

СРАВНИТЕЛЬНО-КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ *ODONATA*

В. Н. Макаловская

Из лаборатории генетики и экспериментальной зоологии Ленинградского государственного университета

С 55 рис. к табл. III и IV

Стрекозы являются древней, резко обособленной группой насекомых, относящихся согласно данным Мартынова (1938) к особому наиболее примитивному подотряду—*Palaeoptera* (древнекрылые); представители вымершего отряда *Meganisoptera* и других групп стрекоз (в смысле подотряда) имелись уже в верхнем карбоне. Возникновение отряда *Odonata* относится к началу мезозоя [Тильярд (Tylliard, 1917); Гандлирш (Handlirsch, 1908)], а по мнению Мартынова (1938)—даже к более раннему времени. Согласно Тильярду, уже в лиасе были представлены современные подсемейства *Cordulegastridae*, *Petaluridae*, *Lestidae*, *Epallaginae* и др., а семейство *Gomphidae* существовало уже в триасе. Древнее происхождение стрекоз и резкая дифференциация современных представителей на два подотряда (*Anisoptera* и *Zygoptera*) и ряд семейств уже а priori делают весьма интересным изучение кариологических картин в пределах данного отряда.

Благодаря работам Лефевр и Мак-Джилл (Lefevre and McGill, 1908), Смис (Smith, 1916), Огума (Oguma, 1930) и Азана и Макино (Asana a. Makino, 1935) к настоящему времени накоплены данные по хромозомальным отношениям у 29 видов стрекоз из фауны Северной Америки (3 вида), Японии (16 видов) и Британской Индии (10 видов). Настоящие исследования добавляют к данному количеству еще 17 видов, встречающихся в Ленинградской области.

Здесь, по данным Дьяконова (1926), *Odonata* представлены 8 семействами с 46 видами. Изученные нами 17 видов относятся к 6 семействам, составляя, примерно, одну четверть всей фауны Ленинградской области.

Работа выполнена под непосредственным руководством проф. Ленинградского государственного университета И. И. Соколова, которому я выражаю глубокую признательность.

Материал и методы

Материал изучался преимущественно по стадии *imago*. Стрекозы были пойманы в парке и у прудов Старого Петергофа и в его окрестностях. Сбор производился летом 1928 и 1929 гг., причем у молодых, только что вышедших *imago* в семенниках встречалось большое количество сперматозитов первого порядка; значительно реже обнаруживались сперматозиты второго порядка и лишь в некоторых случаях удавалось найти сперматогониальные пластинки. Семенники фиксировались жидкостью Навашина и окрашивались железным гематоксилином по Гейденгайну. Срезы делались толщиной 7—10 μ .

Измер
цитов п
линейки
пересчетГалл
порядка
сквитос
имеем
выраже
на две
располо
ния из
за х-х
дают с
(х-хром
конечн
хромоз
В с
зомам
не де
(рис. 2
зом, и
сбоку
други
Описа
к одн
делен
кроме
(SmithГа
сравни
палоч
самой
поло
1.7 1.
круп
зома
впол
кото
шейсВ
по с
име

Измерение хромозом производилось на стадии метафазы сперматоцитов первого порядка, по рисункам, с помощью миллиметровой линейки с точностью до 0,25 мм по их длинной оси, с последующим пересчетом на микроны.

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Семейство *Agrionidae*

1. *Enallagma cyathigerum* Charp (рис. 1—4)

Гаплоидное число хромозом на пластинках сперматоцитов первого порядка равно 14 (рис. 1). Биваленты—крупные палочковидные бисквитообразно перетянутые посредине; часто вместо перетяжки мы имеем ясный поперечный просвет, который в некоторых случаях выражен настолько сильно, что бивалент оказывается распавшимся на две отдельные части. Из хромозом только одна самая маленькая, расположенная преимущественно на периферии, не выказывает строения из двух частей. На основании этого признака мы ее принимаем за x-хромозому. Длины хромозом сперматоцитов первого порядка дают следующий ряд: 2.9 2.8 2.8 2.7 2.7 2.6 2.6 2.5 2.4 2.4 2.3 2.1 1.5 (x-хромозома). Точным выражением длины хромозом эти цифры, конечно, не являются, но все же они дают общую характеристику хромозом со стороны их размеров и соотношений между последними.

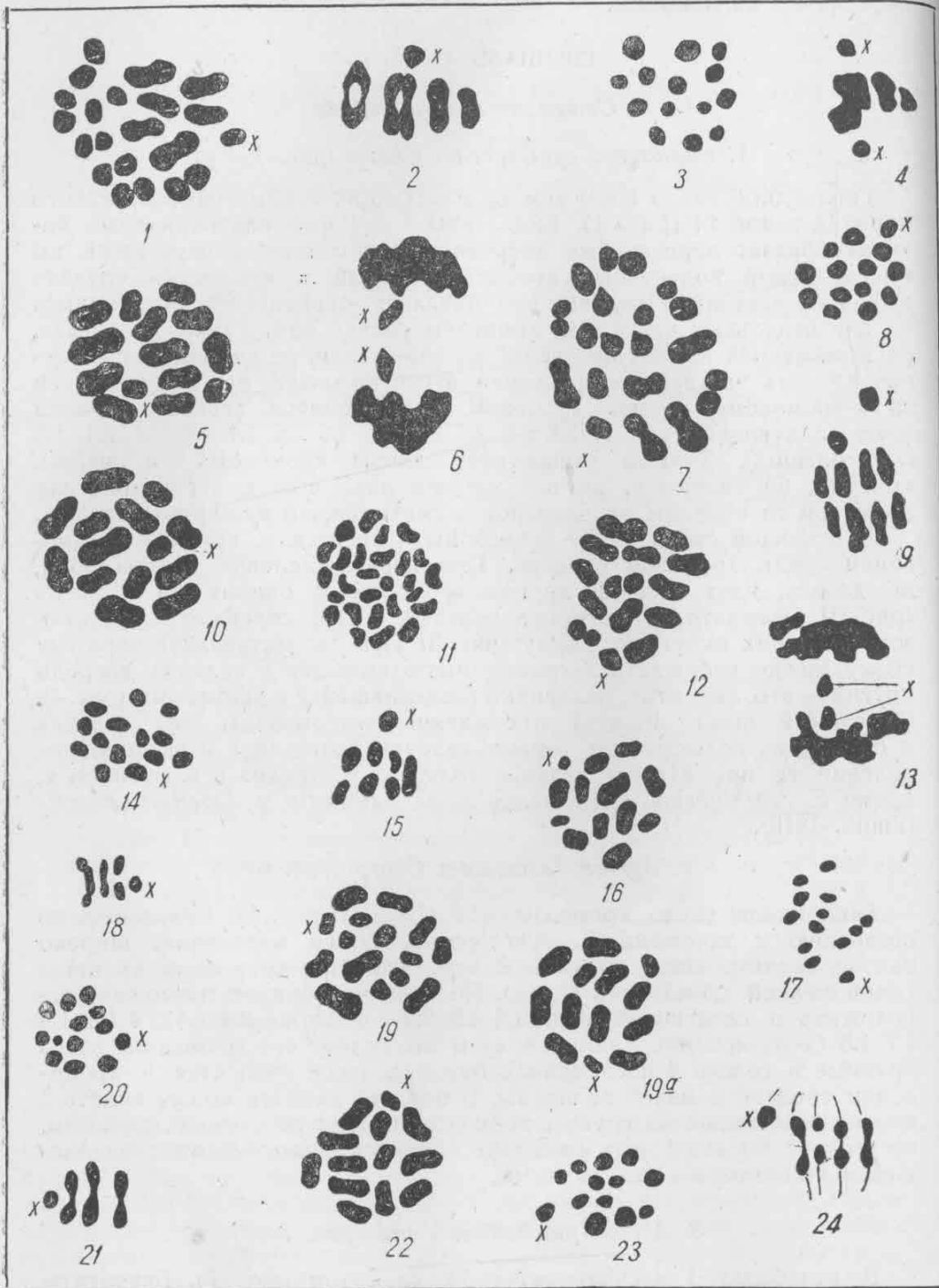
В основной своей массе хромозомы относятся к крупным хромозомам среди хромозом стрекоз. При первом делении x-хромозома, не делясь, идет впереди других хромозом к одному из полюсов (рис. 2). Сперматоциты второго порядка также содержат 14 хромозом, имеющих округлую форму (рис. 3). При рассматривании веретена сбоку можно наблюдать 2 хромозомы, отходящие к полюсам впереди других—это, вероятно, половинки разделившейся x-хромозомы (рис. 4). Описанный выше процесс отхождения x-хромозомы без деления к одному из полюсов при первом делении созревания и эквационное деление ее при втором делении является у стрекоз исключением и, кроме *E. cyathigerum*, наблюдался лишь однажды у *Libellula basalis* (Smith, 1916).

2. *Agrion hastulatum* Charp (рис. 6)

Гаплоидное число хромозом = 14 (13 + x) (рис. 5). Биваленты, по сравнению с таковыми *E. cyathigerum*, более массивные, широко палочковидные, лишь со слабой перетяжкой; x-хромозома является самой мелкой хромозомой (1,5 μ). По величине биваленты можно расположить в следующий ряд: 3.3 3.0 2.9 2.6 2.6 2.4 2.4 2.4 2.1 1.9 1.7 1.5 (x-хромозома). Таким образом мы видим, что хромозомы здесь крупные и только 4 последних хромозомы ряда относятся к хромозомам средней и малой величины. В поздней анафазе можно видеть 2 вполне разошедшиеся группы хромозом и пару отставших хромозом, которые с большой вероятностью являются половинками разделившейся x-хромозомы (рис. 6).

3. *Agrion pulchellum* Vand (рис. 7—9)

В метафазах I насчитывается 14 хромозом (рис. 7). Биваленты по своему строению очень сходны с таковыми *E. cyathigerum*. Они имеют палочковидную форму с сильной перетяжкой посредине. Часть би-



W. N. Makalowskaja

валентов рас-
лентов, распо-
ляющаяся на по-
Ее следует
3.0 2.9 2.9 2.7
у *Agrion pi-*
также содер-
(x-хромосома
центрически,
анафаз II дел-
к одному из
хромозом (р)

Пластинк
выми *Agr.*
имеют вид
ишие хромозо-
одна из ни-
мая же мал-
Положение
находим ее
мозом: 3.1
зома). Отск-
мам в отря-

Erythro-
Agrionidae
стинки. Чи-
мозому не
хромозомы
изогнуты.
различаем
зома (рис.
перетяжко
тому как
nidae. На
перетяжко
зомой и, к
фаза I не
разделив
2.4 2.3 2.3
хромозом
стрекоз,
вителей с
мозом, п
(рис. 14);
из полюс
крупные,
скости.



валентов распадается на 2 отдельные части. На рисунке видно 7 бивалентов, распавшихся на 2 части. Самая маленькая хромосома, находящаяся на периферии, имеет округлую форму без всякой перетяжки. Ее следует принять за х-хромозому. Размеры хромозом: 3.3 3.1 3.1 3.0 2.9 2.7 2.7 2.7 2.4 2.1 1.9 1.5 (х-хромозома). Таким образом у *Agrion pulchellum* мы наблюдаем крупные хромозомы. Метафазы также содержат 14 хромозом, округлой формы (рис. 8). Одна из них (х-хромозома) лежит немного в другой плоскости, располагаясь эксцентрически, или же внутри внешнего круга. При рассмотрении анафаз II деления сбоку видно, как х-хромозома без деления отходит к одному из полюсов, причем, как правило, идет впереди других хромозом (рис. 9).

4. *Agrion armatum* Charp (рис. 10)

Пластинки сперматоцитов первого порядка очень сходны с таковыми *Agr. hastulatum* и содержат 14 хромозом ($13 + x$). Биваленты имеют вид коротких палочек с перетяжкой посредине. Две наименьшие хромозомы имеют округлую форму, но на некоторых пластинках одна из них кажется овальной, со слабой перетяжкой (рис. 10). Самая же маленькая хромозома, х-хромозома, всегда остается округлой. Положение ее в пластинке не является строго определенным: мы находим ее или внутри или на периферии пластинки. Размеры хромозом: 3.1 3.0 2.9 2.9 2.7 2.7 2.7 2.6 2.2 2.1 2.1 2.1 1.8 1.5 (х-хромозома). Отсюда хромозомы этого вида относятся к крупным хромозомам в отряде стрекоз.

5. *Erythromma najas* Hansen (рис. 11—15)

Erythromma najas является единственным видом из семейства *Agrionidae*, у которого нами были найдены сперматогониальные пластинки. Число хромозом в них равно 27, но выделить из них х-хромозому не представляется возможным (рис. 11). Сперматогониальные хромозомы имеют преимущественно палочковидную форму, часто изогнуты. Гаплоидное число хромозом — 14. В метафазе I мы ясно различаем 13 бивалентов и 1 унивалент, соответствующий х-хромозоме (рис. 12). Биваленты имеют вид коротких палочек с поперечной перетяжкой. Некоторые биваленты распались на 2 части, подобно тому как это наблюдается у других представителей семейства *Agrionidae*. На рисунке виден один распавшийся бивалент с очень сильной перетяжкой. И здесь х-хромозома является самой маленькой хромозомой и, как правило, лежит в периферической части пластинки. В анафазе I наблюдается отстающая пара, несомненно соответствующая разделившейся х-хромозоме (рис. 13). Размеры хромозом: 2.9 2.6 2.4 2.4 2.3 2.3 2.3 2.2 2.1 2.1 2.0 1.9 1.8 1.5 (х-хромозома). Таким образом, хромозомы *Erythromma najas*, будучи вообще крупными среди хромозом стрекоз, являются наиболее мелкими среди изученных нами представителей семейства *Agrionidae*. В метафазе II мы насчитываем 14 хромозом, причем х-хромозома лежит несколько в другой плоскости (рис. 14); она без деления отходит впереди других хромозом к одному из полюсов (рис. 15). Хромозомы в сперматоцитах первого порядка крупные, в пластинке располагаются свободно и строго в одной плоскости.

Семейство *Lestidae*6. *Lestes sponsa* Hansen (рис. 16—18)

В метафазе I деления насчитывается 13 хромозом (рис. 16). Биваленты *Lestes sponsa* коротко-палочковидные с перетяжкой. Самая маленькая хромосома, являющаяся х-хромозомой, имеет округлую форму. По величинам они располагаются в следующий ряд: 2.4 2.0 1.9 1.8 1.7 1.6 1.6 1.6 1.5 1.5 1.4 1.1 0.9 (х-хромосома). Отсюда мы видим, что хромозомы *Lestes sponsa* значительно меньше, чем таковые представителей семейства *Agrionidae*. В метафазах II также насчитывается 13 хромозом округлой формы (рис. 17). Х-хромосома лежит на периферии пластинки. При рассматривании картин II деления сбоку видно, что х-хромосома отходит без деления к одному из полюсов (рис. 18).

Семейство *Calopterygidae*7. *Calopteryx virgo* L. (рис. 19—21)

В метафазе I наблюдается 13 хромозом (рис. 19). Биваленты имеют вид коротких толстых палочек со слабой перетяжкой. В некоторых случаях биваленты распадаются на 2 части; так, на прилагаемом рисунке мы видим 2 распавшихся бивалента. По аналогии с ранее рассмотренными случаями, за х-хромозому принимаем наименьшую хромозому; она может лежать на периферии или внутри пластинки. По величине хромозомы занимают промежуточное положение между таковыми семейств *Agrionidae* и *Lestes sponsa*, а именно: 2.6 2.4 2.3 2.3 2.1 1.9 1.8 1.7 1.7 1.6 1.4 1.3 1.1 (х-хромосома). В метафазе II мы также насчитываем 13 хромозом (рис. 20). Х-хромосома лежит несколько эксцентрически и слегка в другой плоскости. Вид метафазы II деления сбоку показывает, что х-хромосома без деления отходит к одному из полюсов (рис. 21).

8. *Calopteryx splendens* Harris (рис. 22—24)

Хромозомальный набор *Calopteryx splendens* по числу хромозом, форме и величине их очень близок к таковому *Calopteryx virgo*. На экваториальных пластинках I деления созревания насчитывается 13 хромозом (рис. 22). Биваленты имеют коротко-палочковидную форму с поперечной перетяжкой. Х-хромосома имеет вид короткой палочки; она является самой маленькой хромозомой набора и лежит или внутри или на периферии пластинки. Длина хромозом: 2.4 2.4 2.3 2.3 2.3 2.3 2.1 2.1 2.1 2.0 1.6 1.3 (х-хромосома). В метафазах II деления также 13 хромозом (рис. 23). Все они имеют округлую форму. Х-хромосома лежит эксцентрически. Она без деления отходит к одному из полюсов, причем расхождение всех хромозом происходит более или менее одновременно (рис. 24).

Подотряд *Anisoptera*. Семейство *Aeschnidae*9. *Aeschna grandis* L. (рис. 25—28)

Гаплоидный хромозомальный набор *Aeschna grandis* характеризуется присутствием гигантского бивалента, что резко отличает названный вид от всех других изученных нами до сих пор стрекоз. В метафазах



25



29



33



37



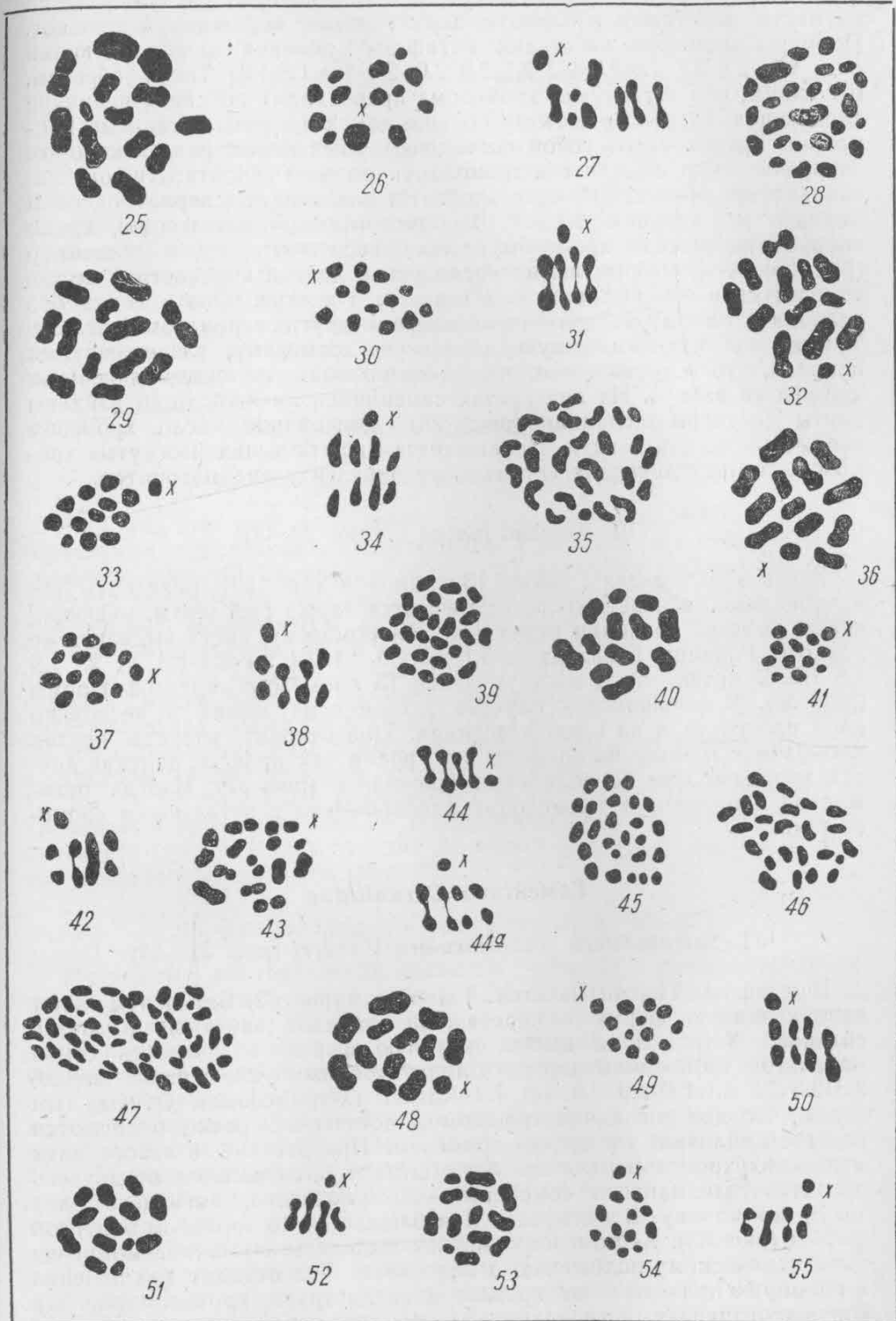
42



4



W. N.



W. N. Makalowskaja

мы насчитываем 13 хромозом (рис. 25). Биваленты имеют палочковидную форму с перетяжкой посредине. В некоторых случаях удается на месте перетяжки наблюдать ясный, резко выраженный просвет. Промеры хромозом на стадии метафазы I деления дали следующий ряд: 4.8 2.8 2.7 2.6 2.3 2.2 2.1 2.0 2.0 2.0 1.9 1.8 1.3. Таким образом, мы видим, что гигантская хромозома превосходит по своей величине следующую за ней хромозому больше чем в $1\frac{1}{2}$ раза. Остальные хромозомы представляют собой постепенно убывающий ряд, в котором затруднительно выделить х-хромозому: по всей вероятности она несколько крупнее самой маленькой. На пластинках сперматоцитов II порядка мы находим также 13 хромозом, округлой формы, среди которых гигантская хромозома также выделяется своей величиной (рис. 26). Х-хромозома лежит несколько в другой плоскости и может находиться и у периферии пластинки и в центре. Она отходит без деления к одному из полюсов и впереди других хромозом (рис. 27). Тут же мы находим самую маленькую хромозому, разделившуюся пополам, что говорит о том, что х-хромозома — не самая маленькая хромозома набора. На препаратах семенников личинок были найдены цисты со сперматогониями (рис. 28). Диплоидное число хромозом равняется двадцати пяти. Наблюдается пара больших изогнутых хромозом, соответствующих гигантскому биваленту сперматоцитов.

10. *Aeschna juncea* L. (рис. 29—31)

Здесь в метафазах I также 13 хромозом (рис. 29). Биваленты палочковидные, с перетяжкой; встречаются также биваленты, имеющие ясный просвет по линии перетяжки. Х-хромозому здесь выделить не удалось. Размеры бивалентов: 3.1 2.9 2.6 2.4 2.4 2.4 2.4 2.3 2.1 2.1 1.9 1.8 1.3. В метафазах II насчитывается 13 хромозом округлой формы (рис. 30). В большинстве случаев х-хромозома лежит в несколько иной плоскости и на краю пластинки. Она отходит впереди других хромозом к одному из полюсов, в то время как процесс деления других хромозом еще не полностью закончился (рис. 31). Иногда отхождение х-хромозомы происходит одновременно с остальными хромозомами.

Семейство *Corduliidae*

11. *Somatochlora flavomaculata* Vanderl (рис. 32—35)

В метафазах I насчитывается 13 хромозом (рис. 32). Биваленты имеют палочковидную форму с перетяжкой, от едва заметной до очень сильной. Х-хромозома имеет округлую форму и является самой маленькой хромозомой набора. Длины хромозом следующие: 2.9 2.6 2.3 2.3 2.2 2.1 2.0 2.0 2.0 1.9 1.9 1.5 1.1 (х-хромозома). Отсюда мы видим, что две последние хромозомы достаточно резко отличаются по своей величине от прочих хромозом. Присутствие в наборе двух маленьких хромозом отличает *Somatochlora flavomaculata* от другого представителя данного семейства — *Cordulia aenea*, имеющего одну такую хромозому. В метафазах II наблюдается 13 хромозом округлой формы (рис. 33). Х-хромозому можно выделить по занимаемому ею эксцентрическому положению в пластинке. Она отходит без деления к одному из полюсов и, как правило, впереди других хромозом (рис. 34). Сперматогонияльные хромозомы имеют коротко-палочковидную, пре-

имущественно
наблюденных
бором хромо-

И здесь в
гающихся п
2.0 2.0 1.9 1.
палочек с б
хромозома,
и довольно
мозом. В ме
и слегка в
идет вперед
матогонияли
имеют вид

Этот ви
ториальных
хромозом
с легкой п
лудой форм
Но так ка
чина доста
змой в с
двух мале
По размер
к средни
1.7 1.7 1.4
хромозом,
плоскости
зом к оди

Метаф
по велич
1.4 0,9 (х
rhinia al
видная,
свет пос
маленьки
ных пла
зом. На
считать
наимень
При
из полю
44 и 44
двойны

имущественно изогнутую форму (рис. 35). Ввиду ограниченного числа наблюдаемых сперматогониальных метафаз пластинок с полным набором хромозом найти не удалось.

12. *Cordulia aenea* L. (рис. 36—39)

И здесь в метафазе I насчитывается 13 хромозом (рис. 36), располагающихся по величине в следующий ряд: 2.6 2.6 2.4 2.3 2.3 2.1 2.1 2.0 2.0 1.9 1.7 1.7 1.3 (х-хромозома). Биваленты имеют вид коротких палочек с более или менее ясно выраженной перетяжкой. Маленькая хромозома, соответствующая х-хромозоме, имеет округлую форму и довольно резко отличается по своей величине от остальных хромозом. В метафазе II х-хромозома располагается во внешнем круге и слегка в другой плоскости (рис. 37). В анафазе она не делаясь идет впереди других хромозом к одному из полюсов (рис. 38). Сперматогониальные метафазы позволяют насчитать 25 хромозом. Они имеют вид коротких, неправильно-овальных телец.

Семейство *Libellulidae*

13. *Leptetrum quadrimaculatum* L. (рис. 40—42)

Этот вид был уже исследован раньше (Огума, 1930). На экваториальных пластинках сперматоцитов I порядка мы наблюдаем 13 хромозом (рис. 40). Биваленты имеют вид коротких толстых палочек с легкой перетяжкой. Две самых маленьких хромозомы имеют округлую форму. Наименьшую из них Огума называет *m*-хромозомой. Но так как поведение ее не отличается от прочих хромозом, а величина достаточно крупная, мы не имеем данных считать ее *m*-хромозомой в смысле Вильсона. Есть основание считать, что одна из двух маленьких хромозом в смысле Огума является х-хромозомой. По размерам хромозомы *Leptetrum quadrimaculatum* можно отнести к средним среди хромозом стрекоз вообще: 2.3 2.1 2.0 1.9 1.9 1.7 1.7 1.7 1.4 1.4 1.3 1.1 0.9. В метафазах II, где также присутствуют 13 хромозом, х-хромозома лежит эксцентрически и несколько в иной плоскости (рис. 41). Она отходит не делаясь и впереди других хромозом к одному из полюсов (рис. 42).

14. *Leucorrhinia albifrons* Burm (рис. 43—47)

Метафазы I состоят из 13 хромозом (рис. 43), располагающихся по величине в следующий ряд: 2.4 2.1 2.1 2.0 1.9 1.9 1.7 1.6 1.6 1.4 1.4 0,9 (х-хромозома) 0.8. Как видно из промеров, хромозомы *Leucorrhinia albifrons* являются средними по величине. Форма их палочковидная, с перетяжкой, причем у многих бивалентов виден ясный просвет посредине. На рисунке видно 6 таких бивалентов. 2 самые маленькие хромозомы имеют округлую форму. На сперматогониальных пластинках (рис. 46) была найдена пара очень маленьких хромозом. На этом основании в сперматоцитах I х-хромозомой мы склонны считать хромозому предпоследнюю по величине. В метафазах I обе наименьшие хромозомы располагались на периферии.

При втором делении х-хромозома отходит без деления к одному из полюсов, то наравне с прочими хромозомами, то впереди их (рис. 44 и 44a). Среди сперматоцитов II были найдены клетки с примерно двойным количеством хромозом (рис. 45). Здесь можно насчитать

25 хромозом. На сперматогонияльных пластинках (рис. 46) наблюдалось 25 хромозом. Они коротко-палочковидны, некоторые из них изогнуты. В том же фолликуле были найдены клетки с тетраплоидным набором хромозом (рис. 47). На рисунке насчитывается 47 хромозом, т. е. почти полное тетраплоидное число. Хромозомы имеют ту же величину и форму, что и хромозомы нормальных сперматогоний, но величина клеток в 2 раза больше нормы.

15. *Leucorrhinia rubicunda* L. (рис. 48—50)

Метафазы I состоят из 13-ти хромозом (рис. 48). 12 бивалентов имеют широко-палочковидную форму, с более или менее ясно выраженной перетяжкой; самая маленькая 13-я хромозома отличается округлой формой и почти всегда лежит в периферической части. Это х-хромозома. Величины хромозом: 2.4 2.3 2.1 2.1 2.1 2.1 1.9 1.7 1.6 1.6 1.4 1.2 (х-хромозома). Хромозомальный набор сперматоцитов I порядка *L. rubicunda* сильно отличается от такового *L. albifrons* по форме и по величине хромозом. Биваленты *L. rubicunda* массивные, лишь со слабой перетяжкой, тогда как у *L. albifrons* многие биваленты распадаются на 2 части. Хромозомы *L. rubicunda* более крупные, длина их лишь постепенно убывает, и самая маленькая хромозома набора (х-хромозома) значительно больше самой маленькой хромозомы *L. albifrons*. В наборе *L. albifrons* присутствуют 2 маленькие хромозомы, резко отличающиеся по своей величине от остальных хромозом, чего мы не наблюдаем у *L. rubicunda*. Экваториальные пластинки сперматоцитов II порядка также состоят из 13-ти округлых хромозом (рис. 49); х-хромозома лежит эксцентрически и в другой плоскости и при рассматривании веретена сбоку видно, что она опережая другие хромозомы, без деления отходит к одному из полюсов (рис. 50).

16. *Sympetrum flaveolum* L. (рис. 51—52)

Гаплоидное число равно 13-ти (рис. 51). 11 бивалентов имеют палочковидную форму с более или менее заметной перетяжкой; 2 наименьших хромозомы имеют более округлую форму и нам не удалось установить, которая из них является х-хромозомой. По размерам хромозомы являются мелкими среди хромозом стрекоз: 1.9 1.7 1.6 1.4 1.4 1.4 1.4 1.3 1.3 1.3 1.0 0.9. Боковой вид веретена II деления показывает отходящую впереди других к полюсу неразделенную х-хромозому (рис. 52).

17. *Sympetrum scoticum* Donovan (рис. 53—55)

В метафазах I насчитывается 13 хромозом (рис. 53). Форма бивалентов коротко-палочковидная, со слабой перетяжкой; две наименьшие хромозомы имеют округлую форму. В данном случае мы также оставляем нерешенным вопрос о том, которая из двух наименьших хромозом является х-хромозомой. Хромозомы *Sympetrum scoticum*, как и *Sympetrum flaveolum*, относятся к самым мелким среди хромозом стрекоз. Их длина: 1.9 1.7 1.7 1.6 1.5 1.5 1.5 1.4 1.4 1.4 1.3 0.9 0.7. Таким образом мы видим большое сходство у обоих видов, с той разницей, что обе маленькие хромозомы *Sympetrum scoticum* еще меньше таковых *Sympetrum flaveolum*. В метафазах II—13 округлых хромозом, причем х-хромозома расположена эксцентрически и в иной плоскости

(рис. 54). Боковой мазок, идущий к хромозому (рис.

1. Сравнитель

Сравнитель телей отряда названной группы к 6-ти семействам представителем 27-ми, удалось стрекоз, относимых к семейству *Corduliidae*, *Cordulidae* и *Aeschna grandis* и *Aeschna* у *Aeschna grandis* мазком.

Для уяснения изученных в таблице, составленной

Из таблицы состоит из 13 хромозом. Число хромозом в *phidae* (от 10) в семействе *frequens* было 10. Семейства члеников: *Agrotidae* и *Corduliidae* систематическая цель. Огуменность четливо. Число *Gomphidae*, *daea*, согласно является др.

С другой стороны, являющиеся достигшими половой устойчивости.

Живущие систематически группами с представителями *sozygota* встречающихся продвигаются чрезвычайно *bia superstitiosa* в хромозоме

Говоря неправильно

(рис. 54). Боковой вид метафазы показывает обычную картину: х-хромозому, идущую без деления к одному из полюсов и впереди других хромозом (рис. 55).

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

1. Сравнительные данные о числе, форме и величине хромозом

Сравнительное изучение числа хромозом у различных представителей отряда *Odonata* позволяет говорить о большой однородности названной группы. Нами было изучено 17 видов стрекоз, относящихся к 6-ти семействам. Гаплоидное число хромозом у всех изученных представителей семейства *Agrionidae* равно 14-ти; диплоидное, равное 27-ми, удалось наблюдать лишь у *Erythromma najas*. Все прочие виды стрекоз, относящиеся к семействам *Lestidae*, *Calopterygidae*, *Aeschnidae*, *Corduliidae* и *Libellulidae* имеют гаплоидный набор, насчитывающий 13 и, соответственно, диплоидный, как удалось установить у *Aeschna grandis*, *Cordulia aenea* и *Leucorrhinia albifrons*, — 25 хромозом.

Для уяснения общей картины хромозомальных отношений у всех изученных в этом отношении видов стрекоз приводим выше сводную таблицу, составленную на основании своих и литературных данных.

Из таблицы видно, что наименьший гаплоидный набор у стрекоз состоит из 10 хромозом ($9+x$), а наибольший — из 14-ти ($13+x$) хромозом. Число хромозом в пределах отдельных семейств отличается большим постоянством. Колебания наблюдаются лишь у *Gomphidae* (от 10 до 12) и в некоторой степени — у *Aeschnidae* (13—14). В семействе *Libellulidae*, где изучено 20 видов, только у *Sympetrum frequens* было найдено 12 хромозом, вместо характерного для этого семейства числа 13. Прочие семейства имеют следующие гаплоидные наборы: *Agrionidae* — 14, *Lestidae*, *Calopterygidae*, *Cordulegastridae* и *Corduliidae* — 13 хромозом. Из всех приведенных данных — кариологическая цельность группы *Odonata* в целом выступает, вопреки мнению Огума (1930), имевшего недостаточный материал, очень отчетливо. Что касается изменчивости числа хромозом в семействе *Gomphidae*, то, может быть, она связана с тем, что семейство *Gomphidae*, согласно данным Гандлирша (1908), Тильярда (1917) и др. является древнейшим и примитивнейшим из *Anisoptera*, существовавшим уже в лиасе.

С другой стороны, нам известно, что *Libellulidae* и *Agrionidae*, являющиеся новейшими и специализированными ветвями *Odonata*, достигшими расцвета и ставшими господствующими только со второй половины третичного времени, т. е., примерно, с неогена, имеют устойчивое число хромозом — 13 у *Libellulidae* и 14 у *Agrionidae*.

Живущий ныне в Японии вид *Neopaleophlebia superstes* занимает систематически промежуточное положение между обеими главными группами стрекоз, *Zygoptera* и *Anisoptera*. Он является единственным представителем установленной Гандлиршем группы стрекоз *Anisozygoptera*, являющимися древнейшими и первичнейшими *Odonata*, встречающимися еще в лиасе и увеличивающимися в числе по мере продвижения в глубь истории земли. С этой точки зрения было бы чрезвычайно интересно установить число хромозом у *Neopaleophlebia superstes*, так как возможно, что это помогло бы нам разобраться в хромозомальных отношениях стрекоз.

Говоря о числе хромозом, следует упомянуть о встретившихся неправильностях в митозах, а именно о случаях удвоения числа

ТАБЛИЦА
хромозомальных чисел в отряде *Odonata*

№	Род	Вид	Гаплоидное число хромо- сом	Диплоидное число хромо- сом	Автор, год
Подотряд <i>Zygoptera</i> . Семейство <i>Agrionidae</i> .					
1	<i>Enallagma</i>	<i>cyathigerum</i>	14		Макаловская
2	<i>Agrion</i>	<i>hastulatum</i>	14		"
3	"	<i>pulchellum</i>	14		"
4	"	<i>armatum</i>	14		"
5	<i>Erythromma</i>	<i>najas</i>	14	27	"
6	<i>Ceriagrion</i>	<i>rudiae</i>	14	27	Asana & Makino- 1935
Семейство <i>Lestidae</i> .					
7	<i>Lestes</i>	<i>sponsa</i>	13		Макаловская
Семейство <i>Calopterygidae</i> .					
8	<i>Calopteryx</i>	<i>virgo</i>	13		Макаловская
9	"	<i>splendens</i>	13		"
10	"	<i>atrata</i>	13		Oguma 1930
11	"	<i>cornelia</i>	13		"
12	<i>Mnais</i>	<i>strigata</i>	13		"
13	"	<i>costalis</i>	13		"
Подотряд <i>Anisoptera</i> . Семейство <i>Gomphidae</i> .					
14	<i>Gomphus</i>	<i>melampus</i>	10		Oguma 1930
15	"	<i>suzukii</i>	12		"
16	"	<i>unifasciatus</i>	11		"
17	<i>Ictinus</i>	<i>rapax</i>	12	23	Asana & Makino- 1935
Семейство <i>Aeschnidae</i> .					
18	<i>Anax</i>	<i>junius</i>	14	27	Lefevre & Mc Gill 1908
19	<i>Aeschna</i>	<i>crenata</i>	14		Oksala, 1939
20	"	<i>grandis</i>	13	25	Макаловская
21	"	<i>juncea</i>	13		"
Семейство <i>Cordulegastridae</i> .					
22	<i>Anotogaster</i>	<i>sieboldi</i>	13		Oguma 1930.
23	<i>Cordulegaster</i>	<i>annulatus</i>	13		Oksala 1939
Семейство <i>Corduliidae</i> .					
24	<i>Somatochlora</i>	<i>flavomaculata</i>	13		Макаловская
25	"	<i>viridiaenea</i>	13		Oguma 1930
26	"	<i>uchidae</i>	13		"
27	<i>Cordulia</i>	<i>aenea</i>	13	25	Макаловская

№

28 | *Panta*29 | *Trame*30 | *Libellu*31 | "

32 | *Leptete*

33 | "

34 | *Leucoc*

35 | "

36 | *Symp*

37 | "

38 | "

39 | "

40 | "

41 | *Trithe*

42 | *Brach*

43 | *Dipla*

44 | *Croco*

45 | *Potom*

46 | *Ortho*

47 | "

48 | "

хромозом у
фолликул с
лом хромоз

II порядка
с удвоенны
форму, что
плоидия в

Оксала (

Что кас

ляется все

перечной п

исключения

смотре лит

бой, еле за

наблюдаем

сильно, что

сти. Из 17

альные пл

Подобные

явление об

Не отрица

мы склонн

Продолжение

№	Род	Вид	Гаплоидное число хромо- сом	Диплоидное число хромо- сом	Автор, год
Семейство <i>Libellulidae</i> .					
28	<i>Pantala</i>	<i>flavescens</i>	13	25	Asana & Makino 1935
29	<i>Tramea</i>	<i>limbata</i>	13	25	"
30	<i>Libellula</i>	<i>basalis</i>	13	25	Smith 1916
31	"	<i>angellna</i>	13		Oguma 1930
32	<i>Leptetrum</i>	<i>quadrinaculatum</i>	13		"
33	"	"	13		Макаловская
34	<i>Leucorrhinia</i>	<i>albifrons</i>	13	25	"
35	"	<i>rubicunda</i>	13		"
36	<i>Sympetrum</i>	<i>pedemontanum</i>	13		Oguma 1930
37	"	<i>frequens</i>	12		"
38	"	<i>semicinetum</i>	13	25	Smith 1916
39	"	<i>flaveolum</i>	13		Макаловская
40	"	<i>scoticum</i>	13		"
41	<i>Trithemis</i>	<i>pallidinervis</i>	13	25	Asana & Makino 1935
42	<i>Brachythemis</i>	<i>contaminata</i>	13	25	То же
43	<i>Diplacodes</i>	<i>frivialis</i>	13	25	"
44	<i>Crocothemis</i>	<i>servilia</i>	13	25	"
45	<i>Potomarcha</i>	<i>obscura</i>	13	25	"
46	<i>Orthetrum</i>	<i>salina</i>	13	25	"
47	"	<i>albistulum</i>	13	25	Oguma 1930
48	"	<i>japonicum</i>	13		"

хромозом у *Leucorrhinia albifrons*. У этого вида удалось наблюдать фолликул со сперматогониями, содержащий клетки с удвоенным числом хромозом (примерно 47). Один раз был встречен сперматоцит II порядка также с удвоенным числом хромозом (25). На пластинках с удвоенным числом хромозом последние имеют ту же величину и форму, что на нормальных, но сами клетки вдвое крупнее. Тетраплоидия в соматических клетках стрекоз была недавно описана Оксала (Oksala, 1939).

Что касается формы бивалентных хромозом, то для стрекоз является весьма характерной форма короткой и толстой палочки с поперечной перетяжкой. Из этого правила мы не встретили ни одного исключения, как при обработке своего материала, так и при просмотре литературных данных. Поперечная перетяжка может быть слабой, еле заметной, и очень сильной. Иногда вместо перетяжки мы наблюдаем ясный поперечный просвет, часто выраженный настолько сильно, что бивалент оказывается распавшимся на 2 отдельные части. Из 17 исследованных нами видов у 7 мы наблюдали экваториальные пластинки с частью бивалентов, распавшихся на 2 части. Подобные картины наблюдали Азана и Макино и склонны это явление объяснять различием в степени дифференцировки окраски. Не отрицая частичного значения различной степени дифференцировки, мы склонны это явление считать за настоящий распад.

У большинства исследованных видов стрекоз имеется один маленький бивалент, по форме очень мало или совсем не отличающийся от х-хромозомы. Эту хромозому Огума (1930), а также Азана и Макино (1935) принимают за *m*-хромозому. Мы, со своей стороны, не можем согласиться с мнением японских авторов, так как эта хромозома не может быть гомологом типичной *m*-хромозомы Hemiptera, где, как это установлено Вильсоном и другими авторами (Проккофьева, 1933), она сильно отличается от прочих хромозом и величиной и поведением. У изученных нами видов большей частью не наблюдалось резкой разницы в величине между маленькой и другими хромозомами. По своему поведению она также не отличалась от прочих хромозом и нам не приходилось наблюдать преждевременного расхождения маленькой хромозомы при делениях созревания.

Переходя к размерам хромозом, необходимо отметить, что абсолютные величины хромозом у различных видов различны, являясь их специфическими отличиями.

Наибольшей величиной хромозом отличаются стрекозы из рода *Agrion*, и в этом отношении они превосходят все другие исследованные нами виды. *Enallagma cyathigerum* и *Erythromma najas* в величине хромозом уступают роду *Agrion*. Для всего семейства в целом характерны относительно большие размеры самой маленькой хромозомы.

Хромозомы *Lestes sponsa* (семейство *Lestidae*) относятся к мелким и по своей величине могут быть поставлены рядом с хромозомами семейства *Libellulidae*.

Характерным для обоих видов *Calopterygidae* является малый размах колебаний величины хромозом и преобладание крупных хромозом.

В семействе *Aeschnidae* — *Aeschna grandis* обладает гигантским бивалентом в 4,86 μ длиной. Из изученных нами представителей отряда *Odonata* *Aeschna grandis* является единственным видом, обладающим такой особенностью. В остальных отношениях наборы хромозом *Aeschna juncea* и *Aeschna grandis* сходны между собой.

Азана и Макино наблюдали гигантскую хромозому у *Ictinus rapax*. Но, по наблюдениям этих авторов, она является х-хромозомой. У *Aeschna grandis* гигантская хромозома никак не может быть х-хромозомой, так как на сперматогонияльных пластинках личинок этого вида присутствуют 2 большие хромозомы.

Семейство *Libellulidae* вообще отличается мелкими хромозомами.

В частности, представители рода *Sympetrum* обладают наименьшими хромозомами среди *Odonata*.

2. X-хромозома

У стрекоз, в отличие от обычно наблюдаемой в других группах насекомых картины, биваленты имеют форму коротких широких палочек с поперечной перетяжкой. В первом делении созревания они становятся своей длиной осью перпендикулярно к оси веретена. Эта особенность *Odonata* является весьма благоприятным обстоятельством для выявления на этой стадии непарной х-хромозомы. Форма х-хромозомы преимущественно округлая, в некоторых случаях более или менее овально вытянутая. Положение ее в пластинке чаще всего периферическое, но иногда можно наблюдать и иное расположение. У всех изученных представителей семейства *Agrionidae* х-хромозома является самой маленькой хромозомой набора. То же относится и к семейству *Calopterygidae* и к *Corduliaeana*. Несколько менее ясная

картина у *Aeschnidae* тому, что больших у всех и *sponsa* в две мал остальные ностям и тами, нет выше дв

Таким *Odonata* нако, в хромозом считают наименьш крытым.

В спе тельно л ства *Libellata* не перифер что поч

Во в образом редукции Исключ у котор в прове имеют дала пр

Изу щиеся

1. О остальные шении

2. С мой би ной. И овальн ший по чающи

3. Е лить н а)

в гапл *Libella*

б) в гапл

4. I среди

картина имеет место у *Aeschna grandis* и *Aeschna juncea* (семейства *Aschnidae*), у которых х-хромосома различается с трудом, благодаря тому, что бивалентная природа следующих за ней по величине небольших хромосом плохо различается. У *Somatochlora flavomaculata*, у всех изученных представителей семейства *Libellulidae* и у *Lestes sponsa* в хромосомальном наборе метафазы I имеются всего только две маленькие, сходные по очертаниям хромосомы. Так как все остальные хромосомные наборы по своим морфологическим особенностям и поведению у данных видов являются типичными бивалентами, нет сомнений, что х-хромосому надо искать среди указанных выше двух маленьких хромосом.

Таким образом, мы можем сделать заключение, что в отряде *Odonata* х-хромосома по своим размерам является наименьшей; однако, в ряде случаев ей сопутствует сходная по форме и размерам хромосома, которую японские авторы, как это указывалось выше, считают *m*-хромосомой, благодаря чему вопрос о том, которая из двух наименьших хромосом является здесь х-хромосомой, остается открытым.

В сперматоцитах II порядка х-хромосома устанавливается значительно легче и ее идентифицирование даже у представителей семейства *Libellulidae*, а также у *Lestes sponsa* и *Somatochlora flavomaculata* не вызывает затруднений. Следует отметить ее преимущественно периферическое положение в пластинках, а также то обстоятельство, что почти всегда она лежит немного в другой плоскости.

Во время делений созревания х-хромосома ведет себя следующим образом: первое деление является для нее эквационным, второе же — редукционным, напоминая в этом отношении многих *Heteroptera*. Исключением из этого правила является *Enallagma cyathigerum*, у которой мы наблюдали прередуцию. Однако этот факт нуждается в проверке на более обширном материале. Аналогичные отношения имеют место у *Libellula basalis*, у которой Е. С мис (1916) наблюдала прередуцию.

Выводы

Изучение перечисленных выше 17 видов стрекоз, а также имеющиеся литературные данные позволяют сделать следующие выводы: 1. Отряд *Odonata*, хорошо обособленный морфологически среди остальных насекомых, представляет собой и в кариологическом отношении весьма целостную группу.

2. Отряд *Odonata* характеризуется чрезвычайно однородной формой бивалентов, которая представляется всегда широкопалочковидной. Исключением является х-хромосома, имеющая округлую или овальную форму, и один, встречающийся у многих видов, наименьший по размерам бивалент (*m*-хромосома японских авторов), отличающийся также овальной формой.

3. В отношении числа хромосом отряд *Odonata* можно подразделить на две основные группы:

а) группа, характеризующаяся наличием 13 хромосом ($12+x$) в гаплоидном наборе (семейство *Lestidae*, *Calopterygidae*, *Corduliidae*, *Libellulidae*).

б) Группа, характеризующаяся наличием 14 хромосом ($13+x$) в гаплоидном наборе (единственное семейство — *Agrionidae*).

4. Исключением из этого правила является семейство *Gomphidae*, среди представителей которого в литературе отмечается наличие 10,

11 и 12 хромозом и семейство *Aeschnidae*, где найдено и 13 и 14 хромозом.

5. Размеры хромозом сперматоцитов первого порядка, как правило, являются достаточно характерным признаком семейств и родов *Odonata*, как в отношении амплитуды колебаний в пределах набора, так и самой величины. Например, семейство *Agrionidae* имеет наибольшие абсолютные размеры хромозом, а семейство *Libellulidae* — наименьшие.

6. Ряд видов, относящихся к одному и тому же роду, может быть хорошо различим по амплитуде колебаний и по размерам отдельных хромозом (гигантская хромозома у *Aeschna grandis*).

7. У всех исследованных видов в сперматогенезе имеется непарная х-хромозома. Таким образом половые хромозомы относятся к типу XX—XO.

8. Х-хромозома является самой маленькой хромозомой набора или же одной из двух наименьших.

9. Первое деление созревания для х-хромозом является эквационным, а второе — редукционным. Лишь у *Enallagma cyathigerum* наблюдались обратные отношения.

10. У *Leucorrhinia albifrons* констатированы случаи удвоения хромозомального набора.

ЛИТЕРАТУРА

1. Asana J. J. and Saijo Makino. A comparative study of the chromosomes in the Indian Dragonflies. Journ. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., Ser. VI, Zoology, v. IV, Nr. 2, 1935.
2. A. Handlirsch. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, 5. 1229—1230. 1908.
3. Lefevre, G. and Mc Gill C. C. The chromosomes of *Anasa tristis* and *Anax junius*. Amer. Journ. Anat., vol. 7, 1908.
4. Мартынов. А. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых. 1. Палеонт. инст. VII, № 1, стр. 1—148.
5. Oguma, K. A comparative study of the spermatocyte chromosomes in allied species of the dragon-fly. Journ. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. Ser. VI, v. 1. 1930.
6. Oksala, Tarvo. Über Tetraploidie der Binde und Fettgewebe bei den Odonaten. Heredit. Bd. XXV, Nr. 2, 1939.
7. Прокофьева, А. Vergleichend-karyologische Studien von elf Arten der Familie Corixidae (Hemiptera, Heteroptera). Zeitschr. Zellforsch. B. 19, H. 1, 1933.
8. Smith, E. A. Spermatogenesis of the dragon-fly. *Sympetrum semicinctum* (Say) with remarks upon *Libellula basalis*. Biol. Bull., v. 31, 1916.
9. Tillyard, R. J. The biology of dragon-flies, Cambridge, pp. 317—320, 1917.

Объяснения рисунков

Все рисунки сделаны при помощи рисовального аппарата Аббе, с проекцией изображения на уровень рабочего стола при нормальной длине тубуса.

Увеличение: имм. $\frac{1}{12}$ Рейхерт, окуляр 18× Цейс. При репродукции — уменьшены.

Таблица III

- Рис. 1—4. *Enallagma cyathigerum*: рис. 1 — метафаза I, вид с полюса, справа 7 бивалентов распались на две части; рис. 2 — начало анафазы I; рис. 3 — метафаза II; рис. 4 — начало анафазы II.
- Рис. 5—6. *Agrion hastulatum*: рис. 5 — метафаза I, вид с полюса; рис. 6 — поздняя анафаза I.
- Рис. 7—9. *Agrion pulchellum*: рис. 7 — метафаза I, вид с полюса, 7 бивалентов распались на две части; рис. 8 — метафаза II, вид с полюса, х-хромозома лежит в другой плоскости; рис. 9 — анафаза II.
- Рис. 10. *Agrion armatum*: метафаза I, вид с полюса.
- Рис. 11—15. *Erythromma najas*: рис. 11 — сперматогонимальная метафаза; рис. 12 — метафаза I, вид с полюса, 2 бивалента распались на две части; рис. 13 — анафаза I; рис. 14 — метафаза II, вид с полюса, х-хромозома лежит в другой плоскости; рис. 15 — анафаза II.
- Рис. 16—18. *Lestes sponsa*: рис. 16 — метафаза I, вид с полюса; рис. 17 — метафаза II, вид с полюса; рис. 18 — начало анафазы II.

Рис. 19—21. С
2 бивалента р
со

Рис. 22—24. С

Рис. 25—28.
один бивален
сома лежит в

Рис. 29—31. А
вид с полюса
Рис. 32—35.
рис. 33 — мет

Рис. 36—39. С
р
Рис. 40—42. М
метафаза II,

Рис. 43—47.
распались на
ное число х

Рис. 48—50.
метафаза II,

Рис. 51—52

Рис. 53—55.
фаза II, ви

- Рис. 19—21. *Calopteryx virgo*: рис. 19 и 19а — метафаза I, вид с полюса, на рис. 19а — 2 бивалента распались на две части; рис. 20 — метафаза II, вид с полюса, х-хромосома лежит в другой плоскости; рис. 21 — начало анафазы II.
Рис. 22—24. *Calopteryx splendens*: рис. 22 — метафаза I, вид с полюса; рис. 23 — метафаза II, вид с полюса; рис. 24 — начало анафазы II.

Таблица IV

- Рис. 25—28. *Aeschna grandis*: рис. 25 — метафаза I, вид с полюса, гигантский и еще один бивалент распались на две части; рис. 26 — метафаза II, вид с полюса, х-хромосома лежит в другой плоскости; рис. 27 — начало анафазы II; рис. 28 — сперматогониальная метафаза.
Рис. 29—31. *Aeschna juncea*: рис. 29 — метафаза I, вид с полюса; рис. 30 — метафаза II, вид с полюса, х-хромосома лежит в другой плоскости; рис. 31 — начало анафазы II.
Рис. 32—35. *Somatochlora flavomaculata*: рис. 32 — метафаза I, вид с полюса; рис. 33 — метафаза II, вид с полюса; рис. 34 — анафаза II; рис. 35 — сперматогониальная метафаза.
Рис. 36—39. *Cordulia aenea*: рис. 36 — метафаза I, вид с полюса; рис. 37 — метафаза II; рис. 38 — анафаза II; рис. 39 — сперматогониальная метафаза.
Рис. 40—42. *Leptetrum quadrimaculatum*: рис. 40 — метафаза I, вид с полюса; рис. 41 — метафаза II, вид с полюса, х-хромосома лежит в другой плоскости; рис. 42 — начало анафазы II.
Рис. 43—47. *Leucorrhinia albifrons*: рис. 43 — метафаза I, вид с полюса, 6 бивалентов распались на две части; рис. 44 и 44а — анафаза II; рис. 45 — метафаза II, удвоенное число хромосом; рис. 46 — сперматогониальная метафаза; рис. 47 — сперматогониальная метафаза, удвоенное число хромосом.
Рис. 48—50. *Leucorrhinia rubicunda*: рис. 48 — метафаза I, вид с полюса; рис. 49 — метафаза II, вид с полюса, х-хромосома лежит в другой плоскости; рис. 50 — анафаза II.
Рис. 51—52. *Sympetrum flaveolum*: рис. 51 — метафаза I, вид с полюса; рис. 52 — начало анафазы II.
Рис. 53—55. *Sympetrum scoticum*: рис. 53 — метафаза I, вид с полюса; рис. 54 — метафаза II, вид с полюса, х-хромосома лежит в другой плоскости; рис. 55 — начало анафазы II.