

РАЗДЪЛЪКЪТ И УНИВЕРСИТЕТ КЛИМЕНТ ОХРИДСКИ
XVI

ТРУДОВЕ

НА

МОРСКАТА БИОЛОГИЧНА СТАНЦИЯ
В СТАЛИН

ТРУДЫ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ
В СТАЛИНЕ (БОЛГАРИЯ)

TRAVAUX DE LA STATION BIOLOGIQUE MARITIME
DE STALIN (BULGARIE)

ARBEITEN AUS DER BIOLOGISCHEN MEERESSTATION
IN STALIN (BULGARIEN)

PUBLICATIONS OF THE MARINE BIOLOGICAL STATION
OF STALIN (BULGARIA)

16

1 9 5 0

ДЪРЖАВНО КНИГОПЕЧАТНО ПРЕДПРИЯТИЕ
„СТОЯН ДОБРЕВ — СТРАНДЖАТА“
СТАЛИН — 1951

ТРУДОВЕ

НА

МОРСКАТА БИОЛОГИЧНА СТАНЦИЯ В СТАЛИН

ТРУДЫ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ
В СТАЛИНЕ (БОЛГАРИЯ)

TRAVAUX DE LA STATION BIOLOGIQUE MARITIME
DE STALIN (BULGARIE)

ARBEITEN AUS DER BIOLOGISCHEN MEERESSTATION
IN STALIN (BULGARIEN)

PUBLICATIONS OF THE MARINE BIOLOGICAL STATION
OF STALIN (BULGARIA)

16

1 9 5 0

ДЪРЖАВНО КНИГОПЕЧАТНО ПРЕДПРИЯТИЕ
„СТОЯН ДОБРЕВ — СТРАНДЖАТА“

Т Р У Д О В Е
НА
МОРСКАТА БИОЛОГИЧНА
СТАНЦИЯ В СТАЛИН

Редактор: А. Вълканов

Коректор: Р. Стаматова

Тираж: 1,000

СТАЛИН

№ 6

март 1951

СЪДЪРЖАНИЕ

1. А. Вълканов: Автотропизъм при животните 1—45
2. А. Вълканов: Особени в строежа и организацията на *Arthropodaria kovalevskii* във връзка с нейното презимуване 47—64
3. А. Вълканов: Изследвания върху *Cercopagis pengoi* (Cladocera, Polyphemidae) 65—83

СОДЕРЖАНИЕ TABLE DE MATIERE

CONTENTS INHALT

1. A. Valkanov: Autotropismus bei den Tieren 1—45
2. A. Valkanov: Eigentümlichkeiten in dem Bau und der Organisation von *Arthropodaria kovalevskii* Nasonov in Zusammenhang mit ihrer Überwinterung 47—64
3. A. Valkanov: Untersuchungen über *Cercopagis Rengoi* (Ostr.) (Cladocera — Polyphemidae) 65—83

АВТОТРОПИЗЪМ ПРИ ЖИВОТНИТЕ

от

А. Вълканов

Директор на Морската биологична станция, Сталин

с 29 фигури в текста и 7 таблици

Автотропизмът е едно явление, познато за сега само при растенията. Под автотропизъм се подразбира „свойство растения възстановяват нарушеното изгнато положение органа“ (Любименко, стр. 388). Една друга малко по-подробна дефиниция на автотропизма гласи: „Реакция растения, направлена към това, чтобы исправить отклонение от первоначальной формы, вызванное раздражением или чисто механическим путем“ (Большая советская энциклопедия)¹⁾.

На горната дефиниция на автотропизма отговарят само случаите на изправяне на изкривяването на даден орган, породено от промяна на положението му, респ. от промяна на посоката, под която е действувал даден дразнител. Освен в тези случаи обаче автотропизмът се проявява и при регенерацията на растенията — напр. при заместването на главния корен от страничен корен; заместващият корен се извива посоката на основния орган. Трябва да бъде изтъкнато тук обаче, че в последния случай автотропизмът действувал в комбинация с геотропизма и заради това неговата роля и значение биват мъчно доловими (Nordhausen).

Твърде меродавни за изясняване въпроса за автотропизма са констатациите, направени в тази насока върху нисшите гъби, тъй като автотропизмът при тях действувал напълно самостоятелно, т. е. без намесата на други тропизми. От особено значение в това отношение са изследванията на проф. Арнаудов върху регенерационните явления при фикомицетата *Zoophagus insidians*: авторът е установил, че „след спиране развитието на дългата хифа се образува заместваща хифа, със свой нарастващ връх и с посока на развитие, която съвпада напълно с посоката на развитие на първоначалната хифа, или пък затваря със същата остър ъгъл“ (стр. 97). В други случаи авторът намира, че в ролята на заместваща хифа може да влязат разклонения на дългата хифа, „които са били зародени близо до повреден по-късно нарастващ връх“, при което те се прекривават и променят посоката на нарастването; той констатира също така, че в ролята на заместваща хифа влизат и „къси хифи“, като тези

¹⁾ гл. също така и цитата в началото на немското резюме.

последните се повлияват „корелативно след повреждането на нарастващ хифен връх, и то в смисъл, че не само се удължават, но променят и посоката на нарастването си“ (стр. 98).

Автотропизмът при зоофагуса се проявява не само при регенерацията на хифите, но и при тяхното нарастване. Самото развитие на вегетативните хифи в права посока проф. Арнаудов отнася „към областта на аутотропизмените движения, в смисъла, който Pfeffer влага в това понятие“ (стр. 97). Във връзка с това тяхно свойство проф. Арнаудов изнася твърде забележителната констатация, че когато механическо препятствие е отклонило временно нарастващия връх на хифата в друга посока, то и тогава посоката на развитие се спазва (стр. 97). — Подобни констатации са направени върху хифите и на други гъби: така напр. I. Heip констатира, че при култивирането на мицелия на редица представители на аскомицетите в висеща капка хифите се развиват в радиална посока и то така, че ако дадена хифа срещне на пътя си известно препятствие, то тя го заобикаля и продължава да се развива по-нататък в първоначалната си посока. Авторът схваща това качество на хифите като морфестезия (Morphestesia) — т. е. като израз на влияние на цялото върху неговите части. Това схващане на Heip съвпада с даденото от Любименко обяснение досежно причините на автотропните растежни движения изобщо, а именно: „... растению присуща способность исправлять всякое отклонение от предначертанной в организации первоначальной формы, будет ли вызвано это отклонение чисто механическим путем или раздражением, как в случае геотропизма. Эта способность и является причиной автотропных ростовых движений“ (стр. 385).

Напоследък ми се удаде да установя при някои животни известни прояви, непознати до сега за животинския свят, които без колебание отнасям към категорията на автотропизма — такъв, какъвто е охарактеризиран по-горе. Тези прояви установих при онази категория животни, които и по външния си вид, и по начина на растежа си наподобяват растенията: това са сесилните кормусни животни. Наблюденията ми засягат представители на три класа животни, отстоящи далеч един от друг в системата на животинското царство, а именно: Bryozoa, Kamptozoa и Hydrozoa, и се отнасят до растежа на столона на тези животни. При това бяха установени процеси, тождествени по външното си проявление с току-що описаните такива при хифите на гъбите, а именно: столоният нараства праволинейно и притежава способността да спазва, респ. да възстановява, първоначалната си посока, респ. форма, и то както в случаи, когато бъде отклонен от нея чрез намесата на известно механическо препятствие, така и при регенерация на вегетационния връх.

В настоящата статия са изложени резултатите на изследванията ми върху това непознато до сега при животните явление. В началото излагам специалната методика, по която работих и която се указва от решаващо значение в случая. При изложението на наблюденията, което правя поотделно за всеки вид от изследваните животни, да-

вам първоначално описание на някои от основните белези на кормуса на вида под заглавието: развитие и направа на кормуса. Данните по този въпрос намирам за необходими, за да могат да бъдат схванати правилно самите автотропични явления, които от известна гледна точка представляват *регулация* на дадени нарушения на първоначалната форма и симетрия на кормуса, респ. на неговите части. След описанието на кормуса са изложени данните досежно автотропичните прояви поотделно за всеки вид. Сравнително най-подробно се спирам на бриозоята *Bowerbankia caudata*, която се оказа много подходящ обект за изследване автотропизма и която проучих сравнително най-подробно. В няколко следващи глави са съпоставени наблюденията от мен явления на автотропизъм с различни други тропизми — геотропизъм, фототропизъм, тигмотропизъм и хемотропизъм, за да бъде изтъкнато, че те нямат нищо общо с тези тропизми и че протичат без каквото и да е тяхно вмешателство. В следващата глава е разгледан въпросът за произхода на автотропизма при животните. Накрая са съпоставени автотропичните прояви на животните и растенията, като са изтъкнати общите моменти и е направено известно заключение.

Материал и метод на работа

Автотропичните прояви на кормусните животни можех да установя само благодарение на специалния приложен от мен метод на добиване единични изоларани, предимно млади кормуси от тези животни, при това върху предметни стъкла, което позволи да бъдат те изследвани под микроскопа. Този метод се състои в следното: специални дървени рамки, съдържащи няколко двойки предметни стъкла, поставях в Сталинското езеро, завързани на тръстиките стъбла и спуснати във водата. При това положение на рамките площта на предметните стъкла взема вертикална посока. След един—два месеца стъклата биваха обраснали със сесилна бентосна фауна и флора — различни протозои, хидрозои, бриозои, камптозои и др., както и множество водорасли и диатомеи. При тези условия кормусите на интересувашите ни животни — хидрозои, камптозои и бриозои — се разстилат върху една идеално равна площ, което им дава възможност да проявяват известни свои проспективни потенции, които върху подводни предмети с крива повърхност остават не много ясно изразени. Залепени здраво върху стъклената плочка, тези кормуси предлагат редица технически удобства: предметното стъкло с полепените по него кормуси може да бъде лесно изследвано под микроскопа, а самите кормуси могат да бъдат предварително боядисани и даже включени в балсам. Тази процедура изисква предварително прочистване на препаратите от масата тиня, диатомеи и пр., което се постига като се изложи предметното стъкло на силна водна струя. Включването на обекта в балсам има за резултат неговото свиване, нагърчване, макар и да не се отлепа от стъклото, поради което някои негови подробности изчезват, а други се явяват маскирани. Най-добри резултати ми даде наблюдението на фиксирани и боядисани препарати, но доведени само до вода. Почти всички снимки, поместени в таблиците, са направени именно по такива препарати.

Първоначално, прилагайки този метод¹⁾ във Сталинското езеро, аз си бях поставил за цел да получа върху предметните стъкла хибернакули от бракичните

¹⁾ Този метод на „улавяне“ сесилна водна фауна е прилаган и от други автори. Особено ценни резултати той е давал при изследване протозойната фауна на моретата.

ни бριοзон и камптозон, нужни за други изследвания. Търсените обекти действително бяха намерени, но освен тях препаратите ми разкриха и автотропичните свойства на горепоменатите животни.

Както и трябваше да се очаква, рамките за „улавяне“ на кормусни животни даваха различни резултати, когато биваха използвани в различни части на Сталинското езеро. Така напр. при каменната кариера „Лъджата“ предметните стъкла се покриваха с един гъст ред болауси, които правят невъзможно наблюдението на бριοзоните и камптозоните. На изток от Боаза, т. е. в широката част на езерото, изобщо липсват интересувашите ни бριοзон и камптозон. Само в западната половина на Боаза методът даде желания резултат: тук стъклата се покриваха с гъста покривка от кормуси на поменатите животни. В Мандренското езеро резултатите от приложение на метода бяха много по-разнообразни, което стое без съмнение във връзка със сложното начленение на това езеро, а от тук и с разнообразието на бентосните биоценози: в едни негови части предметните стъкла се покриваха с диатомеи, в други — с протозои, в трети — почти само с кордиофора, в четвърти — само с бριοзон и пр.

След като установих автотропизма върху материял, получен по гореописания начин, успях да установя същото явление и върху материял, взет направо от природата, т. е. върху кормуси, развити върху техния естествен субстрат.

Намирам за необходимо да изтъкна тук, че всички текстови фигури, с изключение на фиг. 2 и 5, са рисувани с рисувателен апарат и следователно те представят в напълно естествен вид обекта, макар да носят характера на схеми.

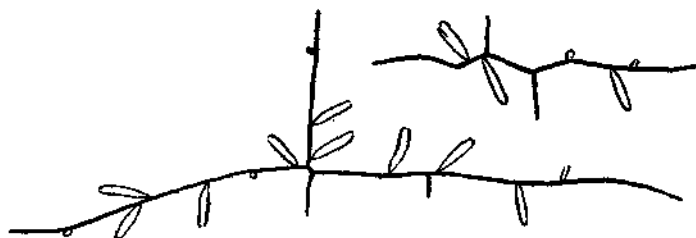
І. Изложение на наблюденията

І. BRYOZOA ECTOPROCTA

І. BOWERBANKIA CAUDATA (HINCKS)

А. РАЗВИТИЕ И НАПРАВА НА КОРМУСА

Кормусът на този вид ктеностомида е столониален. Първият столон или „главната ос“, развит от *анцеструлата* (първият индивид, получен направо от ларвата) има вид на права нишка, растяща прирасла към субстрата. На текст. фиг. 1 са представени най-младите



Фиг. 1

B. caudata. Два млади кормуса с 3, респ. 9 зоида

стадии, които наблюдавах; техният столон е развил по няколко зоида. Паралелно с нарастването на столона се появяват разклонения от лявата и дясната му страна, и то обикновено алтернативно — ту от едната, ту от другата страна и на твърде различно разстояние едно от друго. Характерно за разклоненията е, че се появяват в непосредствен допир с субстрата и нарастват по-нататък така, че остават — подобно на първия столон — долепени към субстрата; в този факт трябва да се съзре проява на тигмотропизъм.

Друга характерна особеност на разклоненията на столона е тази, че, с изключение на първите няколко, останалите са наведени обикновено под ъгъл около 70° към дисталния край на съответната половина на майчиния столон (първия столон или „главната ос“). След като достигнат дължина около 1 — 2 мм, разклоненията I разред дават разклонения II разред. Вторите имат към първите това отношение, което имат първите към главната ос: излизат под приблизително определен ъгъл (обикновено около 70°) и са наклонени към върха на

своя майчин стolon (разклонението I разред). По същия начин по-нататък се появяват разклонения III, IV и пр. разред.

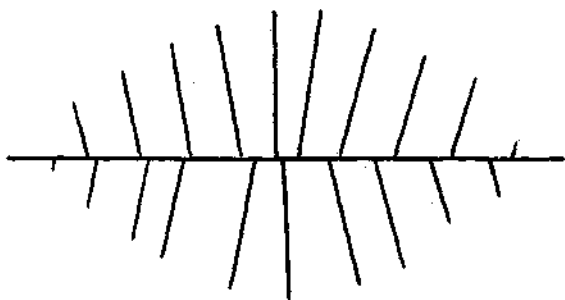
Първият стolon (главната ос) и разклоненията му притежават следните общи белези:

1) дебелината им е еднаква и се равнява на $30 - 35 \mu$; зоидните и хибернакулните пъпки се появяват върху тях като малки странични подутости, и то винаги в непосредствен допир със субстрата, без самият стolon в тяхно съседство да претърпява никакви промени или надебеляване. Тези пъпки се появяват без никакъв определен порядък.

2) растат плътно прирасли към субстрата — в случая стъклената плочка.

3) нарастват само с върха си (терминален вегетационен пункт), праволинейно, и то в орази посока, която са получили при появата си. Поради това именно стolonът, респ. неговите разклонения, имат формата на прави нишки.

4) стolonите са разделени вътрешно чрез септи (диафрагми) на отделни части, дълги по $1800 - 2500 \mu$. Във връзка с това тяхно качество трябва да изтъкнем, че те се схващат днес в зоологията като кенозоиди, т. е. като видоизменени индивиди на кормуса. Всяка част на стolона, заключена между две диафрагми, се схваща като един индивид.



Фиг. 2

B. caudata. Схематичен образ на един млад кормус; представени са в същност само главната ос с разклонения I разред

На текст, фиг. 2 е изобразен схематично един млад комус, на който е представено разположението на разклоненията I разред спрямо главната ос. Тази фигура позволява да се заключи, че младият кормус показва известна тенденция към симетрично развитие и — точно казано — към двойната симетрия; през него бихме могли да прекараме две равнини на симетрия, перпендикулярни една на друга.

След като се появят разклонения II, III и пр. разред, кормусът добива вид на една сложна мрежа от разклонения; едни от тях постепенно изостават в развитието си, докато други вземат надмощие. Причината за това е вероятно чисто външна: едни от разклоненията

биват благоприятствувани при изхранването и изобщо при растежа, докато пък други могат да бъдат потиснати чисто механически и пр. По този начин симетричността на кормуса, взет в неговата цялост, постепенно се загубва. Все пак всяко едно разклонение на столона, взето само за себе си, показва до известна степен двустранна симетрия, тъй като развива само от ляво и дясно нови разклонения и пъпки, а самото то нараства праволинейно.

След като цялата свободна площ на субстрата (предметните стъкла) се покрие с кормуси и други организми, столоните продължават да растат висещи във водата, продължавайки същевременно и да се разклоняват; така се получават висещи във водата гирлянди от столонални разклонения, които представяват голямо удобство за наблюдение и изследване айдономията и анатомията на животното. При такива гирлянди обаче не може да се установи и следа от някаква симетричност на кормуса, или даже само на някои негови разклонения¹⁾.

Б. АВТОТРОПИЧНИ ПРОЯВИ

Автотропични свойства притежава столонът. Те добиват израз в следните две категории явления:

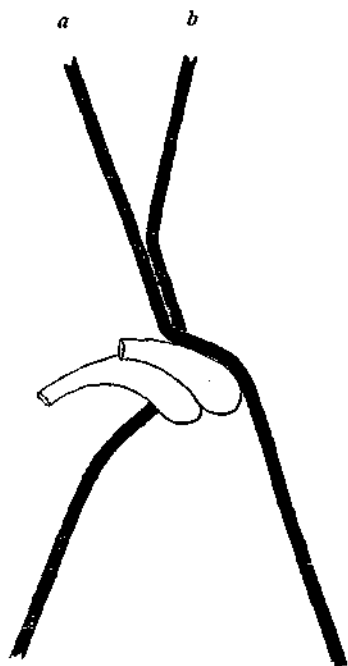
а) Ако известно механическо препятствие отклони вегетационния връх на столона от неговата първоначална и същевременно праволинейна посока на нарастване, то той продължава да расте в дадената нова посока, докато заобиколи и превъзмогне по някакъв начин препятствието, след което заема отново първоначалната посока на нарастване.

б) Ако вегетационният връх бъде повреден, или пък бъде откъснат от столона, то дисталният край на последния се затваря, а странично до него се развива разклонение, което се извива тутакси в посоката на основния стolon и расте в тази последната.

¹⁾ Подобни гирлянди се срещат много често в природата, и то развити от кормуси, растещи върху техния естествен субстрат. Морфологията на зондите, развити върху такива гирлянди, се различава до ниве от тази на зондите на прираслите към субстрата столони; в първия случай в основата на зонда се развива едно аборално удължение във вид на опашка (от там името „*caudata*“), докато във втория случай аборалното удължение се разклонява, прираства към субстрата и служи като постамент на зонда (гл. текст, фиг. 17 б). Има известни указания за това, че изследваната над този вид са правени до сега предимно върху такива именно гирлянди: аборалният придатък е представян обикновено като „опашка“. Столоните на такива кормуси изглеждат понякога даже вакъдрени. Ако обаче един стolon, който е расъл на известно свое протежение без да е бил в контакт със субстрата, се допре отново до последния, то той отново се прикрепва и си възвръща загубената праволинейна посока на нарастване. Такъв случай наблюдавах и в препаратите си. От този факт може да бъде изведено заключението, че столоните проявява своята способност да расте праволинейно само при дадени конкретни условия — растеж в неотлъчен допир със субстрата.

а) Възобновяване на отнетата посока на нарастване

Във всички случаи без изключение, когато вегетационният връх на столонна бъде възпрепятствуван и отклонен от своята посока на нарастване, той възобновява тази



Фиг. 3

B. caudata. Два столонна с автотропични извивки. Столонът *a* се е отклонил от капсулката на едната *Foliculina*; столонът *b* се е отклонил от столонна *a*, след което се е провирил под него, както и под двете долепени една до друга капсули от *Foliculina*.

посока, след като причината на отклонението бъде превъзможната. Тъй като столонът расте плътно прилепен към субстрата (в нашия случай към предметното стъкло), то заради това неговият вегетационен връх може да бъде възпрепятствуван и отклонен само от такива предмети, които са също така плътно прилепени към субстрата, като напр. други столони от същото животно, или от *Victorella* и *Cordylophora*, или пък някои други организми, като *Foliculina*, диатомеи и пр.

Достигайки до случайно срещнатото препятствие, напр. капсулката на *Foliculina*, върхът на столонна възвива край нея, докато я заобиколи, и след това продължава да нараства в първоначалната посока (текст. фиг. 3). На текст. фиг. 4 е представен друг подобен случай: вегетационният връх е срещнал на пътя си едно перпендикулярно разположено към субстрата цилиндрично препятствие — един зоид от същото животно, от който се е отклонил на ляво; след като е заобиколил препятствието, вегетационният връх отново е взел първоначалната си посока.

Ако при своя растеж върхът на столонна достигне под известен

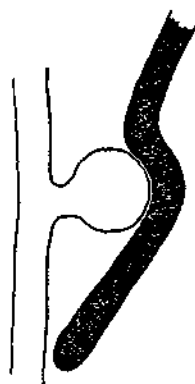
тъгъл друг столон, който му препречва пътя, то нередко той се отклонява от своята посока и, възвивайки покрай столонна-препятствие, продължава да расте плътно долепен до последния (тигмотропизъм); след това на известно разстояние от първата извивка вегетационният връх се извива в противоположна посока, като преминава над столонна-препятствие, или пък се провира и минава под него и заема първоначалната посока, продължавайки да нараства от тук нататък пак в нея (табл. I, фиг. 2 и 4; таб. II, фиг. 3 и 4). Докато първото извиване на столонна е предизвикано от чисто външна причина — случайно срещното препятствие, то второто извиване представлява

без съмнение следствие от първото: то е израз на *автотропичната реакция* на организма. Поради това първата извивка на столоните ще наричаме „принудена“, а втората — „автотропична“.

Срещата на двата столон — нарастващия и столон-препятствие — става под най-различен ъгъл: от 0° до 90° . На вегетационния връх се предлагат следователно две посоки, по които той би могъл да се отклони (текст, фиг. 5): α и β , респективно два ъгла на отклонение от първоначалната посока: α и β , сборът от които е равен на 180° . Във всички случаи вегетационният връх се извива в посока на по-малкия ъгъл на отклонение (β); това се наблюдава даже и тогава, когато двата ъгъла са много близки един до друг — напр. 80° и 100° или пък 85° и 95° . Всички дадени в тази работа рисунки и снимки на автотропично извити столони са потвърждение на току-що казаното. Не прави изключение в това отношение и фиг. 1, табл. V, при която столонът изглежда отклонен в посоката на по-малкия ъгъл: тук вегетационният връх е срещнал предварително едно малко чуждо тяло, от което е започнало извиването му. Особено красноречив във връзка с разглеждания въпрос е случаят, представен на фиг. 3, табл. I: нарастващият столон е срещнал последователно и на близко разстояние едно след друго два столон-препятствия, и то така, че първият от тях е бил наклонен наляво, а вторият — надясно спрямо него; следвайки правилото за отклонение по посоката на по-малкия ъгъл, нарастващият столон се е отклонил в първия случай на дясно, а във втория — наляво, като е образувал една почти правилна скоба, след което е продължил да нараства в първоначалната посока.

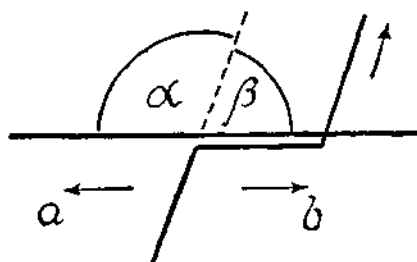
След като бъде отклонен от своята първоначална посока, столонът расте паралелно с препятствието 50 — 100 μ . Не са голяма рядкост случаите, когато това разстояние достига няколко стотин микрона; на

фиг. 4, табл. I е изобразен един случай, при който това разстояние е дълго 850 μ . Наблюдавах един друг такъв, при който същото това разстояние бе дълго 1350 μ и въпреки това вегетационният връх на нарастващия столон не бе загубил способността да възобнови първоначалната си посока на нарастване.



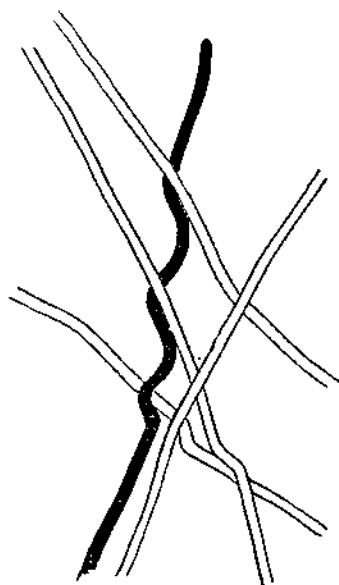
Фиг. 4

B. caudata. Вегетационният връх на столоните се е отклонил от единият, чист цилиндрично тяло е представено в пресечения като кръг.

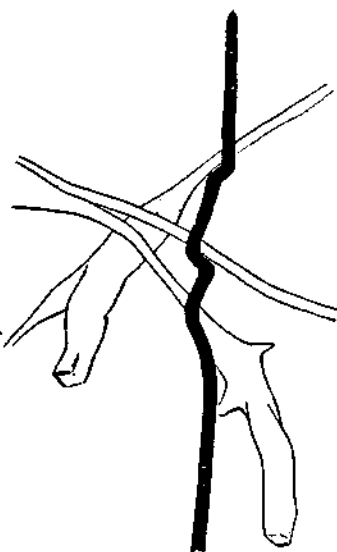


Фиг. 5

B. caudata. Графично представяне посоките на отклонение на столоните (подробности в текста).



Фиг. 6

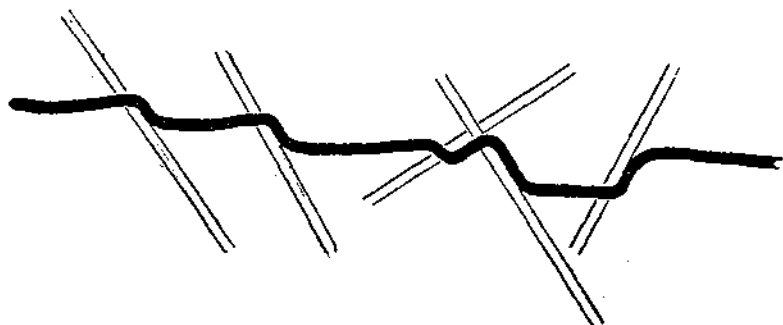


Фиг. 7

B. caudata. Вегетационният връх се е отклонил по три пъти от препятствията, които е срещнал на пътя си (столони от *Bowerbankia* и *Victorella*).

Вегетационният връх запазва тази своя способност даже и тогава, когато срещне последователно и на близко разстояние едно след друго две или повече препятствия, които го отклоняват от първоначалната и същевременно праволинейна посока на нарастване. Такъв бе описаният по-горе пример, при който вегетационният връх е срещнал последователно два столона-препятствия (фиг. 3, табл. I). Подобен случай е представен на фиг. 2, табл. IV: нарастващият стolon е срещнал също така два столона-препятствия, но още преди автотропичната реакция след първото отклонение той е достигнал до второто препятствие, от което се е отклонил в противоположна посока. На текст. фиг. 6 и 7 са представени случаи, при които вегетационният връх на нарастващия стolon е срещнал последователно и на близко разстояние едно след друго по три столона-препятствия, от които се е отклонявал, но винаги е възобновявал първоначалната си посока. Наблюдавах и един случай, при който вегетационният връх се бе отклонил последователно пет пъти от първоначалната си посока (текст. фиг. 8), без да бе загубил способността да възобнови последната и без да бе проявил даже и следа от „умора“ в това отношение.

Автотропичната реакция е еднакво силно изразена както при първия столон („главната ос“), така и при всички негови разклонения — разклонения I разред, разклонения II разред и пр., или с други думи всички разклонения на столона притежават в еднаква степен способността да възобновяват първоначалната си посока на нарастване, когато някое механическо препятствие ги отклони от нея.



Фиг. 8

B. caudata. Петорно последователно отклонение на вегетационния връх от първоначалната посока и възобновяване на последната.

Автотропичната реакция е ограничена единствено във вегетационния връх на столона и се проявява при неговото нарастване. Веднаж отклонен от своята първоначална посока на нарастване, вегетационният връх продължава да проявява тигмотропизъм: расте плътно долепен до субстрата и препятствието. Заедно с това обаче той проявява стремеж за отстранение на нарушението на неговата посока на нарастване, който се изразява в „подбиране“ и „търсене“ на подходящ пункт и момент, за да се извие и заеме първоначалната посока. Моментът на автотропичната извивка можем да разглеждаме като момент на надделяване на автотропизма над тигмотропизма.

При автотропичното си движение върхът на столона може да се провира под долепеното към субстрата препятствие. В около 23% от случаите на автотропично регулиране на посоката на нарастване, които имах под очи, върхът на нарастващия столон се бе провирил под препятствието. На фиг. 2, табл. V е представен случай, при който столонът, преминал под столон-препятствие, е даже чувствително деформиран — сплеснат и разширен в зоната на автотропичната извивка¹⁾. На текст. фиг. 3 е изобразен друг не по-малко поучителен пример: столонът *b* се е отклонил първоначално от столон *a*, обаче впоследствие се е провирил под него, както и под двете долепени до субстрата капсулки на *Folliculina*, след което е продължил да нараства в първоначалната си посока. От всичко казано по този пункт и най-вече от красноречивите примери, които приведохме, може да

¹⁾ Столонът, достигащ почти до долния ръб на свивката.

се изведе заключението, че столонът, подобно на нарастващия корен¹⁾, има способността да преодолява активно съпротивлението на дадено препятствие. От тук по-нататък може да се направи изводът, че породеното от автотропичната реакция движение представлява от себе си един високо активен процес.

Възстановяването на отнетата посока на нарастване презюмира, щото ъгълът на автотропичната извивка да е равен на този на отклонението от първоначалната посока. В болшинството случаи това е действително така. Все пак в известен процент от случаите тези два ъгла не са равни: ъгълът на автотропичната извивка бива ту по-голям, ту по-малък от този на принудената извивка. В такива случаи настъпва обикновено *корекция на посоката*, така че в края на крайщата столонът заема първоначалната си посока. Само в много редки случаи последната не се възстановява напълно.

В първия момент на автотропичната реакция извивката бива понякога значително по-голяма, отколкото би се следвало да бъде — т. е. от принудената извивка; в такива случаи следователно можем да говорим за автотропична хиперреакция. Обикновено при тези случаи настъпва корекция на посоката (текст. фиг. 9; фиг. 3 и 4, табл. II).



Фиг. 9

B. caudata. Пет случая на автотропична хиперреакция: *a* — начален момент на автотропичната реакция; *b* — корекцията е започнала, но не е привършена; *c* — *e* — корекцията на посоката е привършена.

Корекционната извивка следва непосредствено автотропичната такава (табл. II, фиг. 3 и 4), или пък се явява на известно разстояние — до няколко десетки микрона — от мястото на последната (текст. фиг. 9 *d* и *e*).

При автотропична хиперреакция ъгълът на извивката може да бъде с цели 20—60° по-голям от този на принудената извивка. Като

¹⁾ Любименко, стр. 386.

пример в това отношение може да ни послужи случаят, изобразен на текст. фиг. 9 е, при който ъгълът на принудената извивка има около 35° , докато пък този на автотропичната извивка достига 90° . И все пак тази огромна разлика в посоките, равняваща се на около 55° , е била изгладена при по-нататъшния растеж на столоната: посоката на вегетационния връх е била коригирана. Този пример е интересен и в друго отношение: корекционната извивка описва една много по-голяма по размах дъга, отколкото принудената извивка, докато най-сегне е била достигната първоначалната посока.

На фиг. 1, табл. IV е представен един твърде интересен случай с две последователни корекционни извивки: първата от тях е била прекалено силна и това е наложило появата на втора такава — естествено, в обратна посока! — докато накрай първоначалната посока е била напълно възстановена.

Както изтъкнахме по-горе, в някои редки случаи на автотропична реакция посоката не се възстановява напълно; столонът образува след автотропичната си извивка един остър ъгъл с първоначалната посока, или пък настъпва една несъответстваща корекция и т. н. Прочее, разнообразието в това отношение не се поддава за сега на едно схематизиране и аз не мисля да е изключено, щото един ден да бъдат установени в това отношение още редица закономерности, които аз не съм успял за сега да доловя.

Към току-що описаната категория автотропични явления трябва да отнесем и случаите на спазване ъгъла, който столоните разклонения сключват с майчиния ствол. Както видяхме по-горе (стр. 5), този ъгъл е около 70° . Когато едно младо разклонение срещне още в самото си начало препятствие, то приема новата посока, която е заставено да вземе поради контакта си с препятствието, докато преодолее това последното — отмине го, или пък се възвие над него,



Фиг. 10

B. caudata. Взаимно отклонение на две млади разклонения на два отделни столона, последвано от автотропична реакция в двата случая.

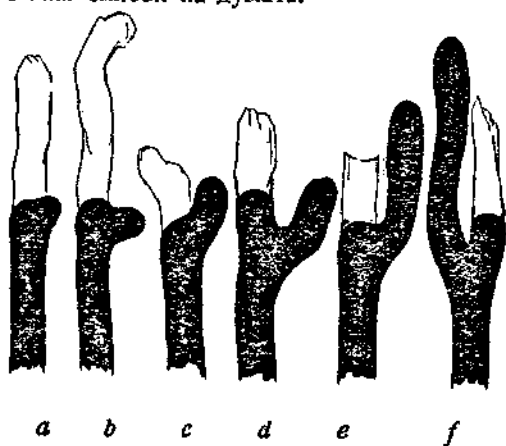
след което отново взема посоката, която архитектурно му съответствува. На фиг. 1, табл. II е представен един такъв случай: младо разклонение е срещнало още при самата си поява една капсулка на *Folliculina* (гл. десния клон на столона), от която се е отклонило наляво. След като е отминало обаче фоликулината, то е продължило да расте в онази посока, която му съответствува. Подобен случай е представен на текст. фиг. 10: две млади разклонения са се отклонили взаимно едно от друго, и то още от самата си основа; след като са расли паралелно около 100 μ , те са се откопчили едно от друго и са продължили да растат в онази посока, която им съответствува архитектурно.

Накрай трябва да отбележа, че не съществува никаква корелация между извивките (принудена и автотропична) и появата на пъпки върху извития стolon; последните могат да се появяват както между извивките, така и на самите извивки.

б) Регенерация на вегетационния връх

Когато вегетационният връх на столона загине по една или друга причина, то той бива възобновен, при което автотропизмът взема дейно участие. Процесът на регенерацията протича по следния начин: некрозата засяга вегетационния връх заедно с една по-къса или подълга част от дисталния край на столона. Дисталният край на основния стolon в такъв случай се затваря чрез нова диафрагма. Едновременно с това и непосредствено до новия край на столона се появява отляво или отдясно едно разклонение, което се извива веднага в посока на столона и продължава да нараства в нея. Това разклонение замества изчезналия, умрелия вегетационен връх на столона: то представлява регенерат в пълния смисъл на думата.

На текст. фиг. 11 са представени шест отделни случая на последователни начални фази на регенерация на вегетационния връх. И в шестте случая от умрелия вегетационен връх е запазена само част от кутикулата, представена на образите като повече или по-малко нагърчена празна тръбица. На фиг. 2 табл. II е представена микроснимка на един млад регенерат: веднага след появяването си той се е



Фиг. 11

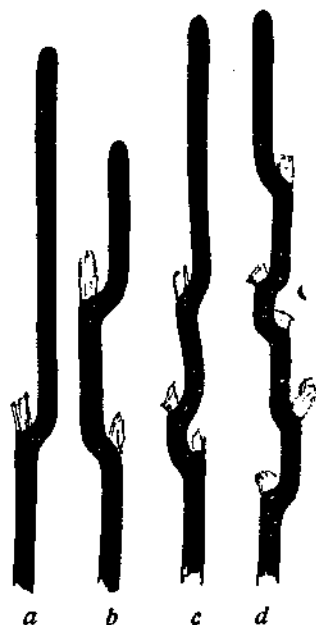
B. caudata. Шест случая, представляващи последователни стадии на регенерация на вегетационния връх.

извил в посока на основния стolon. Подобен случай е представен на фиг. 3, табл. IV: след двукратно автотропично възобновяване на посоката на нарастването вегетационният връх е загинал; дисталният край на основния стolon обаче е развил веднага един регенерат, който е заместил напълно изчезналия вегетационен връх.

Ако върхът на самия регенерат бъде повреден и загине, повтаря се същият процес: раната се затваря с диафрагма и непосредствено до края на „регенерата“ (т. е. до функциониращия край на столон!) се появява нов регенерат, който взема веднага посоката на основния стolon (текст, фиг. 12 *b*). Този процес — регенерация на върха на „регенерата“ — може да се повтори няколко пъти. Във всички случаи процесът на регенерацията протича по един и същ начин, а резултатите са тождествени. Наблюдавах три случая на петорно повторение на регенерацията: регенератите започваха близо един до друг и всички биваха извити в посоката на основния стolon (текст, фиг. 12, *a*).

Регенератите се появяват — подобно на нормалните разклонения на столон (вж. стр. 5) — винаги в непосредствен допир със субстрата, при това ту отляво, ту отдясно. Когато следват няколко един след друг, те са разположени ту от едната, ту от двете страни; в това отношение не съществува правило. На табл. III, фиг. 3 е представен случай на двукратна регенерация, при който регенератите започват почти един до друг, и то от една и съща страна. На табл. III, фиг. 4 е представен случай на двукратна регенерация, при който първият регенерат се е появил отляво, а вторият — отдясно.

В едни случаи, изхождайки от основния стolon под прав ъгъл, регенератът се възвива скоро в посоката на последния и расте по-нататък — тъй да се каже — успоредно с неговата ос; при по-нататъшния си растеж регенератът отчасти измества остатъка от мъртвия край на основния стolon, вследствие на което този край заема наведено положение (ср. текст, фиг. 11 *b* с текст, фиг. 12 *a* и *b*; също текст, фиг. 11 *b* с текст, фиг. 13 *b*). Регенератът може да изхожда и повече или по-малко косо от дисталния край на основния стolon; така той може да попадне много близо до оста на основния стolon, или даже да съвпадне напълно с нея. В последния случай столонът изглежда като изпънат, а остатъкът от мъртвия край на основния стolon може



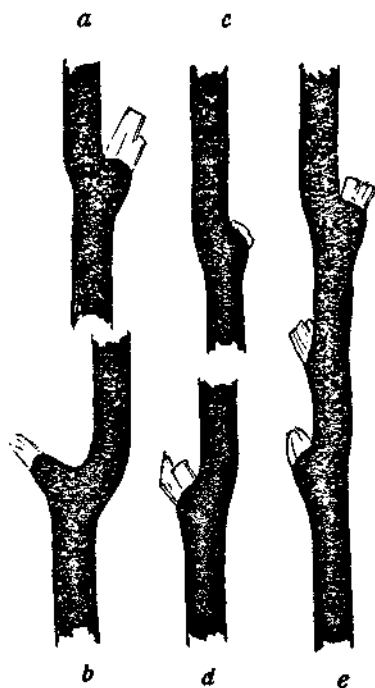
Фиг. 12

B. caudata. Регенерация на вегетационния връх: *a* — еднократна; *b* — двукратна; *c* — трикратна; *d* — петократна регенерация

да се превърне в един незначителен страничен придатък към столона (ср. текст. фиг. 11 с с текст. фиг. 13^е).

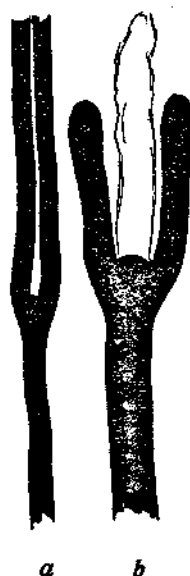
Между стотиците случаи на регенерация на вегетационния връх, които имах под очи, попаднах и на няколко такива, при които от края на наранения основен стolon са се развили едновременно по два регенерата, разположени симетрично един спрямо друг. На текст. фиг. 14 са представени два такива примера. И при двата регенератите са насочени в посоката на основния стolon. Особено ясно проличава симетрията във формата и разположението на регенератите във втория пример (фиг. 14^б). Във всички тези случаи се касае до двойни образувания („Doppelbildungen“), каквито се образуват не рядко при регенерацията на различни органи при животните.

Регенерация на столоната настъпва не само при нараняване и умирање на неговия вегетационен връх, но и при откъсване на известен негов по дълъг или по-къс дял. В такъв случай дисталният край на основния стolon реагира по гореописания начин: затваря се чрез диафрагма и развива една странична пъпка, която замества вегетационния връх. Обикновено в такива случаи регенератът расте паралелно с откъснатата част, или даже плътно долепен до нея. Примери за това



Фиг. 13

B. caudata. Регенерация на вегетационния връх (подробности в текста).

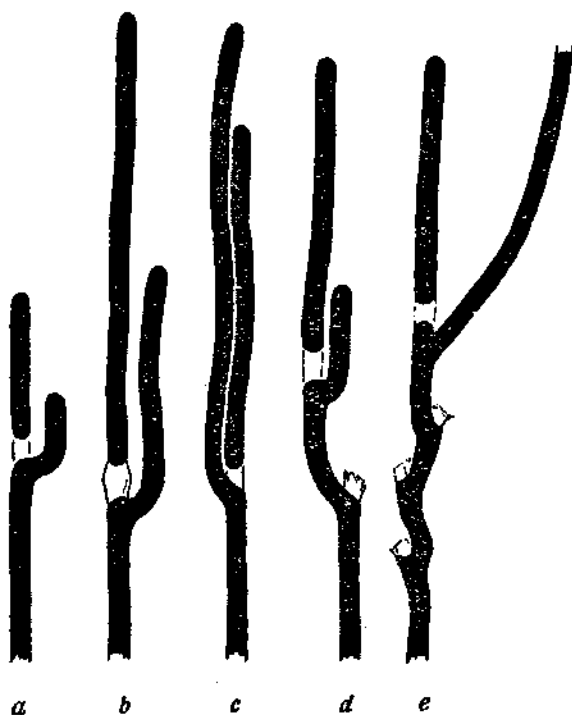


Фиг. 14

B. caudata. Двойна регенерация на вегетационния връх.

са представени на фиг. 1 и 2, тбл. III, както и на текст. фиг. 15 *a-e*. На текст. фиг. 15 *d* е изобразен един случай, който представлява комбинация от двете току-що описани явления: умираше на вегетационния връх с последваща регенерация на същия и след това отделяне на дисталната част на регенерата, последвано от нова регенерация на вегетационния връх. На текст. фиг. 15 *e* е представен друг интересен случай на комбинация на двете явления: след трикратно умираше на вегетационния връх, последвано от неговата регенерация, последният регенерат е израсъл на дължина около 800 μ , след което дисталната му част се е отделила; това е било последвано от поява на нов, четвърти регенерат (същият този пример е представен на фиг. 3, табл. VI).

Отделената от основния стolon дистална негова част може да бъде различно дълга — няколко до няколко стотин или даже няколко хиляди микрона. Ако тази част притежава зоиди, тя може да преживее и даже да разрастне в един самостоятелен кормус. Ако обаче е лишена от зоиди, то тя е обречена рано или късно на загиване. Не веднаж съм намирал съвършено къси (100—200 μ) отделени от основ-



Фиг. 15

B. caudata. Регенерация на вегетационния връх след отделянето на проксималната част на стolона.

ния стolon дистални негови части, сгъшени в основата на регенерат, който е изстранал с хиляди микрони и е развил разклонения и зоиди. Такива случаи ми дават основание да заключа, че въпреки обречеността на загиване, отделените от основния стolon негови дистални части имат относително дълготрайно съществуване.

Проксималният край на откъснатата част на стolона — подобно на дисталния край на основния стolon — се затваря чрез диафрагма. В отличие от последния обаче проксималният край на откъснатата част не нараства и не развива регенерат, колкото и да е самата тя голяма и даже снабдена със зоиди, които биха ѝ гарантирали нейното понататъшно развитие. От тук може да се изведе заключението, че откъснатите дистални части от столоните са поляризирани.

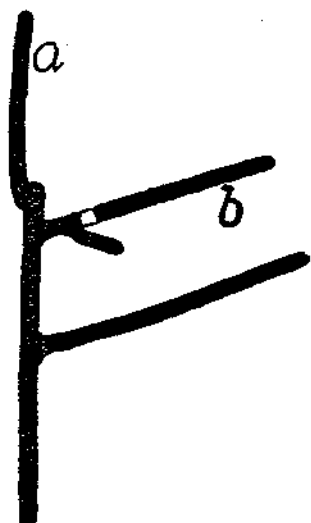
Успях да проследя поляритета на всички разклонения на един цял кормус, чийто диаметър беше над 15 см. Указа се, че всички разклонения на стolона са поляризирани. Изключение правеше централната част на главната ос, която бе изолирана (дълга 1865 μ) и носеше регенерати на двата си полюса. Този факт показва, че средата на главната ос или с други думи точката, която съответствува на анцеструлата, представлява център на поляризацията в лъчистия или по-право двойноосиметричния кормус на бoвербанкията.

Изчезналият по един или друг начин вегетационен връх на основния стolon не може да бъде функционално заместен от някое разклонение на последния, развило се преди прекъсването или смъртта на вегетационния връх, колкото и близо до мястото на прекъсването да изхожда това разклонение. Появата на регенерат е неизбежна в случаи на прекъсване или на загиване на вегетационния връх. За илюстрация на казаното ще приведа два подробно проучени примера от препаратите ми: 1) един значителен дял от дисталния край на даден стolon се е отделил от неговата основна част и в момента на наблюдението е дълъг около 8.500 μ ; този дял носи 10 напълно развити зоиди и още толкоз млади пъпки. На около 200 μ от мястото на прекъсването излизат от основния стolon и почти един срещу друг две негови разклонения, които имат следните белези: а) дължина 8.500 μ , 4 разклонения и общо 14 развити зоиди; б) дължина 4.700 μ , без разклонения, но с 7 зоиди. На дисталния край на основния стolon се е развил регенерат, който има дължина 840 μ , но не бе развил още никакви зоиди или зоидни пъпки. От състоянието на стolона и всички негови разклонения в този случай може да се изведе следното заключение: прекъсването на основния стolon е станало на значително разстояние от вегетационния му връх; така се е отделила една значителна негова част, която е носила вече напълно развити зоиди. Проксимално от мястото на прекъсването и на разстояние само около 200 μ е имало две разклонения — добре развити и носещи зоиди; въпреки това функцията на основния стolon или по-точно на неговия вегетационен връх не се бе прехвърлила върху някой от тези клонове, а се бе развил един нормален регенерат, който е продължил да расте в посоката на основния стolon и е поел неговите функции. 2) Дисталният край на основния стolon се е прекъснал едва на 50 μ от едно

нормално разклонение (текст, фиг. 16, *b*); въпреки това развил се е регенерат (*a*), който е заместил вегетационния връх на основния стolon.

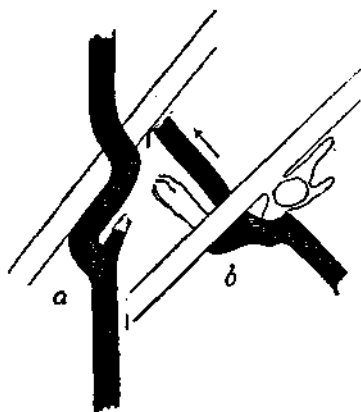
Веднага след появата си регенератът замества напълно вегетационния връх на основния стolon и реагира автотропично така, както би реагирал последният. В това отношение твърде поучителни са случаите, представени на текст, фиг. 17: *a*) още в началото, веднага след появата си, регенератът е срещнал на пътя си препятствие, от което се е отклонил; скоро обаче е реагирал автотропично и е продължил да расте в първоначалната си посока; *b*) умирането на дисталния край на столоната е станало в точката на автотропичната извивка; поради това регенератът още от основата си е поел посоката на основния стolon.

Накрая ще засегнем по-специално въпроса за посоката на регенерата. Не всякога регенератът заема точната посока на основния стolon: в някои, макар и редки случаи, той не достига посоката на последния. В такива случаи обаче настъпва обикновено корекция на посоката на регенерата: последният бавно се извива към оста на основния стolon, докато заеме неговата посока. Като пример в това отношение може да ни послужи случаят, изобразен на фиг. 3, табл. IV (същият изобразен и на текст, фиг. 15 *e*); след трикратна регенерация на вегетационния връх последният регенерат е израстнал на дължина около 800 μ , след което дисталната му част се е отделила. След всичко това израстнал е нов, четвърти регенерат; при появата си този



Фиг. 16

B. caudata. Регенерация на вегетационния връх (подробности в текста).



Фиг. 17

B. caudata. Регенерация на вегетационния връх (подробности в текста).



Фиг. 18

B. caudata. Регенератът сключва остър ъгъл с основния стolon.

регенерат е сключвал с основния стolon ъгъл около 35° , но постепенно се е извил, докато е заел почти напълно посоката на последния. Друг подобен пример е представен на фиг. 1, табл. II: вегетационният връх е загинал; на ляво се е развил регенерат, който е извит дъговидно и постепенно е заел посоката на основния стolon.

Наблюдавах един случай, при който регенератът бе „задминал“ оста на основния стolon; след като расъл в тази несъответстваща посока около 500 μ обаче, настъпила е корекция на посоката и той е заел посоката на основния стolon.

В много редки случаи регенератът сключва с основния стolon един остър ъгъл и продължава да расте в тази посока без да настъпва корекция на посоката му и даже реагира автотропично напълно нормално. Такъв един случай е представен на текст. фиг. 18.

С дадените примери и характеристики не се изчерпва многообразието, в което е представено отношението на посоките на основния стolon и регенерата. По-подробното изследване на явленията от тази област може би би разкрило и тук още някои закономерности, освен изложените такива.

2. *VICTORELLA PAVIDA* S. KENT

А. РАЗВИТИЕ И НАПРАВА НА КОРМУСА

S. Kent, който пръв откри и описа този вид, създаде за него отделно семейство, *Victorellidae*, което е отнесено в последната обобщаваща работа върху бризоите (K. Cori, 1942) към отдела *Stolonifera* от разряда *Stenostomida*. Cori изтъкна следните по-

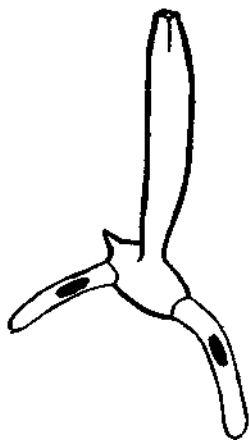
важни айдономични белези за вида:

„Die Zoarien setzen sich zusammen aus einem auf der Unterlage kriechenden und verzweigten Stolo, an dem aufrechtstehende Zoide knospen. Diese können seitlich am Körper durch Knospung Tochter- und Enkelzoide erzeugen, aber auch Stolonen-Schläuche hervorsprossen lassen.“

Трябва да отбележим, че този вид не притежава стolon напълно идентичен със столоната на бовербанкията. Това, което при викторелата бива наричано „стolon“, представлява в същност една редица зоиди. Стolon в пълния смисъл на думата, като „кенозоид“, т. е. като специализиран и видоизменен зоид, който развива нови зоиди чрез пъпкуване, тук все пак има, но той е редуциран твърде силно и представлява предния, нарастващия край на редицата зоиди. Паралелно с нарастването си той отчленява проксимално все нови и нови сегменти, които се превръщат в зоиди. Така именно редицата зоиди расте.

Трябва да изтъкнем тук твърде съществения факт, че столонът и при този вид, както и при бовербанкията, нараства праволинейно; това негово свойство се манифестира особено ясно при кормусите, развили се върху идеално гладката повърхност на стъклото: зоидните редици в такъв случай са обикновено свършено прави.

Зоидите на викторелата имат ясно изразена двустранна симетрия. Последната намира израз между другото и при пъпкуването: пъпките се появяват върху основата на цистида в определен порядък — по три от ляво и от дясно. В природата рядко се идва до развитието на всичките пъпки на зоида: обикновено се развиват само две от тях — предните. Те се доразвиват в столони, които по описания начин дават началото на нови редици зоиди. Естествено и новите столони, както и техните по-нататъшни разклонения, притежават в еднаква степен свойството да нарастват праволинейно. През късно лято и през есента се развиват нерядко и повече от две пъпки



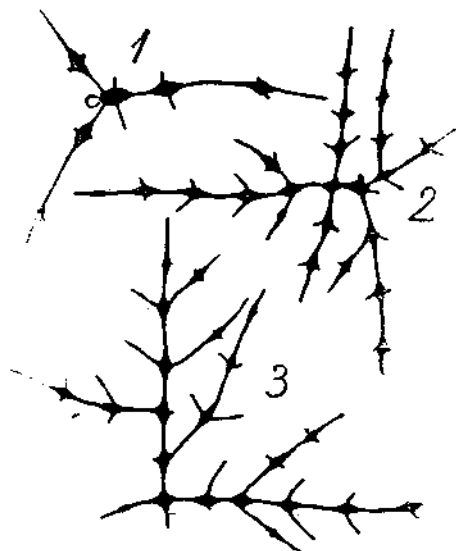
Фиг. 19

V. pavidā. Анцеструла с две млади столоннални пъпки.

върху зоидите, като се превръщат те по-нататък в хибернакули.

Тъй като всеки даден клон на кормуса развива симетрично на ляво и дясно нови равклонения, то заради това самият той добива двустранна симетрия.

Симетричността на кормуса, взет в неговата цялост, зависи до голяма степен от първите стъпки на неговото развитие. Този въпрос ние ще разгледаме въз основа на няколко подбрани примера от развитието на млади кормуси. На фиг. 19 е представена анцеструла с две нейни пъпки, намиращи се в един и същ стадий на развитие: едната е терминалната, а втората — задната дясна. Останалите пъпки са закърняли. На текст

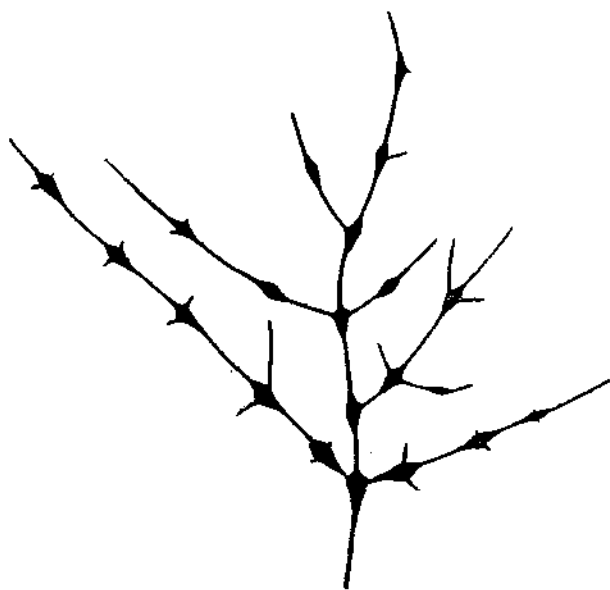


Фиг. 20

V. pavidā. Три млади кормуса. Подробности в текста.

фиг. 20. 1 е представен млад кормус, състоящ се от три къси клона: анцеструлата тук е образувала 5 пъпки: 4 латерални и апикалната, от които само двете задни латерални и апикалната са се доразвили, докато останалите две са закърняли. На фиг. 20 2 е представен друг млад кормус, при който от анцеструлата изхождат пак само три клона, но в различен порядък от онзи на предходния случай: развити са задната дясна и средната лява латерални пъпки, както и апикалната пъпка. И, накрай, на текст: фиг. 20 3 е представен още един млад кормус, при който от анцеструлата изхождат също така три клона, и то под почти прав ъгъл; те са се развили от апикалната и средните латерални пъпки на анцеструлата.

От всичко казано за кормуса на викторелата и неговото развитие можем да изведем следното заключение: анцеструлата на викторелата притежава перспективната потенция да развие един радиално-симетричен многоклонест (7 клона) кормус. До реализирането на нейните потенции обаче не се идва: обикновено се развиват само някои от нейните пъпки — ту две, ту три и пр., но без определен порядък. Чрез това още в началото радиалната симетрия на кормуса бива нарушена в по-голяма или по-малка степен. Впоследствие симетричността постепенно се загубва все повече и повече вследствие закърняване на известни разклонения и вземане надмощие от страна на други такива. Все пак, колкото и да се маскира и загубва симетрията, от-



Фиг. 21

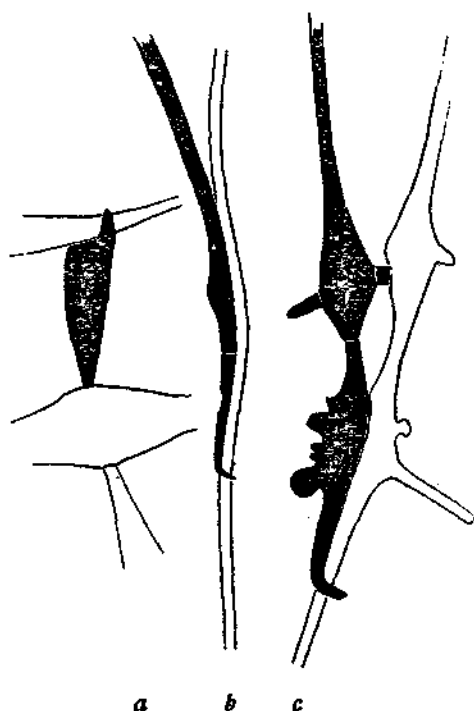
V. patida. Клон от един развит кормус. Подгубности в текста.

делните клонове, взети сами за себе си, остават до известна степен симетрично развити, тъй като всеки „столон“ взет отделно притежава способността да нараства праволинейно.

Макар и много рядко, срещат се „столони“, които не биха могли да бъдат наречени двустранно симетрични: те са повече или по-малко лъкатушно развити. Такъв един стolon е представен напр. на фиг. 21: при онези зоиди, при които започва извиване на редицата, е развит само по един клон. Противоположната страна на зоида не е развила изобщо никаква пъпка. В други случаи лъкатушенето на „столон“ съвпада с редуването на дълги и къси клонове от ляво и дясно. Очевидно, в горните и тем подобни случаи на лъкатушене на столон се касае не до някаква случайност, а по-скоро до едно явление, което стои в пълна корелация с появата на разклонения, респ. с темпа на техния растеж от лява и дясна страна: с други думи касае се до една строга закономерност.

Б. АВТОТРОПИЧНИ ПРОЯВИ

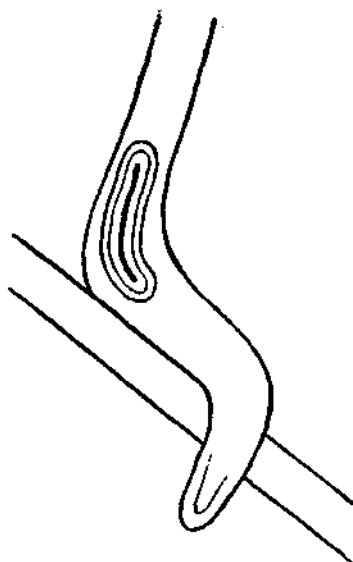
а) Възобновяване на изгубената посока на нарастване



Фиг. 22

V. pavida. Три случая на възобновяване посоката на нарастването. Подробности в текста.

Столонтът проявява автотропизъм още от момента на появяването си, т. е. от стадия на току-що появила се пъпка, запазвайки това свойство през цялия си живот. На текст. фиг. 22 а е представена една току-що появила се латерална пъпка, която ще даде зоид. На пътя си тя е срещнала препятствие и връхът ѝ се е изкривил чувствително, но скоро е настъпила автотропична реакция: връхът е заел определената посока на нарастване. В случая се касае като че ли не до спазване посоката на нарастването, а по-скоро до спазване формата на младия зоид. На текст. фиг. 22 в и с са представени два случая на автотропична реакция на вегетационния връх на растящи столони; последните са се извили постепенно, отклонявайки



Фиг. 23

V. pavida. Вегетационен връх на столон в момент на автотропично извиване. Елиптическото тяло във вътрешността е зоната пъпка.

нарастване; зачатъкът на зоида, включен в столона, е преминал препятствието. На текст. фиг. 23 е представен детайлно един случай, при който зачатъкът на зоида лежи в самата принудена извивка и поради това самият той е извит.

Коляното на столона, образувано между принудената и автотропичната извивка, не достига при викторелата такава дължина, както констатирахме при бовербанкията (гл. стр. 9); тази дължина не надскача тук 50—50.μ. Очевидно автотропичното „напрежение“ при този вид много скоро надделява тигмотропизма.

6) Регенерация на нарастващия връх

При повреда на столонния вегетационен връх се наблюдават явления, отчасти различни от онези, които описавме за бовербанкията. Така напр., при повреда на столона, който — както видяхме — е значително къс, целият трън загива до диафрагмата, която го отделя от майчиния зоид. На негово място израства от диафрагмата нов столон, който расте в посока на загиналия такъв, а понякога даже и в него-

¹⁾ Черното яйцевидно телце, разположено вътре в столона, между двете му извивки — принудената и автотропичната.

се по такъв начин около 25 — 30° от първоначалната посока, след което е настъпила и в двата случая резко изразена автотропична хиперреакция.

На фиг. 3, табл. V е представен един зоид със зачатъци на предни латерални пъпки и развита апикална пъпка, представляваща от себе си същинския столон. Последният е срещнал на пътя си препятствие (един зоид от викторела), което го е отклонило от посоката на нарастване. Много скоро обаче е настъпила автотропична реакция и възвръщане на посоката на нарастването. Зачатъкът на новия зоид в този случай се намира отсам препятствието¹⁾. На фиг. 4, табл. V е представен случай, подобен на предходния, но в малко по-напреднал стадий: след автотропичното извиване на столона, което носи печата на автотропична хиперреакция, е настъпила известна малка корекционна извивка, благодарение на която столонът си е възвърнал напълно първоначалната посока на

вия лумен (текст, фиг. 24). Тук следователно не са на лице явления, в които ние бихме могли да съзрем напълно ясно проявата на автотропизъм, от който този вид бриозоя далеч не е лишен.



Фиг. 24

V. pavida. Регенерация на столова.

II. KAMPTOZOA (BRYOZOA ENDOPROCTA)

ARTHROPODARIA KOVALEVSKII NASONOV

А. РАЗВИТИЕ И НАПРАВА НА КОРМУСА

Първият индивид, получен от ларвата, развива къс столон на една страна от основата си, а подир това развива втор такъв в противоположната страна. Това са в същност двете половини на примерния столон.

На фиг. 25, *a* е представен първият индивид, получен от ларвата, със зачатък на първата половина на столона, във вид на коничен придатък към основата на неговото стълбче. На фиг. 25, *b* е представен малко по напреднал стадий с ясно развита първа половина на примерния столон и зачатък на втората такава. На текст. фиг. 25, *c* е представен още по напреднал стадий с напълно развит примерен столон; дясната (първата)

половина е значително по напреднала в развитието си от лявата (втората) такава.

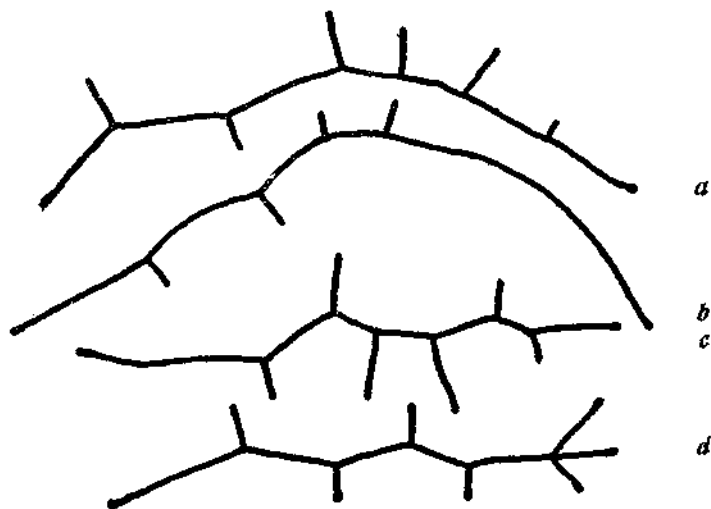
Първоначално двете половини на примерния столон нарастват праволинейно и противоположно, като се получава по такъв начин един обикновено прав столон. В повечето случаи след развитието на първите два-три индивида, а понякога и по-рано, праволиней-



Фиг. 25

A. kovailevskii. Развитие на примерния столон.
Подробности в текста.

ността на столона се загубва: столонът се изкривява или по право се начупва на едно или няколко места, и то винаги при мускулни сегменти. Гова начупване на столона стои във връзка с появата на разклонения: в пунктовете на пречупването се появява по едно разклонение, и то винаги от към „външната“ страна, т. е. от към страната на по-големия ъгъл, разделяйки този последния на две равни или почти равни половици. Не винаги появата на разклонения на столона е свързана с неговото начупване, такива могат да се развият и върху мускулни сегменти, при които столонът не е пречупен — обаче никога разклоненията не се развиват от към страната на по-малкия ъгъл (т. е. от вътрешната страна) (текст, фиг. 26).



Фиг. 26

A. kovalenskii. Полусхема на столоните на четири отделни кормуса.

Разклоненията на примерния столон се появяват обикновено по-редно ту от ляво, ту от дясно и в такъв случай последният често пъти се явява зигзагообразно начупен, макар да е общо взето източен в дадена посока (текст, фиг. 26 *c, d*). В твърде редки случаи повечето или даже всички разклонения на примерния столон са разположени на едната му страна; в такива случаи последният е извит, дъгообразно, и то така, че разклоненията му са разположени от към изпъкналата страна (текст, фиг. 26, *a, b*). Същата зависимост, каквато констатираме между примерния столон и неговите разклонения, съществува и между всяко разклонение на столона и неговите собствени разклонения.

Горните примери и факти показват, че съществува известна корелация между появата на разклонения и общата форма на столона.

Макар и да е пречупен на едно или няколко места, примерният столон расте биполарно. И тъй като централните разклонения на примерния столон като най-стари са и най-дълги, то заради това кормусът в своята цялост придобива елиптически очертания.



Фиг. 27

A. Kovalevskii. Вегетационен връх на столон, гледан в профил.

При по нататъшното разрастване на кормуса се появяват разклонения II разред, III разред и т. н. Подобно на бовербанкията, разклоненията са наклонени към върха на съответния основен столон.

Както при описаните по-горе два бриозои, така и при артроподарията паралелно с нарастването на кормуса се загубва неговата симетрия, вследствие разрастването на едни от неговите разклонения и закръняването на други такива. Все пак и тук един основен архитектурен белег остава траен завинаги — това е стремежът на столониялните разклонения да нарастват праволинейно.

Както примерният столон, така и всички негови разклонения са плътно долепени до субстрата. Изключение прави вегетационният връх, който е винаги надигнат над субстрата, както е показано на текст. фиг. 27. Това качество на вегетационния връх стои във връзка с неговото развитие, а именно: вегетационният връх развива чрез пъпкуване нови индивиди; в един и същ момент той може да носи 1 — 8 пъпки, различни по възраст. Последните са разположени една зад друга и винаги в онази зона на нарастващия край на столона, която именно е надигната над субстрата. Чрез интеркаларно нарастване на тази част от столонъ се постига дефинитивната дистанция между индивидите. Ако тази зона би била прирасла към субстрата, то интеркаларното ѝ нарастване би било невъзможно. Описаният белег на вегетационния връх на столоната — именно надигнатостта му над субстрата — е твърде характерно за този вид и има много важни последици за автотропичната реакция на столоната изобщо.

Б. АВТОТРОПИЧНИ ПРОЯВИ

а) ВЪзобновяване на отнетата посока на нарастване

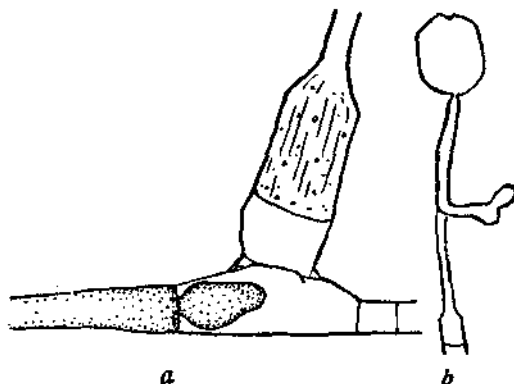
Случаите на автотропично възобновяване на посоката се наблюдават при артроподарията много по-редко, отколкото при двата вида бриозои, които разгледахме по-горе, а освен това те не са тук така ясно изразени, както при последните. Щом растящият столон достигне някое препятствие, то той обикновено преминава това последното без да даде каквото и да е отклонение. Причината за това лесно може да се схване: растящият връх — както видяхме — е малко надигнат над субстрата. Ето защо, достигайки препятствието, столонът един вид го „възсяда“, без да се отклони от посоката си. Само в редки случаи нарастващият столон, срещайки препятствие, се отклонява от посоката си, след което реагира автотропично и възобновява

последната. Един подобен пример е представен на фиг. 1, табл. VI: вегетационният връх на един столон се е вплел в разклоненията на един мускулен сегмент на столон от същия вид животно. Минавайки под стълбчето на един хибернакулум, той се е извил на ляво. Скоро обаче, след като е отминал препятствието, той се е изкривил отново, но този път автотропно и на дясно, като е продължил — долепвайки се до субстрата — да расте в първоначалната си посока. В случая се е указала от особено значение сложната мрежа от препятствия — мускулният сегмент със своите разклонения: вегетационният връх не е могъл да ги „възседне“, а се е вплел в тях, при което се е отклонил от посоката си. Впоследствие обаче той си е възобновил посоката напълно самостоятелно (автотропно).

6) Регенерация на нарастващия връх

При прекъсване на столона се развива регенерат върху най-близката до мястото на прекъсването диафрагма. Регенератът се развива

в лумена на умярялата част и расте по-нататък в посоката на самия столон (текст. фиг. 28 а).



Фиг. 28

А. Kovalevskii. Регенерация. Подробности в текста.

Когато стълбчето на един индивид се отдели от столона, то развива нов столон; регенератът още отначалото има посока перпендикулярна на стълбчето на индивида — т. е. такава посока, която му съответствува архитектурно (текст. фиг. 28 б). Това положение на регене-

рата трябва да бъде схванато като израз на автотропичните свойства на столона.

От работата на Насонов върху регенерацията при този вид могат да се направят някои интересни изводи досежно автотропизма. Така, на фиг. 23—25 авторът представя регенерационните процеси на един отделен от стълбчето сегмент; странично върху сегмента се появява пъпка, която израства в столон; впоследствие регенератът се прегъва така, че едното му коляно образува заедно със сегмента стълбчето на индивида, а другото му коляно расте под прав ъгъл и дава дефинитивния столон на новия кормус. Авторът нарича това своеобразно развитие на регенерата *регулация* (стр. 25). От наша гледна точка ние можем да съзрем в тази регулация прояви на автотропизъм, и то такъв, какъвто е охарактеризиран от Любименко — именно като способност за спазване на предначертаната в организацията първоначална форма (гл. увода на тази статия).

III. HYDROZOA

1. *CORDYLOPHORA LACUSTRIS* ALL

А. НАПРАВА НА КОРМУСА

Кормусът е симподиално разклонен със силно развита в основата на симподиите хидрориза, от която излизат по няколко столонални разклонения. По столоните чрез пълкуване израстват нови симподии, в чиято основа се развиват типични хидроризи. Както хидроризите, така и столоните се стелят плътно прилепени към субстрага — в нашия случай върху стъклената плочка.

При развитие на хидроризите взема дейно участие анастомозата на нейните разклонения, чрез което се получава една много гъста мрежа в основата на симподиите. Анастомозата не е избегната и при случайно кръстосващи се столонални разклонения, далеч от симподиите. Последното явление се наблюдава особено често в материалите от Мандренското езеро, дето това животно се развива твърде буйно¹⁾.

Б. АВТОТРОПИЧНИ ПРОЯВИ

Анастомозата пречи твърде силно на проявите на автотропичните свойства на столона: вместо да „прескочи“ даден столон препятствие, вегетационният връх сраства с него. От друга страна тигмотропизмът при този вид е много по-силно развит, отколкото при изследваните бриозои. Той се изразява тук в много случаи в неотлъчно следване на препятствието, което столоните срещат на пътя си, даже и тогава, когато това последното е силно лъкатушно.

В материалите от канала, свързващ Гебедженското със Сталинското езеро, дето тази хидрозоа се развива по-слабо, отколкото в Мандренското езеро, можах да наблюдавам много ясни картини на автотропична регулация на посоката на нарастване. Ролята на препятствия в случая играят пак столони на същото животно; другите животни и водораслите, които обрастват опитните ми стъкла, са твърде незначителни, за да причинят при столоните на този вид отклонение от неговата посока на нарастване.

При достигане на препятствието столонът се отклонява на незначително разстояние, прескача препятствието и продължава да нараства в първоначалната си посока. На фиг. 2 и 4, табл. VI са представени два такива примера. В някои случаи тук се наблюдава и корекционна извивка на столона, като последствие на автотропична хиперреакция (фиг. 4, табл. VI).

2. *CAMPANULINA PONTICA* VALKANOV

А. НАПРАВА НА КОРМУСА

Този вид хидрозоа, открит и описан от мен преди 15 години (Вълканов, 1935), има столонален кормус. Столонът представлява една цилиндрична нишка, дебела около 40 μ , растяща плътно прилепе-

¹⁾ Особено буйно се развива то по дървените устони на Скефския мост на Мандренското езеро, от където са повечето ми препарати.

на до субстрата. Той има свойството да расте праволинейно. Когато субстратът е гъсто обрасъл с епизойна фауна (*Cordylophora*, *Victorella* и др.), тогава някои от разклоненията на столона се отделят от него и растат свободновисящи във водата (ср. казаното за столоните на бовербанкията). Гастрозоните и бластостилите излизат от прираслите към субстрата столони винаги така, че са разположени перпендикулярно към самия субстрат.

Б. АВТОТРОПИЧНИ ПРОЯВИ

При безпрепятствен растеж, столоният расте праволинейно; ако обаче вегетационният връх на столона среща препятствие — напр. някой друг столон от същия вид животно или пък столон от кордилофора и пр. — то тогава той се отклонява от посоката си и скоро реагира автотропично, като възобновява по такъв начин първоначалната си посока. Един такъв случай е представен на фиг. 4, табл. IV. В препаратите ми има множество случаи на автотропизъм при столона на тази хидрозоя, и то значително по-ясни и типични, отколкото представената такава на горната фигура. В някои случаи се наблюдава и корекционна извивка на столона, подобна на тази при столоните на бовербанкията и викторелата, представени на фиг. 4, табл. II и фиг. 4 табл. V.

3. *CAMPANULARIA* SP.

А. НАПРАВА НА КОРМУСА

От този вид хидрозоя изследвах материал, събран направо от природата и развит върху листата на *Zostera marina*, която расте обилно в канала, свързващ Сталинското езеро с морето. Кормусът е столониалек тип. Столоните имат много рязко изразен тигмотропизъм, който намира израз и в това, че щом те достигнат при растежа си ръба на листа, продължават да растат обикновено неотлъчно от него. Обяснението на това явление трябва да се търси в особенния характер на капилярните феномени в зоната на кривите повърхнини (ръбове и върхове) на потопените във водата предмети (гл. V. В г е н, стр. 3), благодарение на което напр. някои водни бълхи са покрити с епибионти само по ръбовете на своите черупки.

Столоният развива не много разклонения и последните излизат от него почти под прав ъгъл. При тяхното развитие, както и при развитието на хидрантните симподии, не може да се установи никаква закономерност. Хидрокаулите са малки, носят по 1—3 хидранта. Терминално някои от тях развиват разклонения, които се превръщат в пропагули. Последните се прикрепват с дисталния си край към случайно достигнат предмет (обикновено пак лист на *Zostera*), прорастват понататък и, след като се откъснат от майчиния кормус, развиват нов кормус (вегетативно размножение).

Б. АВТОТРОПИЧНИ ПРОЯВИ

Подобно на столоните на разгледаните по-горе две хидрозои, столонът на този вид притежава способността да възобновява посоката на нарастването, ако последната бъде нарушена от някое механическо препятствие. Трябва да отбележим обаче, че случаите на автотропично възобновяване на отнетата посока на нарастване при този вид не са много често явление, тъй като тигмотропизмът и при него е много силно развит и затова много често столоните следват случайно срещнатото препятствие по цялата му дължина. На текст. фиг. 29 е представен един случай, при който столонът се е отклонил от друг столон на същото животно, достигнат от вегетационния връх под остър ъгъл, скоро след което е настъпила автотропична реакция и възобновяване на посоката.



Фиг. 29

Campanularia sp. Възобновяване на посоката на нарастване.

Забележка. При разглеждане растена на столон на *Obelia dichotoma* Billard изтъква следните три случая, осъществени при среща на столон с друг такъв:

1) столонът се изкривява и расте понататък успоредно с първия, 2) двата столона срастват и 3) столонът прескача препятствието, без да се отклони и без да сраствне с него. Неговата фиг. 5 (стр. 18), дадена за илюстрация на третия случай, показва значителна прилика с нашите фигури, представящи автотропичното възобновяване на отнетата посока.

II Автотропизъм и геотропизъм

и

Автотропизъм и фототропизъм

При възобновяване на първоначалната посока на нарастване не играе никаква роля нито земното притегляне, нито пък посоката, под която пада светлината. Това се доказва от следните факти, установени при бовербанкията: при повече от 800 случая на автотропично възобновяване на посоката на нарастването, които имах под очи, столоните бяха ориентирани във всички възможни посоки върху плоскостта на предметните стъкла, която е била през цялото време във вертикално положение. Това се вижда на дадената тук таблица: в първия вертикален ред на таблицата са дадени цифрите на часовниковия циферблат при условие, че числата 6 и 12 образуват вертикал-

на линия, а числата 3 и 9 — хоризонтална линия. Във втория вертикален ред е даден броят на столоните, които имат посоката на съответния сектор от циферблата. От тези данни, почерпени от 2 препарата, може да се изведе заключението, че липсва каквато и да е ориентация на автотропично извитите столони към земното притегляне, както и към посоката на осветлението.

I	II	III
1	2	4
2	6	4
3	1	2
4	5	9
5	2	3
6	1	5

I	II	III
7	3	6
8	7	5
9	3	6
10	3	7
11	6	5
12	3	2

Тождествено заключение трябва да бъде направено и по отношение регенерацията на вегетационния връх при бовербанкията. В третата колона на таблицата са дадени посоките на столоните, които са регенерирали своя вегетационен връх. Данните показват именно, че и този процес е независим от посоката на земното притегляне, както и от посоката на осветлението.

Аналогични резултати получих и по отношение останалите, изследвани от мен, сесилни животни — викторелата, артроподарията, както и трите хидрозои.

Прочее, всички гореприведени факти и разсъждения показват по най-убедителен начин, че автотропичната реакция при животните е напълно независима от земното притегляне и посоката на осветлението.

III Автотропизъм и тигмотропизъм

Тигмотропизмът е едно от основните свойства на изучените тук животни. Това свойство притежават преди всичко столоните: то се изразява в нарастването на последните в неотлъчен допир със субстрата. Тигмотропизъм притежават обаче и самите зоэции (бриозоните), респ. стълбчета (камптозоите) и хидранти (хидрозоите), само че тук той се изразява в перпендикулярната ориентация на индивида към субстрата („стереотропизъм“ в смисъла, който придава на този термин J. Loeb, стр. 229), независимо от това каква ориентация има: самият субстрат¹⁾.

¹⁾ Cori разглежда перпендикулярното разположение на зоидите към субстрата като израз на геотропизъм и то — естествено — отрицателен геотропизъм: „Durch thigmotaktische Reize von Seiten des Substrates kann in bestimmten Gattungen und Arten der Stolo an dieses gebunden sein und auf ihm durch Spitzenswachstum weiterkriechen. Die dann aus den Stolonen-Knospen hervorgehenden

Тигмотропизмът на столона се изразява между другото и в това, че щом вегетационният връх се допре до някакво препятствие — напр. друг стolon — то той много често се извива и расте плът-но долепен до него и дотогава, докато породеното чрез отклоне-нието автотропично напрежение породи автотропична извивка. Така напр. при бовербанкията в 31% от случаите на кръстосване на сто-лоните се наблюдава отклонение от посоката на нарастването, по-следвано от автотропична реакция, докато в останалите 69% веге-тационният връх прескача безпрепятствено достигнатия стolon. При кордилофората процентът на отклонението е значително по-голям; при ней, както видяхме, стolonът много често следва неотклонно пре-пятствието даже и в случаи, когато това последното е силно лъка-тушно. Какво предлага на вегетационния връх едно такова „препят-ствие“, чрез което то го поддържа привързан към себе си, т. е. дава му ново направление за растеж? Отговорът може да бъде само един: увеличена допирна площ.

Случаи, като изображения на текст. фиг. 9а, дават повод да се предполага, че автотропичната извивка не представлява в същност нищо друго, освен резултат на тигмотропизма, породен от контакта на вегетационния връх с един предмет, разположен странично. Би могло да се проведе известна аналогия в случая с мустачките на растенията и да се предположи, именно, че този страничен предмет „дразни“ вегетационния връх, вследствие на което той се извива към източника на „дразненето“. Такова едно предположение съвсем не държи сметка за обстоятелството обаче, че вегетационният връх е дразнен не само „отстрани“, но и „отдоле“. Но даже и да прене-брегнем това обстоятелство, то трябва да признаем, че горното пред-положение е несъвместимо с редица факти, като напр. възобновява-нето в болшинството случаи на *точната посока* на нарастването; ако действително тигмотропизмът е причина за извиването на вегета-ционния връх и превъзможването на препятствието, то тогава във всички случаи би се следвало вегетационният връх да приема след преминаването на препятствието една и съща посока (най-близко до ума — перпендикулярна на препятствието). Фактите обаче не по-твърждават това предположение: възобновява се първоначалната по-сока (в редки случаи близка до нея!), и то без оглед на това колко голям е бил ъгълът на отклонението.

Още по-трудно би могла да бъде обяснена от гледището на горното предположение корекционната извивка, която без съмнение представлява неразривна част от „стремежа“ на столона да отстрани нарушението, т. е. да възобнови посоката на нарастването. Тази из-

Autozoidе wachsen unter dem Einfluss des negativen Geotropismus in den Was-serraum hinein“ (p. 357). Такова едно заключение би било основателно само в слу-чай, че збидите биха били разположени отвесно при каквато и да е ориентация на субстрата, върху който са развити. В същност те са разположени винаги пер-пендикулярно към субстрата, независимо от неговата ориентация. Тухливие ра-бота по-скоро с отрицателен тигмотропизъм, тъй като контактът със субстрата е повлиял върху конституцията на столона, в резултат на което пъпките се появя-ват в определен порядък и се развиват с определена ориентация.

вивка се извършва изобщо без да идва вегетационният връх в контакт с какъвто и да е страничен предмет.

Прочее, следва да приемем, че автотропичното извиване на вегетационния връх е напълно независимо от тигмотропизма, или с други думи, че автотропичната реакция е напълно независима от тигмотропичната такава. Нещо повече: отделянето на вегетационния връх от улея, образуван от препятствието и основата (стъклото), и преминването му върху равната повърхност на стъклото показва, че автотропизмът се явява до известна степен антагонист на тигмотропизма и като такъв той се проявява и надделява в един момент, когато и двата тези тропизма действуват съвместно.

В подкрепа на нашето заключение за независимостта на автотропичната от тигмотропичната реакция говорят особено красноречиво случаите, при които вегетационният връх се отклонява от разположени вертикално към субстрата (стъклената плочка) цилиндрични тела (фиг. 3 и 4); в такава случаи вегетационният връх се отделя от срещнатото тяло веднага, щом като достигне първоначалната посока. Ако не друго, а тъкмо тигмотропизмът дирижира вегетационния връх в такива случаи, то той не би се отделял от цилиндричното тяло, а би се увивал около него подобно на мустачките на растенията.

Колкото се отнася до регенерацията на вегетационния връх при бовербанкията, то в този случай не може да се открие даже и следа от тигмотропизъм: регенератът заема посоката на основния стволон, като замества изчезналия (умрелия) или отделения вегетационен връх единствено под влиянието на автотропизма.

IV. Автотропизъм и хемотропизъм

Хемотропизмът е напълно изключен като фактор, който направлява растежа на столона в описаните от нас феномени. С помощта на хемотропизъм напр. не би могло да бъде обяснено извиването на регенерата при бовербанкията в посоката на основния стволон. Също така невъзможно е да бъде обяснено автотропичното възобновяване на посоката на нарастването с помощта на допускането на някакви външни химични влияния. Вегетационният връх, който, както видяхме, реагира най-чувствително в случая, изглежда, че не излъчва никаква субстанция, която би могла да дирижира нарастването на други столони, нито пък възприема някакви дразнения от други столони, респ. от други вегетационни върхове. Доказателства в това отношение могат да се приведат много; като най-убедително такова можем да приведем случая, представен на фиг. 4, табл. I (гл. десния ръб на снимката), при който два вегетационни върха са почти допрени, без да са си повлияли един на друг. „Влиянието“ ще дойде едва тогава, когато те се допрат и отклонят взаимно (подобно на случая, представен на текст. фиг. 10), след което ще настъпи автотропичната реакция, в резултат на което ще бъде възобновена прежната посока.

V. Произход на автотропизма при животните

Автотропизмът е достояние само на сесилните кормусни животни. И тъй като седящият начин на живот е вторично явление при животните — т. е. седящите животни са произлезли от свободнопослужителните — то следва да приемем, че и автотропизмът е твърде късно тяхно придобитие.

Преминаването на животните към седящ начин на живот, осъществено при представители на различни типове на животинския свят, е дало своеобразен печат на тяхната организация. Тук ние ще посочим най-съществените моменти в това отношение: 1) двустранната симетрия е била заменена с по-слабо или по-силно изразена радиална симетрия; 2) болшинството прикрепени животни са придобили ново свойство — да се развиват и размножават по вегетативен начин, чрез пъпкуване, при което отделните индивиди обикновено остават свързани един с друг във вид на кормуси (*Hydrozoa*, *Anthozoa*, *Kamptozoa*, *Bryozoa*, *Pterobranchia* и *Tunicata*).

Развитието на кормусите има твърде разнообразен облик. В едни случаи напр. от прикрепителния диск на първия индивид се развиват „издънки“, които растат прикрепени към субстрата и имат свойството да се разклоняват и да развиват чрез пъпкуване нови индивиди. Тези „издънки“ са *столоните* на кормуса. Столоните притежават неограничен растеж — едно тяхно свойство, което се явява необходима предпоставка за автотропичните им прояви.

За сега автотропизмът е известен при представители на три класа, стоящи далеч един от друг в системата на животните, а именно: *Hydrozoa*, *Kamptozoa* и *Bryozoa*. Като знаем неговата феноменология и мотива на неговото появяване, ние можем с увереност да твърдим, че той ще бъде установен и при други класове животни, които са излъчили сесилни кормуси представители със столонилно развитие, а именно: *Pterobranchia* (*Rhabdopleura*) и *Tunicata* (напр. *Clavelina*, *Porophora* и др.).

VI. Сравнение на автотропичните прояви на животните и растенията и заключение

Съществува поразителна прилика в проявлението на автотропичната реакция при животните и растенията и по-специално при онези растения, при които тази реакция протича без намесата на други тропизми — това са ниспите гъби. В доледаденото сравнение между животните и растенията ще се позова по отношение на първите на констатациите, направени над бовербанкната, която е най-добре проучена и при която собствено автотропизмът има най-разнолики прояви. По отношение на растенията пък ще взема за основа данните от работата на проф. Арnaudов върху зоофагуса, като се позова и на някои свои наблюдения върху същата фикомицета, направени

върху един траен микроскопски препарат, в който хифите са запазили напълно своето положение и форма¹⁾. По този препарат са направени и микроснимките, дадени на таблица I и VII.

1) И в двата случая растящите тела — столоните, респ. хифите — притежават свойството да растат праволинейно. Това тяхно свойство е от първостепенно значение и служи за основа на автотропичните им прояви. Нещо повече: самото то може да бъде схванато като израз на автотропизъм.

2) И в двата случая посоката на нарастването бива възобновявана, ако известно механическо препятствие я наруши (ср. фиг. 2, табл. I с фиг. 1, табл. I и фиг. 4, табл. VII).

3) И в двата случая растящите тела могат да се отклоняват последователно няколко пъти от първоначалната посока на нарастване, без да загубят способността да реагират автотропично и без даже тази способност да намалее.

4) И в двата случая при умиране на вегетационния връх странично върху дисталния край на растящото тяло се развива регенерат, който се извива тутакси в посоката на последното и продължава да расте в нея (ср. текст, фиг. 11 и 12, както и фиг. 2, табл. II и фиг. 3 и 4, табл. III с фиг. 1 и 2 табл. VII). Самото извиване на регенерата, докато той вземе посоката на основния стolon, респ. хифа, протича без намесата на каквито и да е странични влияния.

5) И в двата случая регенерацията на вегетационния връх може да се повтори няколко пъти, без да бъде нахърнена ни най-малко както способността за регенерация, така и тази за възобновяване на посоката на основното тяло.

6) И в двата случая при регенерацията на вегетационния връх може да се развият двойни образувания, т. е. двойни регенерати; те вземат посоката на основното тяло — столоната (текст, фиг. 14), респ. хифата (фиг. 3, табл. VII).

По пункт 1—3 показват сходство със зоофагуса и останалите изследвани животни. По пункт 4 показват сходство със зоофагуса още и викторелата, както и артроподарията, но с тази несъществена разлика, че докато при зоофагуса, както и при бовербанкията, регенератът израства странично върху хифата, респ. столоната, и впоследствие се извива, за да заеме определената посока, то при двете поменати животни той израства в самата ос на повредения стolon. От друга страна по пункт 2 показват известно сходство с бовербанкията, както и със зоофагуса, още цяла серия гъби от класа *Ascomycetes* (по I. Hein).

Съществуващото сходство между сесилните животни и растенията, изразено в автотропизма с неговите многолики прояви, може да бъде

¹⁾ Препаратът бе направен твърде отдавна, и то по метод, подобен на този, по който получих препаратите от бовербанкията и който описах в началото на тази работа, а именно: оставих да плават върху повърхността на аквариум, в който се бе развила масово въпросната гъбичка, покривни стъкла. По долната им повърхност се полепиха чисто механически хифите на гъбичката.

схванато от морфологична гледна точка и предвид на късното появяване на този тропизъм при животните като конвергенция, и то от много висок порядък.

Сходството между животните и растенията във всички гореизброени случаи на автотропизъм обаче засяга не само външното проявление на последния, но се простира и по-дълбоко, до самата същност на автотропичната реакция, като се свежда и при едните, и при другите до спазването на „първоначалната форма“, „предначертана“ (Любименко) в архитектониката на организма, след като тя е била нарушена от дадени външни причини. Ето защо, ако от известна гледна точка това сходство би могло да бъде схванато като конвергенция, то от друга страна то трябва да бъде разглеждано като пълно тождество, а самият автотропизъм да бъде възведен в степен на явление, свойствено и на двата органически свята — растителния и животинския.

Ако бихме се опитали да анализираме различните прояви на автотропизма от онова гледище, което е легнало в основата на цитираната в началото на работата дефиниция на явлениято, то бихме констатирали, че някои от тях не биха могли да бъдат обхванати от нея. Това се отнася най-вече до автотропичните прояви при регенерацията на вегетационния връх както на бовербанкията, така и на зоофагуса: регенератът извършва автотропичните движения без предхождащо влияние на външни фактори, и то веднага след появяването си¹⁾.

Значително по-komplицирани от регенерационните явления при зоофагуса и бовербанкията са засегнатите по-горе явления на регенерация и регулация при артроподарията. Бихме ли могли да припишем на последните автотропичен характер? Отговорът на този въпрос ще зависи от това, как схващаме автотропизма.

При своя анализ на автотропичните явления Pfeffer идва до заключението, че към тази категория явления трябва да се отнесат не само случаите на корекция на известно изкривяване на даден орган, но и всички „автогенни регулации“ в растителния организъм, които се появяват при онтогенезиса му и творят неговата специфична форма. Те напр. определят къде да се развият пъпки върху съблото или пък странични корени върху главния корен; те определят под какъв

¹⁾ В същност и регенерацията на вегетационния връх се предхожда от намесата на външна причина — това е причината, която е унищожила или откъснала вегетационния връх. Обаче самата автотропична реакция (или автотропичното движение, т. е. вторият „етап“ на автотропичното явление), протича — в отличие от другите тропизми — без намесата на външна причина. Това е очевидно, тъй като се касае до поведението на един съвършено нов орган, който се е зародил и развил след прекратяване действието на външната причина, а освен това неговата реакция (автотропичното движение) съвсем не притежава характера на противореакция („Gegenreaktion“), която идва да изгладни известна друга, преди това протекла „tropistische Reaktion“, както това предполага дефиницията на Любименко и цитираната в началото на неговото резюме дефиниция на Boysen-Jensen. Така обстоятелствата и при възобновяването на нарушената посока на нарастването. Ето защо ние бихме могли да заключим, че макар и да изразява известни вътрешни закономерности, автотропизмът се манифестира само при наличността на конкретни външни условия. От известна гледна точка той представлява реакция на дадени нарушения на формата и целостта на организма, resp. на формата и целостта на неговите части.

ъгъл по отношение на стъблото да се развие дадена зародена вече пъпка, или пък под какъв ъгъл по отношение на главния корен да се развие даден страничен корен и пр. Същите тези „автогенни регулации“ имат за резултат праволинейното нарастване на стъблото, корена и пр. (стр. 161, 595). Изхождайки от това гледище, което в общи линии се схожда с гледището на Любименко, следвало би да схванем и посочените по-горе регенерационни и регулационни процеси при артроподарията като израз на автотропизъм, да не говорим за праволинейното нарастване на столоните и спазването на ъгъла между него и разклоненията му при същото животно.

Поради изтъкнатите до тук особености на автотропизма, последният заема съвършено изолирано място между останалите тропизми. По-правилно би било да бъде той отнесен към обширната област на морфогенезиса, толкова повече, че е неразривно свързан с растежа, а чрез това и с оформяването на тялото, респ. на неговите органи. От друга страна трябва да бъде признато, че към общата категория на автотропизма биват отнасяни за сега твърде разнородни явления — от нормалното развитие в права посока, до изглаждането на преди това протекли тропизмени реакции и възобновяване на нарушената посока на нарастване. Всички тези явления, доколкото бежа те засегнати в настоящата работа, биха могли да бъдат напълно естествено поделени на следните две категории:

1) Морфогенетични явления на нормалния онтогенезис. — Те създават първоначалната (характерната за вида) форма на тялото, включваща в себе си както определена форма на частите, така и определени отношения на техните оси. Тук трябва да отнесем праволинейното нарастване на хифите и спазването на ъгъла между тях и техните разклонения (Арнаудов), както и праволинейното нарастване на столоните и спазването на ъгъла между всеки даден ствол и неговите разклонения.

2) Явления на морфогенетичната корекция. — Те възстановяват първоначалната форма и симетрия на тялото, когато тази последната бъде нарушена вследствие намесата на външна причина. Тук трябва да отнесем всички случаи на автотропизъм в тесен смисъл на думата, т. е. случаи с проявена автотропична реакция, а именно: възобновяване на отнетата посока на нарастване при столоните на сесилните кормусни животни, както и при хифите на гъбите; ориентация на регенериращия вегетационен връх на столоните, респ. хифите по посока на тяхната ос; описаните от Насонов и от мен процеси на регенерация и регулация при артроподарията и пр.

Колкото и разнообразни да са проявленията на автотропизма, (втората категория!), те притежават следните два общи елемента:

1) след намесата на предхождащата външна причина, която дава импулс на автотропичното явление, самите автотропични движения биват направлявани от чисто вътрешни фактори („вътрешна насочваща сила“, Арнаудов).

2) автотропичните движения се осъществяват посредством растежа на дадения орган.

AUTOTROPISMUS BEI TIEREN

von A. Valkanov, Stalin

ZUSAMMENFASSUNG

Autotropismus ist eine Erscheinung, die wir bis jetzt nur an Pflanzen kennen. Unter Autotropismus versteht man jene „Reaktion, durch die eine tropistische Reaktion ausgeglichen wird und die also eine Gegenreaktion ist, die von dieser ausgelöst wird...“ (Boisen-Jensen, Die Elemente der Pflanzenphysiologie, S. 410).

Der Autotropismus äussert sich unter anderem bei der Regeneration der Pflanzen. So z. B. beim Absterben des Vegetationspunktes der Hauptwurzel wird diese von einer der nächsten Seitenwurzeln ersetzt, indem die letztere sich umbiegt und in der Richtung der Hauptwurzel fortwächst. Die Rolle des Autotropismus wird in diesem Falle aber nicht leicht erfasst, da er mit dem Geotropismus gleichzeitig wirkt. Bei weitem viel klarer sind in dieser Hinsicht die Vorgänge, welche man bei der Regeneration der Pilzhypen beobachtet, da in diesem Falle der Autotropismus ohne Beteiligung anderer Tropismen wirkt. Der Algenpilz *Zoophagus insidians* stellt ein in dieser Beziehung überzeugendes Beispiel dar: beim Absterben des Vegetationspunktes der Hyphe entwickelt sich seitlich am Ende des lebenden Teiles derselben ein Regenerat, das sich sogleich umbiegt und in der Richtung der Mutterhyphe weiterwächst (Arnauhoff; s. auch unserer Taf. 7, Fig. 1—3).

Die Hyphen des in Frage kommenden Pilzes besitzen normal die Eigenschaft geradlinig zu wachsen; Falls sie aber irgendein Hindernis auf ihrem Wege begegnen, das sie ablenkt, so umgehen sie es einfach und setzen ihr Wachstum in der ursprünglichen Richtung fort (Arnauhoff). Ähnliche Beobachtungen sind auch an den Hyphen einiger Askomyzeten gemacht worden (Hein).

Der Autor konnte Autotropismus auch im Tierreiche feststellen, und zwar bei den sessilen Tieren — Bryozoa, Kamtozoa und Hydrozoa. Dieser Tropismus findet seinen Ausdruck in der Beibehaltung der Wachstumsrichtung der Stölonen — d. h. jener Teile der Kormen, die architektonisch und in der Art des Wachstums der sich eintwickelnden Hyphen der Algenpilzen ähneln.

Bei seinen Untersuchungen bediente sich der Autor folgender Methode: Er liess in speziellen Rahmen Objektträger 1—3 Monate im Wasser der brackigen Strandseen hängen. An denselben siedelten sich

dann verschiedene sessile Tiere an — darunter zwei Bryozoen [*Bowerbankia caudata* (Hincks), *Victorella pavidia* S. Kent], die einzige einheimische Kämpptozoe (*Arthropodaria kovalevskii* D. Nasonov), als auch zwei Hydrozoen (*Cordylophora lacustris* Allman und *Campanulina pontica* Valkanov). Die Kormen der fraglichen Tiere breiteten sich auf der Glassoberfläche aus, wobei die Stolonen immer dicht an dem Glas entlang wuchsen.

Unter diesen bis zu einem gewissen Grade künstlichen Bedingungen ist festzustellen, dass der Stolo, z. B. von *Bowerbankia caudata*, immer geradlinig wächst. Wenn sich aber auf dem Wege seines Vegetationspunktes irgendein mechanisches Hindernis entgegenstellt (andere Stolonen, *Fotikulina*-Gehäuse u. dgl.), umgeht er das letztere und setzt sein Wachstum in der ursprünglichen Richtung weiter (Textfig. 3 u. 4; Taf. I, Fig. 2, 3 u. 4; Taf. II, Fig. 3 u. 4; Taf. IV, Fig. 2). Der bei der Wiederherstellung der ursprünglichen Wachstumsrichtung auftretende Winkel der autotropischen Reaktion ist meistens gleich (Taf. I, Fig. 2, 3 u. 4), fallsweise etwas grösser (Taf. IV, Fig. 1) oder kleiner als der Ablenkungswinkel (vergl. Textfig. 5). In letzteren beiden Fällen tritt meistens eine Korrektur der Richtung auf (Taf. II, Fig. 3 u. 4; Textfig. 9), sodass die ursprüngliche Wachstumsrichtung vollkommen wiederhergestellt wird. Fig. 1, Taf. IV stellt einen Fall mit doppelter Korrektur dar; die erste Korrektur ist zu stark gewesen. Deswegen hat sich eine zweite Korrektur vollzogen und zwar in entgegengesetzter Richtung, bis schliesslich die ursprüngliche Wachstumsrichtung wiederhergestellt ist.

Der Vegetationspunkt verliert auch dann seine autotropische Eigenschaften nicht, wenn er nach seiner Ablenkung mehr als 1200 μ parallel dem Hindernisse gewachsen ist (Taf. I, Fig. 4), wie auch in solchen Fällen, wenn er hintereinander und in kurzen Abständen mehrere Hindernisse zu überwinden hatte (Textfig. 6 — 8).

Die autotropische Reaktion ist nicht nur dem ersten Stolo eigen, sondern auch allen seinen Abzweigungen. Sie beeinflusst sich nicht im geringsten weder von der Richtung des Lichteinfalls, noch von der Schwerkraft.

Der Autotropismus kommt auch bei der Regeneration des Vegetationspunktes zum Ausdruck. Wenn der Vegetationspunkt abstirbt, schliesst sich das Ende des Stolo mit einem Diafragma und in seiner unmittelbaren Nähe erscheint eine Knospe, die sofort in die Richtung des Mutterstolo umbiegt und in derselben weiter fortwächst; mit anderen Worten diese Regenerationsknospe ersetzt vollkommen den Vegetationspunkt des Stolo (Taf. II, Fig. 1, 2; Textfig. 11). Prinzipiell dasselbe ist auch dann zu beobachten, wenn ein Teil des Stolo auf irgendeine Weise von dem Mutterstolo abgetrennt wird: das Proximale des Mutterstolo wird auf die beschriebene Weise durch ein Diafragma geschlossen, wonach in seiner unmittelbaren Nähe ein Regenerat herauswächst, das gewöhnlich parallel dem abgetrennten Teil weiterwächst (Textfig. 15 u. 16. Taf. III, Fig. 1, 2).

Der abgetrennte Teil des Stolo kann nur dann weiter fortleben, wenn er ausgebildete Zoiden besitzt. Bemerkenswerterweise sind solche Teilstücke der Stolonen nicht imstande Regenerationsknospen an ihrem Proximalende auszubilden, obwohl das letzte auf die schon beschriebene Weise geschlossen wird. Aus dieser Tatsache kann man den Schluss ziehen, dass die Stolonenverzweigungen polarisiert sind.

In Bezug auf die Regeneration sei hervorgehoben, dass auch dieser Vorgang sich mehrmals nacheinander wiederholen kann, und zwar immer mit demselben Erfolg (Taf. III, Fig. 3 u. 4; Textfig. 12, 13 u. 15). Auch bei der Regeneration sind Korrekturen zu beobachten.

Bei der Regeneration des abgestorbenen Vegetationspunktes entstehen manchmal Doppelbildungen (Textfig. 14).

Bei *Victorella pavida* besitzt der sehr kurze Stolo dieselbe Eigenschaft die Richtung des Wachstums zu erneuern, wenn die letztere durch irgend ein mechanisches Hindernis gestört wird (Taf. V, Fig. 3, 4; Textfig. 22 u. 23). Beim Absterben des Vegetationspunktes, sind keine deutlichen Erscheinungen von Autotropismus festzustellen und zwar deshalb, weil der Stolo gänzlich abstirbt und durch einen neuen ersetzt wird (Textfig. 24).

Bei *Arthropodaria kovalevskii* besitzt der Stolo ebenfalls autotropische Eigenschaften (Tab. VI, Fig. 1), nur sind die Fälle von derartigen Reaktionen ziemlich selten, da der Vegetationspunkt immer über dem Substrat erhoben ist (Textfig. 27) und deshalb die Hindernisse überschreiten kann ohne seine Richtung ändern zu müssen.

Der Stolo auch der beiden erwähnten Hydrozoen — nämlich *Cordylophora lacustris* und *Campanulina pontica* — weist autotropische Eigenschaften auf, analog den oben zitierten Fällen (Taf. VI, Fig. 2 — 4; Taf. IV, Fig. 4).

Es ist dem Autor gelungen Autotropismus bei einer dritten Hydrozoe (*Campanularia* sp.) festzustellen und zwar an Kormen, die an ihrem natürlichen Substrat (*Zostera*-Blätter) ausgewachsen waren (Textfig. 29).

Bei der Betrachtung der Beziehungen des Autotropismus zu den übrigen Tropismen stellt der Autor fest, dass der Autotropismus von den übrigen Tropismen vollkommen unabhängig ist.

Der Autotropismus ist zweifellos mit der festsitzenden Lebensweise der Tiere verbunden. Nachdem der Autor einen Autotropismus bei den Vertretern on drei Tierklassen (Bryozoa, Kamptozoa u Hydrozoa), welche voneinander weit entfernt im System des Tierreiches stehen, festgestellt hatte, bringt er die Überzeugung zum Ausdruck, dass dieselbe Erscheinung auch bei den Vertretern zweier anderer Klassen — und zwar Pterobranchia und Tunicata — aufgefunden werden sollte.

An letzter Stelle zieht der Autor einen Vergleich zwischen den autotropischen Äusserungen des Algenpilzes *Zoophagus* und jener von *B. caudata* und stellt folgende gemeinsame Merkmale fest:

1) Sowohl die Hyphen, als auch die Stolonen besitzen die Eigenschaft geradlinig fortzuwachsen, was als Grundlage ihrer Autotropischen Eigenschaften dient.

2) In beiden Fällen wird die Wachstumsrichtung erneuert, nachdem sie durch irgendein mechanisches Hindernis gestört wurde (Taf. I, Fig. 1 u. 2, und Taf. VII, Fig. 4).

3) Sowohl die Hyphen, als auch die Stolonen können auf diese Weise ihre mehrmalsgestörte Wachstumsrichtung zu wiederholtem Male erneut herstellen.

4) Nach dem Absterben des Vegetationspunktes sowohl der Hyphen, als auch der Stolonen entwickelt sich ein seitliches Regenerat, welches in der Richtung der Mutterhyphe, resp. des Mutterstolo einbiegt und in derselben weiterwächst. Dieses Umbiegen des Regenerats geht vollkommen autonom und ohne jegliche Einwirkung von aussen her vor sich (Taf. VII, Fig. 1, 2).

5) In beiden Fällen kann die Regeneration des Vegetationspunktes sich mehrmals wiederholen, ohne dass hiérdurch die Regenerationsfähigkeit beeinträchtigt würde, sowie die Erneuerungsfähigkeit der Wachstumsrichtung des Grundorgans.

6) In beiden Fällen können bei der Regeneration Doppelbildungen auftreten (Textfig. 14; Taf. VII, Fig. 3).

Die Ähnlichkeit zwischen Tieren und Pflanzen in allen oben erwähnten Fällen bezieht sich nicht nur auf die äusseren Formen der autotropischen Reaktion, sondern betrifft das Wesen derselben, indem sie sowohl bei Tieren, als auch bei den Pflanzen auf ein Erhalten der ursprünglichen Form hinauszieht, welche von der Architektonik des Organismus vorgegeben ist. Es darf daher diese Ähnlichkeit nicht nur als eine Konvergenz behandelt werden. In Gegenteil — sie stellt eine vollkommene Identität dar und der Autotropismus muss als eine Erscheinung aufgefasst werden, die beiden organischen Reichen, dem Tierreich und dem Pflanzenreich, gemeinsam ist.

ЛИТЕРАТУРЕН УКАЗАТЕЛ

LITERATURVERZEICHNIS

1. Арнаудов, Н. (1936): Бележки върху *Arhanomyses* и *Zoophagus*. Изв. бълг. ботан. д-во, VII.
2. Большая советская энциклопедия, т. I, 1926, Москва.
3. Любоменко, В. (1923): Курс общей ботаники. Москва, изд. З. И. Гржебина.
4. Cori, C. (1936): Kamptozoa. In Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 4, II, 4.
5. — (1942): Bryozoa. In Kükenthal's Handbuch der Zoologie, Bd. 2.
6. Fitting, H. (1933): Reizerscheinungen der Pflanzen. Handbuch der Naturwissenschaften, Bd. VIII.
7. Hein, I. (1928): Studies on Morphogenesis in Fungous Mycelia. Bull. Torrey Bot. Cl., 55. (реферат в: Berichte der Wissensch. Biol., 10).
8. Herter, K. 1927): Taxien und Tropismen der Tiere. Tab. biol., Bd. IV.
9. Hertwig, O. (1923): Allgemeine Biologie, 6 u. 7 Aufl., Jena.
10. Korschelt, E. (1933): Regeneration. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. VIII.
11. — u. K. Heider (1936): Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere Zweite Aufl., Jena.
12. Kühn, A. (1913) Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. Erg. u. Fortschr. der Zool., Bd. IV.
13. Pfeffer, W. (1904): Pflanzenphysiologie, Bd. II. Zweite Aufl., Leipzig.

Обяснение на таблиците

Tafelerklärung

Таблица I

Фиг. 1. *Zoophagus insidians*. Автотропизъм на хифите. Изправяне посоката на нарастването. 800×1.

Фиг. 2. *Bowerbankia caudata*. Автотропизъм на столона. Изправяне посоката на нарастването. 126×1.

Фиг. 3. *B. caudata*. Вегетационният връх се е отклонил два пъти от първоначалната си посока, след което е възобновил тази последната безпогрешно. 126×1.

Фиг. 4. *B. caudata*. Вегетационният връх е бил отклонен от един стolon на *Victorella*, с който е расъл паралелно 850 μ , след което е възобновил нормалната си посока. 45×1.

Таблица II

Фиг. 1. *B. caudata*. Вегетационният връх на основния стolon е умрял и е бил заместен от един регенерат, който е заем нормалната посока едва след като е израсъл на протежение около 300—400 μ ; на дясно от дисталния край на основния стolon е израсло едно нормално разклонение, което още при появата си е срещнало на пътя си капсулката на една *Foliculina*, от която се е отклонило временно. 126×1.

Фиг. 2. *B. caudata*. Регенерация на вегетационния връх. 400×1.

Фиг. 3 и 4. *B. caudata*. Автотропична хиперреакция, последвана от корекция на посоката. 240×1.

Таблица III

Фиг. 1 и 2. *B. caudata*. Дисталната част на столона се е откъснала, след което дисталният край на основния стolon е развил регенерат, който е расъл паралелно с откъснатата част. 120×1.

Фиг. 3. *B. caudata*. Вегетационният връх на основния стolon е умрял и е бил заместен от регенерат; вегетационният връх и на регенерата е умрял и е бил заместен от нов регенерат. В дясно от дисталния край на основния стolon се е развило нормално разклонение. 183×1.

Фиг. 4. *B. caudata*. Вегетационният връх на основния стolon е умрял и е бил заместен от един регенерат, израсъл наляво от него; след това вегетационният връх и на регенерата е умрял и е бил заместен от един нов регенерат, израсъл този път надясно. 220×1.

Таблица IV

Фиг. 1. *B. caudata*. Автотропична хиперреакция, последвана от две корекции на посоката. 60×1.

Фиг. 2. *B. caudata*. Двукратно отклонение от първоначалната посока, последвано от пълно възобновление на последната. 212×1.

Фиг. 3. *B. caudata*. Двукратно отклонение от първоначалната посока, последвано от възобновление на последната и от регенерация на вегетационния връх. 92×1.

Фиг. 4. *Campanulina pontica*. Автотропична реакция на столона. 110×1.

Таблица V

Фиг. 1. *B. caudata*. Автотропична реакция на столона. 240×1 .

Фиг. 2. *B. caudata*. Автотропична реакция на два столона. Единият от тях — по-дългият, достигащ до долния ръб на сланиката, е с регенерирал вегетационен връх. 98×1 .

Фиг. 3 и 4. *Victorella pavida*. Автотропична реакция на столона. 62×1 .

Таблица VI

Фиг. 1. *Arthropodaria kovalevskii*. Автотропична реакция на столона. 120×1 .

Фиг. 2. *Cordylophora lacustris*. Автотропична реакция на столона; възстановена е напълно първоначалната посока. 50×1 .

Фиг. 3. *B. caudata*. След трикратна регенерация на вегетационния връх (при знаците x), дисталният край на основния стolon се е отделил, след което се е появил един регенерат, който е продължил да расте в посоката на основния стolon. 60×1 .

Фиг. 4. *C. lacustris*. Автотропична хиперреакция на столона, последвана от пълно възобновяване на първоначалната посока. 70×1 .

Таблица VII

Фиг. 1. *Zoophagus insidians*. Регенерация на вегетационния връх (a). b — регенерат. 800×1 .

Фиг. 2. *Z. insidians*. Регенерация на вегетационния връх (a). b — регенерат. 800×1 .

Фиг. 3. *Z. insidians*. Двойна регенерация на вегетационния връх (a). b — регенерат. 800×1 .

Фиг. 4. *Z. insidians*. Автотропично възобновяване на отнетата посока на нарастване. 700×1 .

Забележка. — По време на научната сесия на Биолого-геолого-географския факултет, състояла се на 27. — 29. III. 51 г. в София, бе разгледана основно настоящата моя работа, която се намираше под печат. При това бе изтъкнато, че някои мои изрази (както напр. изразът „чисто вътрешни фактори“), както и някои цитирани от мен изрази на други автори (именно цитираните на стр. 2 изрази на Любименко и цитираният на стр. 38 израз на проф. Арнаудов) носят идеалистичен и виталистичен характер. Критиките, отправени към мен по този повод, налагат известни корекции, както и известни пояснения от моя страна, а именно:

1) Цитираните изрази от поменатите по-горе двама автори са предадени без коментария, тъй като бях гл. схванал като твърде фигуративни. Сега обаче виждам, че моето отношение към тези изрази може да бъде схванато и като твърде некоректно.

2) Аз схващам автотропичните явления при животните (специално явленията на морфогенетичната корекция) като *регулация* (изтъкнато на стр. 3) — така, както последната е формулирана от Воронцова¹⁾: „Под регулацией подразумевается способность организма отвечать на разнообразные нарушения или путем устранения их и возврата к состоянию, более или менее близкому к прежнему, или же путем приспособления к новым условиям. Последнее приводит к возникновению новых отношений в системе организма. Эти характерные особенности явления регуляции присущи и ее частному проявлению — регенерации. Ответ на удаление части организма проявляется или в восстановлении утраченного (типичная регенерация), или в неполноценной регенерации, или в развитии иных частей вместо удаленных (гетероморфоз)“ (стр. 43). — Под тази дефиниция на регулацията — прочитана напълно от съвкупен пример, на витализъм (Воронцова, стр. 223) — попадат както явленията на възобновяване нарушената посока на нарастването, така и тези на регенерация на вегетационния връх при изследваните от мен животни. И действително, никак не е трудно да се схване, че навред. в работата ми автотропизмът е представян като способност на столона да отговаря на разнообразните нарушения (нарушение на посоката на нарастването, отделяне части от столона) чрез тяхното отстраняване (възобновяване на посоката на нарастване, регенерация на столона с възобновяване на посоката на нарастване); покрай това са описани и случаи на пълно приспособление на организма към новите условия, което води към възникване на нови отношения в системата на организма (напр. вместо възобновяване на посоката при столона на кордифората може да се получи анастомоза на двата столона). Нещо повече: в работата ми са описани и хетероморфози, които според Воронцова са най-красноречивите доказателства за лъженаучността на виталистическите учения (Воронцова, стр. 223).

3) Аз се олигах в пътя на изследванията си да създам една работна хипотеза за обяснение на автотропичните движения при животните, като си послужа с някои хипотетични фактори, подобни напр. на растителните ауксини, но не дойдох до удовлетворителни резултати; сего защо трябваше да изоставя въпроса за обяснението на автотропичните движения и да се задоволя с твърде общия израз „вътрешни фактори“, заимстван от класическата работа на M. Nordhansen: „Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluss äusserer und innerer Faktoren“²⁾, публикувана преди откритието на ауксините. На този израз („вътрешни фактори“) обаче, не бива да се придава нигдевиталистично съдържание, както напр. никой не придава виталистично съдържание на понятието „ауксини“.

4) Изтъкнатата връзка между „външната причина“ и „вътрешните фактори“ (стр. 37), придава необходимия минимум диалектико-материалистическа основа на моята представа за автотропизма като жизнено явление.

¹⁾ М. Воронцова: Регенерация органов у животных, Советская наука, 1949.

²⁾ Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44, 1907.

ОСОБЕНОСТИ В СТРОЕЖА И ОРГАНИЗАЦИЯТА НА ARTHROPODARIA KOVALEVSKII NASONOV ВЪВ ВРЪЗКА С НЕЙНОТО ПРЕЗИМУВАНЕ

от А. Вълканов

Директор на Морската биологична станция, Сталин

с 9 фиг. в текста и 5 таблици (VIII—XII)

В своята класическа работа върху биоценозите на Черно море Зернов помензва един представител на камптозоните под името *Arthropodaria* sp. (стр. 225), намерен от него в устието на Черная речка (до Севастопол), като изказва предположението че може да се касае до същата онази форма, която Остроумов установи за същото това находище и за устието на реката при Златен рог (Цариград) в 1896 г. и нарече *Barentsia gracilis*. Зернов установи между другото, че зиме главичките на животното „отмират“ и такива до средата на следната пролет (25. IV.) не се възобновяват.

Тази камптозоя бе намерена по-късно от Н. Насонов (1926), и то в същото находище, и бе описана от него подробно като нов вид под името *Arthropodaria kovailevskii*. Авторът разглежда обстоятелствата регенерацията на развитите части на тялото, като описва между другото и един особен „елипсоидни образувания“, които се развиват върху кормуса (стр. 30), без да е успял да разгадае тяхната истинска природа. В една втора своя работа, публикувана в същата година (1926), Насонов разглежда въпроса за презимуването на артроподарията, идвайки до заключение аналогично на това на Зернов — именно, че през есента главичките опадват и колонията презимува в състояние на стонен със сълбчета. Авторът е направил и някои опити относно значението на температурата и солеността за събуждането на животното през пролетта и регенерацията на липсващите му части.

При своите изследвания върху бракичните ни води намерих артроподарията в пет различни находища по нашето крайбрежие, а именно: Сталинското езеро, Мандренското езеро, устието на р. Ропотамо, Дяволското блато и Карацкото блато (Вълканов, 1936, стр. 309). И на петте тези находища артроподарията се развива в голямо количество, което ми даде възможност да се слобия с обилен материал по нея. При прегледа на материала си от този тъй интересен представител на безгръбначната ни черноморска фауна, събран през 1934 г., можах да открия още преди няколко години „елипсоидните образувания“, описани от Насонов. Обстоятелството изследване над последните показва по един безспорен начин, че в случая се касае до вегетативни размножителни елементи, подобни до голяма степен на хибернакулите на *Victorella*. Както ще изтъкнем това по-долу, тези образувания са същински хибернакули.

Аз си поставих за задача да изследвам подробно образуването, строежа и развитието на хибернакулите при артроподарията, каквито — както се знае — не са установени до сега за нито един представител на класа *Campozoa*. Във връзка с това се наложи да събера обилен материал и да заложа известни опити в сред природата. Пътном успях да установя още редица особености в морфологията на вида, стоящи във връзка с презимуването му, които са убегнали от погледа на горните автори.

В настоящата статия излагам резултатите, получени при тези мои изследвания. Те засягат следните въпроси: 1) морфологически и хистологически промени в тялото на животното при презимуването му и 2) образуване, направа и развитие на хибернакулите. За да бъде схванато по-пълно и по-правилно изложението на добитите резултати, давам и кратко описание на морфологията на кормуса, като засягам и някои страни от неговата хистология и специално тази на стълбчето и столона, които имат свойството да презимуват.

Материалите за тези свои изследвания събрах от Дяволското блато, устието на р. Ропотамо и Сталинското езеро. Особено богат материал събрах от последното находище, близостта на което ми даде възможност да го посещавам през различни годишни сезони и даже да заложа известни опити в него. С тези свои опити целях да добия единични кормуси върху стълбела плочка и да проследя образуването на хибернакулите от началото на тяхното появяване до края на пълното им сформирание. Тях проведох по описаната недавно метода: специални дървени рамки, съдържащи 6—10 цифта предметни стъкла, поставях да висят във водата на езерото известно време (два до няколко месеца и даже година), през което време те се покриваха с разнообразна сесилна флора и фауна. В зависимост от къде е заложен опитът, стъклата се покриваха ту с едни, ту с други организми. В някои места на Боаза (най-западната част на езерото, в която водата е слабосолена) кормусите на артроподарията доминираха над останалата сесилна фауна, докато пък напр. в широката част на езерото това животно изобщо не се среща. По описания метод успях да се добия с хубави тотални препарати, в които кормусите имат напълно естествен вид и разположение. Освен това приготвих тотални препарати от изстързан материал, както и прерези с микротом за хистологически цели. Пререзите боядисах с делафилдов и железен хематоксилин.

Разпространение на *Arthropodaria kovalevskii* в нашите води

Досега *Arthropodaria kovalevskii* е намирана в 5 находища по нашето крайбрежие: Сталинско езеро, Мандренско езеро, устието на р. Ропотамо, Дяволско блато (каналите) и устието на Караачката река. Солеността на средата, в която се среща артроподарията, се движи между 5 и 16‰. И в петте тези ваходяща това животно се развива обилно.

В своята естествена среда артроподарията се среща по различни подводни предмети: стъбла от тръстика, паднали във водата клонове, подводни растения, камъни, балануси, миди, охлови и пр. Заедно с други сесилни организми, като *Cordylophora*, *Bowerbankia*, *Viktorelia*, *Membranipora*, тя образува плътна и често пъти дебела покривка върху тези предмети, в която доминира ту един, ту друг от поменатите организми. Артроподарията не образува никога така гъсти маси от индивиди, както викторелата; това се дължи на обстоятелството, че самите индивиди са разположени на значително разстояние един от друг върху столоната.

В Сталинското езеро (Боаза) артроподарията се среща върху стъблата на тръстиката, и то почти по цялата онази тяхна дължина която е потопена във водата, докато някои от останалите организми, които се развиват масово тук, избягват долната част на тръстиковите стъбла. Поради тази причина артроподарията се явява в почти чист вид върху тези части на стъблата. Причината на това своеобразно разпределение на сесилните кормусни животни по стъблата на тръстиката трябва да се отладе или на по-голямата соленост на долните водни хоризонти в Боаза, или на тяхната бедност на кислород.

През лятото и особено през есента столоните на артроподарията биват нападени от растителни паразити (представители на сем. *Olpidiaceae*); благодарение на голямата регенерационна способност на животното, пощадените от паразитите части на кормуса оцеляват и продължават вегетацията си.

Кормусите вегетират от април до октомври. За храна на животните служат едноклетъчни организми (главно диатомеи и динофлагелати), на каквито водите винаги са много богати.

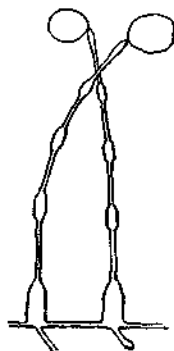
Морфология на кормуса

На фиг. 1, табл. VIII е изобразена най-младата стадия, която наблюдавах. Тя представлява едно току-що прикрепила се към стъклото ларва, с вече диференцирано тяло на глава и стълбче. Примерният индивид, който дава началото на кормуса, (фиг. 2, табл. VIII), не се различава по нищо от останалите индивиди на последния В неговата основа се развиват последователно в две противоположни посоки столони — това са двете половини на примерния стolon (фиг. 6, табл. I; гл. също Вълканов, 1950, текст. фиг. 25). Примерният стolon расте биполарно (фиг. 5, табл. VIII) и плътно прилепен до субстрата с „коремната“ си страна, с който сраства посредством обилно излъчвана кутикуларна субстанция. Последователно той развива разклонения и все нови и нови индивиди.

Всички разклонения на столоната се стелят върху субстрата и срастват с него (положителен тигмотропизъм), докато пък индивидите израстват перпендикулярно към субстрата (отрицателен тигмотропизъм). Местата на младия стolon, от който излизат неговите разклонения, или пък на който се развиват чрез пъпкуване нови индивиди, се диференцират в мускулни сегменти. Последните са значително по-дебели от междумускулните части на столоната и се отделят от тях посредством диафрагми. Тождествена диференцировка добиват всички столонииални разклонения (разклонения I разред, II разред и пр.).

След пълната диференциация на даден стolon или негов участък не се развиват понататък интеркаларно нови мускулни сегменти.

Мускулните сегменти на столоната са фертилни, в противовес на междумускулните сегменти, които са стерилни (Corti, 1930, стр. 16). Поради това първите могат да развиват пъпки и след пълното си оформяване. От тази гледна точка можем да приемем, че фиг. 1 на табл. VIII в работата на Насонов съдържа известна неточност: под инициал „I“ е представена една пъпка на столоната, която изхожда направо от диференциран междумускулен сегмент. Също така и фиг. 15 в работата на Corti (1930) съдържа известна неточност: там е представено едно „разклонение“ на междумускулен сегмент на столоната на *Barentsia*,



Фиг. 1

Част от кормус с
два индивида

Всеки клон на столона притежава свой собствен вегетационен връх, чрез който нараства. Растежът е праволинеен (гл. Вълканов, 1951, стр. 27).

Вегетационният връх е малко задебелен, а понякога даже има и бухалковидна форма (фиг. 7 а и б). Той развива непрекъснато, чрез пъпкуване, все нови и нови индивиди. Пъпките се явяват малко зад самия край на вегетационния връх и на неговата „гръбна“ страна (гл. Вълканов, 1951, фиг. 27). Поради това именно индивидите израстват перпендикулярно към субстрата. Вегетационният връх носи винаги поне по една пъпка на нов индивид. При наличността на няколко такива те са разположени много близко една до друга — много по-близко, отколкото са разположени мускулните сегменти на развития стolon (фиг. 1, табл. XI). От тук може да се изведе заключението, че паралелно с доразвитието на пъпките в индивиди става интеркаларно нарастване (удължаване) на столона в зоната непосредствено зад вегетационния връх. Това нарастване е възможно благодарение на обстоятелството, че тази част на столона не е прирасла към субстрата, а е надигната над него (фиг. 7б).

Стълбчето на индивидите първоначално няма други мускулни сегменти, освен основния такъв, върху който се е развило и който собствено принадлежи не само на него, но и на столона. Този мускулен сегмент Насонов нарича „стопа“ (= стъпало); Согі нарича същия този приосновен мускулен сегмент при всички представители на класа, построени по типа на *Barentsia*, „Socket“. Ние ще го наричаме стъпален мускулен сегмент.

Дисталният край на стълбчето е неговата зона на нарастване (Согі). Благодарение на нейната дейност стълбчето продължава да расте и след пълното развитие на главичката. Паралелно с растежа на стълбчето се развиват все нови и нови мускулни сегменти; техният брой може да достигне при нашия вид до 14. За разлика от мускулните сегменти на столона, тези на стълбчето — както изобщо при всички камптозои, построени по типа на барентсията — не са преградени от двете си страни чрез диафрагми, а само от към дисталната си страна. Това положение на нещата има за резултат следното явление: ако даден мускулен сегмент на стълбчето бъде силно повреден, то той обикновено умира заедно със свързания проксимално с него междумускулен сегмент. Ако обаче даден междумускулен сегмент бъде повреден, то той умира без да повлече смъртта на подлежащия мускулен сегмент.

Мускулните сегменти на стълбчето са фертилни, но развиват пъпки много рядко. Благодарение на фертилните си свойства те играят ръководеща роля при пролетната регенерация на кормуса, което ще разгледаме по-долу. Фертилността на мускулните сегменти на столона се изразява в развитието на разнородни пъпки: пъпки на стolonални разклонения, пъпки на нови индивиди и пъпки на хибернакули,

Диафрагмите на столона, както и тези на стълбчето, са кутикуларни образувания, излъчени от епитела, и са пронизани в средата от отвор, през който става сношение на различните части на кормуса.

По отношение айдономията и анатомията на чашката успях да потвърдя данните на Насонов. На този въпрос тук не ще се спирам, тъй като той стои далеч от набелязаната тема.

Хистологическа направа

Ние ще засегнем само хистологическата направа на столона и стълбчето, и то до толкоз, доколкото това е необходимо, за да можем да схванем хистологическите промени, на които са подложени тези два елемента на кормуса при подготовката му за презимуването.

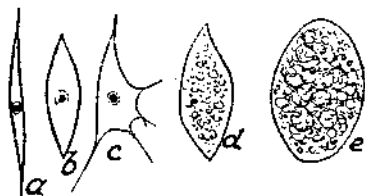
Столонът, както и стълбчето, са покрити отвън с ектодермален кубичен епителиум. Последният излъчва навън кутикула, която бива особено дебела и твърда в зоната на междумускулните сегменти, докато пък в зоната на мускулните сегменти тя е по-тънка и значително по-мека. Това качество на кутикулата — свойствено на всички представители, построени по типа на барентзията — позволява прегъване на стълбчето само в зоната на мускулните сегменти.

Под епитела в мускулните сегменти е разположен един пласт мускулни клетки с гладки мускулни влакна. Протоплазмичните тела (включващи ядрата) на тези клетки са разположени центрипетално. В междумускулните сегменти липсват напълно мускулните клетки.

Вътрешността на цилиндричното тяло на столона и стълбчето е заета от паренхим, състоящ се от следните елементи:

1) основно пихтиесто вещество; то притежава нежнопенеста структура, която на трайните препарати се забелязва много трудно.

2) вретеновидни паренхимни клетки със силно удължени краища (т. н. тръбести клетки: „Röhrenzellen“, Согі). В междумускулните сегменти тяхната вретеновидна форма е твърде ясно изразена; нерядко дължината им надскача 10—15 пъти широчината им (фиг. 3, табл. X). В мускулните сегменти тези клетки са значително по-широки (фиг. 2, табл. X), а понякога са и с неправилна и разклонена форма (фиг. 2). Такава форма притежават паренхимните клетки на млади мускулни сегменти (както и на вегетационния връх фиг. 1, табл. X). По-късно тези клетки започват да се изпълват с резервни храни под формата на капчици. В стъпалните



Фиг. 2

Различни форми мезенхимни клетки

мускулни сегменти това натрупване на резервни храни върви в по-усилен темп, отколкото в другите мускулни сегменти. Изпълнените с резервни храни клетки придобиват почти сферична форма (фиг. 2 e). Ядрото в тях едва се забелязва. В края на краищата тези клетки така силно разрастват, че изпълват целия лумен на мускулния сегмент; от пихтиестото

вещество остават само следи, които в пререз се явяват като „граница“ между отделните, изпълнени с резерви клетки. В изпълнените с резервни храни мускулни сегменти остават и вретеновидни мезенхимни клетки, напълно свободни от резервни капчици. Такива има в значително количество около долния и горния край на сегмента (фиг. 3, табл. IX).

Аз не можах да потвърдя тезата на Cori и др. автори за съществуването на два вида паренхимни клетки: вретеновидни тръбести клетки и амебоцити. Действително, клетки с описаните качества аз наблюдавах, но добих впечатление, че се касае до един и същ вид клетки, свързани с цяла серия преходни форми (фиг. 2).

3) „Зародишни клетки“ (?). Касае се до една особена категория клетки с кубическа форма и плътна, тъмнобагреща се с хематоксилин протоплазма, с голямо ядро и без резервни включения. Тези клетки се намират в основата на стъпалния мускулен сегмент (фиг. 2, табл. IX), както и тук-там в междумускулните сегменти на столона. Дали в случая се касае до „индиферентни клетки“, каквито е установил Davenport при *Urnatella* — този въпрос остава за сега неразрешен. На всеки случай трябва да бъде отбелязано, че такива клетки не се съдържат нито в чашката, нито пък във вегетационния връх, въпреки неговата буйна пролиферация.

4) Изолирани мастни капчици, включени в пихтиестата субстанция (фиг. 1, табл. X). Тяхното количество винаги е малко.

Като най-съществена черта на хистологическия строеж на столон и стълбчето — от гледището на интересуващия ни въпрос — можем да посочим натрупването на резервни храни в паренхимата на мускулните сегменти. Това свойство притежават паренхимните клетки и на хибернакулите, които ние ще разгледаме обстойно по-доле.

Подготовка на кормуса за презимуване

Кормусът се подготвя за презимуване преди всичко чрез натрупване на резервни храни в мускулните сегменти на стълбчетата. Този процес започва още през лятото и продължава непрекъснато до края на вегетацията на кормусите. Паренхимните клетки на мускулните сегменти наедряват при тази акумулация на резервни храни до такава степен, че изпълват лумена на сегментите; от пихтиестата материя остават само следи. На табл. IX са представени надлъжни прерези на един основен (фиг. 3) и един междинен (фиг. 4) мускулен сегмент. Паренхимните клетки в тези два случая са така изпълнени с резервни храни, че е невъзможно да се открият техните ядра. При това са се изменили отчасти и очертанията: издули са се и са придобили удължено-торбеста форма, като са се разположили косо към оста на сегмента.

В особено голямо количество се натрупват резервни храни в стъпалните мускулни сегменти, поради което те наедряват много силно и обемът им надвишава няколко пъти този на който да е от останалите мускулни сегменти (фиг. 1, 3). Особено красноречиви в това

отношение са образите, представени на фиг. 4 и 5, табл. XI: тук стъпалните мускулни сегменти са около 20 — 25 пъти по-едри от следващите мускулни сегменти на стълбчето.

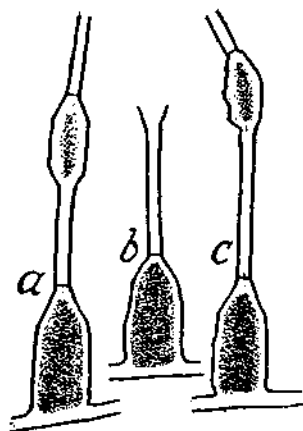
На фиг. 3, табл. X е представен един стъпален мускулен сегмент, фотографиран на живо и при силно увеличение; вътрешността му е изпълнена плътно с натоварени с мастни включения клетки. Границите между последните тук-там се забелязват.

Към края на есента (октомври, ноември) акумулацията на резерви е вече приключена. Мускулните сегменти и най-вече стъпалните мускулни сегменти са превърнати в своеобразни вместилища на резерви, в един вид „грудки“. При наблюдение в отразена светлина такива мускулни сегменти изглеждат млечно бели.

По това време — средата на есента — настъпва обща декапитация на индивидите. Дегенерацията на главичките, която става нормално през целия вегетационен сезон, като засяга този или онзи индивид от кормуса и бива последвана от регенерация на главичките, сега обхваща всички индивиди, без да бъде последвана на момента от регенерацията на главичките им. Следователно от засегнатите така индивиди остават само стълбчетата.

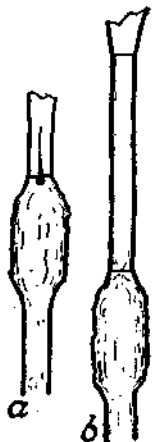
Некротата засяга главичката и дисталния край на стълбчето. Често тя се простира и по-надолу по стълбчето, като обхваща няколко сегмента. Понякога се простира почти до основата на стълбчето, от което остава само стъпалния мускулен сегмент. Прониквайки в някой мускулен сегмент, некротата засяга обикновено не само него, но и целия междумускулен сегмент под него, като спира пред следващата диафрагма. В такъв случай отворът на диафрагмата бива затварян чрез една съединителнотъканна запушалка (фиг. 4 а). В редки случаи некротата — простирайки се базално — поразява даден мускулен сегмент, без да проникне в следващия междумускулен сегмент. В такъв случай последният развива дистално една нова, цялостна диафрагма без отвор (фиг. 4 б).

Декапитираните индивиди (т. е. стълбчетата) запават напълно своята жизнениост. През първите дни те са все още твърде подвижни и без видими външни причини извършват често пъти характерните свои движения, състоящи се в прегъвания при този или онзи



Фиг. 3

Декапитирани стълбчета; стъпалния мускулен сегмент изпълнен с резервни храни.



Фиг. 4

Дисталните краища на декапитирани стълбчета.

мускулен сегмент. По-късно, през зимата (януари), стълбчетата загубват своята подвижност, и то до такава степен, че даже и при енергично допиране не реагират с движение. Липсата на чувствителност продължава до началото на пролетта, когато тя се възвръща бавно и постепенно заедно със започването на регенерацията на главичките.

От всичко гореизложено можем да направим извода, че подготовката за презимуването се състои от следните три момента: 1) натрупване резерви, 2) декапитация и 3) затваряне на диафрагмите, resp. развитие на нови такива.

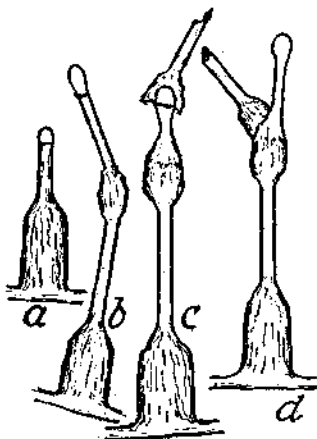
„Събуждане“ на кормуса и на главичките

След прекарания пълен покой от няколко месеца през зимата, кормусът се събужда през пролетта и се подготвя отново за вегетация. Първият признак на събуждането представлява възврънатата чувствителност и движение на стълбчетата. Подир това следва непосредствено вторият и по-съществен етап на събуждането — това е регенерацията на главичките. Този процес се извършва от последния (крайния) мускулен сегмент на стълбчето и протича по следните два начина: 1) дисталната част на хитиновата покривка на мускуления сегмент отпада (отхлюпва се), за да даде възможност на регенерата да се развие нормално (текст. фиг. 5 *c* и *a*); 2) регенератът започва развитието си без да е отпаднала хитиновата покривка на сегмента, като прораства чрез диафрагмата в лумена на следващия междумускулен сегмент, който обикновено е празен (текст. фиг. 5 *a* и *b*).

И в единия, и в другия случай регенератът развива дистално главичка, и то по онзи начин, по който се развива главичката при нормалното развитие на индивидите от столониални пъпки.

При регенерацията биват използвани резервните храни, натрупани в мускулните сегменти и главно в стълбалния мускулен сегмент на стълбчето. Поради това обемът на този сегмент намалява и млечно-белия му цвят при отразена светлина (гл. по-горе) се загубва паралелно с напредването на регенерацията.

Според *Nasopov* (стр. 52) есенната декапитация на индивидите е свързана с намалението на солеността, а регенерацията е възможна само при повишението на солеността през пролетта и лятото. До тези свои изводи *Насопов* е дошъл, като е взел под внимание промените, които претърпява солеността на биотопа, от който произхожда неговият материал, както и данните от някои проведени от него лабораторни опити. Според моите наблюдения и опитите, които



Фиг. 5

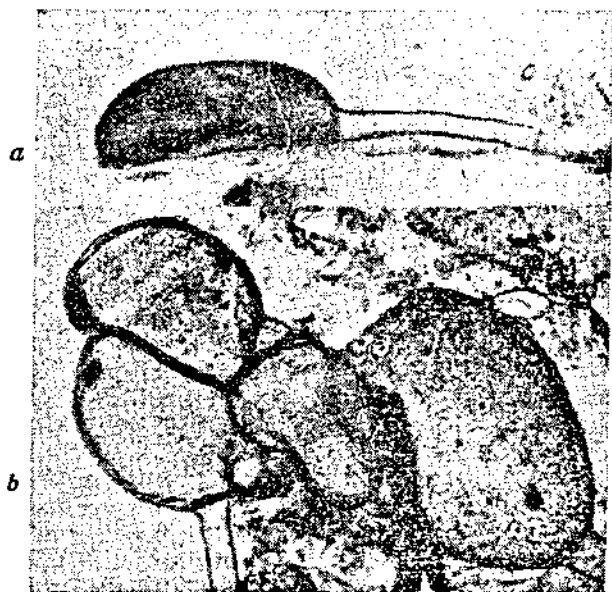
Начални фази на регенерация.

предприех в това направление, декапитацията е свързана по-скоро с понижението на температурата, отколкото с падането на солеността. Така напр. кормусите декапитираха в аквариум с нормално солена морска вода и престояха в него при температура около 2 — 5° през цялата зима, като регенерираха нормално през късна пролет, когато температурата се повиши чувствително.

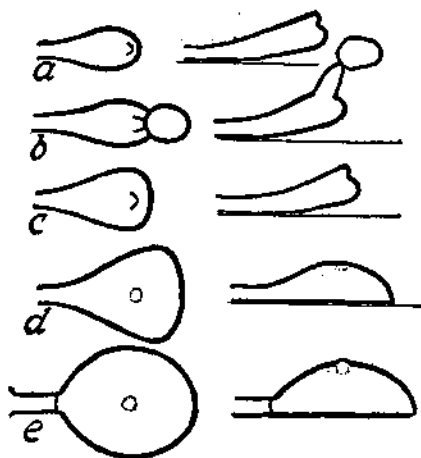
Развитие и строеж на зимните пъпки (хибернакули)

Както изтъкнахме в началото, своеобразните тела с „лимоноподобна форма“, които е описал Насонов, се указва, че представляват зимни пъпки (хибернакули).

Зимните пъпки се развиват само върху стъпални мускулни сегменти. Те представляват кръгли до елиптични сомунородни телца, прирасли към субстрата с плоската си страна. Обвити са с двойна хитинова обвивка. Със съответния мускулен сегмент на столоната са скачени посредством едно късо (150 — 600 μ) стълбче. На двата края на това стълбче се намират диафрагми; по този свой белег — две диафрагми — стълбчето наподобява междумускулен сегмент на столоната (табл. X, фиг. 4). На фиг. 3, 4 и 7, табл. VIII са представени няколко пъпки, гледани от към изтъкналата им страна. На текст. фиг. 6 *a* са представени няколко расли плътно долепени една до друга



Фиг. 6
Хибернакули в профил (*a*) и вифас (*b*). Микрофото.



Фиг. 7

Развитие на зимна пълпка (а, с — е) в сравнение с развитието на столона пълпка (а, о). Лявата вертикална редица гледани анфас, а дясната — същите в профил.

триъгълно очертание, заедно с което значително надбелява (фиг. 7 с); растящият връх продължава да се разширява и да се закръгля постепенно и придобива характерната сомунородна форма (фиг. 7 д и е). При този процес пълпката или зачатъкът на новин индивид, който твърде рано преустановява развитието си, потъва почти изцяло в дебелите на сомунородното тяло на хибернакулума, като се разполага в средата на неговата горна (изпъкнала) повърхност (текст. фиг. 7 с — е; табл. XII, фиг. 1)

В началните фази на своето развитие зимните пълпки не са прирасли към субстрата — явление, което е характерно за вегетационния връх на столоните изобщо (текст. фиг. 7, а — с). Едва впоследствие те придобиват положителен тигмотропизъм и се долепват до субстрата (текст. фиг. 7 д, е), към който се и прикрепват чрез обилно излъчена кутикуларна субстанция.

Зимните пълпки са покрити с двойна хитинова обвивка (текст. фиг. 8 б, с; табл. XII, фиг. 1, 2). Външната обвивка е пряко продължение на хитиновата покривка на столона и има ръждивочервен цвят като последната. Нейната дебелина достига 2 μ . Вътрешната обвивка е ново образувание; нейната дебелина е значително по-голяма 6 — 8 μ , като достига в някои случаи и до 12 μ .

Вътрешната обвивка притежава един кръгъл отвор с диаметър около 15 μ , обхващащ апикалния полюс на зародиша (табл. XII, фиг. 1). Външната хитинова обвивка е цялостна; тя покрива отвора на вътрешната обвивка, респ. зародиша, който е слабо изпъкнал, образувай-

пълпки в естествения им вид и форма, гледани също така от към изпъкналата страна; на фиг. 6 а е представена една пълпка, гледана в профил. Лимонообразната форма, за която говори Насонов (стр. 37), ще да е представлявала една от множеството случайни форми.

Големината на зимните пълпки достига около 180 μ в диаметър, като се колебае в границите от 150 до 220 μ .

Зимните пълпки започват развитието си като редовни столона пълпки. Поради това в началото на развитието си те имат формата на столона вегетационен връх (текст. фиг. 7 а), т. е. имат две части: растящ връх и пълпка на индивид. Скоро след появата си растящият връх спира растежа на дължина, разширява се и придобива крушовидно до

ки една слабоиздадена навън брадавица (текст, фиг. 8 *b*). При покълването на зимната пъпка външната тънка хитинова обвивка се пуква и през отвора на вътрешната обвивка се подава зачатъкът на младия индивид.

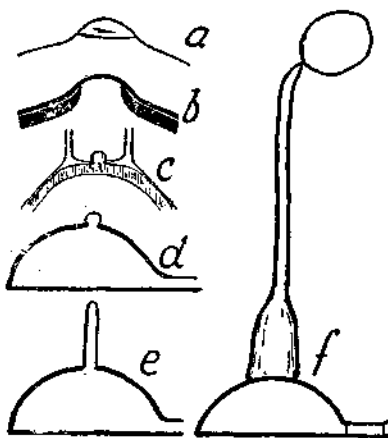
Вътрешната хитинова обвивка затваря отвора на диафрагмата, която отделя лумена на зимната пъпка от канала на стълбчето чрез един вид запушалка (текст, фиг. 8 *c*). По такъв начин съдържанието на зрялата зимна пъпка се явява през периода на покой напълно изолирано не само от външната среда, но и от кормуса.

Напълно развитата зимна пъпка изглежда на живо изпълнена с едри кълбести клетки, съдържащи множество резервни храни под формата на сферични капчици.

На боядисани препарати младата още неоформена зимна пъпка показва следните белези: под хитиновата покривка е разположен един пласт епителии. Вътрешността е изпълнена с множество дребни клетки (табл. IX, фиг. 1). Не се забелязва нито следа от пихтиестата материя, въпреки че вегетационният връх е твърде богат на такава (табл. X, фиг. 1). В средата се забелязва зачатъкът на индивида, представляващ една група дребни, еднакви по големина и сбито разположени клетки, свободни от резервни включения. Мускулни клетки, респ. мускулни влакна, не се забелязват нито в младите, нито в развитите зимни пъпки.

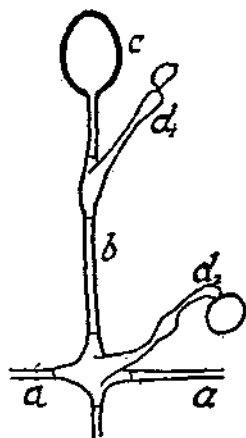
На микротомни прерези се наблюдава следното: под поруса се намира зачатък на бъдещия индивид, представляващ група дребни клетки, лишени напълно от каквито и да е резервни материали. Дължината на тези клетки достига до 25 μ , а широчината им — до 4 μ . Ядрата им са относително едри и достигат до 2 μ . В останалата си част хибернакулумът е зает от едри кълбести клетки, изпълнени до такава степен с резервни материали, че не могат да се видят нито ядрата им, нито пък каквито и да било други структури в тях; даже и очертанията на тези клетки не могат да се забележат. Под хитиновата покривка не може да се установи никакъв епителий; вероятно и епителналните клетки се изпълват с резерви.

Въз основа на изнесените по-горе данни за развитието на зимните пъпки, както и за тяхната направа, те трябва да бъдат схванати като видоизменени стилини пъпки, включващи в себе си зачатък на една пъпка на индивид. В полза на това заключение гово-



Фиг. 8

a порусът на зимната пъпка, *b* същият в оптичен надлъжен пререз; *c* пререз през диафрагмата на зимната пъпка; *d* надлъжни вертикални прерези през покриващи зимни пъпки — последователни стадии.



Фиг. 9

Превръщане на вегетационния връх на едно столониялно разклонение в зимна пъпка (същата зимна пъпка е представена на микрофотографска снимка на фиг. 1, табл. IX).

ри и фактът, че понякога вегетационният връх на израсли столониялни разклонения се превръща в хибернакулум. Такъв един случай е представен на фиг. 9: столониялното разклонение *b* в началото е представлявало без съмнение една нормална столониялна пъпка с вегетационен връх и една пъпка на индивид; тя е била подобна на столониялна пъпка изобразена на текст. фиг. 7*b*. Пъпката на индивида се е развила и е дава индивида *d*, докато пък столонът е продължил развитието си и понататък, при което вегетационният му връх се е превърнал в хибернакулум.

Зимните пъпки започват да се образуват още през пролетта. Такива се развиват по 1—4 (обикновено 1—2) на стъпален мускулен сегмент. Не наблюдавах нито веджак развитие на зимни пъпки върху по горни мускулни сегменти на стълбчето.

При прорастването на зимните пъпки порусът им се отваря и от там се подава зачатъкът на индивида. Промените при растежа на този зачатък са напълно тождествени с онези, наблюдавани при развитието на една нормална пъпка, развита върху столон (текст. фиг. 8 *d—f*).

Развитият от една зимна пъпка индивид притежава двете съставни части — главичка и стълбче. В основата на стълбчето и непосредствено до зимната пъпка се диференцира твърде отрано стъпалният мускулен сегмент на стълбчето. Този сегмент е възправен върху изпълналата стена на зимната пъпка и е свързан чрез поруса с нейното съдържание (текст. фиг. 8*f*).

Твърде характерно за отбелязване е, че още през лятото или есента се намират покълнали зимни пъпки, т. е. преди презимуването, докато пък от друга страна не всички зимни пъпки, които са презимували, покълват през следващата пролет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

От гореизложеното може да се направи следното заключение. *Arthropodaria kovalevskii* презимува в две морфологично различни състояния: 1) специфичните, ясно диференцирани размножителни тела — зимните пъпки (хибернакулите); 2) изпълнените с резервни храни, слабо диференцирани части от кормуса — мускулните сегменти на стълбчетата.

Всички презимували стълбчета развиват главички, но не всички зимни пъпки развиват нови индивиди: известен процент от тях остават непоклнали до късна пролет. Изглежда, че някои от тях биват

използувани от кормуса само като депо на хранителни материали, които биват изразходвани за нуждите на стихийния регенерационен процес през пролетта. На всеки случай качествата на хибернакулите като специфични размножителни тела са безспорни.

По отношение *Urnatella* бе известно, че „In Anpassung an die Wechselvollen Lebensbedingungen im Süßwasser vermögen die einzelligen Stielglieder sogar erst nach einem Ruheperiode zu einem jungen neuen Stock aussprossen“ (Cori, 1936, S. 81). Дали тези сегменти на стълбчето при урнателлата не претърпяват никакви промени (напр., депониране на храна) — това остава и до сега все още неизяснено.

Специално за изследвания от мен вид *Arthropodaria kovalevskii* се знаеше, че презимуването се предхожда от декапитация. Моите изследвания показаха в допълнение на това, че презимуването се предхожда още и от натрупване на огромни количества резервни храна в слабодиференцирани части на кормуса и че се развиват специални размножителни тела — зимни пъпки, каквито до сега не бяха известни за камптозоите изобщо.

ИЗВОДИ

Преминаването на животните към сесилен начин на живот, осъществен при различни типове на животинския свят, е имало за резултат коренна промяна на тяхната организация. Една от най-важните последици в този случай е новопридобитата способност за вегетативно развитие чрез пъпкуване. Обикновено получените по този начин индивиди остават свързани помежду си във вид на кормуси (*Hydrozoa*, *Anthozoa*, *Kamptozoa*, *Bryozoa*, *Pterobranchia*, *Tunicata*).

Вегетативното развитие има крайно разнообразен облик при различните представители на сесилната фауна, благодарение на което се получават различни типове кормуси (дисковидни, топчести, разклонени и пр.), съответстващи на различните категории растителни тела.

Вегетативното развитие е винаги свързано с добре изразена регенерационна способност, благодарение на която откъснати части от кормуса продължават развитието си и понататък, като дават началото на нов кормус. В някои случаи откъсването на части от кормуса е нормално явление, което протича при естествени условия и служи за размножение; това се наблюдава напр. при *Urnatella* (*Kamptozoa*) и *Zoobothryon* (*Bryozoa*).

При множество сесилни животни кормусът развива по чисто вегетативен път специални многоклетъчни размножителни тела, които в зависимост от направата си биват наричани с различни имена: гемули (морски и сладководни гъби), размножителни пъпки (гъби), латерални пъпки (хидрозои, сцифозои), фрустули (хидрозои), лацерати (антозои), подоцисти (хидрозои, сцифозои), хибернакули (бриозои, птеробранхии), статобласти (бриозои) и трайни пъпки (туникати).

В болшинството случаи тези вегетативни размножителни тела са много богати на резервни храни (гемулите при морските и сладководните гъби, подоцистите при хидрозоите, хибернакулите при бриозите и птеробранхиите, статобластите при бриозоите и трайните пъпки при туникатите).

За забелязване е, че специалните вегетативни размножителни тела с белезите на цисти (дебела предпазна обвивка!) се развиват предимно при сладководни или бракични животни; такива са напр. гемулите на сладководните гъби, подоцистите на бракичния хидрозоен род *Ostroumovia*, хибернакулите на бракичните и сладководни бриозои-ктеностомиди и статобластите на сладководните бриозои. Това явление е лесно обяснимо екологически и намира своя аналог в съществуването на цисти и трайни („зимни“) яйца при сладководните представители на различни класове от животинския свят: флагелати, ризоподи, инфузории, хидри, рабдоцели, нематоди, ротатории, гастротрихи, олигохети, бранхиоподи, копеподи, остракоди, тардигради и насекоми. При морските животни цистоподобни вегетативни размножителни тела са известни само за някои сцифополипи, обитаващи крайбрежните води на моретата, и то в такива ширини от земното кълбо, в които настъпват периодически неблагоприятни условия, (Hadzi, стр. 59).

Обитанието на полусолени и даже напълно опресняващи се води е дало много силен печат на организацията на артроподарията, което намира израз в следните нейни твърде характерни белези: 1) развиване на специални вегетативни размножителни тела с характера на цисти (хибернакули, зимни пъпки) и 2) превръщане на слабодиференцирани части от кормуса във вместилища на резервни храни (един вид „грудки“), които играят тождествена екологична роля с тази на хибернакулите.

Чрез установяване на зимни пъпки при артроподарията пораства броят на онези видове бракични животни, които са произлезли от морски прародители и, нагаждайки се към живот в полусолени крайморски басейни, са придобили един белег, характерен за сладководните животни — именно, развитието на трайни стадини.

EIGENTÜMLICHKEITEN IN DEM BAU UND DER ORGANISATION VON ARTHROPODARIA KOVALEVSKII NASONOV IN ZUSAMMENHANG MIT IHRER ÜBERWINTERUNG

von A. Valkanov, Stalin

ZUSAMMENFASSUNG

Arthropodaria kovailevskii kommt in den Brackwässern des Schwarzen Meeres und des Bosporus vor. Bei uns habe ich sie bisher an fünf Fundorten gefunden.

Nach Nasonov überwintert sie in dekapitiertem Zustand, was ich bestätigen konnte. Ausserdem konnte ich feststellen, dass die rätselhaften von Nasonov gesehenen Gebilde mit „zitronenförmiger Gestalt“ wahre Winterknospen darstellen.

Nach einer kurzen Beschreibung der Morphologie der Kormen betrachte ich in aller Kürze die Histologie des Tieres und zwar die des Stolo und des Stielchens. Ich konnte nur eine Art Mesenchymzellen finden, die aber ganz verschiedene Formen aufweisen können (Textfig. 2). Ausserdem fand ich in der Basis des Sockels eine zweite Art Mesenchymzellen. Sie sind etwas grösser und besitzen kubische Form (Taf. IX, Fig. 2; Indiferente Zellen?). Während des Sommers häufen sich in grosser Menge Reservestoffe in dem Plasma der Mesenchymzellen, und zwar am meisten in den Mesenchymzellen des Sockels (Taf. IX, Fig. 3 u. 4; Taf. IX, Fig. 3), der dadurch an Volumen zunimmt; manchmal übertrifft er bis 25 mal die restlichen Muskelsegmente (Textfig. 3 u. 5; Taf. XI, Fig. 4 u. 5).

Nach der Dekapitation bewahren die Stielchen noch eine Zeitlang ihre Beweglichkeit, welche sie während des Winters vollkommen verlieren um sie knapp vor der Köpfchenregeneration zu erneuern.

Die Dekapitation wird durch eine Nekrose des Köpfchens eingeleitet, die auch das Stielchen angreift und sich basalwärts fortpflanzt. Auf diese Weise gelangt die Nekrose (das „Absterben“) bis zu einem schon vorhandenen Diaphragma (Textfig. 4 a), oder aber ein solches wird von neuem gebildet und zwar dicht unter einem abgestorbenen Muskelsegment (Textfig. 4 b).

Die Regeneration der Köpfchen vollzieht sich auf Kosten der in dem Sockel aufgespeicherten Reservestoffe (Taf. XI, Fig. 2, 4, 5).

Die Winterknospen werden als normale Stolonialknospen angelegt; bald aber wird ihr Längswachstum unterbrochen und sie gewinnen eine nahezu halbkugelige Form (Textfig. 7 a, c—e; Taf. X, Fig. 4; Taf. XII, Fig. 3), in welchem Zustand sie durch ein kurzes Stielchen mit

dem entsprechenden Sockel verbunden sind (Textfig. 6, 7, 9; Taf. X, Fig. 4). Sie sind schon von Anfang an dicht mit Mesenchymzellen ausgefüllt (Taf. IX, Fig. 1). Manche davon besitzen die Fähigkeit Reservestoffe in grosser Menge aufzuspeichern, sodass die reifen Winterknospen mit Reservestoffen dicht gepackt sind (Taf. XII, Fig. 1, 2). Der Keim der Winterknospen besteht aus kleinen reservestofffreien Zellen und befindet sich unter der Oberfläche in der Mitte der vorgewölbten Oberseite (Textfig. 7 e; Taf. XII, Fig. 1).

Die Winterknospen (Textfig. 6; Taf. VIII, Fig. 3, 4, 7) sind von zwei Hüllen umgeben; eine äussere (2 μ dick) und eine innere (bis 12 μ dick). Die innere Hülle besitzt eine kreisrunde Öffnung um den Keim herum, während die äussere Hülle darüber etwas vorgewölbt ist (Textfig. 7 e, 8 b; Taf. XII, Fig. 2). Die äussere Hülle hängt mit dem Hitinüberzug des Stolo zusammen, während die innere Hülle eine Neubildung darstellt.

Das Herauswachsen des Keimes, resp. die Ausbildung des Stielchens und des Kelches, stimmt vollkommen mit der Ausbildung eines normalen Individuums überein (Textfig. 8 d — f).

Durch die Feststellung von Winterknospen bei *Arthropodaria kova'evskii* vermehrt sich die Zahl jener zu dem „Meerestypen“ gehörenden Brackwassertiere, die, an das Leben in den Strandgewässern sich anpassend, ein neues Merkmal — charakteristisch für manche Süsswassertiere — errungen haben, nämlich die Bildung von Dauerstadien. Diese Tiere sind: die Hydrozoengattung *Ostroumovia* mit ihren Podocysten und die Brackwasserctenostomiden (*Victorella*, *Bowerbankia* und *Potsiella*) mit ihren Hibernakeln. In allen diesen Fällen handelt es sich um Dauerstadien, die rein vegetativ und zwar auf dieselbe Weise ausgebildet werden, nämlich durch Modifizierung junger Knospen.

ЛИТЕРАТУРЕН УКАЗАТЕЛ

LITERATURVERZEICHNIS

1. Вълканов, А. (1936): Бележки върху нашите бракични води, II. Год. Соф. Унив., т. 32.
2. — (1950): Автотропизъм при животните. Тр. М. Б. Станция, 16.
3. Зернов, С. А. (1812): К вопросу объ изученіи жизни Черного моря. Зап. Импер. Акад. Н., 32.
4. Насонов, Н. (1926): *Arthropodaria kovalevskii* (Entoprokta). Тр. Особ. зоол. лабор. и Севастоп. биол. ст. Ак. Н., сер. II, № 5.
5. Остроумов, А. (1896): Отчет о драгировках и планктонных уловах экспедиции „Селяника“. Изв. Акад. Н., V.
6. Cori, C. (1929): Kamptozoa. Kükenthal's Handbuch der Zoologie, 2.
— (1930): Kamptozoa. Grimpe's Tierwelt der Nord- und Ostsee, IV.
— (1936): Kamptozoa. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. 4.
7. Korschelt, E. u. K. Helder (1936): Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere, Jena.
8. Nasonov, N. (1926): Sur l'hivernage de l'*Arthropodaria kovalevskii* Nas. et *Balanus improvisus* dans l'eau douce C. R. Ac. Sci. URSS, 1926.
9. Hadzi, J. (1912): Über die Podocysten der Scyphopolypen. Biol. Centralbl., 32.

Обяснение на таблиците

Tafelerklärung

Таблица VIII.

- Фиг. 1 и 2. Две последователни стадии на развитие на първия индивид. 210×1 .
Фиг. 3 и 4. Зимни пъпки, гледани от към изпъкналата страна. 200×1 .
Фиг. 5 и 6. Млади кормуса. 37×1 .
Фиг. 7. Зимна пъпка. 150×1 .

Таблица IX.

- Фиг. 1. Напълно израсла зимна пъпка, но още не покрита с дебела хитинова обвивка и свободна от резервни храни. 350×1 .
Фиг. 2. Вертикален пререз през един стъпален мускулен сегмент. В основата му една редица интерстициални (?) клетки. 530×1 .
Фиг. 3. Вертикален пререз през стъпален мускулен сегмент. Мезенхимните клетки натоварени с множество резервни храни. 530×1 .
Фиг. 4. Вертикален пререз през мускулен сегмент на стълбче. Мезенхимните клетки натоварени с множество резервни храни. В дясно се виждат мускулните клетки и тяхните ядра. 530×1 .

Таблица X.

- Фиг. 1. Надлъжен пререз на вегетативен връх. Мезенхимните клетки са дребни и относително малко на брой; те съдържат резервни храни. Мощно развитата пиктестна материя съдържа изолирани капчици резервни храни. 520×1 .
Фиг. 2. Надлъжен пререз на стъпален мускулен сегмент. Мезенхимните клетки имат вретенообразна форма и са лишени от резервни материали. 520×1 .
Фиг. 3. Тотален препарат на жив стъпален мускулен сегмент. Мезенхимните клетки са преизпълнени с резервни храни. 294×1 .
Фиг. 4. Зимна пъпка, снета заедно със стъпалния мускулен сегмент, от който се е развила. 245×1 .

Таблица XI.

- Фиг. 1. Столбичаен вегетативен връх с три млади индивида. Опази част от столона, която е прилепена към субстрата, е обкръжена от дегритус. 134×1 .
Фиг. 2. Върхът на декапитирано стълбче при започваща регенерация на главичката. 294×1 .
Фиг. 3. Междумускулен сегмент на стълбче. Мезенхимните клетки имат удължено вретеновидна форма. 570×1 .
Фиг. 4. Декапитирано стълбче в момент на започваща регенерация. Стъпалният мускулен сегмент натоварен с много голямо количество резервна храна и поради това силно уголемен. 62×1 .
Фиг. 5. Същото като фиг. 4. 85×1 .

Таблица XII.

- Фиг. 1. Вертикален пререз на една зимна пъпка през нейния зачатък. Вътрешността изпълнена с резервни храни. 770×1 .
Фиг. 2. Вертикален пререз през зачатъка на една зимна пъпка. 1040×1 .
Фиг. 3. Млада зимна пъпка. 200×1 .

ИЗСЛЕДВАНИЯ ВЪРХУ *CERCOPAGIS PENGOL* (OSTR.) (Clodocera, Polyphemidae)

от А. Вълканов

Директор на Морската биологична станция, гр. Сталин

с 14 фигури в текста и 4 таблица (XIII—XVI)

Неонила Пенго откри в 1879 г. в Азовско море една кладопера от сем. Polyphemidae, която отнесе към рода *Bythotrephes* (B. sp.). Не много след това Остроумов, който намери същия този вид пак там, го нарече в чест на откривателя *Bythotrephes pengoi*. Все по това време бележитият карпидолог Sars (1897) при своите изследвания върху каспийските кладоцери, събрали през време на каспийските експедиции, сравни един от видовете на създадения от него род *Cercopagis* — именно *C. tenella* — с описаната от Пенго форма (*Bythotrephes* sp.), изтъквайки голямата прилика, която съществува между тях (стр. 21). В една по-късна своя работа Sars (1902) отнесе описаната от Пенго форма към рода *Cercopagis* и я нарече — без да познава работата на Остроумов — *Cercopagis peonilae*, като даде и доста подробна характеристика за нея (стр. 36). Към този род, от който Sars описа 6 нови вида, беше отнесен от него и описания още от Гримм (вып. II, тетрадь 2, стр. 18) вид *Bythotrephes socialis*.

В своето разпространение родът *Cercopagis* е ограничен почти само в Каспийско море. Единствено изключение прави видът *C. pengoi*, който се среща и в басейна на Черно море (Азовско море и някои езера и лимани), както и в самото Аралско море.

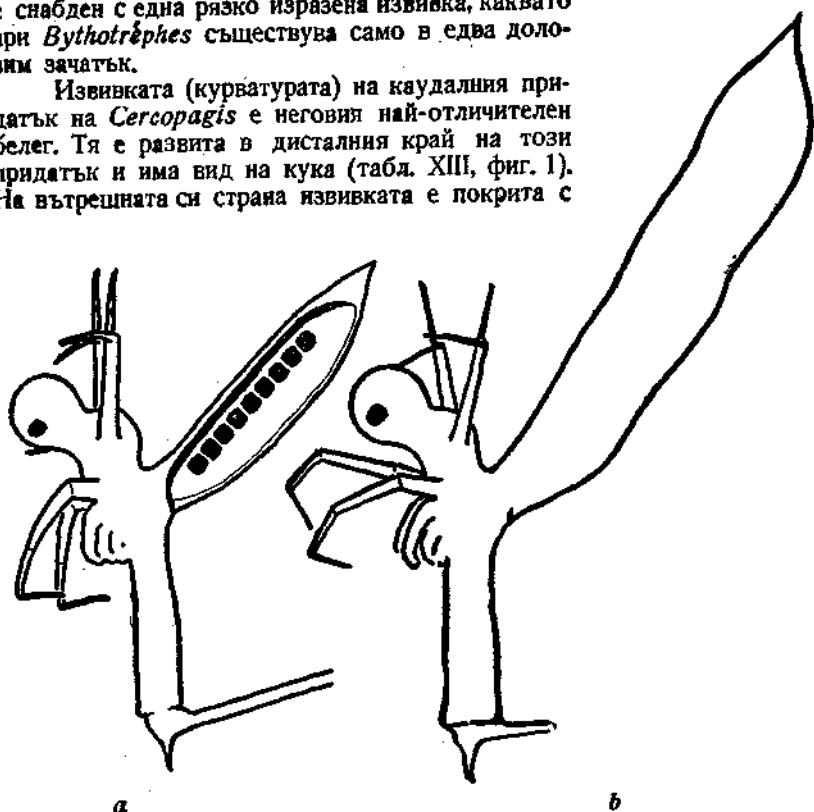
Познанията ни за морфологията и биологията на рода *Cercopagis* са все още твърде оскъдни и се базират почти изключително на описанията на Sars. Особено оскъдни са познанията ни относно т. н. „колониите“ при този род, за които съществуват съвършено откъслечни данни, и то изключително в старата руска литература.

При своите изследвания върху бръчкината на фауна открих през октомври 1935 г. в планктона на Гебедженското езеро единични екземпляри от *Cercopagis pengoi*, които тогава поменах като *Bythotrephes* sp. (Вълканов, 1936, стр. 214). От тогава насам съм намирал често същия този вид в поменатото езеро и успях да събера обилен материал по него. Този материал ми позволи да направя някои наблюдения върху морфологията и биологията на вида, които излагам в настоящата работа. Аз се спирам главно на онези черти от биологията и морфологията на животното, които са недостатъчно изяснени — именно: направата на мътилната торбичка, развитието на двата вида яйца и прохода и същността на „колониите“.

Родът *Cercopagis* има твърде много общи белези с рода *Bythotrephes*, с който първоначално бе съединен (Гримм, Пенго, Остроумов). Най-съществените отличия на *Cercopagis* от втория род са следните: мътилната торбичка е много силно удължена и даже заострена, (фиг. 1), докато при *Bythotrephes* тя е почти сферична; каудалният придатък при *Cercopagis* е 5 — 10 пъти по-дълъг от тялото (табл. XIII, фиг. 1), докато при *Bythotrephes* той не надвишава два пъти дължината на тялото; към дисталния си край каудалният придатък

е снабден с една рязко изразена извивка, каквато при *Bythotrephes* съществува само в едва доловим зачатък.

Извивката (курватурата) на каудалния придатък на *Cercopagis* е неговия най-отличителен белег. Тя е развита в дисталния край на този придатък и има вид на кука (табл. XIII, фиг. 1). На вътрешната си страна извивката е покрита с



Фиг. 1

Два женски партеногенетични индивида. 35X1

неголям брой (при *C. pengoi* около 10 — 15); остри конически зъби, обърнати назад, към средата на извивката (фиг. 2).

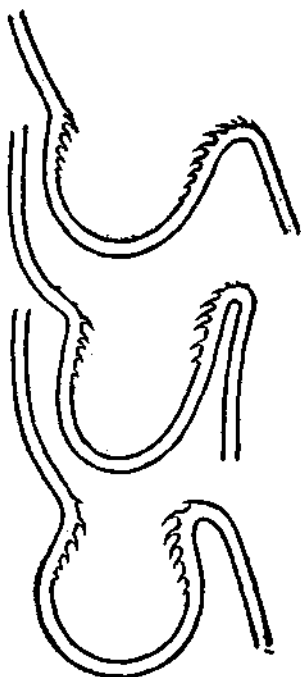
При *Bythotrephes cederstroemi* съществува също така известно изкривяване на каудалния придатък, и то при някои вариетети доста чувствително (напр. при var. *cederstroemi*), но далеч не така силно, както при *Cercopagis*. Освен това, за разлика от последния род, при *Bythotrephes* това изкривяване се намира към средата на каудалния придатък, който тук е относително много по-къс. Понататък, при *Bythotrephes*, в златата на изкривяването каудалният придатък не е покрит с къси и остри зъби, както е случая при *Cercopagis*, а със значително по-дребни и нежни бодначета, или по-право четинки, които тук са наведени не към средата на извивката, както е това при *Cercopagis*, а са насочени по-скоро към проксималния край на придатъка (гл. Lilljeborg, табл. 83, фиг. 1, 2, 3 и 6).

Не всякога курватурата на *Cercopagis pengoi* има гореописаната форма; като примери на своеобразно развита курватура могат да се посочат случаите, представени на фиг. 3 и 4. Във втория случай извивката представлява един възел, образуван още при зародишното развитие на индивида, когато каудалният придатък е бил много мек.

При събличането на животното хитиновата покривка на каудалния придатък не отпада, а остава като един вид калъф върху самия придатък. Към този калъф остават прикачени хитиновите покривки на двата анални бодила, които се намират в началото на каудалния придатък (табл. XIII, фиг. 1; фиг. 1 и 11). Ето защо след второто събличане върху каудалния придатък се намират три чифта бодли, разположени на известно разстояние един от друг; вторият и третият чифт представляват само хитинови покривки. Това явление се наблюдава и при *Bythotrephes*.

Коудалният придатък на *Cercopagis pengoi* достига на дължина до 8.5 мм, докато дължината на тялото не надвишава 1.6 мм. Той е разположен под ъгъл около 80-100° към задната част на тялото.

Поради голямата дължина на каудалния придатък подвижността на отделните животни е твърде затруднена, а маневрената им способност — малка. Въпреки много честите удари на антените (които



Фиг. 2

Курватири на каудални придатъци. 70×1

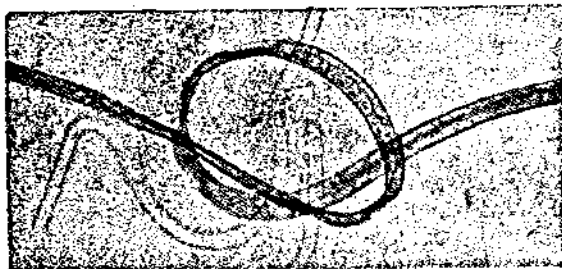


Своеобразно развита курватура на каудален придатък. 85×1

тук далеч не са малки)—7—9 пъти в секунда—единичните животни успяват да изминат за същия този период време едва $\frac{1}{2}$ см.

Единичните животни се движат в посока перпендикулярна на тялото и почти съвпадаща с остта на каудалния придатък. Това навежда на мисълта, че този придатък ще да играе ролята на своего рода кормило. От друга страна обаче екземпляри с отрязани каудални придатъци запазват почти непроменена посоката на движение. Този факт показва, че посоката на движението се определя на първо място от характера на действието на самите антени.

Wagler разглежда каудалния придатък на *Bythotrephes* като „Schwebeanpassung“. Това схващане не изглежда да е доказано. Колкото се отнася до *Cercopagis*, то изобщо изглежда неприложимо,



Фиг. 4

Съсбразно развита криватура на каудален
придатък 85×1

Освен чрез ритмични удари на антените, церкопагисът се движи понякога и чрез енергични и много бързи контракции на тялото. Това движение е твърде неправилно и към него животните прибегват рядко — напр., когато са раздразнени.

Посредством дългия си и сложно развита каудален придатък

отделните индивиди могат да се скопчват в „колонии“. Такива до сега бяха установени само при един вид от всичките 7 вида от този род — именно, при *C. socialis* (Grimm). Гримм дава следното описание на колонияните на този вид: „.... на тех же глубинах добыты драгой крайне интересны ракообразныя *Bythotrephes socialis* п. ср., встречающиеся в громадном количестве экземпляров, в виде комкообразных колоний, состоящих из сотен и тысяч экземпляров. Они характерны тем, что имеют хвост, в 11 раз превышающий длину самого тела (1 мм), изогнутый перед свободным своим концом в виде высокой дуги (см. табл. IX), при основании которой находятся шипы; этой дугой они обхватывают друг друга и таким образом связаны в большие колонии, что очевидно, представляет для них известную выгоду“ (стр. 18).

Според Sars, който е изследвал същия вид, колонияните се образуват при случайното срещане на индивидите, при което те се скопчват посредством кукестите си каудални придатъци (Sars, 1897, стр. 12, 13).

„Колонияните“ на изследвания от мен вид (фиг. 5; табл. XIII, фиг. 1) не се отличават от тези на *Cercopagis socialis*, което се дължи, вероятно, на тождеството в устройството на каудалните придатъци на двата вида. Поради това дясловените от мен данни относно произхода и същността на „колонияните“ на *C. pengoi* можем да съпоставим и сравним с данните на горните автори досежно *C. socialis* и понататък да се опитаме да извлечем една по-цялостна представа за „колонияните“ на рода *Cercopagis* изобщо.

Не всички индивиди от дадена популация са скопчени помежду си в „колонии“; известна част от тях остават и водят самостоеен живот. В една „колония“ участвуват различен брой индивиди и при това от различна възраст. Във взаимното разположение на индивидите един към друг в една „колония“, както и в разположението на индивидите към цялото, не съществува никаква закономерност. Самите „колонии“ имат твърде неправилен вид и форма (гл. фиг. 5; табл. XIV, фиг. 1; табл. XV, фиг. 3 и 4).

Индивидите на „колониата“ са така здраво скопчени един с друг, че отделянето им е невъзможно. Това се дължи на сложното, макар и твърде безразборно преплитане на каудалните им придатъци, специално въоръжени каточели за тази цел със силно извита и покрита със зъби курватура, която образува един истински „орган за задържане“ (фиг. 2 и 3).

Трайността на веднаж зародената „колония“ се обуславя от обстоятелството, че при събличането на индивидите хитиновата покривка на каудалния им придатък не отпада, а остава на него, като един вид „калъф“. Поради това, веднаж вкопчени един с друг, индивидите на дадена „колония“ остават до смъртта си нейни членове.

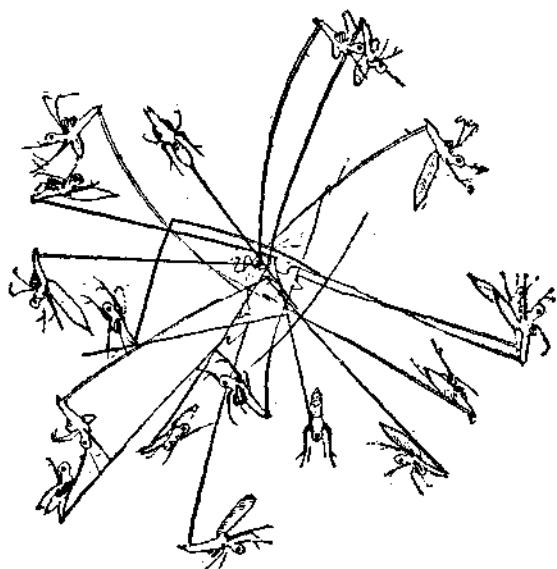
Нашият образ 2. на табл. XIV дава идея за това, каква сложна мрежа представляват сплетените каудални придатъци на една „колония“. Тя прави понататък понятието защо е невъзможно да бъде измъкнат неповреден един индивид из общата маса индивиди на „колониата“: при опит в туй отношение каудалният придатък винаги се откъсва или пречупва.

За разлика от „колониите“ на насекомите, птиците и пр., при които индивидуалитетът е напълно запазен, както и за разлика от кормусите на хидрозоите, бризоите и др., при които съществува интимна телесна връзка между отделните индивиди, ние ще наречем странните „колонии“ на *Cercopagis* агрегати.

Според *Sars* агрегатите при *Cercopagis* се образуват — както видяхме това по-горе — при случайното срещане на свободно плуващите във водата индивиди. Че наистина *случайната среща* тук играе известна роля, показва честата находка на чужди тела в агрегатите на *C. pengoi* (табл. XV, фиг. 3 и 4) — най-често различни растителни влакна, водорасли, екзувии от пупи на хирономус и др.

Мен се удаде да наблюдавам под микроскопа следния момент от зараждането на един агрегат: поставих в часовниково стъкло женски индивид, носещ в мътилната си торбичка няколко напълно развити зародиши. След като малките излезнаха от утеруса на майката, при несръчните си движения те се преплетоха по такъв начин чрез меките си каудални придатъци в твърдия каудален придатък на майката, че се получи един малък агрегат. Твърде вероятно е, щото този начин на скопчване на младите индивиди с каудалния придатък на майката, респ. с най-близкия предмет, да играе ръководеща роля ако не при зараждането на агрегатите, то поне при техния растеж. Затова ще да благоприятствува веднаж създадената мрежа от каудални придатъци на голям брой от излюпващите се млади индивиди. Естествено, това вплитане на новоизлюпващите се индивиди в общия агрегат не може да се смята като облигатно за всички тях: известен брой могат да отпаднат от агрегата и да водят самостоятелен живот. Още по-голяма е вероятността за разсейването на новоизлюпените индивиди, родени от солитерни майки.

Макар и сглобени най-безпорядъчно и макар да не съществува никаква връзка между отделните индивиди, агрегатите на церкопагиса се държат при движението си като едно цяло. Поставен



Фиг. 5
Малък агрегат. 6×1

напр. в съд с вода и срещу прозорец, агрегатът се придвижва към източника на осветлението, въртейки се подобно на „колониата“ на *Conochilus* или тази на *Volvox* с други думи агрегатът показва положителен фототаксис; какъвто показват и единичните индивиди. От този факт би могло да бъде изведено заключението, че отделните индивиди на агрегата действуват координирано помежду си. В същност координацията в този случай представлява общата резултантна на напълно автономните движения на отделните индивиди и се обуславя от едностранното въздействие на дразнителя (светлината) върху последните, какъвто е случаят напр. при фототропичните движения на волвокса, конохилуса и др. „колониални“ организми.

Способността на агрегатите да се движат активно в дадено направление се доказва и от следния факт: поставените в съд с вода агрегати вследствие раздразнението падат първоначално на дъното, но впоследствие се издигат нагоре. Също така и в тяхната естествена среда — водната маса на езерото — те се носят във всички дълбочини, без да съществуват никакви течения, които да ги движат.

Бизарните агрегати на *Cercopagis pengoi* нямат аналог в животинското царство и само отчасти наподобяват „колониите“ на *Conochilus* (*Rotatoria*), както и странните групи на плъха (*Mus rattus*), известни под името „пълши цар“ („Ratenkönig“, гл. Brehm, Säugetiere, т. II, стр. 348). Характерно в случая е *Cercopagis* е не-

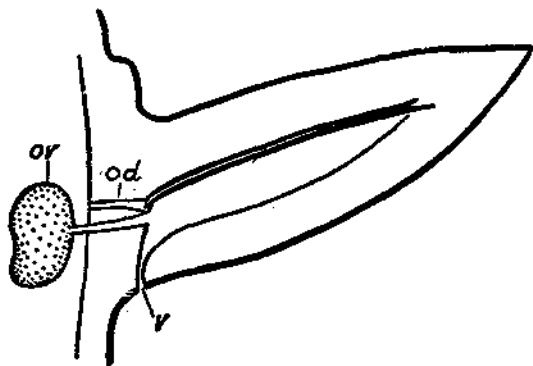
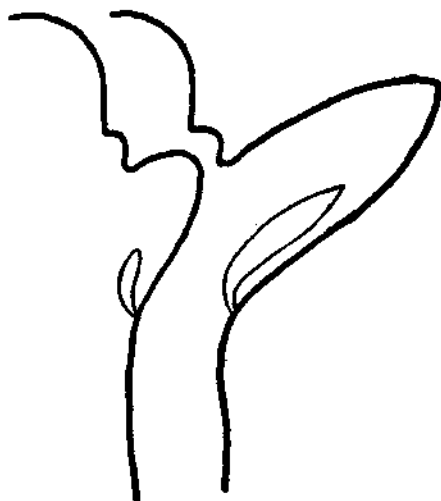
задължителното сплитане на индивидите в една обща група, в един агрегат. Какво е биологическото значение на агрегатите в този случай, това остава засега неизяснено.

Вторият белег, по който церкопагисът се различава твърде чувствително от битотрефеса, е мътилната торбичка: докато при битотрефеса торбичката е почти сферична, тук тя е удължена и даже заострена. В следващите редове ще разгледаме нейното развитие, направа и функция.

При сем. *Polyphemidae* мътилната торбичка има твърде различно устройство от това на торбичката при останалите семейства на клодоцери: тя тук не е развита като една широкоосноваваща се с външността празнина, затворена под една ясно развита кожна дупликатура, както е случаят при останалите клодоцери; а представлява един много сложен устроен орган, в който яйцата намират не само подслон, но и се подхранват до окончателното развитие на зародишите. В същност кожна дупликатура и тук бива заложена, но развитието ѝ понататък взема ход, различен от онзи при останалите семейства, и в резултат се получава един специален орган с функциите на същински утерус.

Фиг. 6

Две стадии от развитието на мътилната торбичка. 60X1



Фиг. 7

Схематичен образ на мътилна торбичка, с утерус, вагина (v), овидукти (od) и овари (ov).

Развитието на мътилната торбичка при *C. pengol* започва с издуването на телесната стена в съответната област. Едновременно с това в задната част на подутостта хиподермисът образува чрез инвагинация една сравнително малка торбичка, която, нараствайки, постепенно прониква с върха си в лумена на подутостта. Тази торбичка се превръща в утерус (фиг. 6 и 7).

Развитият по такъв начин утерус бива мит от всички страни от кръвта, от която изсмуква хранителни сокове и ги предава по-нататък на растящите зародиши. А че зародишите действително се подхранват от утеруса — нещо, което не се наблюдава при останалите семейства от кладоцерите — това се доказва от следния факт: докато току-що снесените яйца имат диаметър все на все 60 μ , то развитият зародиш в съзнато състояние има дължина до 620 μ (фиг. 8; табл. IV, фиг. 1 и 2), т. е. обемът на зародиша надвишава многократно обема на яйцето.

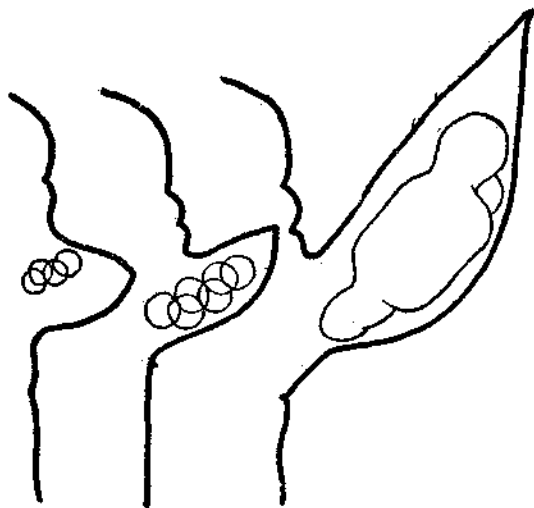
Във връзка с обособяването на утерус и изхранването на зародиша стои липсата на резервни храни в яйцата: последните са алецитални и с твърде малки размери.

Това качество на яйцата определя типа на тяхната сегментация: така, докато при другите кладоцери, които имат яйца богати на жълтък, сегментацията е суперфициална, тук — както и при останалите полифемиди — тя е тотална и адекватна.

Предната (при морфологическото положение на тялото) или горната (при физиологическото положение) стена на утеруса е съставена от едри железисти клетки; тя представлява неговата плацентарна част. Задната, респ. долната, стена на утеруса е съвършено тънка и очевидно лишена от железиста функция (фиг. 9).

Още преди окончателното развитие на утеруса се появяват отстрани двата му овидукта във вид на тънки прави каналчета, които го свързват направо с оварите (фиг. 7). Напълно развитият утерус притежава следователно три канала: два овидукта и вагина. Вагината се вижда винаги много ясно, даже и при недоразвити утеруси, докато овидуктите се виждат ясно само при напълно развити утеруси и най-вече при утеруси на женски, които развиват зимни яйца.

Цялата мътилна торбичка, включително сложноразвитият утерус, се обменя при всяко събличане на животното. След първото събличане, както и след второто такова, се развива наново мътилна торбичка по гореописания начин.



Фиг. 8.

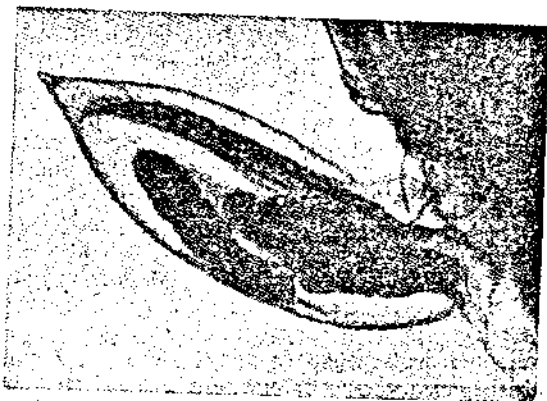
Три последователни стади от развитието на мътилната торбичка и яйцата. 60 $\times$ 1

И наистина, в материалите ми често се срещат партеногенетични женски от трите възрастни групи¹⁾ с мътилни торбички в различни стадии на развитие — от началния до последния.

Снасянето на партеногенетичните яйца става в началото на развитието на мътилната торбичка, а паралелно с развитието на зародишите се доразвива и самата торбичка. Техният брой достига до десет. Всички партеногенетични яйца биват снасяни едновременно, поради което в дадена мътилна торбичка се съдържат зародиши от една и съща възраст. В противовес на това зимните яйца биват снасяни в мътилната торбичка едва когато последната достигне известен минимални размери, не много по-малки от максималните такива.

Вагината представлява един съвършено тесен канал, което поражда въпроса дали изобщо тя е в състояние да се разшири, за да изхвърли тъй наедредите зародиши навън. Ако вземем под съображение един друг много възък факт — именно обновлението на мътилната торбичка след всяко събличане на женската — то би трябвало да заключим, че и тук, както и при битотрефеса, „раждането“ на малките е съпроводено с разпадане на мътилната торбичка (гл. Wagler, стр. 382). В такъв случай трябва да приемем, че при партеногенетичните женски вагината не представлява друго, освен един рудиментарен орган, лишен напълно от функция.

Тук ще засегнем накратко въпроса за външната форма на мътилната торбичка, която се използва от Sars твърде нашироко като основен систематичен белег. Формата и очертанията на мътилната торбичка зависят от типа на съдържащите се в нея яйца (зимни или субитанни), както и от броя, респ. стадия на зародишите. Особено очебийна е разликата между торбичките на гамогенетичните и партеногенетичните индивиди и тя проличава още при първите фази на развитието им: при гамогенетичните женски торбичката още в началото на развитието си е заострена, докато пък при партеногенетичните тя в началото е заоблена и едва впоследствие се заостря (ср. фиг. 1 а, б — 9, 13, 14; табл. XIII, фиг. 2; табл. XVI, фиг. 1 — 3). От



Фиг. 9.

Мътилна торбичка с 4 зародиша. Тънната ивица над зародишите представлява плацентарната част на утеруса. 70×1

¹⁾ възрастните групи се разпознават по броя на двойките анални бодли.

друга страна при партеногенетичните индивиди — в зависимост от броя и стадия на зародишите — мътилната торбичка бива ту по-дълга — ту по-къса, ту по-тясна — ту по-широка.

Паралелно с развитието на зародишите расте и мътилната торбичка. В зависимост от броя на зародишите и тяхния стадий на развитие, дължината на мътилната торбичка може да достигне до 2.3 мм, при дължина на тялото не надвишаваща 1.6 мм. На фиг. 1 б е представен един екземпляр с мътилна торбичка, изпълнена с почти напълно развити зародиши. Нейната дължина е 2.3 мм, а общата ѝ маса надвишава няколко пъти масата на тялото.

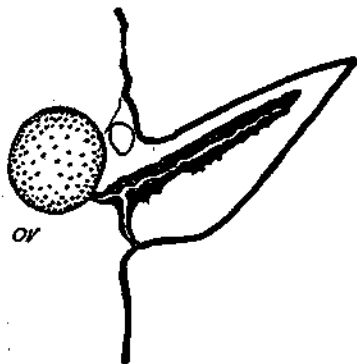
До тук ние засегнахме най-съществените белези на вида, които можем да разглеждаме и като най-съществени белези на целия род *Cercopagis*. В останалото белезите на изследвания от мен вид — а именно: начленение на тялото, антени, челюсти, гръдни крайници, око (вентрална и фронтална негова част) се припокриват с белезите на рода *Bythotrephes*.

В Гебедженското езеро *Cercopagis pengoi* има моноциклично развитие (както изобщо почти всички полифемиди; гл. Wagler стр. 374). Появява се през пролетта — април и май, а изчезва през есента — септември и октомври. По изключение през последните две лета цикълът приключи още през средата на август. Цикълът завършва с развитието на зимни яйца; последният процес обаче може да започне още през края на пролетта (юни).

Гамогенетичните женски се отличават на пръв поглед по масивния си овариум (фиг. 10). Зреещите зимни яйца се изпълват с резервни храни във вид на капчици още докато са в овария. Снесените в утеруса зимни яйца вземат още в началото сферична форма и се покриват с много дебела хитинова покривка (измерена дебелина 18 μ). В тях не се забелязва никаква следа от сегментация.

Обвивката на яйцето е разделена на две нееднакви половини. От вътрешната ѝ страна и на границата между двете ѝ половини се намира един силно вдаден навътре ръб, висок около 7—8 μ , който се врязва в плазмата на яйцето. В случая се касае вероятно до някакъв специален механизъм за разтваряне, разпукване на иначе твърде дебелата яйчна обвивка (табл. XV, фиг. 1).

Напълно зрялото яйце се обвива с един дебел пласт пихтиесто вещество, което се излъчва от стените на утеруса. След това то се обвива с още една допълнителна тънка хитинова ципица (табл. XIII, фиг. 2; табл. XV, фиг. 2). В този случай, следователно, утерусът изпълнява функция доста различна от онази, която изпълнява



Фиг. 10

Схематичен образ на утерус на една гамогенетична женска.

утерусът на партеногенетичните женски.

Броят на зимните яйца в утеруса е винаги 1. Паралелно с дозряването на зимното яйце и развитието на обвивката му, в овария се развиват нови зимни яйца.

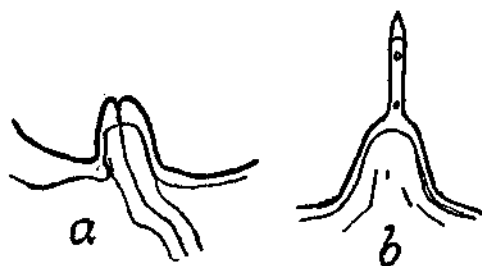
Изхвърлянето на зимните яйца от утеруса остана ненаблюдавано от мен. И в този случай обаче бихме могли да приемем, че изхвърлянето на яйцето ще да се съпътства от разпадането на мътилната торбичка. Указание за това аз съзирам във факта, че при гамогенетичните женски, както и при партеногенетичните такива, се срещат екземпляри от трите възрастни групи с мътилни торбички в стадия на зараждане и развитие.

Мъжки екземпляри бяха намерени в онези сборове, в които се съдържат гамогенетични женски. В тези сборове индивидите от двата пола са размесени равномерно и в отношение почти 1:1, и то както сред единичните индивиди, така и сред съединените в агрегати.

Мъжките са малко по-малки от женските и се отличават от тях на пръв поглед по по-голямата си глава и око (ср. фиг. 1 и 11, рисувани при едно и също увеличение; ср. също така фиг. 1 и 2 на табл. XIII). Освен това първата двойка гърдни крачка са отчасти по-къси, отколкото при женските индивиди. По останалите си белези мъжките напълно се схождат с женските. Нещо повече: те притежават зачатък на мътилна торбичка и даже такъв на същински утерус и по това твърде отблизко наподобяват млади женски индивиди или пък женски индивиди в период на обновление на мътилната торбичка (фиг. 11).



Фиг. 11
Мъжки индивид. u) утерус.
35×1



Фиг. 12

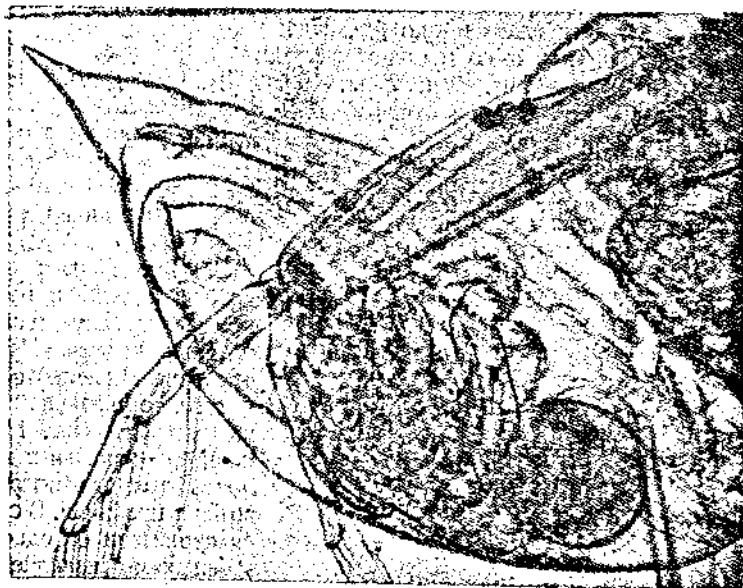
Генитални папили на мъжки индивид.
а) свито състояние. б) разпуснато
състояние. 200×1

Зад последната двойка гърдни крайници мъжките притежават една двойка генетални папили. Присъствието на последните е най-сигурното указание за пола на индивида (фиг. 11). Папилите са конични и големи почти колкото последните гърдни крайници. В средата са пронизани от едно ясно забележимо каналче (фиг. 12 а). В един случай наблюдавах папили с източен навън и заострен на краи

придатък (фиг. 12 б). Твърде вероятно е, този придатък да играе ролята на копулационен орган, който в спокойно състояние е вгънат навътре в папилата.

Въз основа на работата на Kuttner (1911) Wesenberg-Lund изтъква следната разлика в устройството на половата система между двата типа женски индивиди при *Polyphemidae* — партеногенетичните и гамогенетичните: мътилната торбичка притежава „bei den Sexualweibchen und nur bei diesen einen besonderen Spalt, eine Art Vagina, durch welche die Paarung vor sich geht“ (стр. 442). Към това твърдение сам Wesenberg-Lund се отнася с известна резервираност, която — поне по отношение на *Cercopagis* — е напълно оправдана, тъй като при този род утерусът и на партеногенетичните женски притежава „канал“, водещ към външността (т. е. вагина), но с тази разлика, че при тях този канал не функционира повече като вагина, а представлява един рудимент.

В уловите от различни години и различни сезони могат да се установят две категории партеногенетични женски индивиди, различаващи се по броя на зародишите в мътилната торбичка, а във връзка с това и по формата на самата мътилна торбичка. Така напр. в улова от IX. 45 г., в който липсват гамогенетични женски, мътилната торбичка съдържа средно 6 — 7 яйца или зародиши, като броят им достига в редки случаи и до 10. В улова от края на VI. 49 г., в който има значителен процент гамогенетични женски,

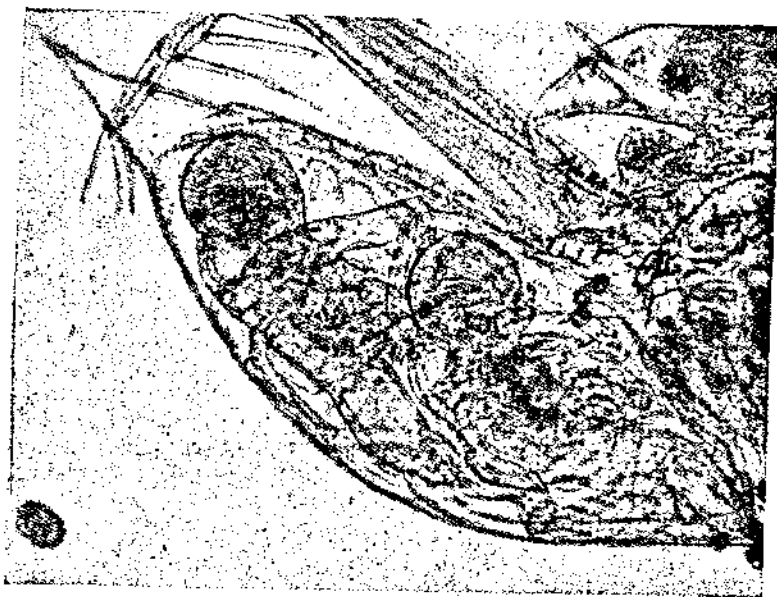


Фиг. 13

Мътилна торбичка с един зародиш. 126X1

мътната торбичка на болшинството партеногенетични женски съдържа по 6 и много рядко по 5 яйца (фиг. 2, табл. XV), или пък само по един зародиш (фиг. 13; фиг. 1, табл. XVI) и много по-рядко два такива (фиг. 14). Очевидно, при тези женски индивиди част от яйцата бива елиминирана (фиг. 8)¹⁾, но затова пък зародишът достига значително по-големи размери, отколкото в първия случай.

Като вземем предвид, че при сем. *Polyphemidae* съществуват два вида женски индивиди (Wesenberg-Lund; стр. 442) — едни, снасящи само субитанни яйца, и други, снасящи само гамогенетични яйца, можем да допустим, че женските индивиди от втория улов (VI. 49), носещи ограничен брой субитанни яйца и минимален брой зародиши, са майки, които продуцират гамогенетично поколение. Дали тези женски се раждат с това свое качество, или пък в течение на индивидуалния им живот настъпват някакви промени в организацията им, респ. функциите на овария им — това е въпрос, на който моя материал не може да даде ясен отговор. На всеки случай, като имаме предвид, че между женските с минимален брой зародиши



Фиг. 14
Мътна торбичка с два зародиша. 138×1

¹⁾ Подобно едно елиминиране на част от яйцата ще да съществува и при други представители на сем. *Polyphemidae*. Така напр. Lilljeborg посочва в монографията си за двата вида *Bythotrephes* (*B. longimanus longimanus*, *B. longimanus brevimanus* и *B. cederströmi robustus*), както и за един вид *Podon* (*P. intermedius*), че броят на яйцата е по-голям от този на зародишите.

са представени равномерно и трите възрастни групи (установени по броя на двойките бодли в основата на каудалния придатък), то можем да предположим, че този тип женски се раждат като такива, т. е. като женски, които продуцират само гамогенетично поколение.

Ако горното предположение за съществуването на два вида партеногенетични женски се окаже вярно, то тогава случаят с *Cercopagis pengoi* би намерил своя аналог в лицето на филоксерата, която притежава именно два вида партеногенетични женски: безкрили, продуциращи само партеногенетично поколение, и крилати, продуциращи гамогенетично поколение.

Географско разпространение

Този вид е най-широкоразпространения измежду всички представители на рода *Cercopagis*. Докато останалите видове са намирани до сега само в Каспийско море, този вид е намерен както в Аралско море, така и в Черно море. Неговото разпространение е както следва:

- 1) Азовско море (Н. Пенго, 1879).
- 2) Азовско море, на линията Белосарайская коса — Бердянск (Остроумов, 1892).
- 3) Бугскли лиман (А. Остроумов, 1897).
- 4) Каспийско море (G. O. Sars, 1902).
- 5) Каспийско море, северната част (Н. Чугунов, 1921).
- 6) Аралско море (А. Бенинг, 1935).
- 7) Гебедженско езеро (А. Вълканов, 1936).
- 8) Gârla, Toroncius a la pèche (M. Băcesco, 1937).

Положение в системата на кладоцерите

Cercopagis pengoi намира своето естествено място сред семейството Polyphemidae, показвайки много общи белези с рода *Bythotrephes*, от който произхожда. Произходът му се корени вероятно в недалечното минало и съвпада с обособяването на слабосоления Понтийски басейн. В последния са намерили убежище от една страна еврихалинни морски форми, а от друга — еврихалинни сладководни форми. Към последната категория се отнася част от полифемидите — едно семейство, така богато застъпено в рецентната понтийска фауна (чрез 6 рода, 23 вида и 14 вариетета).

Генетическата връзка между *Cercopagis* и *Bythotrephes* е несъмнена¹⁾. Доколко обаче е оправдано разграничаването на цели 7 вида от рода *Cercopagis* — това е един въпрос, на който бъдещето ще трябва да даде отговор.

¹⁾ Cnoped Wessenberg-Lund „die merkwürdigen Formen des Schwarzen Meeres, Kaspischen Meeres und des Aralsees“ произхождат от „marinen pelagischen Formen Podon und Evadne“ (стр. 470; гл. също стр. 468). Това гледище — поне що се касае до произхода на *Cercopagis* — е неоправдано.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER CERCOPAGIS PENGOL (OSTR.) (Cladocera — Polyphemidae)

von A. Valkanov, Stalin

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor beschreibt die ponto-kaspische Polyphemide *Cercopagis pengol*, die er in einem Strandsee am Schwarzen Meer (Gebedze-See, unweit von Stalin) fand (s. Taf. I)

Das charakteristischste Merkmal der Gattung *Cercopagis* ist sein Kaudalfortsatz, der distalwärts eine mit kräftigen Dornen ausgerüstete Kurvatur bildet (Fig. 2—4). Bei manchen Arten dient diese Kurvatur als ein Greiforgan, mittels welchem mehrere, bis zu einigen Tausenden Individuen sich aneinanderhacken (Fig. 5; Taf. XIV, Fig. 1). Dadurch entstehen sonderbare „Kolonien“, die der Autor Aggregate nennt und die ihr Analogon in den „Kolonien“ von *Conochilus* (Rotatoria), als auch in dem rätselhaften „Rattenkönig“ (s. Brehm, Bd. 5.) finden.

Ein nicht geringer Prozentsatz (ungefähr 10%) aller im Material sich enthaltenden Individuen waren einzeln, nicht aneinandergehängt. Das Aneinanderhacken beginnt unter natürlichen Bedingungen wahrscheinlich wie Sars für eine andere Art annimmt (1897, S. 12), ganz zufällig beim Zusammentreffen schwimmender Tiere. Ich habe das Anlegen eines jungen Aggregats unter dem Mikroskop beobachtet: Die aus dem Brutsack eines sich in einem Uhrgläschen befindenden Weibchens herausgeschwärmten jungen Individuen befestigten sich bald mittels ihren zarten und weichen Abdominalfortsätzen an dem starren Fortsatz ihrer Mutter.

Es scheint, daß das Anheften der soeben ausgeschlüpften jungen Tiere eine ausschlaggebende Rolle wenigstens beim Heranwachsen der einmal angelegten Aggregate, spielt.

Durch den so ausgebildeten Kaudalfortsatz unterscheidet sich die Gattung *Cercopagis* grundsätzlich von der naheverwandten Gattung *Bythotrephes*.

Wenn auch gänzlich ungeordnet zusammengefügt, verhältet sich das Aggregat von *Cercopagis* bei seiner Bewegung wie ein Ganzes; so z. B. bewegt es sich gegen die Lichtquelle unter gleichzeitiger Rotation.

Das zweite Merkmal, durch welches sich *Cercopagis* ziemlich augenfällig von *Bythotrephes* unterscheidet, ist das Brutsäckchen. Dasselbe ist hier sehr ausgezogen und sogar zugespitzt. Der Autor beschreibt ausführlich dessen Bau und Ausbildung. Das Brutsäckchen ist wie eine Anschwellung am Rücken angelegt. An der Basis des Brutsäckchens entsteht durch Invagination des Uterus, welcher allmählich weiter wächst und so fast den ganzen Inneraum des Brutsäckchens einnimmt. Der Kanal des Uterus spielt die Rolle der Vagina (Fig. 6—10). Vor der endgültigen Ausbildung des Uterus werden die zwei Ovidukten ausgebildet, die ihn direkt mit den Ovarien verbinden. Der auf diese Weise entwickelte Uterus wird von allen Seiten vom Blut umspült, von dem er die Nahrungssäfte saugt und durch sein drüsiges Epithelium an den sich entwickelnden Embryonen weiterleitet. Das vollständig entwickelte Embryo ist im Umfang 50—60 mal grösser im Vergleich zu der Grösse des frisch gelegten Eies.

Alle parthenogenetischen Eier, welche die Anzahl 9 erreichen können, werden gleichzeitig gelegt; aus diesem Grunde befinden sich auch die Embryonen immer in demselben Entwicklungsstadium. Es scheint, dass die Geburt des Nachwuchses von einem Zerfall des Brutsäckchens begleitet wird, welcher in die Zeit der Häutung des Tieres fällt: deshalb wird nach jeder Häutung das kompliziert entwickelte Brutsäckchen zusammen mit dem Uterus neu ausgebildet. Das äussere Aussehen des Brutsäckchens ist in Abhängigkeit vom Typus und Anzahl der Eier, sowie auch von dem Entwicklungsstadium der Embryonen, ziemlich veränderlich. Dieser Umstand gebietet Vorsicht bei der Anwendung des Brutsäckchens als systematisches Merkmal.

Cercopagis pengoi ist monozyklisch. Die gamogenetischen Weibchen fallen auf den ersten Blick durch ihren massiven Ovarien auf. Die Wintereier sind mit einer dicken Chitinmembran umgeben, über der sich von den Wänden des Uterus eine dicke Gallertschicht abscheidet. Die Chitinmembran ist in zwei ungleiche Hälften geteilt — eine Bau-eigentümlichkeit, die wahrscheinlich ihr Öffnen beim Heraustreten des Embryo erleichtert. (Taf. XIII, Fig. 2; Fig. 1 u. 2. Taf. XV). Der Uterus der gamogenetischen Weibchen enthält immer nur je ein Winterei.

Die männlichen Exemplare unterscheiden sich nicht wesentlich von den weiblichen. Sie besitzen ein Brutsäckchen und sogar den Keim eines Uterus (Fig. 12). Als sicherstes Unterscheidungsmerkmal sind die Genitalpapillen anzusehen. In einem Falle wurden Genitalpapillen mit ausgezogenen stiftförmigen Fortsätzen beobachtet (Fig. 12); wahrscheinlich handelte es sich in diesem Falle um spezielle Organe, die in die äusserst enge und ziemlich lange Vagina eindringen und die sich sonst in den Papillen eingezogen befinden.

In den Proben, welche nur parthenogenetische Weibchen enthalten, ist die Zahl der Embryonen verhältnismässig hoch — 6—9 (Fig. 1 b). In jenen Proben aber, welche gleichzeitig parthenogenetische und gamogenetische Weibchen als auch Männchen enthalten, ist die Zahl der von den parthenogenetischen Weibchen gelegten Eier kleiner und fast

konstant gleich 6, seltener 5 (Fig. 8; Fig. 2, Tafel XVI), während die Zahl der schon entwickelten Embryonen 1 und sehr selten 2 beträgt (Fig. 13 u. 14; Fig. 1, Taf. XVI).

Zweifellos, erfolgte im zweiten Falle auf eine noch unbekannte Art eine Elimination eines Teiles der Embryonen. Auf eine ähnliche Ungleichheit in der Anzahl der Embryonen und Zahl der gelegten Eier weist Lilljeborg für drei andere Polyphemiden hin (s. Fussnote auf S.).

Von diesen Tatsachen ausgehend und uns vor Augen haltend, dass bei den Polyphemiden sich die gamogenetischen Weibchen von den parthenogenetischen unterscheiden, können wir zur Schlussfolgerung kommen, dass bei *Cercopagis pengoi* wahrscheinlich zwei Arten parthenogenetischer weiblicher Individuen existieren: die eine produziert ausschliesslich parthenogenetische Weibchen, während die andere nur gamogenetischen Nachwuchs erzeugt.

Cercopagis pengoi hat folgende geographische Verbreitung: Kaspisches Meer, Aralsee, Asowsches Meer, Bug—Liman, Gärä (Donau — Delta), Gebedze—See.

ЛИТЕРАТУРЕН УКАЗАТЕЛ

LITERATURVERZEICHNIS

1. Бенинг, А. (1935): Материалы к составлению промысловой карты Аральского моря. Тр. Аральск. отд. Инст. рыбн. хоз., IV.
2. Вълканов, А. (1936): Бележки върху нашите бракични води, II. Год. Соф. Ун., т. 32.
3. Грими, О. (1876/77): Каспийское море и его фауна. Прил. к Тр. С. - Пет. общ. естествоизп.
4. Зернов, С. (1903): О животном планктоне Аральского моря по материалам собранным Л. С. Бергом в 1900 году. Научные резулт. Аральской экспед. II.
5. Остроумов, А. (1892): Отчет об участии в научной поездке по Азовскому морю на транспорте „Казбек“. Прил. к 69-му тому Зап. Имп. Ак. Н., № 6.
6. — (1897): О гидробиологических исследованиях в устьях южно-русских рек в 1896 году. Изв. Имп. Ак. Н., т. VI.
7. Чугунов, Н. (1921): К изучению планктона северной части Каспийского моря. Саратов.
8. Băcesco, M. (1940): Les Mysidaces des eaux roumaines (étude taxonomique, morphologique, bio-geographique et biologique). Ann. Sci. Univ. Jassi, 26.
9. Claus, C. (1877): Zur Kenntnis des Baues und der Organisation der Polyphemiden. Denkschr. mathem. - naturwiss. Cl. Kais. Akad. Wiss., Wien, 37.
10. Lilljeborg, W. (1900): Cladocera sueciae. Uppsala.
11. Rammer, W. (1930): Phyllopoda. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Lief. 18.
12. Rylov, W. (1935): Das Zooplankton der Binnengewässer. Die Binnengewässer, Bd. 15.
13. Sars, G. O. (1897): Pelagic Entomostraca of the Caspian Sea. Ежег. Зоол. Музея Имп. Ак. Н.
14. — (1902): On the Polyphemidae of the Caspian Sea. Ежег. Зоол. Музея Имп. Ак. Н.
15. Wagler, E. (1927): Branchiopoda, Phyllopoda. Kükenthal's Handbuch der Zoologie, Bd. 3.
16. Wasenberg-Lund, C. (1939): Biologie der Süßwassertiere. Wien.

Обяснение на таблиците

Всички фигури представляват микрофотографски снимки

Табл. XIII

Фиг. 1. Мъжки екземпляр преди първото събличане. Представен е целият каудален придатък. 40×1

Фиг. 2. Женски гамогенетичен екземпляр с почти напълно развито зимно яйце. 50×1

Табл. XIV

Фиг. 1. Един агрегат в естествено състояние. Увел. $2\frac{1}{2}\times 1$

Фиг. 2. Каудалните придатъци от един агрегат, сплетени в една плъстена мрежа. Увел. 70×1

Табл. XV

Фиг. 1. Зимно яйце. В дясно от центъра му е разположена вертикално браздата. 110×1

Фиг. 2. Напълно развито зимно яйце, обвито с дебел пласт лигава материя, отлъчена от стените на утеруса. 45×1

Фиг. 3. Малък агрегат, включващ в себе си едно дълго растително влакно, както и един екаувиум от пула на хирономус (с две въздушни мехурчета). 2×1

Фиг. 4. Малък агрегат, оплетен около едно късче от стъбло на тръстика. 2×1

Табл. XVI

Фиг. 1. Мътлива торбичка, съдържаща един зародиш. Отвън покрита с вортицели. 70×1

Фиг. 2. Мътлива торбичка с 6 партеногенетични яйца в стадия на гастрюла. 133×1

Фиг. 3. Периферията на един голям агрегат. Представено е безредното разположение на индивидите, както и техния различен стадий на развитие. Двете черни нишки представляват растителни влакна. 27×1

1

2

3

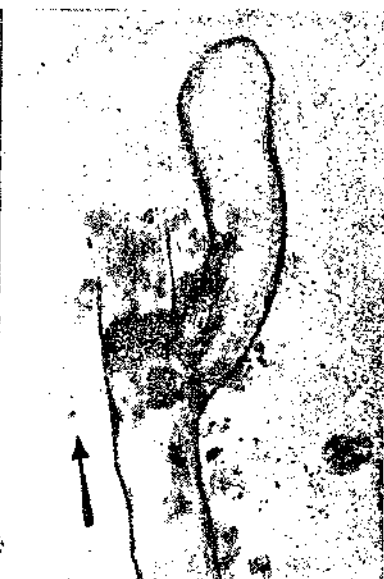
4



1



2



3



4



1



2



3



4



1



2



3



4



1



2



3



4



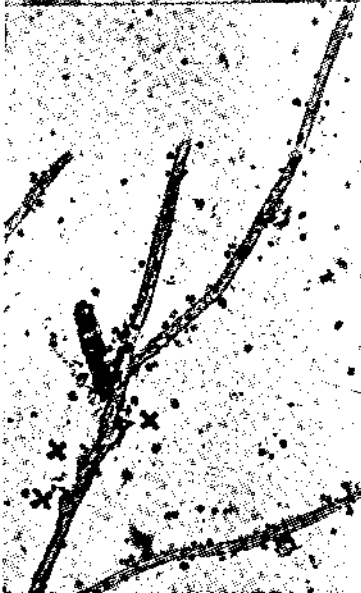
1



2

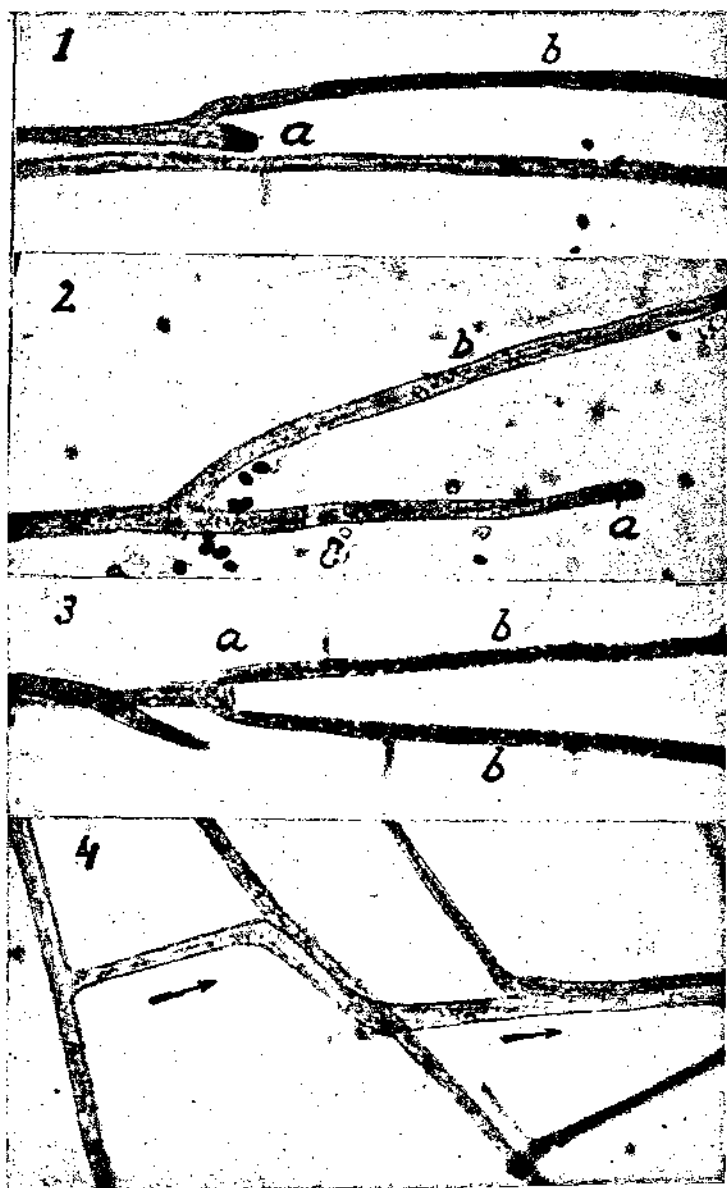


3

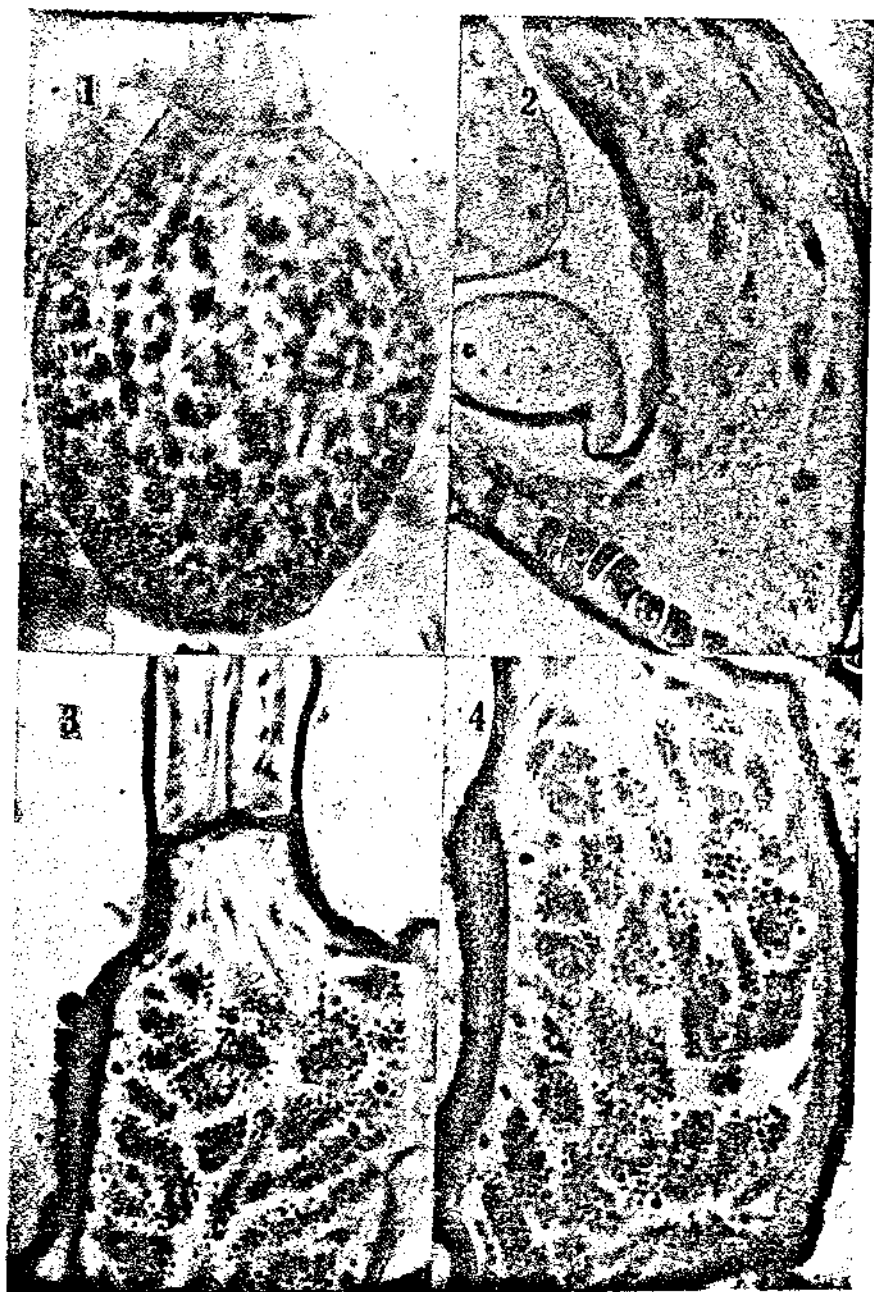


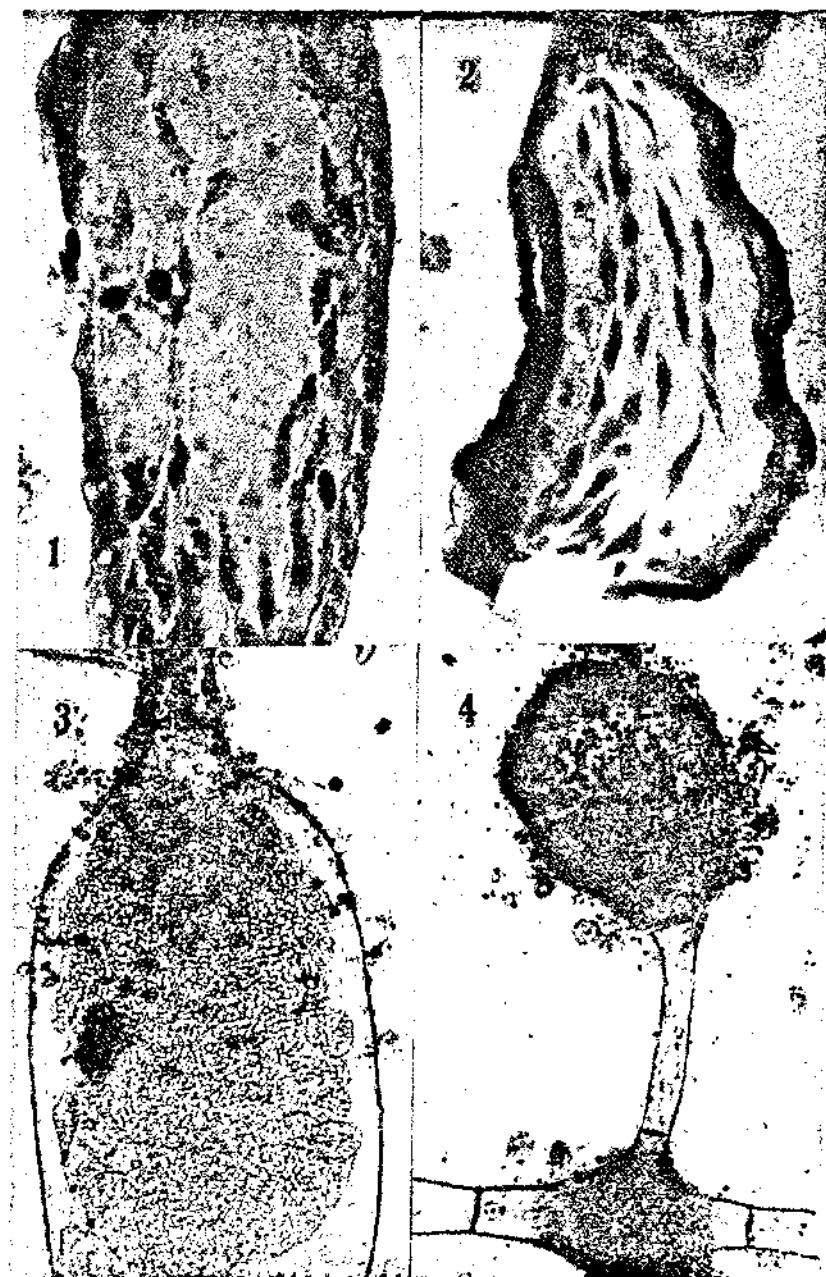
4

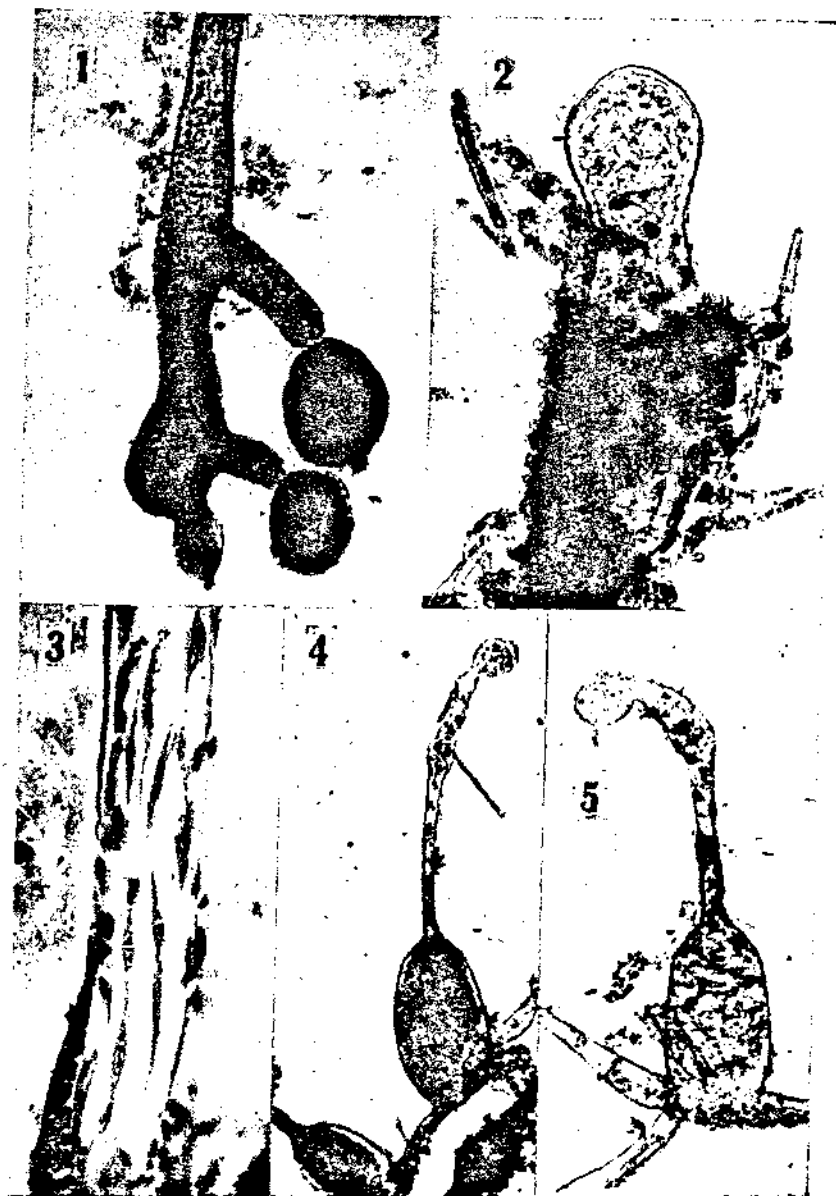


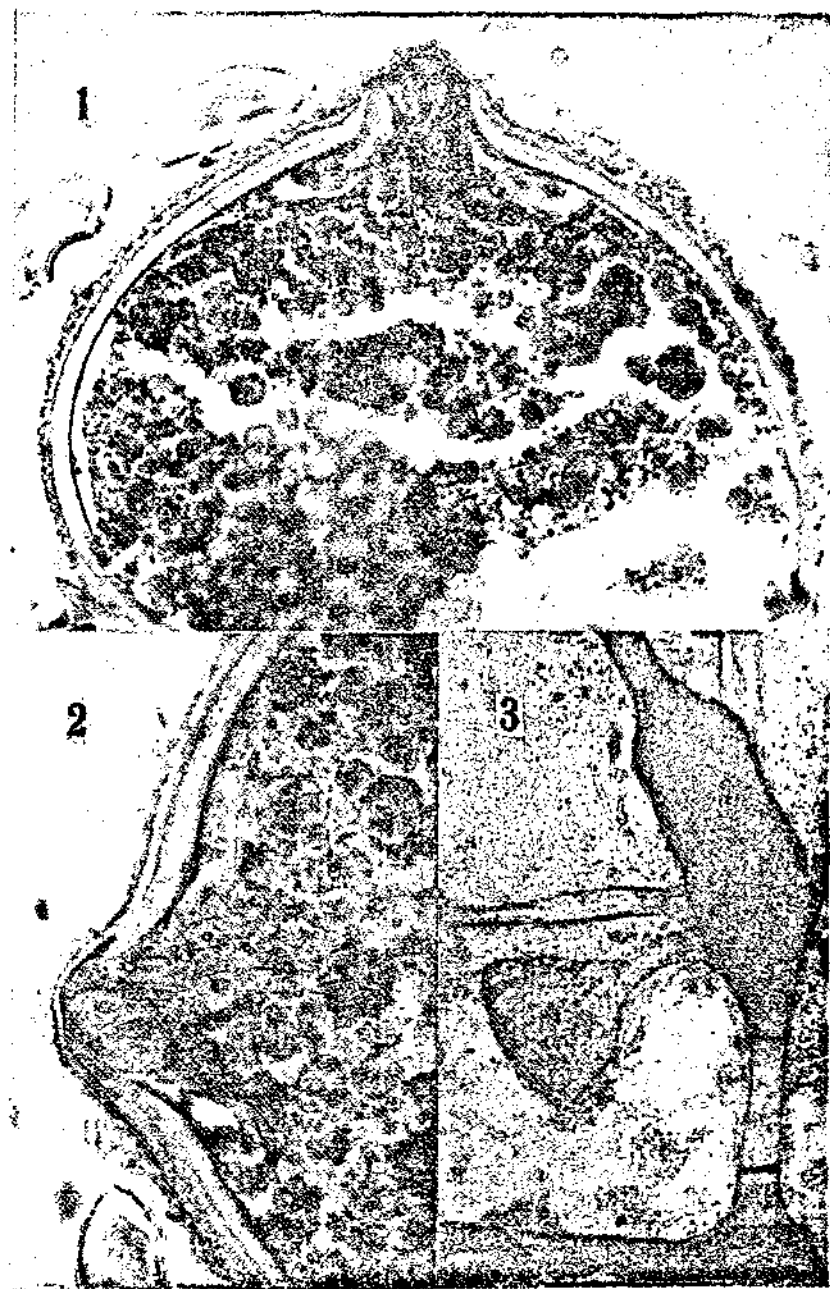


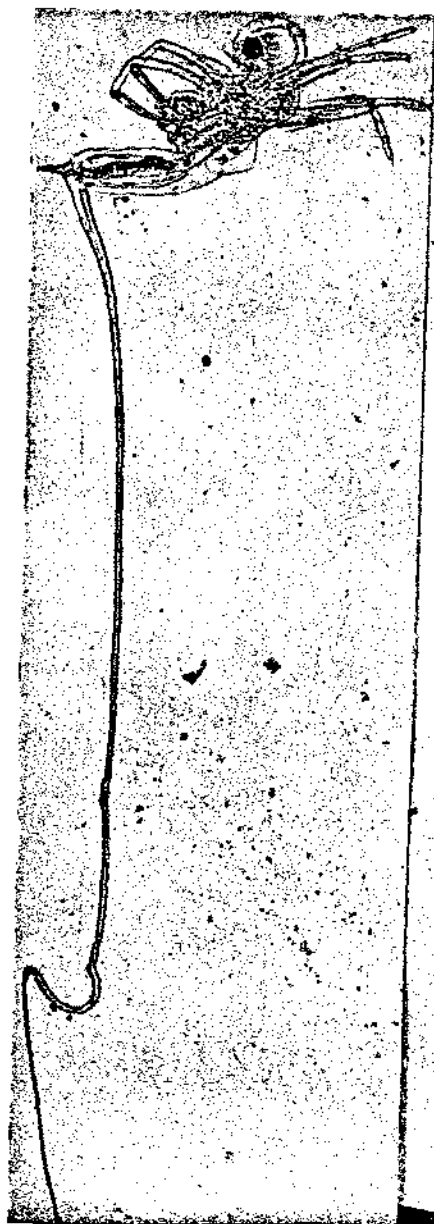




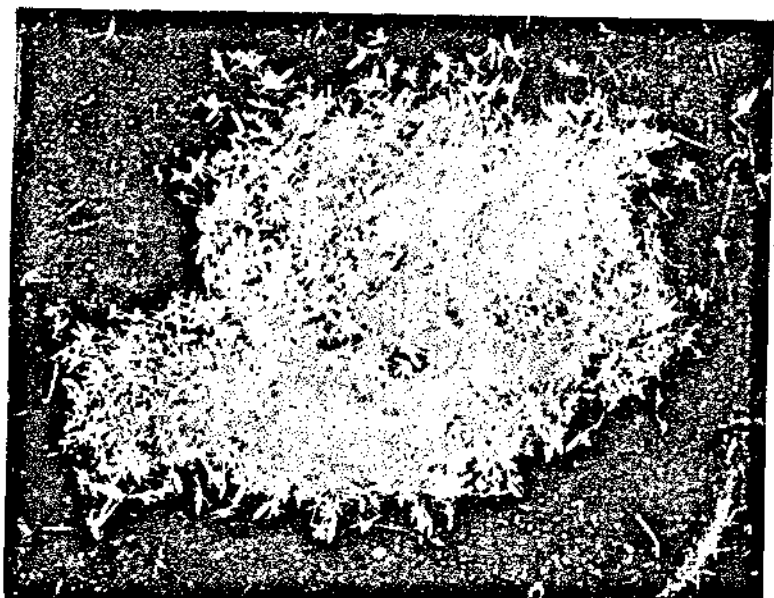




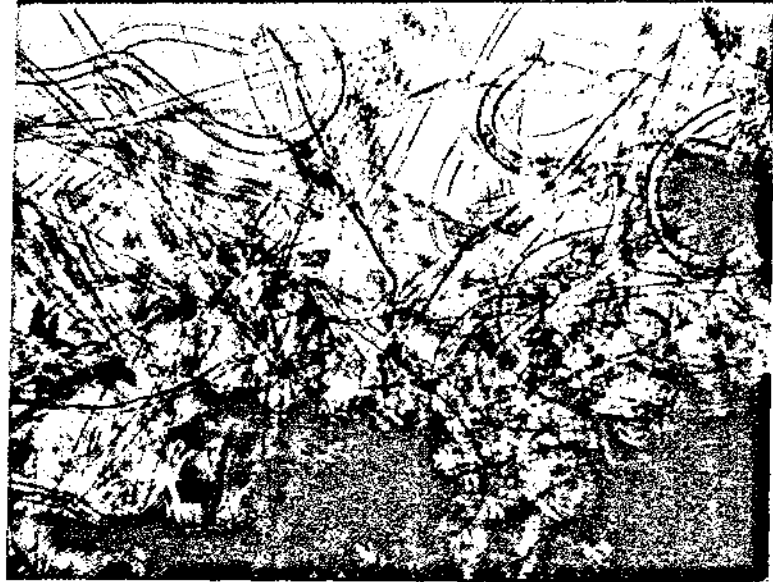




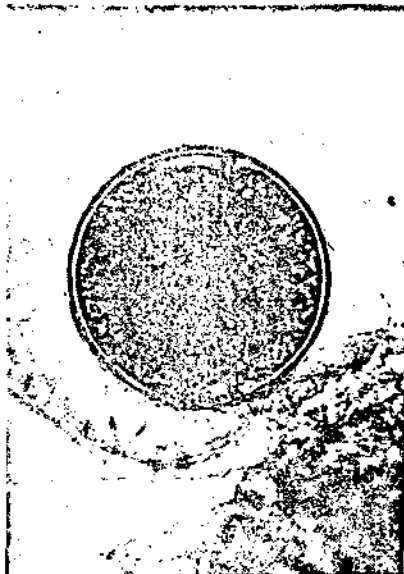
1



2



1



2



3



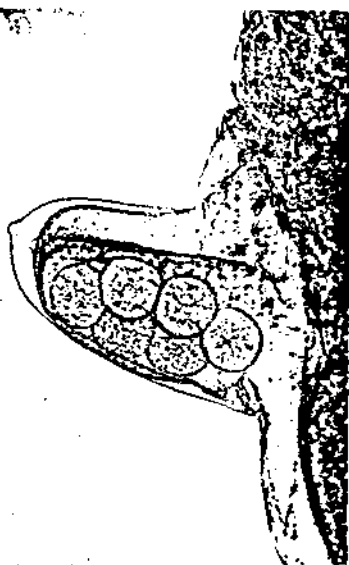
4



1



2



3

