе с тем прослеживается и активация электрических потенциалов коры и гипоталамуса (рис. 1).

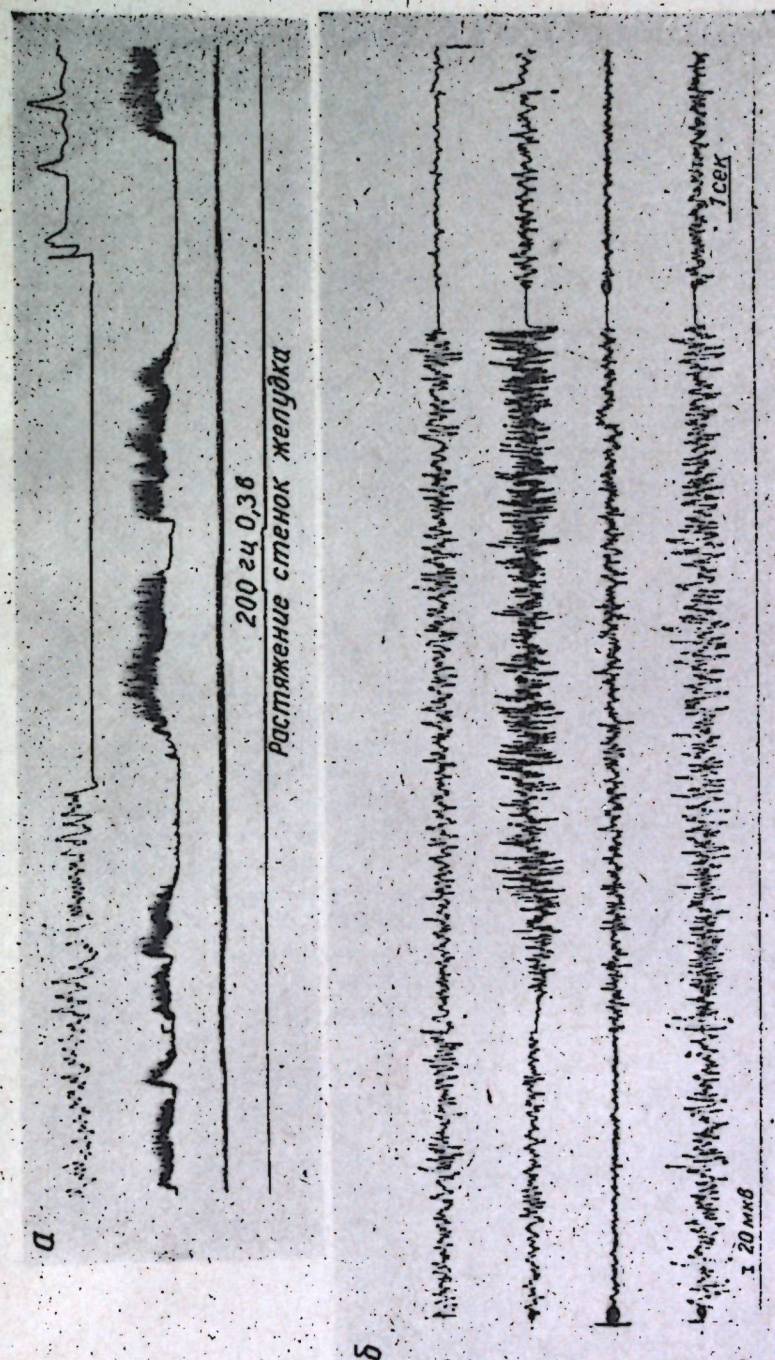


Рис. 1. Влияние раздражения каудального отдела ретикулярной формации на желудочно-кишечный барорецепторный рефлекс и на электрическую активность коры мозга:

Сверху вниз: а — моторика желудка, моторика кишечника, отметка времени (5 секунд), отметка раздражения; б — лобные, теменные отделы коры, ретикулярная формация среднего мозга, затылочные зоны коры.

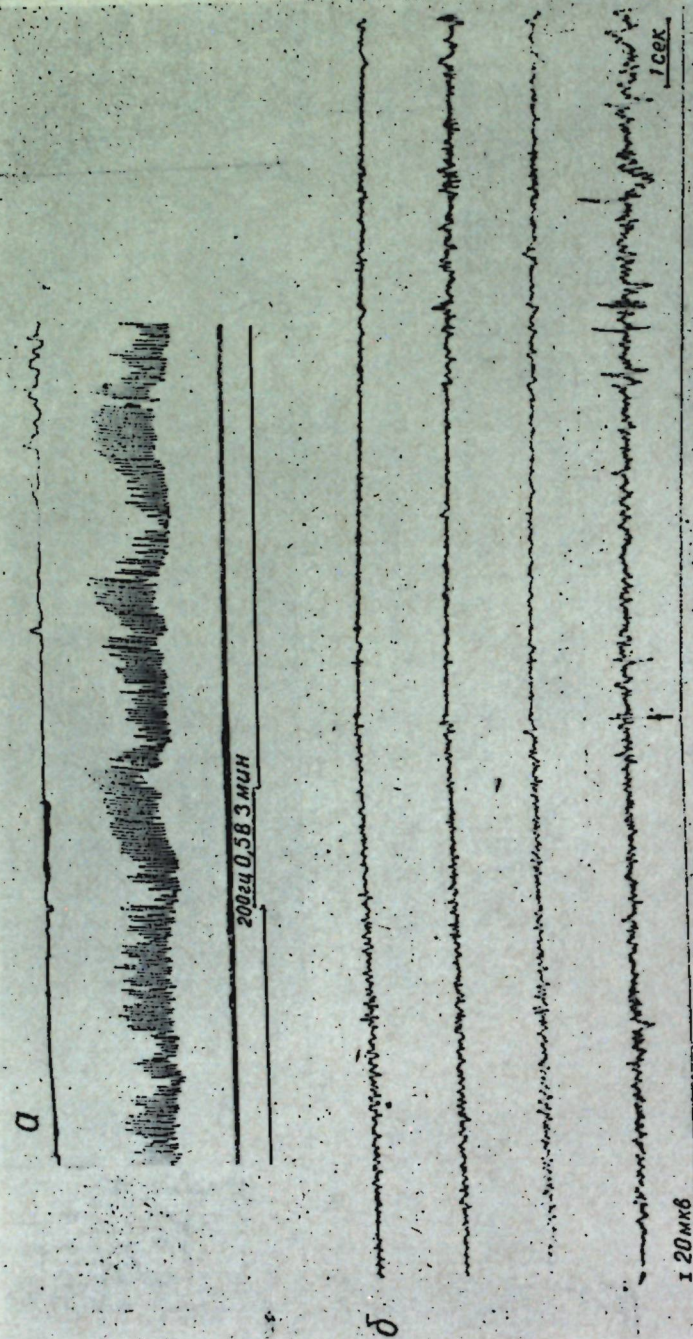


Рис. 2. Влияние раздражения ретикулярной формации среднего мозга на желудочно-кишечный барорецепторный рефлекс и на электрическую активность мозга после введения адреналина:

Сверху вниз: а — моторика желудка, моторика кишечника, отметка времени (5 секунд); отметка раздражения; б — лобный, теменной отдел ретикулярной коры, ретикулярная формация продолговатого мозга, затылочный отдел коры.

Тормозящее влияние каудального отдела ретикулярной формации у собак с удаленными верхними шейными симпатическими узлами на желудочно-кишечный барорецепторный рефлекс иногда проявляется без особых изменений электрической активности коры и ретикулярной формации.

Электрическую активность коры можно частично восстановить введением адреналина — продукта мозгового вещества надпочечников. На фоне адреналина рефлекторное взаимодействие желудка и тонкого кишечника резко тормозится в течение 3—4 часов, то есть до тех пор, пока моторная активность желудочно-кишечного тракта не начинает восстанавливаться.

Если в момент максимального торможения моторики произвести электрическое раздражение рострального отдела ретикулярной формации тем же напряжением тока, то оно вызывает возбуждение моторной активности желудка, особенно кишечника, и продолжается 15—20 минут. Одновременно с появлением моторики обнаруживаются и рефлекторные реакции с желудка на кишку и с кишки на желудок (рис. 2). Раздражение каудального отдела ретикулярной формации заметных сдвигов моторной активности, угнетенной адреналином, не вызывает.

Таким образом, введение адреналина восстанавливает биоэлектрическую активность коры головного мозга и ретикулярной формации и тормозит рефлекторное взаимодействие желудка и тонкого кишечника. Ростральный отдел выводит моторную активность из тормозного состояния, в то время как каудальный отдел ретикулярной формации не оказывает на нее влияния.

Во время опытов мы изучали не только влияние раздражения ретикулярной формации и ее возбуждение адреналином на биоэлектрическую активность головного мозга и рефлекторного взаимодействия желудка и тонкого кишечника у собак с удаленными верхними шейными симпатическими узлами, но испытали также ее выключение аминазином. Введение аминазина, как показали эксперименты на животных, вызывает угнетение электрической активности коры больших полушарий головного мозга и ретикулярной формации и длительное глубокое торможение рефлекторных реакций между желудком и тонким кишечником.

В начале действия аминазина, когда моторика желудка и кишечника ослаблена, но еще полностью не угнетена, рефлексы с желудка на кишку и обратно тоже ослаблены. Они то появляются, то исчезают, но все же сохраняются. Точно так же ослаблены и постепенно исчезают усиливающее влияние раздражения рострального отдела ретикулярной формации на это рефлекторное взаимодействие и тормозное влияние раздражения каудального отдела ретикулярной формации. Если сравнить продолжительность реакции активации коры больших полушарий до и после введения аминазина, то можно видеть, что в первом случае реакция активации коры продолжительна, наблюдается и после прекращения раздражения, а на фоне аминазина она кратковременна и часто проявляется только в момент раздражения.

Выводы

1. Электрическая активность ретикулярной формации и коры больших полушарий головного мозга у собак с удаленными верхними шейными симпатическими узлами снижается, а рефлекторное взаимодействие желудка и тонкого кишечника усиливается.

2. При введении адреналина электрическая активность мозга восстанавливается, а рефлекторное взаимодействие желудка и тонкого кишечника резко тормозится. Раздражение ретикулярной формации на фоне адреналина восстанавливает моторную активность, и одновременно с ней и рефлекторное взаимодействие между желудком и тонким кишечником.

3. Введение аминазина приводит к длительному угнетению электрической активности мозга и рефлекторного взаимодействия желудка и кишечника.

ЛИТЕРАТУРА

- Авров В. П. Сосудистые реакции при прямом раздражении мозга хронически вживленными электродами. Сб. Тезисы, реф. и отчеты научн. сессии Ростовского мед. ин-та, 1956.
- Анохин П. К. О роли ретикулярной формации ствола мозга в проведении безусловных возбуждений в коре головного мозга. Докл. на XX межд. конгрессе физиологов. Брюссель, 1956.
- Бакурадзе А. Н., Николаева Т. М. О действии аминазина на движение желчного пузыря. Тез. и реф. докл. научн. конференции по проблемам физиологии и патологии пищеварения и всасывания. Одесса, 1961.
- Гуска Н. И. Об изменении активности коры больших полушарий и деятельности пищеварительного тракта при раздражении каудального отдела ретикулярной формации. Тр. конф., посвященной 100-летию со дня выхода в свет труда И. М. Сеченова «Рефлексы головного мозга». Одесса, 1963.
- Пономарева О. Е. Некоторые особенности сосудистых реакций при раздражении подкорковых областей мозга. Ученые записки Ростовского университета, т. 26, вып. 109, 1956.
- Ройтбак А. И. Локализация дыхательного центра и его взаимодействие с другими центральными механизмами. IX съезд Всесоюзн. о-ва биохим. и фармакол., 3, 118. М.—Минск, 1959.
- Dell P., Bonvallet M. A., Hugelin A. Tonus sympathique, adréaline et contrôle réticulaire de la motricité spinal. EEG; clin. Neurophysiol., 6, 599, 1954.
- Hugelin A., Dumont S., Paillas N. Vigilance et atténuation mécanique des stimuli auditifs au niveau de l'oreille moyenne. Journ., physiol., Paris, 51, 477, 1959.

Д. П. ПОСТОЛАКЕ

ВЫРАБОТКА ДВИГАТЕЛЬНЫХ ОБОРОНИТЕЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ У СОБАК ПРИ ПАРАЛЛЕЛЬНОМ ИСПОЛЬЗОВАНИИ ДВУХ МЕТОДИК ЭЛЕКТРОКОЖНОГО РАЗДРАЖЕНИЯ

Двигательные оборонительные условные рефлексы вырабатываются различными методиками (В. П. Протопопов, 1909; В. П. Петропавловский, 1934; Г. В. Скипин, 1957 и др.). Мы в своих экспериментах у собак формировали двигательные условные рефлексы при комбинации двух методик электрокожного раздражения — Протопопова и Петропавловского. Параллельное применение обеих методик способствует образованию у животного на один условный сигнал ряда рефлексов. Например, кроме фазного и тонического, наблюдаемых при использовании методики Петропавловского, образуется рефлекс на время, которое проходит от начала действия условного сигнала до включения безусловного раздражения. У некоторых собак вырабатывается еще один рефлекс на время, прошедшее от окончания действия условного сигнала до опускания конечности. Кроме того, у многих животных наблюдается рефлекс на высоту поднятия конечности, то есть на степень ее сокращения. Последний характеризуется, по-видимому, количеством поступающей в центральную нервную систему проприоцептивной импульсации от сгибаемой конечности. Таким образом, положительная сторона комбинированной методики состоит в том, что при помощи ее можно получить больше информации о деятельности головного мозга, чем при использовании только одной из них (Протопопова или Петропавловского).

Методика

В опытах было использовано 45 собак, у которых по комбинированной методике вырабатывали следующий стереотип двигательных оборонительных условных рефлексов: звонок +, свет +, зуммер —. У пяти из них к этому стереотипу формировали еще один положительный рефлекс на M_{120} . Безусловным раздражителем служил электрический ток, подаваемый от импульсатора к правой задней конечности. Порог раздражения варьировал в пределах от 2 до 20 в в зависимости от индивидуальных особенностей животного. Параллельно на кимограмме регистрировали дыхание, движение конечности и отметку раздражения (рис. 1). Кроме того, для более полного анализа экспериментальных данных определяли коэффициент выработки условных рефлексов в каждом опыте. Он выражал величину соотношения количества получаемых условных рефлексов к количеству подаваемых условных сигналов, то есть $K = \frac{P}{C}$.

¹ К — коэффициент выработки рефлексов; Р — количество получаемых условных рефлексов; С — количество подаваемых условных сигналов.

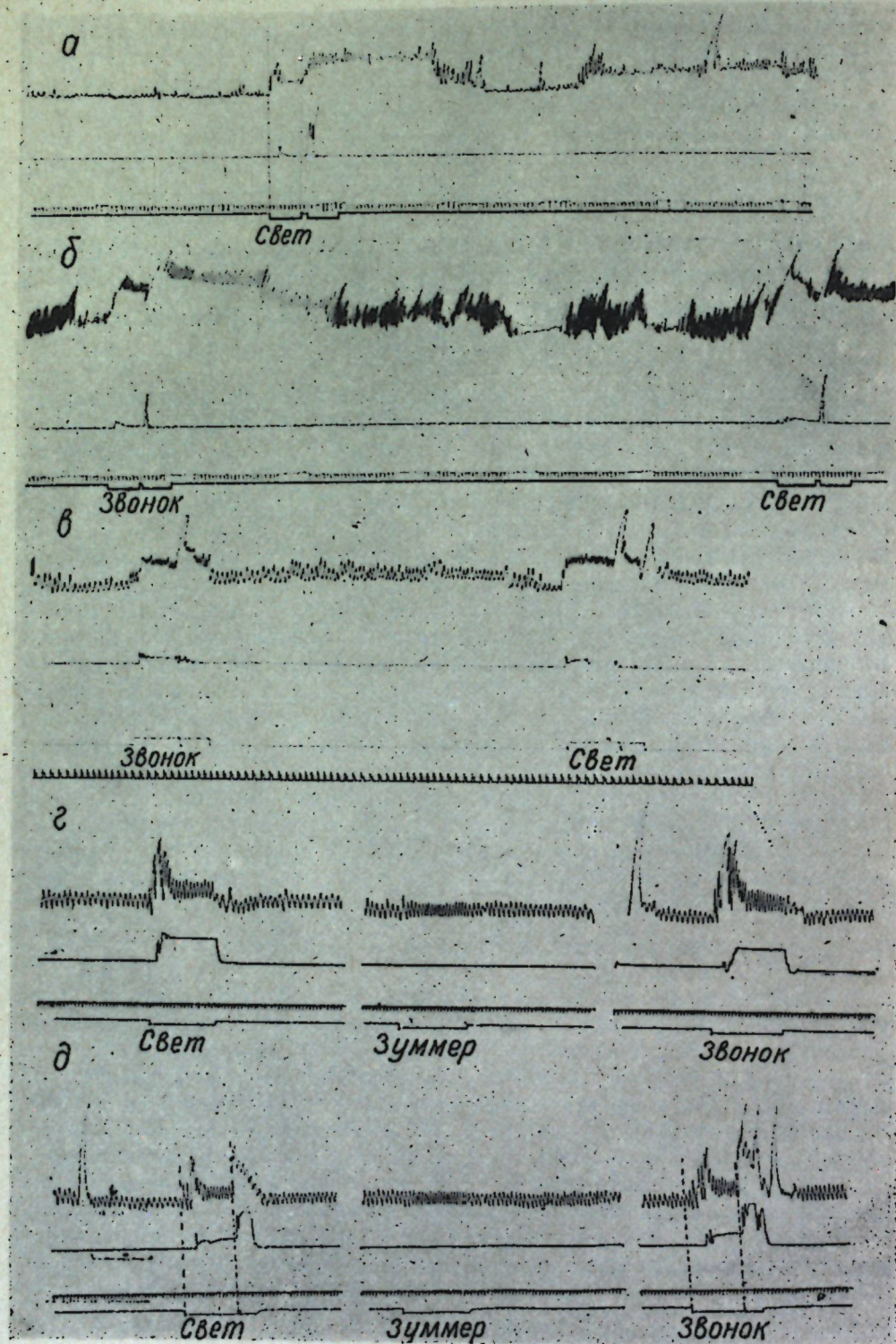


Рис. 1. Изменение двигательного и дыхательного компонентов при выработке оборонительных условнодвигательных рефлексов тремя методиками электрокожного раздражения:

а — методика Протопопова; б — переходный период от последней к комбинированной методике; в и г — комбинированная методика; з — методика Петропавловского. Сверху вниз на кимограмме: дыхание, двигательная реакция, время, отметка раздражения (условного и безусловного).

В процессе образования рефлексов этот коэффициент был меньше единицы. Когда же рефлекс прочно закреплялся и количество получаемых рефлексов было равно количеству подаваемых сигналов, коэффициент выработки равнялся единице. Такой способ обработки материала очень удобен для графического выражения получаемых сведений.

Экспериментальные данные

При формировании тонического условного рефлекса по комбинированной методике в качестве безусловного подкрепления условного сигнала у большинства собак применялись многократные удары электрическим током. Количество их за время действия условного раздражителя достигало 3—4, а иногда и больше.

Анализ экспериментального материала позволил разделить всех подопытных собак на четыре группы в зависимости от скорости выработки положительных и дифференцировочных рефлексов, проявления срывов высшей нервной деятельности и общего поведения. В первой группе было 23 собаки, у которых стереотип тонических рефлексов образовывался без особых трудностей (рис. 2, а). Во второй — 5 собак. У них в процессе выработки и закрепления рефлексов наблюдались периодические срывы высшей нервной деятельности, протекающие с преобладанием процесса торможения (рис. 2, б).

В третьей — 14 собак, у которых не удалось сформировать стереотип тонических рефлексов, так как при выработке первого условного рефлекса возникали срывы высшей нервной деятельности в сторону возбуждения (рис. 2, в).

И, наконец, в четвертой группе было три полуовчарки, у них не удалось образовать даже фазный рефлекс. У этих собак наступал срыв высшей нервной деятельности с преобладанием процесса торможения. Если сравнивать подопытных собак, выделенных нами в отдельные группы, с общепринятой классификацией типов нервной системы в школе И. П. Павлова, то первые две группы можно отнести к сильному типу нервной системы, остальные — к слабому.

Ниже приведем характеристику выработки и закрепления стереотипа условных рефлексов, полученных при использовании комбинированной методики у одного представителя из каждой группы собак (у остальных стереотип формировался таким же образом).

Например, представитель первой группы Смелый — сильный тип нервной системы. У него вырабатывали следующий стереотип: звонок+, M_{120} +, свет+ и зуммер—. Первый фазный рефлекс на звонок мы обнаружили на 12-е сочетание, тогда как тонический — на 48-е, на M_{120} соответственно на 4-е и 10-е сочетания. Таким образом, скорость образования тонических условных рефлексов по комбинированной методике на различные условные раздражители зависит от степени тренировки нервных процессов (возбуждение и торможение). При соединении раздражителей в стереотип двигательный рефлекс проявлялся только на M_{120} , а полный стереотип устанавливался после пятикратного повторения при точном соблюдении последовательностей раздражителей во времени. Дифференцировка на зуммер у этой собаки выработалась на 13-м сочетании. В дальнейшем она нарушалась, однако при повторении стереотипа быстро восстанавливалась.

У собак первой группы быстро образовался рефлекс на время. Сокращение или удлинение действия условного или дифференцировочного раздражения или интервала между сочетаниями на 2—3 сек. приводило к возбуждению животных. Некоторые из них после подкрепления током сразу опускали конечность, хотя условный сигнал еще действовал.

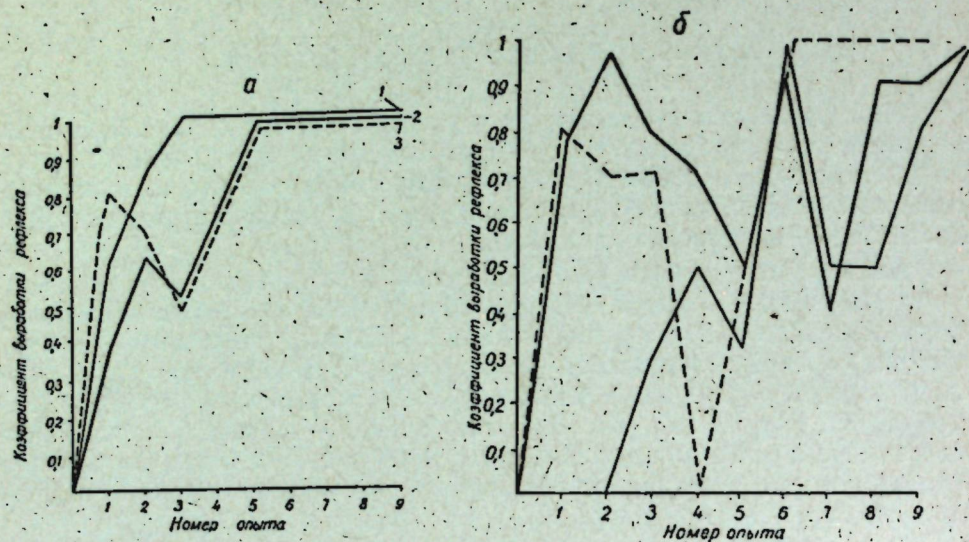


Рис. 2. Коэффициент выработки тонических рефлексов (соотношение подаваемых сигналов к количеству получаемых реакций) по комбинированной методике Протопопова-Петропавловского:

а — первая группа собак; б — вторая группа; в — третья группа.
1 — свет +; 2 — звонок +; 3 — зуммер —.

Как вырабатывался стереотип тонических рефлексов у представителей второй группы и чем отличались они от первой, проследим на примере собаки Рыжика. Условный фазный рефлекс у него выработался на 9 сочетаний. В дальнейшем при образовании тонического рефлекса фазный то проявлялся, то затормаживался периодически (см. рис. 2, б), а на 38 сочетаний полностью выпал. После четырехдневного перерыва в работе фазный рефлекс частично восстановился, а тонический появился только после пятидневного отдыха собаки. На свет фазный рефлекс выработался на первом сочетании, но затем рефлексы как на звонок, так и на свет затормозились. Через пять дней перерыва в работе рефлексы довольно быстро восстановились.

Включение в стереотип дифференцировочного раздражения привело также к срывам высшей нервной деятельности. В первом же эксперименте с дифференцировкой после трехкратного повторения стереотипа

у собаки затормозились все условные и безусловные рефлексы. И только после дополнительного отдыха (десять дней) весь стереотип восстановился в первом же опыте.

Особый интерес представляет чувствительность кожных болевых рецепторов у собак. Так, если у первой группы порог раздражения составлял 2—10 в, то у второй — 12—20 в. В некоторых случаях при увеличении порога раздражения на 2—3 в животное сильно возбуждалось. Если же после этого порог уменьшался вдвое, то обнаруживалась более выраженная реакция, чем при пороговом раздражении до проявления сильного возбуждения.

В третьей группе находились собаки слабого типа нервной системы, у них образовались срывы высшей нервной деятельности в сторону возбуждения. Как только животные попадали в экспериментальную камеру, они начинали дрожать, лаять, а при действии условного сигнала — прыгать, грызть лямки, цепь и т. п. Частота дыхательных движений грудной клетки составляла 80—100 колебаний в минуту. В отдельных случаях после подкрепления током собаки либо успокаивались, либо еще сильнее возбуждались. У этой группы нам не удалось выработать даже сильный рефлекс в четком виде, несмотря на то, что было применено около 200 сочетаний. Предоставленный отдых в течение 10—12 дней не способствовал восстановлению нормального поведения, а поэтому в дальнейшем они исключались из эксперимента. В четвертой группе также не удалось выработать фазный рефлекс на звонок. В первом же опыте у животных образовался срыв высшей нервной деятельности в сторону торможения. Ни отдых, ни увеличение порога безусловного раздражения не способствовали формированию условного рефлекса. Иногда у них не проявлялся даже безусловный рефлекс. При раздражении током сверхпороговой силы наблюдалась лишь общая реакция в виде дрожи всего тела.

Заключение

Выработка двигательных оборонительных условных рефлексов у собак при параллельном использовании двух методик электрокожного раздражения (Протопопова-Петропавловского) является трудной задачей. В процессе образования рефлекса у 38% подопытных животных наблюдались срывы высшей нервной деятельности. У остальных 62% условные рефлексы проявлялись по всем тем закономерностям высшей нервной деятельности, по которым вырабатываются и секреторные условные рефлексы. При использовании комбинированной методики у некоторых собак, кроме фазного и тонического, наблюдался ряд рефлексов на время, а также реакция на высоту поднятия конечности, то есть на степень ее сокращения. Последний рефлекс нами был назван «пространственным». Изучение дыхательного компонента при использовании комбинированной методики дало возможность также показать, что в процессе одного сочетания инспираторный тонус у некоторых животных изменяется четыре раза: при включении условного сигнала, при проявлении условнодвигательного рефлекса, при раздражении конечности электрическим током и при проявлении безусловной двигательной реакции (см. рис. 1, в, д). Однако у одной трети подопытных собак эти закономерности в изменении дыхательного центра не наблюдаются.

ЛИТЕРАТУРА

- Протопопов В. П. О сочетательной двигательной реакции на звуковые раздражения. Дисс. СПб., 1909.
- Петропавловский В. П. К методике условнодвигательных рефлексов. «Физиологический журнал СССР», т. 17, № 2, 1934.
- Скипин Г. В. О физиологических механизмах, лежащих в основе образования оборонительных условных рефлексов. «Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова», т. 7, вып. 6, 1957.

С. А. КУЗНЕЦОВ

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОТЕНЦИАЛА ДЕЙСТВИЯ КОРКОВОГО НЕЙРОНА В ТОЛЩЕ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

Электрофизиология накопила значительный материал в отношении так называемых генерализованных электрических реакций головного мозга (Ройтбак А. И., 1955; Русинов В. С., 1956; Анохин П. К., 1958; Гуляев П. И., 1960; Коган А. Б., 1960; Ливанов М. Н., 1962). Несмотря на это, полученный материал все еще не позволяет определить ряд общих закономерностей, связывающих эти реакции с деятельностью основных функциональных структур — нервными клетками. Однако одно-временное исследование импульсной активности нервных клеток и электроэнцефалограммы показало, что между деятельностью нейрона и характером генерализованного ответа не обнаруживается коррелированная связь (Воронцов Д. С., 1960, 1961; Джаспер Г., 1962; Фессард А., 1962; Li C. L., Jasper H. H., 1953).

Представляло бы определенный интерес изучить, на какое расстояние может распространяться потенциал действия нервных клеток в толще коры больших полушарий головного мозга. Изучению этих вопросов посвящено настоящее исследование.

Объект и методика

Эксперименты проводились на кошках, наркотизированных нембуталом или хлоралазой. Исследовались длинноаксонные гигантские пирамидные нейроны моторной зоны коры больших полушарий, которые дифференцировались по антидромному возбуждению. Для отведения электрических потенциалов нервных клеток использовались внутриклеточные микроэлектроды, заполненные 2,5 М KCl. Электрические потенциалы отводились через катодный повторитель каскадного типа к осциллографу с усилителем постоянного тока. Электрические раздражения в виде прямоугольного импульса (0,1 мсек) брались от стимулятора с радиочастотным выходом. Более подробно отдельные методические приемы и техника микроэлектродного исследования описаны ранее (С. А. Кузнецов, 1960, 1963 а, б, в, г, 1964 а, б, 1965).

Результаты исследований

В процессе опытов было обнаружено, что внеклеточные пики действия можно отнести на некоторое расстояние от активной клетки Беца. В отдельных случаях этот нейрон может находиться на пути микроэлек-

трода, и тогда при дальнейшем погружении наступает такой момент, когда микроэлектрод проколет активную клетку Беца. Подтверждением тому, что внеклеточные и внутриклеточные реакции принадлежат одной и той же гигантской пирамидной клетке, может служить сохранение одинаковой латентности (рис. 1, а). Особо доказательным является случай, когда клетки Беца генерируют фоновые (спонтанные) ритмические потенциалы действия, которые при вне- и внутриклеточном отведении, кроме одинаковой латентности вызванного ответа, стойко сохраняют частоту следования фонового ритма (рис. 1, б).

В этих условиях было установлено, что в толще коры электрические потенциалы в виде пиков действия обнаруживаются на расстоянии 100—150 мкр, а в некоторых случаях даже 200 мкр. Эти же цифры получены и при другом способе измерения, когда электрические потенциалы отводились не при приближении микроэлектрода к клетке Беца, а, наоборот, при его отдалении от активного нейрона.

Для этого по счетчику микроманипулятора фиксируется местонахождение нейрона, а также момент отрыва микроэлектрода при выходе из коры. Однако момент отрыва из-за сохранения жидкостной перемычки между кончиком микроэлектрода и тканью мозга лучше определить при вторичном приближении микроэлектрода к поверхности мозга, осушенной при помощи фильтровальной бумаги. Разница между двумя измерениями показывает глубину расположения исследуемого нейрона. Более точно она определялась при помощи микроманипулятора, отсчитывающего расстояние от поверхности коры. Одновременно при помощи другого электрода определяли величину прогиба коры под давлением погружения микроэлектрода. Чтобы узнать точную глубину расположения исследуемого нейрона, нужно из общей глубины, указанной микрометром, вычесть величину прогиба коры.

Были исследованы электрические реакции гигантских пирамидных клеток, полученные последовательно с различных расстояний от активного нейрона. На расстоянии более 200 мкр при максимальном усилении в наших условиях потенциалы действия не отводились. Они в виде очень маленьких однофазных отрицательных пиков, едва достигающих 1—2 мв первоначально появляются на расстоянии меньше 200 мкр. Через 60—80 мкр они становятся электроположительными, а затем, приближаясь к активному нейрону, становятся двухфазными. Амплитуда внеклеточного пика постоянно увеличивается, продвигаясь к исследуемой активной клетке Беца от 5 до 20 мв. В момент прокола оболочки нейрона пик становится однофазным и мгновенно увеличивается примерно в 5—6 раз, достигая 50—65 мв, латентность и частотная характеристика во всех случаях оставались неизменными (рис. 2).

Дальнейшее увеличение расстояния между активным нейроном и кончиком микроэлектрода (более 200 мкр) приводит к тому, что быстрые потенциалы нервной клетки не отводятся, а взамен регистрируются какие-то медленные электрические потенциалы, которые по своей форме и частоте имеют очень мало общего с импульсной активностью исследуемого нейрона.

Для получения более полного представления о проводимости импульса в толще коры в исследованиях было изучено, каким образом сказывается на клетке Беца раздражение, нанесенное с различных вертикальных и горизонтальных точек.

Первоначально на кору вокруг исследуемого участка радиусом в 2—3 мм укреплялось несколько парных раздражающих электродов. За-

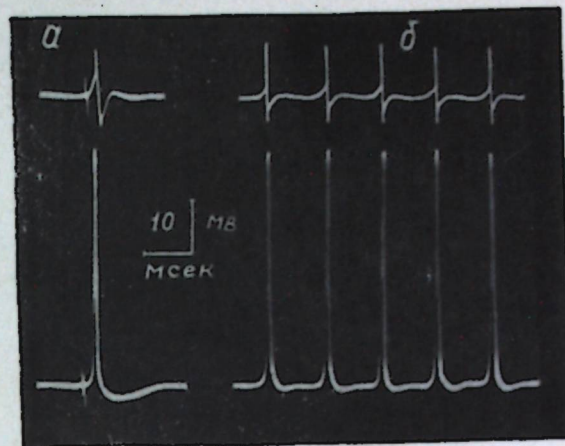


Рис. 1. Сохранение одинаковой латентности при ортодромном раздражении (а) и фоновой (б) ритмической активности гигантской пирамидной клетки при внеклеточном (вверху) и внутриклеточном (внизу) расположении микроэлектрода.

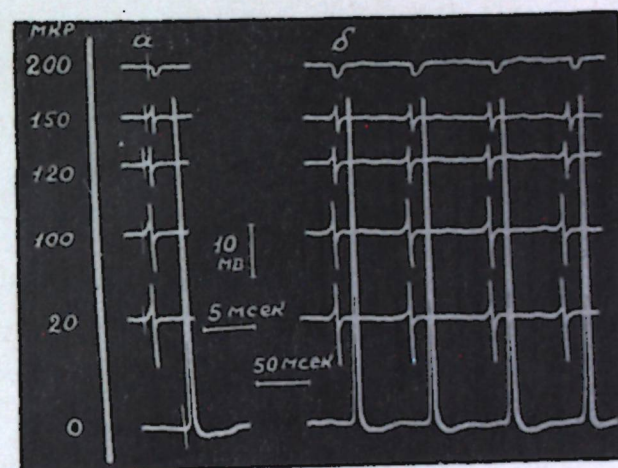


Рис. 2. Вызванные (а) и фоновые (б) потенциалы действия клетки Беца по мере приближения микроэлектрода к ней. Слева — расстояние от нейрона в микронах.

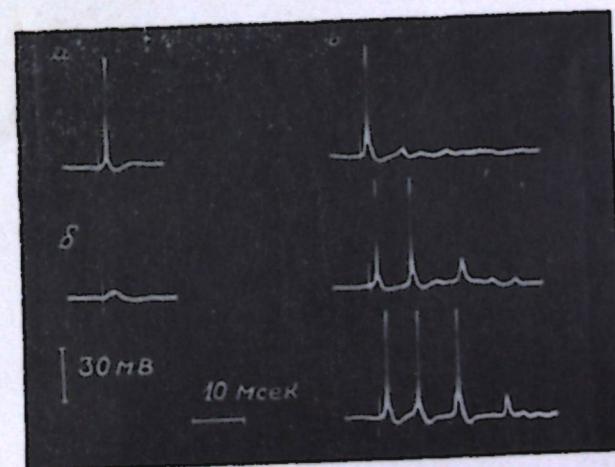


Рис. 3. Ответ гигантского пирамидного нейрона на одиночные раздражения, нанесенные через вертикальные (а)

тем при помощи микроэлектрода в этом участке обнаруживается клетка Беца. В связи с тем, что исследование проводится длительное время, микроэлектрод должен располагаться внеклеточно. После обнаружения и антидромной дифференциации искомого нейрона клетки Беца возбуждались пороговыми раздражениями (продолжительности 0,1 мсек), поданными через горизонтальные или вертикальные электроды.

Было установлено, что для прямого вертикального возбуждения клетки Беца, которая находится на глубине 1200 мкр, необходим ток 100—160 мка. Если нейрон возбуждается через горизонтальные электроды, погруженные в пятый слой на расстоянии около 2000 мкр, сила раздражающего тока должна быть увеличена до 250 мка. Обнаружено, что электрический ток, который по вертикально расположенным электродам вызывал генерацию пика действия клетки Беца (рис. 3, а), поданный с такого же расстояния по горизонтальным электродам, оказывался подпороговым (рис. 3, б). При стимуляции от 200 до 500 мка при пороговом раздражении гигантская пирамидная клетка реагирует одиночным потенциалом действия, а при увеличении силы раздражения на 300, 400, 500 мка генерируется два, три и четыре пика. При силе раздражения до 700 мка наблюдается уменьшение количества пиков действия (рис. 3, в).

В случаях, когда раздражение наносилось через все слои коры, мы изучили, как сказывается полярность раздражения на возбудимость гигантского пирамидного нейрона. Было обнаружено, что если подавать на электроды, установленные на поверхности коры, плюс, а на электроды, погруженные в пятый слой, — минус раздражающего электрического импульса, то для возбуждения клетки Беца необходим импульс почти в два раза больше импульса с инверсированной полярностью.

Заключение

В результате проведенных экспериментов установлено, что потенциал действия гигантских пирамидных клеток может быть обнаружен в толще коры на максимальном расстоянии от исследуемого нейрона на 180—200 мкр. При больших расстояниях вместо импульсной активности отводятся какие-то медленные электрические потенциалы, которые по своей форме и частоте имеют очень много общего с потенциалами действия нейрона.

Обнаруженные закономерности, видимо, объясняются, кроме особенностей морфологического строения коры, также тем, что потенциал действия, электротонически продвигаясь в толще коры, шунтируется ее верхними слоями, мягкой оболочкой с кровеносными сосудами, глиальными элементами и церебральной жидкостью. В этих условиях, вероятно, заметное участие принимает и емкостное шунтирование, ибо, как известно, протоплазматическая мембрана нейронов и их отростков имеет очень большую емкость (5—17 мкф/см² мембраны). Быстрые потенциалы действия оказываются тем более растянутыми и заглушенными, чем больше величина параллельной или последовательной включенной емкости.

На основании изложенного, по-видимому, мы не можем допустить, что импульсные взаимоотношения между нейронами получают свое отражение в электроэнцефалограмме. Несмотря на многочисленные исследования электроэнцефалограммы в различных направлениях, мы до настоящего времени не можем объяснить, какие процессы нейронов и их

отростков или, быть может, других корковых образований скрываются за теми генерализованными электрическими потенциалами, которые она воспроизводит.

В связи с этим следует учесть, что применение электроэнцефалограммы для изучения механизмов деятельности коры не является столь эффективным, как казалось несколько лет назад, и, вероятно, она должна применяться с большой осторожностью.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К. Внутреннее торможение как проблема физиологии. М., Медгиз, 1958.
- Гуляев П. И. Электрические процессы коры головного мозга человека. Изд. ЛГУ, 1960.
- Воронцов Д. С. Что собой выражает электроэнцефалограмма? «Журнал высшей нервной деятельности», т. X, вып. 1, 1960, стр. 42—52.
- Воронцов Д. С. Общая электрофизиология. М., Медгиз, 1961.
- Коган А. Б. Материалы к вопросу о структурных основаниях и природе временных связей условного рефлекса. Гогрские беседы, т. III, 1960, стр. 191—212.
- Кузнецов С. А. Микроэлектродное отведение биоэлектрических потенциалов одиночных нейронов коры больших полушарий головного мозга. Тезисы докладов II конференции молодых ученых. 1960 а, стр. 48—50.
- Кузнецов С. А. Методика микроэлектродного отведения электрических потенциалов от одиночных нейронов головного мозга. Сборник по нейрофизиологии, 1963 б, стр. 62—69.
- Кузнецов С. А. Дифференциация нейронов моторной коры головного мозга при микроэлектродном исследовании. Изв. АН МССР (серия биологическая), 1963, стр. 87—95.
- Кузнецов С. А. Некоторые особенности электрических потенциалов одиночных нейронов мозговой коры. Сборник по нейрофизиологии, 1963 в, стр. 70—78.
- Кузнецов С. А. Гидравлический микроманипулятор, предназначенный для микроэлектрофизиологических исследований. Труды III конференции молодых ученых Молдавии. Кишинев, стр. 239—241, 1964 д.
- Ливанов М. Н. О замыкании условных связей (по материалам электрофизиологических исследований). В кн.: Электроэнцефалографические исследования ВНД. М., 1962, стр. 174—187.
- Ройтбак А. И. Биоэлектрические явления в коре больших полушарий. Тбилиси, Изд-во АН Груз. ССР, 1955.
- Фусингов В. С. Некоторые вопросы электрофизиологии центрально-нервной системы. В кн.: Научная конференция отд. клинической медицины АМН СССР. М., 1956; стр. 79—83.
- Джаспер Г., Риччи Г., Доун Б. Микроэлектродный анализ разрядов корковых клеток при выработке условных оборонительных рефлексов у обезьян. В кн.: Электроэнцефалографическое исследование ВНД. М., 1962, стр. 129—147.
- Фессард А. Анализ замыкания временных связей на уровне нейронов. В кн.: Электроэнцефалографическое исследование ВНД. М., 1962, стр. 147—174.
- Li C. L., Jasper H. H. Microelectrode studies of the electrical activity of the cerebral cortex in the cat. J. Physiol., 129, 1953, p 20—21.

Ф. Н. ФУРДУП, Е. Н. ГУРАГАТА

БИОЛОГИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ПАТОЛОГИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ ОРГАНИЗМА ЧЕЛОВЕКА¹

Создание биологических аналоговых моделей возникновения различных патологических состояний организма с каждым годом становится все более распространенным. Такая модель позволяет выяснить не только механизм возникновения заболевания, разработать соответствующие методы его предупреждения и лечения, но и раскрывает многие процессы регулирования функций органов в нормальных условиях.

Моделирование патологических состояний организма способствует также созданию теории регулирования того или иного органа. Хотя в настоящее время нет единого мнения о целях, средствах и возможных путях модельного воспроизведения различных патологических состояний организма, считаем, что любая модель, дающая более широкую информацию о деятельности организма и показывающая соотношение отдельных сторон изучаемого явления, заслуживает внимания. Но главное состоит в том, чтобы создавать модели, воспроизводящие механизм возникновения некоторых патологических состояний организма.

С развитием физиологии приходится анализировать разнообразные данные. Нарастающий из года в год поток фактов о физиологических, химических и физических процессах, протекающих в организме, приводит к накоплению частных фактов, а аналитический подход к изучаемым явлениям затрудняет их синтез. Поэтому трудно улавливать конкретные принципы организации, обуславливающие закономерную связь функций целого органа. Сугубо аналитический подход неприемлем при изучении функциональных систем, основная роль которых состоит в объединении и координировании различных элементарных процессов и механизмов для выполнения сложных приспособительных реакций организма (П. К. Анохин, 1949, 1966).

В настоящее время многое известно о различных филигранных процессах, протекающих в отдельных органах, мы же имеем лишь скромное представление об их взаимосвязи в целостном организме. Развитие кибернетики заставляет физиологов обращать особое внимание на сложные процессы управления, на деятельность функциональных систем.

Сейчас уже ясно, что решение многих актуальных проблем, связанных с изучением регуляции функций тех или иных органов, зависит от исследования функциональной взаимосвязи различных анатомических

¹ Доклад на Ученом совете Института зоологии АН Молдавской ССР 19 февраля и в Молдавском обществе физиологов 24 февраля 1966 года.

структур (звеньев) организма. Регулирование функций любого органа осуществляется сложной системой. Она состоит из звеньев, особым образом связанных между собой и влияющих друг на друга. Следовательно, при изучении регуляции функций целого органа необходимо комплексное рассмотрение взаимодействия функций звеньев, составляющих эту сложную систему, с учетом наследственных закономерностей. В настоящее время необходимо выработать принципиальную схему исследования, которая способствовала бы анализу полученных и собиранию новых сведений. Путь, который раскроет механизм регуляции органа, — это не только аналитическое изучение функции, широкое физиологическое исследование, но и путь одновременных сравнительно-анатомических и биохимических исследований всех структур, составляющих данную функциональную систему.

Построение моделей необходимо при изучении нарушений функций тех органов, в регуляции которых участвуют сложные системы, затрудняющие экспериментальное определение всех звеньев. Успехи кибернетики расширяют наши представления о механизмах поддержания на определенном уровне регуляции функции органа и ее нарушениях.

Нормальная и патологическая физиология уже располагает данными, позволяющими разработать модели возникновения патологических состояний, которые способствовали бы ориентировке в отдельных фактах. Однако построение таких моделей очень сложно. Это связано с трудностями в выяснении механизмов поддержания гомеостаза и принципов интеграции информации, поступающей из органа, формирования команды и ее исполнения. Отсюда необходимо тщательное изучение функциональных систем, управляющих функцией определенного органа как в норме, так и при отклонении от нее.

Наши опыты дают возможность утверждать, что только модели, основанные на принципах функциональной системы, помогают расширить представления о механизме возникновения патологических состояний. Дело в том, что анализ регуляции деятельности отдельного органа в конкретной обстановке позволяет обнаружить определенную только для данной ситуации динамическую систему, приспособляющую функцию органа к этим условиям.

Трудности, с которыми встречаются нормальная и патологическая физиологии, в значительной степени связаны с отсутствием методических приемов, позволяющих подойти к формированию и регуляции функциональных систем, участвующих в управлении функции того или иного органа, в частности щитовидной железы. Так, для выяснения регуляции функции последней сейчас используются методы, связанные с разрушением или раздражением электрическим током отдельных участков мозга, нервов, эндокринных желез, введением фармакологических веществ и т. д.

Благодаря этим методам получено много новых фактов, характеризующих деятельность щитовидной железы, однако они не привели к полному пониманию основных принципов ее работы. Отсутствие общей теории изучения сложных систем, нам кажется, часто приводит к ошибочным выводам. Например, при эксперименте раздражают отдельный участок мозга и изучают изменения, возникающие в деятельности щитовидной железы, и на основании этого делают выводы о функции, которую несет раздражаемый участок.

Такой метод исследования был бы правильным, если бы головной мозг представлял механическую сумму различных нервных центров. В

действительности же раздражение любого участка мозга приводит к появлению изменений во всей системе в целом, к торможению и возбуждению других отделов; результатом чего могло явиться наблюдаемое изменение в работе щитовидной железы.

Известно много экспериментальных и клинических данных, доказывающих, что можно вызвать изменения функций щитовидной железы почти из любого отдела мозга. Те же ошибки могут быть и при использовании методики удаления отдельных участков мозга.

Теперь становится очевидным, что трудности, связанные с исследованием регуляции функций щитовидной железы, носили не методический, а принципиальный характер. Такие же трудности встречаются при изучении регуляции функций других органов. Их можно преодолеть, изучая эти органы как сложную систему, на что обратил внимание еще И. П. Павлов. Можно привести следующий пример. Мы хотим понять принципы работы энергетической системы большого города, а наблюдаем лишь вспышки электрических лампочек в окнах его домов.

Примерно в таком же положении находится исследователь, пытающийся по результатам раздражения или разрушения отдельных участков мозга установить общие принципы организации сложных систем мозга. Этот метод поможет уяснить некоторые факты и закономерности, но не приведет к познанию основных принципов работы системы.

Выяснение причин и механизмов развития заболеваний также тесно связано с рассмотрением сложных систем организма. Однако при изучении патологических явлений исследователи вынуждены (из-за сложности функциональной системы) расчленять процессы на составляющие их элементы и воздействовать на них.

Логика исследования при изучении патологических состояний организма (тиреотоксикоз, язвенная болезнь, гипертоническая болезнь и др.) нередко сводится к частичному или полному удалению отдельного органа того или иного отдела мозга, перерезке нервного ствола или искусственному прекращению какого-либо процесса — и симптомы болезни исчезают. Отсюда делается вывод: исследованный фактор и является причиной данного заболевания. С другой стороны, введение фармакологических веществ, раздражение нерва или участка мозга часто приводят к возникновению симптомов болезни, и это служит основанием для выдвижения гипотез о причинах и механизмах развития изучаемого патологического состояния.

Отсюда понятна многочисленность гипотез о причинах тиреотоксикоза, язвенной болезни и др.

Наши данные по выяснению механизма возникновения этих болезней показали, что все изученные факторы представляют лишь отдельные звенья сложной системы регуляции. Поэтому методы лечения, воздействующие на эти отдельные звенья, недостаточно эффективны. Как мы, например, представляем себе, механизм регуляции функций щитовидной железы на основании наших и литературных сведений и какие раздражители, стимулы приводят в действие механизм регулирования гомеостаза гормонов щитовидной железы?

В настоящее время можно утверждать, что таким стимулом является уровень тиреоидных гормонов в крови. Регуляторный механизм функций щитовидной железы вступает в действие в тех случаях, когда этот уровень становится выше или ниже нормы. Так, если повышается количество тироксина в крови, то снижается функция передней доли гипофи-

за, а значит и понижается функция щитовидной железы, и наоборот (Завадовский М. М., 1936, 1946).

Таким образом, мы имеем дело с важным фактом: вступление в действие регуляторных механизмов вызывается изменением количества тиреоидных гормонов, постоянство и регулирование которых необходимы организму. Это доказывает, что регуляторный механизм как-то формируется об имеющемся уровне тиреоидных гормонов и об их изменениях в каждый момент. Это же позволяет нам предполагать наличие замкнутой системы регулирования функций щитовидной железы.

Необходимым условием для регулирования функций щитовидной железы является измерение количества тиреоидных гормонов с помощью специального устройства или чувствительного элемента, благодаря которым, в каждый момент известно фактическое значение регулируемого параметра. Измерительным устройством уровня тиреоидных гормонов являются, видимо, рецепторные аппараты нервной системы. Это предположение основывается на том, что любое раздражение организма превращается в нервный процесс рецепторами и нервными клетками.

Рецепторы в основном специфичны, то есть перерабатывают в нервный процесс только один или, чаще всего, определенные виды раздражителей. Специфическое раздражение рецепторов может производиться через внутреннюю среду организма (кровь, лимфу, тканевую жидкость), через нервную систему, а также посредством обеих одновременно. Все это позволяет предполагать существование рецепторов, чувствительных к тиреоидным гормонам, или клеток с эквивалентными способностями. Клетки щитовидной железы, как и клетки центрального регулирующего аппарата этой железы, должны быть в каждый момент хорошо информированы об уровне тиреоидных гормонов в организме, изменения которого служат стимулом для включения в действие регуляторных механизмов железы.

Исследования последних десятилетий дают определенные основания говорить о наличии рецепторов в эндокринных железах. По данным А. А. Зубкова, С. С. Полтырева, В. Н. Черниговского, И. А. Былыгина и др., а также и нашим, существенную роль в развитии заболеваний играет импульсная информация, поступающая по афферентным нервным путям из управляемого звена кибернетической системы организма в их управляющее звено.

Все эти данные позволяют предполагать, что щитовидная железа выполняет как рецепторную, так и исполнительную функции. Возможно, существуют рецепторы, реагирующие на тиреоидные гормоны и в других тканях тела. Наличие подобных рецепторов связано с необходимостью информировать непосредственно центральный механизм регуляции об уровне тиреоидных гормонов в каждый момент.

Вероятно, в самом центре регуляции функций щитовидной железы имеются такие же тиреоидно-чувствительные клетки. Об этом свидетельствует изучение распределения гормонального йода в мозгу собак. Нами (Фурдуй, 1963) доказано: аффинитет к йодсодержащим гормонам щитовидной железы присущ серому веществу головного мозга, то есть клеточным элементам. Наиболее значительное поглощение гормонального йода наблюдалось у взрослых собак в ретикулярной формации продолговатого мозга и гипоталамуса.

В настоящее время установлено, что все функции организма, в том числе и щитовидной железы, регулируются нервной системой. Поэтому и поддержание гомеостаза тиреоидных гормонов осуществляется реф-

лкторным путем. Благодаря экспериментам на животных, а также клинической и фармакологической практике, существование центра регуляции функций щитовидной железы не подлежит сомнению. Морфологически этот центр разные авторы искали в различных отделах мозга.

Много труда затрачено на попытки определить точную локализацию этого центра. Однако если исходить из современного представления о системности функций головного мозга (с горизонтальными связями в пределах одного уровня и вертикальными связями между разными уровнями центральной нервной системы), то следует заключить, что представление о самостоятельности центров регуляции щитовидной железы, гипоталамуса и коры больших полушарий едва ли приемлемо.

Существование анатомически резко разграниченного центра проблематично. Центральное управление работы щитовидной железы было бы правильнее рассматривать как функцию кибернетической системы, которая состоит из многих сопряженных звеньев с множественной локализацией. В эту систему входят различные железы внутренней секреции и, в первую очередь, гипофиз, от тиреотропных гормонов которого в значительной мере зависит развитие и деятельность щитовидной железы.

В последнее время установлено, что между эндокринными элементами гипофиза и группами ядер переднего гипоталамуса существуют многочисленные проводящие пути. Благодаря им промежуточный мозг влияет на выделение гипофизом гормонов, то есть преобразовывает нервные сигналы в гуморальные. В свою очередь, гормоны гипофиза влияют на активность центров промежуточного мозга, а некоторые клетки последнего сами выполняют функцию эндокринных желез. Из сказанного можно сделать вывод: отдельные важные звенья системы регуляции функций щитовидной железы могут обладать собственным замкнутым регуляторным механизмом с небольшим числом звеньев.

Заметим, что от наличия тироксина в крови зависит саморегуляция этой сложной кибернетической системы и в значительной степени определяется интенсивность разрушения этих гормонов в почках и их расщепление в тканях тела. Наши исследования (Фурдуй, 1962, 1963) показали, что в такую систему входит и двигательный аппарат.

Таким образом, регулирующей системе функций щитовидной железы характерна надежность управления, достигающаяся множеством параллельно действующих регуляторных механизмов вертикального и горизонтального построения. Многие из них обладают своими собственными механизмами саморегуляции и приспособления к изменяющимся внешним воздействиям. Точность управляемых параметров поддерживается, очевидно, тем, что эти системы имеют отрицательные обратные связи и характеристики их нелинейны — чем больше отклонений от нормы, тем круче кривая регулирующего воздействия.

Для обеспечения точности и надежности системы регуляции функций щитовидной железы, работающей по гибкой программе, очень важны ее резервы. Любое звено в режиме покоя имеет, видимо, в запасе резервные мощности, обеспечивающие его деятельность и при большой перегрузке.

Однако при сильных возмущениях возможно нарушение любого из звеньев системы, и тогда она работает негомностатически. Задача состоит в том, чтобы отыскать и устранить повреждение с учетом общих кибернетических принципов и конкретной физиологии настоящего звена. Эти теоретические предпосылки, а также экспериментальные сведения

помогли нам разработать модель неврогенного тиреотоксикоза, по всем симптомам совпадающую с болезнью Базедова.

Изученные корреляции некоторых функциональных систем желудка и механизмов возникновения язвенной болезни позволили установить, что взаимодействие различных звеньев этой системы непостоянно. Оно связано с нестабильностью обмена в различных звеньях системы. Надежность же функциональной системы обеспечивается множественностью параллельных звеньев.

Литературные и наши данные свидетельствуют о том, что регуляцию деятельности желудка следует рассматривать как функцию кибернетической системы, состоящую из многочисленных сопряженных звеньев, которые, в свою очередь, образуют подсистемы. Сами подсистемы относительно самостоятельны, и проявляется это в разных реакциях по типу поиска пищи или акта еды при раздражении разных отделов мозга. Интеграция и целесообразное саморегулирование всей системы обеспечиваются многочисленными прямыми и обратными связями многоэтажных подсистем. Поэтому моделирование язвенной болезни требует глубокого знания особенностей структурной организации и физиологических свойств, составляющих ее многочисленные динамические подсистемы. Только детальное изучение функциональных систем, регулирующих деятельность желудка, позволит создать экспериментальную модель язвенной болезни у животных, сходную с язвенной болезнью человека.

Многочисленные опыты по выяснению механизма возникновения различных патологических состояний организма говорят о том, что развитие болезни идет по типу формирования новых функциональных систем, работающих в новых режимах.

Широкие перспективы открываются перед патологической физиологией с развитием кибернетики, которая создает общую теорию работы сложных систем. В связи с этим возможен непосредственный переход от изучения отдельных звеньев и симптомов болезни к созданию целостной картины ее патогенеза и этиологии.

Исследования различных патологических состояний организма позволяют утверждать, что трудности изучения отдельных заболеваний (язвенной болезни, тиреотоксикоза, гипертонической болезни и др.) связаны с недостаточным знанием сложных процессов управления, которые функционируют в здоровом организме. Причина заболеваний может заключаться иногда в том, что (из-за сложности регулирования функциональных систем) целенаправленные воздействия на нормализацию функций того или иного звена приводят к комплексу сдвигов в протекании процессов всей системы. Некоторые из них могут иметь более тяжкие последствия для организма, чем само заболевание. Поэтому необходимо знать всю систему управления, чтобы выявить первопричины, приводящие к сдвигам в работе всей системы.

Таким образом, болезни необходимо рассматривать с точки зрения общей теории функционирования систем, а также важно разработать такие методы исследования, которые позволили бы подойти к изучению болезни как к сложной системе процессов регулирования. В этом важную роль, по нашему мнению, должно сыграть моделирование болезней. В настоящее время известны модели математические, физические и биологические, которые помогают нам составить представление о различных состояниях организма в определенных условиях. Физическая модель может состоять из механических, электромагнитных и электронных элементов и воспроизводить причинно обусловленную последовательность

состояний. Математическая модель основана на одинаковом математическом выражении различных по физической и химической природе явлений, не рассматривая конкретные физико-химические процессы.

Существующие до настоящего времени биологические модели в основном воспроизводят отдельные реакции или симптомы заболеваний, но не раскрывают возникновения болезни. Так, большинство симптомов воспроизводится путем введения, в одних случаях, тироксина (при тиреотоксикозе), в других — атофана, гистамина и др. (при язве). Для решения же механизма возникновения патологических состояний организма необходимо создать такие модели, которые воспроизводят патогенез заболевания. Это является одной из наших ближайших задач.

Ф. П. ЧОРИК

НОВЫЕ ВИДЫ ИНFUZОРИЙ ИЗ ДУБОССАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В течение ряда лет нами проводилось изучение состава и экологии инфузорий Дубоссарского водохранилища, в результате чего было выявлено более 300 видов. Среди большого видового разнообразия инфузорий водохранилища обнаружены и новые виды для науки. В данном случае мы опишем лишь некоторые, наиболее интересные.

Отр. *Holotricha*Сем. *Holophryidae**Holophrya moldavica* nov. sp. (рис. а).

Длина 58—60 мк, ширина 50—55 мк. Тело бесцветное, почти шаровидное. Узкий рот расположен на самом полюсе и снабжен 4—5 короткими, сильными трихостами. Овальный, крупный макронуклеус (Ма) расположен в центре тела. Рядом хорошо заметен микронуклеус (Ми). Соматическая цилиатура редкая, реснички короткие и толстые. Сократительная вакуоль занимает задне-боковое положение. Обнаружена на глинистом грунте в июле численностью 20 тыс. экз/м².

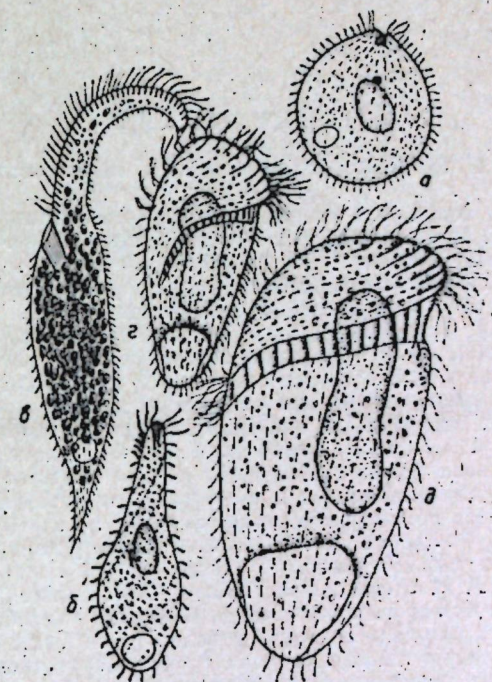
Enchelys microstoma nov. sp. (рис. б).

Найден в октябре на заиленном песке численностью 20 тыс. экз./м². Тело бутылковидное, длиной 50 мк и максимальной шириной 20 мк. Отличается исключительно узким цитостомом и своеобразным расположением соматической цилиатуры, чрезмерно редкими и толстыми ресничками. От *Enchelys simplex* Kahl отличается не только размерами и отсутствием в цитоплазме зоохлорелл, но также и формой тела и положением Ма.

Сем. *Tracheliidae*.*Dileptus nistroviensis* nov. sp. (рис. в).

Общая длина тела 170—190 мк. Отношение длины хобота к длине тела примерно 1:2. Тело сильно удлинненное и на заднем конце переходит в выраженный шип. Цитоплазма набита зоохлореллами. Ма состоит из двух рядом расположенных частиц длиной до 15 мк каждая. Оба Ми крупные (до 4—5 мк). Цитостом большой, с хорошо различимым палочковидным аппаратом. Сократительная вакуоль расположена терминально. От близкого к ней вида *Dileptus mucronatus* Penard (1922) отли-

чается наличием лишь одной вакуоли, значительно меньшими размерами тела, а также сильным развитием зоохлорелл в ее цитоплазме (см. Penard E., 1922). Обнаружена в октябре на заиленном песке в р. Днестр численностью 20 тыс. экз/м².

Отр. *Spirotricha*Сем. *Metopidae**Metopus jaroschenkoi* nov. sp. (рис. г, д).

Ближе всего стоит к описанному А. В. Янковским (1964) новому виду *M. daphnides* Jankowski. Вместе с тем она по многим показателям значительно отличается от всех видов известных нам из литературы (Wetzel A., 1928; Villeneuve-Brachon S., 1940; Kahl A., 1952; и др.). Даже от *M. daphnides* отличается длиной тела (в два раза больше), величиной, формой и расположением Ма (70 мк), значительно более крупной сократительной вакуолью, наличием большего числа соматических и периферических ресничных рядов и темно-желтой окраской тела.

Обнаружена в Рыбницкой заводи водохранилища среди нитчатых водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

- Янковский А. В. 1964. Морфология и эволюция Ciliophora. I. Новая система сапропелебиотических Heterotrichida. «Зоол. журн.», 43(4), 503—516.
Kahl A. 1930—1935. Urtiere oder Ciliata. In Dahl, Die Tierwelt Deutschland, S. 815.
Penard E. 1922. Etudes sur Infusoires d'eau douce. Geneve, 331 pp.
Villeneuve-Brachon S. 1940. Recherches sur les cilies heterotriches. Arch. Zool. exp. gen., 82, 1—180.
Wetzel A. 1928. Faulschlamm und seine Ciliaten Leitformen. Zs. Morph. Okol. Tier, 13, 179—328.

СОДЕРЖАНИЕ

М. Ф. Ярошенко и И. И. Дедю. Основные итоги и задачи исследования фауны Молдавии	3
А. А. Спасский. Два новых рода гименолепидид болотной птицы	11
А. А. Спасский и Н. М. Юрпалова. <i>Fuhrmanolepis averini</i> , n. sp. — новый вид дилепидид куликов Чукотки	17
Р. П. Шумило, Е. И. Тихон. Анатомические данные париктеротений (<i>Dilepididae</i>), паразитирующих у <i>Scolopax rusticola</i> L. Молдавии	23
О. Ф. Андрейко, В. Г. Скорцов. Цестоды рода <i>Myotolepis</i> Spassky, 1954 (<i>Cestoda</i> ; <i>Hymenolepididae</i>) от рукокрылых Молдавии	27
В. Е. Тофан. Экология и внутривидовая изменчивость зеленых лягушек Молдавии	32
Т. Д. Дымчишина-Кривенцова. Интенсивность процессов минерализации органического вещества бактериальной флорой в водохранилищах Молдавской ССР	41
А. И. Набережный, Т. Д. Дымчишина-Кривенцова. О влиянии температуры на скорость выедания бактерий некоторыми видами <i>Cladocera</i>	45
А. И. Набережный. Пищевой режим и суточный ритм питания личинок карпа на ранних этапах постэмбрионального развития	49
М. П. Статова и Н. Ф. Кубрак. Материалы по годовичному циклу яичников некоторых хищных рыб Кучурганского лимана	53
Г. Г. Горбатенький, Г. М. Степанова, З. Т. Бориц, С. Ф. Бытко. О выделении соединений азота и фосфора и регенерации биогенных элементов при разложении растений <i>Echinochloa crus-galli</i> в воде	59
А. М. Мариц. К вопросу о гипоталамо-ретикулярных взаимоотношениях	66
Н. И. Гуска. Влияние симпатической нервной системы и ретикулярной формации на взаимоотношения различных отделов желудочно-кишечного тракта	71
Д. П. Постолаке. Выработка двигательных оборонительных условных рефлексов у собак при параллельном использовании двух методик электрокожного раздражения	77
С. А. Кузнецов. Распространение потенциала действия коркового нейрона в толще коры больших полушарий	83
Ф. И. Фурдуй, Е. Н. Гурагата. Биологическое моделирование некоторых патологических состояний организма человека	87
Ф. П. Чорик. Новые виды инфузорий из Дубоссарского водохранилища	94

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК МОЛДАВСКОЙ ССР № 1

Редактор Н. Миронова
Художественный редактор А. Варшавский
Технический редактор А. Демарцев
Корректор М. Чертова

Сдано в набор 22.XI.1966. Подписано к печати 10.I.1967. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Печатных листов 6. Уч.-изд. листов 7,38. Тираж 500. АБ04118. Цена 45 коп. Зак. № 1372.

Редакционно-издательский отдел Академии наук Молдавской ССР,
Кишинев, проспект Ленина, 1.



2-я типография Государственного комитета Совета Министров МССР по печати,
Кишинев, Советская, 8.

Замеченные опечатки

Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
7	25-я сверху	трицефалоза	трихоцефалеза
"	27-я сверху	Н. А. Ильина	Н. А. Ильин
"	28-я сверху	В. А. Синельщикова	В. А. Синельщиков
"	21-я снизу	М. И. Сопельниковым	М. И. Сопельченко
46	26-я сверху	в мл/экз час	в мл экз/час
60	Табл. 1		
	1-я в названии таблицы	соединений N и	соединений N и P
83	22-я сверху	хлоралазой	хлоралозой

Известия № 1, 1967 г., з. 188, т. 500.