

- Jong D., Jong P., Goncalves L. Weight loss and other damage to developing worker honeybees from infestation with Varroa jacobsoni // Ibid.— 1982.— 21, N 3.— P. 165—167.
- Kulićević J., Rinderer T., Urosević D. Seasonality and colony variation of reproducing and non-reproducing Varroa jacobsoni females in western honey bee (*Apis mellifera*) worker brood // Apidologie.— 1988.— 19, N 2.— P. 173—179.
- Otten C. A comparison of Varroa population dynamics in different subspecies of *A. mellifera* L.// Proc. Meet. EC Experts' Group, Udine, Italy.— 1988.— P. 101—105.
- Otten C., Fuchs S. Saisonale Unterschiede in Reproduktionsverhalten von Varroa jacobsoni in Völkern der Rassen *Apis mellifera carnica*, *A. m. ligustica* u *A. m. mellifera* // Apidologie.— 1990.— 21, N 4.— S. 367—368.
- Rosenkranz P., Rachinsky A., Strambi A. Juvenile Hormone titer in capped worker brood of *Apis mellifera* and reproduction in the bee mite Varroa jacobsoni // Gen. Comp. Endocrinol.— 1990.— 78, N 2.— P. 189—193.
- Ruijter A. Reproduction of Varroa jacobsoni during successive broad cycles of the honeybee // Apidologie.— 1987.— 18, N 4.— P. 321—326.
- Schulz A. E. Reproduction und populationsentwicklung der parasitischen Milbe Varroa jacobsoni Oud. in Abhängigkeit vom Brutzyklus ihres Wirtes *Apis mellifera* L. I Teil // Ibid.— 1984.— 15, N 4.— S. 401—419.

Институт зоологии АН Украины  
(252601 Киев)

Получено 28.05.90

**Сезонні зміни репродуктивних показників кліща *Varroa jacobsoni* в одній сім'ї бджіл. Пілецька І. В. — Вестн. зоол., 1992, № 1.— Дворічні спостереження в одній сім'ї бджіл дозволили виявити закономірності змін плодючості *Varroa jacobsoni* і частину комірок з неплідними самками та трутневим розплодом.**

**Seasonal Changes of *Varroa jacobsoni* Reproductive Indices in a Bee Colony. Piletskaya I. V.— Vestn. zool., 1992, N 1.— Two years observations allowed to show the regularities in reproductive indices changes of the mite *Varroa jacobsoni* in a bee colony, along with the worker and drone brood cells ratio.**

УДК 591.471.36:597.1:591.169

В. П. Пегета

## РЕГЕНЕРАЦИОННАЯ СПОСОБНОСТЬ ХВОСТОВОГО ОТДЕЛА У ГОЛОВОХОРДОВЫХ

Эмбриологические и сравнительно-морфологические исследования ланцетника (Ковалевский, 1951; Северцов, 1945) всегда служили отправной точкой решения проблем эволюции животного мира. Значительно меньше внимания уделено исследованию регенерационных способностей ланцетника и головохордовых вообще. Так, для *Asymmetron lissocayapum* показана живучесть различных фрагментов тела на протяжении нескольких дней после их ампутации (Andrews, 1897) и полное восстановление утраченного заднего конца тела у всех исследованных особей. По мнению автора, каждая ткань регенерата — эпидермис, мышцы, кровеносные сосуды, спинной мозг и хорда — развивалась из своего остатка. Однако взаимоотношения между регенерировавшими мышцами и их остатками несколько отличались от таковых в норме.

Опыты по reparативной регенерации хвостового отдела, проведенные на сотнях экземпляров ланцетника (длиной от 2 до 3 см) на Зоологической станции в Неаполе зимой 1903—1904 гг., не увенчались успехом (Nusbaum, 1905). После его ампутации рана вообще не заживала. Однако даже маленькие кусочки тела (от 0,5 до 1 мм) ланцетника проявляли свою жизненность на протяжении нескольких недель.

У мелкого ланцетника (длина 2,3 см) с побережья Гельголанда (Biberhofer, 1906) через 25 недель после ампутации 1,5—2 мм переднего конца тела отмечены регенерационные явления. У более крупного (длина 2,8 см) имело место только заживление раны, что привело к выводу об относительно узких регенерационных возможностях ланцетника.

У молоди ланцетника (длиной 6—9 мм) летом обнаружена регенерация хвостового отдела (при общей выживаемости не более 3 недель) (Probst, 1930). На рисунке одного из гипоморфных регенераторов хвостового отдела изображены и описаны в тексте хорда и спинной мозг через 13 дней после ампутации. Таким образом, до настоящего времени не удалось получить положительный регенерационный эффект после ампутации хвостового отдела у взрослых ланцетников.

Опыт по репаративной регенерации хвостового отдела проводился в течение 2 месяцев в летний период (июль—август) 1988 г. в Морской аквариальной Института биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР на одном из шести взрослых ланцетников (размеры более 3 см), содержавшихся в 3-литровом аквариуме, дно которого было покрыто слоем гравия при солености 34‰ и постоянной аэрации. Корм — наутилусы — артемии \*.

У обездвиженного ланцетника на расстоянии 0,5—1 мм от анального отверстия ампутирована часть хвостового отдела.

Подопытный ланцетник и контрольные особи в течение всего эксперимента постоянно находились в толще гравия, лишь изредка всплывая. Во время опыта у животных не обнаружено признаков заболеваний.

Уже в первые дни после операции отмечено начало формирования бластемы в области осевого скелета. К концу опыта утраченная часть хвостового постапального отдела полностью восстановилась. При этом подопытную особь нельзя было отличить от контрольных.

Результаты нашего опыта соответствуют таковым, полученным ранее у другого представителя головохордовых — *Asymmetron lucayanum* (Andrews, 1983). По-видимому, у ланцетника также регенерировали все утраченные структуры, в том числе хорда и спинной мозг. Подтверждением этого предположения могут служить вышеупомянутые данные (Probst, 1930) об обнаружении спинного мозга и хорды в гипоморфном регенерате хвостового отдела молоди ланцетника.

Отрицательный регенерационный эффект после ампутации хвостового отдела в зимний период (Nusbaum, 1905) совпадает с таковым по репаративной регенерации верхней лопасти хвостового плавника у молодого сибирского осетра. Эти опыты проведены нами зимой 1987—1988 гг. (неопубликованные данные).

Содержание амфибий при низкой температуре подавляет регенерационную способность ампутированной конечности (Кудокоцев, 1954; Лизнер, 1975). Характерно, что в период спячки ампутированные хвостовые отделы у протоптеруса также не регенерировали (Conant, 1970).

Сравнение результатов исследований по репаративной регенерации хвостового отдела у головохордовых с таковыми у других хорошо изученных в этом отношении представителей хордовых (круглоротых, костных рыб, амфибий и рептилий) позволяет не только выявить закономерность понижения регенерационной способности этого органа в онто- и филогенезе в пределах одного типа животных, но и выяснить важную роль осевого скелета в этом процессе. Заслуживает внимания тот факт, что первые признаки формирования бластемы выявляются прежде всего в области осевого скелета не только у ланцетника, но и у пескореек (Niazi, 1963), двоякодышащих (Conant, 1970), хрящевых ганоидов (Пегета, 1990а, 1990б), костистых рыб (Krischbaum, Meunier, 1981, 1988) и хвостатых амфибий (Holtzer e. a., 1955).

Хорда выявлена в регенератах хвостового отдела, кроме головохордовых, у пескореек (Maroh, 1960; Niazi, 1963), молоди лососей (Казанцев, 1935) и очень молодых аксолотлей (Barfurth, 1891). На более поздних этапах онтогенеза исследованных позвоночных хорда теряет регенерационную способность, а на ее месте в регенератах хвостового отдела у хрящевых ганоидов (Пегета, 1990 а, б), костистых рыб (Kir-

\* Автор благодарен В. С. Еманову за предоставленную возможность проведения эксперимента.

schbaum, Meunier, 1981, 1988), хвостатых амфибий (Holtzer e. a., 1955; Géraudie, Singer, 1988) появляется хрящ. При этом он у рептилий теряет способность к дальнейшей дифференцировке.

Спинной мозг выявлен в регенератах хвостового отдела головохордовых (Andrews, 1893; Probst, 1930), пескороек (Maroh, 1960; Niazi, 1963), хрящевых ганоидов (Пегеда, 1990 а, б), костистых рыб (Kirschbaum, Menier, 1981, 1988), хвостатых амфибий (Holtzer e. a., 1955; Géraudie, Singer, 1988). У рептилий (Bayerly, 1925; Shah, Chakko, 1968; Géraudie, Singer, 1988) на месте спинного мозга в регенерате обнаружены нервные волокна и клетки эпидермиса.

На основании вышеизложенного можно сделать вывод, что полное восстановление хвостового отдела после его ампутации у взрослых головохордовых является следствием полной реализации регенерационных способностей тканевых компонентов, входящих в его состав.

- Казанцев В. П.** Гистологические исследования процессов регенерации у мальков лосося при ампутации хвостового стебля и грудных плавников // Тр. лаб. эксперим. зоол. и морфол. животных.—Л.: Изд-во АН СССР, 1935.—Т. 4.—С. 57—97.
- Ковалевский А. О.** История развития *Amphioxus lanceolatum* // Избранные работы.—М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951.—С. 7—40.
- Кудокоцев В. П.** О взаимоотношениях тканей при регенерации конечности у аксолотля // Тр. НИИ биол. Харьк. ун-та.—1954.—19.—С. 13—21.
- Лиознер Л. Д.** Основные проблемы учения о регенерации.—М.: Наука, 1975.—103 с.
- Пегета В. П.** Восстановление функции хвостового плавника головохордовых хрящевых ганоидов после его частичной ампутации // Всесоюз. школа-семинар «Актуальные вопр. локомоции первичноводных позвоночных», Карадаг 23—30 апр. 1990 г.: Тез. докл.—Киев, 1990а.—С. 47.
- Пегета В. П.** Сравнительное изучение репаративной регенерации частично ампутированных хвостов у хордовых // Одесск. обл. науч. конф., посв. 150-летию со дня рожд. А. О. Ковалевского 10—12 мая 1990 г.: Тез. докл.—Одесса, 1990б.—С. 36—39.
- Северцов А. Н.** Морфологические закономерности эволюции // Собрание сочинений.—М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949.—Т. 5.—536 с.
- Andrews E. D.** An undescribed acraniate: *Asymmetron lucayanum* // Stud. biol. labor. John Hopkins Univ.—1893.—5, N 4.—P. 213—247.
- Barfurth D.** Zur Regeneration der Gewebe // Arch. micr. Anat.—1891.—37.—S. 215—218.
- Biderhofer R.** Über Regeneration bei *Amphioxus lanceolatus* // Arch. für Entwickelungsmechanik der Organismen.—1906.—22, N 1.—S. 15—17.
- Bayerly T. C.** Note of partial regeneration of the caudal region of *Sphenodon punctatum* // Anat. Rec.—1925.—30, N 1.—P. 107—122.
- Conant E. B.** Regeneration in the african lungfish, *Protopterus*. I. Gross aspects // J. Exp. Zool.—1970.—174.—P. 15—32.
- Géraudie J., Singer M.** Comparative studie of the regeneration capacities of the axial skeleton and nervous system in the tail of adults Urodela and Amphibia // Regeneration and Development / Ed. S. Inoue et al.: Proc. 6 th Intern. Symp., Aug. 26—28, 1987.—Tokyo, 1988. P. 79—85.
- Holtzer H., Holtzer S., Avery G.** An experimental analysis of the development of the spinal column // J. Morphol.—1955.—96.—P. 145—168.
- Kirschbaum F., Meunier F. J.** Experimental regeneration of the caudal skeleton of the glass knifefish, *Eigenmannia virescens* (Rhamphichthyidae, Gymnotoidei) // Ibid.—1981.—168.—P. 121—135.
- Kirschbaum F., Meunier F. J.** South American Gymnotiform fishes as model animals for regenerations experiments? // Monogr. devel. Biol.—Basel: Karger, 1988.—P. 112—123.
- Maroń K.** Regeneration of tail *Lampetra fluviatilis* larvae // Folia Biol. (Warsaw).—1962.—6, N 1/2.—P. 55—57.
- Nusbaum J.** Vergleichende Regenerationsstudien. Über die Regeneration der Polychäten *Amphiglene mediterranea* Leydig und *Nerine cirratulus* Delle Ch. // Z. wiss. Zool.—1905.—79.—S. 222—307.
- Niazi I. A.** The histology of tail regeneration in the ammocoetes // Canad. J. Zool.—1963.—41.—P. 125—146.
- Probst G. B.** Zur Regeneration des Schwanzendes von *Branchiostoma lanceolatum* (Pallas) // Rev. Suisse Zool.—1930.—37.—N 14.—P. 347—351.
- Shah R. V., Chakko T. V.** Histological observation on the normal and regenerating tail of the house lizard *Hemidactylus flaviviridis* // J. Anim. Morph. Physiol.—1968.—15, N 1/2.—P. 26—39.