

ПРОБЛЕМА ЭВОЛЮЦИИ РУКОКРЫЛЫХ

СООБЩЕНИЕ 2. ЭВОЛЮЦИЯ ПОЛЕТА РУКОКРЫЛЫХ

К концу прошлого столетия сформировались две точки зрения на происхождение полета у позвоночных. Первая, так называемая «бегающая теория» была высказана С. Виллистоном в 1879 г., вторая, ее, видимо, можно назвать «планирующей теорией», была выдвинута в 1880 г. О. Марше (цит. по Ostrom, 1979). Она предполагала возникновение полета через древесный образ жизни и планирование. Поскольку представить начало полета с земли с преодолением силы тяжести труднее, чем сверху вниз, то предпочтение было отдано «планирующей теории». В последние десятилетия «бегающая теория» снова обретает сторонников (Lepsen, 1970; Pirlot, 1977; Ostrom, 1979; Caple et al., 1983; Padian, 1982). Сторонники «бегающей теории» не считают планирование необходимой стадией эволюции полета, тогда как сторонники «древесной» или «планирующей теории» считают, что активный полет мог выработаться лишь через планирование (Bock, 1965; Clark, 1988; Snuth, 1977; Rayner, 1981, 1986; Norberg, 1984, 1985; Scholey, 1986). Считается, что первым мысль о происхождении полета у рукокрылых через планирование высказал Ч. Дарвин (Rayner, 1986).

Наиболее последовательными сторонниками происхождения активного полета через стадию планирования у летучих мышей являются Д. Рейнер и У. Норберг.

Критический анализ «планирующей теории» в аспекте применимости ее для объяснения происхождения полета рукокрылых содержится в работах К. К. Панютинна (1980), К. Падиян, Г. Кейпла с соавт. (Padian, 1982; Caple et al., 1983). Эти авторы выдвинули ряд аргументов морфологического, аэродинамического, экологического характера, препятствующих, по их мнению, переходу планирующих форм к активному полету. Поскольку У. Норберг и Д. Рейнер ведут дискуссию, главным образом, с двумя последними авторами, то считая необходимым привести аргументы, выдвинутые ими. Эти аргументы обобщены У. Норберг (1985) и сводятся к следующим девяти пунктам.

1. Можно допустить, что первые птицы могли перелетать (планировать) с ветки на ветку, но посадка (приземление) для них была бы невозможной без высокоразвитого контроля приземления и стабилизации тела. Развитие активного полета ведет к нарушению аппарата «приземления», и это является труднопреодолимым пунктом всех теорий происхождения полета (Caple et al., 1983; сходные мысли ранее высказал К. Панютин, 1980).

2. Животные, которые могут скользить (планировать) и прыгать, но не могут успешно управлять своим телом, не могут успешно эволюировать по пути активного полета (Caple et al., 1983).

3. Небольшой прирост стартовой высоты очень мало увеличивает протяженность пути планирования (Caple et al., 1983).

4. Силовой (устойчивый) полет не мог развиваться из планирования, так как взмахи сильно затрудняют скольжение (Caple et al., 1983).

5. Завихрения, вызываемые взмахами крыла, являются принципиальной проблемой, которую надо разрешить в эволюции активного полета (Padian, 1982).

6. Переход от планирования к активному полету требует развития дистальных отделов кисти (межпальцевой перепонки) и увеличения индекса вершушки крыла; планирование не стимулирует роста индекса вершушки, а короткие конечности могут обеспечить лишь планирование (Caple et al., 1983).

7. Планирующие животные морфологически и аэродинамически отличаются от летающих (Padian, 1982)

8. Планирование — достаточно совершенная адаптация, не нуждающаяся в дальнейшей специализации (Padian, 1982).

9. Планирование и активный полет служат различным целям (Padian, 1982).

У. Норберг (1985) не считает перечисленные аргументы (возражения) достаточно весомыми, чтобы дискредитировать «планирующую теорию» и возможность перехода предков рукокрылых от планирования к активному полету. По поводу первого она выдвигает следующие контраргументы: способность к стабилизации тела должна была выработаться раньше, чем возник активный полет; приземление, как и посадка на дерево четырьмя и даже двумя конечностями не требует особого контроля равновесия или стабилизации; хорошие «планеры» требуют хорошо развитой системы стабилизации за счет увеличения размаха крыльев.

С контраргументами У. Норберг можно согласиться — система стабилизации тела присуща каждому животному, да и приземление не требует особой системы контроля. Однако суть возражения Г. Кейпла, видимо, заключается в том, что планирующее животное со своей системой стабилизации не может вдруг начать «махать» грудными конечностями, ибо в данном случае прежняя система стабилизации тела (система планера) недостаточная. Полагаю, что первый и второй аргументы не содержат непреодолимых препятствий для перехода к активному полету от планирования.

Суть третьего аргумента заключается в том, что планирующие животные не могут увеличить дальность планирования за счет увеличения высоты, с которой они начинают планирование (стартовой высоты). Это нейтрализует постулат планирующей теории, гласящей, что активный полет развился путем улучшения и постепенного увеличения дальности планирования. К. К. Панютин считает, что дальность планирования увеличивается с увеличением массы тела животного. Вместе с тем увеличение массы тела препятствует переходу к активному полету. Таким образом, третий аргумент не является столь безобидным, чтобы его проигнорировать. Мне кажется, что в работе У. Норберг нет готовых контраргументов против него.

Четвертый и пятый аргументы сходные. Представляется, что «вихревая теория» Рейнера (Raup, 1979) вполне устраняет аргумент Падияна (Padian, 1982) о том, что воздушные завихрения, возникающие при машущем движении крыльев, являются препятствием для животных, осваивающих активный полет.

Шестой аргумент весьма емкий по содержанию. Контраргументы Д. Рейнера (1986) и У. Норберг (1985) выглядят неубедительными. Оба автора основывают их на утверждении, что отбор работает на развитие больших по площади несущих поверхностей. Но речь должна идти не просто о «несущих поверхностях», а конкретно о межпальцевой перепонке; не удлинении конечности вообще (она удлинена и у летяги), а удлинении пястных костей и пальцев. И в этом плане контраргументы Д. Рейнера и У. Норберг носят слишком абстрактный характер.

Поскольку планирующее животное должно или приземлиться (и далее перебежать до дерева) или же сесть на другое дерево (а затем, используя четвероногую локомоцию, взобраться выше), то здесь немаловажно и то, что удлиняющиеся дистальные компоненты кисти затрудняли бы как первое, так и второе. Таким образом, удлинение дистальной части конечности у планирующих животных не может быть селективным по локомоторной функции. Следует проанализировать и другой важный момент. Неизвестен ни один «планерист», удлинивший бы свою кисть в масштабах, сравнимых с рукокрылыми. Д. Рейнер считает, что такие формы среди «планеристов» отсутствуют лишь потому, что у них нет конкурентов, а, следовательно, и стимула для повышения индекса верхушки крыла (*aspect ratio*) и совершенствования локомоции; конкуренция с рукокрылыми уже лишена смысла. (Мне кажется, что она всегда была лишена смысла, ибо «планеристы», как правило, растительноядные.) Наряду с этим известно, что конкуренция происходит не только и не столько между разными видами, занимающими различные экологические ниши, сколько между особями одного вида (близких видов), занимающих сходные экологические ниши с общим пищевым ресурсом. Именно внутривидовая конкуренция ведет к дифференциации популяций, усилению специализации отдельных групп особей, направленной на более продуктивную эксплуатацию ресурсов; на увеличение изменчивости — а это материал для отбора. Полагаю, что одним из ограничений на эволюцию планирующих видов по пути активного полета вполне может быть отмеченное выше противоречие между увеличением длины дистальной части кисти (необходимое для полета) и необходимостью сохранить «нор-

мальную» кисть для четвероногой локомоции, которая у планеристов имеет существенное значение.

Возражение К. Падиана (7-й аргумент), основанное на том, что планирующие животные морфологически и аэродинамически отличаются от летающих, недостаточно убедительно, ибо в не меньшей мере от современных летающих животных отличались их нелетающие предки.

Два последних аргумента более серьезны и глубокие, чем их восприняли Г. Райнер и У. Норберг. Тезис К. Падиана, что планирование и активный полет решают различные задачи нельзя игнорировать полностью. Современные знания экологии делают вполне вероятным предположение, что планирование могло выработаться под давлением хищника и обеспечивало, главным образом, возможность уйти от хищника, тогда как активный полет изначально мог стимулироваться трофическим фактором. У. Норберг (1986) пишет, что здесь нет противоречия — активный полет с еще большим успехом позволял уйти от хищника. Возражений против последнего нет, но древний постулат, что природа не делает большее там, где можно обойтись меньшим, в целом, справедлив и делает неоправданным уход из освоенной ниши. Если бы удлинение элементов кисти (увеличение aspect ratio) действительно несло в себе селективный эффект для планирующих форм, то, видимо, все они стали бы уже формами летающими. То, что планирование позволяет успешно эксплуатировать экологическую нишу, подтверждается ныне живущими формами планирующих позвоночных. Если я правильно понял смысл высказывания К. Падиана о том, что планирование достаточно совершенная адаптация, не нуждающаяся в дальнейшей специализации (аргумент 8), то, разделяя его в целом, мог бы возразить лишь следующее: любая адаптация нуждается в специализациях, но эти специализации лишь повышают адаптированность в пределах данной экологической ниши (нет предела совершенствованию).

Полагаю, что сторонники планирующей теории должны обратить внимание на аргументы против стадии планирования у предков рукокрылых, выдвинутые К. К. Панютиным (1980), они сводятся к следующему.

1). Основная линия совершенствования планирования — увеличение веса планирующих животных и соответственное уменьшение относительной площади поддерживающей перепонки, которое и ведет к возрастанию дальности и скорости перемещения в воздухе. У рукокрылых ... укрупнение ведет к ухудшению летных качеств. Таким образом, прогресс у планирующих и активно летающих млекопитающих идет в противоположных направлениях.

2). Если бы развитие крыловой перепонки шло путем развития складки для планирования, то удлинение передней кромки крыла должно было бы захватить наиболее близкие к туловищу пальцы — пятый, может быть, четвертый (аналогично птерозаврам). Поскольку у рукокрылых удлинены четыре пальца и третий более других, то это дает основание думать, что преобразование передней конечности предков рукокрылых началось с удлинения кисти.

3). Оригинальная посадка «вниз головой» и крайне слабое обеспечение посадки пригодным для планирующего животного образом — «вверх головой», также позволяют нам усомниться в наличии у рукокрылых планирующего предка.

Г. Рейнер (1986), несомненно, прав, утверждая, что фундаментальные принципы (основы, законы) машущего полета общие для птиц и рукокрылых, отчасти — и для насекомых. Однако хочу заметить, что это вовсе не значит, что к освоению полета они шли одним путем.

Я также вполне разделяю мнение цитируемых авторов, что с энергетической, аэродинамической, физической и механической позиций переход от планирования к активному полету возможен; но в биологическом аспекте этап планирования не является необходимым и не совсем оправдан.

Данные У. Норберг (1985) и Г. Рейнера (1986) убеждают лишь в том, что переход от планирования к активному полету возможен; но они

не убеждают, что развитие активного полета невозможно без стадии планирования.

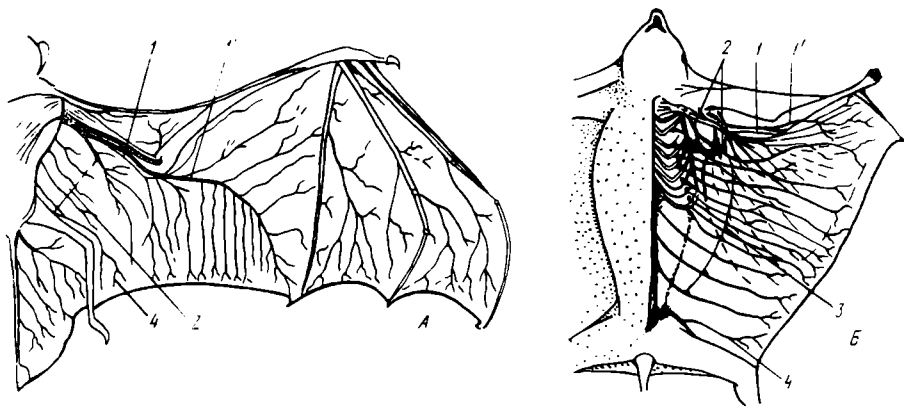
На мой взгляд, сторонники планирующей теории не могут решить вопрос о причинах и механизмах удлинения конечностей, особенно элементов кисти и, в частности, пястных костей; образования межпальцевой перепонки; не может быть решена и проблема «отрицания» (в диалектическом смысле) предковой четвероногой локомоции; равным образом — и проблема жизнеспособности переходных форм. Постепенный переход от планирования к активному полету (как это представляют сторонники планирующей теории) путем, опять же, постепенного удлинения элементов кисти, трудно обосновать с позиций селектогенеза. Здесь единственным селективным фактором представляется функция локомоции. Однако эта функция не могла быть однозначной — она содержала два компонента: планирование и четвероногую локомоцию, в равной степени обеспечивающих жизнеспособность особей. Планирующая гипотеза не обладает средствами для устранения этих противоречий у переходных форм.

При дальнейшем обсуждении вопросов эволюции полета, видимо, полезно будет учитывать следующую информацию.

Летательная перепонка рукокрылых в эмбриогенезе развивается из нескольких независимых зачатков. Межпальцевая перепонка развивается независимо от крыловой (Schumacher, 1932; Ковтун, 1978). Анализ иннервационных взаимоотношений, порядка появления зачатков в эмбриогенезе и интенсивности их роста, свидетельствуют, что различные отделы летательной перепонки возникли из различных участков кожи и неодновременно, т. е. — гетерогенно и гетерохронно (Ковтун, 1984).

Сравнение иннервационных взаимоотношений в перепонках белки-летяги и рукокрылых свидетельствует, что эти образования не гомологичные (рисунок, 1). Перепонка летяги производное, главным образом, кожи туловища, рукокрылых — кожи конечностей (Ковтун, 1984).

Исследование эмбрионального материала показывает, что пястные кости (Mc_{2-5}) уже на стадии мезенхимной закладки удлинены в 2,5 раза по сравнению с Mc_1 (Ковтун, Леденев, 1988), а большой палец уже противопоставлен остальным. То есть произошло ускорение развития дефинитивных черт или эмбрионализация данного морфогенеза. Последнее свидетельствует о длительности исторического существования и прогрессивной эволюции органа (морфогенеза) (Шишкин, 1988). Эти факты, как и иннервация межпальцевой перепонки ветвями срединного нерва (первичные нервы), а также наши представления о первичной селективности межпальцевой перепонки по функции терморегуляции со значительной



Источники иннервации летательной перепонки рукокрылых (А) и белки-летяги (Б): 1 — локтевой нерв; 1' — ветвь локтевого нерва, иннервирующая крыловую перепонку; 2 — нервные ветви, выходящие из вторичного нервного сплетения; 3 — туловищные спинномозговые (сегментальные) нервы; 4 — бедренно-кожный нерв.

вероятностью свидетельствуют о том, что межпальцевая перепонка в филогенезе рукокрылых появилась раньше других отделов летательной перепонки (Ковтун, 1984). Если это так, то планирование делается бессмысленным.

Морфологические данные и существующие представления об их функциональной трактовке не позволяют согласиться и с «бегающей теорией» в плане происхождения полета рукокрылых. Так, в частности, таз рукокрылых сходен с тазом насекомых и других медленно передвигающихся животных: у них он относительно длинный (33—50 % длины грудопоясничного отдела), подвздошные кости длинные, а седалищные короткие (57—73 и 43—28 % соответственно), большая протяженность крестцово-подвздошных соединений (46—75 % длины подвздошных костей), малый крестцово-подвздошный угол (до 15 %), короткие концы подвздошных костей, выступающих краниальнее первого крестцового позвонка (4—15 %). Такие соотношения элементов таза и крестца характеризуют медленнопередвигающихся животных (Осинский, 1962).

Эти признаки и заметная редукция тазовых конечностей свидетельствуют, что такое соотношение структур не принадлежало животным, способным к бипедальной локомоции, скоростному бегу, прыжкам.

Таким образом, о происхождении полета рукокрылых у меня сформировалась следующая точка зрения. Ни бегающая, ни планирующая теории не отражают эволюцию полета Chiroptera. От наземной можно взять лишь то, что предки Chiroptera не проходили стадии планирования, однако их морфологическая организация не дает никаких доказательств, что предки их могли быть бипедальными, быстробегающими, прыгающими. Вместе с этим морфологическая организация Chiroptera свидетельствует, что они должны были пройти через древесный образ жизни, что позволило им выработать ряд адаптаций, которые можно рассматривать, как преадаптации к полету. Это: усиление пекторальной мускулатуры и мускулатуры плечевого пояса (сопряженное следствие — смещение центра тяжести тела краниальнее), начальное сдвиги к удлинению конечностей, в частности, элементов кисти (последнее — к появлению межпальцевой перепонки); противопоставление и автономизация большого пальца, повышение его роли в локомоции (это сняло ограничение на удлинение пястных костей и последующих перестроек кисти); подвешивание когтями тазовых конечностей (что также создавало предпосылки для эволюционных перестроек грудных конечностей); повышению жесткости осевого скелета (сопряженное следствие — облегчение скелета, высвобождение мышц от функции контроля жесткости).

Первоначальное возникновение межпальцевой перепонки делает бессмысленным планирование, при этом развитие активного полета скорее всего осуществлялось путем активного парашютирования. Машущие движения сначала осуществлялись кистью (это и стимулировало как дальнейший рост метакарпалей, пальцев и межпальцевой перепонки, так и увеличение aspect ratio). Недаром область кисти и лучезапястного сустава претерпели самые глубокие перестройки. Обнаружено состояние морфологических структур (мышц), отражающих частные этапы перестройки кисти и конечности. Эти особенности (состояние) позволяют судить, что движения крыла (движения с малой амплитудой) первоначально контролировались мышцами плеча, лишь позже мышцы грудного пояса получили возможность включиться в эту работу (Ковтун, 1984).

Заключение. Если придерживаться ортодоксальной точки зрения на действие отбора, способствующего удлинению пястных костей и пальцев лишь потому, что это увеличивает площадь крыла, то необходимо объяснить причину «запрета» на удлинение пальцев у других планеристов.

Соотношение площади перепонки и массы тела у планеристов и летучих мышей различное и, видимо, формировалось под давлением неидентичных требований отбора. Эти различия обуславливаются, главным образом, межпальцевой перепонкой. Последнее усиливает реальность

положения, что крыловая (боковая складка кожи) и межпальцевая перепонки развились независимо и первоначально служили различным целям (Ковтун, 1984).

В отношении эволюции полета рукокрылых доводы сторонников «планирующей» теории мне представляются недостаточно убедительными. Остаюсь на позициях своей концепции: **планирование не является необходимой стадией эволюции активного полета, более того, — это тупиковое направление в плане развития активного полета.**

Относительно происхождения рукокрылых следует сказать, что новые данные по этим вопросам пока мало отразились на сложившихся ранее концепциях. Нет достаточных оснований отрицать происхождение их от насекомоядных или, во всяком случае, предков, близких к насекомоядным. Появились новые данные, подтверждающие близость к приматам, однако, появились и отрицающие такую близость.

Сущность нашей концепции эволюции Chiroptera сводится к тому, что в силу определенных естественных условий (переход к древесному образу жизни; затруднения с рассеиванием тепла и др.) в организации прапредков Chiroptera наметились изменения (удлинение пястных костей и фаланг; появление вследствие этого межпальцевой перепонки и др.), которые предопределили эволюцию в данном направлении. Удлинение пястных костей автоматически вело к возникновению эволюционной ситуации: создавалось противоречие между удлинением пястных костей и анцестральной, четвероногой локомоцией. В таких условиях изначальная селективность межпальцевой перепонки не могла быть связана с функцией локомоции, здесь явное преимущество оставалось бы за анцестральной (привычной) локомоцией и структурами ее обеспечивающими. Это — аксиома. Отрицание анцестральной локомоции могло произойти лишь в исключительной, экстремальной ситуации, когда вновь возникшая структура оказалась носителем исключительно дефицитной на данный период времени функции. Однако ясно и то, что реализоваться эта структура (и ее дефицитная функция) могли лишь при наличии соответствующих условий среды и преадаптаций организма. Одним из условий, видимо, является возможность компенсации функции «отрицаемой» структуры. Вот почему полагаю, что первичная селективность зачаточной межпальцевой перепонки была связана с функцией терморегуляции (функция весьма дефицитная для мезозойских млекопитающих: Grompton, 1959), а преадаптации были связаны с предшествующей историей группы (о них было сказано выше).

Подводя итог обсуждению проблемы эволюции Chiroptera в целом, можно констатировать, что наряду с решенными, сохраняется ряд нерешенных или дискуссионных аспектов данной проблемы.

Относительно филогенеза по уровню знаний на настоящее время с определенностью можно констатировать, что предковые формы рукокрылых были небольших размеров, они прошли этап древесной (скальной) жизни; статус Chiroptera был достигнут к раннему эоцену, в раннем и среднем эоцене они были достаточно дифференцированы и распространены. Последнее предполагает существование прохироптера уже в верхнем мелу или ранее; есть основания считать, что предки рукокрылых были близки к насекомоядным. (Перечисленные выводы основываются, главным образом, на данных палеонтологии). В значительной степени решен вопрос о генезисе летательной перепонки рукокрылых; хотя здесь остается место для дискуссий, не вызывает сомнений, что она образовалась из нескольких зачатков, независимых друг от друга. На наш взгляд, решен вопрос генезиса межпальцевой перепонки (источники образования, иницирующие факторы, изначальная селективность), хотя место для дискуссий сохраняется. Предложена схема морфологической эволюции Chiroptera и, в частности, преобразования грудных конечностей ходячих насекомоядных предков в крыло рукокрылых и показана возможность такой перестройки в конкретных экологоморфологических услови-

ях. Частично исследован механизм роста (удлинения) скелетных элементов грудных конечностей.

Конструктивной, хотя и дискуссионной, представляется гипотеза о филогенетической близости и параллелизме на одном из ранних этапов исторического развития предков рукокрылых и приматов, ибо она подводит почву для исследования и обсуждения сложной проблемы переходного периода и переходных форм. (Эти заключения вытекают из данных неонтологических исследований).

Практически все положения и концепции относительно эволюции полета рукокрылых носят дискуссионный характер. Теоретически переход от планирования к активному полету возможен (Rayner, 1984), однако превращение возможного в действительное — это самостоятельный процесс, развивающийся по своим законам, и эти законы в цитируемой работе не раскрыты. Изложенное выше позволяет утверждать, что эволюцию полета рукокрылых следует рассматривать безотрывно (параллельно) от развития летательной перепонки. Наши исследования склоняют чашу весов (доказательств) в пользу первичности возникновения в филогенезе межпальцевой перепонки, однако прямых доказательств недостает. Представляется, что акцент дискуссий и направление поиска доказательств путей эволюции полета Chiroptera следует сместить в сторону исследования происхождения межпальцевой перепонки. Если удастся однозначно доказать первичность происхождения межпальцевой перепонки, то вопрос об эволюции полета, видимо, будет исчерпан*.

- Ковтун М. Ф. Аппарат локомоции рукокрылых.— Киев: Наук. думка, 1978.— 231 с.
 Ковтун М. Ф. Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых.— Киев: Наук. думка, 1984.— 304 с.
 Ковтун М. Ф., Леденев С. Ю. Возможные причины эволюционных перестроек скелета конечностей рукокрылых // Проблемы макроэволюции.— М.: Наука, 1988.— С. 75—76.
 Осинский П. А. Размеры и форма таза у четвероногих млекопитающих и факторы их обуславливающие // Зоол. журн.— 1966.— 45, вып. 10.— С. 1523—1535.
 Панютин К. К. Происхождение полета рукокрылых // Вопросы териологии. Рукокрылые (Chiroptera).— М.: Наука, 1980.— С. 276—286.
 Шишкин М. А. Закономерности эволюции онтогенеза // Современная палеонтология.— М.: Недра, 1988.— Т. 2.— С. 119—209.
 Bock W. J. On extended wings: another view of flight // Science.— 1983.— 23.— P. 16—20.
 Caple G., Baldat R. P., Willist W. R. The physics of leaping animals and the evolution of preflight // Amer. Nat.— 1983.— 121.— P. 455—467.
 Clark B. D. Energetics of hovering flight and the origin of bats // Major patterns in vertebrate evolution / Ed. M. K. Hecht.— New York; London: Plenum Press, 1977.— P. 423—425.
 Jepsen G. L. Bat origins and evolution.— Biology of bats.— New York; London, 1970.— Vol. 1.— 64 p.
 Norberg U. M. Evolution of vertebrate flight: an aerodynamic model for the transition from gliding to active flight // Amer. Nat.— 1985.— 126, N 3.— P. 303—327.
 Ostrom J. H. Bird flight: how did begin? // Amer. Sci.— 1979.— 67.— P. 46—56.
 Padian K. Running, leaping, lifting off // Science.— 1982.— 22.— P. 10—15.
 Pirlot P. Wing design and the origin of bats // Major patterns in vertebrate evolution / Ed. M. K. Hecht.— New York; London: Plenum Press, 1977.— P. 375—410.
 Rayner J. M. V. Vertebrate flapping mechanics and aerodynamics and the evolution of flight in bats // BIONA Report "Bat Flight"; Symp., 2—4 May, 1984.— Stuttgart: Gustav Fischer, 1986.— Vol. 5.— P. 27—74.
 Smith I. D. Comments of flight and the evolution of bats // Major patterns in vertebrate evolution / Ed. M. K. Hecht.— New York; London: Plenum Press, 1977.— P. 427—237.
 Scholey K. The evolution of flight in bats // "Bat Flight"; Symp., 2—4 May, 1984.— Stuttgart: Gustav Fischer, 1986.— P. 1—12.
 Schumacher S. Die Entwicklung der Fledermausflughaut // Gesamte Anat.— 1933.— I Abdt., 98.— S. 703—711.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР
(Киев)

Получено 27.09.89

* Некоторые положения статьи М. Ф. Ковтуна редколлегия журнала считает дискуссионными.