

М.С.Гиляров

ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ПРИСПОСОБЛЕНИЙ
ЧЛЕНИСТОНОГИХ
К ЖИЗНИ НА СУШЕ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ им. А. Н. СЕВЕРЦОВА

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

INSTITUTE OF EVOLUTIONARY MORPHOLOGY
AND ECOLOGY OF ANIMALS



M. S. GHILAROV

REGULARITIES
IN ADAPTATIONS
OF ARTHROPODS
TO THE TERRESTRIAL
LIFE

1 9 7 0

PUBLISHING HOUSE «NAUKA»

M O S C O W

М. С. ГИЛЯРОВ

ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ПРИСПОСОБЛЕНИЙ
ЧЛЕНИСТОНОГИХ
К ЖИЗНИ НА СУШЕ

1 9 7 0

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

М О С К В А

Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше.

М. С. Гиляров. 1970

При переходе от водного образа жизни через обитание в почве и сходных субстратах к жизни на поверхности суши в разных филогенетических ветвях членистоногих происходят конвергентные изменения организации. Эти изменения определяются общими ранее выработавшимися особенностями организации типа и принципами максимальной эффективности основных функций в новых условиях среды. Разобраны изменения покровов, дыхательной системы, выделительной системы, путей белкового и пуринового катаболизма, способов осеменения и других особенностей представителей различных групп наземных членистоногих, относящихся к разным филогенетическим ветвям. Показано, что процесс филогенетических изменений при переходе к жизни на суше характеризуется определенным направлением изменений ряда систем органов и может рассматриваться как закономерный. Течение филогенеза направляется изменениями отношений со средой и регулируется по принципу обратной связи. В книге поднят вопрос о направленности эволюционного процесса в диалектно-материалистической трактовке.

Книга рассчитана на зоологов, энтомологов, биологов-эволюционистов, преподавателей дарвинизма и студентов-биологов университетов и педагогических институтов.

Табл. 21, иллюстраций 102, библиогр. 738 назв.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Экологический подход к решению проблемы происхождения насекомых, приведший к представлениям о роли почвы и сходных по режиму влажности субстратов в переходе от водного образа жизни к наземному в филогенезе членистоногих (Гиляров, 1948; 1949), позволил перейти и к оценке основных адаптаций членистоногих к жизни на суше.

Основные положения, развиваемые в этой книге, были мною сформулированы в докладе на III совещании Всесоюзного энтомологического общества в 1957 г. С тех пор в зоологической литературе было накоплено много новых фактов, относящихся к данной проблеме, что и позволило расширить и углубить эти положения.

Материал для излагаемой темы почерпнут не только из литературы, но и в большой мере представляет итоги работ, специально выполненных в руководимой мною лаборатории. Это в основном исследования Л. М. Семеновой и Ю. Б. Бызовой, опубликованные в статьях, включенных в список литературы.

Книга является логическим продолжением исследований, начатых мною 25 лет тому назад в лаборатории морфологии беспозвоночных, руководителем которой был профессор Дмитрий Михайлович Федотов, чей 80-летний юбилей был отмечен в 1968 г. Неизменный интерес и внимание Д. М. Федотова к теме данной книги в большой мере содействовали началу работы над нею.

Всем сотрудникам руководимой мною лаборатории, особенно Л. М. Семеновой, Ю. Б. Бызовой и моей непосредственной помощнице Л. П. Титовой, подготовившей к печати иллюстративный материал для этой книги, приношу сердечную благодарность.

Е. С. Смирнову и Г. А. Викторову автор обязан не только просмотром рукописи при представлении ее к печати, но и постоянным вниманием к своим исследованиям.

Руководству Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова (директор — профессор В. Е. Соколов) и коллективу Института автор признателен за неизменную поддержку исследований по филогении беспозвоночных.

В книге использованы работы с приведением таксономической терминологии разной степени точности. Я не считаю возможным ее унифицировать — вводить имена авторов описаний видов в тех случаях, когда у авторов использованных работ они не приведены, пытаться менять номенклатуру родов и видов и т. д. Это повело бы только к возможному накоплению ошибок, хотя и придало бы однотипность материалу.

При изложении я пользуюсь названиями крупных таксонов, которые достаточно четко характеризуют те или иные комплексы групп более низкого ранга, независимо от моего отношения к тем системам,

и которых они были впервые введены. Так, в книге можно (в зависимости от удобства изложения) встретиться с делением насекомых, и на Entognatha и Ectognatha (Thysanura + Pterygota), и на Apterygota (Entognatha + Thysanura) и Pterygota, и т. п.

Для целей этой работы важно, чтобы название таксона соответствовало четкому комплексу форм, характеризующихся определенной совокупностью признаков.

Во всех случаях использованы только такие названия конкретных таксонов, которые прочно вошли в зоологическую терминологию.

Еще недавно многие вопросы эволюции членистоногих казались далекими от разрешения (см. Ливанов, 1955; Федотов, 1966, и др.). Однако сравнительный анализ материалов, полученных за последние десятилетия (не только по морфологии представителей этого типа на разных этапах их онтогенеза, но и по их физиологии, биохимии, экологии и этологии), позволяет понять пути эволюции членистоногих, связанные со сменой сред обитания в течение филогенеза. Сопоставление итогов исследований в разных областях, проводимое в аспекте диалектического единства формы и функции, реализующейся в конкретных условиях среды, позволяет понять закономерности изменений разных систем органов членистоногих, связанных с выходом в воздушную среду, с завоеванием суши.

Этой проблеме и посвящена предлагаемая вниманию читателей книга.

ВВЕДЕНИЕ

Представление о происхождении наземных форм животных от водных подсознательно складывалось в умах человечества с давних пор, еще в период господства креационистских воззрений, задолго до торжества представлений о развитии органического мира. Иллюстрацией может служить, например, замечательная картина «Сотворение мира» Иеронима Босха, на которой художник изобразил возникновение наземных животных как становление водных форм сухопутными путем перехода через амфибиотическое состояние*.

И в античный период (например, у Анаксимандра) было высказано предположение о зарождении животных из «морского ила» и приобретении ими кожного покрова с переходом к жизни на суше.

Развитие систематики в XVII—XVIII веках и представления о «лестницах существ» подготовили умы зоологов XIX века к принятию теории развития органического мира и филогенетических схем, разработка которых стала одной из любимых проблем эволюционистов последарвиновского периода.

Схемы филогенетических отношений между разными группами организмов строились до самого последнего времени только на морфологических материалах, без учета тех возможных смен условий среды, в которых могли реализоваться направления эволюции тех или иных групп. Поэтому нередко зоологи-эволюционисты приходили (и приходят) к диаметрально противоположным воззрениям на соотношения между разными группами животных.

В деталях (если можно считать «деталями» такие вопросы, как соотношение разных классов и даже типов!) филогенетические схемы разных авторов бывают резко отличными. Но одно положение остается общепринятым — вторичный характер организации наземных групп животных, их происхождение от водных предков.

Общепринята и концепция происхождения наземных членистоногих от водных предков; о конкретных же путях эволюции отдельных групп мнения бывают очень противоречивы.

Достаточно напомнить, что, например, насекомых разные исследователи на протяжении последних 40 лет выводили непосредственно от трилобитов (Handlirsch, 1925; Heegard, 1945), ракообразных (Crampton, 1928), от Symphyla (Tiegs a. Manton, 1947) и других многоножек (de Beir, 1930), от онихофор (сравн. Du Porte, 1965)!

Для понимания эволюции той или иной группы необходимо себе представить и возможные реальные пути ее развития, те условия среды, в которых могла идти эволюция данной группы тем, а не иным путем.

Условия существования в воде и на суше настолько различны, что непосредственный переход от жизни в воде к жизни в открытой атмосфере для большинства групп животных невозможен.

* Левое крыло триптиха — «Сад земных радостей». Музей Прадо.

Основное препятствие к переходу к жизни на суше для водных организмов — гибель от потери воды, приспособлений для предотвращения которой у водных организмов нет.

В частности, переход к жизни на суше для водных членистоногих и предков наземных групп членистоногих в течение филогенеза был возможен только через среду, в которой возможно воздушное дыхание при минимальной потере влаги, через среду, воздух в которой постоянно насыщен водяным паром или очень незначительно отклоняется от такого режима.

Такой промежуточной средой в филогенезе многих групп наземных беспозвоночных были почва (включая подстилку) и сходные по водному режиму субстраты (трещины скал, полости под камнями, гнилая древесина и т. п.), к жизни в которых и в наше время переходят представители многих групп водных животных (Гиляров, 1949, и др.).

Переход от жизни в воде к жизни в почве и других средах, в которых воздух насыщен водяным паром, обеспечивает возможность оставления водной среды такими животными, которые не имеют специальных приспособлений к защите от высыхания, способны к кожному дыханию и т. д.

Переход от жизни в почве к обитанию на ее поверхности животных, уже адаптировавшихся к воздушному дыханию, физиологически тоже менее труден, чем непосредственный выход из воды на сушу.

Морфо-функциональный и экологический анализы филогенетических связей разных групп наземных членистоногих показывают, что переход к наземному образу жизни совершался независимо во многих ветвях этого типа.

Наиболее совершенно адаптированы к жизни на суше насекомые. В комплексе насекомых прослеживаются минимум две самостоятельные филогенетические ветви перехода от скрытого (почвенного, в широком смысле слова) образа жизни к обитанию в открытой воздушной среде — у коллембол и у эктогнатных насекомых. При этом в разных группах насекомых наблюдается неодинаковая степень связи с исходными влажными местообитаниями.

Ряды намечающихся переходов освобождения от постоянной связи с влажной средой прослеживаются и в разных классах многоножек. Среди хелицеровых такие ряды в общих чертах намечаются в комплексе разных отрядов паукообразных и даже в пределах более мелких таксонов (например, у клещей). А хелицеровые в целом позволяют проанализировать всю гамму перехода от жизни в воде к наземному существованию.

Если справедливо укореняющееся сейчас выделение скорпионов из класса паукообразных в класс меростомовых, то скорпионы дают еще одну параллельную ветвь эволюции от водных форм (ископаемые *Palaeorhynchus*) до наземных.

Наконец, филогенетически молодые и экологически очень полные ряды переходов иллюстрируют такие ракообразные, как равноногие. Вторичные переходы к жизни в воде личинок насекомых (и вторичные переходы вторично-водных личинок к жизни на суше!) позволяют выделить более пластичные адаптационные особенности при смене сред обитания.

В настоящее время трудно себе представить, что всего 30 лет назад широкое распространение имели наивно фантастические представления А. Хандлирша, рисовавшего путь эволюции от трилобитов непосредственно к крылатым насекомым, таким как *Palaeodictyoptera*.

Уточнение филогенетических путей эволюции наземных членистоногих, выделение в пределах типа разных уровней адаптации к жизни вне воды (в почве и других влажных субстратах и в открытой атмосфере с дефицитом влажности) позволяет выявить закономерности эволюции организмов при сменах сред обитания.

Несомненно, что филогенетическое развитие — это закономерный процесс, имеющий определенное направление. Вопрос о направленности филогенетического процесса в нашей литературе обходили последнее время молчанием. Идеалистические трактовки явлений направленности эволюции, которые давались сторонниками теории ортогенеза (Eimer, 1927) и близких концепций (Берг, 1922; Osborn, 1930 и др.), приводили к отрицанию или игнорированию самых фактов определенной направленности эволюции многих групп.

Применительно к низшим таксономическим категориям закономерности возможных вариаций признаков и их сочетаний нашли выражение в представлениях Н. И. Вавилова (1922), сформулировавшего «закон гомологических рядов» изменчивости. Знание закономерностей эволюции групп позволяет предвидеть и направление их дальнейшей эволюции, как это указал В. В. Попов (1939) в отношении некоторых пчелиных.

Морфологические исследования последарвиновского периода были направлены в основном по пути генеалогических изысканий, по пути установления тех черт организации, которые позволяют выявить филогенетическое родство разных групп организмов, т. е. тех черт сходства, которые принято объединять под общим термином «гомология».

Именно установление гомологий оказалось в центре внимания сравнительной анатомии и эмбриологии, бурно развивавшихся в конце прошлого — начале нашего века. На основе нахождения гомологичных признаков эволюционисты восстанавливали и восстанавливают пути исторического развития разных групп организмов, филогенетические связи между ними.

Черты же аналогичного сходства, возникающего в результате конвергенций и параллелизмов, до последнего времени признавались не имеющими интереса для понимания путей филогенеза, и потому исследованию явлений аналогичного сходства и закономерностей его возникновения не уделялось должного внимания.

Однако именно те закономерности, которые обуславливают черты аналогичного сходства, определяют параллельное или конвергентное течение филогенезов различных групп, определяют направления филогенетического развития.

Поэтому изучение конвергенций и параллелизмов позволяет выявить закономерности направлений филогенеза, определяющихся в процессе исторического развития отношений организма со средой (Гиляров, 1960, 1964).

Направление эволюции организмов той или иной группы можно понять на основе анализа особенностей исходной организации, определяющей возможности адаптации при изменении условий среды, при учете тех главнейших факторов среды, к которым происходит приспособление, и при вскрытии возможных принципов функционирования основных систем органов в данных условиях существования.

Осуществляемые в таком тройном плане исследования позволяют восстановить возможные реальные пути эволюции организмов.

Выяснение возможных путей адаптации к конкретным условиям существования показывает ограниченность вариантов биологически выгодных путей филогенетических изменений организмов в данных условиях и, как следствие этого, — закономерность направлений эволюционного процесса.

Такой подход лишает явления ортогенеза (несомненно констатируемые в параллельных филогенетических рядах) того идеалистического содержания, которое прежде ассоциировалось с этим термином, и

определяет необходимость их изучения для понимания эволюционного процесса.

В наши дни звучит анахронизмом представление об аналогии как подчиненном понятии, не имеющем значения для сравнительных исследований, как это утверждал, например, Новиков (Novikoff, 1935), так как именно исследование конвергентных и параллельных образований позволяет выявить те решения кардинально важных для жизни организма физических и химических задач, которые могут реализовываться органическими структурами (Гиляров, 1960; Hubbs, 1944).

Однако при исследованиях конвергенций необходимо помнить, что только правильно восстановленные филогенетические изменения могут служить критерием при проверке заключений о закономерностях эволюционного процесса, так как исторические закономерности познаются на сравнительных филогенетических рядах. Поэтому только правильное (а не произвольное) расположение отдельных форм в сравнительных рядах служит залогом решения проблемы. Для установления общих тенденций эволюционного процесса итоги исследований конкретных филогенезов, построенные на основе выявления гомологий, служат и материалом, и критерием проверки. Например, для подтверждения или ниспровержения «теории олигомеризации» В. А. Догеля (1954) не безразлично, являются ли среди хилопод многоsegmentные (как геофилиды) формы исходными, более примитивными (Беклемишев, 1944; Гиляров, 1948в; Кауфман, 1961; Manton, 1952), или же они происходят от олигомерных форм (Snodgrass, 1952).

В рядах разных групп членистоногих, приспособившихся к жизни на суше, прослеживается большое число параллельно развивавшихся филогенетических изменений, связанных с адаптацией к дефициту влажности.

Анализ особенностей организации представителей разных групп свидетельствует о том, что эволюция адаптаций к жизни на суше подчиняется общей закономерности, идет как направленный процесс.

Поскольку в основе всех жизненных процессов лежат биохимические реакции, протекающие в водных растворах и сложных коллоидных системах, получение воды, ее удержание и сохранение представляют наиболее сложную и ответственную задачу для наземных организмов.

Сохранение воды в теле животного требует развития комплекса приспособлений.

К ним относится в первую очередь снижение транспирации через покровы, в связи с чем у наземных членистоногих, переходящих к жизни на суше, развиваются в большей или меньшей степени водонепроницаемые покровы.

Однако у членистоногих, особенно у мелких, обитающих в воде или в почве, покровы служат и дыхательной поверхностью (при кожном дыхании), или какие-то специализированные участки покровов принимают на себя функцию поверхности газообмена (жаберные выросты водных форм).

С переходом к жизни на суше в условиях дефицита влаги неизбежна дифференцировка покровов на участки непроницаемые, защищающие от потери воды (большая часть покровов), и на участки, проницаемые для газообмена, становящиеся специализированными органами воздушного дыхания.

При воздушном дыхании и постоянном дефиците влаги на суше процесс газообмена неизбежно связан с потерей воды через поверхность дыхательных органов. Поэтому у всех наземных форм эволюция дыхательных органов идет в направлении приспособления к сокращению потери воды, и изучение дыхательных органов членистоногих при перехо-

де к жизни на суше представляет интерес для понимания закономерностей адаптаций к жизни в воздушной среде.

Потеря воды происходит и при выведении продуктов азотного обмена. В водной среде возможно выведение легко растворимых продуктов обмена непосредственно во внешнюю среду, что невозможно на суше, так как для этого требуется огромный расход воды. В связи с этим у наземных групп следует ожидать развития приспособлений к выделению трудно растворимых катаболитов и к реабсорбции воды из экскретов. Исследование этих приспособлений тоже позволяет найти определенные закономерности хода эволюции наземных членистоногих, как это будет показано ниже.

Обитание на суше вызывает необходимость не только в приспособлениях к сохранению воды в организме, но и к ее возобновлению, особенно затруднительному для обитателей аридных местностей и сухих субстратов. Степень овладения источниками воды на суше и путями получения влаги в большой мере характеризует возможности завоевания открытой поверхности суши разными группами членистоногих.

Переход к обитанию на суше невозможен без внутреннего осеменения. Изучение его особенностей в разных группах членистоногих также представляет обширный материал для понимания закономерностей адаптаций к жизни на суше.

При оценке адаптаций к жизни на суше приходится сталкиваться с тем, что они неодинаковы на разных этапах онтогенеза, причем большое значение имеют приспособления, связанные с прохождением эмбрионального периода развития.

Разбору указанных адаптаций в разных группах наземных членистоногих, в сравнении с водными и почвенными, и выявлению общих закономерностей изменений, связанных с переходом к жизни на суше, и посвящены следующие главы.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПОКРОВОВ НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В 1915 г. в малоизвестном и недолго просуществовавшем Московском энтомологическом журнале С. С. Четвериков опубликовал статью «Основной фактор эволюции насекомых», в которой он пришел к выводу, что важнейшие признаки организации и биологические особенности насекомых, определившие все течение эволюции этой группы, связаны с развитием прочного кутикулярного наружного покрова. Плотные, служащие и скелетом покровы имеют особое значение для мелких форм, у которых отношение поверхности к массе очень велико. Наружный скелет в сравнении с внутренними опорными образованиями имеет колоссальное механическое преимущество. Исходя из элементарных расчетов модуля сопротивления на изгиб С. С. Четвериков показывает, что при равной площади поперечного сечения мышц и скелета конечность с наружным скелетом почти в 3 раза сильнее, чем конечность с внутренним скелетом.

Именно благодаря наружному скелету насекомые могли достичь огромного многообразия при мелких размерах тела и, таким образом, завоевать самые разнообразные ниши, не вступая в конкуренцию со значительно более крупными позвоночными. «Как гравий, затем песок и пыль все плотнее и плотнее забивают промежутки между грудями крупных камней, так полчища бесчисленных, как песок, мелких, как пыль, насекомых все полнее заполняют оставшиеся от позвоночных уголки», — писал Четвериков.

Характеристика эта, несомненно, может быть распространена на весь тип членистоногих — связь большинства признаков с кутикулярным скелетом характерна для всего типа в целом. Для представителей всего типа членистоногих в целом характерно развитие более или менее плотных кутикулярных покровов, принимающих на себя также функцию опорных образований, к которым прикрепляются мышцы, т. е. функцию экзоскелета.

В этом кардинальное отличие членистоногих от кольчатых червей, позволяющее рассматривать членистоногих как особый тип (Arthropoda), а не объединять их с кольчатыми червями (Annelides) в единый тип кольчатых, как это делает В. Н. Беклемишев (1964).

Кутикулярный покров у членистоногих выполняет много функций, отражающих многообразие свойств и потенций кутикулы.

Кутикула — приспособление для защиты выделяющих ее клеток гиподермы и внутренних органов от механических повреждений и от неблагоприятных химических воздействий. Именно кутикула выполняет у членистоногих типичную для покровов барьерную функцию, связанную с прогрессивным развитием непроницаемости или относительной непроницаемости. Но в то же время кутикула целиком (у форм, способных

к кожному дыханию) или местами (у форм со специализированными дыхательными поверхностями) проницаема для газообмена, что обеспечивает возможность дыхания. Это связано с относительной проницаемостью кутикулы.

Благодаря относительной или избирательной проницаемости кутикула у водных членистоногих может быть местом выделения растворимых продуктов обмена, а также и наоборот — местом поступления в организм воды и солей в процессе осморегуляции. При переходе к жизни на суше кутикула у членистоногих принимает на себя функцию защиты организма от потери воды, происходящей путем испарения через покровы, что указывает на ее непроницаемость для воды в этом случае.

В связи с локомоторной функцией и ролью экзоскелета кутикула развивается обычно как плотное, прочное и твердое образование (хрупкое или эластичное) на сегментах тела и члениках придатков (склериты), будучи мягкой, гибкой и тонкой в интерсегментальных сочленовных складках.

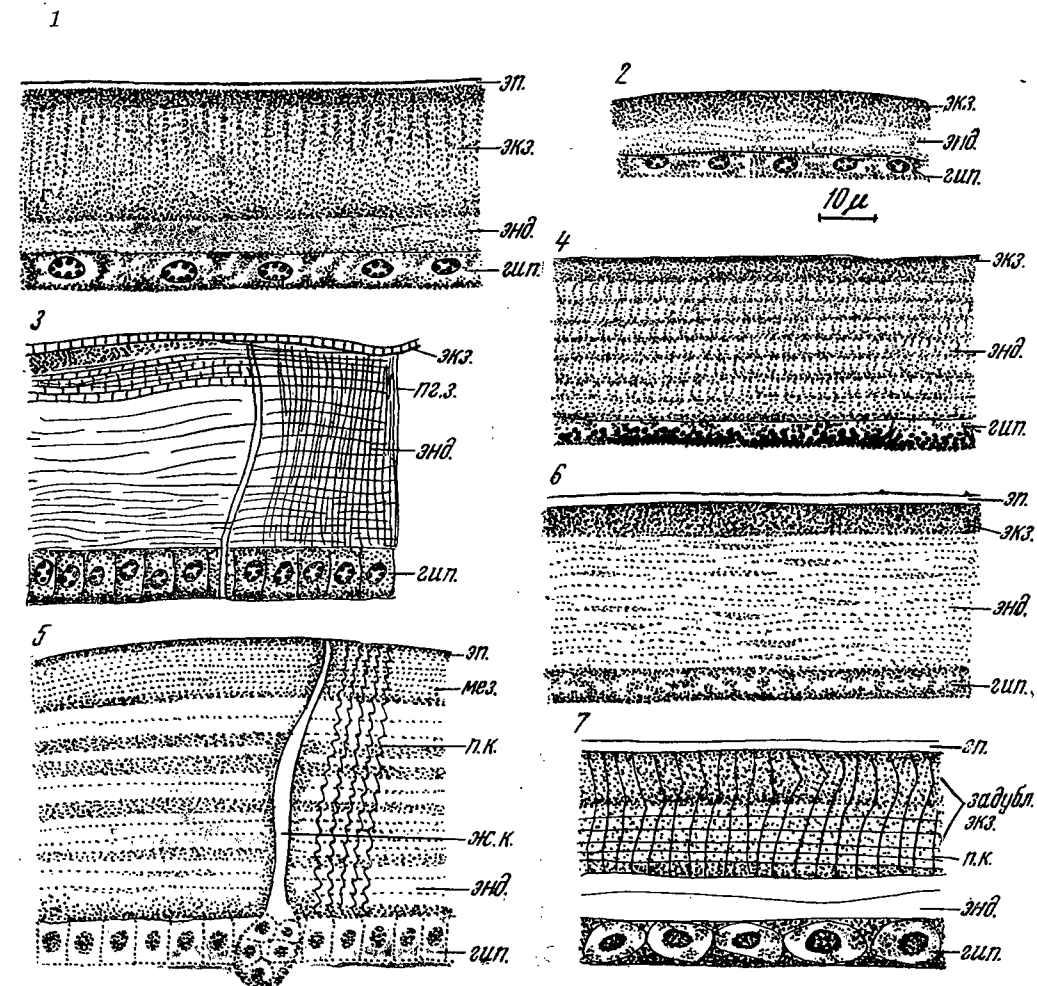


Рис. 1. Строение кутикулы разных членистоногих

1 — личинка мучного хрущака (*Tenebrio molitor*); 2 — *Cyclops* sp.; 3 — речной рак *Astacus*; 4 — мокрица *Armadillidium* sp.; 5 — мечехвост *Limulus*; 6 — скорпион *Euscorpis*; 7 — домашний паук *Tegenaria domestica*; гип. — гиподерма; экз. к. — железистые клетки; задубл. экз. — задубленная экзоскутикула; мез. — мезоскутикула; п. з. — пигментная зона; п. к. — поровые каналы; экз. — экзоскутикула; энд. — эндоскутикула; эп. — эпикутикула (по Гилярову и Семенову, 1963)

Способность покровов членистоногих выполнять различные, иногда диаметрально противоположные функции связана как со сложным химическим строением, так и с многообразной структурной дифференцировкой кутикулы.

Типичным компонентом кутикулярных покровов у членистоногих является хитин — азотсодержащий полисахарид. Со времени его открытия Одье (Odier, 1823) почти сто лет полагали, что кутикула членистоногих (и, в частности, насекомых) состоит из хитина, а процесс затвердевания кутикулы (склеротизацию) считали «хитинизацией». Такие упрощенные представления нередки и в современной учебной литературе. Проведенные с 20-х годов нашего столетия исследования химического состава кутикулы, например насекомых, показали, что на долю хитина падает обычно только от 23 до 60% от общего органического вещества кутикулы. В кутикуле значительная часть массы состоит из протеинов. Кроме того, в кутикуле имеются гликопротеиды, свободные аминокислоты, полимеризованные липиды, фенолы, а также соли (Наск-тан, 1964). Постоянный компонент кутикулы — вода, на долю которой падает 30—40% (Lafon, 1943).

Протеины и хитин присутствуют почти во всей толще кутикулы (в прокутикуле), образуя неразрывный устойчивый гликопротеиновый комплекс.

Хитин — высокомолекулярный полисахарид, который можно рассматривать как производное целлюлозы, в которой гидроксильные группы в положении С-2 заменены на ацетамидные группы. Сам по себе хитин мягок и, будучи лиофильным, проницаем. Инкрустирующие хитин протеины, особенно задубленные фенолами, как это имеет место у насекомых, хилопод и паукообразных, или включения углекислого и фосфорнокислого кальция, как у ракообразных, двупарноногих многоножек и некоторых личинок мух-сирфид, придают кутикуле механическую прочность, повышают ее защитные и скелетные свойства.

Микроскопически выделяемых границ между хитином и протеином в толще кутикулы установить нельзя, морфологически эти компоненты не разделены. Надежных гистохимических реакций для обнаружения хитина не существует*. В тех случаях, когда покровы у членистоногих достаточно тонки и одновременно выполняют функции скелетных образований, дыхательных поверхностей и барьерную, строение кутикулы при микроскопическом исследовании бывает простым, гистологически однотипным.

Таковы, например, покровы дышащих всей поверхностью тела мелких водных и почвенных членистоногих: личинок комара-мотыля (*Chironomus*), рачков-циклопов (*Cyclops* — рис. 1, 2), мелких диплопод-кистехвостов (*Polyxenus lagurus* L. — рис. 15, 1).

В тех случаях, когда покровы дифференцируются в направлении приспособления к выполнению механической (защитной или опорной) функции, наблюдается дифференцировка покровов, выделение механически более прочного и плотного слоя, прочность которого достигается путем задубления протеинов фенолами или отложения солей кальция. Нередко кутикула, достигающая очень большой толщины, например у высших ракообразных (Decapoda), дифференцируется на слои, характеризующиеся различным составом, строением и сложением (рис. 1, 3, 4).

У наземных членистоногих, способных длительное время пребывать в атмосфере, не насыщенной водяным паром, в условиях дефицита влажности, а потому имеющих не кожное дыхание, а специализированные

* Наиболее пригодна для гистохимического выявления хитина реакция Хотчкисса (Hotchkiss, 1948), применявшаяся у нас Ю. Б. Бызовой (1960).

дыхательные органы, кутикула большей части покровов дифференцируется в направлении приобретения водонепроницаемости.

Путь достижения непроницаемости — общее утолщение и уплотнение кутикулы, что прослеживается, например, у мокриц, толщина и плотность покровов которых в экологических рядах перехода от более влажных к более сухим местообитаниям возрастает (см. ниже). У более совершенно приспособившихся к жизни на поверхности суши членистоногих, например у высших насекомых и пауков (рис. 1, 1, 7), дифференцируется «эпикутикула» — самый поверхностный слой кутикулы, непроницаемый или относительно непроницаемый для испарения, благодаря отложению липидов в базальной части эпикутикулы, где образуется липопротеиновый комплекс, так называемый «кутикулин». Самый поверхностный липидный слой эпикутикулы у наземных членистоногих становится гидрофобным за счет выделения парафинов (у скорпионов) либо за счет мономолекулярного слоя ориентированных молекул воскоподобных веществ (у насекомых, у пауков) (Wigglesworth, 1933—57; Richards, 1951, 1958; Kennaugh, 1959; Sewell, 1955, и др.).

ПРИНЦИПЫ ВЫДЕЛЕНИЯ, РАСПОЗНАВАНИЯ И ОБОЗНАЧЕНИЯ СЛОЕВ КУТИКУЛЫ

Сравнительно-морфологические исследования кутикулы представителей различных систематических и экологических групп членистоногих встречаются с большими методологическими трудностями и прежде всего с разноречием в номенклатуре, предлагаемой и принимаемой разными авторами. Выделение в пределах кутикулы отдельных структурных слоев требует их рационального обозначения. Опыт сравнительной анатомии позвоночных — наиболее детально разработанного раздела сравнительной морфологии — показывает, что для обозначения различных структурных элементов оказывается плодотворным применение терминологии, заимствованной из анатомии наиболее дифференцированных высших представителей, в первую очередь человека.

Так и в отношении слоев кутикулы: исторически сложилась традиция пользоваться теми терминами, которые были предложены для дифференцированной кутикулы высших насекомых. Следует иметь в виду, что при использовании одинаковых терминов для обозначения слоев кутикулы у представителей разных систематических групп легко можно прийти к неверным представлениям о гомологии сходно называемых слоев. Поэтому необходимо учитывать, что распознавание в пределах кутикулы разных групп членистоногих даже сходных слоев нельзя рассматривать как установление гомологичных структурных образований.

Выделяемые в настоящее время подразделения кутикулы (например, эндо-, экзо- и эпикутикула у насекомых или у пауков или эндо-, мезо-, экзо- и эпикутикула у них же) представляют скорее сходные по функции, чем гомологичные структуры. Сходные расположение и характер отдельных слоев отражают скорее закономерность адаптивной дифференцировки исходно более гомогенной кутикулы, чем преемственную гомологию этих образований.

Так, например, у наземных насекомых наиболее наружный относительно непроницаемый для испарения слой кутикулы отличается определенными физико-химическими свойствами — механической прочностью, гидрофобностью и т. д., определяющими его функциональное значение, с представлением о котором и связан термин «эпикутикула» (рис. 1, 1), предложенный Уигглсворсом (Wigglesworth, 1931). У насекомых этот слой характеризуется постоянным отсутствием в нем хитина.

Самый наружный слой в дифференцированной кутикуле высших ракообразных и структурно (рис. 1, 3), и химически (содержит хитин) и функционально отличается от эпикутикулы насекомых. Поэтому значение внешнего слоя кутикулы ракообразных термином «эпикутикула», как это делают Драш (Drach, 1935), Денпелл (Dennell, 1947), Кришнан (Krishnan, 1951, 1954), Кришнакумаран (Krishnakumaran, 1958) и другие гистологи, приводит только к недоразумениям. Хотя по положению в многослойной кутикуле рака-богомла *Squilla holoschista* или креветки *Penaeus indicus* Milne-Edw. (Krishnakumaran, 1956, 1958) самый наружный слой и занимает такое же положение, как и эпикутикула в сложной кутикуле насекомых, эти слои негомологичны.

При формальном определении гомологических частей в духе идеалистической морфологии первой половины прошлого века эти слои можно было бы считать гомологичными. Однако при современном эволюционном подходе к понятию гомологии и смыслу этого термина наружные слои кутикулы насекомых и ракообразных нельзя признавать за гомологичные образования, как это ошибочно делает Лэуэр (Lower, 1964).

Если рассмотреть сравнительные ряды в пределах разных подтипов и классов, становится явным, что эпикутикула насекомых исторически развивается не из того наружного слоя кутикулы ракообразных, который Кришнан, Кришнакумаран и Кеннаф (Kenpaugh, 1959) обозначают как «эпикутикулу», а формируется в результате дифференцировки значительно более простых покровов, таких, которые свойственны примитивным наземным *Atelocerata*.

Наружный слой кутикулы высших ракообразных — результат дифференцировки таких более простых покровов, которые характерны для более примитивных представителей этого класса.

Эпикутикула насекомых и так называемая «эпикутикула» высших ракообразных не являются производными «эпикутикулы» каких-то общих предков: эти дифференцированные слои возникают в обеих группах независимо, в результате усложнения исходно более простого кутикулярного покрова.

Но самые наружные слои кутикулы водных высших ракообразных и наземных насекомых нельзя признать и аналогичными образованиями, поскольку функции этих слоев у них неодинаковы.

У насекомого эпикутикула защищает организм от потери влаги, а у морских глубоководных ракообразных так называемая «эпикутикула» этих функций не выполняет, а обеспечивает высокую механическую прочность поверхности панциря.

Сходство расположения наружного слоя кутикулы по отношению к другим слоям покровов у высшего ракообразного и у насекомого нельзя признать ни сходством, основанным на гомологии, ни сходством на основе аналогии, возникающим в результате конвергенции.

Некоторые исследователи вообще подвергают сомнению возможность применения термина «гомология» к таким структурам, которые являются продуктами выделения клеток (Pantip, 1951; Grimstone, 1959), а следовательно, и к кутикуле.

Учитывая многообразие типов строения кутикулярного покрова у членистоногих, относящихся к разным классам, а также неоднородность его строения в пределах отдельных классов, уверенно можно гомологизировать в пределах всего типа только весь кутикулярный покров как целое.

Отдельные слои кутикулы распознавать только по их положению, а тем более гомологизировать по этому признаку нельзя; их следует характеризовать по функциональным особенностям. Разумеется, поло-

жение слоя при этом необходимо учитывать, так как, например, барьерный слой должен находиться у поверхности. Но при подобном анализе следует принимать во внимание такие особенности, как механические свойства, характер сложения, химический состав и т. д.

Для выявления слоев в кутикуле исследователи начиная с Кюнелль-та (Kühnelt, 1928) применяют метод дифференциальной окраски. Окрашивая срезы по Маллори, Уигглсуорс (Wigglesworth, 1933) различал в кутикуле насекомых внутренний слой, окрашивающийся в синий цвет, — *эндокутикулу*, принимающий интенсивную оранжевую окраску; следующий слой — *экзоттикулу* и неокрашивающийся самый поверхностный слой — *эпикутикулу*. Окраска по Маллори (и другие ее модификации) отражает не химический состав разных частей покровов, а лишь их сравнительную плотность и тип строения. Известно, что этот метод служит для определения структурной плотности тканей и клеток. Структуры окрашиваются по Маллори в порядке возрастающей плотности соответственно следующей шкале цветов: синий — зеленый — желто-зеленый — желтый — оранжевый.

В случае исследования кутикулы окраску препаратов срезов можно использовать не только для различения слоев, но и для понимания их функционального значения. Так, оранжевая окраска по Маллори или красная азановая по Гайденгайну (модификация Маллори) характерна для несущих наиболее ответственную механическую функцию (защитную или опорную) участков кутикулы. Об этом свидетельствует и большая относительная толщина окрашивающегося в эти цвета слоя на срезах склеритов, в сравнении со срезами через интерсегментальную мембрану у сильно склеротизованных форм. Невосприимчивость окраски связано с гидрофобностью слоя, зависящей от наличия липидов и т. д.

Таким образом, применение дифференциальных окрасок, таких, как азановая или Маллори, позволяет при микроскопическом изучении срезов выделить в кутикуле наземных членистоногих основной слой (синий) механически прочный (оранжевый или красный) и защитный от высыхания (неокрашенный). *Эти слои у разных форм, если они одинаково располагаются, можно сравнивать, считая их соответственно эндо-, экзо- и эпикутикулой*, но при этом их следует рассматривать как образования *аналогичные* (конвергентные или параллельные), *но не как гомологичные*. Гомология в этом случае ограничивается только потенциальностью гиподермы к выделению дифференцированной в данном направлении кутикулы.

Последнее время (Richards, 1951) принято деление кутикулы насекомых на два слоя — тонкую наружную эпикутикулу, лишенную хитина, и на прокутикулу, в которой можно различать три зоны. Эндокутикула — внутренняя зона, остающаяся неизменной и после склеротизации данного участка (окрашивается в синий по Маллори); этот слой имеет пластинчатую структуру, гиподерма постоянно отделяет все слои имеет пластинчатую структуру, толщиной от 0,2 м до 10 м. Новые и старые слои эндокутикулы, непосредственно подстилающий эпикутикулу — это задубленная экзокутикула, толщина экзокутикулы зависит от твердости данного участка кутикулы. В экзокутикуле нельзя проследить ни пластинчатой структуры, ни канальцев. Эндокутикула пронизана огромным числом поровых канальцев: на 1 мм² приходится от 15 000 до свыше миллиона канальцев. Экзокутикулу пронизывают только протоки каналов желез.

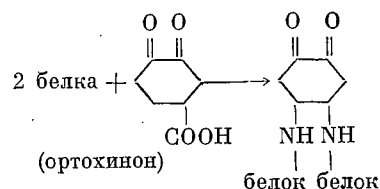
Между эндо- и экзокутикулой теперь принято выделять и так называемую мезокутикулу. Мезокутикула по сравнению с экзокутикулой менее модифицирована, она сохраняет свойственную эндокутикуле пластинчатую структуру и поровые канальцы и, становясь плотной, не

теряет гибкости (в отличие от более хрупкой экзокутикулы). На неокрашенных срезах она не отличается от эндокутикулы, но при окраске по Маллори подобно экзокутикуле окрашивается кислым фуксином, не воспринимаемым эндокутикулой (Lower, 1964).

В наших работах (Гиляров и Семенова, 1963) мы избегали выделения мезокутикулы, сохраняя терминологию Уигглсуорса, подразумевающая под эндокутикулой всю слоистую часть кутикулы, расположенную под экзокутикулой. Такой трактовки я буду придерживаться и здесь за исключением специально оговариваемых случаев. В дальнейшем изложении термин «эндокутикула» условно будет применяться и в отношении такой прокутикулы, которая не обнаруживает деления на дифференцированные слои (рис. 21, 1), сохраняя состояние, которое может быть охарактеризовано как более примитивное пластинчатое, встречающееся у представителей всех ветвей типа членистоногих.

Уплотнение и упрочнение наружного слоя прокутикулы достигается у большинства членистоногих в результате задубления фенолами, которое ведет к склеротизации. Дифенолы, имеющиеся в гемолимфе, поступают в клетки гиподермы, где дезаминируются и превращаются в фенольный компонент склеротина (ортохинон), выявляемый в кутикуле в результате окисления (Pryor, 1940; Lafon, 1943). Естественно, что окисление протекает всего интенсивнее в наружном слое кутикулы, что и определяет механизм задубления в первую очередь периферийной зоны кутикулы. В результате неспецифической гидроксилизации фенил-аланина, вероятно, образуются такие сильные дубители, как гидрохинон и пирогаллол, выявленные в кутикуле.

Хакмен и Тодд (Hackman a. Todd, 1953, по Gilmour, 1961) считают, что в кутикуле не происходит связывания белков хинонами, а хиноновые структуры активируют карбоксильные группы протокатехиловой кислоты; это приводит к связыванию конечных N-групп белковых цепей по следующей схеме:



Протокатехиловая (3,4-дигидроксibenзойная) кислота нужна здесь, поскольку только карбоксильная группа замещается этим путем. Следовательно, здесь имеет место пептидный эффект, заключающийся в том, что конечная N-группа в белковой цепи более реактивна, чем N-группа свободной аминокислоты. Во всяком случае, каким бы путем ни шло ведущее к склеротизации задубление наружного слоя прокутикулы, его превращение в экзокутикулу является и приспособительным процессом, определяющим усиление защитной функции покровов.

Задубление наружного слоя и образование экзокутикулы хотя несколько и снижают проницаемость покровов, но не исключают ее. Это доказывается тем, что формы с дифференцированной тонкой экзокутикулой постоянно способны к кожному дыханию (например, рачки-циклопы) или способны к кожному дыханию в условиях эксперимента, как, например, личинки мухи *Calliphora erythrocephala* с перешнурованными концами тела, несущими дыхальца (Fraenkel a. Herford, 1938), или личинки *Tipula* с полностью изолированными дыхальцами (Гиляров, 1947).

Во многих случаях у высших ракообразных дыхательные поверхности жаберных листков тоже имеют экзокутикулярный слой, придаю-

щий листкам необходимую прочность, препятствующую их спаданию, но, разумеется, обеспечивающий проницаемость для дыхательных газов (у *Chionolcetus*, у *Paralithodes*). Даже склеротизированные и импрегнированные известью покровы мокриц и в норме и в эксперименте (Edney a. Spencer, 1955) выполняют дыхательную функцию, т. е. проницаемы для газов, и, кроме того, проницаемы для воды и испарения (Edney, 1951). Проницаемы для испарения и покровы других членистоногих, имеющих уплотненные склериты — личинки *Agriotes* (Wigglesworth, 1945), диплопод р. *Glomeris* (Edney, 1951) и др. Это показывает, что склеротизация сама по себе еще не представляет приспособления к защите от высыхания; те членистоногие, у которых покровы хотя и склеротизованы, но не имеют сплошного водонепроницаемого гидрофобного слоя (воск, парафин), присущего эпикутикуле, не могут длительно существовать вне укрытий на поверхности почвы, жить в ненасыщенной водяным паром атмосфере.

Богатый жироподобными веществами самый наружный слой кутикулы высших насекомых и других ведущих открытый образ жизни наземных членистоногих и является той частью кутикулы, которая выполняет барьерную защитную в отношении испарения функцию; именно к этому слою и был впервые применен термин «эпикутикула». Поэтому только наружный гидрофобный, не окрашивающийся по Маллори или азановым методом слой кутикулы наземных членистоногих, определяемый по положению, строению и функции, следует обозначать как эпикутикулу. Окрашиваемый в оранжевый цвет по Маллори (или в красный — азановым методом) самый наружный слой кутикулы толстопанцирных ракообразных является и морфологически, и функционально аналогом экзокутикулы насекомых и других форм. Поэтому неправильно считать его эпикутикулой, подобно таковой у насекомых, как это делали некоторые исследователи (Drach, 1935; Krishnakumaran, 1956) и как это формулирует в обобщающей работе Лауэр (Lower, 1964).

Дальнейший сравнительный обзор строения покровов различных изученных групп членистоногих будет сделан в соответствии с изложенными выше представлениями о природе и значении отдельных различаемых слоев. При таком обзоре важно учитывать не только систематическое положение того или иного объекта, но и его экологические особенности, от которых в значительной мере зависит функция покровов, степень их склеротизации, водонепроницаемости, способности к газообмену.

Кутикула ракообразных (Crustacea)

Для большинства ракообразных характерно обитание в воде, только Oniscoidea из равноногих представляют подотряд, все представители которого ведут наземный образ жизни. В других отрядах к жизни на суше приспособились лишь отдельные представители, которые либо в какой-то период жизни все же обитают в воде (катадромные «земноводные», как *Birgus* среди Decapoda), либо если обитают вне воды, то в постоянно влажной среде, например в почве (как некоторые Copropoda, например *Moraria*, *Canthocamptus*).

Среди ракообразных есть как формы со слабо склеротизованными покровами (например, циклопы, некоторые креветки р. *Leander* и другие — рис. 2), так и такие, у которых развит мощный склеротизованный панцирь, укрепленный включениями извести (у Decapoda, у Stomatopoda, у большинства Isopoda и других — рис. 1, 3, 4; рис. 2). У ракообразных можно проследить разную степень развития кутикулы как в сравнительных рядах форм, так часто и в пределах одной особи

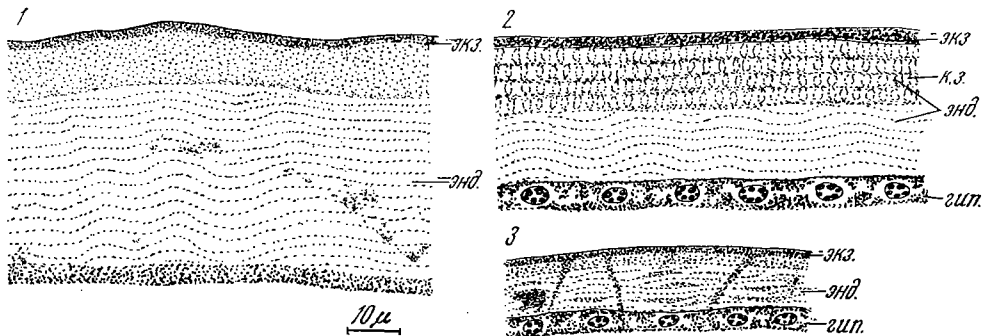


Рис. 2. Строение кутикулы ракообразных

1 — *Leander adpersus* (Decapoda); 2 — *Idothea baltica* (Isopoda); 3 — *Ligidium hypnorum* (Isopoda); гип. — гиподерма; к. з. — кальцинированная зона; экз. — экзокутикула; энд. — эндокутикула

на разных участках тела. Особенностью кутикулы ракообразных является то, что в ней очень варьирует содержание органического вещества (от 1 до 90%) и что основную массу органического вещества в ней составляет хитин (Lafon, 1941).

В простейших случаях, например у *Cyclops* (Copepoda), кутикула тонкая и состоит только из экзокутикулы и эндокутикулы. На спинной стороне кутикула толще, экзокутикула тоже довольно толстая, но нечетко отграничена от эндокутикулы (выражена мезокутикула). На брюшной стороне кутикула значительно тоньше, и экзокутикула в ней резко отграничена на срезах от эндокутикулы. На межсегментных мембранах экзокутикула почти не выражена. Эндокутикула гомогенна, без выраженной слоистости. Такое же строение при несколько большей толщине отмечено Семеновой (1963) и для *Artemia salina* (Branchiopoda-Apostraca). У дафний (Cladocera) этим исследователем отмечена двуслойность кутикулы на щитках, однако межсегментные участки кутикулы хотя и имеют такую же толщину, как и в склеритах, но лишены экзокутикулярного слоя.

Такое строение кутикулы, как у *Cyclops*, обеспечивающее циклопам газообмен при каждом дыхании, наблюдается и на дыхательных поверхностях других ракообразных; таковы жабры крабов *Chionolcetis opilio* (Fabr), *Paralithodes camtschatica* (Tiles), тонкопалого речного рака (*Astacus leptodactylus* Esch.); таковы и плеоподы мокриц *Ligidium*, *Tracheoniscus* и даже наиболее сухоустойчивых *Armadillidium*.

Склеротизация покровов ракообразных, определяющая их большую механическую прочность и меньшую проницаемость, связана с высокой дифференцировкой слоев кутикулы и с отложением в ней солей кальция — CaCO_3 , $\text{Ca}(\text{PO}_4)_2$ и (в небольших количествах) магния (MgCO_3).

Планктонные формы высших ракообразных, имеющие локализованные дыхательные поверхности, но все же в общем тонкие покровы, характеризуются склеритами, на срезах в принципе похожими на покровы дыхательных поверхностей, но несколько более толстыми. Таковы, например, покровы креветок р. *Leander*. Кришнакумаран (Krishnakumaran, 1958), исследовавший покровы креветки *Penaeus indicus* M. Edw., выявил те же два слоя (но этот автор называет «эпикутикулой» слой, который окрашивается в красный цвет; как было уже указано, так окрашивается экзокутикула).

Таким же образом в красный цвет окрашивается и наружный слой еще тонкой кутикулы у свежеперелинявших речных раков (*Astacus*), как это указывает Деннел (Dennell, 1947), и у крабов *Carcinus maenas* (Krishnan, 1951).

В пределах эндокутикулы у *Penaeus* на склеритах намечается некоторая дифференцировка на внутренний и наружный слой. А у черноморских *Gammarus* sp., ведущих придонный образ жизни, у которых на склеритах экзокутикула развита значительно сильнее, чем в сочленениях, эндокутикула на сегментах двуслойная. Наружный слой эндокутикулы содержит включения извести, придающей покровам механическую прочность, а внутренний — гомогенный. В сочленениях эндокутикула не имеет известковых конкреций. В содержащем известковые включения слое органическое вещество эндокутикулы приобретает характерную для толстопанцирных ракообразных структуру в виде вертикальных волокнистых узелков между горизонтальными пластинками. Еще большая дифференцировка структуры эндокутикулы отмечена у ведущего донный образ жизни рака-богомолы (*Squilla holoschista*), у которого имеются занимающий более дистальное положение пигментный слой, следующий за ним слой с вертикально расположенными волокнистыми пучками и самый внутренний однородно-пластинчатый слой (толщина этих зон соответственно 42, 65 и 35 μ) (Krishnakumaran, 1956). Они соответствуют примерно таким же слоям, выделяемым у речного рака (Dennell, 1947) и у краба (Krishnan, 1951). Об этом принципиальном сходстве свидетельствует не только сходство окраски по Маллори на срезах, но и некоторые реакции.

Положительная ксантопротеиновая, миллонова и биуретовая реакции показывают, что в пигментном слое кутикулы имеются белки с ароматическими группами. Хитозановая реакция и проба Шульце показывают, что в эндокутикуле имеются хитиново-протеиновые комплексы, частично задубленные фенолами (положительная аргентаффиновая и миллонова пробы) и укрепленные известью (щелочная пирогаллоловая проба). В пигментном слое, не воспринимающем окраску по Маллори, окраска суданом III, IV и черным свидетельствует о наличии липидов, связанных с протеинами, поскольку они не растворяются в эфире и хлороформе.

В непигментированной эндокутикуле не выявляются ароматические соединения и липоиды. Продольные пучки в эндокутикуле по реакциям не отличаются от остальных частей этого слоя. У высших донных ракообразных с развитым панцирем — у речного рака, у краба и у рака-богомолы, а также у креветки *Penaeus indicus* — исследователи, изучавшие строение их кутикулы, находили снаружи от окрашивающегося красным тонкого слоя («эпикутикулы II», по терминологии указанных авторов; экзокутикулы, по нашему мнению — Гиляров, Семенова, 1963) тонкую мембрану, принимающую синюю окраску по Маллори. Этот слой (у *Leander* не обнаруженный) имеет толщину менее 1 μ и обозначается Кришнакумараном как «эпикутикула I».

Этот слой нельзя гомологизировать с эпикутикулой насекомых, у которых она не воспринимает окраску. По-видимому, природа этого слоя у ракообразных иная, чем у эпикутикулы насекомых. Кришнакумаран у *Squilla* эту мембрану рассматривает как состоящую из задубленного фенолами липопротеинового комплекса. Этот исследователь, говоря об эпикутикуле *Penaeus*, сам оговаривает, что она кардинально отличается от эпикутикулы таких насекомых, как *Rhodnius*, *Tenebrio* и *Periplaneta*.

Существенно отметить, что в онтогенезе дифференцированная кутикула ракообразных развивается на базе значительно более простой кутикулы, сходной с кутикулой *Cyclops*. У личинки *Squilla holoschista*, называемой «эрихтус», гомогенная тонкопластинчатая, состоящая из белков и хитина кутикула, к которой применим термин «прокутикула», не имеет признаков задубления, кальцификации или импрегнации липидами, хотя и дает положительную миллонову реакцию, как и пиг-

ментный слой взрослых раков-богомолов. Окрашиваемый по Маллори красным наружный слой очень тонкий. Но уже на второй послелиночной стадии кутикула дифференцируется — в наружном слое эндокутикулы начинается кальцификация. А в межсегментных мембранах кутикула и у взрослых форм сохраняет сходство структуры с личиночной. Строение покровов у низших кожнотысячных ракообразных и жаберных покровов высших в принципе однотипно, и такие покровы несомненно проницаемы. Плотные задубленные и кальцифицированные панцири бентических *Malacostraca*, разумеется, гораздо менее проницаемы. В ряде случаев отмечается проницаемость для газообмена не только жабр, но и отдельных более тонких участков покровов. Так, у имеющих и дифференцированные жабры ракообразных, например у амфипод *Synurella ambulans*, есть особые проницаемые стернальные поля (рис. 3) (Grabě, 1948).

Это позволяет некоторым десятиногим ракам обитать вне воды; например, наземные, живущие в супралиторали Красного моря кататомные раки-отшельники *Coenobita jousseaumei* Bouvier даже избегают воды большую часть времени, входя с нею в контакт только тогда, когда им необходимо возобновить в раковине запас воды, требуемый для увлажнения дыхательной поверхности, прежде всего брюшка.

Наземные крабы *Ocypoda aegyptiaca* Gerst. на песчаных берегах обитают в норках, доходящих до грунтовой воды (рис. 4), в которых влажность воздуха близка к насыщенной, выходя из норки только по ночам в поисках пищи (Magnus, 1960). Известна общая проницаемость покровов большинства солоноватоводных высших ракообразных, которая определяет зависимость концентрации гемолимфы (и мочевой жидкости) от концентрации солей в окружающей воде (рис. 5). Пойкилоосмичность солоноватоводных форм зависит в основном от проницаемости жаберных покровов. Гомойоосмичность обитателей пресноводных и соленых внутренних водоемов связана с совершенством регулятивной деятельности антеннальных желез (Beadle, 1943).

Опыты по выявлению предпочтения воды разной солености показывают, что солоноватоводные балтийские *Idothea baltica* и *Gammarus* sp. предпочитают солоноватую воду (даже содержащую только NaCl) пресной, тогда как *Asellus aquaticus*, взятый из пресной воды, предпочитает пресную воду, а выловленные в солоноватой воде водяные ослики в опыте предпочитают пресную воду (Lagerspetz a. Mattila, 1961).

Интересны особенности покровов равноногих ракообразных (*Isopoda*), среди которых надсемейство мокриц (*Oniscoidea*) приспособилось к жизни на суше, причем разные представители мокриц в неодинаковой степени чувствительны к высыханию.

У водных морских изопод наблюдается разная степень развития кутикулы — более тонкая и слабо кальцинированная, например у плавающей между водорослями *Idothea baltica* (рис. 2,2), сильно кальцинированная у донных *Sphaeroma* sp.

Покровы у водных равноногих проницаемы для испарения — в опытах при 20° в сухой атмосфере 50% особей пресноводного водяного ослика (*Asellus aquaticus*) погибало в течение двух часов (рис. 6), теряя в весе около 30%, а в насыщенной водяным паром атмосфере гибель 50% особей происходила только через 30 часов (потеря воды 20%), а отдельные экземпляры жили более трех суток (Lagerspetz a. Lehtonen, 1961). Живущие во влажных условиях амфибиотические представители рода *Ligidium* (*L. hypnorum*, *L. nodulosus*) имеют довольно мягкие и тонкие покровы, очень слабо кальцинированные с редуцированной в сочленениях экзокутикулой и слабо слоистой эндокутикулой, в которой не выражены вертикальные узелки (как на рис. 2, 3).

Рис. 3. Брюшная поверхность бокоплава *Synurella ambulans* (сегменты III—VIII)

Пунктировкой выделены тонкопокровные дыхательные участки; с. ж. — стернальные жабры (по Grabě, 1948)

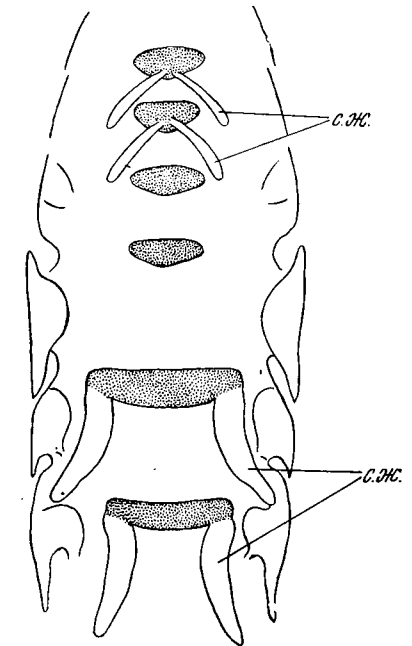
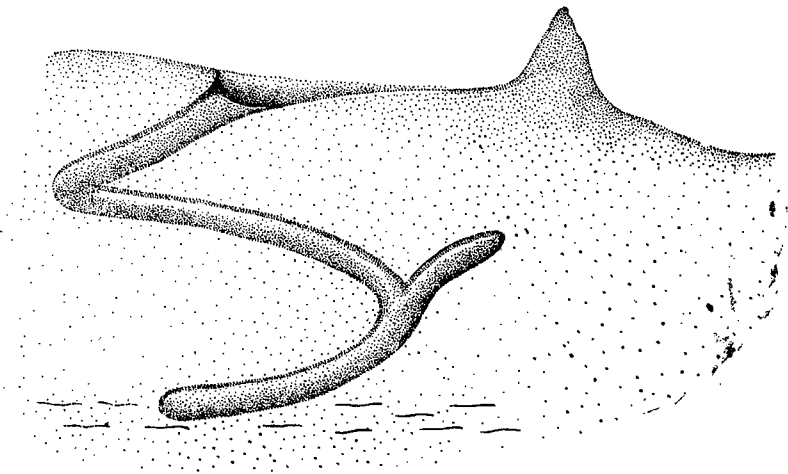


Рис. 4. Нора *Ocypoda aegyptiaca* (по Magnus, 1960)



Из наземных форм у живущих во влажной лесной подстилке *Trachelipus rathkei* Brandt кутикула тонкая, экзокутикула нерезко отграничена от эндокутикулы, которая слабо кальцинирована. У *Cylis-ticus*, обитающих в сухих местах, и *Tracheoniscus caucasicus* Verh., собранных под сухой корой, покровы прочные с довольно тонкой экзокутикулой, но с сильной кальцинацией эндокутикулы (кроме самой внутренней ее части). А у *Armadillidium officinale*, живущих на сухих известняках южного берега Крыма, эндокутикула очень толстая и сильно кальцинированная, тогда как экзокутикула относительно тонкая (рис. 1,4). У среднеазиатских пустынных мокриц *Hemilepistus elegans* Uljan. кутикула на тергитах (которыми эти мокрицы закрывают вход в свои норки) значительно толще, чем на стернитах, причем и толщина экзокутикулы тергитов в три раза превышает таковую стернитов.

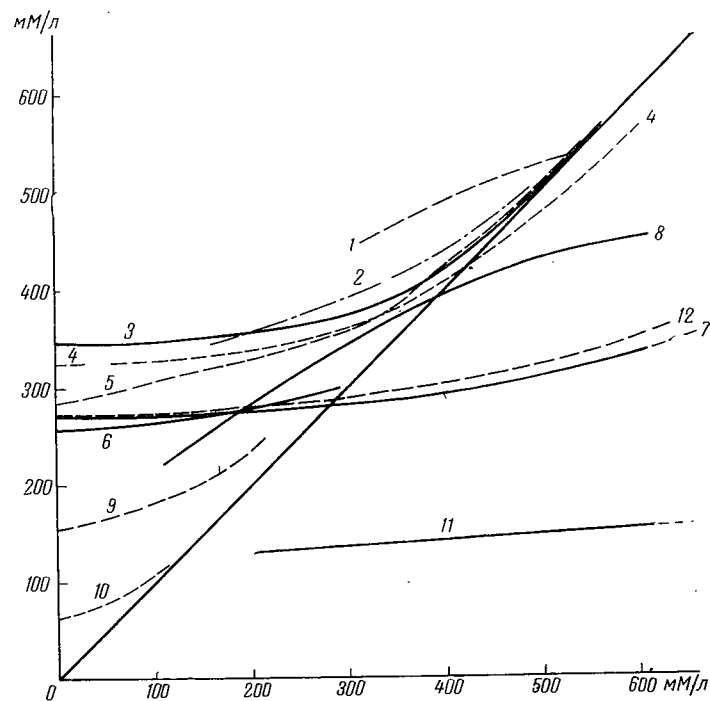


Рис. 5. Зависимость между концентрацией солей в воде (абсцисса) и в жидкостях тела (ордината) у ракообразных из солоноватых вод (по Beadle, 1943)

1 — *Gammarus obtusatus*; 2 — *Carcinus maenas*; 3 — *Telphusa fluviatilis*; 4 — *Eriocheir sinensis*; 5 — *Gammarus duebeni*; 6 — *Potamobius fluviatilis*; 7 — *Palaemonetes varians*; 8 — *Leander serratus*; 9 — *Gammarus pulex*; 10 — *Daphnia magna*; 11 — *Artemia salina*; 12 — *Asellus aquaticus*

Эндокутикула тергитов гомогенна только в наружной части, а основная ее часть сильно кальцинирована. И в сочленениях эндокутикула содержит заметное количество CaCO_3 .

Таким образом, наблюдается определенная положительная корреляция между сухостью местообитания и толщиной покровов у мокриц.

Что действительно утолщение покровов приводит к уменьшению потери воды путем испарения, показывают опыты по определению потери в весе разных форм мокриц, помещенных на влажный гипс в потоке воздуха при 18° и 85% относительной его влажности. Для исключения возможности поступления воды через рот из влажного субстрата рот заклеивали изоляционной массой (Spencer a. Edney, 1954). Данные о потере в весе приведены в табл. 1.

Таблица 1
ПОТЕРЯ В ВЕСЕ МОКРИЦАМИ РАЗНЫХ ВИДОВ
В ТОКЕ ВОЗДУХА (18°, 85% ОТН. ВЛАЖН.) ЗА 30 МИН.

Вид	Место обитания	Потеря в весе от сухого веса
<i>Ligia oceanica</i>	Литораль	$6,5 \pm 2,4$
<i>Oniscus asellus</i>	Влажные	$6,3 \pm 4,0$
<i>Porcellio vulgare</i>	Умеренно сухие	$2,7 \pm 1,0$
<i>Armadillidium vulgare</i>	Сухие	$1,4 \pm 0,5$

Приведенные цифры показывают большую потерю во влаге форм, имеющих тонкие покровы. Следует учесть, что скорость потери воды путем транспирации зависит и от количества воды в организме (рис. 7).

Различия проницаемости покровов у разных видов видны и из опытов этих авторов (Edney a. Spencer, 1955) по определению интенсивности дыхания в норме и при изолированных дыхательных брюшных ножках (табл. 2).

Таблица 2
СКОРОСТЬ ИСПАРЕНИЯ (В МГ/ММ²/ЧАС) У МОКРИЦ ВО ВЛАЖНОМ ВОЗДУХЕ
ПРИ НЕБЛОКИРОВАННЫХ И БЛОКИРОВАННЫХ ПЛЕОПОДИЯХ

Вид	Плеоподии	Поглощение кислорода	Выделение CO_2	RQ
<i>Ligia oceanica</i>	Неблокированные . .	$0,155 \pm 0,0058$	$0,128 \pm 0,0048$	0,82
	Блокированные . . .	$0,081 \pm 0,0051$	$0,113 \pm 0,0043$	1,40
<i>Oniscus asellus</i>	Неблокированные . .	$0,075 \pm 0,0030$	$0,064 \pm 0,0030$	0,88
	Блокированные . . .	$0,039 \pm 0,0024$	$0,052 \pm 0,0025$	1,36
<i>Porcellio scaber</i>	Неблокированные . .	$0,084 \pm 0,0029$	$0,070 \pm 0,0028$	0,85
	Блокированные . . .	$0,029 \pm 0,0019$	$0,053 \pm 0,0031$	1,69
<i>Armadillidium vulgare</i>	Неблокированные . .	$0,086 \pm 0,0033$	$0,077 \pm 0,0032$	0,90
	Блокированные . . .	$0,022 \pm 0,0018$	$0,036 \pm 0,0029$	1,64

Примечание. Каждая цифра — средняя ($\pm$ стандартная ошибка средней) из двадцати определений.

Данные табл. 2 показывают, что потребление кислорода через покровы у влаголюбивых и тонкопокровных *Ligia* и *Oniscus* составляет 52% нормы, у *Porcellio* — 34%, а у имеющих плотную, сильно кальцинированную кутикулу *Armadillidium* — только 26%.

Относительная проницаемость покровов разных видов мокриц для газообмена косвенно, но убедительно доказывается и тем, что виды с более тонкой и мягкой кутикулой в насыщенном влагой воздухе дольше выживают при изоляции дыхательных брюшных ножек, чем виды с плотной толстой кальцинированной кутикулой (табл. 3).

В сухом воздухе при нормально функционирующих дыхательных органах соотношение иное (табл. 4).

Таблица показывает, что в сухом воздухе дольше выживают виды, имеющие в плеоподах трахеи (*Porcellio*, *Armadillidium*). Рейндерс

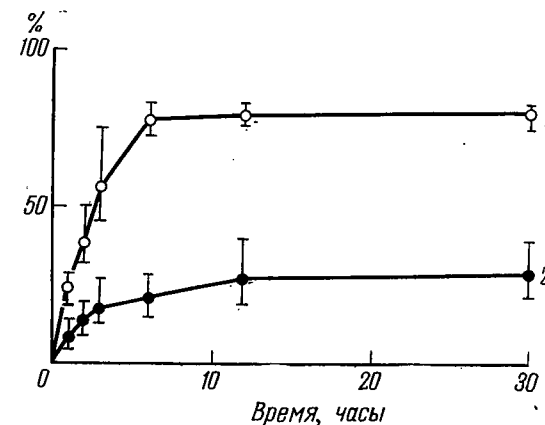


Рис. 6. Потеря воды (в %) водяным осликом (*Asellus aquaticus* L.) в сухой атмосфере (1) и при 100% относительной влажности (2) (по Lagerspetz a. Lehtonen, 1964)

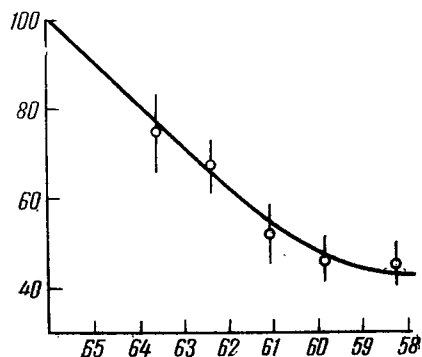


Рис. 7. Зависимость скорости потери воды (в % — ордината) от процентного содержания воды в теле мокрицы (абсцисса) (по Bursell, 1955)

(Reinders, 1933) нашел, что выключение трахей у *Porcellio* путем их закупоривания парафином на 39% снижает потребление кислорода, что указывает не только на значение трахей у мокриц как органов дыхания, но и на проницаемость для газообмена остальных покровов.

Таблица 3

ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ВЫЖИВАНИЯ ВО ВЛАЖНОЙ АТМОСФЕРЕ (100% RH) МОКРИЦ РАЗНЫХ ВИДОВ С ВЫКЛЮЧЕННЫМИ ПЛЕОПОДАМИ

Вид	Время, час
<i>Ligia oceanica</i>	60±5,3
<i>Oniscus asellus</i>	48±3,7
<i>Porcellio scaber</i>	5±0,3
<i>Armadillidium vulgare</i>	4,5±0,3

По опытам Миллера (Miller, 1938), при 30° и дефиците влажности (31,5 мм рт. ст.) *Armadillidium vulgare* обычно выживал 390 мин., *Porcellio scaber* — 330 мин., а *Ligidium gracilis* — только 33 мин. У *Armadillidium* наиболее дифференцированы трахейные органы плеоподов (их экстирпация ведет к гибели мокрицы), у *Porcellio* также имеются трахеи, а у *Ligidium* газообмен идет через общую поверхность покровов плеоподий.

У мокриц (опыты с *Oniscus asellus* — Mead-Briggs, 1956) транспирация при определенном дефиците влаги (31,8 мм рт. ст.) и температурах от 30 до 55° была одного порядка (около 4 мг/см²/час), что косвенно доказывает, что у мокриц (и, очевидно, у других ракообразных, у которых, как указывалось, строение кутикулы сходно) нет эпикутикулы, аналогичной эпикутикуле высших насекомых, проницаемость которой для транспирации при повышении температуры испытывает более или менее резкий скачок (рис. 8).

Таблица 4

ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ВЫЖИВАНИЯ МОКРИЦ РАЗНЫХ ВИДОВ В СУХОМ ВОЗДУХЕ

Вид	Время, час	Примечание
<i>Ligia oceanica</i>	7,6±0,5	<i>Ligia italica</i> при 23° в абсолютно сухой атмосфере выживает 2—4 часа (Perttunen, 1961)
<i>Oniscus asellus</i>	4,5±0,3	
<i>Porcellio scaber</i>	10,1±0,8	
<i>Armadillidium vulgare</i>	12,3±1,2	

Даже обитающие в пустынях мокрицы *Hemilepistus* очень чувствительны к высыханию, и транспирация через их покровы при температуре около 26° достигала 5,4 мг/см²/час, т. е. 7,6% исходного веса, на открытой поверхности. В норке же потеря веса трупов мокриц составила только 1,1 мг/см²/час, или 1,6% исходного веса (Edney, 1958), поскольку относительная влажность воздуха в норке порядка 96%.

При сравнении скорости потери воды путем транспирации у разных видов мокриц выяснилось, что они располагаются в ряд *Philoscia muscorum*, *Oniscus asellus*, *Porcellio scaber*, *Armadillidium vulgare*. По четкости выраженности фотонегативной реакции они располагаются в такой же ряд (Cloudsley-Thompson, 1959).

Литоральный вид *Ligia italica* F., реакции которой на свет были подробно изучены (Perttunen, 1961), принадлежит к числу примитивных мокриц, наиболее близких к морским изоподам (Vandel, 1943). Эти мокрицы легко выбирают более высокую относительную влажность воздуха, даже между 97 и 100%, т. е. в очень узких интервалах. Для сравнения можно указать, что *Porcellio scaber* дает четкую реакцию на свет только при влажности в пределах от 75 до 95% (Waloff, 1941) или даже от 66 до 96% (Gunn, 1937). Такие различия связаны с большой чувствительностью к высыханию мокриц р. *Ligia*, которые при влажности воздуха порядка 77% явно отрицательно фотокинетичны.

Хотя разные виды мокриц в разной степени чувствительны к дефициту влажности в окружающем их воздухе, все они обладают проницаемыми покровами и не могут в течение длительного времени жить в сухой атмосфере без доступа влаги. При контакте с влажным субстратом многие виды мокриц способны возобновить запас воды в своем теле не только через ротовое или анальное отверстия, но и путем всасывания

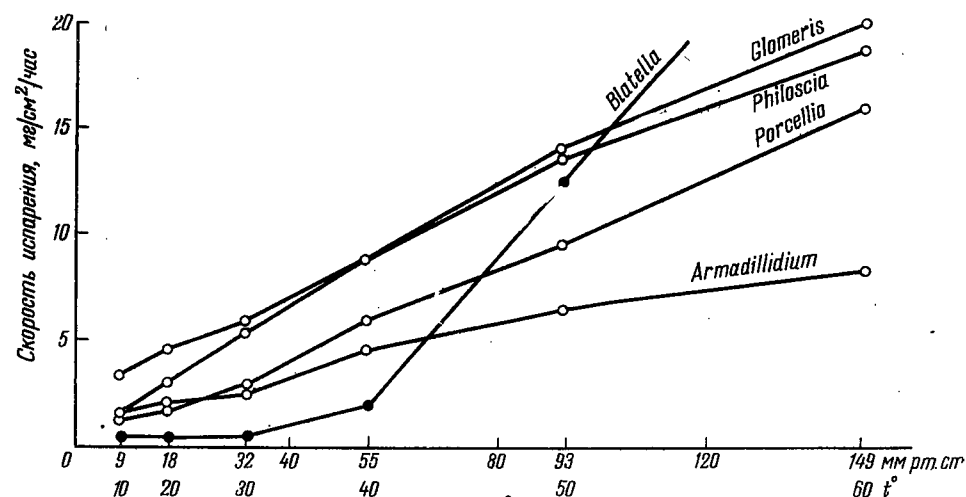


Рис. 8. Зависимость скорости испарения у трех видов мокриц от температуры и дефицита насыщения воздуха влагой (для сравнения приведены данные по диплопode *Glomeris* и таракану *Blattella*) (по Edney, 1951)

капельной влаги через межсегментные мембраны или поверхность плеоподий.

Проницаемость кутикулы у мокриц и других ракообразных, способствуя газообмену через разные участки покровов и обеспечивая возможность терморегуляции при повышении температуры, ограничивает распространение мокриц влажными биотопами. В сухих биотопах мокрицы связаны с такими местообитаниями, где вокруг тела животного создается насыщенная или очень близкая к насыщению водяным паром атмосфера (под кусками известняка в местообитаниях *Armadillidium officinale*, в норках, вырываемых мокрицами р. *Hemilepistus* и т. д.). В сухих местностях распространение мокриц связано с богатыми кальцием почвами, так как виды с сильно кальцинированными покровами несколько устойчивее к высыханию.

Что проницаемость кутикулы у мокриц связана с ее плотностью, косвенно доказывается учетами потребления кислорода во время линек и в межлиночные периоды, проведенными на *Porcellio laevis* (Edney, 1964). Во время линьки, когда покровы тонкие, эти мокрицы потребляют при $25^{\circ} 445 \pm 22$, а в межлиночный период — $144 \pm 15 \text{ мм}^2$ на 1 г живого веса за 1 час.

В общем же структура покровов ракообразных, не имеющих эпикутикулярного, препятствующего транспирации слоя, не позволяет тем представителям этой группы членистоногих, которые оставили водную среду, освободиться от связи с почвой и другими субстратами, влажность воздуха в которых близка к насыщению.

Поэтому, несмотря на обитание вне воды и воздушное дыхание, наземные ракообразные остаются физиологически водными организмами.

Особенности кутикулы хелицеровых

Кутикула мечехвостов (*Xiphosura*)

Хелицеровые представляют подтип членистоногих, среди представителей которого огромное большинство — наземные формы, но один класс — мечехвосты (*Xiphosura*) — обитатели морей. Современные мечехвосты (*Limulus*) — обитатели прибрежной зоны — характеризуются мощным развитием кутикулярного панциря, особенно сильно развитого на спинной стороне просомального отдела тела, где он образует головогрудной щит, служащий механической защитой.

Сведения о химическом составе кутикулы мечехвоста содержатся у Лафона (Lafon, 1943), отметившего, что в ней содержится мало азота; это указывает на преобладание в кутикуле хитина. Высокое содержание серы (2,85%) в кутикуле дало этому исследователю повод сближать кутикулярный протеиновый комплекс *Limulus* с белками кератина позвоночных.

Микроскопическое исследование кутикулы мечехвоста выполнено Кришнакумараном (Krishnakumaran, 1962). При окраске среза по Маллори (рис. 1, 5) внутренний слой кутикулы разделяется на более глубокий пластинчатый слой (эндокутикулу), приобретающий голубую окраску, и более поверхностный, тоже пластинчатый, но окрашивающийся в красный цвет. По Кришнакумарану, этот слой можно считать «мезокутикулой», соответствующей мезокутикуле, описанной у саранчовых Шатцем (Schatz, 1952). Только у насекомых мезокутикула представляет временную стадию развития кутикулы, предшествующую образованию экзокутикулы, тогда как у *Limulus* такая структура сохраняется на протяжении всей жизни.

Снаружи от пластинчатого слоя в кутикуле мечехвоста располагается гомогенный слой, не окрашивающийся по Маллори, что указывает на его липидную природу. Толщина этого слоя довольно велика — порядка 5 μ («эпикутикула II»). Он частично напоминает эпикутикулу наземных групп членистоногих, особенно скорпионов. Однако, во-первых, он значительно толще, чем у большинства наземных членистоногих, а во-вторых, снаружи его покрывает еще один слой толщиной около 1 μ , окрашивающийся на препаратах в голубой цвет («эпикутикула I»). Этим расположением слоев покровы мечехвостов отличаются от покровов остальных членистоногих.

Трудно судить, насколько непроницаем для испарения неокрашиваемый слой («эпикутикула II») у мечехвостов, но надо иметь в виду, что в период размножения (стр. 157) мечехвосты временно оставляют воду, вылезая на песчаные отмели, и известная непроницаемость покровов является предпосылкой к перенесению неблагоприятных условий. Периферический слой, окрашивающийся по Маллори в синий, природа которого остается неясной, выполняет, очевидно, функцию механической защиты глубже лежащих слоев кутикулы, так как мечехвосты большую часть своей жизни роются в грунте. При таком образе жизни кутикула легко повреждается. По-видимому, именно такой образ жизни и был исходным в эволюции хелицеровых; он привел к редукции антенн (Hadži, 1965) и определил дальнейшую эволюцию этой происходящей от трилобитообразных группы, широко освоившей наземные местообитания.

Кутикула скорпионов (*Scorpionoidea*)

Скорпионы (*Scorpiones*) представляют группу наземных хелицеровых, считаемую зоологами наиболее примитивной. Большинство прежних зоологов рассматривало скорпионов как представителей класса паукообразных (*Arachnida*), но теперь (Kaestner, 1959; Иванов, 1965, и др.) принято выделять их из числа паукообразных, включая в класс *Eurypterida* (наряду с вымершими *Gigantostroma*). Открытие ископаемых силурийских водных скорпионов *Palaeophonus* было тем веским основанием, которое приводит морфологов к мнению о необходимости объединить скорпионов с другими эвриптеридами в единый класс (Беклемишев, 1944). В то же время у скорпионов имеется и много признаков, свойственных другим группам паукообразных, имеющих если не вполне общее происхождение, то во всяком случае филогенетически развившихся параллельно.

Кутикуле скорпионов последние десятилетия было уделено много внимания (рис. 1, 6).

У скорпионов хорошо выделяются в кутикуле как эндо- и экзокутикула (прокутикулярные слои), так и эпикутикула, достигающая у этих членистоногих значительной толщины (у *Euscorpis italicus* Herbst — 4 μ , у *Palaemnaeus swammerdami* — 5 μ , у *Buthus quinquestriatus* — 4 μ).

Протеолипидный комплекс эпикутикулы скорпионов отличен от кутикулы насекомых: он устойчив не только к кислотам, но и к щелочам (Lafon, 1943). Паван (Pavan, 1954) обратил внимание на то, что у всех скорпионов, судя по богатейшей коллекции Парижского музея естественной истории, эпикутикула обладает способностью к флуоресценции в ультрафиолетовых лучах.

Кришнан отмечает, что снаружи от невоспринимающей окраску основного слоя эпикутикулы лежит очень тонкий слой, на срезах склеритов окрашивающийся по Маллори в голубой цвет, что доказывает известное сходство эпикутикулы скорпионов с таковой мечехвостов. Основная масса эпикутикулы состоит из липидов, окрашивающихся

судан IV. На сочленовных мембранах у скорпионов не обнаружена эпикутикула в данном выше понимании, с чем отчасти и связана чувствительность скорпионов к высушиванию (см. стр. 76).

Обработка срезов сульфидом натрия приводит к тому, что эпикутикула скорпионов принимает красную окраску по Маллори, что, вероятно, связано с разрывом S—S связей (наличие органических соединений серы в кутикуле скорпионов доказано другими реакциями). Именно в том, что белковый комплекс эпикутикулы скорпионов содержит S—S-группы, и состоит его отличие от кутикулы насекомых, позволяющее сблизить задубляемый протеин скорпионов с аналогичным веществом, задубляемым фенолами в кутикуле мечехвоста.

У *Pandinus imperator* Кеннаф выделяет в толстой (120μ) кутикуле эпикутикулу, состоящую из тонкого наружного парафинового слоя, подстилаемого кутикулиновым (дающим положительную Миллонову и ксантопротеиновую реакции); кутикулиновый слой окрашивается по Маллори красным, достигая на склеритах 2μ, но под ним лежит невоспринимающий окраску слой, называемый этим исследователем «гиалиновая экзокутикула», не имеющий аналога в кутикуле насекомых (Кеннаф, 1959). Возможно, что у разных видов скорпионов несколько разнится стратификация кутикулы, но в общем описания и фотографии срезов, данные Паваном для *Euscorpis italicus*, сходны с описаниями Кришнана, сделанными на других видах.

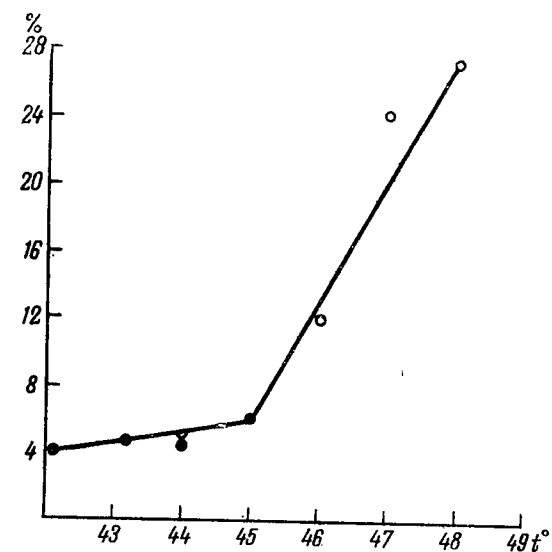
Аналогичны и покровы *Buthus quinquestriatus*, у которых периферический слой толщиной 4μ не окрашивается или принимает слегка голубоватую окраску и, по-видимому, может считаться эпикутикулой (Гиляров и Семенова, 1963). У *Pandinus imperator*, по-видимому, сильнее склеротизация и кутикула по своему строению более напоминает покровы *Limulus*.

Исследование кутикулы свежеперелинявших скорпионов *Buthus tamulus* (Krishnakumaran, 1962) показало, что наружный слой кутикулы (толщиной 3,5 μ) окрашивается по Маллори в красный цвет, а внутренних (8 μ) — в голубой. Самая поверхностная часть наружного слоя окрашивается голубоватым цветом. Кришнакумаран считает, что окрашиваемая красным однородная часть кутикулы — это «внутренняя эпикутикула», а слегка голубоватая — «наружная эпикутикула». В свете наших представителей (Гиляров, Семенова, 1963) приобретающий красный цвет слой — это экзокутикула, лишь самый наружный — эпикутикула. Однако эта эпикутикула отлична от эпикутикулы пауков и насекомых, у которых она совершенно не окрашивается, поскольку у скорпиона на поверхности покрова нет суданофильных парафинов, обычных у насекомых, обладающих восковым слоем кутикулы. Поэтому у скорпионов кутикула смачивается водой. У имеющих более склеротизованные покровы *Scorpiops hardwickii* и *Pandinus imperator* окрашивающий по Маллори голубым «парафиновый слой» снаружи покрыт окрашивающимся в красный цвет «кутикулиновым».

Приведенные особенности как строения, так и состава эпикутикулы скорпионов показывают ее большую и морфологическую и химическую специфику, что позволяет ее рассматривать только как аналог (но не как гомолог!) эпикутикулы не только насекомых, но даже и пауков. У недавно слинявших *Buthus tamulus* под тонкой (3—3,5 μ) окрашиваемой в красный по Маллори экзокутикулой («внутренняя эпикутикула», по Кришнакумарану) находится слой типичной равномерно пластинчатой, принимающей голубую окраску эндокутикулы.

У животных с давно затвердевшими покровами тергитов наблюдается более частое расположение пластинок в наружной части эндокутикулы. Экзокутикула приобретает собственный янтарный цвет. При окрашивании по Маллори задубленная хинонами часть экзокутикулы не окраши-

Рис. 9. Потеря воды скорпионом *Buthotus minax* за сутки (в %) при температурах, близких к летальной (по Cloudsley-Thompson, 1962)



вается, а еще незадубленная бесцветная экзокутикула становится красной (Кеннаф, 1959). Это указывает на значительное содержание липопротеидов в задубленной экзокутикуле.

В сочленовных мембранах строение кутикулы у скорпионов проще: она состоит из эндокутикулы и покрывающей ее непосредственно экзокутикулы, аналогично многим другим наземным членистоногим. Отмечены также отличия сильно склеротизованной кутикулы, в которой экзокутикула двуслойная (базофильная внутренняя и задубленная наружная), и более тонкой кутикулы стернитов, характеризующейся не подразделяющейся на слои экзокутикулой (Krishnan, 1953).

В кутикуле скорпионов, особенно в слое, выделяемом здесь как экзокутикула, задубление хитиново-протеинового комплекса фенолами усложняется влиянием содержащих сульфгидрильные группы (-SH) соединений, переходящих в S—S группы. Подобных явлений не наблюдается, например, в кутикуле насекомых, что показывает не только структурные, но и существенные химические отличия покровов этих двух групп.

Дифференцированная кутикула скорпионов предохраняет их от потери влаги. В табл. 5 приведены данные, полученные на ряде африканских скорпионов (Cloudsley-Thompson, 1962).

Таблица 5
СКОРОСТЬ ПОТЕРИ ВЛАГИ РАЗНЫМИ ВИДАМИ СКОРПИОНОВ
(МГ/СМ²/ЧАС)

Вид	Скорость потери воды	t°, C
<i>Campsobuthus werneri</i> (Birula)	0,010	33
<i>Androctonus australis</i> (L.)	0,014	33
<i>Leiurus quinquestriatus</i> (H. et E.)	0,021	23
<i>Parabuthus hunteri</i> Pocock	0,030	33
<i>Buthotus minax</i> (L. Koch)	0,037	33
<i>Pandinus exilis</i> Pocock	0,510	33
<i>P. imperator</i> (C. L. Koch)	1,250	23

Приведенные цифры показывают, что потеря воды за счет транспирации незначительна. При повышении температуры выше 47° у скорпионов наступает смерть. При 45° проницаемость покровов у *Buthotus minax* резко возрастает (рис. 9), что бывает у форм, содержащих в наружном слое кутикулы липиды.

Несмотря на отличия кутикулы (химизм и детали структуры) скорпионов от кутикулы более приспособившихся к жизни в условиях дефицита влаги наземных членистоногих, в ней намечаются принципы дифференцировки на слои, характерные для пауков и насекомых, у которых развивается гидрофобный липидный слой эпикутикулы. Специфическое строение и состав кутикулы скорпионов, напоминающих во многом мечехвостов, оправдывают выделение этой группы из общего комплекса наземных хелицерных.

Кутикула жгутоногих (*Pedipalpi-Uropygi*)

У жгутоногих (*Pedipalpi*) строение кутикулы на склеритах и в сочленовных мембранах различно, как это было показано для *Thelyphonus* (Krishnakumaran, 1962).

Тергиты сильно склеротизованы, твердые, ломкие гранулированные и темноокрашенные; стерниты твердые гладкие, цвета темного янтаря, а кутикула интерсегментальных и плевральных мембран бесцветная, гибкая и мягкая (рис. 10).

Кутикула сочленовных мембран у *Thelyphonus* окрашивается по Маллори на срезах в гомогенный красный цвет снаружи (2 μ), т. е. этот слой может рассматриваться как экзокутикула, а внутренний пластинчатый слой окрашивается в голубой цвет, т. е. соответствует эндокутикуле других членистоногих (Кришнакумаран обозначает слой, окрашивающийся по Маллори в красный цвет, как «эпикутикулу», что совершенно не соответствует общепринятой трактовке).

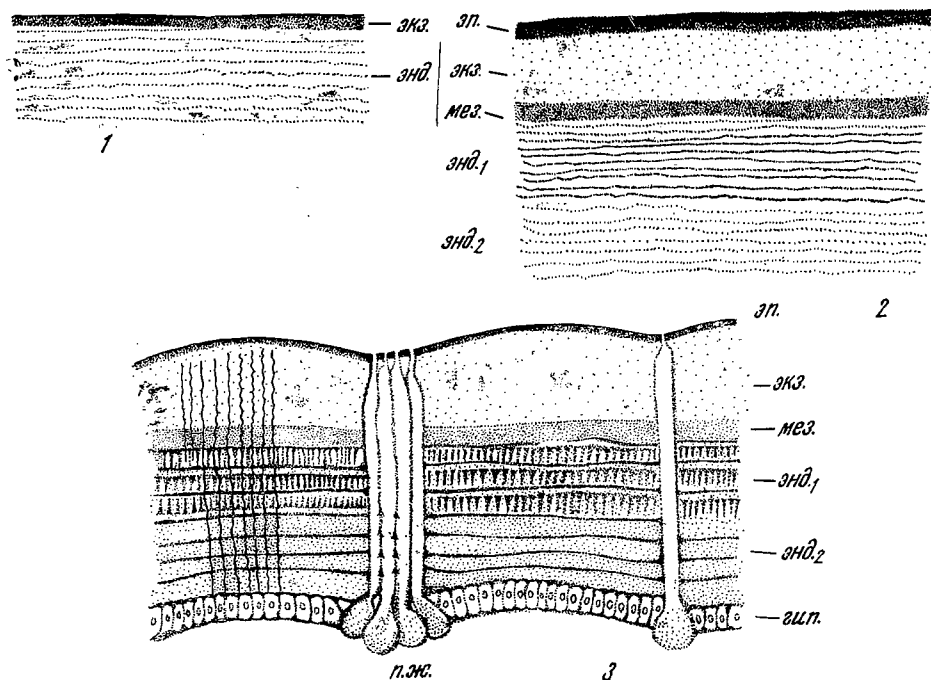


Рис. 10. Кутикула *Thelyphonus*.

1 — на сочленовных мембранах; 2 — на стернитах; 3 — на тергитах; гип. — гиподерма; мез. — мезокутикула; л. ж. — покровные железы; экз. — экзокутикула; энд. — эндокутикула; энд₁ — уплотненный слой эндокутикулы, энд₂ — недифференцированный слой эндокутикулы, эп. — эпикутикула (по Krishnakumaran, 1962)

На стернитах у *Thelyphonus* на неокрашенных срезах наружный слой (18 μ) янтарно-желтый, а внутренний (55 μ) — бесцветный. В пределах янтарного окрашенного слоя более глубокая часть имеет пластинчатую структуру, а самая наружная (всего 2 μ) — гомогенная, более или менее заслуживающая обозначения как эпикутикула, тогда как пластинчатая часть отвечает экзокутикуле, хотя и не окрашивается по Маллори или Массону, как предполагает Кришнакумаран. Вся бесцветная на неокрашенных препаратах внутренняя часть кутикулы при окраске по Маллори становится голубой и по расположению выявленных пластинок может быть подразделена на внутреннюю и наружную эндокутикулу и граничащую с экзокутикулой «мезокутикулу».

Полного соответствия строения кутикулы *Thelyphonus* таковому насекомых или пауков нет, в частности специфичен «экзокутикулярный» слой на склеротизованных стернитах.

Явное отсутствие эпикутикулярного слоя (в нашем понимании) на сочленовных мембранах указывает на несовершенство защитной от испарения функции кутикулы, чем и объясняется скрытый образ жизни жгутоногих.

Кутикула сольпуг (*Solifuga*) и рицинулей (*Ricinulei*)

Исследование кутикулы собранных в Бухарской области сольпуг *Galeodes* при окраске срезов спинных участков покровов головогруды азановым методом позволило выявить в их кутикуле три слоя — янтарно окрашенную хромофобную эпикутикулу, экзокутикулу и эндокутикулу. Строение этих слоев у *Galeodes* в общем сходно с таковым у высших насекомых.

На брюшке у сольпуг покровы очень тонкие (толщина кутикулы около 10 μ), причем эпикутикула очень слабо выражена. Экзокутикула покровов брюшка тоже крайне тонкая, что связано со способностью брюшка значительно раздуться при приеме пищи (Гиляров и Семенова, 1963). Довольно сходные описания кутикулы индийского вида р. *Galeodes* приводит и Кришнакумаран (1962). Однако по его материалам слой, отвечающий эпикутикуле на наших срезах, имеющий толщину менее 1 μ , окрашивается по Маллори в голубой, а по Массону — в зеленый. При такой незначительной толщине слоя и сходном принятии краски эндокутикулой не исключена и ошибка при оценке окраски преломляющего наружного слоя (рис. 11, 1).

Слой, достигающий на переднегруды толщины 52 μ , принимающим красную окраску, индийский зоолог называет «внутренней эпикутикулой», однако несомненно его следует рассматривать как экзокутикулу в нашем понимании.

Слабость развития эпикутикулы на брюшном отделе тела *Solifuga* объясняет скрытый образ жизни и ночную активность этих хищников, распространенных в аридных местностях.

Интересно, что у одного африканского вида — *Galeodes arabs* — Паван обнаружил способность к флуоресценции в ультрафиолетовых лучах, но это свечение иного характера, чем у скорпионов. У скорпионов покровы светятся желтовато-зеленоватым светом, а у *G. arabs* — ярко-белым (Pavan, 1954).

Совершенно специфична кутикула рицинулей, (рис. 11, 2), недавно изученная у нимф и личинок *Cryptocellus lampei*, нимф *Ricinoides sjostedti*, нимф и взрослых *Ricinoides afzelii* (Kennan, 1968). У этих своеобразных во многих отношениях паукообразных почти нет слоя, характеризующегося как эндокутикула — только в сочленовных мембранах есть небольшие островки, более или менее соответствующие этому слою. Особенностью рицинулей является и то, что в брюшке, особенно у нимф,

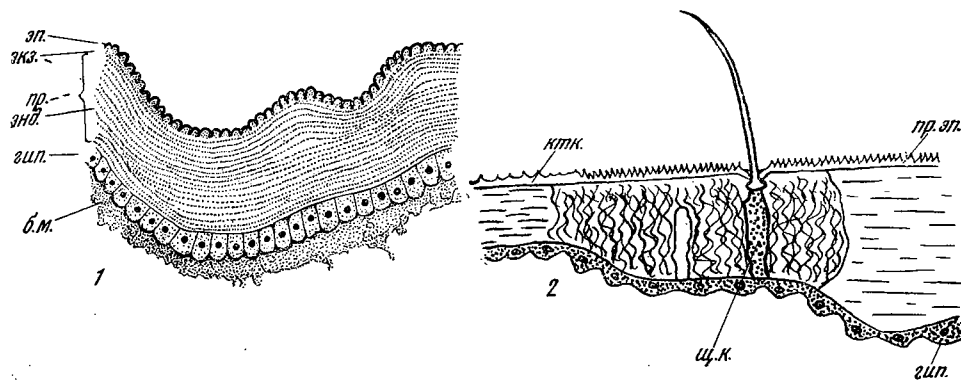


Рис. 11. Схема строения кутикулы

1 — брюшка сольпуги *Galeodes* (по Krishnakumaran, 1962); 2 — *Ricinulei* (по Kenneough, 1968); б. м. — базальная мембрана; гип. — гиподерма; пр. — прокутикула; экз. — экзокутикула; энд. — эндокутикула; эп. — эпикутикула; щ. к. — канал щетинок; пр. эп. — преломляющая эпикутикула; ктк. — кутикулиновый слой

есть обширные области импрегнированной, но незадубленной кутикулы, более толстой, чем задубленная экзокутикула головогруды. Поэтому брюшко неспособно к растяжению — может выступать только анальный вырост. Эпикутикула у ричинулей имеет хорошо выраженный кутикулиновый и преломляющий слои, но лишена парафинового, чем, вероятно, объясняется приуроченность этих паукообразных к влажным укрытиям в тропиках (в мощной подстилке, и т. п. — Beck, 1968). Специфично для этих древних, известных с карбона форм и то, что участки кутикулы разного состава резко отграничены друг от друга, а не связаны постепенными переходами, как у других членистоногих.

Кутикула пауков (*Araneina*)

Первое точное описание кутикулы паука (на примере крестовика — *Epeira*) было дано В. М. Шимкевичем (Schimkewitsch, 1884), который различал в ней три слоя, отвечающих по современному делению экзокутикуле, эндокутикуле и неокрашивающейся по Маллори эпикутикуле (рис 1, 7). Эпикутикула у пауков, развитие которой определяет степень непроницаемости покровов для испарения, на головогруды и конечностях толще, чем на брюшке. На спинной поверхности головогруды ее толщина у *Aranea reaumuri* и у *A. undulata* порядка 4—5 μ . На брюшке, где поверхность кутикулы бывает обычно покрыта обильными извитыми бороздками, глубина которых достигает 5 μ при расстоянии между ними 4 μ (у пауков р. *Theridion* бороздки гуще и мельче, глубина 1—1,5 μ при расстоянии 1 μ), эпикутикула оказывается при микроскопическом исследовании не сплошной — в глубине она не выявляется. Такая складчатость кутикулы связана, по-видимому, со способностью брюшка к растяжению при приеме пищи, а отсутствие эпикутикулы на дне бороздок объясняется тем, что с поверхности погруженных участков покровов испарение воды идет замедленно по сравнению с выступающими участками (рис. 12).

В эпикутикуле пауков при микроскопическом исследовании удается обнаружить два слоя — «кутикулиновый», в липопротеидном комплексе которого преобладают белки и полифенолы, и расположенный снаружи от него липопротеиновый, в котором липиды вкраплены в протеиновый слой. Вероятно существование и полифенольного слоя (Nemenz, 1955, 1963).

Наличие поверхностного липидного слоя эпикутикулы пауков доказывается не только тем, что он окрашивается суданом, и тем, что аргентаффиновая реакция позитивна только в местах, где поверхность кутикулы повреждена, но и усилением транспирации ($\text{мг/см}^2/\text{час}$) при обработке покровов порошком алюминия или нейтральным порошком — неозилом (опыты Davies, a. Edney, 1952).

t°	Контроль	Осушивание неозилом
20	0,6	2,3±0,5
30	0,6±0,4	3,6±1,0
40	1,3±0,6	7,0±1,7

Кроме того, наблюдается температурный скачок нарастания скорости испарения при температуре около 42° у тех видов пауков, которые имеют развитую эпикутикулу.

Критическая температура, при которой возрастает проницаемость покровов для испарения, а также усиление транспирации при обработке поверхности кутикулы нейтральными порошками косвенно, но убедительно доказывают наличие в эпикутикуле пауков сплошного воскоподобного слоя.

Косвенно непроницаемость кутикулы пауков для испарения доказывается и результатами следующего опыта, проведенного над *Lycosa amentata* (Davies a. Edney, 1952). Известно, что повышенное содержание углекислоты в атмосфере приводит к открыванию легочных дыхалец. Пауков *L. amentata* помещали в атмосферу, содержащую 10% CO₂.

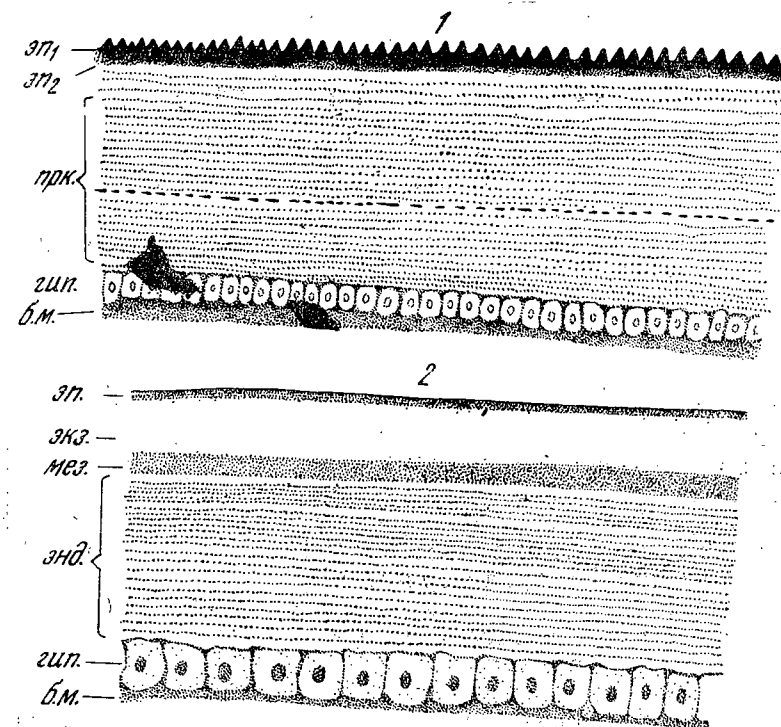


Рис. 12. Кутикула паука *Argiope*

1 — на брюшке; 2 — на головогруды; б. м. — базальная мембрана; гип. — гиподерма; мез. — мезокутикула; прк. — прокутикула (= эндокутикула); экз. — экзокутикула; энд. — эндокутикула; эп₁ — эпикутикула; эп₂ — липопротеиновый слой эпикутикулы; эп — кутикулиновый слой эпикутикулы

В результате потеря воды за счет испарения возросла за 24 час. с 16% только до 23% от веса тела.

Такие данные позволяют прийти к заключению, что у высших открыто обитающих пауков развитая, обнаруживаемая на срезах под микроскопом эпикутикула является приспособлением к защите от высыхания, обеспечившим этим хелицевым возможность оставления влажных сред (с которыми неизбежно связаны наземные членистоногие, имеющие проницаемые покровы) и переход к жизни в условиях дефицита влаги.

В этом отношении интересен тот факт, что у постоянно обитающих в подстилке влажных лесов Закавказья пауков р. *Dysdera* эпикутикула не обнаружена (Гиляров и Семенова, 1963). Характерно также то, что у таких открыто живущих форм, как виды р. *Aranea*, эпикутикула покрывает все тело, а у обитающего в пресных водоемах паука-серебрянки (*Argyroneta aquatica*), окружающего себя пластроном воздуха или находящегося в подводном воздушном колоколе, т. е. в атмосфере, насыщенной водяным паром, эпикутикула только на головогрудь слабо выражена, а на брюшке при изучении микроскопических срезов не обнаружена (Kühnelt, 1955; Nemenz, 1955).

Прокуткулярный слой у пауков довольно типичен. Эндокутикула имеет характерную пластинчатую структуру и окрашивается, по Маллори, в голубой цвет; на брюшке слои эндокутикулы располагаются волнами, что несомненно должно трактоваться как приспособление к растягиванию покровов. В тех местах, где от покровов требуется эластичность, например в сочленениях, а часто и на всем брюшке, сильно растягивающемся при приеме пищи, кутикула состоит только из эндокутикулы. В склеротизованных участках (членики конечностей, головогрудь) значительная часть толщи кутикулы представлена экзокутикулой. У таких открыто обитающих пауков, как *Gasteracantha*, на долю экзокутикулы падает даже большая часть кутикулярного покрова брюшка.

Некоторые исследователи (Lower, 1964), по-видимому, относят часть экзокутикулярного слоя покровов пауков, в том числе и всю затвердевшую часть прокутикулы брюшка, к мезокутикуле, характеризуя ее так по высокой эозинофильности.

Непроницаемость большей части поверхности тела для испарения и газообмена повышает значение дыхательных органов в балансе влаги. Крышка легкого у легочных пауков покрыта кутикулой, состоящей из всех трех типичных для нее слоев (рис. 1, 7). Поверхность же легочных лепестков, через которые в основном осуществляется газообмен у легочных пауков, характеризуется высокой проницаемостью, с которой связана и значительная роль легких в транспирационном балансе этих хелицевых. Легочные лепестки покрыты только очень тонкой (тоньше 1 м) эндокутикулой; расстояние между лепестками удерживается постоянным благодаря особым выростам («столбикам»), которые у *Gasteracantha* имеют длину 3,5 м, а диаметр менее 1 м.

Замечательно, что у входа в легкое эпикутикула особенно сильно развита; так она гидрофобна и не смачивается, ее развитие предохраняет входные отверстия легких от закупоривания водой.

Эпикутикулярны и волоски, покрывающие тело пауков, что делает его несмачиваемым и предохраняет мелкие формы от действия силы поверхностного натяжения, от прилипания к мокрым поверхностям субстрата и от гидратации участков покровов, не защищенных эпикутикулой.

Потеря влаги пауками путем транспирации происходит практически исключительно за счет испарения через поверхность покровов в тех местах, где они проницаемы. Были проведены специальные опыты по вы-

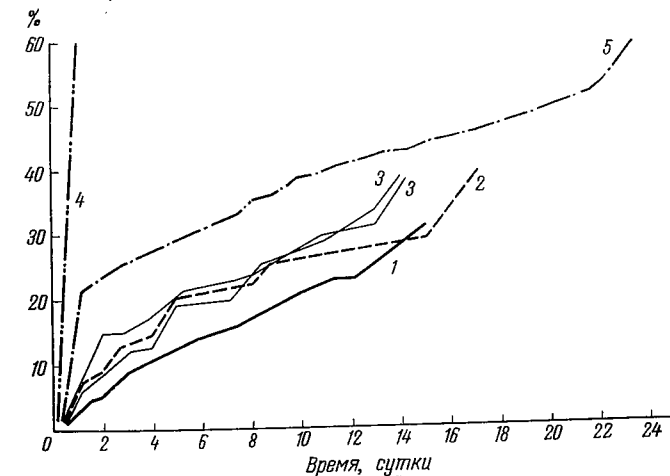


Рис. 13. Потеря воды пауками за счет испарения (в %)

1 — *Agelena*; 2 — *Tegenaria*; 3 — крестовик *Aranea*; 4 — водяной паук-серебрянка *Argyroneta*; 5 — *Theridion* (по Nemenz, 1954, сокращено)

ключению испарения воды через дыхательную систему. Это достигалось путем блокирования стигм трахей и легких вазелином. Учет потери воды пауками *Argyroneta aquatica* с изолированными дыхальцами по сравнению с контрольными животными показал, что только $\frac{1}{70}$ — $\frac{1}{80}$ общего количества испаряемой воды теряется через дыхальца (Nemenz, 1954). Сходные результаты были получены и с применением противоположной методики, когда всю поверхность тела пауков *Dolomedes fimbriatus* покрывали вазелином, оставляя свободными только отверстия легких (Palmgren, 1939).

В этом случае потеря воды через дыхальца составляла $\frac{1}{80}$ от нормальной потери влаги.

Проницаемость покровов пауков зависит от степени развития эпикутикулы и коррелирует с образом жизни.

Потеря воды и вызванная ею гибель протекают у разных видов пауков с неодинаковой скоростью. Так, если пауков помещать поодиночке в пробирки с сухой ватной пробкой, *Pardosa lugubris* погибает через три дня, *Segestriidae* — через три недели, *Salticidae* — через три месяца, а трахейные *Filistates* и *Thomisidae* и по истечении этого срока остаются в живых (Millot et Fontaine, 1937).

На рис. 13 показаны кривые потери веса пауками нескольких видов.

Графики показывают, что пауки, имеющие наиболее развитую на разных отделах тела эпикутикулу (*Agelena*), значительно медленнее теряют влагу за счет испарения, чем относящийся к этому же семейству (*Agelenidae*), но обитающий в воде и характеризующийся значительной редукцией эпикутикулы паук-серебрянка (*Argyroneta aquatica*), который уже в первые 24 час. теряет около половины веса и погибает от высыхания.

Наличие у наземных пауков видов *Lycosa amentata* (Clerk), *Meta segmentata* (Clerk), *Tegenaria derhami* Scop. водонепроницаемой эпикутикулы доказывается и измерениями скорости транспирации мертвых пауков при разных температурах. При повышении температуры до 40—42° наблюдается резкое повышение скорости потери воды от иссушения, что связывается с нарушением расположения молекул липидного (воскового) слоя эпикутикулы.

Эпикутикула пауков представляет собою слой, несомненно аналогичный эпикутикуле насекомых.

Сходство затрагивает не только морфологические особенности (в ней различаются кутикулиновый и более наружный липопротеиновый слой), выявляемые сходными методами обработки препаратов. У пауков механическое нарушение эпикутикулы приводит к усилению транспирационной способности покровов, а ее развитие коррелирует с естественной стойкостью против высыхания. При повышении температуры скачкообразно меняется проницаемость покровов для испарения, как это свойственно имеющим развитую эпикутикулу насекомым (см. ниже) и несвойственно тем членистоногим, например мокрицам, у которых эпикутикулы нет.

Все это позволяет к наружному липидсодержащему слою кутикулы пауков применять термин «эпикутикула» в том понимании, в каком он был предложен на основании изучения покровов насекомых (хотя это и не дает повода для гомологизации эпикутикулярных слоев у представителей этих двух классов!).

Кутикула клещей (*Acarina*)

Клещи представляют очень многообразную в морфологическом отношении группу, и многие исследователи вслед за А. А. Захваткиным (1952) даже считают ее сборной, искусственной.

Поскольку разные группы клещей приспособились к очень разным условиям существования, строение кутикулы их различных представителей очень неодинаково.

У клещей, ведущих скрытый образ жизни, обитающих в средах, где воздух насыщен водяным паром, например у почвенных клещей — орибатид, эпикутикула не развита. Даже у тех форм, которые имеют очень сильно склеротизованную кутикулу (например, характеризующиеся мощной экзокутикулой и темно-коричневой окраской подстилочные клещи *Euzetes seminulum*), эпикутикулы как морфологически обособленного слоя при микроскопическом исследовании нельзя выявить (Гиляров, Семёнова, 1963). У таких форм известное снижение проницаемости покровов для испарения происходит за счет пигментирования кутикулы — отложение в кутикуле пигмента коррелирует со снижением проницаемости (Eder, 1942).

Однако у тех групп клещей, которые перешли к жизни в открытой атмосфере, имеется тенденция к развитию эпикутикулы, причем у некоторых групп строение кутикулы в целом и эпикутикулы в частности достигает не меньшей дифференцировки, чем у наземных насекомых. В известной мере открытоживущими стали тетранихонидные клещи (паутинные клещики) — растительноядные формы, поселяющиеся на листьях растений. Правда, поселяясь на листьях, паутинные клещики заселяют в основном нижнюю поверхность листьев, защищаясь таким образом от иссушающего действия солнечных лучей. Кроме того, эти клещи выделяют паутинку (откуда и русское название Tetranychidae), которую они плетут над своим телом; такая паутинка создает хотя и проницаемую, но преграду, защищающую от испарения. Все же по сравнению с почвенными, подстилочными и другими скрытоживущими клещами, тетраниховые обитают в более сухих условиях, в обстановке постоянного дефицита влажности в непосредственно их окружающем воздухе.

У *Tetranychus telarius* (L.) при трехцветной окраске по Массону (модификация окраски по Маллори) выявляется следующее строение кутикулы (Gibbs a. Morrison, 1959). Самый внутренний слой окрашивается так же, как и эндокутикула паука *Tegenaria domestica* (L.), что

позволяет рассматривать этот слой как эндокутикулярный. Более наружный слой прокутикулы не окрашивается ни этим методом, ни осмием. Этот тонкий неокрашивающийся гибкий и эластичный слой неправомерно считать экзокутикулой, хотя он и занимает такое положение, как экзокутикула. Прокутикулярные слои содержат хитин, выявленный хитозановой пробой после обработки концентрированным едким калием.

Самый поверхностный слой кутикулы очень тонкий (0,1—0,2 μ) и полностью растворяется в КОН при 160°. Он может рассматриваться с полным основанием как эпикутикула. Однако если для высокодифференцированной эпикутикулы насекомых характерно ее разделение на проксимальный кутикулиновый слой, за которым следует полифенольный, покрытый восковым, в свою очередь снаружи защищенный цементным (тектокутикулой), то у паутинного клещика структура эпикутикулы проще: имеется несплошной полифенольный слой (дающий более слабую аргентаффиновую реакцию после обработки кипящим хлороформом, чем у пауков), покрытый сверху липоидным слоем. Но природа этого липоидного слоя иная, чем у насекомых, так как он полностью разрушается концентрированной соляной кислотой, чего не происходит с липоидным слоем ни насекомых (клоп *Rhodnius*, таракан *Periplaneta*), ни пауков (*Tegenaria*).

Следовательно, у паутинных клещиков как адаптация к обитанию в условиях дефицита влаги вырабатывается дифференцированная кутикула. Однако только наиболее общий всем членистоногим «эндокутикулярный» слой прокутикулы *Tetranychus* сравним с проксимальным слоем кутикулы других групп. Функционально и топографически сходные слои, занимающие положение, аналогичное экзо- и эпикутикуле, представляют результат своеобразной дифференцировки выделений гиподермы в том же направлении, что и у других защищенных от высыхания наземных членистоногих, но достигнутый иными путями.

У гамазовых клещей также наблюдается своеобразная дифференцировка прокутикулярного слоя.

В. Н. Белозеров (1960) различает в пределах растяжимых участков покровов тонкую эндокутикулу и составляющую более 75% толщины кутикулы экзокутикулу, характеризующуюся слоистостью. Слоистая структура экзокутикулы и фуксинофильность позволяют рассматривать ее как «мезокутикулу» в понимании Ричардса (Richards, 1958). На щитках прокутикула тверже, и ее дистальный слой становится бесструктурным, янтарно-желтым, неокрашивающимся кислотными красками. А в сочленовных мембранах прокутикулярный слой имеет типичный эндокутикулярный характер.

Эпикутикула у гамазовых клещей имеет толщину около 1 μ и дифференцируется на наружный и внутренний слои; она развита на всей поверхности покровов. Среди гамазид наблюдается разная степень сухоустойчивости — есть малоустойчивые к высыханию (например, *Poecilochirus necrophori* Vitz.), есть довольно стойкие (*Ornithonyssus bacoti* Hirst).

У аргасовых клещей (Argasidae), в общем исключительно сухоустойчивых, строение кутикулы очень сходно с таковым наземных насекомых. Так, у *Ornithodoros papillipes* Bir. (рис. 14) и у *Alveonassus lahorensis* Neum., изученных Ю. С. Балашовым (1963), в прокутикуле различается тонкая слоистая эндокутикула, составляющая основную толщину кутикулы твердая «мезокутикула», отличающаяся от таковой насекомых сохранением способности восприятия азановой окраски после обработки диафанолом. Обнаружена и сходная с субкутикулой насекомых (термин, принятый Richards, 1958) базальная мембрана на границе кутикулы с гиподермой. Эпикутикула аргасовых клещей состоит, по

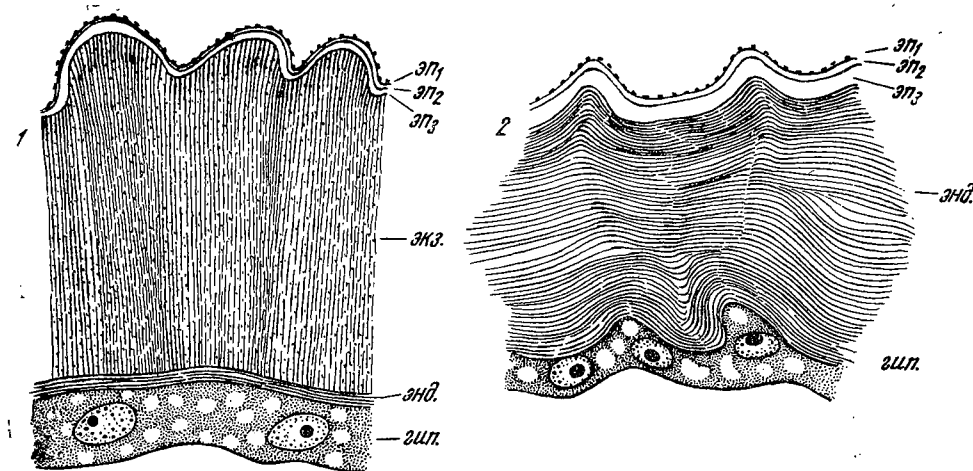


Рис. 14. Покровы аргасовых клещей (Argasidae)

1 — растяжимый участок идиосомы; 2 — сочленовная мембрана; гип. — гиподерма; экз. — экзокутикула; энд. — эндокутикула; эп1 — цементный, эп2 — восково-липидный, эп3 — кутикулиновый слой эпикутикулы (по Балашову, 1963)

мнению Балашова, из кутикулинового, воскового (с высокой температурой плавления) и защищающего эпикутикулу цементного слоев; выделяемый Лизом (Lees, 1947) в эпикутикуле *Ornithodoros moubata* Морг полифенольный слой Балашов ставит под сомнение, основываясь на распределении ароматических соединений в кутикуле. Для этих клещей, как и для скорпионов, характерно высокое содержание серы в кутикуле и возможна связь склеротизации с S — S группами.

У иксодовых клещей (Ixodidae), характеризующихся высокой устойчивостью к высыханию (долгое пребывание в открытой атмосфере особей, ожидающих встречи с животным-хозяином, соприкосновение с воздухом идиосомы питающихся особей), также высока степень дифференцировки кутикулы (Lees, 1947; Балашов, 1960б).

Прокутикула у иксодовых клещей в склеротизованных участках (спинной щиток, гнатосома) имеет структуру дифференцированной экзокутикулы, в сочленениях она развита как эндокутикула, а в мягкой части идиосомы окраска срезов по Маллори позволяет выявить слои, которые могут быть охарактеризованы как эндо- и экзокутикула, между которыми способный к быстрому нарастанию мезокутикулярный слой. На границе с гиподермой выражена и тонкая «субкутикула». В эпикутикуле иксодовых клещей Лиз (Lees, 1947) различает четыре слоя, отвечающих выделенным в эпикутикуле высших насекомых (кутикулиновый, полифенольный, восковой и цементный).

Таким образом, представители наиболее устойчивых к высыханию групп клещей (Argasidae и Ixodidae), приспособившихся к длительному пребыванию в условиях дефицита влаги без возможности восполнения воды в организме, характеризуются выработкой наиболее дифференцированной эпикутикулы, т. е. слоя, имеющего наибольшее значение для защиты от транспирации.

Относительная непроницаемость кутикулы для транспирации связана с определенным расположением молекул в липидном (восковом) слое эпикутикулы. Если эпикутикула представляет сплошной слой, потеря влаги путем испарения через покровы бывает тем ниже, чем выше та критическая температура, при которой нарушается упорядоченное расположение молекул в липидно-восковом слое и резко возрастает

Таблица 6

КРИТИЧЕСКИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ЭПИКУТИКУЛЫ АРГАСОВЫХ (1—6) И ИКСОДОВЫХ (7—9) КЛЕЩЕЙ

№№ пп	Виды клещей	t°	Автор
1	<i>Alveonassus lahorensis</i> Neum.	61	Балашов и Филиппова, 1964
2	<i>Argas persicus</i> Oken	52	То же
3	»	60	Lees, 1947
4	<i>Argas vespertilionis</i> Latr.	54	Балашов и Филиппова, 1964
5	<i>Ornithodoros papillipes</i> Bir.	50	То же
6	<i>Ornithodoros capensis</i> Neum.	42	»
7	<i>Hyalomma asiaticum</i> P. Sch. et. Schl.	50—60	Балашов, 1960
8	<i>Dermacentor andersoni</i> Stiles	40	Lees, 1947
9	<i>Ixodes ricinus</i> L.	32	То же

транспирация. У иксодовых и особенно аргасовых клещей эти температуры очень высоки (табл. 6).

В пределах каждой систематической группы наблюдается определенная корреляция между высотой критической температуры и экологической характеристикой. В табл. 6 из Argasidae самые ксеробионтные *A. lahorensis*, а самые гигрофильные — *O. capensis*. Из Ixodidae *Hyalomma asiaticum* — обитатель пустынных биотопов, а *Ixodes ricinus* — гигрофил. Для покровов иксодовых и аргасовых клещей характерна и другая особенность — их способность к поглощению водяных паров из окружающей атмосферы при высокой (свыше 80%) относительной влажности, причем эта способность наблюдается только при неповрежденной эпикутикуле (Lees, 1947, и др.).

Эта особенность эпикутикулы рассматривается подробнее на стр. 213.

Кутикула двупарноногих многоножек (Diplopoda)

Двупарноногие многоножки — тесно связанные с почвой и другими укрытиями членистоногие, чувствительные к дефициту влаги и не переносящие длительного иссушения. У мелких кистевиков — *Pselaphoglyphus* (*Polyxenus lagurus* L. — рис. 15, 1) кутикула тонкая, не имеющая включений углекислого кальция. При окрашивании срезов азановым методом в кутикуле кистевика хорошо различаются эндо- и экзокутикула. Для этих многоножек характерен постоянно скрытый образ жизни, они исключительно чувствительны к высыханию и обладают рядом более примитивных черт, чем другие Diplopoda (ср. гл. V).

Высшие диплоподы, в большинстве случаев способные к временным выходам на открытую поверхность почвы, иногда даже на длительный срок, характеризуются тем, что у них кутикула склеритов уплотняется за счет отложения сферокристаллов углекислого кальция в глубоком слое эндокутикулы. В таком импрегнированном CaCO₃ слое кутикулы диплопод после декальцинации становятся явственными микроскопические структуры, сходные с теми, которые наблюдаются в соответствующем слое кутикулы ракообразных (рис. 15, 2)

Степень кальцинации покровов неодинакова у разных форм и связана с водным режимом окружающей среды. Живущие во влажном мху кавказских лесов *Gervaisia* sp. по строению кутикулы напоминают обитающих в сходных по влажности условиях мокриц *Ligidium hypnorum* (рис. 2, 3).

Слабо кальцинированные покровы имеют и обитающие во влажной почве *Cylindroiulus* sp. А типично почвенные, населяющие глубокие слои влажной почвы в Заревшанском хребте в Средней Азии представители многосвязов *Turanodesmus kitabicus* Gulička (in litt.) имеют покровы, в которых не удалось выявить известковых включений (Гиляров и Семенова, 1963). У большинства исследованных последними авторами представителей диплопод (*Glomeris*, *Polyzonium*, *Strongylosoma*, *Pachyiulus* и др.) покровы сильно кальцинированные (рис. 15, 2). Из других исследователей сильную кальцинацию кутикулы диплопод отмечал Блоуэр (Blower, 1951) для *Schyzophyllum sabulosum* и *Tachypodoiulus niger* и Клаудсли-Томсон (Cloudsley-Thompson, 1950) для *Strongylosomidae* (*Paradesmus gracilis*). У всех исследованных диплопод кутикула явно разделяется при окраске по Маллори на эндокутикулу, имеющую обычно большую толщину, и на экзокутикулу. Эпикутикулы как морфологически выраженного слоя, выявляемого при дифференциальной окраске и микроскопировании, у диплопод не обнаружено.

Блоуэр (Blower, 1951) считает, что единственный слой, который у *Diplopoda* может рассматриваться как в какой-то мере отвечающий эпикутикуле насекомых — это тонкий липидный налет на поверхности склеритов, окрашивающийся в голубой цвет суданом черным. Однако ничего подобного кутикуловому слою эпикутикулы у диплопод нет.

На отсутствие у диплопод эпикутикулы, как слоя, препятствующего испарению, указывает и то, что у них нет резкого скачка повышения интенсивности испарения через покровы при повышении температуры — в этом отношении были тщательно исследованы многоножки р. *Glomeris* (Edney, 1951) и *Paradesmus* (Cloudsley-Thompson, 1950), данные опы-

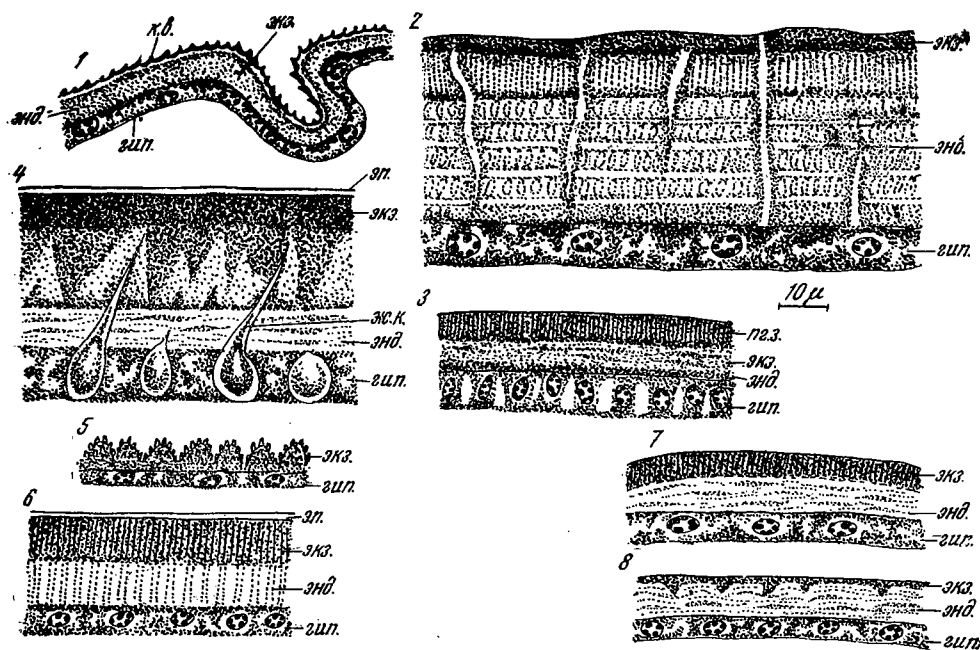


Рис. 15. Строение кутикулы многоножек и энтогнатных насекомых

1 — *Polyxenus lagurus*; 2 — *Pachyiulus* sp.; 3 — *Geophilus* sp.; 4 — *Scolopendra cingulata*; 5 — *Onychiurus armatus*; 6 — *Sminthurus viridis*; 7 — *Camptodea staphylinus*; 8 — *Jaryx ghilarovi*; экз. — гиподерма; эк.к. — железистые клетки; к. в. — кутикулярные волоски; п.з. — пигментная зона; экз. — экзокутикула; энд. — эндокутикула; эп. — эпикутикула (по Гилярову и Семеновой, 1963)

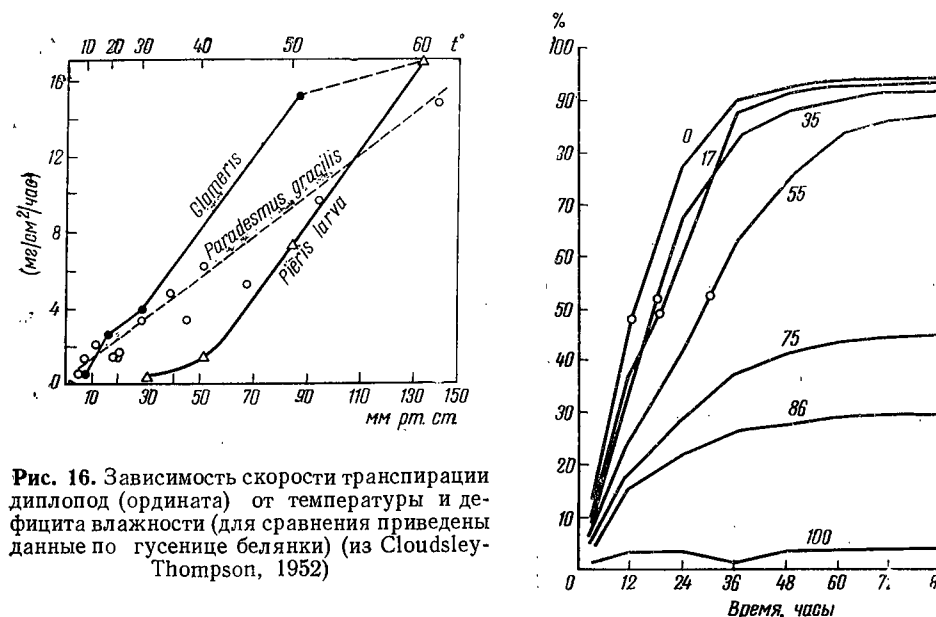


Рис. 16. Зависимость скорости транспирации диплопод (ордината) от температуры и дефицита влажности (для сравнения приведены данные по гусенице белянки) (из Cloudsley-Thompson, 1952)

Рис. 17. Потеря воды (в %) кивсяками *Cylindroiulus silvarum* при разной относительной влажности (цифры на кривых) воздуха (по Saudray, 1961).

тов которых приведены на рис. 16. Эдней делает вывод, что потеря влаги диплоподами находится в примерно прямой зависимости от дефицита насыщения воздуха водяным паром.

Клаудсли-Томсон считает на основании своих опытов, что у диплопод нет обособленного воскоподобного слоя, полагая, что степень непроницаемости кутикулы диплопод зависит от степени фенольного за- дубления кутикулы.

Опыты Содрэ (Saudray, 1961) по динамике потери влаги кивсяками *Tachypodoiulus niger* Leach и *Cylindroiulus silvarum* Meinert показали, что при разных величинах относительной влажности воздуха, но постоянной температуре ($18 \pm 1^\circ$) интенсивность транспирации зависит от дефицита влаги и экспоненциально уменьшается по мере обезвоживания организма (рис. 17). Эти опыты также доказывают высокую проницаемость покровов диплопод, несмотря на твердость их кутикулярного панциря.

На отсутствие эпикутикулы указывает и то, что обработка кутикулы диплопод нейтральными дустами не вызывает у них повышения транспирации.

Тем не менее, например Лауэр (Lower, 1964), основываясь на приведенных выше данных Блоуэра (1951), считает возможным говорить об эпикутикуле «Myriapoda» в целом; Блоуэр же считал, что тот «наружный слой», который прежние исследователи принимали за эпикутикулу, в действительности оказывается оптическим рефракционным эффектом. Однако во всяком случае и морфологически кутикула *Diplopoda* ближе всего к кутикуле мокриц, не имеющих эпикутикулы, и физиологически их покровы по проницаемости сходны с таковыми у групп, не имеющих морфологически выраженной эпикутикулы. Выделяемая кожными железами липидная смазка, покрывающая кутикулу диплопод, способствует некоторому снижению потери воды через покровы. По исследованиям Блоуэра, имеются липоидные включения во всех модифицирован-

ных участках кутикулы, а, кроме того, в состав кутикулы входят вещества, близкие к склеротину и характеризующиеся прочностью, не зависящей от задубления. Эти признаки затрудняют сравнение кутикулы двупарноногих многоножек с кутикулой других групп членистоногих (Blower, 1951) *.

Если принять эти выводы Блоуэра, следует признать, что дифференцировка кутикулы диплопод в филогенезе шла самостоятельными путями, отличными от путей других групп членистоногих, хотя и привела к сходным в общем результатам, к снижению проницаемости покровов, обеспечившему обитание вне воды.

Кутикула губоногих многоножек (Chilopoda)

Для класса губоногих многоножек характерна исходная тесная связь с почвой, особенно ярко выраженная у представителей отряда Geophilomorpha, и тенденция к переходу к открытому образу жизни у Scutigermorpha (=Notostigmata). Большинство губоногих связано с обитанием в подстилке и под различными укрытиями на поверхности почвы.

Сравнительное исследование строения кутикулы у разных групп хилопод, проведенное Л. М. Семеновой (1961), позволило выявить адаптивные черты в строении покровов разных групп и его усложнение с переходом от жизни в почве к открытому обитанию на ее поверхности в тех эколого-морфологических рядах, которые намечаются по целому комплексу признаков (Гиляров, 1948).

Наиболее просто строение кутикулы у Geophilomorpha. У *Geophilus proximatus* и *Escaryus retusidens* Folkm. толщина кутикулы на сегментах туловища и в сочленениях одного порядка. Окраска азановым методом позволяет выявить эндо- и экзокутикулу. Эндокутикула слоистая, в сочленениях толстая, складчатая и многослойная, а на сегментах очень тонкая (рис. 15, 3). Экзокутикула у геофилид двуслойная, дистальный слой тонкий, однородный, пигментированный, а проксимальный — на срезах вертикально исчерченный. В сочленениях экзокутикула очень тонкая, а в глубине складок и совершенно не выражена. Эпикутикулы, выявляемой при микроскопировании после дифференциальной окраски, у геофилид нет. Оба слоя кутикулы характеризуются наличием хитина (Blower, 1951). Характер кутикулы геофилов напоминает таковой многих низших ракообразных, обитающих в воде, у которых покровы проницаемы; постоянное обитание в почве исключает необходимость непроницаемых покровов как приспособления к защите от испарения.

В сочленовных мембранах внутренний слой экзокутикулы образует глубокие конусы, внедряющиеся в эндокутикулярный слой, что обеспечивает гибкость покровов в этих местах при высокой их прочности в отношении механических повреждений. Наружный слой экзокутикулы заметно пигментирован.

Сильнее дифференцированы покровы у Lithobiomorpha, в основном связанных с обитанием в подстилке.

У литобиид прокутикулярный слой тоже явно делится на экзо- и эндокутикулу, причем разделение этих слоев не только выявляется при дифференцирующей окраске, но и может быть достигнуто путем обработки КОН. Оба слоя содержат хитин, но хитозановая реакция

* У представителей тропических диплопод родов *Cingalobolus* и *Aulacobolus* при гистологических исследованиях покровов выявлена временно выделяемая в летние сухие месяцы липопротеиновая эпикутикула, полностью исчезающая в сезон дождей.

Транспирация диплопод с эпикутикулой заметно ниже, чем без такой временной эпикутикулы (Rajulu, Krishnan, 1968).

эндокутикулы значительно сильнее проявляется. Экзокутикула же дает ярко выраженные миллионову и ксантопротеиновую реакции, что свидетельствует о наличии в ней фенольных группировок.

У *Lithobius* на склеритах кутикула толще, чем в сочленовных мембранах. На склеритах явно развита не только бесструктурная наружная часть экзокутикулы, но и характеризующийся горизонтальной слоистостью, окрашивающийся, однако, по Маллори в красный цвет, более проксимальный ее слой, который условно может быть обозначен как мезокутикула. В глубине сочленовных складок экзо- и мезокутикулы нет. Эндокутикула на склеритах тонкая, в сочленовных складках она составляет всю толщу кутикулы. На поверхности склеритов Семенова (1961) обнаружила и у *Lithobius*, и у *Monotarsobius* тонкую эпикутикулу, совершенно невыраженную на сочленовных мембранах. У типичных Scolopendromorpha (рис. 15, 4) сильно пигментированные покровы на сегментах тоже в два раза толще, чем в сочленовных мембранах. На сегментах и у *Scolopendra* (*S. cingulata*) эндокутикула тонкая слоистая, а в сочленениях толстая, складчатая, многослойная. В экзокутикуле, занимающей на склеритах 70% толщи кутикулы, выделяется мезокутикулярный слой со слабой слоистостью и мощный пигментированный более наружный слой. В сочленениях экзокутикула и у *Scolopendra* дает много углубляющихся конусов, а в глубине складок — редуцирована. На поверхности склеритов у сколопендры снаружи от пигментного слоя на срезах хорошо различима тонкая желтая эпикутикула, не выявленная в сочленениях. У не оставляющих почву сколопендровидов, например *Cryptops anomalans* Newp., строение покровов сходно с таковым у выходящих на поверхность сколопендр, и у них тоже на сегментах развита, хотя и более слабо, эпикутикула, отсутствующая в сочленениях (вторично почвенные формы).

Наконец, у Scutigermorpha (*Scutigera coleoptrata* Latr.) толщина кутикулы на сегментах и между ними примерно одинакова, но на долю двуслойной экзокутикулы на сегментах падает около половины толщины кутикулы, а между сегментами вся толщина кутикулы состоит из эндокутикулы. Эпикутикула и у Scutigera развита только на сегментах.

Если сравнить развитие покровов в эколого-морфологических рядах хилопод, отражающих переход от постоянного обитания в почве к выходу на ее поверхность, то у исходно почвенных Geophilomorpha слабо развита наружная часть экзокутикулы (пигментный слой) и отсутствует эпикутикула. У выходящих на поверхность форм на сегментах есть гидрофобная эпикутикула и сильно развита склеротизованная экзокутикула, образующая в наружной части пигментный слой (наличие которого понижает проницаемость покровов). Эпикутикула у хилопод, временно выходящих на поверхность почвы (Lithobiomorpha и Scolopendromorpha), лишена воскового и цементного слоев и имеет только протеиновый и липоидный слой.

Наиболее приспособленные к выходу из укрытий на поверхность почвы в условиях дефицита влаги скutigеры имеют иной по сравнению с другими хилоподами характер пигментного слоя экзокутикулы, а их эпикутикула развита сильнее и более похожа на эпикутикулу высших насекомых и пауков, что дает повод Л. М. Семеновой (1961) предполагать у них наличие воскового слоя. Поскольку скutigеры (Notostigmata) могут быть противопоставлены другим хилоподам (Pleurostigmata) по многим признакам, вполне возможно, что у них дифференцировка кутикулы шла несколько иными путями, чем у Scolopendromorpha и Lithobiomorpha, и независимо приобрела черты сходства с кутикулой других высших наземных групп членистоногих.

Поскольку, однако, у тех хилопод, у которых эпикутикула на сегментах развита, в межсегментных сочленениях она отсутствует, все

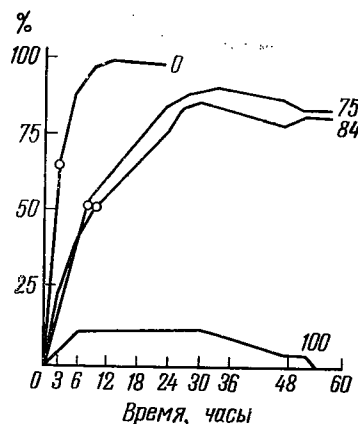


Рис. 18. Потеря воды (в %) при 20° костьяками *Lithobius forficatus* при разной относительной влажности воздуха (цифры на кривых) (по Joly, 1964).

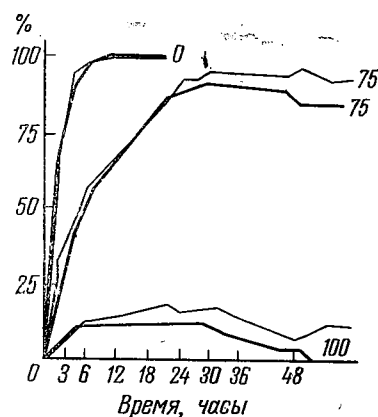


Рис. 19. Потеря воды (в %) костьяками *Lithobius forficatus* с неповрежденными покровами (жирные линии) и после повреждения покровов порошком алюминия (тонкие линии) при разной относительной влажности воздуха (цифры на кривых) при 20° (по Joly, 1964)

губоногие многоножки не могут считаться организмами, полностью освободившимися от связи с влажными укрытиями. Отсутствие эпикутикулы на сочленовных мембранах у *Lithobius* определяет тот факт, что у них проницаемость кутикулы для испарения не меняется с изменением температуры (Mead-Briggs, 1956).

Спецификой эпикутикулы хилопод, отличающей ее от эпикутикулы насекомых и сближающей с эпикутикулой скорпионов, можно считать присутствие в ней соединений серы, в результате чего образуется материал, отличный от «кутикулина».

Соответственно несплошному развитию эпикутикулы, у таких многоножек, как *Lithobius forficatus* L., наблюдается заметная потеря воды при пребывании в атмосфере с относительной влажностью ниже 100% (рис. 18), при разных температурах. При повышении температуры не наблюдается резкого скачка транспирации (критической точки) при какой-либо температуре. Не влияет на скорость потери влаги литобиями и абразия покровов порошком алюминия (рис. 19). Все это косвенно свидетельствует о том, что у губоногих многоножек нет воскового слоя в эпикутикуле, и объясняет их чувствительность к высыханию.

Проницаемость для воды покровов у *Lithobius* доказывалась и такими опытами, когда потерявших 20% воды и ставших неподвижными многоножек клали спинной стороной на влажную фильтровальную бумагу. За шесть часов они восстанавливали снова свой вес и вновь обретали подвижность (Blower, 1955).

Покровы насекомых

Покровы ногохвосток (*Collembola*)

Положение *Collembola* в системе в настоящее время недостаточно ясно. До сих пор обычно их рассматривают как отряд в подклассе первичнобескрылых насекомых, хотя несомненно, что специфика этой группы настолько велика, что даже позволяет рассматривать ногохвосток как особый класс членистоногих или как подкласс класса энтомофильных шестиногих (Hexapoda-Entotrophi), включающего также Protura и Diplura.

Во всяком случае *Collembola* представляют собою достаточно четко отграниченную от других насекомых группу, характеризующуюся древностью своего обособления (ископаемые известны с девона). Современные ногохвостки дифференцировались на ряд хорошо различающихся друг от друга таксонов низшего порядка, характеризующихся отчетливо выраженными комплексами морфологических признаков, довольно ясно коррелирующих с экологическими особенностями.

Хотя все ногохвостки более или менее тесно связаны с влажными местообитаниями, в частности с почвой, степень этой связи неодинакова у разных групп, что позволяет среди них выделить экологические группы, характеризующиеся разными ярусами обитания. В настоящее время широкой известностью пользуется классификация Крауса — Гизина (Gisin, 1943), по которой среди *Collembola* выделяют эуэдафические формы, т. е. постоянно обитающие в почве (такие, как *Onychiurus*), гемиедафические, обитающие обычно в подстилке, лишь временами ее оставляющие (такие как *Orchesella*, *Tomocerus* и др.), и гиперэдафические, живущие вне укрытий на поверхности надземных частей растений (многие Sminthuridae) (см. Bockemühl, 1956).

Эти различия позволяют в пределах *Collembola* сравнить строение кутикулы в зависимости от условий обитания. Для ногохвосток (как и для многих других аптеригот) характерно то, что у них кутикула выделяется гиподермой, представляющей типичный синцитий. При микроскопическом исследовании окрашенных азановым методом срезов через покровы почвенных форм *Onychiurus* (рис. 15, 5), *Tetradontophora*, *Hypogastrura* удается выявить только два слоя — эндо- и экзокутикулу. У *Onychiurus armatus* кутикула очень тонкая, и ее экзокутикулярный слой характеризуется глубокой складчатостью или бугорчатостью.

Отсутствие сплошного эпикутикулярного покрова у *Onychiuridae* и других почвенных ногохвосток понятно, если учесть, что у них дыхание кожное, специальных дыхательных органов нет. В то же время для них характерна и несмачиваемость покровов, обуславливаемая наличием восковых колпачков на вершинах покрывающих тело онихиурид.

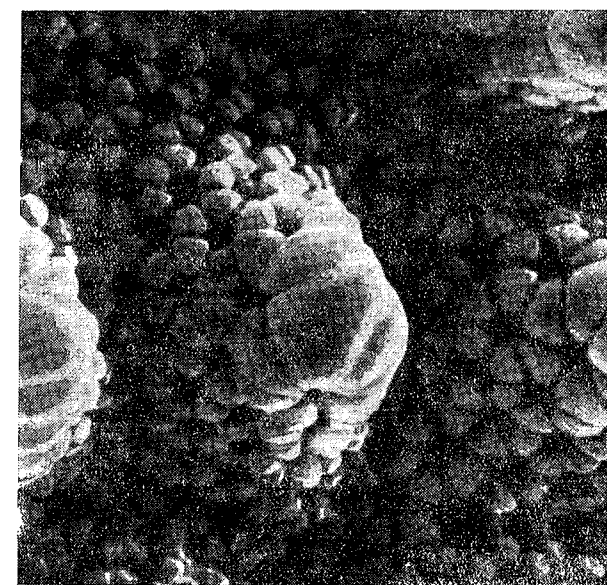


Рис. 20. Поверхность кутикулы *Onychiurus*, снятая через электронный микроскоп Стереоскан

Видны эпикутикулярные колпачки (из Hale a. Smith, 1966)

бугорков, имеющих диаметр порядка 3 м, отстоящих друг от друга на расстоянии тоже около 3 м.

Благодаря бугорчатой поверхности и нахождению на вершинах бугорков восковых колпачков, хорошо выявляемых при исследовании с применением электронного микроскопа «Стереоскан» (рис. 20), покровы почвенных коллембол не смачиваются губительной для них капельной водой, но в то же время они остаются проницаемыми для газообмена. Легкая проницаемость покровов *Onychiuridae* делает их очень чувствительными к высыханию (Гиляров, 1949).

На примере *Onychiurus* видно, что водонепроницаемая эпикутикула может развиваться не только как приспособление к защите от высыхания, но при островном ее расположении выполнять противоположную функцию.

У подстилочных «гемиэдафических» коллембол (*Orchesella*, *Entomobrya*) кутикула тоже состоит из эндо- и экзокутикулы, но в общем более плотная, чем у *Onychiurus*. У ведущих более открытый образ жизни *Collembola-Symphyleona*, например у *Sminthurus viridis*, встречающихся на листьях растений, кутикула развита еще сильнее, причем в ней, кроме прокутикулярных слоев, явно дифференцируется и своеобразная эпикутикула (рис. 15, 5).

Эндокутикула у *S. viridis* однотипна на всех участках тела, отличаясь только толщиной. От соответствующего слоя высших насекомых она отличается отсутствием обнаруживаемых при микроскопировании поровых канальцев и нечеткостью пластинчатой структуры. Экзокутикулярный слой (мезокутикула по Lower, 1958) гомогенен, а по составу, структуре и принятию окраски сходен с таковым других насекомых.

Эпикутикула, по нашим измерениям (Гиляров и Семенова, 1963), имеющая толщину порядка 0,5 м, разделяется на три слоя (Lower, 1958). В самых тонких местах эпикутикула состоит в основном из протеинового и липоидного слоев, а в утолщенных (большая часть эпикутикулы) — из массивного третьего слоя, вторично отделяющегося от липоидного. Этот слой окрашивается красками, выявляющими жиры даже в тех случаях, когда предварительно производится обработка препарата растворителями жиров. В этом несомненное своеобразие эпикутикулы сминтуров.

Дифференцировка покровов в направлении их непроницаемости для испарения у *Collembola-Symphyleona*, обеспечившая выход из среды с воздухом, насыщенным водяным паром, оказалась возможной благодаря развитию специализированной трахейной системы.

Развитие сплошной водонепроницаемой и несмачиваемой кутикулы у трахейных коллембол обеспечило некоторым из них переход к обитанию на поверхности пленки пресной воды, к включению в состав «эпинеустона», так как сплошная эпикутикула в этом случае защищает от диффузии воды через покровы осмотическим путем. Строение покровов *Podura aquatica* L. недавно было подробно исследовано с помощью электронного микроскопа (Noble-Nesbitt, 1963). На большей части поверхности тела у этой ногохвостки кутикула двуслойная, состоящая только из эндо- и эпикутикулы. У *P. aquatica* эндокутикула имеет типичную пластинчатую структуру. Толщина кутикулы в наиболее утолщенных местах 8—10 м; в них развивается и сильнее склеротизованный слой экзокутикулы. В самых тонких местах (вентральный тубус) толщина кутикулы всего 0,5 м, причем эндокутикула состоит только из 2—3 пластинок.

В наиболее дифференцированных частях покровов на спинной стороне тела, подвергающейся наибольшему иссушению и облучению, в эпикутикуле можно выделить четыре пленки: 1) внутреннюю; 2) кутикулиновую; 3) восковую и 4) цементную, т. е. строение, аналогичное стро-

ению эпикутикулы высших насекомых. На вентральном тубусе эпикутикула состоит только из кутикулинового слоя толщиной около 20 м; по-видимому, у коллембол вообще покровы вентрального тубуса обладают водопроницаемостью и через них может всасываться вода при контакте с влажным субстратом (ср. гл. VII, раздел 1).

У *P. aquatica* электронно-микроскопическое исследование позволяет выявить поровые канальцы в эндокутикуле: Нобль-Несбитт приходит к выводу об аналогии между строением кутикулы этих ногохвосток и кутикулой личинок *Holometabola*.

Сравнение строения кутикулы у разных экологических (а также и систематических) групп коллембол позволяет в рамках этого четко очерченного таксона проследить такие же адаптивные изменения общего типа строения кутикулы, какие прослеживаются и в других группах наземных членистоногих при переходе от жизни в укрытиях, где воздух насыщен водяным паром, к обитанию в условиях дефицита влажности окружающего воздуха.

При этом характер кутикулы коллембол, особенно эпикутикулярного слоя, оказывается весьма специфичным и во многих отношениях отличным от других насекомых.

Кутикула двухвосток (*Diplura*)

Двухвостки составляют группу энтогнатных первичнобескрылых насекомых, представители которой характеризуются скрытым, преимущественно почвенным образом жизни и многими чертами примитивности организации. Соответственно однообразному скрытому образу жизни и строение кутикулы у диплур однотипно; постоянное обитание в средах с воздухом, насыщенным водяным паром, и передвижение по полостям между частицами почвы определяют слабую склеротизацию покровов. У *Campodea* из группы *Campodea staphylinus* Westw. кутикула тонкая, состоящая из эндо- и экзокутикулы, одинаково развитая и на спинной, и на брюшной поверхностях туловищных сегментов (рис. 15, 7). Поэтому они очень чувствительны к сухости (Friedel, 1928).

У *Japyx* (рис. 15, 8) экзокутикула мягких склеритов развита еще слабее, что типично для примитивных почвенных членистоногих. Ни у камподей, ни у япиксов не развита эпикутикула в качестве обособленного слоя, различаемого при микроскопическом исследовании (Гиляров и Семенова, 1963).

Строение кутикулы *Protura* не исследовано.

Общий вывод, касающийся строения покровов энтогнатных аптеригот, таков, что у них дифференцировка кутикулы, как правило, отвечает таковой низших водных и почвенных членистоногих, но кутикула *Entognatha* обладает потенцией к выделению на ее поверхности воскоподобных соединений, из которых могут дифференцироваться либо несмачиваемые колпачки на бугорках (у *Onychiurus*), либо при параллельном развитии трахейной системы препятствующая испарению эпикутикула (у *Sminthurus*).

Кутикула щетинохвосток (*Thysanura*)

Щетинохвостки по многим признакам организации (строение трахейной системы, развитие мальпигиевых сосудов и т. д.), а чешуйницы и по характеру приращения мандибул (признак, особенно подчеркиваемый Хеннигом — Hennig, 1953, 1962) ближе к высшим насекомым, чем к энтогнатным аптериготам (Шаров, 1958, и др.). Недаром, например, Хандлирш (Handlirsch, 1925), стараясь доказать первичность

наличия крыльев у насекомых, даже рассматривал тизанур как формы, произошедшие от крылатых насекомых.

Однако по ряду биологических особенностей (ср. гл. V), по общему уровню организации, определяющему и скрытый образ жизни щетинохвосток, *Thysanura* более напоминают энтогнатных шестиногих, с которыми их ранее обычно и сближали, объединяя в подкласс *Apterygota*.

Строение покровов *Thysanura* было исследовано на примере крымской чешуйницы — *Ctenolepisma lineata* F. У нее, как и у всех тизанур, поверхность покрыва чешуйками, способными задерживать слои влажного воздуха. Эти чешуйки окрашиваются азановым методом в красный цвет, как и экзокутикула, что позволяет их рассматривать как экзокутикулярные образования (Гиляров и Семенова, 1963). Подробно исследована кутикула и у *Ctenolepisma longicauda* Esch. (Lower, 1958).

В отличие от *Collembola*, у щетинохвосток гиподерма, хотя и представляет собою синцитиальную структуру, напоминает наблюдаемую при закладке крыльев у птеригот.

У *C. longicauda* кутикула тергитов толще, чем стернитов, причем в утолщенных местах около половины ее толщины приходится на экзокутикулярную (по Лауэру — мезокутикулярную) часть.

Эндокутикула, по наблюдениям Лауэра, не имеет выраженной пластичности и лишена поровых канальцев, что сближает ее с таковой, например, ногохвосток.

Эпикутикула, в тех незащищенных чешуйками местах, где она хорошо развита, достигает у чешуйниц толщины порядка 0,5—1 м.

Остатки липидной эпикутикулы обнаруживаются и на поверхности чешуек (слой, принимающий окраску суданом черным Б); такая липидная оболочка и определяет несмачиваемость тела щетинохвосток капельной влагой, являясь адаптацией такого же типа, как и колпачки у коллембол-онихиурид.

На поверхности тела эпикутикула (по Лауэру) двуслойная и состоит из не претерпевающего склеротизации протеинового слоя, сходного с таковым у личинок мух-саркофагид, и из липидного слоя.

Следовательно, эпикутикула щетинохвосток по своему характеру такого типа, как у многих низших наземных членистоногих, несколько сходна с дистальным кутикулярным слоем коллембол и некоторых малодифференцированных личиночных форм крылатых насекомых (см. ниже).

Кутикула высших насекомых (*Pterygota*)

Наибольшей степени дифференцировки и исключительного разнообразия достигает строение кутикулы у высших насекомых (*Pterygota*), группы беспозвоночных, во взрослом состоянии наилучше приспособившейся к условиям сухости. Среди насекомых многие обитатели открытой поверхности даже в аридных зонах бывают активны днем в часы наибольшей инсоляции и наиболее высокого дефицита влаги. Среди же личинок насекомых можно встретить и формы, открыто обитающие на поверхности почвы или надземных частей растений, и обитателей сухих субстратов, и обитателей почвы, подстилки, тканей растений и других влажных сред, в которых воздух насыщен водяным паром, и, наконец, водные формы (и обитателей других жидких субстратов, таких, как живые или разлагающиеся ткани животных). Таким образом, на насекомых в пределах единого таксона можно проследить адаптации к различным условиям жизни, все ряды переходов от обитания в воде, через обитание в средах, с воздухом, насыщенным водяным паром (например, в почве), к открытому обитанию на суше в сухой атмосфере

и на основе сравнения таких рядов установить проницаемость покровов у представителей разных экологических и систематических групп и те черты строения кутикулы, с которыми связана большая или меньшая проницаемость.

Поскольку у насекомых лучше, чем у других членистоногих, изучены строение и свойства кутикулы, а условия их существования крайне разнообразны, на примере насекомых особенно показательны те филогенетические и приспособительные изменения покровов, которые позволяют делать выводы о направлениях их эволюции у наземных членистоногих.

Именно на насекомых были проведены такие классические исследования, как работы Кюнелта (Kühnelt, 1928), Уигглсуорса (Wigglesworth, 1957, и др.) и его последователей.

У наземных насекомых в кутикуле различают эпикутикулу, редко бывающую толще 1 м; на долю эпикутикулы обычно падает не более 5% от общей толщины кутикулярного покрова. В эпикутикуле не бывает хитина, всегда присутствующего в глубже расположенных слоях, объединяемых нередко под общим названием «прокутикула» (Richards, 1958).

У *Pterygota* наблюдаются два типа кутикулы. У обитающих во влажных средах личинок многих форм, например многих двукрылых, вся кутикула бывает незатвердевшей. У большинства взрослых *Pterygota* (связанных с обитанием в открытой атмосфере), у многих открытоживущих и некоторых скрытоживущих личинок кутикула состоит из затвердевших участков (склеротизованная кутикула, склериты), соединяющихся гибкими сочленовными мембранами незатвердевшей кутикулы, позволяющей движение склеритов друг относительно друга. Поскольку незатвердевшая кутикула свойственна личиночным стадиям, находящимся на более низком уровне морфологической дифференцировки, чем взрослые формы, и поскольку строение кутикулы личинок напоминает строение кутикулы низших водных форм членистоногих и таких влаголюбивых примитивных наземных форм, как *Onychophora*, незатвердевшую кутикулу следует признать соответствующей более примитивному ее состоянию, а склеротизацию — вторичным процессом. Поэтому для дальнейшего анализа возможных путей эволюционных преобразований кутикулы сначала целесообразно ознакомиться со строением несклеротизованной кутикулы.

У открытоживущих форм насекомых несклеротизованная кутикула имеет и эпикутикулярный слой, характеризующийся присутствием липопротеинового комплекса. Обычно дистальный слой эпикутикулы богаче липопротеинами, а внутренний слой в основном состоит из протеинов. Тесная связь липидов с протеинами не позволяет их экстрагировать растворителями жиров. Без специальной обработки различить в пределах эпикутикулы эти два основных слоя невозможно. У водных личинок комаров *Aedes* липопротеиновый слой не выражен (Richards and Anderson, 1942).

Глубже эпикутикулы в несклеротизованной кутикуле располагается гораздо более мощный эндокутикулярный («прокутикулярный») слой, который бывает у особей младших возрастов и у видов мелких размеров тоньше, чем у старших и более крупных.

И если толщина эпикутикулы на разных участках тела варьирует мало, то совокупная мощность более глубоких слоев кутикулы на разных участках тела бывает очень неодинаковой.

Находящиеся под эпикутикулой слои кутикулы состоят из смеси белков с гликопротеином или несколькими гликопротеинами, на долю которых приходится около половины сухой массы. Содержание хитина, вопреки установившемуся в широких кругах зоологов мнению, в кути-

куле насекомых невелико — по анализам Лафона (Lafon, 1943), в среднем около $\frac{1}{3}$, тогда как на белковые соединения падает около $\frac{2}{3}$ сухой массы эндокутикулы.

Эндокутикула после отложения практически не меняется ни по своей структуре, ни по химизму. Строение эндокутикулы всегда типично пластинчатое, свойственное таковому низших членистоногих. Она выделяется тонкими листками на плоской поверхности: после откладки одного слоя непосредственно под ним гиподерма выделяет следующий и т. д.

Пластинки эндокутикулы тонкие и прочно связаны друг с другом — каждая с примыкающей сверху и с подстилающей снизу. Толщина каждой пластинки бывает всего 0,2 м, а в некоторых случаях достигает 10 м.

Эндокутикула пронизана поровыми канальцами, число которых бывает от 15 тыс. до 1,2 млн. на 1 мм² (Richards, 1951). При электронно-микроскопическом исследовании выявляется спиральная структура стенок канальцев; функция поровых канальцев, — вероятно, выделение сквозь слои эндокутикулы веществ эпикутикулярного слоя.

Наряду с поровыми канальцами в эндокутикуле имеются и более крупные протоки железистых клеток гиподермы.

Склеротизованная кутикула отличается большей степенью дифференцировки, чем незатвердевшая. Эпикутикула состоит из внутреннего слоя, состоящего из кутикулина, следующего за ним воскового, в свою очередь подстилающего парафиновый; снаружи эпикутикула защищена задубленным цементным шеллакоподобным слоем, отличающимся высокой прочностью и устойчивостью к химическим воздействиям.

Под эпикутикулой при склеротизации располагается не один однородный слой эндокутикулы, а ряд слоев, формирующихся на ее основе. К гиподерме обычно прилегает хотя бы тонкий слой типичной пластинчатой эндокутикулы.

В склеротизованной кутикуле непосредственно под эпикутикулой располагается экзокутикула, толщина которой более или менее прямо пропорциональна степени затвердения склерита. Экзокутикула не имеет заметной пластинчатой структуры, в ней нет и канальцев, только протоки гиподермальных желез могут ее пронизывать. Экзокутикула не только механически очень прочна, но и устойчива к химическим воздействиям. На долю экзокутикулы падает более $\frac{2}{3}$ толщины склерита у насекомых с сильно склеротизованными покровами, но у мягких насекомых, например у тлей, ее толщина бывает всего порядка 10 м.

Примыкающую к эндокутикуле часть экзокутикулы (толщиной не менее половины всей кутикулы) часто теперь называют «мезокутикулой». Мезокутикула фуксинофильна и дает позитивную Миллонову реакцию. Она окрашивается в красный цвет по Маллори и азановым методом, но отличается от «собственно экзокутикулы», тем, что в ней заметна пластинчатость структуры, в ней еще есть поровые канальцы и т. д. Мезокутикула может рассматриваться как промежуточный этап дифференцировки «прокутикулы» от эндокутикулярного к экзокутикулярному состоянию.

Проницаемость покровов насекомых для испарения зависит в первую очередь от развития эпикутикулы. Именно на насекомых хорошо прослеживаются корреляции между режимом влажности среды, проницаемостью покровов и степенью развития эпикутикулы.

Имагинальная стадия крылатых насекомых в типичных случаях всегда приспособлена (хотя бы временно — в период брачных и расселительных полетов) к жизни в открытой атмосфере, к дефициту влаги. Движение воздуха (ветер) и активное движение в воздушной сре-

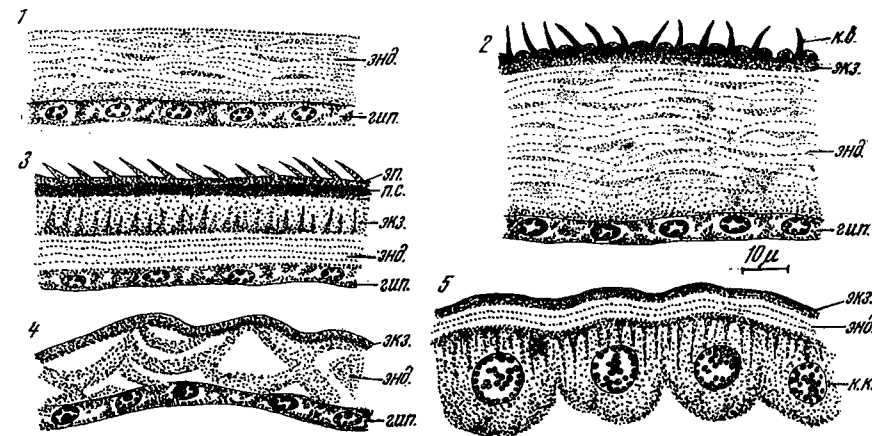


Рис. 21. Строение кутикулы личинок высших насекомых

1 — *Chironomus plumosus*; 2 — *Tipula paludosa*; 3 — *Acheta domesticus* (I возраст, через сутки после выхода из яйца); 4 — то же, перед выходом из яйца; 5 — *Tenebrio molitor*, задняя кишка; экз. — гиподерма; к. в. — кутикулярные волоски; к. к. — клетки гиподермы задней кишки, п. с. — пигментный слой; энд. — эндокутикула; эп. — эпикутикула (по Гилярову и Семенову, 1963)

де (полет, прыжки, бег) усиливают испарение. Поэтому естественно, что у взрослых Pterygota кутикула характеризуется высокой степенью дифференцировки и у них хорошо развита эпикутикула. У открытоживущих взрослых Pterygota сплошная эпикутикула покрывает не только склериты, но и сочленовные мембраны в тех местах, где прокутикулярные слои в большей мере редуцированы.

Иная картина наблюдается у личинок Pterygota-Holometabola, разные группы и представители которых обитают в различных по режиму влажности средах. Кроме того, общий уровень организации ранних стадий постэмбрионального развития у разных групп Pterygota неодинаков, и потому именно на сравнительном материале по личинкам насекомых можно проследить эволюционные и адаптивные черты в строении покровов.

Для личинок Holometabola, выходящих из яиц на раннем этапе морфологической дифференцировки и обитающих во влажной среде, характерно такое строение кутикулы, при котором простое микроскопическое исследование с применением дифференциальной окраски не позволяет выделить эпикутикулу как морфологически обособленный слой.

Для таких форм, не имеющих дифференцированной, различимой при исследовании срезов методами светового микроскопирования эпикутикулы, характерна способность к кожному дыханию и проницаемость покровов для испарения и для электролитов. Примерами могут служить личинки Tipulidae (например, личинки *Tipula paludosa* Meig.).

У личинки *T. paludosa*, имеющей гибкие покровы, имеются мощная эндокутикула и развитая экзокутикула, но эпикутикула не развита. В принципе покровы личинок *T. paludosa* сходны с покровами *Cyclops* и других, имеющих кожное дыхание низших ракообразных и вообще кожнодышащих членистоногих.

И действительно, опыты с изоляцией дыхалец у личинок *Tipula* (рис. 21, 2), при которой газообмен мог совершаться только через покровы, показали, что в условиях эксперимента личинки могут существовать без поступления воздуха в трахеи более длительный срок,

чем при обратном варианте, когда кожное дыхание было исключено, а дыхальца оставались свободными. При проведении опыта на личинках разного размера были получены следующие результаты (табл. 7).

Таблица 7
ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА ЛИЧИНКАМИ *TIPULA*
(по Гилярову, 1947)

Вариант	Потребление O_2 (в % к контролю)
Нормальное дыхание (контроль)	100
Только кожное дыхание	34,8—105,9
Дыхание только через дыхальца	21,6— 55,1

Покровы живых личинок *T. paludosa*, у которых изолировались дыхальца, анальное и ротовое отверстия, оказались проницаемыми и для солей, что было установлено с помощью метода меченых атомов. Помещение подготовленных таким образом личинок в раствор K_2HPO_4 , меченный по калию (K^{42}), и в другом варианте — в раствор Na_2HPO_4 , меченный по фосфору (P^{32}), показало, что покровы личинок *T. paludosa* проницаемы и для катиона K^+ , и для аниона HPO_4^{2-} , причем проницаемость их для K^+ почти в 10 раз выше, чем для HPO_4^{2-} , (Chilagov и Семенова, 1957). Проницаемость покровов личинки *Tipula* для ионов асимметрична: из раствора поступление ионов идет довольно быстро, несколько замедляясь при повышении концентрации примерно до 1 децимоля, тогда как из тканей в гипотоническую среду выхода меченых ионов через покровы не наблюдалось (Семенова, 1957). Очень проницаемы покровы *Tipula* и для испарения.

Личинки с изолированными дыхальцами быстро теряли влагу, особенно в первый час пребывания в сухой атмосфере (Гиляров, 1949).

В литературе отмечалось, что кутикула насекомых и, в частности именно эпикутикула, представляет множественные барьеры и что непроницаемость для воды определяется пространственно и химически иным барьером, чем для электролитов и газов (Richards, 1957). По-видимому, у таких, не имеющих сплошной эпикутикулы форм, как личинки *Tipula*, барьерная для воды и электролитов функция кутикулы выражена сравнительно слабо.

Кутикула без развитой эпикутикулы, особенно тонкая, не защищает от потери воды путем транспирации, но обеспечивает кожное дыхание как в насыщенной водяным паром атмосфере, так и в воде. У личинок *Tipula* возможность кожного воздушного дыхания при избыточном увлажнении почвы обеспечивается густым войлоком несмачиваемых кутикулярных волосков на всей поверхности туловища.

Для многих обитающих во влажной почве личинок характерно отсутствие эпикутикулы или во всяком случае сплошной эпикутикулы. Это определяет чувствительность таких форм к высыханию и способность (хотя бы частичную) к кожному дыханию, имеющую большое значение при весеннем затоплении почвы, когда условия дыхания в ней становятся аналогичными условиям на дне водоемов.

У развивающихся в толще почвы личинок жуков *Harpalus serripes* эпикутикула не развита, тогда как у выходящих на поверхность личинок *Carabus* она на тергитах явственно выражена.

У личинок, например, щелкунов р. *Selatossomus*, имеющих плотные склеротизованные покровы, строение покровов неодинаково в зависимости от условий существования. У степных *S. latus* F., живущих в сухой

почве и в сухой период года не мигрирующих вглубь (Гиляров, 1937), эпикутикула сплошная, развитая и в сочленениях, а у более влаголюбивых личинок *S. aeneus* L. эпикутикула развита только на склеритах, но отсутствует в сочленовных мембранах (Семенова, 1960). По опытам А. И. Черепанова (1957), у личинок *S. aeneus* общая проницаемость покровов выше, чем у *S. latus*. По опытам Овчинниковой (1960), при содержании в атмосфере с относительной влажностью 76% в течение 12 час. личинки *S. latus* теряли путем испарения около 12% от общего веса, а *S. aeneus* — около 20%. Овчинниковой была показана и проницаемость покровов личинок *S. latus* и *Agriotes sputator* L. для раствора Na_2HPO_4 , меченного по фосфору. Так, при содержании личинок с изолированными ротовым и анальным отверстиями в растворе этой соли (концентрация 0,1%), с радиоактивностью 1 мккп, оказалось, что за 6 час. в тело личинки *S. latus* проникло $0,386 \cdot 10^{-3}$ мг на 10 мг живого веса, а в тело личинки *A. sputator* — $0,158 \cdot 10^{-2}$.

О том, что кутикула личинок щелкунов и хрущей проницаема для ионов, свидетельствовали и более грубые ранее проведенные опыты. Было найдено, что по способности проникать через покровы этих личинок ионы располагаются в ряды, аналогичные полученным для морских животных, не имеющих кутикулярных барьеров, например, для голотурий (подробнее см. Гиляров, 1949).

Катионы в порядке убывающей способности проникать через покровы образуют лиотропный ряд: $K^+ > NH_4^+ > Na^+ > Ca^{2+} > Mg^{2+}$; а анионы: $Cl^- > CO_3^{2-} > NO_3^- > J^- > Br^- > SO_4^{2-}$.

Это свидетельствует о том, что в общем покровы почвенных личинок насекомых в принципе не отличаются от покровов водных организмов как барьеры для ионов.

Нет эпикутикулы на большей части покровов и у таких типичных обитателей почвы, как личинки майского жука (*Melolontha melolontha* L.). Методом изолированной кутикулы было определено, что через 1 см² покровов из 0,65%-ного раствора Na_2HPO_4 за 5 час. проникает $54-74 \cdot 10^{-3}$ мг (Семенова, 1959), т. е. проницаемость кутикулы личинки майского жука близка к проницаемости почвенных личинок *Tipula*.

Почвенные личинки степных чернотелок, например *Pedinus femoralis* F., имеют сплошную хорошо развитую эпикутикулу, защищающую их от быстрой потери влаги (Семенова, 1960). У личинки этой чернотелки покровы непроницаемы для солей — после 6 час. выдерживания в радиоактивном растворе Na_2HPO_4 личинок с изолированными ротовыми и анальным отверстиями внутренне органы не обнаруживали радиоактивности (Овчинникова, 1960).

Хорошо развитую эпикутикулу имеют и личинки *Belopus procerus*, живущие в степной зоне в понижениях, где почва если и влажна, то засоленна; эпикутикула защищает личинку от вредного осмотического воздействия среды. Виды, не имеющие приспособлений к защите от неблагоприятных условий среды, в засоленных почвах не живут. Хорошо развита эпикутикула у пойкилоосмотических личинок листоедов *Chloropterus*, обитателей засоленных почв.

Встречающаяся в сухих районах (Ростовская обл., Башкирская АССР) в полевых почвах и широко распространенная в сухих зернопродуктах личинка мучного хрущака *Tenebrio molitor* L. имеет сплошную хорошо развитую эпикутикулу (рис. 1, 1). Сравнение строения кутикулы личинок насекомых, развивающихся в почве в резко отличающихся по условиям увлажнения гипсовой и глинисто-тамырной пустыни Кызылкум и в почве орошенных участков этой пустыни, проведенное Семеновой (1964), показало, что у обитателей сухих земель (личинки чернотелки *Ocnerna* sp., щелкуна *Pleonomus tereticollis*,

хруща *Cyriopertha massageta*, долгоносика *Derocnemis solskyi* и др.) эпикутукула развита и на склеритах, и на сочленовных мембранах.

А у заселяющих орошаемые земли личинок шелкоу *Agriotes mutilosus* Mén., пластинчатого *Pentodon gibbus* Ball., долгоносиков *Sitona* и других эпикутукула развита на склеритах и не выражена в сочленениях.

У обитателей экологически сходной с почвой специфической среды (древесины) также прослеживается закономерная зависимость степени развития эпикутукулы от влажности субстрата.

Обитатели влажной разлагающейся древесины и заболони (*Cerulus chrysomelinus* Hochw., *Otho spondylioides* Germ., *Elateroides dermestoides* L., *Prionus coriarius* L.) и обитатели влажного свежего луба (*Scolytus scolytus* F.) имеют покровы без выраженной эпикутукулы, тогда как у обитателей сухой древесины (*Xestobium rufovillosum* Deg., *Dicerca chlorostigma* Mannh., *Lymexylon navale* L. и др.) и сухой трухи (*Thereva* sp.) эпикутукулярный слой кутикулы хорошо развит, нередко он сплошной (Мамаев и Семенова, 1961).

На примере морфологически и систематически однородного семейства галлиц (Cecidomyiidae) эти же исследователи проследили сравнительное развитие эпикутукулы в зависимости от влажности среды. У живущих в сухих или в сменяющихся друг друга влажных и сухих условиях личинок *Holoneurus fulvus* Kieff., *Dendroneurus* spp., *Karschomyia aceris* Mat. и других эпикутукула хорошо развита. У развивающихся в пустыне в галлах на полыни *Winnertzia asiatica* Mat., уходящих для окукливания в сухую почву, также развита эпикутукула. А у обитающих тоже в пустыне, но не оставляющих галл личинок *Haloxylomyia gigas* Mat., покровы без развитой эпикутукулы — внутри галла воздух всегда насыщен водяным паром.

Нет эпикутукулы и у живущих в основании стеблей болотных растений полуводных личинок *Herbomyia scirpicola* H. Mat., у живущей в клеточном соке таволги личинки *Dasyneura pustulans* Rübs. и у других личинок галлиц, живущих в условиях избыточного увлажнения. У них (исключая шипы и выпуклые участки тела, имеющие значение при передвижении в субстрате) не развита и экзокутикула (Мамаев и Семенова, 1965); их кутикула сходна с тонкой кутикулой водных беспозвоночных, у которых развита только эндокутикула.

Сплошная эпикутукула характерна для открытоживущих личинок насекомых с полным превращением, например для гусениц пядениц, бражников, совков и других (Семенова, 1960; Lower, Weaver, 1958, и др.), что позволяет им обитать в таких же условиях постоянного дефицита влаги, в каких обитает морфологически резко отличная имагинальная стадия Holometabola.

Наоборот, вторичный переход к жизни в воде и повышение роли кожного дыхания, требующего проницаемой для газообмена кутикулы, приводит к частичной или даже полной редукции эпикутукулы. Это особенно ярко выражено у апнеустических форм водных личинок насекомых, характеризующихся кожным дыханием или имеющих так называемые «трахейные жабры», т. е. выросты стенок тела с тонкими покровами, в которые заходят слепо заканчивающиеся (а не открывающиеся дыхальцами) ветви трахей. У апнеустических личинок либо на всей поверхности тела, либо на поверхности дыхательных выростов, слушающих жабрами, эпикутукулы нет.

У личинок мотыля *Chironomus plumosus* (рис. 21, 1) тонкая пластинчатая эндокутикула представляет единственный кутикулярный слой. Толщина эндокутикулы (экзокутикулы на туловище нет) более или менее одинакова на всех участках тела; это свидетельствует о том, что дыхательная функция выполняется всей поверхностью тела. Так

называемые «кровяные жабры» не являются специфическими дыхательными органами (Thorpe, 1933), они в этом отношении могут рассматриваться только как приспособление к увеличению общей поверхности тела. Эти образования имеют значение для абсорбции ионов (Haas, 1957, и др.).

Нет эпикутукулы и экзокутикулы, по данным Семеновой (1959), и у личинок *Corethra*.

У апнеустических личинок ручейников (*Phryganea*) прокутикула тоже слабо склеротизованная, состоящая только из эндокутикулярного слоя, а эпикутукула отсутствует.

У водных личинок *Tipula* sp. и *Pedicia rivosa* кутикулярные покровы состоят из эндокутикулы и очень тонкой экзокутикулы. Эпикутукулы нет, что обеспечивает этим личинкам не только трахейное, но и кожное дыхание.

У личинок поденок *Heptagenia* эпикутукулы тоже нет, сегменты покрыты двуслойной кутикулой — тонкой эндо- и более мощной экзокутикулой. В покровах значительно более тонких межсегментных мембран выявляется только эндокутикула. Трахейные жабры тоже покрыты только эндокутикулой. Это показывает, что у личинок поденок проницаемы все покровы, но наиболее проницаемы покровы трахейных жабр, в которых особенно интенсивно может осуществляться газообмен.

На личинках поденок *Hexagenia* (*H. recurvata*) значение трахейных жабр в общем газообмене было показано экспериментально (Morgan a. Grierson, 1932). Личинки с удаленными жабрами, хорошо жившие в зимний период, когда общая активность невелика, оказались неспособными перенести весну. Потребление кислорода нормальными личинками происходит вдвое интенсивнее, чем личинками с удаленными трахейными жабрами. Интересно, что роющие личинки этих поденок в норме фотонегативны, а после удаления жабр движутся к источнику света. (Позитивная фотореакция обеспечивает попадание в места с высокой концентрацией растворенного в воде кислорода.)

Активность личинок с оперированными жабрами была ниже, чем неоперированных, причем если нормально личинки стараются зарыться в ил, то личинки без жабр остаются сидеть на поверхности дна. Все эти данные показывают, что у личинок поденок не менее половины поступающего кислорода диффундирует через жабры, а оставшая часть — через покровы тела, тоже проницаемые для газообмена.

У имеющих наружные трахейные жабры личинок равнокрылых стрекоз р. *Enallagma* на тергитах развиты все три слоя кутикулы: тонкая эндокутикула подстилает сильно развитую с коническими утолщениями экзокутикулу, с поверхности покрытую эпикутукулой.

В сочленениях кутикула много тоньше, соотношение толщины слоев обратное: эндокутикула составляет основную толщину, а экзокутикула очень тонкая. На хвостовых трахейных жабрах кутикула состоит только из эндокутикулы и тонкой экзокутикулы. Таким образом, и у этих личинок газообмен может легко осуществляться в трахейных жабрах и через межсегментные мембраны. Удаление трахейных жабр не столь фатально для личинок *Zygoptera*, как для личинок *Hexagenia*. Личинки стрекоз с удаленными хвостовыми жабрами существуют вполне нормально: кожное дыхание и, по-видимому, частично ректальное дыхание компенсируют функцию удаленных трахейных жабр.

У разнокрылых стрекоз (р. *Aeschna*) личинка дышит в воде поверхностью задней кишки, действующей по принципу «водяного легкого», а при оставлении водоема — как легкое. Эти личинки при пересыхании мелких водоемов могут переползать в соседние водоемы, иногда преодолевая значительные расстояния по поверхности суши. Для

них характерна мощная кутикула с хорошо развитой на сегментах эпикутикулой.

Отсутствие эпикутикулы у личинок, не оставляющих водной среды, как и у тех личинок, которые живут во влажной почве, в тканях растений и в других обеспеченных влагой средах, определяет проницаемость покровов таких форм и для высыхания, и для газообмена.

Поразительно сходство покровов водных личинок насекомых, дышащих всей поверхностью тела, и водных мелких ракообразных, имеющих кожное дыхание, сходство покровов жаберных листов ракообразных и трахейных жабр водных личинок насекомых — образований явно вторичного характера.

Сравнение потери влаги через покровы водных насекомых, имеющих и не имеющих эпикутикулу, косвенно, но убедительно доказывает значение этого слоя как предохраняющего от высыхания.

Исследования Семенов и Родионовой (1961) были проведены с живыми апнеустическими личинками при $20^{\circ} (\pm 2^{\circ})$ и относительной влажности воздуха 5,5 и $76,5 \pm 0,2\%$ (табл. 8)

Таблица 8

ПОТЕРЯ ВОДЫ (В МГ/Г/ЧАС) ВОДНЫМИ ЛИЧИНКАМИ НАСЕКОМЫХ ЧЕРЕЗ КУТИКУЛУ ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ВЛАЖНОСТИ ВОЗДУХА

Вид	Влажность воздуха, %	
	5,5	76,5
<i>Chironomus plumosus</i>	260	137
<i>Limnophilus rhombicus</i>	203	83
<i>Cloeon dipterum</i>	243	184
<i>Ephemera vulgata</i>	164	73
<i>Aeschna grandis</i>	28	18

Цифры показывают, что потеря воды связана с развитием эпикутикулы и с общей толщиной покровов.

Иную методику применил Холдгейт (Holdgate, 1956). Этот исследователь определял потерю в весе личинками, убитыми сероводородом и затем помещенными в эксикатор с P_2O_5 . Величины потери влаги этот исследователь приводит не на единицу массы, а на единицу поверхности. Полученные им данные сведены в табл. 9.

Данные по видам № 1—5 сопоставимы с данными, приведенными в предыдущей таблице. Эти цифры тоже показывают большую проницаемость покровов у видов, не имеющих развитой эпикутикулы, и меньшую у форм, склериты которых защищены эпикутикулой.

Вторая часть таблицы включает взрослые формы, характеризующиеся тем, что они способны не только оставлять водоем, но и летать, формы, как известно, имеющие развитую эпикутикулу. Естественно, что потеря воды такими взрослыми насекомыми, которые способны к существованию в условиях дефицита влаги, много меньше, чем личинками, способными к кожному дыханию.

Опыты этого исследователя по обработке покровов растворителями воскоподобных веществ (хлороформом) показали, что проницаемость покровов личинок, не имеющих явно выраженной эпикутикулы (*Tipula*), возросла незначительно — на 16%, у *Coenagrion* — почти вдвое, а у личинки с сильно развитой на тергитах эпикутикулой (*Anax*) — в 17 раз. У взрослых водяных клопов (*Notonecta*, *Corixa*) проницаемость после обработки хлороформом возросла в 5—6 раз.

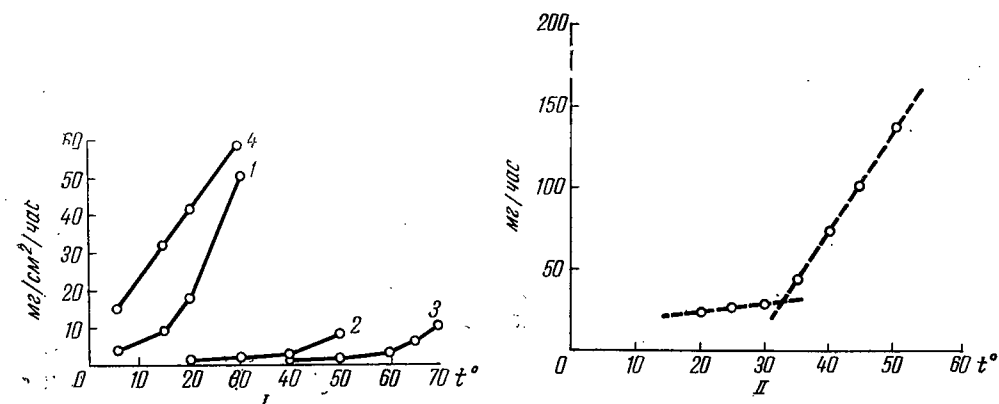


Рис. 22. Сравнительная скорость транспирации при разных температурах

I — водной личинки *Stalis* (1); наземных: личинки *Nematus* (2) и нимфы *Rhodnius* (3); желатинового блока (4) (по Shaw, 1955); II — таракана *Blattella germanica* (по Ramsay, 1935)

Таким образом, у водных насекомых с развитой эпикутикулой (взрослые формы, личинки стрекоз *Anisoptera*) обработка поверхности покровов растворителями воскоподобных веществ (и нейтральными дустами) приводит к повышению проницаемости кутикулы, а у форм без выявляемой микроскопическим исследованием эпикутикулы существенно не изменяет проницаемости для испарения. Это достаточно убедительно доказывает защитную от высыхания роль эпикутикулы у насекомых.

При повышении температуры также неодинаково изменяется проницаемость кутикулы у имеющих развитую эпикутикулу и у не имеющих ее форм.

Таблица 9

ПОТЕРЯ ВОДЫ (В МГ/СМ²/ЧАС) ВОДНЫМИ НАСЕКОМЫМИ ПРИ 20°

№№ пп	Вид	Стадия развития	Средняя скорость потери воды
1	<i>Tipula</i> sp.	Личинка	11,5
2	<i>Limnophilus</i> sp.	То же	11,0
3	<i>Sialis lutaria</i>	»	6,4
4	<i>Coenagrion puella</i>	»	4,2
5	<i>Anax imperator</i>	»	0,9
6	<i>Notonecta obliqua</i>	Имаго	2,9
7	<i>Corixa punctata</i>	То же	2,1
8	<i>Agabus bipustulatus</i>	»	0,9
9	<i>Hydrotus fuscipes</i>	»	0,3

Такие данные получены при изучении скорости транспирации через кутикулу у разных насекомых, убитых HCN или H_2S (метод быстрого умерщвления веществами, под действием которых строение кутикулы не нарушается).

Результаты, приведенные Уигглсуорсом для многих наземных и почвенных насекомых, а также Холдгейтом и Шоу для многих водных форм как личинок, так и взрослых насекомых (рис. 22), показыва-

ют, что аппендиксические личинки, не имеющие развитой эпикутикулы, обитающие в воде, имеют наиболее проницаемые для испарения покровы; другие личинки, живущие в воде и в почве, тоже имеют проницаемые покровы, а личинки, обитающие вне воды или почвы, имеют значительно менее проницаемые покровы. Еще ниже суммарная проницаемость покровов имагинальных стадий. При этом с повышением температуры отмечается равномерное изменение проницаемости покровов для испарения у обитателей воды и влажных сред, не имеющих воскоподобной эпикутикулы, в то время как у обитателей воздушной среды и имагинальных стадий, оставляющих воду и способных к полету, отмечается резкое изменение проницаемости при температурах выше точки плавления эпикутикулярных восков и липидов.

Эти данные, как и результаты опытов по изменению проницаемости покровов при механическом нарушении эпикутикулы порошками или растворителями воскоподобных соединений, демонстрируют значение эпикутикулы для защиты тела насекомых от испарения.

Однако, конечно, не только развитие эпикутикулы определяет относительную непроницаемость покровов для испарения (табл. 10).

Таблица 10

СКОРОСТЬ ТРАНСПИРАЦИИ НЕКОТОРЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

$t, ^\circ\text{C}$	Дефицит влажности, мм рт. ст.	Животное	Потеря воды, мг/см ² /час
Насекомые			
20	17,5	<i>Tenebrio</i>	0,013
30	34,8	<i>Agriotes</i>	0,028
20	17,5	<i>Bibio</i>	0,046
20	17,5	<i>Pieris</i>	0,069
Клещи			
57	140	<i>Ornithodoros</i>	0,006
29	30,1	<i>Ixodes</i>	0,043
Мокрицы			
23	12,5	<i>Armadillidium</i>	0,056
23	12,5	<i>Porcellio</i>	0,088
23	12,5	<i>Oniscus</i>	0,176
23	12,5	Свободная поверхность воды	6,16

Общая толщина и плотность экзокутикулярного слоя также влияют на проницаемость. Эдер (Eder, 1942) подчеркивал значение пигментного слоя. Недаром, например, среди активных даже днем пустынных чернотелок преобладают черноокрашенные формы.

Черная пигментация покровов насекомых, отложение в кутикуле «меланина» рассматриваются в настоящее время как процесс, связанный с окислением тирозина, приводящим к образованию дигидрофенилаланина, преобразующегося в результате циклизации в индольное ядро. Его окисление приводит к образованию соответствующего хинона, который, полимеризуясь, дает меланин, что показано на рис. 23 (Fuzeau-Braesch, 1963).

Нередко в состав наружного слоя экзокутикулы включается много липидов, что делает этот слой устойчивым против испарения, а также невосприимчивым к красителям.

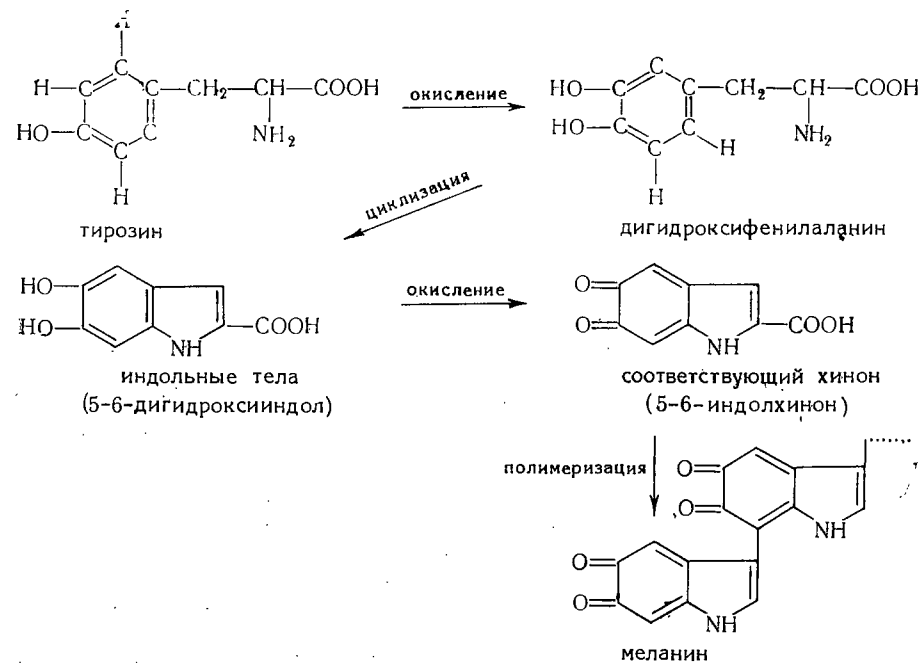


Рис. 23. Образование меланина в покровах насекомых (по Fuzeau-Braesch, 1963)

Так, у обитающих в сухих почвах пустынь личинок чернотелок р. *Ocnere* и шелконов *Pleonomus tereticollis* в пределах экзокутикулы на склеритах наблюдается 5—7 слоев, отличающихся по плотности и восприниманию окраски, что делает такие покровы менее проницаемыми для испарения.

Значение склеротизации для снижения транспирации косвенно, но убедительно показано опытами Бызовой (1960) над жуками-чернотелками из аридных зон (*Blaps*, *Cyphogenia*, *Stalagmoptera* и др.). У этих жуков тергиты брюшка сверху защищены сросшимися надкрыльями и кутикула тергитов по толщине напоминает кутикулу сочленовных мембран. Удаление надкрылий, в результате которого нежная поверхность тергитов соприкасается не с насыщенной влагой атмосферой субэлитральной полости, а с сухим воздухом, приводит к тому, что плоский эпителий гиподермы превращается в палисадный железистый, с крупными межклетниками у оснований и неправильной формы крупными ядрами у вершины, с зернистыми включениями в дистальном слое плазмы, как это наблюдается перед линькой.

Кутикула резко утолщается (у *Cyphogenia gibba* Mén.— в 5 раз, у *Blaps motschulskiana* Vog.— в 10 раз!), причем немного увеличивается толщина эпикутикулы, сильно — эндокутикулы, а особенно экзокутикулы, в которой появляются темнопигментированные очаги склеротизации, конусообразно распространяющиеся вглубь и становящиеся все толще.

По опытам Ю. Б. Бызовой, склеротизация и задубление кутикулы идет интенсивно в сухой атмосфере на свету и тормозится при содержании жуков в темноте при высокой влажности воздуха. Это показывает, что склеротизация — адаптивное приспособление к дефициту влаги. При повреждении надкрылий и нарушении субэлитральной полости жука-чернотелки отверстие закрывается «подушкой» — выпячиванием тергита, в которое перемещаются участки жирового тела и даже частично таких внутренних органов, как кишечник и мальпигиевы

сосуды. Образующийся в результате вторичной склеротизации щиток принимает на себя функцию защиты от излучения, испарения и механических повреждений, происходит реституция субэпителиальной полости как особого приспособления пустынных жуков к защите от высыхания.

По новым исследованиям (Lai-Fook, 1966), вторичная склеротизация и потемнение кутикулы при поранениях и нормальная склеротизация имеют общую основу — они связаны с деятельностью энзима фенолазы. При поранениях темнеющая часть кутикулы — это аналог экзокутикулы; потемневшие места становятся менее проницаемы для испарения, что компенсирует нарушение эпикуткулы. По-видимому, субстрат, на который действует фенолаза, — диоксифенилаланин.

Сравнивая развитие разных слоев кутикулы во время постэмбрионального развития совки *Persectania ewingii* (Wwd.), Лауэр нашел, что хотя еще неокрашенная куколка имеет сплошную эпикуткулу, она очень чувствительна к высыханию. Именно эта стадия характеризуется отсутствием экзокутикулы (мезокутикулы, по терминологии Лауэра), а с завершением склеротизации, несмотря на то, что эпикуткула и не изменяется, устойчивость куколки к высыханию резко возрастает. В то же время у имаго, хотя плеуральные участки покровов не имеют экзокутикулярного (мезокутикулярного) слоя, устойчивость к высыханию высока (Lower, 1957). Такие данные свидетельствуют о том, что не только эпикуткула, но и прокутикулярные слои, в частности экзокутикула, имеют большое значение для сохранения влаги от потери путем транспирации.

Интерес представляет сравнение экологически резко отличных, но систематически близких форм. Так, этот же автор сравнил покровы самок некоторых червецов *Pseudococcidae* (Lower, 1957). Обитающие в довольно влажных условиях на *Daphne odora* червецы *Pseudococcus adonidum* L. покрыты толстым восковым налетом. Их кутикула состоит из двуслойной эпикуткулы (1 μ), подстилаемой тонкой эндокутикулой (5—7 μ). Воскового слоя в эпикуткуле *P. adonidum* нет — развиты только слои, соответствующие «кутикулиновому» и парафиновому. Отсутствие воскового слоя связано с тем, что тело защищено выделениями восковых желез.

Червецы *Epicoccus acaciae* (Mask.) обитают в очень сухих районах Западной Австралии на акации. У них редуцированы восковые железы, нет воскового покрова, как у *Pseudococcus*. Кутикула *Epicoccus* толстая, порядка 30 μ , причем эндокутикула редуцирована до слоя толщиной 1 μ , а остальная толща прокутикулярного слоя (мезо-экзокутикула) — сильно склеротизованная, подразделяющаяся на зоны разной плотности, разного химического состава (по крайней мере три), что характерно для покровов насекомых, обитающих в сухих местностях, так как, по-видимому, при негомогенных по консистенции и составу покровов их проницаемость для испарения ниже. Кроме того, у *Epicoccus* глубже эндокутикулы располагается липоидный кутикулярный слой, не имеющий аналогов у других насекомых. Эпикуткула состоит не только из кутикулинового и парафинового слоев, но снаружи покрыта несмачиваемым липоидным слоем, устойчивым к кипячению, к действию соляной кислоты и другим подобным воздействиям. Этот пример показывает, что адаптивно к условиям влажности среды меняются структура и соотносительное развитие всех слоев кутикулы (даже в пределах таких таксонов насекомых, как семейство). Хотя роль эпикуткулярного слоя как барьера, предохраняющего наземных насекомых от потери влаги путем испарения через покровы, и велика, эпикуткула во многих случаях у ксеробionтов является не единственным барьером, всякая сильно склеротизованная кутикула менее про-

ницаема. Известно также, что при подсыхании покровов дальнейшая транспирация снижается.

Единой точки зрения на природу барьерной функции эпикуткулы в настоящее время нет. Так, например, Ричардс на основе опытов с изолированной кутикулой личинки *Sarcophaga* приходит к выводу, что в гетерогенной эпикуткуле личинок мух имеются по крайней мере три различных компонента, представляющих различные барьеры: один — для ионов и, вероятно, для кислорода, другие — для воды, третьи — определяющие асимметричность проницаемости кутикулы. Ионный барьер локализован в наружном слое эпикуткулы, а два другие — в более глубоких слоях. Прокутикулярные слои, по мнению этого исследователя, не представляют препятствия для проникновения воды или водных растворов (Richards, 1957).

Однако Бак (Buck, 1962) справедливо отмечает, что нет веществ, проницаемых для паров воды или воды и непроницаемых для газов. Но представляющие барьер для воды липидные пленки могут не препятствовать газообмену (Blanck a. Roughston, 1960).

В целом у наземных насекомых кутикула очень непроницаема для воды в основном, как это показывают работы Бимента (Beaumont, 1961) и других исследователей, за счет самого наружного слоя. Лауэр (Lower, 1964) отмечает, что на поверхности склеротизованных покровов у наземных насекомых поверх эпикуткулы отлагаются защищающие ее покровы (восковой и цементный), называемые им «амфион», предохраняющие более глубокие слои эпикуткулы. Амфион отсутствует у водных форм и таких обитателей жидких сред, как личинки мух. Таким образом, существует определенная корреляция между наличием поверхностного липидного барьера и проницаемостью кутикулы.

Степень непроницаемости воскоподобных веществ самого поверхностного слоя кутикулы определяется одним слоем полярно ориентированных молекул восков на задубленной эпикуткуле. Именно нарушение состояния слоя ориентированных молекул приводит при нагревании к скачку проницаемости у форм с выраженной эпикуткулой.

У тех насекомых, у которых имеются более твердые воски в мономолекулярном поверхностном слое, снижение проницаемости покровов при нагревании связано с переориентировкой молекул, а у тех, у которых на поверхности более подвижные липиды, покровы становятся более проницаемыми за счет размещения, но не изменения полярности молекул липидов.

Незащищенная липопротеиновым слоем и пленкой воскоподобных или жироподобных веществ кутикула насекомых, например водных личинок, проницаема для воды, кислорода и ионов. Так, например, кутикула личинок *Aedes aegypti* L. проницаема для ионов, что было, в частности, выяснено опытами с применением меченого Na^{24} (Treherne, 1954). Хотя наиболее интенсивно натрий проникает в организм личинки через анальные папиллы, опыты с их выключением и изоляцией пищеварительного тракта показали проницаемость всех покровов.

У водных личинок насекомых проницаемость покровов связана с дифференцировкой осморегуляторных аппаратов. Например, у личинки *Anopheles detritus* в соленой воде выводимая через заднюю кишку жидкость гипертонична по отношению к гемолимфе, а в пресной — гипотонична.

Для наземных насекомых контакт с капельной водой бывает, как это отмечали еще в начале нашего века, гибелен (Cameron, 1913). Многие насекомые защищены от смачивания густым покровом гидрофобных волосков, образующих при затоплении насекомого воздушный пластрон вокруг его тела.

Найдено (Holdgate, 1955), что у наземных насекомых в сравнении с водными степень смачиваемости, определяемая величиной угла между поверхностью покровов и водой, значительно выше, чем у водных. Однако длительное погружение в воду приводит к уменьшению контактного угла, что указывает на увеличение смачиваемости покровов и связано с некоторой проницаемостью даже поверхностных липидсодержащих слоев эпикутикулы и амфиона.

Показана и полярность кутикулы наземных насекомых для проникновения воды и водяного пара в разных направлениях (Beament, 1954).

Некоторые авторы, недостаточно глубоко анализируя экологические особенности разных групп водных насекомых, приходят к выводу о том, что нет разницы между проницаемостью для испарения покровов водных и наземных насекомых, что «наиболее проницаемые» из наземных насекомых более «проницаемы», чем «наименее проницаемые» из водных (Richards, 1958; Holdgate, 1956).

Однако при таких построениях примерами «устойчивых к высыханию водных насекомых» служат оставляющие водоемы и летающие, т. е. приспособленные к перенесению дефицита влаги, водные жуки и клопы, а в качестве «неустойчивых наземных» — скрытоживущие влаголюбивые личинки!

Такие сопоставления неправомерны: у Pterygota имагинальная крылатая стадия всегда в той или иной степени адаптирована к дефициту влаги.

Барьерное значение эпикутикулы подтверждается данными, показывающими, что повреждение эпикутикулы, например нейтральными дустами, приводит к быстрой потере воды за счет испарения, как это показано опытами (Wigglesworth, 1945; Pradhan a. Nair, 1957, и др.). Это давно используется в борьбе с амбарными вредителями (эффект Цахера). Адаптивное значение эпикутикулы подтверждается и тем, что она всегда восстанавливается у открытоживущих насекомых путем выведения на поверхность воскоподобных веществ через поровые каналы или путем «выпотевания» через основные слои кутикулы (Locke, 1959, 1960). Адаптивным к условиям среды может быть и количество воска в эпикутикуле. Например, у гусениц *Chilo simplex* Buttler, зимующих в сухом субстрате, содержание воска в эпикутикуле выше, чем у зимующих во влажных условиях. Для этих же гусениц показано, что летом в эпикутикуле больше воска, чем весной (Richards, 1958).

Для понимания барьерной роли липидсодержащей эпикутикулы наземных насекомых определенный интерес представляет и сравнение кутикулы насекомого до оставления яйца и после вылупления. Так, у *Ache-ta domesticus* (рис. 21, 3, 4) готовые к выходу из яйца личинки еще не имеют эпикутикулы, а уже через сутки после выхода на срезах кутикулы эпикутикулярный слой явственно выделяется (Гиляров, Семенова, 1963). Нет эпикутикулы в эктодермальных частях кишечного тракта, где происходит всасывание воды, например в задней кишке.

На рис. 21, 5 изображен срез через стенку задней кишки личинки *Tenebrio molitor*, кутикула которой состоит только из эндо- и экзокутикулы, хотя для наружных покровов этой личинки характерно развитие эпикутикулы.

В литературе встречаются указания на наличие «эпикутикулы» в задней кишке (Yonge, 1932; Wildbolz, 1954), но в данном случае этим термином неправомерно обозначается самый дистальный по отношению к клеткам гиподермы воспринимающий окраску слой кутикулы.

Интересно, что в некоторых случаях у личинок насекомых упрочнение кутикулы достигается, как у ракообразных и высших диплопод, включением сферокристаллов углекислого кальция. Таковы, например, личинки *Chloromyia* (Stratiomyidae).

У личинок львинок рода *Eulalia* известковых включений в кутикуле нет, но в ней выражены такие же вертикальные узелки, как у тех членистоногих, у которых есть включения углекислого кальция; это указывает на вторичную утрату кальцинации, связанную со вторичной адаптацией к жизни в воде.

Прежде чем перейти к общим заключениям о покровах членистоногих, следует упомянуть о кутикуле онихофор.

Кутикула онихофор (Onychophora)

По многим особенностям близки к типично наземным членистоногим-трахеатам так называемые онихофоры, которых еще недавно рассматривали как особый класс подтипа трахейных (Prottracheata), но в последнее время большинство зоологов выделяет в особый тип — Onychophora, хотя такие авторитеты, как Тигс и Мэнтон (Tiegs a. Manton, 1958), подчеркивают близость онихофор к многоножкам. Онихофоры — наземные, но очень влаголюбивые и чувствительные к высыханию животные (Manton a. Ramsay, 1937). Кутикула у Onychophora при микроскопическом исследовании окрашенных по Гайденгайну срезов гомогенна и по строению сходна с эндокутикулой низших членистоногих (Гиляров, Семенова, 1963). Только коготки, челюсти и другие более твердые части склеротизованы; как экзокутикула, они окрашиваются в своей наружной части кислым фуксином и железным гематоксилином (Manton a. Heatley, 1937).

У *Peripatopsis* кутикула состоит, как эндокутикула у членистоногих, из хитино-протеинового комплекса. При электронно-микроскопическом исследовании у онихофор выявляется и эпикутикула (Robson, 1964), состоящая из четырех слоев, самый внутренний из которых задублен и содержит липиды, толщина остальных всего лишь 30 мк. Воскового слоя не обнаружено. Покровы у онихофор проницаемы для испарения, но не смачиваются благодаря наличию микропилл, на вершине которых имеется хорошо выраженная эпикутикула. Этим кутикула онихофор напоминает кутикулу коллембол.

В целом кутикула *Peripatopsis*, по выводам Робсон, напоминает кутикулу членистоногих, но значительно проще по строению. С кутикулой аннелид у кутикулы онихофор нет общих черт.

Эволюционные изменения кутикулы членистоногих

Подводя итоги сравнению строения кутикулы у разных основных групп членистоногих, различающихся по общему уровню организации и по условиям обитания, можно прийти к следующим общим выводам.

Для большинства групп членистоногих характерна дифференцировка основного слоя кутикулы (прокутикулы по Ричардсу) на два слоя: более эластичный, богатый хитином внутренний слой — эндокутикулу, имеющую четко выраженную пластинчатую структуру, и на более прочный, но и более хрупкий, содержащий белки и протеины, задубляющийся под действием окисляющихся дифенолов наружный слой — экзокутикулу, особенно надежно выполняющую функцию механической защиты.

Такая дифференцировка наружного прокутикулярного слоя (экзокутикулы) определяется условиями его близости к богатой кислородом внешней среде. Редукция экзокутикулы наблюдается редко, например у личинок хирономусов, живущих в воде с малым содержанием кислорода

и способных к перенесению его дефицита благодаря наличию депонирующего гемоглобина.

Степень дифференцировки экзокутикулы неодинакова в разных группах членистоногих: в экзокутикулярном слое прослеживаются переходы от задубленных, но сохраняющих слоистость участков («мезокутикула», по терминологии многих авторов) до совершенно утрачивающих слоистость (экзокутикула в узком смысле слова). Всякая уплотненная кутикула, даже водных членистоногих, хотя и проницаема для испарения, но в гораздо меньшей степени, чем незащищенные кутикулой эпителиальные ткани. Это создает предпосылки для временных (иногда продолжительных) оставлений воды многими ракообразными, имеющими плотный панцирь. Однако плотные утолщенные покровы препятствуют и газообмену. У водных членистоногих развиваются специальные органы дыхания — жабры, имеющие большую суммарную поверхность тонких покровов, но спадающие при извлечении из воды. Поэтому переходили к постоянной жизни вне воды формы преимущественно с кожным дыханием, поселявшиеся в почвах и сходных средах, где воздух постоянно насыщен водяным паром.

Переход таких членистоногих, дышавших всею поверхностью покровов, от обитания в почве к жизни в открытой атмосфере был связан с дифференцировкой кутикулы.

Произошла дифференциация и концентрация функций покровов. Для осуществления газообмена дифференцировались впячивающиеся участки, сохраняющие высокую проницаемость, а большая часть покровов стала практически непроницаемой для испарения и газообмена благодаря развитию эпикутикулы. У переходящих к жизни вне укрытий членистоногих разных подтипов и классов дифференцируется липидсодержащая эпикутикула.

У тех представителей типа, которые способны только к кратковременным выходам на открытые поверхности, эпикутикула обычно не сплошная, развита только на склеритах и отсутствует на сочленовных мембранах, как это хорошо прослеживается в рядах хилопод. У тех же наземных форм, которые способны длительно существовать вне укрытий (высшие насекомые, пауки, иксодовые клещи), развивается более или менее сплошная эпикутикула, покрывающая открытую поверхность тела.

Кутикулярный покров высших групп членистоногих имеет более или менее сходные потенции к дифференцировке в зависимости от условий существования.

В частности, при вторичном переходе к жизни в воде представителей наземных групп наблюдается вторичное упрощение кутикулы, тенденция к утрате и полная утрата эпикутикулы.

В разных классах членистоногих можно встретить сходные изменения строения кутикулы. Так, сходные включения сферокристаллов углекислого кальция, придающие кутикуле механическую прочность, наблюдаются у таких разных групп, как высшие ракообразные, кивсяки и личинки Stratiomyidae.

Вторичный характер богатой известью кутикулы личинок львинок (исключение среди насекомых) не вызывает сомнений; следовательно, нет оснований говорить о гомологии сходных структур их кутикулы и кутикулы ракообразных.

Сходные ряды изменений строения кутикулы при переходе от постоянной жизни в почве к выходам из укрытий можно проследить и у губоногих многоножек, и у личинок жесткокрылых, и у ногохвосток, и у пауков. Эти сходства возникают вследствие однотипных направлений дифференцировки покровов при сходных изменениях среды.

Различия в структурном и химическом составах эпикутикулы скор-

пионов, пауков, хилопод, насекомых и даже у разных групп насекомых при общности ее функции показывают, что дифференцировку кутикулы на сходные слои следует признать конвергентной в разных группах членистоногих.

Следует отметить, что у близких к членистоногим более примитивных Опущорфора (см. выше) кутикула в общем напоминает по своему строению такие недифференцированные покровы членистоногих, как кутикула личинки *Chironomus*.

В пределах типа членистоногих наблюдаются закономерные изменения, адаптивные к условиям существования, приводящие к образованию морфологически сходных структур.

Пример особенностей строения кутикулы показывает, что часто в микроструктурах возникают черты сходства, принимаемые за проявление гомологии, однако так рассматривать их с позиций современного представления о гомологии нельзя. Поэтому предлагаемая некоторыми исследователями гомологизация слоев кутикулы разных членистоногих (Krishnan, 1951, и др.) несостоятельна. Гомологична только вся кутикула в целом, вернее общая потенция гиподермы членистоногих выделять кутикулу, но не гомологичны отдельные ее слои.

Общие соображения об эволюции кутикулы

В разных систематических группах членистоногих в сравнительных эколого-морфологических рядах можно проследить сходные изменения строения кутикулы, имеющие адаптивный характер и связанные, по-видимому, со сходными изменениями активности гиподермы разных членистоногих в разных условиях среды.

Наиболее примитивное строение кутикулы, наблюдаемое у низших групп в разных подтипах и классах членистоногих, а также у представителей высших групп (например, у насекомых с полным превращением на ранних этапах морфологической дифференцировки), обитающих в водной среде, может рассматриваться как близкое к исходному.

На базе такого исходно простого строения кутикулы предковых форм разных ветвей членистоногих (у которых была развита только эндокутикула) выработались сходные типы строения кутикулы вследствие: 1) сходных общих потенций гиподермы членистоногих к выработке различных веществ, составляющих кутикулу и 2) дифференцировки слоев кутикулы адаптивно к условиям существования.

Сложная кутикула в разных группах выработалась, таким образом, конвергентно, но на базе общих потенций. Следовательно, кутикулу разных групп членистоногих можно сравнивать, при сходном строении и функции обозначая подобные слои одинаковыми названиями, не забывая, однако, что это образования не гомологичны в современном понимании термина. Принятие же представлений о гомологии слоев кутикулы разных членистоногих, как это сделано, например, в обобщающей статье Лауэра (Lower, 1964), приводит к неправдоподобному выводу о том, что у далеких общих предков всех членистоногих была кутикула, уже четко дифференцированная на пять слоев на тергитах. Такой признак, как кальцинация кутикулы, этот автор считает примитивным, предполагая, что все членистоногие, не имеющие сферитов углекислого кальция, вторично утратили эти включения. Отсюда сделан не отвечающий комплексу всех признаков организации вывод о том, что среди двупарноногих многоножек поликсениды менее примитивны, чем остальные. Идя далее, следовало бы предположить, что и среди всех насекомых наиболее отвечает исходному типу строения кутикула личинок сирфид и т. п.!

При гомологизации слоев кутикулы нельзя забывать, что к продуктам выделения клеток представления о гомологии в сущности не применимы и что *имеющаяся в литературе номенклатура слоев кутикулы не претендует на отражение филогенетических связей между группами, обладающими сходными слоями.*

При этом нельзя, однако, рассматривать кутикулу как инертную массу, уже не участвующую в биохимических процессах, протекающих в организме. Взгляды на кутикулу как на «мертвое» образование были еще недавно широко распространены, а самый процесс образования азотсодержащих кутикулярных покровов (см. сводку Кузнецова, 1948) многие авторы рассматривали как своеобразную экскрецию продуктов белкового обмена. В последнее десятилетие накоплено много данных, показывающих, что сформировавшаяся кутикула взрослых насекомых способна к дальнейшим преобразованиям (ср. приведенные выше данные Бывовой, 1960; Lai-Fook, 1966, и др.).

Специальные опыты Лауэра по изучению изменений кутикулы гусениц *Prodenia ewingi* (Wwd.) при голодании показали, что в таких специфических условиях часть веществ кутикулы потребляется организмом. Даже применение методов гистологических окрасок и микроскопическое исследование срезов кутикулы гусениц показывают, что у нормально питающихся гусениц эндокутикула равномерно окрашивается метиловой зеленью или анилиновой синькой; у голодающих такая интенсивность окраски сохраняется только в самом наружном слое эндокутикулы, тогда как остальная эндокутикула красится много слабее, причем интенсивность окраски резко ослабляется по направлению к части, прилежащей к гиподерме. При возобновлении питания уже через 30 час. характер окрашивания эндокутикулы восстанавливается. При голодании из кутикулы потребляются не содержащие азота соединения, что приводит к потере сухого веса кутикулы (Lower, 1959, 1961).

Показано, что образование и рост основной части кутикулы (эндокутикулы) происходят как путем откладки все новых пластинок, так и путем интусусцепции (Condulis a. Locke, 1966), причем отмечено при применении аминокислот, меченных тритием, что они диффундируют через всю толщу кутикулы. Особенно заметно диффундирует тирозин (Haskman, 1955), имеющий особую склонность ассоциироваться с хитином.

Предшественник хитина — ацетат, меченный C^{14} , введенный в гемолимфу гусеницы *Calpodes ethlius* (в межлиночный период), уже через 2 час. оказался в кутикуле. Глюкоза, меченная тритием, включается в дискретные слои эндокутикулы при линьках.

Вопрос об источниках образования хитина в последние годы проясняется. Наблюдая за развитием щитня (*Lepidurus apus* Leach), Ле Гофф отметил, что при воспитании этого ракообразного без растительной пищи кутикула истончается (Le Goffe, 1939); это давало ему повод высказать предположение о клетчатке как о предшественнике хитина. Работами последнего десятилетия выяснено, что хитодекстриновые вещества, используемые как предшественник хитина, при переносе N-ацетилглюкозами из уридин-дифосфо-N-ацетилглюкозамина (меченного C^{14}) образуют хитин.

Этот процесс — энзиматический, протекающий под воздействием хитин-синтетазы, которая образуется в митохондриях и микросомах, но может быть получена и в бесклеточных экстрактах (например, гусеницы *Prodenia eridania*). Содержание хитина и хитин-синтетазы коррелирует в течение онтогенеза (Porter a. Jaworski, 1965), что указывает на непрерывное образование хитина в течение жизни насекомого.

Показательны исследования изменения эндокутикулы у тех насекомых, у которых она растягивается после приема пищи. На примере *Rhodnius prolixus* было найдено, что при приеме пищи эндокутикула

становится менее твердой и способна растягиваться, причем этот процесс регулируется местным механизмом, так как прослеживается и на изолированной брюшке (Bennet-Clark, 1962), тогда как нарастание пластинок эндокутикулы регулируется эндокринным аппаратом переднего отдела тела (связано с деятельностью переднегрудных желез, по Condulis a. Locke, 1966).

Эти данные показывают, что кутикула находится в состоянии непрерывных перестроек и изменений и что ее нельзя представлять себе как косное образование. Недаром известный энтомофизиолог Уигглсуорт (Wigglesworth, 1948) еще 20 лет назад считал возможным говорить о кутикуле насекомых как о «живой системе».

Выявляемые при электронном микроскопировании системы поровых каналов, пронизывающих хитинсодержащие слои кутикулы, через которые происходит выделение части веществ эпикутикулы, заполненных водно-липидными кристаллами, позволяющих (наряду с диффузией веществ через толщу кутикулы) восстанавливаться эпикутикуле, в общем сходны у скорпионов, насекомых и даже онихофор*. Но разбор всех деталей строения кутикулы, в области изучения которой за последние годы сделаны огромные успехи, не входит в задачу этой книги. Важно только показать, что *приспособление к жизни в условиях дефицита влаги представителей разных групп членистоногих приводит к сходным адаптивным изменениям, к сходной дифференцировке этого образования, важного для характеристики типа и понимания его эволюции.*

* Ср. исследования Локке, Павана и Робсон, приведенные выше.

ПРИСПОСОБЛЕНИЕ ДЫХАТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ЧЛЕНИСТОНОГИХ К ДЕФИЦИТУ ВЛАГИ

ОСОБЕННОСТИ ГАЗООБМЕНА В ВОДНОЙ И ВОЗДУШНОЙ СРЕДАХ

Снабжение кислородом, необходимым для жизнедеятельности клеток, только путем диффузии в коллоидной системе (при отсутствии специальных приспособлений к транспортировке) обеспечивает существование сферических организмов, объемом порядка 1 мм^3 (Krogh, 1941).

Дыхание низших многоклеточных (губки, кишечнополостные) осуществляется путем газообмена клеток как эктодермы, так и энтодермы, соприкасающихся с окружающей водой.

Дальнейшая эволюция, приводящая у многоклеточных животных к формированию и дифференцировке замыкающегося и заполненного пищевыми массами кишечного тракта, определяет ведущую роль наружных покровов в дыхании. Только у некоторых групп водных животных (у голотурий, рыб) и у переходящих к воздушному дыханию позвоночных (Dipnoi, Tetrapoda) именно производные кишечного тракта принимают на себя функцию газообмена. Для большинства низших водных групп животных характерно дыхание всей поверхностью тела.

Процесс дыхания складывается из трех звеньев: 1) газообмен с внешней средой дыхательной поверхности; 2) прохождение дыхательных газов (O_2 и CO_2) через внутреннюю среду тела путем транспортировки циркулирующими жидкостями или путем диффузии и 3) обмен растворенными газами между жидкостями внутренней среды и тканями.

Звенья 2 и 3 всегда осуществляются в водной среде; диффузия газов через коллоидные гели не отличается от диффузии через воду. У водных животных и газообмен между дыхательной поверхностью и водной средой — тоже диффузионный процесс, происходящий в водной среде.

Даже у наземных, дышащих атмосферным воздухом животных ткани дыхательной поверхности, как правило, вступают в газообмен не непосредственно с воздухом, а с пленкой воды, образующейся на дыхательной поверхности. Известен так называемый «парадокс Дж. Колоси», что «дыхание всегда происходит в водной среде» (Colosi, 1928).

Это правило за редкими исключениями оправдывается. Показательно, что альвеолы легких млекопитающих покрыты пленкой воды значительной толщины, как это, например, показано для кошки. Кровь из левого желудочка сердца имеет значительно большую плотность, чем из правого, это находит объяснение только в том, что много воды выделяется кровью легочных капилляров в альвеолы и т. п.

Дыхание всей поверхностью тела — способ, чрезвычайно распространенный у водных животных. У многих представителей водных групп беспозвоночных дыхание обеспечивается путем диффузии только через покровы. Кожное дыхание характерно для всех малоактивных групп

низших водных беспозвоночных, таких как кишечнополостные, плоские черви, круглые черви, немуртины, большинство аннелид и многие другие.

Дифференцировка покровов, ведущая к усилению их защитной функции, выделение прочной кутикулы или развитие раковины ведет либо к уменьшению общей проницаемости покровов, либо к изоляции части поверхности тела, способной к газообмену, от непосредственного контакта с окружающей водой. В этом случае компенсаторно разрастаются участки покровов, проницаемость которых обеспечивает газообмен, возникают специальные органы дыхания в водной среде — жабры. Развитие жабр обязательно также в случае увеличения размеров тела и активности организма. При каждой данной конфигурации тела животного его масса и объем (V) возрастают пропорционально кубу, а поверхность (S) — пропорционально квадрату линейных размеров (R). Отсюда потребление кислорода тканями с увеличением размеров тела превосходит возможность его обеспечения путем диффузии через поверхность тела. Поэтому при данной общей конфигурации тела и определенной интенсивности газообмена только кожное дыхание возможно лишь для более мелких или малоактивных форм; с увеличением размеров тела неизбежно должны развиваться дополнительные дыхательные поверхности (жабры), компенсирующие невыгодное отношение $\frac{S}{V} \sim \frac{R^2}{R^3}$.

В группах, характеризующихся более активным метаболизмом и менее проницаемыми покровами (таких как членистоногие), только самые мелкие формы (например, циклопы среди ракообразных) характеризуются отсутствием специальных дыхательных органов. Благодаря плотности воды у водных животных увеличение дыхательной поверхности может происходить путем образования наружных неспадающихся в воде выростов, примером чему могут служить такие наружные жабры, как выросты нотоподий полихет, «адаптивные жабры» голожаберных моллюсков и т. д. Чаше очень тонкие пластинчатые образования дыхательных органов («жаберные лепестки») находятся в углублениях, в «жаберных полостях», защищенных различными плотными выростами («жаберными крышками»). Развитие таких органов приводит к локализации дыхательной функции, хотя способность к газообмену сохраняется и за всеми эпителиальными поверхностями, соприкасающимися с водой.

Обитание в воздушной среде обеспечивает гораздо лучшее снабжение организма кислородом, чем обитание в воде, так как содержание кислорода в атмосфере гораздо выше, чем его количество, растворенное в воде, бывающее особенно низким в замкнутых небольших теплых водоемах.

Однако переход к жизни на суше для форм со специализированными органами водного дыхания бывает чрезвычайно затруднен. Жабры, имеющие, как правило, строение тонких пластинок, в воде, благодаря ее высокой плотности, находятся в расправленном состоянии, чем и достигается увеличение поверхности газообмена. При извлечении животного из воды в воздушную среду жаберные пластинки спадаются, вследствие чего происходит резкое уменьшение дыхательной поверхности. Гибель, например, рыб, извлеченных из воды на сушу, происходит в первую очередь не от общей потери воды и даже не от высыхания жабр, а именно от спадания жаберных лепестков, ведущего к асфиксии вследствие уменьшения поверхности газообмена.

Переход к воздушному дыханию и к обитанию вне водоемов легче осуществляется у представителей тех групп водных животных, для которых характерно кожное дыхание. У представителей же водных групп животных, имеющих развитые жабры, в случае перехода к жизни на суше изменяется характер дыхательных органов.

**ДЫХАТЕЛЬНЫЕ ОРГАНЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
ЖАБРОДЫШАЩИХ ВОДНЫХ ГРУПП,
ПЕРЕХОДЯЩИХ К НАЗЕМНОМУ ОБРАЗУ ЖИЗНИ**

У переходящих к жизни на суше переднежаберных моллюсков (Prosobranchia) органы водного дыхания (ктенидии) редуцируются, а функцию дыхательной поверхности принимает на себя потолочная стенка мантийной полости, пронизанная сетью кровеносных сосудов (например, у наших кавказских *Cochlostoma lederi* Boettg., *Pomatias rivulare* Eichw. и др.). Мантийная полость в этом случае может рассматриваться как примитивное легкое (у настоящих легочных моллюсков — Pulmonata — стенка выстилающей полость мантийной складки гофрированная, что увеличивает поверхность газообмена). Полная редукция ктенидиальной жабры в мантийной полости наземных Prosobranchia (и, вероятно, у предков Pulmonata) связана с тем, что в воздушной среде перистые лепестки ктенидиев спадаются, как спадаются листочки извлекаемых из воды водных растений, таких как тысячелистник (*Myriophyllum*). У тех рыб, которые приобретают способность к жизни на суше при сохранении жаберного дыхательного аппарата, как у *Anabas scandens*, наблюдается редукция жаберных лепестков; дыхательную функцию принимают на себя стенки жаберной полости, образующие богатые кровеносными сосудами складки. Такие стенки жаберной полости физиологически в сущности становятся легкими.

Аналогичны изменения дыхательных органов у жабродышащих членистоногих, переходящих к наземному образу жизни. Высокая степень дифференцировки жаберного аппарата характерна для тех групп ракообразных, у которых большая часть поверхности тела покрыта мало проницаемым для газообмена плотным панцирем. Особенно четко выражена высокая плотность и малая проницаемость покровов тела при высокой дифференцировке дыхательных органов у высших десятиногих раков (Decapoda). Наиболее показателен пример *Birgus latro* — десятиногого ракообразного, переходящего во взрослом состоянии к жизни на суше и способного к перенесению высокой инсоляции. У *B. latro* жабры редуцируются, а в жаберной полости развиваются складки, увеличивающие поверхность газообмена (рис. 24). Стенки жаберной полости у *B. latro* функционируют как легкие.

Изменения строения дыхательных органов, которые можно проследить в экологическом ряду перехода от водных десятиногих ракообразных к «пальмовому вору», как называют *B. latro* за его способность питаться на берегу плодами некоторых пальм, идентичны таковым в рядах, ведущих от водных к наземным Gastropoda — Pulmonata. У Decapoda, менее совершенно приспособленных, чем *B. latro*, к наземному образу жизни, например у Gecarcinidae, есть приспособления к смачиванию развитых жабр и к предотвращению спадания их лепестков.

Среди ракообразных наибольшее число форм, перешедших к наземному образу жизни, наблюдается в отряде равноногих — Isopoda. У водных Isopoda дыхательными органами служат конечности заднего отдела туловища — плеоподии. Стволики плеоподий несут по две широкие листовидные ветви, располагающиеся обычно не рядом, а друг за другом — экзоподит за эндоподитом (рис. 25). Поскольку плеоподиигибаются назад и прилегают к брюшной поверхности тела, экзоподит служит как бы крышечкой для эндоподита. Обычно экзоподит какой-либо пары плеоподиев (первой у Anthuridea, третьей у Asellidae и т. д.) разрастается настолько, что служит общей крышечкой для всех плеоподий. Приспособления плеоподий к выполнению дыхательной функции выражаются в незначительной толщине их кутикулы (Kaestner, 1959) и в том, что кутикула их состоит только из слоя, соответствующе-

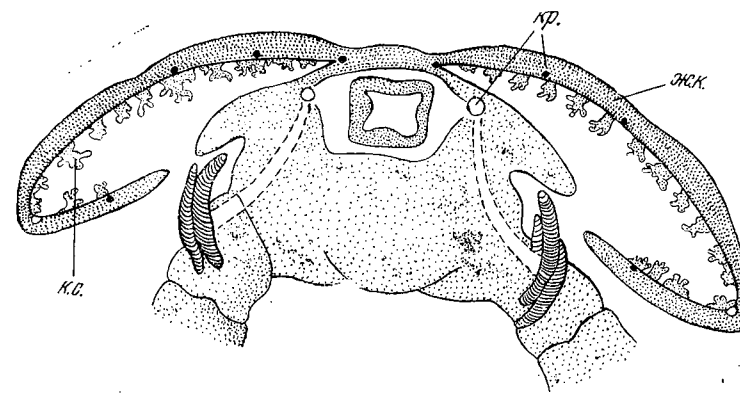


Рис. 24. Поперечный разрез через тело *Birgus latro*

ж. к. — жаберная крышка; кр. — кровеносные сосуды; к. с. — кожные складки

го по своей структуре и консистенции легко проницаемой эндокутикуле (Семенова, 1962). Реже происходит увеличение поверхности плеоподий за счет складчатости (у Sphaeromidae), ветвистых выростов (у Bathynomus) или расщепления ветвей (многие Epicaridea).

Обычно так специализируется строение только эндоподитов плеоподий, причем всех пар. Плеоподии водных форм равноногих ракообразных пронизаны синусами гемоцеля и являются типичными жабрами (хотя служат нередко и гребными пластинками при плавании).

При переходе к жизни на суше у наземных равноногих — мокриц (Oniscoidea) — органы дыхания, как правило, сохраняют примерно такое же строение, как у водных. Образуются полые мешки, стенки которых покрыты тонкой кутикулой («эндокутикулой»), выделяемой высоким эпителием, характерным для жабр ракообразных. Даже у обитающих в сухих местах видов рода *Armadillidium* эндоподиты покрыты

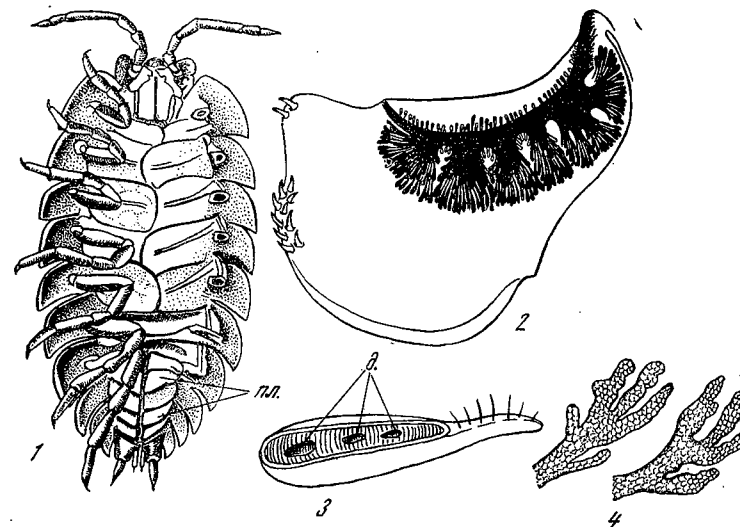


Рис. 25. Мокрицы

1 — *Porcellio scaber* L. (вид снизу); 2 — плеоподий *Armadillidium* с трахеями (зачернены); 3 — дыхальца в I плеоподии; 4 — окончания трахейного органа; пл. — плеоподии; д. — дыхальца

пленкой воды, испарение которой задерживается экзоподитами, образующими крышечки.

У обитателей сухих мест (*Armadillidium*) экзоподиты прилегают к эндоподитам теснее, чем у обитателей влажных мест, таких как, например, *Ligidium hypnorum*.

Восполнение расхода влаги с дыхательной поверхности осуществляется у мокриц двумя путями. У таких, как *Oniscus*, при сближении друг с другом внутренних ветвей уropодий (последней пары брюшных конечностей) между ними образуется капиллярный проток, доходящий до основания плеоподий. Через такую трубочку мокрицы всасывают капли росы и капиллярную влагу почвы. Кроме того, всякая капля воды, падающая на тергиты туловищных сегментов, передается по системе щелевидных капилляров на поверхность покровов к основаниям плеоподий (у *Oniscus*, *Porcellio*, *Armadillidium* и др.). Такого рода приспособлений нет у форм, обитающих в очень влажных местах (*Ligididae*, *Trichoniscidae*). Кроме такого физиологически водного газообмена (каковым в сущности является и легочное дыхание у млекопитающих!), у мокриц есть и потребление кислорода через наружные (морфологически — передние) стенки плеоподий. На примере равноногих прослеживается, как органы водного дыхания при переходе к жизни на суше (у мокриц) приобретают значение органов воздушного дыхания.

Таким образом, у имеющих плотные покровы и строго локализованные дыхательные поверхности представителей водных групп членистоногих при переходе к жизни на суше к газообмену в воздушной среде адаптируются участки покровов, расположенных в области органов водного дыхания (*Birgus*) или покрывающих органы водного дыхания (*Oniscoidea*).

Во всех случаях, когда к жизни на суше переходят такие формы членистоногих, которые характеризуются развитым, предохраняющим от потери воды панцирем (например, ракообразные из *Decapoda* и *Isopoda*), у них несколько меняются строение и функции отдельных частей дыхательного аппарата, но аппарат воздушного дыхания (легкие) остается приуроченным в основном к тем же участкам тела, где находился и аппарат водного дыхания (жабры) у исходных форм. Это понятно, поскольку обитание на суше требует, с одной стороны, усиления защитной (в первую очередь от потери воды!) функции покровов, бывших уже утолщенными и плотными у водных предков, а газообмен и в воде, и на суше легче всего осуществляется там, где покровы наиболее тонки. Наиболее же тонкими участками покровов у всех водных форм являются покровы жабр.

Физиологическое преимущество легких как органов воздушного дыхания в воздухе, не насыщенном водяным паром, в сравнении с газообменом через любой открытый участок поверхности тела или его выростов заключается в следующем. Легкие всегда представляют мешковидные впячивания, их дыхательная поверхность обращена вовнутрь погруженной полости с небольшим отверстием. Диффузия кислорода через такое отверстие из атмосферы, где его парциальное давление высоко, к стенкам легкого, где кислород потребляется (т. е. парциальное его давление меньше), идет быстрее, чем происходит испарение паров воды, обладающих меньшей скоростью диффузии.

Приобретение легочного дыхания обеспечивает возможность приспособления членистоногих к жизни на суше, но все же не в наиболее жестких по режиму влажности условиях и не для самых мелких форм.

Легкие развиваются обычно у тех представителей водных групп членистоногих, у которых жабры находятся в полостях или под защитой крышечек, т. е. те приспособления, которые у водных форм являлись приспособлением к защите нежных дыхательных поверхностей от ме-

ханических повреждений, с переходом к жизни на суше становятся приспособлениями и к их защите от высыхания. В процессе перехода к жизни на суше между изменениями функций покровов и функций образований, защищающих дыхательные органы, есть определенный параллелизм.

Большинство членистоногих, у которых дыхательная функция на суше сохраняется за органами, функционировавшими у предков как жабры, — это формы, сравнительно несовершенно приспособившиеся к жизни в условиях дефицита влаги.

Так, *Birgus latro* на ранних стадиях развития обитает в воде и связан в своем распространении с морскими побережьями, хотя во взрослом состоянии он способен долго пребывать в сухой атмосфере, но всегда находит и условия повышенной влажности. Мокрицы обитают либо в сырых местах, либо тесно связаны с укрытиями, где влажность воздуха близка к насыщению. Обитающие в пустынях Старого Света виды р. *Hemilepistus* роют глубокие норы, в которых относительная влажность воздуха около 100%.

ЛЕГКИЕ НАЗЕМНЫХ ХЕЛИЦЕРОВЫХ И ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЕ

Очевидно, сходно происхождение и так называемых легких у хелицеровых (рис. 26). Среди наземных хелицеровых только легкими дышат скорпионы, жгутоногие и четырехлегочные пауки.

Современные систематики (Дубинин, 1957; Vachon, 1963) выделяют скорпионов из класса паукообразных, рассматривая их как представителей отряда *Eurypterida* наряду с вымершими водными *Gigantotrachea*. Некоторые ископаемые скорпионовые вели водный образ жизни (например, *Palaeophonus*). Поэтому, по-видимому, наименее сложна гомологизация с жабрами именно для легких скорпионов. Однако общие черты сходства как строения («специальная гомология», по Ремане), так и положения на сегментах легких у жгутоногих и легочных пауков позволяют гомологизировать эти органы у всех наземных хелицеровых и рассматривать их как дериваты жабр.

Из современных хелицеровых жабрами обладают представители единственного класса, характеризующегося водным образом жизни — мечехвостов. Еще Ланкэстер (Lankester, 1881) выдвинул гипотезу о происхождении легких наземных хелицеровых как структур, развившихся из жабр *Xiphosura*. Согласно этой гипотезе легкие скорпионов и паукообразных рассматриваются как видоизмененные жаброносные брюшные конечности водных предков. По этой гипотезе (Kassianow, 1914), жаброносные ножки прирастают к поверхности брюшка, покровы которого в этом месте образуют мешковидное углубление — легочную полость. Край задней ножки, по гипотезе Мак Леода (Mac Leod, 1884), не прирастает к телу, образуя дыхательное отверстие в виде щели. Таким образом, можно нижнюю стенку легкого с легочной крышкой гомологизировать с жаберной конечностью *Limulus*, а легочные пластинки — с жаберными лепестками. Возражения, выдвинутые против «мечехвостной теории» происхождения легких у наземных хелицеровых, легко устраняемы (Иванов, 1965).

Таким образом, у дышащих легкими наземных хелицеровых, как и у наземных *Isopoda*, органами воздушного дыхания остаются преобразованные жабры водных предков.

Сохранение в качестве дыхательных поверхностей жаберных лепестков характерно только для некоторых групп водных членистоногих, переходящих к наземному образу жизни, но исключено для моллюсков и позвоночных, так как у представителей этих типов тонкие мягкие

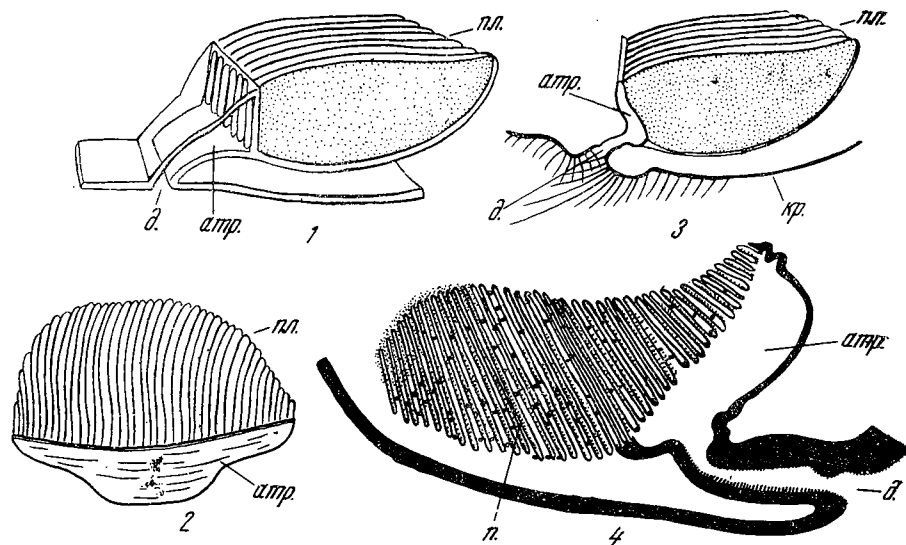


Рис. 26. Строение легкого паука *Eurypelma* (1—3) и *Uropygi* (4)

1 — общая схема; 2 — дорсальный вид; 3 — вертикальный разрез легкого и крышечки; атр. — атриум; д. — дыхальце; пл. — пластинки (1—3 — по Snodgrass, 1952; 4 — из Grassé, 1949)

жаберные листки на воздухе спадаются. Кутикулярный же покров дыхательных придатков жаберных ножек членистоногих выполняет и опорную функцию, он может в известных пределах обеспечивать сохранение структуры неспадающихся жаберных лепестков (становящихся легочными) вне воды именно благодаря плотности и эластичности кутикулы. Однако такие относительно объемистые мешковидные полости, как полости легких у хелицеровых, как дыхательные плеоподии мокриц, хотя и гораздо выгоднее для организма с точки зрения экономии расхода влаги по сравнению с кожным дыханием или с дыханием с помощью наружных жабр, но все же не обеспечивают перехода к постоянной жизни в сухой атмосфере.

Скорпионы обитают во влажных лесах, а если встречаются в аридных местностях, то держатся в сухие периоды в трещинах скал, под камнями и в других укрытиях, где относительная влажность воздуха близка к насыщению.

Условность применения термина «ксерофил» по отношению к степным насекомым была разобрана К. В. Арнольди (1951). Тем более относительна ксерофильность скорпионов. Вашон (Vachon, 1953) пишет, что «скорпионы обитают в почве под камнями или в ходах и находят таким образом условия, отвечающие их требованиям и в значительной степени стабильные. Общие изменения климата значительно сглажены в поверхностных слоях почвы. Переносить условия жары и сухости скорпионы приспособились благодаря подземному образу жизни в местах, по конкретным условиям сходных с теми, какие были во влажный период». Заключая общую экологическую характеристику скорпионов, этот автор пишет: «...обычно считают, что скорпионы характерны для сухих и пустынных местностей. Я считаю это неверным... По моему мнению, они могут нейтрализовать большие изменения среды, уходя в свои подземные местообитания».

С высокой чувствительностью скорпионов к дефициту влаги связана широко распространенная легенда о «самоубийстве» скорпионов. Если поместить скорпиона внутри огненного кольца, он после недолгих кон-

вульсивных движений брюшка, загибаемого на спинную поверхность тела, скоро погибает. Полагали, что скорпион поражает себя собственным ядовитым шипом, чтобы «избежать мучений». Вместе с тем известно, что скорпионы легко переносят действие собственного яда (Шулов, Вейсман, 1959), что используется при изготовлении антитоксичной сыворотки. Кроме того, известно, что в период спаривания самцы скорпионов покалывают самку в сочленовную мембрану для синхронизации возбуждения, необходимого для быстрого подхватывания сперматофора (см. гл. V). Причина мнимого «самоубийства» скорпиона в кольце огня — быстрая смерть от высыхания.

Влаголюбивы тропические обитающие в норах в почве ночные *Uropygi* (телифоны и схиомиды) и *Amblypygi* (Phrynidae), имеющие в качестве органов дыхания по две пары легких. С влажными тропиками в основном связано и распространение дышащих только легкими четырехлегочных пауков: *Liphistiomorphae* (два рода на юго-востоке Азии) обитают в норках в почве или в пещерах, *Megalomorphae* — тоже в основном тропические или подстилочные лесные обитатели субтропиков, сходны по местообитаниям и *Palaeoscribellatae*. Но в общем потеря воды путем испарения с поверхности легких у пауков невелика (ср. стр. 37). Через небольшое отверстие легочной стигмы из насыщенного водяным паром полости легкого воды теряется немного, а диффузия газов вполне обеспечивает газообмен (Haselhoff, 1925, по Jordan, 1927).

ТРАХЕЙНОЕ ДЫХАНИЕ НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ И ЕГО ПРОИСХОЖДЕНИЕ

Для наземных членистоногих, освобождающихся от постоянной связи с влажными местообитаниями, характерно развитие особых органов дыхания — трахей, являющихся наиболее совершенными органами воздушного дыхания, развивающимися у наземных представителей самых различных групп членистоногих.

Трахейная система той или иной степени совершенства наблюдается у представителей всех основных классов членистоногих, перешедших к наземному образу жизни, а также у представителей близких типов (*Opuchorhoga*, некоторые *Polychaeta*, например, *Lycastopsis*). Поскольку, как это будет показано ниже, трахейные системы разных групп членистоногих не гомологичны друг другу, дыхательные органы этого типа следует рассматривать как специфические приспособления к жизни на суше, вырабатывающиеся в разных филогенетических ветвях артропод параллельно или конвергентно.

Широкое распространение разнообразных типов трахейной системы, в принципе функционально сходной у разных групп членистоногих, показывает, что механизм трахейного дыхания имеет преимущества в условиях наземного образа жизни по сравнению с дыхательными системами других типов.

Эколого-филогенетически возникновение трахейной системы следует представлять как результат дифференцировки покровов таких наземных форм, которые обладали кожным дыханием, т. е. обитали в почве в подстилке влажных тропических лесов, где воздух насыщен водяным паром (Гиляров, 1949).

Кожное дыхание широко распространено среди обитающих в почве мелких членистоногих. Только кожное дыхание свойственно почвенным *Harpacticidae* из ракообразных, *Palpigradi* (*Koenenia*, рис. 26) * и *Palaeacarida* из хелицеровых, *Paragoroda* и первым возрастам геофилид из

* У *Prokoenenia* имеется три пары мешковидных впячиваний на брюшной стороне тела, так называемых легких (Savory, 1964).

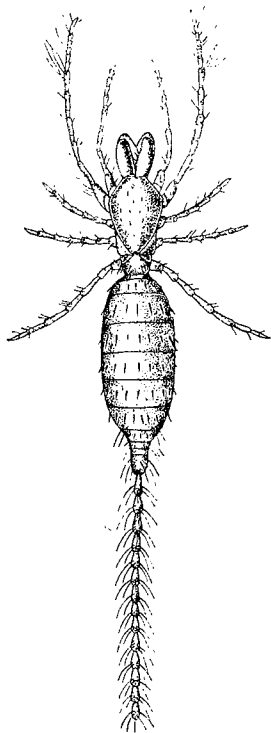


Рис. 27. Кожнодышащее паукообразное *Koenenia mirabilis* Hans. из Palpigradi (по Hansen a. Sørensen, 1897)

многоножек, Eosentomidae из протур, Arthropleona из коллембол, личинкам *Zelmira* из двукрылых и т. д. На долю кожного дыхания падает значительная часть газообмена и у многих форм, имеющих специальные органы воздушного дыхания, особенно обладающих слабо склеротизованными покровами, как у *Symphyla* (Marten, 1938); это экспериментально доказано для личинок *Tipula* (Гиляров, 1947), *Calliphora* (Fraenkel a. Herford, 1938). Даже склеротизованные покровы не являются препятствием для газообмена. Рейндерс (Reinders, 1933) в опытах с изоляцией дыхательных органов у мокриц р. *Porcellio* показал, что 39% обычно потребляемого кислорода может поступать через покровы. Более новые опыты с изоляцией плеоподий у мокриц разных видов (Edney a. Spenser, 1955) показали, что *Ligia* и *Oniscus* через кожу потребляют 52% кислорода, *Porcellio* — 34, а *Armadillidium* — 26% от нормы. Это свидетельствует о том, что примитивные, связанные с влажными местообитаниями формы более способны к кожному дыханию, а приспособление к жизни в более сухих местах, сопровождающееся повышением непроницаемости покровов для испарения (у *Armadillidium*), приводит к уменьшению роли общего кожного дыхания, к концентрации дыхательной функции (табл. 11).

Высокая потенция кутикулы насекомых к выполнению дыхательной функции хорошо доказывается всеми случаями вторичного перехода к жизни в воде и приобретением водными личинками апнейстической трахейной системы (личинки поденок, стрекоз и веснянок, личинки ручейников, *Sisyr*a среди сетчатокрылых, вислокрылок и др.). Экспериментально доказано, что у водных личинок, дышащих ки-

Таблица 11

ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА (В ММ³/ММ²/ЧАС) МОКРИЦАМИ В СУХОЙ 50%-НОЙ СМЕСИ ВОЗДУХА С КИСЛОРОДОМ ПОСЛЕ ПРЕДВАРИТЕЛЬНОГО ПОМЕЩЕНИЯ ИХ В ТОК СУХОГО ВОЗДУХА ПРИ 25° НА 30 МИН.

Вид	Нормально	Плеоподы блокированы
<i>Ligia oceanica</i>	0,102±0,0053	0,084±0,0072
<i>Oniscus asellus</i>	0,045±0,0030	0,037±0,0033
<i>Porcellio scaber</i>	0,080±0,0052	0,053±0,0046
<i>Armadillidium vulgare</i>	0,081±0,0083	0,040±0,0114

Примечание. Каждая цифра — средняя (± стандартная ошибка средней) из пяти определений.

слородом воздуха, значительная часть потребляемого кислорода может поступать и из окружающей воды через покровы. Таковы опыты с личинками водолюбов (Raffy, 1931), с личинками *Donacia* (Hoffmann, 1940) и др.

Во всех случаях вынужденного кожного дыхания выключение дыхательных органов меньше сказывается на выделении CO₂, чем на поступлении кислорода. Это показывает, что и у форм с развитыми специализированными дыхательными органами значительная часть углекислоты удаляется через покровы (Гиляров, 1949).

По мнению Маркуса, у всех дышащих воздухом членистоногих есть специализированные участки покровов («spiraculum»), через которые в основном выводится углекислота (Marcus, 1958), — взгляд, не разделяемый большинством энтомофизиологов и недостаточно строго обоснованный.

Переход от скрытого образа жизни, позволяющего существование «физиологически водных» групп животных, имеющих проницаемые покровы, к обитанию в условиях дефицита влаги в воздухе требует дифференцировки покровов в двух противоположных направлениях.

Приспособления к сокращению расхода влаги, связанные с уменьшением проницаемости покровов для испарения, приводят и к снижению проницаемости их для газообмена, к ослаблению роли кожного дыхания. Это неизбежно вызывает необходимость в развитии и разрастании участков покровов, служащих для газообмена, становящихся органами дыхания. Развитие наружных дыхательных поверхностей при жизни на суше исключено, поэтому увеличение дыхательной поверхности возможно только за счет впячивания проницаемых участков покровов в глубь тела.

В тех группах животных с кожным дыханием, у представителей которых не происходит дифференцировки покровов на защитные и дыхательные участки, не происходит и освобождения от связи с почвой и другими влажными средами. Примером могут служить нематоды.

В типе членистоногих возникновение и развитие трахейной системы в филогенезе можно представить себе следующим образом. Предки современных дышащих трахеями форм обитали в почве и сходных субстратах, в которых воздух насыщен водяным паром, и обладали способностью к кожному дыханию. Постепенные, сперва временные выходы на поверхность, в условия дефицита влаги в воздухе привели к дифференцировке покровов.

На большей части поверхности тела кутикулярный покров уплотнился и дифференцировался таким образом, что потеря через него влаги путем испарения стала минимальной (см. гл. I). Для газообмена же начали служить только небольшие участки покровов, остававшиеся тонкими и проницаемыми для диффузии воды и дыхательных газов. Увеличение поверхности газообмена таких участков было возможно только при их погружении в толщу тела, как это отмечено и для наземных полихет (см. ниже). Такая дифференцировка дыхательных участков покровов, приобретающих тонкое трубчатое строение и имеющих лишь небольшую площадь соприкосновения с открытой воздушной средой, приводит к образованию того типа дыхательных органов, который носит название трахейной системы.

Модельным примером эволюции в этом направлении могут служить перешедшие к жизни вне воды представители такой типично морской группы, как полихеты. Для полихет характерно кожное дыхание, осуществляемое всей поверхностью тела или преимущественно выростами стенки тела, нередко сильно разрастающимися и становящимися жабрами. У морских Polychaeta-Errantia функцию жабр выполняют листовидные или гребневидные выросты дорзальных ветвей параподий (*Eunice*,

Heteronereis и др.), а у *Sedentaria*, у которых большая часть тела заключена в трубочку и не соприкасается с толщей воды, жабрами служат выступающие из защитной трубочки разрастающиеся венчики окологротовых щупалец. В тех случаях, когда полихеты переходят к жизни в почве, прорывая в ней ходы, например в Провансе *Nereis diversicolor*, они «напоминают своим образом скорее дождевого червя, чем полихету» (Herzog, 1935), не имеют жабр и дышат всей поверхностью тела, как почвенные олигохеты. Среди полихет Малайского архипелага есть виды, перешедшие к наземному образу жизни во влажных мангровых зарослях. Таковы *Lycastis vivax* и *Nereis vitabunda*, характеризующиеся мощной кутикулой, особенно на головном отделе тела, что делает их внешне похожими на многоножек-хилопод, вместе с которыми они нередко встречаются.

Эти виды, а также распространенные особенно далеко от воды *Lycastopsis amboinense* ползают по поверхности почвы на нейроподиях, а в почве — как дождевые черви. У них нет жабр, их дыхание осуществляется всей поверхностью кожи, причем отмечается появление трахееподобных трубчатых углублений в покровах (Harms, 1934).

У полихет несомненна дифференцировка зачаточных трахей на базе способного к газообмену общего кожного покрова, а не на базе жабр. Несомненно, что на базе кожного дыхания возникли трахеи и у наземных членистоногих.

Покровы дифференцируются на собственно защитные, покрывающие большую часть поверхности тела, и на дыхательные впячивающиеся трубчатые трахеи, независимо прогрессивно развивающиеся не только в разных крупных филогенетических ветвях наземных членистоногих, но даже в пределах таких таксонов, как *Arachnoidea* или *Hexapoda*.

Трахейная система развилась и у представителей близкого к членистоногим, но давно обособившегося типа *Opuschorphoга* (ранее рассматривавшегося как класс «первичнотрахейных» в типе членистоногих).

Онихофоры представляют группу тесно связанных с почвой влаголюбивых и ксерофобных животных, легко теряющих влагу — скорость испарения воды онихофорами превосходит таковую дождевыми червями (Manton a. Ramsay, 1937).

Хотя при структуре кутикулы, свойственной онихофорам, газообмен через нее возможен, основную дыхательную функцию у них выполняют трубчатые трахеи. Общая интенсивность газообмена у онихофор такого же уровня, как и у других почвенных беспозвоночных (Mog-rison, 1946). Количество отверстий трахей (дыхалец) очень велико — у *Peripatopsis moseleyi* около 50 на каждом членике, при диаметре 10 м каждое, т. е. испарение через всегда открытые дыхальца может иметь основное значение.

Трахей у онихофор представляют собою беспорядочно разбросанные, неглубоко идущие и слепо заканчивающиеся пучки трубочек. Ни их строение, ни расположение не свидетельствуют в пользу возможности их гомологизации с трахеями членистоногих.

Ископаемые *Xenusion* и *Aysheala*, рассматриваемые как древнейшие онихофоры, были водными организмами. Приобретение современными онихофорами трахейной системы может рассматриваться как итог эволюции, протекавшей в этой группе независимо от наземных членистоногих, но во многих отношениях параллельно с ними.

Трахей представляют дыхательные органы, которые могут функционировать только в воздушной среде.

Дыхательные органы типа жабр или типа легких могут функционировать и в водной, и в воздушной среде. Дыхательные плеоподии наземных равноногих могут служить примером явного приспособления жаберного аппарата к воздушному дыханию. С другой стороны, известно, что, например, в Боденском озере существуют донные глубоководные популяции легочных брюхоногих моллюсков-прудовиков; эти прудовики в отличие от типичной формы не поднимаются к поверхности воды для возобновления запаса воздуха в легком, а дышат, набирая воду в полость «водного легкого» и выталкивая ее.

Трахей же функционируют только при контакте их входных отверстий (стигм) с воздухом. И в то же время трахеи можно в сущности рассматривать как аналоги легких — они всегда представляют участки покровов, трубкообразно глубоко впячивающиеся в тело и там обычно ветвящиеся. Функционирование трахейной системы основано на принципе диффузии, как это было показано Кругом (Krogh, 1920) для насекомых. Если учесть диаметр и длину трахейных трубочек, потребление кислорода насекомым и константу диффузии кислорода, то оказывается, что одной диффузии этого газа от сообщающихся с атмосферой дыхалец до мест потребления O_2 тканями достаточно для поддержания жизнедеятельности. Скорость диффузии газа в газовой смеси пропорциональна парциальному давлению газа:

$$\frac{dp}{dx} = RT \frac{dc}{dx},$$

где $\frac{dp}{dx}$ — скорость диффузии в направлении x ; R — константа Клапейрона; T — абсолютная температура; c — концентрация газа.

Диффузия кислорода по трахеям к местам потребления совершается быстрее, чем диффузия углекислоты от тканей, из которых она выделяется, в атмосферу, где ее содержание составляет 0,03%. Однако растворимость углекислоты в воде в 28 раз выше, чем растворимость кислорода, а проницаемость для углекислоты тканей животного в 36 раз выше, чем проницаемость для кислорода. С этим связано то, что в трахеях не бывает застоя углекислоты, выводимой из организма членистоногого и другими путями — через покровы, в местах их большей проницаемости.

Основное преимущество трахейной системы в условиях наземного образа жизни то, что диффузия водяного пара по тонким трахейным трубочкам происходит значительно медленнее, чем диффузия кислорода. Это связано с тем, что для пара при температуре ниже критической не весь объем свободен для движения молекул, а лишь его часть, остальная же как бы занята самими молекулами (так называемый коволюм). Кроме того, происходит конденсация молекул пара в капельки разного диаметра, диффузия которых протекает значительно медленнее, чем диффузия молекул газа. Поэтому, хотя с дыхательной поверхности (проницаемой для дыхательных газов и испарения) всегда происходит потеря воды, эта потеря при прохождении по тонкой трубке трахеи, в которой создается постепенный градиент концентрации водяного пара, ничтожна (Carter, 1948; Гиляров, 1949).

Известно, что диффузия газов через мелкие поры ускоряется благодаря поверхностным явлениям. Это давно показано для устьиц растений, поступление газа через которые, несмотря на общую относительно ничтожную поверхность отверстий устьиц, осуществляется

в таких же размерах, как если бы поверхность листа не была защищена кутикулой.

В принципе таков же механизм и газообмена наземных членистоногих с помощью трахейной системы.

Все эти особенности газообмена через трахейную систему делают ее наиболее физиологически выгодной для существования в условиях дефицита влаги на поверхности суши таких относительно мелких животных, как наземные членистоногие.

У большинства наземных членистоногих капилляры трахей доходят непосредственно до клеток, потребляющих кислород тканей, но во многих случаях несомненно и участие гемолимфы в транспортировке кислорода. Таковы, например, «псевдотрахеи» мокриц.

«ЛОЖНОТРАХЕИ» МОКРИЦ

У мокриц трахееподобные образования (рис. 25) развиваются на базе плеоподий, функционирующих у водных равноногих как жабры, а у низших наземных форм — как стенки легких. У *Porcellio*, *Cylisticus*, *Armadillidium* и *Armadillo* на задней (дорсальной) поверхности экзоподитов вблизи их боковых краев образуются путем глубокого впячивания воздушные мешки с очень тонкими кутикулярными стенками, от которых отходят тонкие ветвящиеся слепо заканчивающиеся трубки, омываемые циркулирующей внутри экзоподита гемолимфой. Таким образом, дыхательные покровы плеоподий у таких мокриц оказываются погруженными. Поскольку трахейные трубочки не доходят до клеток, а омываются гемолимфой, их принято называть «трахейными легкими», или псевдотрахеями. Однако несомненно их глубокое конвергентное сходство с трахеями трахеат и паукообразных. У *Porcellio*, как указывалось выше, более 60% потребляемого кислорода поступает именно через псевдотрахеи, а у *Armadillo* — около 80%.

Число и расположение трахей варьируют у разных групп «настоящих» наземных членистоногих. Удобнее начать их рассмотрение с хелицеровых.

ТРАХЕЙНАЯ СИСТЕМА ХЕЛИЦЕРОВЫХ

Из наземных хелицеровых трахей нет у групп, дышащих только с помощью легких (*Scorpiones*, *Amblypygi*, *Uropygi* и различных четырехлегочных пауков, прежде объединявшихся в *Agaricina* — *Tetraneurones*), и у тех, для которых характерно кожное дыхание (*Koenenia* и другие *Palpigradi*, некоторые группы клещей).

У ложноскорпионов (*Pseudoscorpiones*) парные щелевидные стигмы располагаются на вентральной стороне брюшка позади 3- и 4-го стернитов, т. е. отвечают по своему положению III и IV сегментам брюшка. От стигм стволы отходят в медиальном направлении, а затем направляются в голову, доходя до уровня IV—III пар ног. Эти стволы имеют в поперечном сечении почковидную форму — к желобчатой стенке прикрепляются мышцы, другим концом связанные со стигмальной пластинкой, чем обеспечивается возможность изменения объема и вентиляции трахей, как показал Щелкановцев (*Stschelkanovzeff*, 1896, 1902) *.

* Такое вентиляционное устройство отдела функционирует аналогично атриуму трахейных камер диплопод.

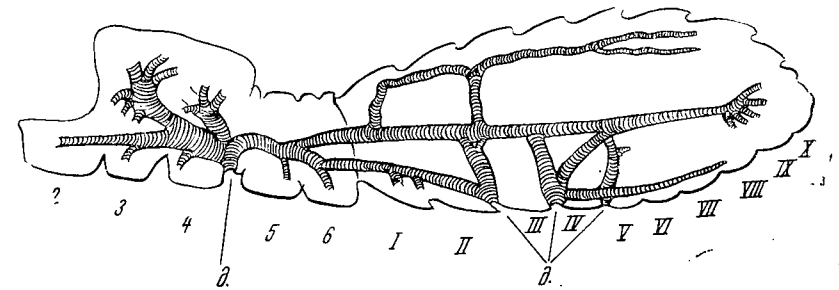


Рис. 28. Трахейная система сольпуги *Galeodes*

2—6 — сегменты просомы; I — X — сегменты опистсомы; d. — дыхальце

У ложноскорпионов конец передней дорсальной ветви каждого трахейного ствола загибается кверху и назад, расширяясь в форме шляпки гриба. От такой конечной камеры отходят мелкие трахеи с фильтрационными трихомами. Задние стволы короче и тоже заканчиваются конечной камерой, разделенной на две лопасти.

Строение стенок трахей у ложноскорпионов отлично от структуры трахейных стенок других паукообразных. Прокутикулярная интима трахей *Pseudoscorpiones* образует правильные складки, идущие по окружности ствола и уплощающиеся в том месте, где стенка ствола желобчатая вогнута. Эти складки интимы выступают и на наружной поверхности трахеи, имеющей как бы гофрированную не только внутреннюю, но и наружную поверхность подобно трубке противогаса. В трахейных стволах имеются палочковидные трихомы, особенно в тех местах, где стволы расширяются или где от них отходят трахеи. Там образуются анастомозы — фильтрационные приспособления, сходные с теми, какие есть у хилопод, двухвосток, пауков.

Своеобразно построена трахейная система у сольпуг (*Solifuga*), у которых стигмы располагаются следующим образом: 1-я пара открывается позади тазиков второй пары ног, т. е. на четвертом сегменте, на просоме, что для паукообразных является редким исключением; 2-я пара открывается вентрально на втором брюшном сегменте вблизи середины; 3-я пара еще ближе к средней линии на третьем сегменте брюшка. У представителей семейства *Galeodidae*, кроме того, на четвертом брюшном сегменте находится одна непарная стигма посреди вентральной поверхности (рис. 28).

Трахейная система сольпуг единая и состоит из продольных стволов и анастомоз, соединяющих дыхальца каждой пары друг с другом. Функционирующая как единое целое трахейная система характерна для крылатых насекомых и чешуйниц, для сколопендр, но среди паукообразных представляет исключение. У сольпуг хорошо развита вентиляционная сеть, и трахеи имеют большую емкость в отличие от пауков, имеющих только диффузионные трахеи. Стенки трахей у сольпуг имеют хорошо выраженные тенидии и очень похожи по структуре на таковые насекомых. Дыхальца у сольпуг снабжены развитым замыкательным аппаратом. Из всех паукообразных сольпуги характеризуются наибольшим совершенством трахейной системы — ее полной интеграцией, обильным ветвлением с признаками сегментной упорядоченности, приспособлениями к вентиляции (а не только к диффузии) и к регуляции поступления воздуха в трахеи.

Только просомальные очень маленькие и незаметные стигмы имеются у *Ricinulei*. Они располагаются по бокам на головогрудях дорсально от тазиков III пары ног на треугольных склеротизованных

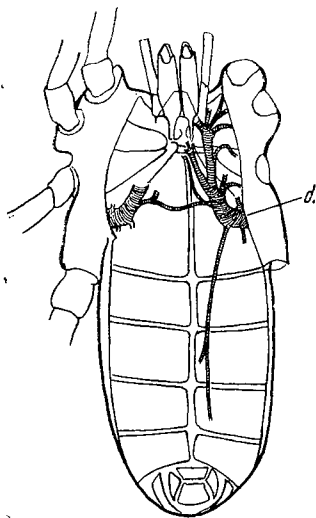
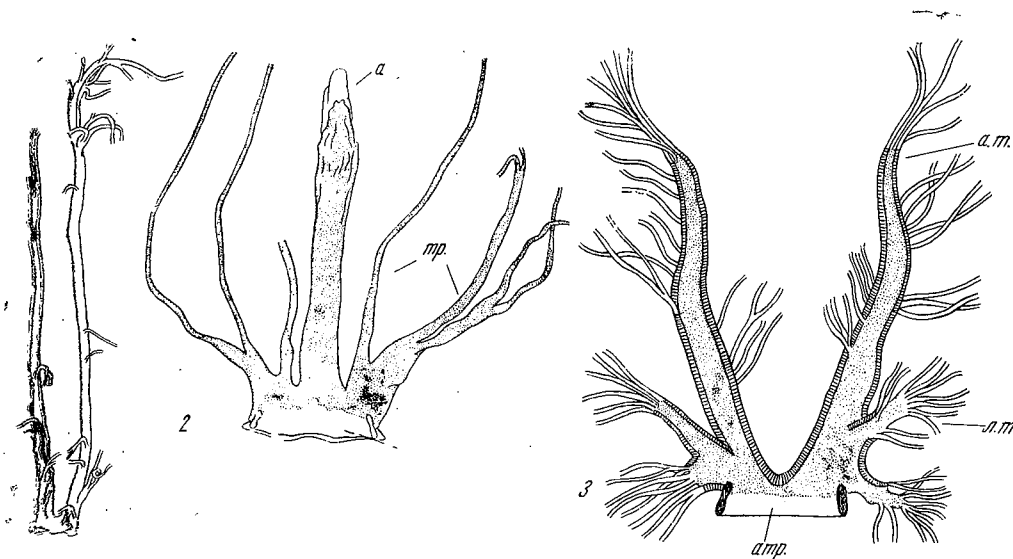


Рис. 29. Трахейная система сенокосца *Trogulus tricarinatus*
d. — дыхальце (по Ripper, 1931)

Рис. 30. Аподемальные трахейные стволы пауков

1 — задние *Miagrammops*; 2 — аподема (a.) и трахейные стволы (тр.) *Loxosceles*; 3 — трахеи *Attus floricola* L.; a. т. — аподемальные трахеи; л. т. — латеральные; атр. — атриум (по Purcell, 1909 и Snodgrass, 1952)



щитках. Стигма ведет в мешковидный довольно короткий атриум, направленный вперед. От конца атриума отходят тонкие трахеи, имеющие одинаковый диаметр на всем протяжении. Интима трахейных стволов у *Ricinulei* имеет короткие поперечные утолщения. И по расположению, и по структуре трахей *Ricinulei* занимают совершенно особое место среди паукообразных, их трахейная система, как и таковая сольпуг, не может быть гомологизирована с трахейной системой других групп.

Только трахейное дыхание свойственно и сенокосцам (*Opiliones*), у которых на вентральной поверхности брюшка в передней его части открывается пара стигм, имеющих различное строение у разных групп и видов. Стигмы либо скрыты в глубоких бороздах на задней стороне тазиков 4-й пары ног (*Trogulidae*, *Nemastomidae*, *Phalangidae*), либо открываются на вентральной поверхности брюшка (*Ischyropsalidae*). От стигм, разделенных генитальной пластинкой, отходят два трахейных ствола, дающих множество трахей, пронизывающих все тело и проникающих даже в конечности. Коррелятивно слабо развита кровеносная система. Трахеи имеют типичную тенидиальную выстилку и по

своему строению похожи на трахеи насекомых (рис. 29). Общий план строения трахейной системы сенокосцев выравнен в пределах отряда. Интересной особенностью *Phalangidae* надо считать образование на тibiaх вторичных дыхалец, прорывающихся изнутри после формирования трахей.

Отряд собственно пауков (*Araneina*) характеризуется большим разнообразием строения дыхательных органов его представителей.

Ранее применявшееся выделение четырехлегочных пауков (*Tetraneumonae*) как подкласса в свете современных исследований признается искусственным. Двумя парами легких характеризуются *Liphistiomorphae*, *Megalomorphae* и *Hypochilidae* из *Araneomorphae*.

Каждое легкое открывается на вентральной поверхности. Передние стигмы щелевидны и обычно тесно связаны с эпигастральной бороздой. Вторая пара похожих по форме стигм несколько позади от передней пары.

Для большинства представителей отряда пауков характерен смешанный тип дыхания — с помощью и легких (передняя пара), и трахей, развивающихся в тех же местах, где у четырехлегочных пауков располагается вторая пара легких, или нередко несколько смещающихся вперед или назад. У *Araneomorphae* от каждой задней стигмы отходят боковой и срединный стволы. Срединные стволы — это разрастающиеся зачатки аподем 9-го сегмента. Усиление проницаемости их тонкой кутикулы — путь, ведущий к формированию трахей, легко прослеживаемый в онтогенезе и в сравнительных рядах.

Иногда (у *Lycosidae*, *Araneidae*) трахеи частично сохраняют скелетную функцию аподем.

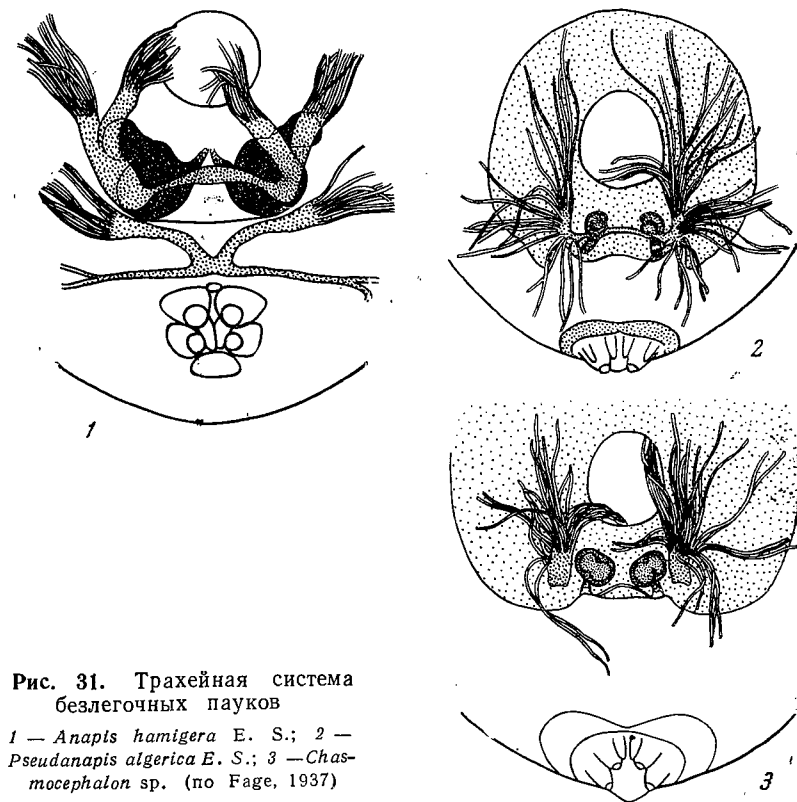


Рис. 31. Трахейная система безлегочных пауков
1 — *Anaplis hamigera* E. S.; 2 — *Pseudanaplis algerica* E. S.; 3 — *Chasmodon cephalon* sp. (по Fage, 1937)

Боковые стволы трахей двулегочных пауков развиваются как впячивание тех участков, где у четырехлегочных образуются легочные мешки.

Трахей бывают либо расходящиеся, либо локализованные. Локализованные бывают (по Purcell) двух типов — типа *Attus* и типа *Agelena*. Трахеи первого типа характеризуются тем, что от стволов, имеющих многократное спиральное утолщение интимы, отходят древовидные ветвления (*Uloboridae*, *Clubonidae*, *Attidae* и др.). Второй тип трахей — неветвистые трахеи, образующие только четыре длинных ствола (*Agelenidae*, *Lycosidae*, *Argiopidae*, *Drassidae* и др.). Расходящиеся трахеи характеризуются тем, что у них от более или менее крупного атриума и от трахейного ствола отходят многочисленные мелкие трахеи (рис. 30).

Сравнительно немногочисленны представители безлегочных пауков, у которых трахеи развились не только там, где они имеются у двулегочных, но и на тех местах, на которых у двулегочных пауков закладываются легкие (рис. 31). Это *Caroniidae*, *Telemidae*, имеющие только одну пару трахей *Symphytognathidae*.

У *Caronia* передние трахеи ситовидные, локализованные, от атриума отходит много трахей.

Опыты с изоляцией легких и трахей у двулегочных пауков (у *Tegenaria* и *Lycosidae*) показывают, что у них большую роль играют легкие. Так, по опытам Немеца (Nemenz, 1954), при заклеивании только легочных стигм пауки *Tegenaria ferruginea* погибли через 90—300 мин., а изоляция только трахей не сказывалась на их состоянии.

У *Segestria*, имеющих богатые ветвлениями, заходящие в голову грудь трахеи, наоборот, важны для газообмена именно трахеи.

Показательно, что соотношение положения трахей и сердца указывает на то, что развитие трахейной системы делает менее существенной дыхательную функцию гемолимфы (несомненную у легочных форм).

Так, у четырехлегочных *Liphistiomorpha* сердце занимает шесть передних сегментов брюшка и имеет пять пар остий, а у трахейных пауков (*Telemidae*, *Caroniidae*) сердце укороченное, только с двумя парами остий.

Косвенно, но убедительно, это указывает на вторичный характер трахейной системы пауков. Укорачивание сердца известно и у водных *Argyronetidae*, вторично переходящих к кожному дыханию, на долю которого падает основная функция газообмена паука-серебрянки.

Трахей пауков нередко имеют очень сложную структуру стенок. Покровная природа трахей пауков явственно выражена — гиподерма с эллиптическими ядрами обволакивает трахеи, кутикулярная тенидиальная выстилка которых несет многочисленные палочковидные трихомы. Эти трихомы иногда на конце расширяются, а иногда несут вертикальные ветви, утолщенные при основании. Таким образом, внутренний просвет трахейной трубки имеет как бы дополнительную решетчатую выстилку, образуемую трихомами, функция которых — предохранение трахей от спадания.

Распространение легких и трахей у разных групп пауков с учетом возможной примитивности и вторичности других комплексов признаков, а также сравнение коррелятивных изменений сердца и других органов, вызываемых развитием трахейной системы, убеждает в том, что у пауков древнее легочное дыхание, что трахеи — вторичное приобретение в филогенезе этой группы хелицеровых.

То, что трахеи развиваются в тех же местах, где у других групп пауков имеются легкие, нередко приводило зоологов к мысли о гомологии этих образований.

По-видимому, придыхальцевая часть трахей *Dysdera* может быть расценена как гомолог атриальной части легкого, но в целом трахеи —

не гомологи легких. Монтгомери (Montgomery, 1909) нашел, что в процессе эмбриогенеза легкие развиваются за счет вrastания погруженной части зачатка конечности, а трахеи образуются в онтогенезе позже и независимо, когда зачаток конечности уже исчезает и закладка трахей происходит позади того места, на котором был этот зачаток (цитировано по Snodgrass, 1952).

Риппер (Ripper, 1931) старается преодолеть препятствие к гомологизации легких и трахей, рассматривая легкие паукообразных как «веерообразные трахеи» («Fächertracheae»), что, однако, не устраняет принципиальных отличий этих структур. Преимущества трахейного дыхания как основы снабжения кислородом тканей наземных членистоногих, прослеживаемого в разных группах, делают понятным развитие трахей на месте редуцирующихся легких, так как именно эти участки покровов сохраняют проницаемость — необходимое условие функционирования трахей. Гомологичны друг другу места развития дыхательных органов у пауков, но легкие и трахеи — не гомологи между собою.

В пределах обширной группы клещей (*Acarina*) наблюдается исключительно многообразие развития трахейной системы и расположения стигм. Последний признак организации кладется в основу многих систем классификации клещей, начиная с систем Крамера (Kramer, 1877), Канестрини (Canestrini, 1891) и др.

У многих клещей дыхание кожное, трахеи отсутствуют. Как правило, появление трахей в онтогенезе происходит поздно — редко у личинок, чаще у нимф. Дыхальца на просоме расположены вентрально. Они бывают позади 4-й пары ног (*Metastigmata*), между 3-й и 4-й парами (*Mesostigmata*), между 2-й и 3-й (*Parastigmata*), между основаниями педипальп и 1-й парой ног (*Heterostigmata*), между хелицерами и педипальпами (*Stomatostigmata*) или дорсально впереди хелицер (*Prostigmata*).

Бывает две пары стигм, например у *Holthyris* (*Parastigmata*), у которых передняя пара дыхалец над коксами 2-й пары ног, а задняя пара — каудально от них.

У *Cryptostigmata* (*Oribatei*) четыре пары стигм на просоме, а у *Notostigmata* четыре пары стигм на опистосоме. Таким образом, положение и число стигм у клещей необычайно варьирует, причем, несомненно, невозможно какая-либо гомологизация этих образований у разных групп. Число трахей у клещей тоже крайне изменчиво, например у *Pediculopsis* их количество у разных особей колеблется (5—10).

Наиболее совершенно развиты трахеи у *Ixodidae*, у которых, благодаря постоянно открытой большей части поверхности тела при питании на животном-хозяине, покровы дифференцируются в направлении развития непроницаемой для транспирации эпикутикулы.

В характере трахей *Ixodidae*, в их ветвлении, окончании в клетках, в наличии анастомоз, в структуре тенидиальной выстилки и т. д. много черт сходства с трахейной системой насекомых.

В большинстве случаев трахеи не ветвистые, но у *Metastigmata* (*Ixodidae*) они обычно сильно ветвятся.

Бывает, что стигмы сперва ведут в вентиляционную камеру, от которой отходит много мелких трахей (например у *Bdella*), а иногда отдельные мелкие трахеи, например у *Smaris* (из *Erythraeidae*), открываются непосредственно на поверхности тела.

В отношении трахей у клещей Рейтер (Reuter, 1909) еще в начале нашего века пришел к выводам, что это образование — *sui generis*, т. е. не гомологичное трахеям других групп членистоногих. В частности, у *Oribatei* они связаны с основанием органов чувств — трихоботрий, функция которых также требует проницаемых участков покровов (рис. 32).

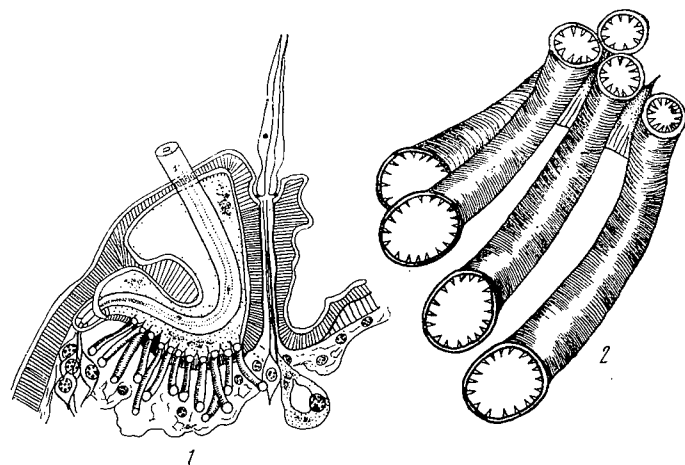


Рис. 32. Трахеи, связанные с трихоботриальным органом орибатид
1 — разрез трихоботриального органа; 2 — участок с трахеями (по Tagman, 1950)

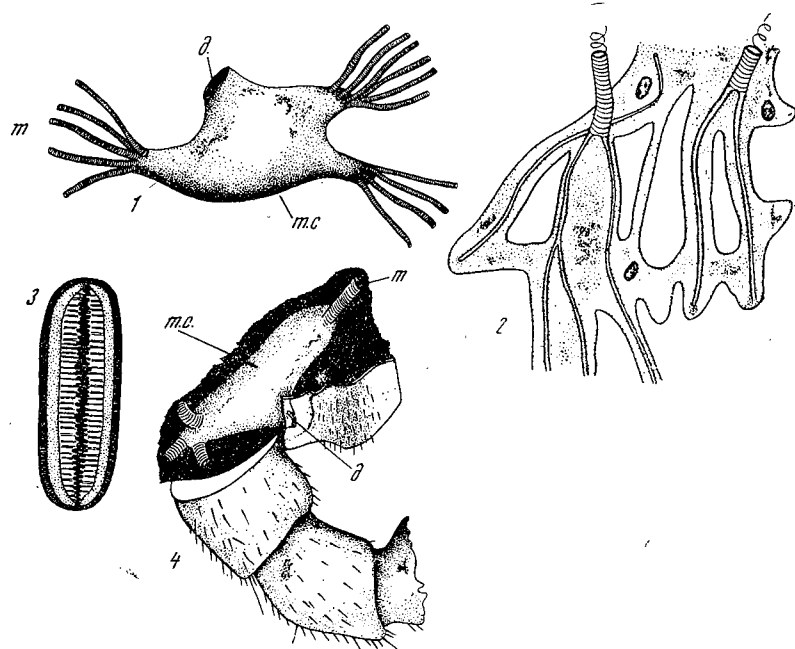


Рис. 33. Трахейная система диплопод
1 — трахейная сумка кивсяка *Julus*; 2 — окончание трахеол в синцитии; 3 — дыхальце с фильтрующим аппаратом; 4 — дыхальце и трахейная сумка у основания конечности *Glomeris* (стерильная область вскрыта)
д. — дыхальце; т. с. — трахейная сумка; т. — трахея (по G. Seifert, 1961)

Если у наземных хелицеровых трахейное дыхание представляет собою только один из типов воздушного дыхания, то у представителей подтипа *Atelocerata* это основной тип дыхания; недаром многоножки и насекомые, объединяемые в этот подтип, нередко называются общим термином «Tracheata».

ТРАХЕЙНАЯ СИСТЕМА ПРОГОНЕАТ

У имеющих нежные покровы *Symphyla* большую роль играет, конечно, кожное дыхание, однако частично снабжение тканей переднего отдела тела осуществляется и с помощью трахей.

Трахейная система этих многоножек по своему положению отличается от трахейной системы других *Megapoda*. Единственная пара стигм располагается на голове, позади от оснований усиков. Отходящие от стигм трахеи мало ветвятся, и их ветви распространяются только в голове и в трех передних сегментах. Основные стволы отходят от стигмы назад и заггибаются к голове. В эмбриогенезе у *Hanseniella* зачаточные впячивания трахей закладываются на 9-й день в области мандибулярного сегмента, но до первой линьки дыхальца не функционируют (Tiegs, 1940). Не только положение дыхалец у симфил совершенно негомологично другим *Atelocerata*, но и характер трахейных стволов резко отличен — главные трахеи не имеют спиральных или кольцевидных тенидиев. Шагреневанная выстилка трахейных стволов продолжается и в ветви. Некоторые авторы (Richards a. Korda, 1950) считают, правда, сетчатость интимальной выстилки образованием неполных тенидий. Эти обстоятельства не позволяют гомологизировать трахейную систему *Symphyla* с таковой каких-либо других групп членистоногих.

У диплопод, кроме *Proterandria*, на каждом сегменте туловища имеется по паре стигм, расположенных вентро-латерально (у *Proterandria* на I и II туловищных сегментах стигм нет); стигмы имеются и на гоноподных сегментах (рис. 33).

Трахейная система состоит из вентиляционной камеры, в которую открывается дыхальце (так называемой трахейной сумки), и из отходящих от нее мелких ветвящихся (у *Pselaphognatha* и *Opisthandria*) или неветвистых более крупных (у *Proterandria*) трахей. По-видимому, строение трахей связано у диплопод с формой тела — снабжение кислородом тканей узкотелых форм (например, *Polydesmus*) обеспечивается и неветвистыми трахеями, а при широком теле (у *Glomeris*) возникает необходимость в дополнительном ветвлении трахей.

Трахейная сумка возникает как впячивание эктодермы, и ее покровы переходят в покровы поверхности тела. Однако на срезах через трахейную сумку *Opisthospermophora* хорошо прослеживается место, где брюшная поверхность выстилки сумки сливается с покровами, утрачивая свою самостоятельность.

Положение трахейной сумки связано со строением стернитов и местонахождением тазиков, поскольку к стенкам трахейных сумок прикрепляются мышцы. Таким образом, с одной стороны, трахейные сумки функционируют как скелетные образования, а с другой — прикрепляющиеся к ним мышцы конечностей имеют значение и вентиляционных! В этой связи уместно вспомнить, что у ложноскорпионов, т. е. у группы, весьма далекой от диплопод, прилегающие к дыхальцам отделы трахейной системы тоже имеют характер «вентиляционных камер», объем которых может меняться при сокращениях мускулов-дилататоров.

Трахейные сумки диплопод имеют либо сильно склеротизованные стенки [у кивсяков (рис. 33, 1) и других *Opisthandria* и многосвязов], либо слабо склеротизованные с многочисленными тонкими «окнами» (*Colobognatha*).

У *Glomeridae* и *Gervaisiidae* в последней части трахейной сумки ее стенки имеют спиральное утолщение, что позволяет рассматривать вентиляционные камеры как производные трахей. Из вентиляционной камеры поступивший в нее воздух диффундирует в тонкие трахейные трубочки.

У *Proterandria*, характеризующихся многочисленными пучками мелких трахей, в стенках трахейной сумки имеются отверстия. Места отхода трахей от сумки характеризуются тонкими стенками. Число трахей варьирует у различных форм, равно как и их положение относительно дыхалец.

Трахеи, отходящие от вентиляционной камеры, имеют постоянный объем благодаря укреплению их стенок спиральными тениями. Они не ветвятся, не образуют анастомоз и продолжают в соседние сегменты.

Трахеи заканчиваются капиллярами, входящими, как показал Реми (Remy, 1925), в синцитиальное образование, окружающее такой капилляр (рис. 33, 2).

У *Opisthandria* (и у *Pselaphognatha*) мешковидные трахейные сумки переходят в немногие диффузионные трахеи, которые далее древовидно ветвятся. В толстых стволах этих форм спиральные тении выражены явственнее, чем у *Proterandria*, и такие крупные трахеи похожи на трахеи насекомых. Сходство трахей гломерид с трахеями насекомых усиливается и тем, что у них трахеи, разветвляясь на капилляры, входят в конечные клетки. Однако, разумеется, гомологизировать трахейную систему *Opisthandria* с трахейной системой насекомых нельзя. *Opisthandria* — специализированные формы, и сходство трахейных систем этих *Diplopoda* и *Insecta*, как подчеркивал Ферхефф (Verhoeff, 1917, 1925), явно вторично и возникает конвергентно. Риппер (Ripper, 1931) считает, что среди диплопод наиболее примитивной, хотя и не первичной для класса структурой трахей характеризуются *Colobognatha*. У таких представителей этой очень влаголюбивой группы, как *Polyzonium germanicum* L., от маленького дыхальца отходит трахейная сумка, состоящая из начальной трубки, переходящей в наружную и внутреннюю камеры, откуда начинаются пучки нежных трубочек. На ногах у *Colobognatha* есть способные выпячиваться под давлением гемолимфы участки, покрытые тонкими проницаемыми покровами, обеспечивающими газообмен, аналогично тому, как среди насекомых это наблюдается у щетинохвосток.

Риппер считает, что мало вероятно вторичное развитие таких недостаточно эффективных дыхательных органов у форм, имевших развитую трахейную систему, с чем он и связывает возможную примитивность трахей *Colobognatha*.

В общем трахейная система *Diplopoda* не может быть гомологизирована с таковой других групп *Myriapoda* или вообще других членистоногих, хотя в отдельных деталях строения трахей можно обнаружить признаки сходства с ложноскорпионами, с насекомыми и хилоподами. Это сходство бывает глубоким, но всегда явно вторично. У *Diplopoda* трахейная система развилась в пределах класса, а не унаследована от предков, общих с другими членистоногими.

Хотя класс губоногих (*Chilopoda*) представляет вполне четко характеризующую таксономическую единицу, составляющие этот класс группы могут рассматриваться как отдельные ветви, довольно давно разошедшиеся. Каждая из ветвей характеризуется своеобразной специализацией, и расположить отряды в порядке, отражающем филогенетические изменения, не представляется возможным. По строению дыхательной системы и по ряду других признаков наиболее естественно деление хилопод на подклассы *Pleurostigmata* и *Notostigmata*, как это было сделано Пококком (Рососк, по Attems, 1926) и подтверждено ревизией внутренней организации губоногих, проведенной Кауфманом (1961).

У *Notostigmata* (*Scutigera*) трахейная система имеет аберрантное вторичное строение, как это единодушно подчеркивают все авторы (см. Prunescu, 1965).

У *Scutigera* трахейная система явно негомологична таковой остальных групп губоногих. У скутигер дыхальца (называемые обычно «stigmata») непарные, расположенные в щелях на складках под семью тергитами (1, 3, 5, 8, 10, 12 и 14). Каждое дыхальце ведет в обширную вестибулярную камеру, от стенок которой отходит около 600 трахей, располагающихся в пять-шесть слоев. Каждая трахейная трубка дважды дихотомически ветвится, но анастомоз между отдельными трахеями нет (рис. 34). У остальных губоногих дыхальца располагаются по бокам тела (откуда и название «*Pleurostigmata*») над коксами, ближе к тергитам. Дыхальца с их прочными перитремами находятся на сильно склеротизованных элементах посреди мягкой мембраны. Расположение трахей в области межсклеритных мембран, на перепончатых плеврах у хилопод хорошо согласуется с возможностью филогенетического возникновения трахей в результате дифференцировки тонких участков покровов, сохранявших дыхательную функцию при прогрессивной склеротизации других участков поверхности тела.

Кауфман (1960) отмечает большую примитивность дыхательной системы геофиломорфных многоножек, у которых на каждом несущем ноге сегменте туловища (кроме последнего) имеется по паре дыхалец (рис. 35).

У геофилид дыхальца, имеющие перитрему, ведут в атриальную полость, от которой отходят трахейные стволы. Атриум и основания трахейных стволов имеют палочковидные выросты (трихомы), но не имеют тенияльной выстилки, характерной для других участков трахей. Это можно расценить как признак того, что основания трахей имеют атриальную природу.

В большинстве случаев от каждой стигмы берут начало трахейные стволы (передние стигмы туловищных сегментов начиная с 4-го и последняя пара стигм).

Трахейная система *Geophilus* характеризуется тем, что в головном отделе ветви образуют хиазмы. Значение хиазм, вероятно, — бесперебойное снабжение кислородом мозга даже в тех случаях, когда у этих почвенных многоножек случайно засоряется дыхальце с одной из сторон тела (аналогично, например, у камподеи).

Дорсальные стволы, проходящие вдоль всего тела с каждой стороны, в каждом сегменте соприкасаются друг с другом; в местах соприкосновения трахеи не имеют тений, но имеют хитиновые выросты (трихомы), такие, как в атриуме и у основания трахей. Таким образом, здесь формируется еще один фильтрующий аппарат. В области сердечных трахей у геофилид часто наблюдаются анастомозы, особенно у более старых особей. Вообще с возрастом усложняется трахеация:

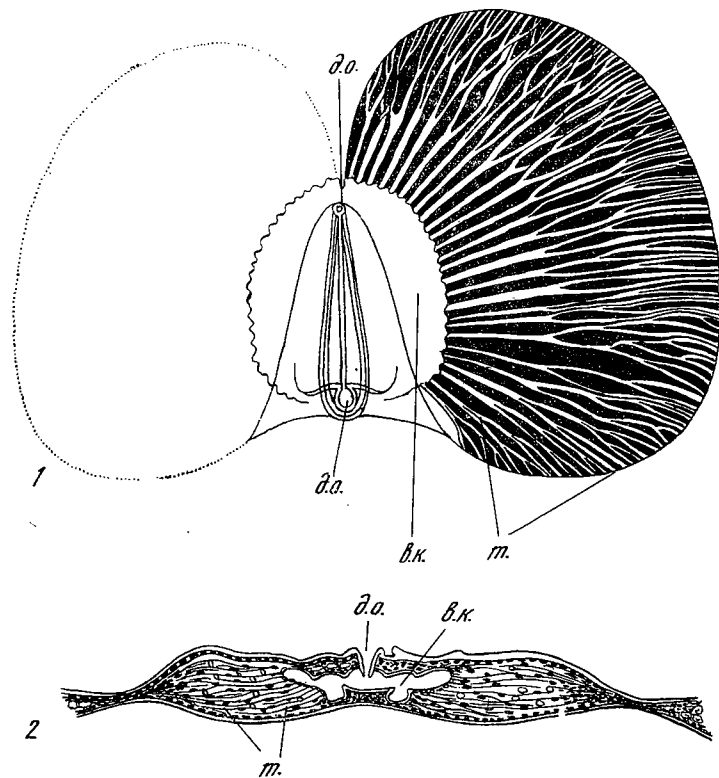


Рис. 34. Трахейная система мухоловки (*Scutigera*)

1 — трахейная система VI сегмента (со спинной стороны); 2 — трахейная система IV сегмента в разрезе; д.о. — дыхательное отверстие воздушной камеры; в.к. — полость воздушной камеры; т. — трахея

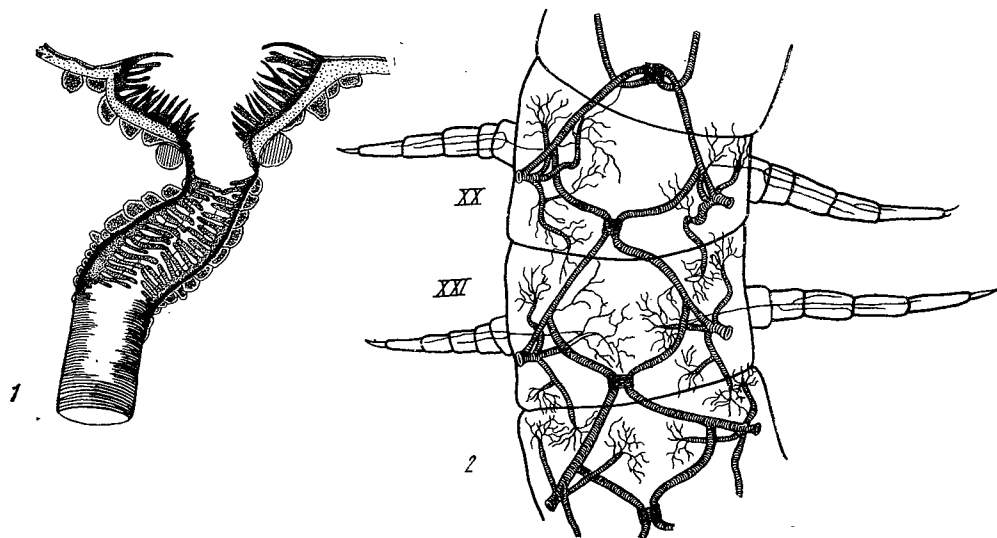
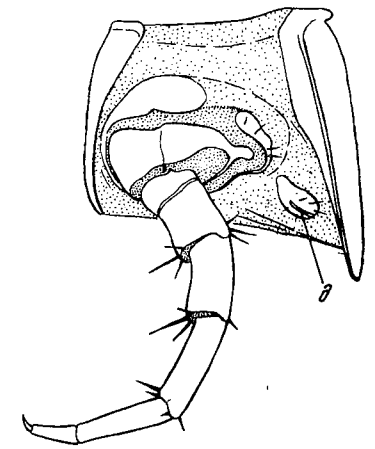


Рис. 35. *Geophilus proximus* C. L. Koch

1 — продольный разрез дыхальца; 2 — схема расположения трахей в туловищных сегментах; XX, XXI — порядковые номера сегментов туловища (по Кауфману, 1960)

Рис. 36. Сегмент костьянки (*Lithobius*) с дыхальцем (д.) на плевральной части



нередко у старых многоножек бывают такие трахеи, которых нет у молодых.

Даже у геофилид, у которых наиболее четко выражена сегментация трахейной системы, эта сегментация не отвечает основной метамерии. Каждый трахеосомит (дыхальце, атриум и отходящие от него стволы трахей) снабжают воздухом не только сегмент, на котором находятся дыхальца, но и соседние сегменты. Это показывает, что трахейная система *Geophilomorpha* может рассматриваться как вторичное образование, ее метамерия не имеет древних черт истинной метамерии членистых.

В пользу вторичности трахейной системы у геофиломорф свидетельствует и тот факт, что вышедшие из яиц особи обладают кожным дыханием, а трахейная система у них не развита.

Стигмы у геофиломорф появляются после одной-двух линек и возникают как бледно-желтые впячивания эктодермы, по краям которых образуются небольшие дужки, соединяющиеся в округлые перитремы, а закладывающиеся в этом возрасте трахеи еще не имеют тений (Verhoeff, 1925).

Трахейная система у геофиломорф имеет и опорную функцию, служит как бы внутренним эластичным скелетом, а сплетения отростков вентральных ветвей несомненно защищают нервные узлы от сжатий при резких изгибах тела.

Во многих отношениях даже примитивнее организация трахейной системы костьянок (*Lithobiomorpha*).

У них каждый трахеосомит изолирован (некоторая аналогия с *Diplopoda*), но в принципе имеет сходное с геофилами строение. У взрослых особей *Lithobius forficatus* стигмы (рис. 36) только на 3, 5, 8, 10, 12 и 14 сегментах. Стигмальные щели у костьянок узкие, атриум, как и у геофилов, с трихомами.

Средние туловищные трахеосомиты тоже характеризуются четырьмя стволами, отходящими от атриума.

И у костьянок в головном отделе ветви трахей образуют хиазмы. Закладывается трахейная система у костьянок тоже после линек. Выходят из яиц бестрахейные кожнодышащие формы; после первой линьки у основания кокситов 3-й пары ходильных ног закладывается первая пара стигм. Вторая пара (возле 5-й пары ходильных ног) закладывается после следующей линьки или тоже после первой; после трех линек появляется пара стигм на 8-м сегменте, а после четырех линек появляется полный набор стигм.

Таким образом, и в этом случае можно рассматривать развитие трахейной системы как явно вторичное приобретение, причем число стигм растет по мере усложнения условий снабжения кислородом, что зависит от увеличения размеров.

У поверхностно обитающих форм сколопендровых (*Scolopendromorpha*) обычно девять пар дыхалец, ведущих в более сложно устроенные камеры, разделенные диафрагмой, меняющей просвет камеры, на вестибулярную и атриальную части. От дна атриума у сколопендр отходят многочисленные трахеи.

Обитание сколопендроморф в почве, в условиях более постоянного режима влажности (в случае Cryptopidae), приводит к формированию атриальной камеры, сходной с таковой у геофилид, и к образованию структуры трахесомитов, напоминающей таковую литобиид.

У слепых почвенных сколопендровых р. *Plutonium*, ведущих образ жизни, сходный с геофилами, дыхальца расположены не на 3, 5, 8, 10, 12, 14, 16, 18 и 20 сегментах, как у большинства сколопендр, а на всех сегментах с 3 по 21. Трудно судить, первично или вторично число стигм у *Plutonium*. У *Scolopendromorpha* трахейная система характеризуется наличием связи и в пределах стволов, идущих от стигмы к стигме с каждой стороны тела, и соединением анастомозами трахейных стволов правой и левой сторон, т. е. высокой степенью интеграции трахейной системы, напоминающей в этом отношении трахейную систему высших насекомых. Закладка трахей у сколопендр происходит еще до выхода из яйца.

В деталях внутреннего строения трахейной системы губоногих многоножек тоже много черт, напоминающих насекомых. Как и у насекомых, трахеи хилопод заканчиваются капиллярными трахеолами, входящими в клетки или в синцитиеобразные скопления всех тканей. Снабжение кислородом тканей обеспечивается и диффузией через стенки тонких трахей, и через трахеолы.

При разборе *Pleurostigmata* можно принять использованный выше порядок расположения отрядов, поскольку деление хилопод на *Aptomorpha* и *Epimorpha* следует признать искусственным. Тасманийские *Craspedostigmus*, выделяемые в отряд *Craspedostigmorpha*, характеризуются таким строением трахейной системы, при котором от атриума отходит множество пучков самостоятельных трахей. Этот тип Прунеско (Prunescu, 1965) считает наиболее примитивным. Этот же исследователь показывает, что *Craspedostigmorpha* имеют признаки, промежуточные между анаморфными и эпиморфными губоногими многоножками.

Сравнение дыхательных органов различных хилопод не позволяет наметить общность происхождения их трахейной системы. Невозможно вывести строение трахейной системы скутигер из таковой *Pleurostigmata*.

Нельзя уверенно сказать, примитивнее ли трахейная система геофилов или костянок, а если учесть все особенности, то затруднительно даже вывести их от единого типа. Все это заставляет признать, что трахейная система у разных ветвей губоногих развилась независимо, но по сходному принципу.

Можно допустить, что первыми шагами в этом направлении было связанное с уменьшением общей проницаемости покровов увеличение дыхательной поверхности путем образования углублений, соответствующих атриумам, а дальнейшее усложнение и увеличение этой поверхности привели к трахеации.

Сходство трахейной системы *Pleurostigmata* с трахейной системой насекомых несомненно следует признать результатом глубокой конвергенции и частной гомологии (по Ремане), а не полной гомологии, как полагал Риппер (Ripper, 1931).

В пределах класса *Chilopoda* каждая естественная группа характеризуется своим набором признаков примитивности и специализации. Так, скутигеры, наиболее специализированные по большинству признаков, таких как гетерономность сегментации, строение ходильных ног с расчлененной лапкой и т. д., отличаются наибольшей примитивностью строения максилл. Геофилиды с их примитивной гомономной сегментацией отличаются редукцией максиллярных желез. Вследствие этого разные авторы приписывают черты большей примитивности разным груп-

пам хилопод. Аттемс (Attems, 1926), Беклемишев (1944), Мэнтон (Manton, 1952) и другие полагают примитивными геофилид, а у Снодграсса (Snodgrass, 1957) и Шарова (Sharov, 1966) акцентированы черты примитивности скутигер.

Конечно, обе точки зрения являются крайними — и *Geophilomorpha* и *Scutigermorpha* характеризуются и примитивными, и прогрессивными чертами. Именно поэтому многие авторы (Prunescu, 1965) стараются искать исходные признаки организации хилопод у сколопендр и костянок, у которых и прогрессивные, и примитивные черты выражены более умеренно.

Близок к правильному подходу Кауфман (1961а, б), оценивающий признаки в эколого-эволюционном, а не филогенетическом аспекте. Как будет показано ниже, сравнение способов размножения дает убедительные критерии для признания большей примитивности геофиломорф как группы в целом.

Для понимания же происхождения и эволюции трахейной системы как адаптации к наземному образу жизни хилоподы дают замечательный материал.

Формирование в онтогенезе на постэмбриональном этапе трахейной системы у геофилов и костянок, зависимость степени ее развития от условий газообмена при разных размерах костянок, различие мест закладки и сходство принципа строения у разных групп хилопод позволяют высказаться в пользу того, что при определенной общей выровненности организации представителей крупного таксона развитие дыхательной системы по сходному принципу основано на том, что специфика организации позволяет развиваться данной системе органов только в определенном направлении. Черты сходства, которые без глубокого анализа можно признать определяемыми общностью происхождения, следует признать зависящими от общего принципа организации и направляемыми принципами и условиями функционирования.

ТРАХЕЙНАЯ СИСТЕМА ЭНТОГНАТНЫХ АПТЕРИГОТ

Среди протур (*Protura*, *Myrientomata*) представители подотряда *Acerentomida* не имеют трахейной системы и характеризуются кожным дыханием. У видов подотряда *Eosentomida* есть трахейная система, открывающаяся парными стигмами, расположенными на тергитах средне- и заднегруди (рис. 37, 1). Стигмы соединяются с продольными трахейными стволами, идущими от среднегрудного дыхальца в средне- и переднегрудь и в голову, а от заднегрудного — к заднегрудь и брюшку. Правый и левый стволы связаны анастомозами.

Трудно судить о том, какая из групп современных протур примитивнее. Ряд признаков, позволяющих считать более примитивными *Eosentomida*, такие компонентные исследователи как Туксен (Tuxen, 1964), склонны считать следствием редукции. Другие же, как Ионеску (Ionescu, 1951), обзор системы протур начинают с бестрахейных *Acerentomida*. Несомненно только, что предки трахейных форм были кожнодышащими и что трахейная система, столь своеобразно развивавшаяся у этих форм, выработалась на базе кожного дыхания*.

Большинство ногохвосток — *Arthropleona* — не имеет трахейной системы (за исключением, возможно, только близкой к *Arthropleona* *Actaleptes neptuni* Giard). Развита же трахея у *Symphyleona-Sminthuridae* (рис. 37, 2), единственной группы ногохвосток, характеризующейся многими признаками приспособлений к открытому образу жизни

* В пользу этой гипотезы свидетельствует поздняя закладка трахей у протур.

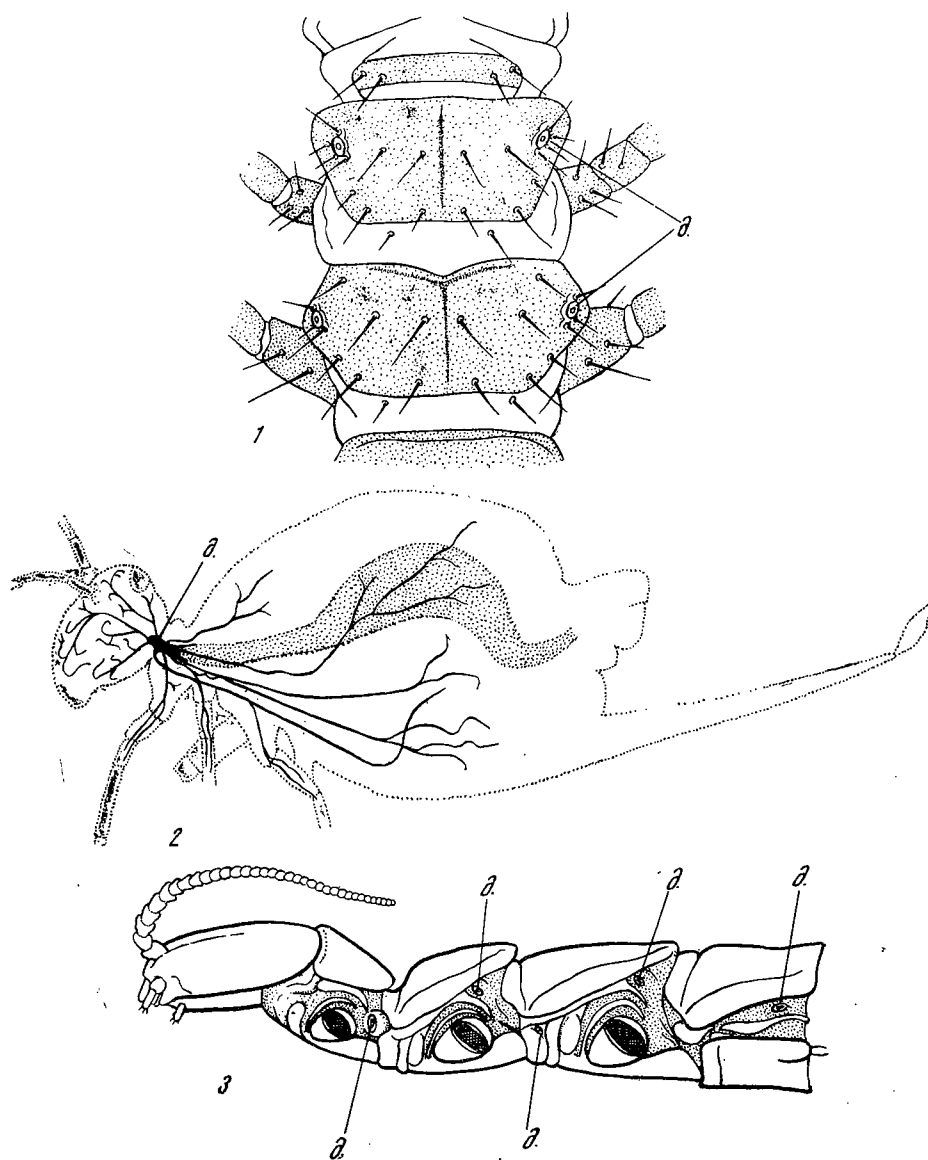


Рис. 37. Расположение дыхалец (d.) у низших насекомых

1 — средне- и заднегрудной сегменты бесщиткового *Eosentomon armatum* Stach (по Ionescu); 2 — трахейная система ногохвостки *Sminthurus* (зачернена), кишечник выделен пунктиром; 3 — грудные и первый брюшной сегменты вилохвостки *Jaryx* (из Snodgrass)

(слитность сегментов брюшка, защитная при наземном образе жизни окраска, фитофагия и т. д.). Именно сминтуриды, как это было показано еще Дэвисом (Davies, 1927), из всех коллембол наиболее устойчивы к высыханию.

У сминтурид (*Sminthurus viridis* L. и др.) 1 пара стигм открывается на шейном отделе. От дыхалец, не имеющих ни замыкательного аппарата, ни обширного атриума, отходят трахеи; трахеи правого и левого стволов никогда не анастомозируют друг с другом. Более крупные стволы укреплены тенидиальной нитью, довольно неправильно выстилающей внутреннюю поверхность стволот. Ветви трахей проходят в голову, брюшко, подходят к конечностям (у *Sminthurus*). У *Bour-*

*letiella lutea нет хиазм, свойственных сминтуру, а у *Sminthurides aquaticus* нет трахей в туловище. У *Actateles* трахеи находятся только в голове и не имеют тенидиальной выстилки.*

Еще Заббе (Sabbe, по Ripper, 1931) высказывался в пользу воззрения на трахеи Collembola как на новообразования, возникшие в процессе эволюции этой группы, а не унаследованные от предков. Действительно, наличие трахей только у явно специализированных, переходящих к жизни на наземных частях растений целнобрюхих сминтурид и близких форм и отличие их гистологической структуры (характер тений, неясность связи трахеол с терминальными клетками — Davies, 1927) от таковой высших насекомых позволяет считать, что у Collembola трахеи образовались конвергентно с другими группами Hexapoda и Myriapoda как приспособление к жизни на открытой поверхности почвы и растений при более низкой, чем в почве или подстилке, относительной влажности воздуха.

У третьей группы энтогнатных насекомых — у вилохвосток (Diplura) — трахейная система развита, несмотря на тонкость и несомненную проницаемость покровов.

У *Campodea* ведущее значение имеет, по-видимому, кожное дыхание (Marten, 1939). Дыхальца трахейной системы у *Campodea* имеются только на грудном отделе; трахеи, отходящие от каждого дыхальца, не связаны друг с другом. От дыхалец I пары (расположенных в передней части среднегруды) ветви отходят к голове, где заходят и в усики — до третьего членика.

II пара дыхалец на среднегруды дает трахеи, снабжающие грудной отдел, а от III пары, находящейся на заднегруды, ветви доходят до 10-го членика брюшка. Ни в ноги, ни в церки *Campodea* ветви трахей не заходят. Трахеи кампоед не выстланы тенидиальной нитью, а дыхальца не имеют замыкательного аппарата.

У Jarygidae и Projarygidae, кроме грудных дыхалец, имеется по паре дыхалец на первых 7 сегментах брюшка. У *Jaryx* бывают трахейные комиссуры, во всяком случае между 8—9-м сегментами брюшка, а у Projarygidae — в переднегруды и в брюшке. У Jarygidae имеются на грудном отделе 4 пары дыхалец (рис. 37, 3), из них 3-я пара находится в передней части заднегруды, впереди от 4-й пары. У Projarygidae — 10 пар дыхалец (3 грудных и 7 брюшных), а у *Anajaryx* — всего 9 пар дыхалец. Строение трахейной системы Diplura отличается широким варьированием; число грудных дыхалец у *Jaryx* является уникальным. По-видимому, нет основания гомологизировать трахейную систему вилохвосток с таковой высших отрядов насекомых.

Снодграсс отмечает, что положение 3 первых пар грудных сильно развитых дыхалец над основаниями тазиков у *Jaryx* несходно с расположением стигм у высших насекомых и по своему характеру приближается к тому типу положения, который наблюдается у губоногих многоножек (Snodgrass, 1938).

Последняя (4-я) пара дыхалец, расположенных у япигид в задней части заднегруды, занимает положение, гомодинамное брюшным, да и по развитию они сходны. Это позволяет рассматривать 4-ю пару дыхалец Jarygidae как сместившуюся на грудной отдел переднюю пару брюшных дыхалец. В этом случае облегчается гомологизация трахейной системы в пределах Diplura (3 передние пары грудных дыхалец Jarygidae — гомологи грудных дыхалец Campodeidae). Однако несомненна специфика трахейной системы вилохвосток. Об этом свидетельствует и тот факт, что у *Campodea* по выходе из яйца трахейной системы и дыхалец еще нет — они развиваются позднее; у *Jaryx* даже у поздних эмбрионов еще нет трахей. Это заставляет предполагать, что и у Diplura трахейная система не унаследована от анцестральных

форм, а развилась в процессе эволюции этой группы на базе кожного дыхания.

В целом трахейная система у *Diplura* гораздо проще, чем у *Pterygota*.

ТРАХЕЙНАЯ СИСТЕМА ЩЕТИНОХВОСТОК

У *Machiloidea* 9 пар дыхалец — на складке между передне- и среднегрудью, у заднего края среднегруды на 2-м — 8-м сегментах брюшка. Трахеи, отходящие от каждого дыхальца, остаются не связанными с трахеями соседних дыхалец.

Иная картина у *Lepismatoidea*, у которых 10 пар дыхалец, расположенных на средне- и заднегруды и на передних 8 сегментах брюшка. У чешуйниц имеются продольные стволы, связанные со всеми дыхальцами, и поперечные анастомозы между ними.

В сущности между *Machiloidea* и *Lepismatoidea* различия кардинальны. У *Machiloidea* много примитивных признаков, ставящих эту группу особняком, тогда как *Lepismatoidea* представляют собою группу, близкую по большинству признаков к крылатым насекомым, отличаясь от них явными чертами примитивности. Это сказывается и в строении трахейной системы.

По-видимому, *Thysanura* представляют единую по своему происхождению группу насекомых, но сильно дивергировавшую; *Machiloidea* можно расценивать как более древнюю ветвь (*Triassomachilis* Sharov из нижнего мезозоя очень близок к современному *Machilis*), сохранившую много примитивных особенностей, в том числе и в строении трахейной системы, тогда как *Lepismatoidea* имеют больше общего с *Pterygota*, вероятно, происходящих от форм тизануроидных, которые ближе к чешуйницам, чем к махилисам. По-видимому, близок к истинной оценке филогенетических отношений Хенниг (Hennig, 1953), когда по строению мандибул и других органов различает среди эктогнатных насекомых разделы *Archeognatha* и *Dicondylia*, относя к первым махилоидных, а ко вторым — лепизматоидных и крылатых насекомых. Однако нельзя во всем согласиться с этим автором, дробящим естественный отряд *Thysanura*, представители которого имеют явно много общего и по многим важным таксономическим признакам, и по уровню организации. Критика представлений о различиях «филогенетической» (по Hennig, 1953) и «естественной» систем обоснованно приведена Любищевым (1966).

ТРАХЕЙНАЯ СИСТЕМА ВЫСШИХ НАСЕКОМЫХ

Трахейная система у крылатых насекомых (*Pterygota*) в принципе однотипна, несмотря на огромное варьирование в окончательном строении, особенно у личиночных форм и у групп с резкими признаками редукции, связанной с эволюцией по принципу «общей дегенерации» (по терминологии А. Н. Северцова), что наблюдается, например, у ложнощитовок.

Строение трахейной системы *Pterygota* в принципе однотипно со строением таковой у чешуйниц.

Однотипность трахейной системы птеригот подчеркивается всеми исследователями дыхательных органов насекомых. Кейлин (Keilin, 1944) на основе учета большого сравнительного материала приходит к выводу, что у крылатых насекомых исходный тип строения трахейной системы — 10 пар сходных трахео-спиракулярных метамеров, происходящих от 10 пар одинаковых дыхалец, располагающихся на межсегментной мембране. Этот вывод, делаемый на основе сравнительно-мор-

фологических исследований, согласуется с моими представлениями о возникновении трахейной системы в результате дифференцировки покровов на практически непроницаемые для газообмена (склериты) и сохраняющие способность к кожному дыханию мембраны (см. выше и Гиляров, 1949). Именно межсклеритные мембраны могли дифференцироваться в погруженные первичные трахеи, дальнейшее углубление и ветвление которых и привело к трахейным системам современных трахеат. Такой примитивный тип трахейной системы (изопнеустический, по Кейлин) в дальнейшем претерпевает в разных отрядах насекомых различные модификации, из которых основной было перемещение дыхалец на сегменты. В частности, у личинок двукрылых Кейлин отмечает перемещение передних дыхалец вперед, а остальных — назад. Риппер (Ripper, 1931) объясняет этот процесс не миграцией дыхалец, а ходом развития склеротизации; для нас интересен не ход, а результат этого процесса, при котором погруженные дыхательные участки поверхности покровов оказываются окруженными склеротизованной кутикулой. Эмбрионально дыхальца у насекомых закладываются как ряды впячиваний, расположенных снаружи от оснований зачатков конечности, причем, например, у колорадского жука их закладывается 12 пар — на 3 сегментах груди и на передних 9 брюшных сегментах. Но чаще в эмбриональном развитии прослеживается закладка грудных дыхалец только в средне- и заднегрудных сегментах, не закладывается зачаток дыхальца и в 9-м сегменте брюшка. Во всяком случае в постэмбриональный период у эктогнатных насекомых не бывает более 10 пар дыхалец. И хотя у блох сем. *Pulicidae* на грудном отделе бывает 3 пары дыхалец, такое расположение явно вторично, обычно же и в этом отряде грудных дыхалец только 2 пары (а общее их число 10 пар — Imms, 1951). У взрослых насекомых число дыхалец нередко сокращается. Так, у вшей имеется 1 пара грудных и 6 пар брюшных дыхалец, у трипсов — 1—2 пары грудных и 2 пары брюшных, у многих кокцид имеется только 2 пары грудных дыхалец. Среди жуков наблюдается редукция или нефункционирование 3 последних пар дыхалец у долгоносиков и пластинчатых. Среди перепончатокрылых у хальцид сохраняется только 3 пары дыхалец.

В имагинальной стадии тенденция к сокращению числа дыхалец наблюдается в основном с уменьшением размеров (у пчел 10 пар, а у хальцид 3 пары) или активности (у кокцид), но несомненно способствует снижению числа дыхалец и прогрессивная тагматизация (как в случае долгоносиков).

У личинок нередко происходит редукция части дыхалец при прогрессивном развитии остальных. Особенно хорошо процессы редукции дыхалец прослеживаются в рядах личинок двукрылых. Так, формы, обитающие во влажном субстрате, обычно выставляют из него один конец тела, поэтому дыхальца концов тела интенсивнее функционируют, чем дыхальца, расположенные посередине. В таких случаях и в онтогенезе гиподермальные клетки дыхалец концов тела интенсивнее разрастаются и функционируют, что наблюдается и на примере голопнеустических (гетеропнеустических) личинок *Bibionidae*. Следующая степень специализации — формирование перипнеустической трахейной системы, обычной у многих насекомых.

При обитании в разжиженном субстрате или во влажной среде, из которой личинка может выставлять то один конец тела, то другой, сохраняется по паре функционирующих дыхалец на каждом конце тела (амфипнеустические личинки высших двукрылых) или даже только задние дыхальца, когда личинка роется в насыщенном водой субстрате, поглощая или разыскивая пищу, выставляя из него задний конец тела (метапнеустические водные личинки многих двукрылых).

На базе разных типов открытой трахейной системы формируется замкнутая трахейная система при переходе от жизни во влажном субстрате или мелком водоеме к обитанию в толще воды водоема. Так, у *Blepharoceridae* и *Simuliidae* их замкнутая трахейная система, вероятно, происходит от перидеальной или гемипнеустической, а у *Chaoborus* (= *Corethra*) или у *Antocha* из типулоидных — от метапнеустической.

Несомненна вторичность всех водных личиночных форм с апнеустической трахейной системой, в том числе и поденок. В 1877 г. Пальмен (Palmén) показал, что у водных личинок есть рудименты дыхалец, а еще ранее Реомюр наблюдал, что при линьках личинки стрекозы вместе с экзвием сбрасываются и участки трахей, формирующиеся и у этих водных (вторичноводных) личинок как впячивания покровов: по таким личиночным участкам легко восстановить, из каких участков покровов развились трахеи.

В наше время развитие рудиментарных дыхалец у личинок поденок подробно исследовано Ландой (Landa, 1948). Эти данные, как и вообще наличие трахейной системы, что было подчеркнуто еще Осборном (Osborn, 1908), с несомненностью доказывают исходно наземный образ жизни насекомых и вторичность заселения ими водной среды. Гипотезы о происхождении насекомых от водных форм (Lamègere, 1900; Handlirsch, 1925; Мартынов, 1938) имеют в настоящее время только исторический интерес.

Анастомозирующая, представляющая единое целое трахейная система современных птеригот несомненно развилась на базе изолированных трахей, как это наблюдается у *Machilis*.

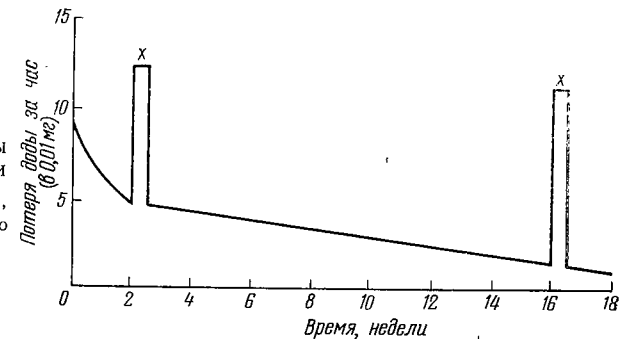
Мелкие ветви трахей варьируют по своему расположению не только у разных групп насекомых, но даже у особей одного вида; общее же расположение трахейных стволов довольно однотипно. От дыхалец наблюдаются ответвления трахей в дорсальном направлении — к сердцу и мускулатуре, а в вентральном — к кишке, гонадам, жировому телу.

Анастомозирование разных участков определяет разнообразие в строении главных трахейных стволов. Наряду с продольными стволами, которые образуются путем слияния боковых ветвей (у веснянок, стрекоз, тараканов, термитов, палочников, жуков, чешуекрылых), бывают продольные дорсальные стволы (у стрекоз, термитов, тараканов, пухоедов, прямокрылых, палочников и хоботных), получающиеся при слиянии дорсальных ветвей.

В эмбриогенезе всегда закладываются сначала дыхальца, которые дают затем Т-образные выросты, продолжающиеся в продольном направлении, пока не встречаются и не сливаются в стволы.

Впрочем, данные изучения онтогенеза для трактовки филогенеза трахейной системы следует принимать с большой осторожностью. Известно, например, что у пчелы передний участок продольного трахейного ствола формируется за счет впячивания нижнегубного сегмента, однако трудно предположить, чтобы у предков насекомых трахеи развивались на головном отделе тела. Точно так же, например, у личинок *Muscetophilidae* старших возрастов гемипнеустическая трахейная система, а у личинки первого возраста — метапнеустическая, у личинок амфипнеустических *Psychodidae* личинки первого возраста тоже метапнеустические. Однако все сравнительно-морфологические данные говорят против допущения развития полипнеустических систем от монопнеустических; по-видимому, метапнеустическая система личинок I возраста у таких *Diptera* (например, *Psychodidae*) — вторичное явление, так как для мелких личинок достаточно поступления кислорода и через одну пару дыхалец. Но такие примеры показывают большую сложность проблемы и необходимость строгого взвешивания всех фактов при оценке филогенетических построений.

Рис. 38. Скорость потери воды *Tenebrio molitor* при голодании. В сроки, отмеченные крестиком, насекомое открывало дыхальца (по Mellanby, 1935)



Более крупные трахеи у насекомых имеют хитинизированную выстилку, связанную с кутикулой поверхности тела и сбрасываемую при линьке, упругость выстилки увеличивается благодаря спиралевидной или кольцевидной более плотной нитеобразной структуре (так называемые тенидии), способствующей поддержанию постоянного просвета в трахейной трубке (аналогия со спиральными и кольцевыми сосудами высших растений). Иногда (у светляков, например) от тенидиев в глубь трахеи идут отростки, также препятствующие спаданию стенок. Тонкие ветви заканчиваются трахеолами, эмбрионально образующимися тоже за счет гиподермальных звездчатых клеток; они представляют внутриклеточные каналы и не имеют хитиновой, а тем более тенидиальной выстилки; трахеолы внедряются в клетки внутренних тканей, обеспечивая диффузию кислорода непосредственно из внешней среды к клетке.

У обитающих во влажных субстратах низших форм и у личинок, живущих в почве или в воде, но дышащих атмосферным воздухом, т. е. в тех случаях, когда дыхание осуществляется в атмосфере, близкой к насыщению водяным паром, и при сравнительно невысокой собственной активности насекомого, дыхание полностью обеспечивается путем диффузии, и дыхальца не имеют замыкающего аппарата (хотя их перитремы часто образуют сложные фильтрующие приспособления, предохраняющие трахейные стволы от засорения, как, например, у личинок шелкоунов и личинок пластинчатоусых).

Переход к жизни в сухой открытой атмосфере приводит к выработке замыкающего аппарата дыхалец*, а при прогрессирующей активности движения наблюдаются и приспособления к активному дыханию (дополняющему пассивную диффузию кислорода). Так, у многих хорошо летающих форм развиваются воздушные мешки, сжимающиеся и расширяющиеся под давлением локомоторных мышц. Эти мешки отличаются от трахейных стволов отсутствием тенидиальной выстилки. Воздушные мешки развиваются и у ныряющих насекомых, у которых их функция, очевидно, иная — запасание воздуха во время ныряния.

У многих высших насекомых во взрослой стадии, например у пчел, многих двукрылых, наблюдается определенная ритмика дыхания, проталкивание воздуха по трахейным стволам в строго определенных направлениях, специализация дыхалец в направлении преимущественного поступления или вывода воздуха при дыхательных движениях. Однако в принципе строение дыхательной системы *Pterygota* даже в наиболее сложных случаях легко познается как результат преобразования примитивного «изопнеустического» типа.

* Испарение у многих приспособившихся к жизни на суше насекомых происходит практически только через дыхальца (рис. 38).

ОБЩИЕ ТЕНДЕНЦИИ ЭВОЛЮЦИИ ТРАХЕЙНОЙ СИСТЕМЫ

Приведенный обзор показывает, что трахейные системы разных классов наземных членистоногих представляют собою явно негомологичные системы органов. Еще в 1931 г. Риппер решительно высказался против гомологизации трахейной системы хелицерных и ателоцерат и даже против гомологизации трахейных систем хилопод и диплопод, сольпуг и пауков и т. д. Однако он полагал возможным считать гомологичными трахейную систему насекомых и хилопод или ложноскорпионов и пауков.

Рассмотренные материалы показывают невозможность гомологизации трахейных систем даже разных отрядов в пределах класса Chilopoda, отсутствие гомологии в строении трахей протур, ногохвосток и птеригот, явное своеобразие трахейной системы пауков и сольпуг и т. д.

Как характер расположения стигм и трахейных стволов и структура трахей, так и время их закладки в онтогенезе у представителей разных групп членистоногих показывают, что в разных ветвях типа членистоногих трахеи развивались независимо на основе исходно кожного дыхания. Недаром у имеющих трахеи геофилид, костьянок, кампоед, протур, клещей первые стадии постэмбрионального развития характеризуются отсутствием дыхательных органов и появлением трахей только на более или менее поздних постэмбриональных этапах онтогенеза.

Закладка трахей происходит всегда путем впячивания тяжа эктодермы; образование трахеи начинается с дыхальцевой части, причем далее, по мере развития членистоногого, происходит разрастание трубочек, часто не прекращающееся в течение всего индивидуального развития, что особенно хорошо прослеживается у сколопендр, термитов, прямокрылых и других насекомых и у многих паукообразных. У личинок дрозофил воспитание в условиях дефицита кислорода приводит к более разветвленной трахейной системе.

В эмбриональном развитии трахей и таких углублений дыхательных покровов, как разного типа «легкие» у членистоногих, много общего. Например, у насекомых трахеи закладываются как впячивания, расположенные снаружи от зачатков конечностей. Края углубляющегося тяжа в дальнейшем дифференцируются, становясь перитремой дыхальца. Если эмбриональная закладка и морфологический принцип строения легких и трахей в основном очень сходны (и те и другие — производные дыхательных участков эктодермы), то функции легких и трахей существенно отличны.

Легкие как органы дыхания — аналоги жабр, они представляют собою местные органы газообмена; от дыхательной поверхности диффундирующий через нее кислород должен транспортироваться циркуляционной жидкостью к удаленным от легких органам.

Гемолимфа дышащих жабрами или легкими членистоногих выполняет и дыхательную функцию, участвуя в транспортировке кислорода.

У форм, имеющих развитую трахейную систему, газообразный кислород подводится очень близко к потребляющей ткани, что сводит к минимуму диффузию O_2 в жидкой фазе. С этим связана обратная корреляция между развитием трахейной и кровеносной систем у членистоногих. Однако степень развития трахей у разных групп, как было показано выше, неодинакова и в некоторых случаях, например у хилопод *Notostigmata* (*Scutigera*), принято даже говорить о «трахейном легком» — окончания коротких трахей лежат непосредственно над соответствующим клапаном спинного сосуда (сердца) и проходящая по сердцу гемолимфа, перед тем как поступить в него через остии, окис-

ляется кислородом, диффундирующим из трахей. Такая обогащенная O_2 кровь поступает из сердца в первую очередь к головному отделу.

Для скутигера характерна иридирующая лиловая окраска, свойственная и многим литобиям. У *Lithobiidae* трахеи тоже в сущности выполняют функции легких. Наблюдения Кауфмана (1961a) за окислением восстановленного индиго, выпрыснутого костьянке, показали, что кислород диффундирует не только через стенки трахеол, но и через стенки тонких трахей.

У *Lithobius forficatus* Нидгем обнаружил флюоресцирующий лиловатый пигмент хромофор, белок которого содержит 6% азота, 8—15 фенолов, 0,26 фосфора, 3—5 пентоз и 0,12% меди (Needham, 1960). Этот пигмент может функционировать как дыхательный в условиях гипоксии. Способные к окислению и восстановлению вещества типа цитохромов имеются, очевидно, и у других наземных членистоногих. Снабжение внутренних тканей кислородом при развитии трахейном дыхании обеспечивается диффузией этого газа, протекающей в воздушной среде в 1000 раз быстрее, чем в воде, водном растворе или геле.

Трахейная система при высокой степени пронизывания трахеями тканей животного (высшие насекомые, сколопендры, сольпуги, сенокосцы) принимает на себя функцию и поверхности газообмена, и транспортировки дыхательных газов. Поэтому в гемолимфе групп с высоко дифференцированной трахейной системой нет дыхательных пигментов.

Снабжение внутренних органов кислородом через трахеи совершается у большинства членистоногих только путем диффузии. Скорость диффузии выше на границе твердой фазы, поэтому, несмотря на общую небольшую поверхность поперечного сечения дыхалец, она обеспечивает достаточное поступление кислорода в трахеи (дыхальца по механизму действия — аналоги устьиц листьев растений); диффузия через пористую поверхность зависит не от площади сечения пор, а от их периметра (Krogh, 1941), увеличивающегося при усложнении фильтрующих структур перитрем дыхалец. У наиболее активных форм диффузионное дыхание усиливается за счет вентиляционных процессов, связанных с изменением объема расширений трахейных стволов (в этих местах часто не имеющих тенидальной выстилки). Это наблюдается у таких крылатых насекомых, как пчелы и мухи, у сольпуг, сколопендр. Иногда вентиляция трахейной системы достигается изменением объема атриальной камеры (у некоторых клещей, у диплопод).

Бесперебойное снабжение кислородом внутренних тканей возможно только при поддержании постоянных просветов трахей. Округлость сечения диффузионных трахей, определяющая их максимальное сопротивление сжатию, может рассматриваться как одно из основных приспособлений к дыханию разбираемого типа. Другим, более совершенным приспособлением является укрепление внутренней стенки трахеи спиральной складкой интимы, так называемым тенидием, характерным для пауков, сольпуг, сенокосцев, иксодовых клещей, хилопод, диплопод *Ori-sthandria*, высших насекомых. Развитие тенидальной нити, повышающей упругость трахейной трубки, независимо вырабатывается в разных группах наземных членистоногих как механически наиболее простое и выгодное решение задачи. Спиральная нить интимы так же способствует увеличению сопротивления на сжатие трахейной трубки, как обмотка из мягкой металлической ленты увеличивает прочность и упругость мягкого резинового шланга ручного душа.

Точно таким же образом решаются проблема сопротивления сжатию и проблема повышения прочности и в растительном мире — спиральные утолщения стенок спиральных сосудов. Поэтому хотя по критерию «специального качества» (Remane, 1961) трахеи разных членистоногих, имеющие тенидальную выстилку и заканчивающиеся трахеолами в

клетках различных тканей, можно пытаться гомологизировать, трахейные системы как целое явно не гомологичны у разных групп. Сходство по критерию «специального качества» трахей разных членистоногих определяется, во-первых, условиями функционирования, а во-вторых, — свойствами эктодермы, из которой они возникают, ее способностью выделять кутикулу и т. д. Следовательно, это сходство в своем существе аналогичное, конвергентное; оно осуществляется на одинаковой «пластологической» (по Henke) основе, т. е. одинаково реализуется в филогенезе.

Во многих случаях у членистоногих трахеи имеют более простую структуру, не имеют тенидиальной выстилки. Таковы трахеи Protuga, Collembola, Scutigera, Pseudoscorpiones. Однако между обоими типами трахей нет непроходимой пропасти, и критерий «специального сходства» необязателен при гомологизации трахейных систем. Например, у хилопод в постэмбриональном развитии трахеи сперва не имеют тенидиальной выстилки, а затем ее приобретают — при абсолютной гомологии трахей одного вида они не имеют «специального сходства».

Во многих группах явно вторично развивающиеся, не унаследованные от «общего трахейнодышащего предка» трахеи характеризуются отсутствием тенидиев (у протур, коллембол, камподей, некоторых клещей) — по-видимому, тенидии появляются на определенном довольно высоком уровне общей дифференцировки трахейной системы независимо от положения группы в системе. Так же независимо возникают в процессе эволюции разных групп членистоногих и палочковидные трихомы, функционирующие как фильтры и тоже препятствующие спаданию стенок. Трихомы вырабатываются у пауков, ложноскорпионов, хилопод и насекомых.

Трахеи разных групп наземных членистоногих даже в случае глубокого сходства их структуры гомологичны друг другу только как производные покровов, выполняющих функцию дыхательных органов.

Однако как специализированные системы органов трахейные системы разных групп наземных членистоногих аналогичны; их сходство определяется сходными условиями и принципами функционирования.

Формирование трахейных систем можно рассматривать как характерную закономерность эволюции наземных членистоногих, связанную с адаптацией к дыханию кислородом воздуха.

Вторичный переход трахейнодышащих членистоногих к жизни в воде и к дыханию кислородом, растворенным в воде, не приводит к редукции трахейной системы.

У водных апнеустических личинок насекомых, вторично переходящих к кожному дыханию всей поверхностью тела (многие личинки длинноусых двукрылых и ручейников) или с помощью так называемых трахейных жабр (личинки стрекоз, поденок, вислоскрылок), трахейная система не редуцируется. Это объясняется тем, что, утрачивая свое значение как приспособления к обеспечению поступления кислорода из внешней среды, трахейная система имеет большое преимущество как средство транспортировки кислорода от мест его проникновения через покровы или стенки жабр к внутренним органам, вследствие чего и сохраняется. Кислород из внешней среды через тонкие покровы, ткани, тонкий слой гемолимфы и стенки замкнутых трахей диффундирует в их просветы — парциальное давление O_2 в трахеях имеет тенденцию к выравниванию с парциальным давлением в окружающей воде. А по трахеям диффузия O_2 к местам потребления протекает значительно быстрее, чем через гемолимфу и ткани; при одинаковом различии парциального давления диффузия данного количества кислорода по трахеям требует в миллион раз меньшей поверхности, чем диффузия через гемолимфу!

Этим объясняется тот факт, что трахейная система, приобретенная в процессе эволюции как адаптация к дыханию кислородом воздуха, сохраняется и при переходе к обитанию в воде и дыханию растворенным в ней кислородом.

Даже менее совершенные органы воздушного дыхания — легкие у карликовых пауков затопляемых побережий (*Leptorhoptrum robustum*, *Erigone longipalpis*) — могут функционировать по принципу трахейных жабр при погружении в воду (Heydemann, 1967).

Поэтому мало вероятно предположение, что, например, бестрахейные Protuga — формы, вторично утратившие трахеи, так как среди них есть представители более крупные, чем среди имеющих трахеи Eosentomidae; представляется более вероятным формирование трахей на базе кожного дыхания, чем их редукция.

Выведение CO_2 из организма членистоногого происходит легче, чем проникновение в организм кислорода, хотя скорость диффузии CO_2 в воздушной среде в 1,2 раза ниже, чем диффузии O_2 .

Это связано с тем, что проницаемость жидкостей и тканей животных для CO_2 в 36 раз выше, чем для кислорода. Поэтому углекислота из гемолимфы и тканей выводится у членистоногих как через стенки трахейных стволов и крупных трахей (а не только из клеток в трахеолы), так и непосредственно через покровы, в частности через несклеротизованные перепончатые участки кутикулы.

Маркус (Marcus, 1958) даже высказал гипотезу о том, что у наземных членистоногих поступление кислорода происходит через дыхальца и трахеи, а выведение углекислоты — через особые тонкие участки кутикулы, обычно расположенные вблизи сердца и называемые им спиракулами. Но эти представления явно преувеличены, и значительная часть (у палочника, например, до 75%) углекислоты выделяется через дыхальца.

Основное преимущество трахейной системы, как уже упоминалось, заключается в меньшей потере воды путем испарения через трахеи, чем с дыхательных поверхностей органов газообмена других типов. У членистоногих, относящихся к тем группам, для которых типично обитание во влажных субстратах, в местах, где влажность воздуха близка к насыщению, дыхальца трахей бывают постоянно открыты.

У ложноскорпионов, симфил, двупарноногих многоножек, протур, диплур и коллембол дыхальца не имеют замыкательного аппарата. Нет приспособлений к регулировке величины щели дыхальца и у многих личинок высших насекомых, обитающих в воде (дышащих воздухом при подъеме к пленке поверхностного натяжения), и у личинок, живущих в почве. У таких форм дыхальца бывают снабжены сложными фильтрующими приспособлениями, защищающими от засорения, или венчиками гидрофобных щетинок, предохраняющих стигмальные пластинки от смачивания и от проникновения воды в трахеи.

У связанных с почвой хилопод, правда, есть приспособления к изменению величины просвета оснований трахей (эти места не имеют тенидиальной выстилки и снабжены мышцами), в какой-то мере регулирующие потери влаги, но полного замыкания трахей у них нет (Кауфман, 1960, 1961а, б).

Снижению потери влаги через трахейную систему способствует такая структура, при которой трахеи открываются не непосредственно во внешнюю среду, а сперва в вестибулярную камеру. Такого типа приспособление прекрасно выражено у Scutigera, т. е. у группы хилопод, наиболее приспособленной к открытому образу жизни, у которой многочисленные трахеи открываются в особые камеры под тергитами, так называемые «трахейные легкие» (рис. 34). В принципе таковы же и трахейные камеры многих диплопод.

Близкими приспособлениями можно считать те случаи, когда трахеи открываются в узкие щелевидные полости, например, между сегментами у *Opiliones* — группы, сравнительно хорошо выносящей временное пребывание в условиях дефицита влажности воздуха.

Для наземных членистоногих, наиболее приспособленных к существованию в открытой атмосфере, в условиях дефицита влаги характерно развитие замыкательного аппарата дыхалец. Замыкающиеся дыхальца имеются у пауков, иксодовых клещей и высших насекомых, т. е. у тех групп, которые в наибольшей степени освободились от постоянного пребывания во влажных субстратах. У таких форм при нахождении в сухой атмосфере дыхальца открываются только на короткий срок, необходимый для поступления кислорода и освобождения от CO_2 , и закрыты в течение остального времени. Наблюдается много черт конвергенции в строении и принципах работы дыхалец таких далеких друг от друга групп, как высшие насекомые и иксодовые клещи (Melanby, 1935; Browning, 1954).

СУБЭЛИТРАЛЬНЫЕ ПОЛОСТИ

У обитающих в наиболее аридных условиях жуков-чернотелок, нередко активных при интенсивной инсоляции, выработалась дальнейшая степень приспособления трахейной системы к экономии расхода влаги.

Сокращение расхода воды при трахейном дыхании достигается открыванием трахей в вестибулярную камеру (как у *скутигер*) или благодаря замыканию дыхалец (как у большинства *Pterygota*).

У пустынных чернотелок (*Prosodes*, *Akis*, *Stalagmoptera* и др.) происходит как бы комбинация этих обоих принципов. У них надкрылья срastaются друг с другом, образуя выпуклый щит, плотно прилегающий к сильно склеротизованным плейритам брюшка так, что воздух поступает под надкрылья только через небольшую узкую щель между надкрыльями и стернитами брюшка в области двух последних сегментов. Просвет этой щели регулируется движениями брюшка. В такую почти замкнутую субэлитральную полость открываются дыхальца (имеющие дифференцированный замыкательный аппарат), расположенные на спинной поверхности брюшка.

Таким образом, у чернотелок субэлитральная полость выполняет функцию вестибулярной камеры трахейной системы — влажность воздуха в этой полости близка к насыщению, обновление в ней воздуха совершается при пульсирующих движениях тергитов брюшка. В трахеи благодаря наличию субэлитральной полости поступает не сухой воздух, окружающий тело насекомого, а увлажненный за счет транспирации через дыхальца и, возможно, через тонкие перепончатые покровы тергитов брюшка.

Благодаря субэлитральной полости замедляется диффузия водяного пара из трахей, создается более постепенный градиент влажности.

Таким образом, у открыто обитающих в резко аридных условиях чернотелок выработались более совершенные, чем у большинства насекомых, приспособления к экономии расхода влаги при дыхании. Такие особенности строения трахейной системы, наряду с другими адаптациями к экономии расхода влаги, позволили чернотелкам обитать в безводных пустынях, в которых нет ни воды, ни даже растений, за счет которых можно компенсировать расход влаги (Гиляров, 1964).

Значение субэлитральной полости для снижения расхода влаги экспериментально доказано Бызовой (Дизер, 1955). Ею были проведены сравнения потери воды при дыхании степными и пустынными чернотелками в норме и при оперированных надкрыльях, в которых она вырезала окошечко. Данные этих экспериментов приведены в табл. 12.

Таблица 12

ПОТЕРЯ ВЛАГИ ЖУКАМИ-ЧЕРНОТЕЛКАМИ (TENEBRIONIDAE) (20–22°) ПРИ НЕНАРУШЕННОЙ СУБЭЛИТРАЛЬНОЙ ПОЛОСТИ И ПРИ УДАЛЕНИИ ЧАСТИ НАДКРЫЛЬЯ (по Дизер, 1955)

Вид	Потеря влаги, мг/г/час		Повышение потери влаги после операции, %
	неоперированные жуки	жуки с удаленной частью надкрылья	
<i>Sympiezocnemis gigantea</i> (♂, ♀) . .	0,66±0,1	1,3±0,2	100,7
<i>Sternodes caspicus</i> (♂, ♀)	1,75±0,2	3,33±0,5	90,8
<i>Ocnerna menetriesi</i> (♂, ♀)	1,08±0,10	4,65±1,00	330,0
<i>Cyphogenia gibba</i> (♀)	0,95±0,03	1,67±0,08	78,9
<i>Tentyria nomas</i> (♂, ♀)	3,71±0,50	9,77±0,85	163,6
<i>Pedinus femoralis</i> (♂)	4,59±0,22	6,71±0,55	45,9

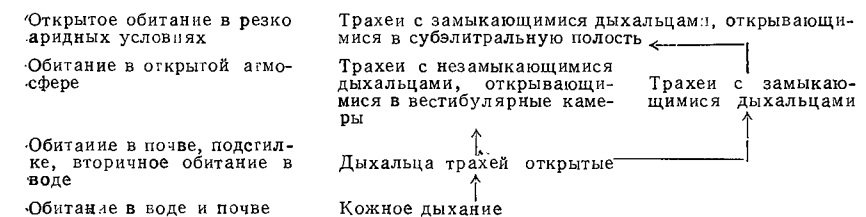
Они показывают значение субэлитральной полости для живущих в условиях резкого дефицита влаги жуков.

Аналогичные трансформации надкрылий наблюдаются у представителей ряда групп жесткокрылых, обитающих в аридных условиях. Утрата способности к полету, при котором расходуется много влаги, редукция задних крыльев, становление функции защиты от потери влаги ведущей функцией надкрылий и формирование субэлитральной полости происходят у степных и пустынных не только чернотелок, но также у жуужелиц (*Anthia*, *Zabrus*), усачей (*Dorcadion*), долгоносиков (*Liparus*, *Otiorrhynchus*), листогрызцов (*Timarcha*), пластинчатоусых (*Lethrus*).

Эти приспособления закономерно ведут к конвергентному изменению гомологичных структур, выполняющих другую функцию у далеко разошедшихся групп жесткокрылых, к параллелизму, приводящему к формированию сходных новых органов — субэлитральных камер.

И хотя надкрылья жуков разных семейств — несомненно гомологичные органы, субэлитральные вестибулярные полости, образованные сросшимися надкрыльями — несомненно аналогичные, а не гомологичные образования, независимо выработавшиеся в результате адаптации к обитанию в резко аридных условиях у разных групп жуков.

Схематически можно представить формирование адаптаций дыхательных органов к жизни на суше следующим образом:



ТИПЫ ПРОДУКТОВ АЗОТНОГО ОБМЕНА У ВОДНЫХ И НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ И ДРУГИХ ЖИВОТНЫХ

КАТАБОЛИТЫ И ИХ ВЫДЕЛЕНИЕ ИЗ ОРГАНИЗМА

Один из путей потери воды животными — ее расход при выделении. Распад жиров и углеводов при их окислении в теле животных приводит в конечном итоге к образованию углекислоты и воды. Углекислота легко выводится из организма, диффундируя через покровы тела или поверхность дыхательных органов. Процесс выведения CO_2 ускоряется при наличии фермента карбонат-ангидразы, катализирующей в растворах перевод иона бикарбоната в углекислоту: $\text{HCO}_3^- + \text{H}^+ = \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$.

Для наземных животных процесс ускорения удаления CO_2 имеет и приспособительное значение для сокращения потери влаги — экономится вода, необходимая для выведения HCO_3^- .

Вода, образующаяся при окислении водородных групп пищевых соединений (так называемая метаболическая вода), в условиях дефицита влаги используется организмом, а при ее избытке выводится выделительной системой. Выделительные органы у водных животных выводят не только продукты азотного обмена, что будет рассмотрено ниже, но и воду, обеспечивая регулировку осмотического давления внутренней среды. В сущности и выведение из организма избытка воды может рассматриваться как «выделение» в широком понимании этого термина.

Количество воды, которое выводится из организма, особенно велико у обитателей гипотонической среды, в частности у пресноводных форм. У них осмотическое давление внутренней среды выше, чем внешней, и постоянно требуется выведение избытка воды, поступающей в организм осмотическим путем (или при пиноцитозе). У морских животных, обитающих в воде с высоким осмотическим давлением, избыток метаболической воды легко диффундирует во внешнюю среду, если осмотическое давление внутренней среды снижается.

Поэтому у морских животных выделительная система бывает развита слабее, чем у пресноводных, относящихся к тем же систематическим группам. Мочевая жидкость морских беспозвоночных, например крабов, изотонична жидкостям, циркулирующим в полости тела и тканях. У пресноводных ракообразных (например, у речного рака) и моллюсков (прудовика, беззубки) осмотическое давление мочевой жидкости всегда ниже осмотического давления тканевых жидкостей, что указывает на активное выведение воды выделительными органами, хотя эти органы бывают не единственными путями осморегуляции, осуществляемой также через покровы стенок тела, кишечника и дыхательных органов.

Развитие защитной функции покровов, связанное с уменьшением проницаемости, снижает их участие в выведении из организма продуктов обмена. Выведение продуктов обмена у форм, имеющих защитные

образования, изолирующие поверхность тела от внешней среды (раковина, панцирь, кутикула), осуществляется с помощью специальных выделительных органов, к деятельности которых присоединяется выделительная функция стенок кишечника, а у водных организмов — и дыхательных органов.

У водных организмов выведение избытка воды из организма представляет нередко главнейшую функцию органов выделения.

В противоположность водным животным наземные формы характеризуются приспособлениями к возможно более полному сохранению воды в организме, и их выделительные органы специализируются в направлении максимального сокращения объема воды, выводимой с растворимыми продуктами азотного обмена и избытком солей.

ТИПЫ КАТАБОЛИТОВ АЗОТНОГО ОБМЕНА

Белки и нуклеотиды, входящие в состав тел организмов, находятся в состоянии непрерывного изменения, как бы потока. При этом вредные, ненужные и в дальнейшем уже не используемые материалы, образующиеся при их расщеплении, удаляются из организма или переводятся в неактивные соединения, отлагающиеся в специальных клетках и тканях, во всяком случае исключаются из дальнейших процессов обмена.

Служащие энергетическими источниками белки, расщепляясь, дают при окислении не только CO_2 и воду, но и азотсодержащие соединения. Распад белков и других азотсодержащих соединений в процессе обмена веществ приводит в конечном итоге к образованию аммиака и других веществ, токсичных для протоплазмы. Именно аммиак, являющийся конечным продуктом белкового обмена, представляет наиболее ядовитый для организма катаболит. Для обитающих в воде животных выведение легко растворимых продуктов белкового обмена (аммиак, мочевины) во внешнюю среду путем диффузии или другими способами (например, с помощью осморегуляторных органов) не представляет затруднений, так как теряемая при этом вода компенсируется поступающей осмотическим путем.

Преобладание аммиака в составе катаболитов азотного обмена (так называемая аммонотелия) характерно не только для тех более примитивных или малоактивных водных беспозвоночных, у которых нет специальных выделительных органов (губки, кишечнополостные, иглокожие, асцидии и др.), но и для тех более высокоорганизованных и активных форм, у которых выделительная система развита, а быстрый поток воды через ткани обеспечивает выведение обильной и жидкой мочи с невысокой концентрацией аммиака. Таковы, например, коловратки, полихеты, сипункулиды, двусторчатые и головоногие моллюски, вышедшие ракообразные, частично костистые рыбы. Аммиак рассматривается как исходный продукт катаболизма низших беспозвоночных (Флоркэн, 1947; Carter, 1948). В таких случаях удаление аммиака из тканей происходит при еще не опасных для организма концентрациях. Выведение продуктов азотного обмена в виде аммиака требует больших затрат воды не только на образование мочевой жидкости, имеющей невысокую концентрацию катаболита, но и на самый процесс образования аммиака из его предшественников.

У многих животных аммиак синтезируется в мочевины, которая, будучи менее токсичной, может накапливаться в плазме и полостных жидкостях в больших количествах и выводиться в виде более концентрированных растворов, что способствует экономии воды при выделении.

Выведение продуктов азотного обмена частично в виде мочевины характерно для многих групп водных беспозвоночных (брюхоногие

моллюски, ракообразные, олигохеты), но, как правило, у них на долю мочевины приходится меньше выделяемого азота, чем на долю аммиака. Но зато больше азота мочевины, чем аммиачного, выделяют представители тех групп низших наземных беспозвоночных, которые связаны с почвой и влажными местообитаниями (дождевые черви, слизни и др.). Такие животные, у которых основной выводимый продукт азотного катаболизма — мочевина, называются уреотелическими. Среди позвоночных уреотеличны рыбообразные и земноводные, то есть группа *Amphibia*, связанная с водной средой; среди в основном наземных *Amniota* больше всего мочевины в мочевой жидкости у водных черепах.

Мочевина — катаболит азотного обмена, характерный для тех групп более высоко организованных животных, которые легко восполняют запасы влаги из окружающей среды или имеют возможность регулярно обеспечивать поступление большого количества влаги с питьевой водой или очень сочной пищей.

Значительно меньшая, в сравнении с аммиаком, ядовитость для организма мочевины доказывается тем, что, например, у акул рыб осмотическое давление регулируется именно изменением содержания мочевины. Вывод мочевины из организма осуществляется обычно через осморегуляторные выделительные органы.

Для большинства же тех групп животных, для которых особенно важна экономия расхода влаги (для обитателей открытой поверхности суши), в условиях резкого дефицита влаги в окружающей атмосфере типично выделение продуктов азотного обмена, слабо растворимых в воде.

Выделение таких катаболитов, как мочевая кислота и ее соли или гуанин, связано с меньшими потерями воды, так как эти соединения уже при небольшой концентрации выпадают из водного раствора в твердом состоянии.

Мочевая кислота — наиболее характерный конечный продукт белкового обмена у таких *Sauropsida*, как чешуйчатые рептилии, сухопутные черепахи и птицы (Флоркэн, 1947). Чешуйчатые пресмыкающиеся и черепахи — это те группы рептилий, которые завоевали наиболее аридные зоны и биотопы, а птицы при полете всегда находятся в струе насыщенного влагой воздуха, в условиях, особо критических с точки зрения возможности потери влаги.

Мочевая кислота — основной катаболит и высших наземных насекомых. Урикотелия (преобладание в экскретах мочевой кислоты) может рассматриваться как приспособление хода белкового обмена, направленное на сохранение в организме влаги, что адаптивно при дефиците влажности в окружающей среде (см. ниже, рис. 43).

При урикотелии бывает трудно выявить соотношение роли продуктов белкового пищевого обмена и продуктов распада нуклеопротеидов в выработке азотсодержащих катаболитов, выводимых организмом в процессе выделения.

Выведение азотсодержащих продуктов белкового катаболизма и продуктов пуринового обмена в виде мочевой кислоты позволяет животным, например насекомым, экономнее расходовать влагу, так как трудно растворимая мочевая кислота и некоторые ее соли (ураты) при повышении концентрации раствора (при реабсорбции воды в дистальных отделах выделительной системы) легко выпадают в виде твердых кристаллических частиц. Благодаря этому у многих насекомых, обитающих в сухих субстратах и питающихся сухой пищей, экскременты, представляющие смесь остатков непереваренной пищи с экскретами, оказываются практически сухими. Слабая растворимость мочевой кислоты (а также гуанина) в воде делает возможным накопление этих катаболитов в специальных клетках — экскретофорах (см. ниже, стр. 150)

и выключение таким путем продуктов азотного катаболизма из общего процесса обмена. Кроме того, следует учесть, что относительное количество атомов водорода в мочевой кислоте меньше по сравнению с мочевиной и особенно по сравнению с аммиаком (NH_3). Нужно также иметь в виду, что при распаде пуриновых нуклеопротеидов конечным продуктом, сохраняющим пуриновое ядро, является мочевая кислота. Дальнейший перевод мочевой кислоты в мочевины и аммиак требует затраты воды. Все это показывает, что при урикотелии совершеннее утилизация белковых молекул для получения метаболической воды (см. гл. VII), чем при уреотелии и аммонотелии, что также весьма существенно при наземном образе жизни.

Приобретение урикотелического катаболизма широко распространено в филогенетически далеких друг от друга группах животных, переходящих к наземному образу жизни (легочные моллюски, насекомые, сухопутные черепахи, чешуйчатые рептилии, птицы), и может рассматриваться как пример биохимической конвергенции — сходство катаболизма возникает как адаптация к сходным условиям существования.

Изменение условий существования, например вторичный переход к водному образу жизни у насекомых, развивающихся в воде или в других богатых водой средах, а также у водных черепах, приводит к изменению катаболизма, ко вторичному переходу (также конвергентному!) к аммонотелии.

Следует подчеркнуть, что хотя конечные продукты катаболизма оказываются нередко идентичными у представителей разных систематических групп наземных животных, пути образования катаболитов бывают различными. Например, у позвоночных образование мочевины осуществляется в так называемом орнитиновом цикле Кребса (см. ниже), а у насекомых удается выявить только некоторые звенья этого цикла.

Это особенно убедительно показывает, что черты биохимического сходства белкового или пуринового катаболизма у разных групп животных свидетельствуют не об их филогенетическом родстве, а о закономерных конвергентных приспособлениях к сходным условиям жизни.

АММОНТЕЛИЯ И СИНТЕЗ МОЧЕВИНЫ

При расщеплении аминокислот в процессе белкового обмена основным конечным продуктом, наряду с водой и углекислотой, является аммиак. Вследствие высокой токсичности аммиака аммонотелия возможна только у водных и физиологически близких к водным животных, условия существования которых обеспечивают непрерывное обильное поступление воды в организм и постоянное выведение аммиака во внешнюю водную среду путем непосредственной диффузии из тканей или с очень обильной мочевой жидкостью.

Экономия выводимой с экскретами воды и уменьшение токсичности экскрета достигается при переводе аммиака в менее растворимую мочевины.

У позвоночных этот переход осуществляется в так называемом орнитиновом цикле Кребса (Krebs a. Henseleit, по Gilmour, 1961).

Приводимая на рис. 39 схема показывает, что синтез мочевины из аммиака представляет замкнутый процесс, в котором начальный продукт (орнитин) вновь получается на окончательной стадии синтеза (расщепление аргинина). Аммиак включается в синтез цитруллина, который с аспаратом образует гуанидиновую группу аргинина, а затем аргинин расщепляется на орнитин и мочевины. Таким образом, орнитин, цитруллин и аргинин выступают в процессе синтеза мочевины как катализаторы.

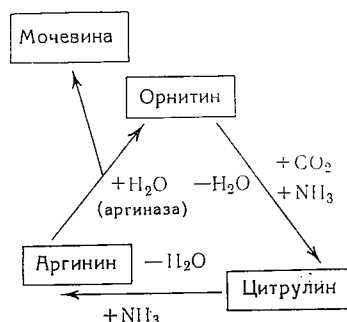


Рис. 39. Орнитиновый цикл и синтез мочевины (по D. Gilmour, 1961, схематизировано)

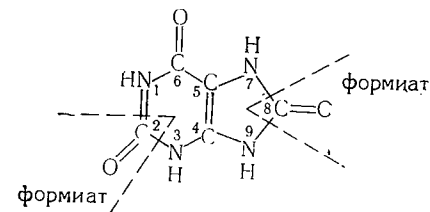
Но нет достаточных оснований считать эту схему, справедливую для процессов, протекающих в печени позвоночных, универсальной. В частности, у моллюсков при распаде белков образуется аргинин, который, гидролизуясь, расщепляется под действием фермента аргиназы на орнитин и мочевину. Недостаточно данных и для утверждения наличия орнитинового цикла у насекомых (Gilmour, 1961). Правда, в жировом теле пустынной саранчи (*Schistocerca*) обнаружена орнитиназа, а также орнитин и мочевина (Kilby a. Nevill, по Gilmour, 1961). У плавунца были выявлены аргинин и орнитин, но не удалось найти цитруллин (Szogenyi et al., 1954, по Gilmour, 1961). Хинтон с соавторами (Hinton et al., 1951) приходят к выводам на основе опытов с кормлением, что у двукрылых вообще нет орнитинового цикла, поскольку в синтетических питательных средах орнитин и цитруллин не потребляются, что указывает на отсутствие соответствующих энзимов. Только аргиназа обнаружена в тканях насекомых, причем на всех стадиях развития (у бражника *Celerio euphorbiae*), как это отмечают польские биохимики (Jeżewska, Porembska, Gorczkowski, 1964), но не найдено ни орнитиновой транскарбамилазы, ни признаков синтеза аргинина из цитруллина и аспарагиновой кислоты. Это показывает, что хотя схема Кребса не универсальна, отдельные элементы установленного им цикла прослеживаются даже в тех группах беспозвоночных, к которым эта схема в целом наименее приложима.

Типично почвенную группу беспозвоночных представляют дождевые черви, среда обитания которых — почва — в эколого-физиологическом отношении имеет промежуточный характер между водной и наземной. У дождевых червей в экскреции преобладают аммиак и мочевина, относительное и абсолютное количество которой заметно повышается при голодании и зависит от количества метаболической воды (Cohen a. Lewis, 1949; Needham, 1957).

По опытам Коэна и Льюиса, впрыскивание дождевым червям *Lumbricus terrestris* L. орнитина или цитруллина приводило к образованию дополнительного количества мочевины, что позволяет предполагать у них наличие орнитинового цикла Кребса — Хензелейта. Однако цитруллин, представляющий важное звено этого цикла, у дождевых червей не обнаружен (Lavegask, 1963). Единственный фермент орнитинового цикла, обнаруженный у дождевых червей, — аргиназа.

Нидхэм (Needham, 1960, 1962) полагает, что у дождевых червей неполный цикл Кребса, что этот цикл останавливается на фазе аргинина из-за отсутствия цитруллина и что та часть цикла, которая осуществляется аргиназой, протекает в выделениях хлорогенных клеток. Это согласуется с трактовкой хлорогенных клеток как физиологических аналогов печени (Roots, 1960). Наличие и варьирование содержания в них аммиака и мочевины указывают на их роль в обезвреживании аммиака.

Рис. 40. Включение меченого углерода в мочевину (по Mc Enroe a. Forgash, 1957)



Часть аммиака у аннелид, реагируя с глутаминовой кислотой, приводит к образованию глутамина, что может рассматриваться как процесс исключения аммиака из обмена.

Приведенные примеры показывают, что орнитиновый цикл Кребса — Хензелейта — не единственный способ обезвреживания аммиака в организме животного и, очевидно, не единственный путь образования из аммиака мочевины, хотя те или иные звенья цикла прослеживаются у разных групп беспозвоночных.

Мочевина, хотя и менее токсична для тканей, чем аммиак, все же вредна и при повышении концентрации должна выводиться из организма.

УРИКОТЕЛИЯ

Так как мочевина хорошо растворяется в воде, ее удаление из организма требует большого расхода воды (хотя и меньшего, чем удаление аммиака). Поэтому у многих групп наземных животных продукты белкового обмена выводятся в виде плохо растворимой мочевой кислоты.

Применение радиоактивных изотопов позволило установить предшественников мочевой кислоты у птиц. Глицин, серин, формиат, углекислота — это те фрагменты, из которых строится молекула мочевой кислоты.

Из наземных групп членистоногих лучше всего известно формирование мочевой кислоты у насекомых, у которых на долю мочевой кислоты приходится около 80% экскретируемого азота (Powning, 1953; Ludwig a. Cullen, 1956).

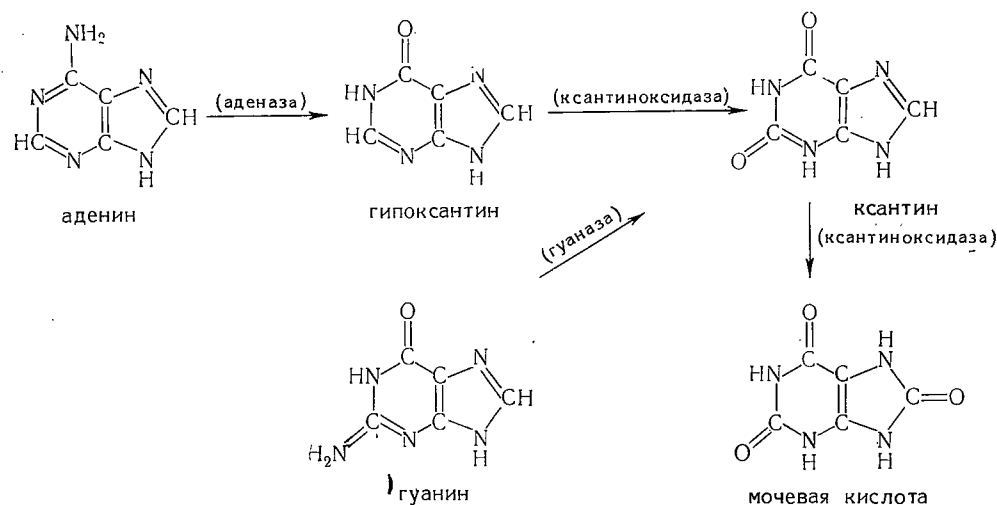


Рис. 41. Образование мочевой кислоты при пуриновом обмене (по Florkin et Duchâteau, 1943)

Лайферт (Leifert, 1935) при инкубировании гомогената жирового тела китайского дубового шелкопряда с малонатом и мочевиной наблюдал повышение содержания мочевой кислоты и пришел к выводу о том, что мочевая кислота образуется из двух молекул мочевины и одной молекулы кислоты, включающей три атома углерода.

Впрыскивание таракану (*Periplaneta*) формата, меченного C^{14} , привело к включению меченого углерода в карбонильные группы мочевины в положении 2 и 8 (рис. 40). Из впрыснутого C^{14} 3—5% перешло в мочевую кислоту, некоторая часть выделилась в виде $C^{14}O_2$, очень немного выделилось в виде исходного соединения, а остальное вошло в серин в положении β (McEnroe a. Forgash, 1957). Включение C^{14} из формата в положение β в серин и в мочевую кислоту *in vitro* было отмечено этими же авторами (по Gilmour, 1961) не только в гомогенате, но и при ненарушенном жировом теле.

Таким образом, путь образования мочевой кислоты у насекомых оказался сходным со способом ее образования у птиц, во всяком случае в отношении углерода в положении 2 и 8.

Меченый по C^{14} формат у птиц включается в положение 2 и 8 в отношении 1:1, а у насекомых в отношении 1:1,3 или 1:1,4 *in vivo*, а *in vitro* у таракана 2:1. Это показывает, что у насекомых мочевая кислота может частично использоваться и служить запасом азота, а не обязательно должна немедленно выводиться: по исследованиям Людвиг (Ludwig, 1954), у японского хрущика (*Popillia japonica*) в период метаморфоза идет сперва увеличение содержания мочевой кислоты, затем снижение, хотя общее количество азота не меняется. У насекомых в жировом теле *in vitro* образование мочевой кислоты стимулируется добавлением к среде ксантина, гуанина, гипоксантина, но не мочевины и не теми предшественниками, которые известны для мочевой кислоты у птиц (Anderson a. Patton, 1955). Это показывает на различие путей образования мочевой кислоты, как катаболита у разных групп урикотеличных животных.

ПУРИНОВЫЕ КАТАБОЛИТЫ

В азотсодержащих экскретах всегда присутствуют не только конечные продукты белкового обмена, но и катаболиты пуринового обмена, образующиеся при распаде нуклеотидов. В частности, это справедливо в отношении мочевой кислоты насекомых и других Atelocerata.

У многих организмов мочевая кислота представляет конечный продукт пуринового распада нуклеопротеидов, нуклеиновых кислот, нуклеозидов и т. д.

Дериваты пуринов и, в частности, нуклеопротеидов в результате деаминации, дефосфорилирования, гидратации и дегидратации пуринового ядра (рис. 41) превращаются в мочевую кислоту, представляющую последнюю стадию катаболизма, характеризующуюся еще сохранением пуринового ядра (Florkin et Duchâteau, 1943).

У птиц, сухопутных рептилий, многоножек, большинства высших насекомых процесс распада пуринов дальше не идет. У многих же групп животных, у которых выведение экскретов возможно при расходе значительного количества воды, мочевая кислота подвергается энзиматическому разрушению, так называемому уриколизу, в результате которого образуются такие катаболиты, как аллантоин, мочевина и даже аммиак (рис. 42).

Поэтому в экскретах очень трудно разграничить, за счет каких исходных веществ образовались те или иные катаболиты, представляют ли они конечные продукты белкового обмена или распада пуринов. Количество катаболитов пуринового обмена обычно невелико, и они те-

ряются в конечных продуктах белкового обмена. Только косвенный путь исследования энзиматической системы уриколиза дает представление о пуриновом катаболизме.

Мочевая кислота образуется из таких пуринов, как аденин и гуанин, под действием специальных ферментов. Аденаза дезаминирует аденин, переводя его в гипоксантин, гуаназа превращает путем дезаминирования гуанин в ксантин, а ксантин-оксидаза окисляет гипоксантин в ксантин, а ксантин — в мочевую кислоту (рис. 41).

У таких экономно расходующих воду при выделении животных, как птицы и многие наземные насекомые, распад пуринов на этом заканчивается (рис. 43).

Таким образом, мочевая кислота является в процессе белкового обмена катаболитом, образующимся в результате синтеза, а в процессе обмена нуклеопротеидов — продуктом их распада.

Указанные ферменты, производящие распад пуринов до мочевой кислоты, установлены для позвоночных, в частности птиц, известны и для насекомых, но исследований в этой области мало.

Образующаяся в результате пуринового обмена мочевая кислота у урикотелических и аммонотелических животных может подвергаться последующему распаду до мочевины и аммиака; таким образом, катаболиты распада пуринов уподобляются катаболитам белкового обмена. Схема на рис. 42 позволяет представить течение этого процесса (по Florkin et Duchâteau, 1943).

У форм, характеризующихся четко выраженным урикотелическим обменом, нет уриказы — фермента, разрушающего мочевую кислоту, что известно, например, для птиц (Коштойнц, 1950).

У насекомых в типичных случаях тоже нет ни уриказы, ни продолжающих начатый ею распад мочевой кислоты аллантоиназы, аллантоиказы и уреазы (Gilmour, 1961).

Однако у некоторых насекомых встречаются эти ферменты. Уриказа есть у личинки домового мухи (*Musca domestica*), у личинки мясной мухи (*Lucilia sericata*). У куколки мясной мухи уриказы нет, она снова появляется по выходе имаго. Это показывает, что у куколки мочевая кислота — единственный катаболит (Brown, 1938), т. е. можно заключить, что та стадия, на которой в организм извне не поступает вода, характеризуется урикотелией, тогда как живущие в жидкой почти водной среде личинки урикотеличны и даже аммонотеличны, а у имаго, восполняющих расход влаги путем питья, тоже происходит уриколиз.

Если у личинок *Lucilia* содержание мочевой кислоты в 100 экз. составляет 0,5—6 мг (в зависимости от диеты), причем она не выделя-

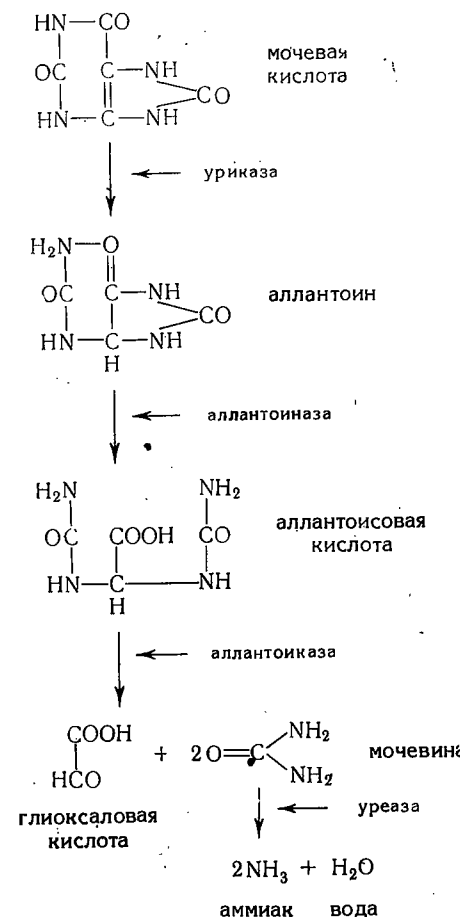


Рис. 42. Пути распада мочевой кислоты

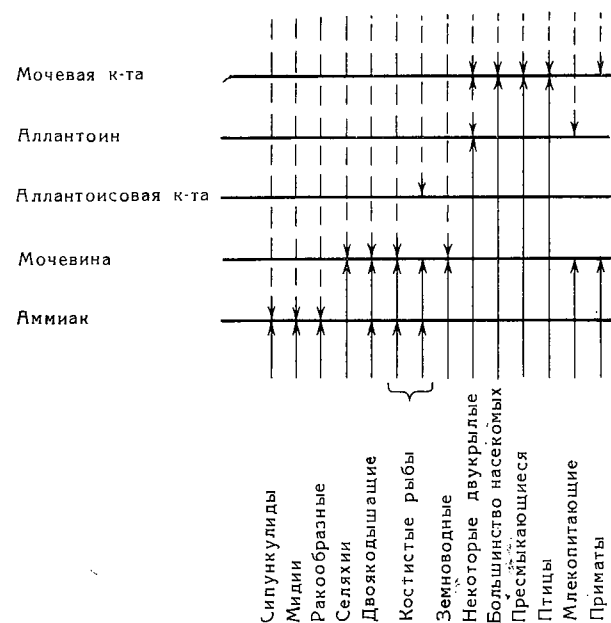


Рис. 43. Катаболиты при белковом (сплошные линии) и нуклеотидном (пунктир) обменах у разных групп животных (по Florkin et Duchâteau, 1943)

ется (выделяются только аммиак и аллантоин), то на стадии куколки за четыре дня содержание мочевой кислоты возрастает до 26—27 мг; с меконием из организма вышедшей из пупария мухи выводится 24 мг мочевой кислоты и 2—3 мг аллантоина.

Разе (Razet, 1953—1956) нашел уриказу в мальпигиевых сосудах у сверчка (*Gryllus*) из прямокрылых, у жулики (*Carabus*) из жуков, у синей мясной мухи (*Calliphora*) из двукрылых.

У бабочек, например у гусениц и куколок китайского дубового шелкопряда, уриказа содержится в жировом теле (возможно, ее присутствие связано со способностью к усвоению организмом мочевой кислоты в критических условиях). Аллантоин, образующийся при деградации мочевой кислоты под воздействием уриказы, обнаружен в выводимых экскретах личинки мясной мухи *Lucilia sericata*, накапливающей в тканях мочевую кислоту (Brown, 1938).

Аллантоин найден и в экскретах водяных клопов (Poisson et Razet, 1953), а аллантоисовая кислота — в экскретах гусениц бабочек и личинок перепончатокрылых (Razet, 1964). В меконии бабочек аллантоисовая кислота составляет до 25%. Аллантоиназа есть у плавунца (*Dytiscus*), хотя вопрос о наличии у него уриказы неясен (Florkin et Duchâteau, 1943). Аллантоин, впрыснутый насекомым, быстро разрушается, что показывает на распространенность у них аллантоиназы (Razet, 1956). Аллантоиказа и уреазы у насекомых с достоверностью не отмечены.

По-видимому, насекомые в отношении хода белкового и пуринового распада и характера катаболитов — группа, столь же неоднородная, как и по многим другим физиолого-биохимическим показателям.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ТИПОВ КАТАБОЛИТОВ

Оба процесса азотного обмена — и белковый, и нуклеотидный — могут давать либо однотипные, либо разнотипные конечные продукты. Несомненно, что формы, приуроченные к разным условиям существования, в разной степени обеспеченные доступом к воде, характеризуются разными типами катаболитов. Так, насекомые — обитатели сухих местностей, сухих субстратов, не имеющие постоянной связи с источниками влаги, характеризуются выделением мочевой кислоты, образующейся как в результате синтеза при белковом обмене, так и в результате остановившегося на этой стадии распада пуринов нуклеотидов.

Аммонотелия (несомненно вторичная) характерна для развивающихся в воде личинок насекомых, относящихся к разным по возрасту филогенетическим ветвям неодинакового таксономического ранга, что свидетельствует о разных сроках давности процесса их адаптации к водному образу жизни. Выделение аммиака у многих аммонотелических беспозвоночных происходит как в результате полного расщепления белковых молекул, так и вследствие уриколиза мочевой кислоты нуклеотидного происхождения (Maloe, 1938).

Выделяют аммиак в качестве основного катаболита личинки (нимфы) стрекоз. По опытам с нимфами *Aeschna cyanea* Müll (Staddon, 1959) выяснилось, что у них аммиак — основной продукт экскреции и после кормления, и при голодании, причем количество его варьирует в зависимости от обилия и качества пищи. За 1—2 суток в виде аммиачного азота выводится около 60% общего азота принятой пищи (около 40% усваивается). Выделение же мочевой кислоты, мало варьирующее при изменении режима кормления, очевидно, представляет у нимфы стрекоз результат пуринового обмена (кстати, у нимфы стрекоз уриказа не обнаружена — Florkin et Duchâteau, 1943). Так например, голодающая нимфа весом 830 мг за 24 часа выделила 41 мкг аммиачного азота и 3,6 мкг азота мочевой кислоты, а после кормления белком — 200 мкг азота в виде аммиака и 3 мкг в виде мочевой кислоты.

Выделение аммиака как основного экскрета отмечено для многих водных насекомых: для личинок плавунцов (*Dytiscus marginalis*, *Acilus sulcatus*) и водолюбов *Hydrophilus* (Delauney, 1931), для личинок вислокрылок *Sialis lutaria* (Staddon, 1955), для водяных клопов *Notonecta* (Staddon, 1963) и *Corixa* (Staddon, 1964), для личинок многих двукрылых, развивающихся в разжиженных субстратах (Brown, 1938).

У имеющих недостаточно проницаемые (хотя в какой-то мере и проницаемые) для поступления воды покровы взрослых клопов *Notonecta* и *Corixa* аммонотелическое выделение сопровождается большим количеством выводимой воды (10—50% от веса тела ежедневно); для компенсации ее расхода клопы заглатывают большое количество воды.

Такие явно вторичные конвергентные изменения характера катаболитов у развивающихся в воде насекомых — лучшее доказательство адаптивного к условиям среды характера экскреции.

Состав конечных продуктов белкового обмена зависит и от типа питания.

Непрерывно питающиеся соками растений тли пропускают через свой организм большое количество воды, что не исключает возможности аммонотелии. Лэмб (Lamb, 1959) полагает, что одна из основных функций микетомных симбионтов тлей — детоксикация усвояемого ими аммиака. Правда, не исключено, что микроорганизмы микетомов тлей используют и пурины, переводя их сначала в аммиак, в дальнейшем идущий на построение белков этих микроорганизмов (ср. стр. 152).

Таблица 13

ПРОЦЕНТНОЕ СООТНОШЕНИЕ АЗОТА, ВЫВЕДЕННОГО В ВИДЕ РАЗНЫХ СОЕДИНЕНИЙ
ЖУКАМИ ХЛОПКОВОГО ДОЛГОНОСИКА
(по Mitlin, Vickers a. Gast, 1964)

Соединение	При воспитании на		Соединение	При воспитании на	
	искусственной среде	коробочках хлопчатника		искусственной среде	коробочках хлопчатника
Аминный азот . . .	45,1	41,0	Гуанин	7,5	11,3
Аммиак	1,5	0,5	Мочевина	0,1	0,2
Креатин	3,0	7,4	Мочевая кислота . .	24,3	28,5
Креатинин	3,6	5,4	Другие	14,9	5,7

Состав пищи тоже влияет на состав экскретов. Так, в опытах с кормлением хлопкового долгоносика (*Anthonomus grandis* Boh.) на искусственной среде бутнами хлопчатника и его коробочками варьировало соотношение разных форм азота в общем балансе катаболитов (табл. 13).

Из табл. 13 видно, что спектр катаболитов у насекомых, в частности у хлопкового долгоносика, очень широк. Возможно, что имеющиеся в отношении большинства исследованных видов данные об однотипном характере их конечных продуктов обмена объясняются недостаточной полнотой и тонкостью анализов. Интересно, что в составе пуринов, экскретируемых *A. grandis*, оказался и гуанин (Mitlin, Vickers, 1964) — катаболит, типичный для паукообразных и ранее не отмеченный у насекомых. У другого долгоносика (*Conotrachelus nenuphar* Herbst) эти авторы обнаружили другой пурин — ксантин.

Данные об экскретах *A. grandis* показывают, что даже у одного вида бывает разнообразным набор выделяемых веществ, соотношение которых меняется в зависимости от того, к какому циклу распада (пуриновому или белковому обмену) принадлежат катаболиты, каковы условия среды и питания.

Если для насекомых гуанин как катаболит нетипичен (и еще недавно даже подчеркивалось, что «у насекомых нет гуанина» — Reschen, 1939), то для паукообразных это основной катаболит. Гуанин был обнаружен в экскрементах пауков более 100 лет тому назад (Görup-Bezaire, 1849), но бесспорное его определение с помощью фермента — гуаназы — было проведено сравнительно недавно (Vajroglu, 1935) на пауке-крестовике (*Epeira*) и пауке-птицееде (*Mygale*). У крестовика гуанин составляет до 92%, а у птицееда — до 99% от всех продуктов экскреции. Гуанин, как и мочевая кислота, легко выпадает из раствора в виде кристаллов, что позволяет организму выводить продукты обмена при минимальной затрате воды. И именно паукообразные, особенно пауки, как и насекомые, представляют членистоногих, наиболее приспособленных к жизни на суше.

Обитание членистоногих на суше связано с такими изменениями азотного обмена, которые направлены на достижение экономного расхода влаги при выделении, на получение максимального количества воды при их образовании. Однако для разных групп наземных членистоногих характерен разный уровень адаптаций обмена.

В классе ракообразных, в основном водных организмов, наиболее совершенно приспособились к жизни на суше наземные равноногие — мокрицы (Oniscoidea). Однако в своем распространении мокрицы всегда связаны либо с влажными местностями, либо с почвой, т. е. с такими условиями среды, в которых относительная влажность воздуха

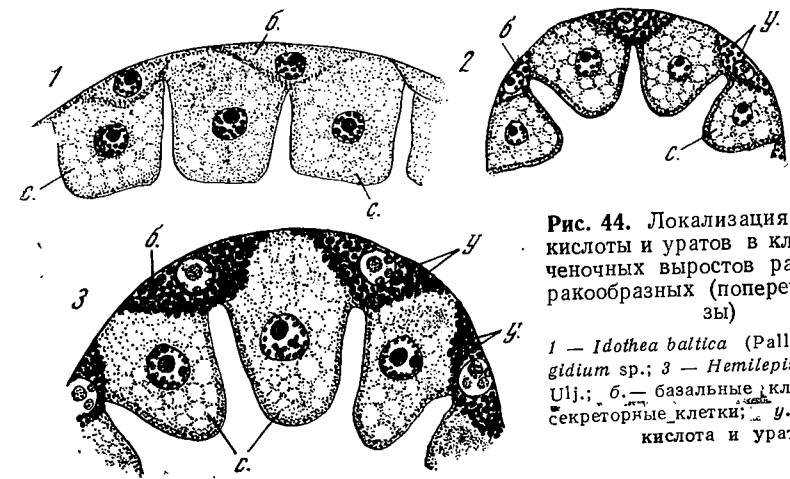


Рис. 44. Локализация мочевой кислоты и уратов в клетках печеночных выростов равноногих ракообразных (поперечные срезы)

1 — *Idothea baltica* (Pall.); 2 — *Ligidium* sp.; 3 — *Hemilepistus elegans* Ulf.; б. — базальные клетки; с. — секреторные клетки; у. — мочевая кислота и ураты

близка к насыщению, или имеется возможность, временно оставив влажное местообитание, достаточно быстро в него вернуться. У всех исследованных форм мокриц — от амфибиотических обитателей морских побережий р. *Ligia* до обитателей наиболее сухих мест (р. *Armadillidium*) около 50—60% выделяемого максиллярными железами небелкового азота выводится в форме аммиака (Dresel a. Moyle, 1950). Таким образом, даже у «наиболее наземных» из ракообразных, как и у их водных родичей, основной тип катаболизма — аммонотелия. Считается, что экономия расхода воды при экскреции у мокриц достигается не путем перестройки катаболизма, а благодаря уменьшению количества азота, выделяемого на единицу веса в сравнении с водными формами, т. е. путем общего подавления интенсивности азотного обмена (Dresel a. Moyle, 1950, Edney, 1958; Kuonen, 1959).

Однако имеются новые данные о том, что мокрицы выделяют газообразный аммиак в количестве, исключающем гипотезу о подавлении у них азотного обмена (Sloan, по Edney, 1968).

С общим несовершенством адаптаций к жизни на суше, включая и аммонотелию, связано то, что даже обитающие в пустынях (Каракумы, Голодная степь, Сахара и др.) мокрицы р. *Hemilepistus* остаются физиологически гигрофильными организмами, связанными с глубокими слоями почвы, в которых воздух насыщен водяным паром.

Аммонотелия мокриц объясняется вероятнее всего филогенетической молодостью группы Oniscoidea, связь которой с водными Isopoda хорошо прослеживается не только в сравнительно-морфологических, но и в сравнительно-экологических рядах. Однако у мокриц намечаются и предпосылки к урикотелии; в их тканях, особенно в печеночных выростах отлагаются кристаллы мочевой кислоты, причем их заметно больше у *Armadillidium*, чем у более гигрофильных *Ligidium* и *Porcellio* (см. ниже). Интересно, что у морских изопод, по исследованиям Семеновой, у *Sphaeroma*, *Idothea* и других, в печеночных выростах мочевой кислоты не накапливается (рис. 44) *. Нет уратных клеток и у *Asellus*.

* У наземных растительноядных крабов *Cardisoma guanhumi* Latr. в крови при голодании содержание аммиака не меняется, но происходит накопление мочевины и мочевой кислоты (Ногге, 1968); при этом не меняется и состав экскретируемой жидкости. Хорн отмечает, что при переходе ракообразных от водного образа жизни к обитанию на суше у них несколько падает содержание в моче аммиака, но возрастает содержание мочевины и мочевой кислоты. В тканях наземных крабов содержание мочевой кислоты достигает 18—40% от сухого веса, причем откладывается она преимущественно в пигментном слое эпидермиса, в перикардальных тканях и в периферическом слое кутикулы.

Многоножки — сборная группа нескольких классов *Atelocerata* — в целом, как и мокрицы, влаголюбивы. Многоножки исключительно тесно связаны с почвой как средой обитания и оставляют почву и подстилку только при влажности воздуха, близкой к полному насыщению. К жизни вне укрытий, к пребыванию в условиях постоянного дефицита влажности многоножки не приспособлены.

До последнего времени (Maloeff, 1938) считалось, что многоножки — урикотелические животные. Это заключение основывалось на нахождении в их мальпигиевых сосудах и просветах задней кишки кристаллов мочевой кислоты, описанных Плато (Plateau, 1874) и другими исследователями.

У таких многоножек, как костянки (*Lithobius*), выделение азота происходит значительно интенсивнее, чем у обитающих в таких же условиях мокриц, что не позволяет говорить о «подавлении азотного обмена» у многоножек.

Название животного	Количество выделяемого общего небелкового азота (в мг/г) за сутки	Авторы
Костянка (<i>Lithobius</i>)	2,2	Bennett a. Manton, 1963
Мокрица (<i>Oniscus</i>)	0,3	Dresel a. Moyle, 1950

Хотя костянки и мокрицы обитают в сходных по режиму влажности условиях, следует учесть, что пищевой их режим отличен: мокрицы — сапрофаги, питающиеся бедной белками пищей, а костянки — активные хищники, потребляющие белковую пищу,

Беннет и Мэнтон, исследовав соотношение выделяемых азотсодержащих веществ в экскрементах костянки, нашли, что более половины катаболического азота падает на аммиак и только 1—8% на мочевую кислоту. Опыты с применением бактерицидных веществ дали основание заключить, что выделение аммиака не связано с деятельностью кишечной микрофлоры, а происходит в результате катаболизма, осуществляемого организмом самой многоножки. Варьирование выделения аммиака у костянки при разном питании и практическое постоянство выделения мочевой кислоты позволяют заключить, что у многоножек аммиак образуется при пищевом белковом обмене, а мочевая кислота — в результате распада нуклеопротеидов. О том, что образование мочевой кислоты в экскретах сколопендры *Scolopendra subspinipes* — результат распада протеинов собственных тканей (ее выделение при голодании возрастает), а не белков пищи, заключили на основе многочисленных анализов Ванг и Бу (Wang a. Wu, 1948).

Юбер (Hubert, 1964) тоже нашла, что у хилопод и диплопод конечный продукт белкового обмена — аммиак. У диплопод она выявила уреазу; у хилопод этот фермент обнаружен не был, тогда как уриказа (иногда в малых количествах) имеется у многоножек (s. l.). Распад нуклеопротеидов, по исследованию Юбер, доходит до стадии мочевой кислоты в разной пропорции; правда, другие продукты уриколиза многоножек ею не были исследованы. В более поздней работе этот автор отмечает, что у диплопод в тканях накапливается 0,4—11,5% мочевой кислоты (от сухого веса); это показывает, что она образуется не только за счет пуринового катаболизма, но и в процессе белкового обмена. В экскретах ее меньше (0,3—0,6%), и для многоножек характерен «урикоаммонотелический» катаболизм (Hubert, 1968).

Таким образом обитание в почве и сходных субстратах, т. е. в среде, промежуточной между водной и воздушной (Гиляров, 1949), определяет у многоножек тип катаболизма, промежуточный между характерным для водных и свойственным настоящим наземным группам членистоногих.

Разе (Razet, 1964) отмечает, что среди *Antennata* насекомые могут переводить в мочевую кислоту и нуклеопротеидные, и белковые катаболиты, а у *Crustacea* и *Mugilopoda* нуклеотидный и белковый обмен идут независимо, давая каждый свои катаболиты. Например, обнаружение в антеннальных железах аммонотелического краба *Maja squinado* следов мочевой кислоты (Boivin, 1929) позволяет считать ее образование результатом пуринового обмена.

Примеры вторичноводных насекомых показывают, что и у них может происходить образование разных продуктов пуринового и белкового обмена. По-видимому, пуриновый обмен более консервативен, не столь быстро перестраивается при изменении условий среды, сколь белковый. Вообще даже у насекомых характер метаболитов исследован еще недостаточно полно, и в этой главе, посвященной адаптивным чертам продуктов экскреции, умышленно обходятся случаи выделения насекомыми аллантоина, свободных аминокислот и других азотсодержащих соединений — для нас важна общая тенденция эволюционных изменений катаболитов как одна из характерных адаптаций членистоногих к жизни на суше. Показательно, что наиболее адаптированные к жизни на суше группы членистоногих — пауки и высшие насекомые — характеризуются выведением неразтворимых продуктов азотного обмена — гуанина и мочевой кислоты. Это позволяет обитателям сухих субстратов практически не затрачивать воды на выведение экскретов.

Конечно, только характер катаболита еще не определяет степени приспособленности организма к жизни на суше. Так например, и не связанные с жизнью в воде (т. е. «наземные» в широком смысле слова) «первичнотрахейные» (*Opuchophora*) очень влаголюбивы, тесно связаны с почвой, хотя и имеют урикотелический тип обмена. У них мочевая кислота выводится при сбрасывании перитрофической мембраны (Manton a. Heatley, 1937), т. е. через кишечник. К сожалению, нет данных о продуктах, выводимых онихофорами через коксальные железы, и о потерях ими влаги этим путем.

Экономия расхода воды только за счет изменения характера катаболитов, как это имеет место у почвенных олигохет и наземных легочных моллюсков, недостаточна для адаптации к жизни на суше вне влажной среды. Известно, что у дождевых червей *Lumbricus terrestris* в зависимости от условий существования меняется соотношение азота, выводимого в виде аммиака и мочевины. В сухих условиях выделение азота в виде мочевины у *L. terrestris* возрастает в три раза, а в виде аммиака падает на 30% в сравнении с нормой (Needham, 1957), что указывает на адаптивное значение типа катаболизма у почвенных форм. Но следует учесть, что в почве никогда не бывает такого дефицита влажности воздуха, который обычен в условиях открытого обитания на поверхности суши.

Если у обитательницы пресных вод — беззубки — в мочевой жидкости на долю аммиачного азота падает 63% при практическом отсутствии мочевины и мочевой кислоты, у каракатицы 67% аммиачного азота, 1,7% мочевины и 2,1% мочевой кислоты, то у наземных форм соотношение иное. У обитателей влажных мест — голых слизней — на долю аммиака падает всего 4,6%, мочевины — 70%, а мочевой кислоты — 7% выделяемого азота, а у живущей в более сухих условиях виноградной улитки — 13,7% азота аммиака, 20% — мочевины, 10,7% — мочевой кислоты.

Оценивая характер азотного катаболизма у представителей разных систематических и экологических групп членистоногих и шире — у представителей разных типов животных, можно сделать заключение об адаптивном и лабильном характере хода обмена белковых веществ, параллельно или конвергентно меняющемся в течение филогенеза, адаптив-

но к условиям водного баланса. Намечается несомненная общая тенденция к замене преобладающего у водных форм аммонотелического и уреотелического катаболизма урикотелическим у наиболее адаптированных к жизни в условиях дефицита влаги наземных не только членистоногих, но и других групп животных (рис. 43). Однако приведенные материалы убедительно показывают, что совершенно прав Флоркэн, когда подчеркивает, что в настоящее время биохимии должны руководствоваться данными морфологов-филогенетиков при исследованиях по биохимической эволюции и что биохимия пока немного дает для выявления новых аспектов филогении.

«В настоящее время только филогенетические построения, основывающиеся на данных сравнительной анатомии и эмбриологии, могут быть «ариадниной нитью» в исследовании биохимической эволюции и помочь ей подняться до уровня «молекулярной филогении» — Флоркэн (Flogkén, 1963). Биохимические процессы явно обратимы, как это показывают вышедшие разобранные вторичные переходы к аммонотелии у вторичноводных насекомых.

ЭКСКРЕЦИЯ АМИНОКИСЛОТ И ШЕЛКООТДЕЛЕНИЕ

Известный интерес для понимания экскреции азотных катаболитов представляет выделение аминокислот. Аминокислоты как продукты выделения у насекомых хорошо известны для высасывающих соки растений тлей и кокцид (Craig, 1960). Отмечено их присутствие и в экскрементах питающихся сухой пищей насекомых — у платяной моли *Tineola bisselliella* Hummel и у кожееда *Attagenus piceus* Oliver (Powning, 1953). Найдены аминокислоты в экскрементах шелковичного червя (Yoshitaga a. Aruga, 1950), у палочника *Carausius morosus* (Ramsay, 1958) и кровососущего клопа *Rhodnius prolixus* Stål (Harrington, 1961), т. е. у насекомых, питающихся самой различной пищей.

Но в общем исследования, посвященные обнаружению в экскрементах насекомых свободных аминокислот (не входящих в состав белков), очень немногочисленны.

По мнению Гильмура (Gilmour, 1961), аминокислоты выводятся из кишечника насекомого в том случае, если с пищей поглощается их больше, чем требуется организму. Это подтверждается на тлях, у которых содержание аминокислот в медвяной росе примерно соответствует их содержанию в гемолимфе (Auclair, 1960), но ниже, чем в кишечнике (Mittler, 1958).

Однако у *C. morosus* показано, что они выводятся через мальпигиевы сосуды. Убедительны опыты с кормлением хлопкового долгоносика (*Anthonomus grandis* Bohemann) пищей, в которой не было аминокислот. Определение бумажно-хроматографическим методом аминокислот в этаноловой вытяжке из экскрементов позволило обнаружить 20 аминокислот, на суммарную долю которых приходится 0,85% общего азота экскрементов, что примерно соответствует их содержанию в медвяной росе тлей (Mitlin, Vickers, Hedin, 1964).

Существенно, что содержание аминного азота у долгоносиков, находившихся на голодной диете (без аминокислот), было выше, чем у долгоносиков, выкармливавшихся на коробочках хлопчатника или на искусственной полноценной среде (Mitlin, Vickers, Gast, 1964). Это показывает, что аминокислоты, образующиеся в процессе метаболизма, могут частично выводиться.

Интересно, что у пустынной саранчи (*Schistocerca gregaria*) серин, глицин и глутаминовая кислота встречались в содержимом слепых выростов средней кишки в большем количестве, чем в гемолимфе, как

показано опытами с введением серина и глицина, меченных C^{14} (Treherne, 1958). А в экскрементах, содержащихся на голодной диете хлопковых долгоносиков, именно серин и глутаминовая кислота оказались наиболее обильными из этой группы соединений. Следовательно, эти аминокислоты легче, чем другие, диффундируют через стенки выделительных органов.

По-видимому, в связи с тем, что среди продуктов экскреции у насекомых нередко бывает комплекс аминокислот, у представителей разных групп насекомых развивается способность к выведению полимерных производных этих аминокислот, так называемого шелка. Аминокислотный состав шелка и, например, медвяной росы тлей в общем сходны (табл. 14).

Таблица 14

ПРОЦЕНТНОЕ СОДЕРЖАНИЕ АМИНОКИСЛОТ В МЕДВЯНОЙ РОСЕ ТЛИ (*NEOMYZUS CIRCUMFLEXUS* BUSCK.) И В ШЕЛКЕ ГУСЕНИЦ ТУТОВОГО ШЕЛКОПРЯДА (*BOMBYX MORI* L.)
(по Auclair, 1963 и Legay, 1960, в пересчетах)

Аминокислота	Медвяная роса тли	Шелк гусеницы шелкопряда	Аминокислота	Медвяная роса тли	Шелк гусеницы шелкопряда
α-аланин	0,6	—	Глутаминовая кислота	8,9	2,1
β-аланин	0,11	25,00	Лейцин + изолейцин	3,0	1,5
Амино-масляная кислота	0,13		Лизин	2,3	1,2
Аргинин	13,4		Метионин-сульфоксид	1,5	0,2
Аспарагин	26,7	1,7	Пролин	0,7	0,5
Аспарагиновая кислота	8,9	—	Серин	3,1	16,0
Валин	1,1	5,5	Тирозин	4,5	0,5
Гистидин	4,5	3,2	Треонин	1,7	3,0
Глицин	0,4	0,73	Триптофан	3,9	0,5
Глутамин	13,4	33,6	Фенилаланин	1,5	1,1
		—	Цистеиновая кислота	0,2	—

Шелкоотделительные железы личинок пилильщиков, ручейников и гусениц бабочек сравнительно-анатомически рассматриваются как гомологи выделительных (максиллярных) желез. И, например у шелкопрядов, выделение шелка представляет огромную часть продуктов азотного обмена (12% сухого вещества гусеницы уходит на шелкоотделение при завивке кокона).

У многих групп насекомых известно образование шелка деятельностью мальпигиевых сосудов, утрачивающих (на данной стадии развития) функцию выведения других катаболитов. Так, известно выделение шелкоподобных веществ мальпигиевыми сосудами личинок настоящих сетчатокрылых, скорпионниц, личинок жуужелиц *Lebia scapularis*, таких личинок стафилинид, как *Aleochara* и *Stenus*, личинок долгоносиков *Phytonomus* (Лебедев, 1914), жуков-притворяшек *Niptus* и др.

Выделение шелка, по-видимому, может рассматриваться как один из способов экономного, с точки зрения расхода влаги, выведения азотсодержащих продуктов. В то же время выделение шелка связано с активными адаптациями насекомых к уменьшению расхода влаги в периоды, когда ее поступление в организм прекращается (сооружение коконов окукливающихся шелкопрядов и других чешуекрылых и пилильщиков, коконов открыто развивающихся личинок долгоносиков *Phyto-*

potius, коконов развивающихся в сухом песке личинок муравьиных львов и т. п.). Внутри коконов создается атмосфера с повышенной, близкой к насыщению влажностью. Выделение шелка можно рассматривать одновременно и как прямую, и как косвенную адаптацию к наземному образу жизни.

Аналогичная насекомым смена типично выделительной функции — шелкоотделительной известна для энтодермальной ректальной камеры некоторых ложноскорпионов (*Serianus*).

Такое же значение имеет и выделение шелковистых нитей «паутинки» тетраниховых клещей, обитающих на поверхности листьев растений; их паутинка представляет защиту от непосредственного контакта с сухой атмосферой.

ЭВОЛЮЦИЯ ВЫДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

ВЫВЕДЕНИЕ ПРОДУКТОВ АЗОТНОГО ОБМЕНА У ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Естественно, что экономия расхода влаги при процессах выделения достигается не только благодаря изменению характера экскретов, типа катаболических процессов, но тесно связана и с морфо-функциональными изменениями выделительных органов.

У малоактивных водных беспозвоночных, как указывалось выше (стр. 109), выделение не связано с дифференцировкой специальной системы органов — выведение продуктов обмена осуществляется путем диффузии через поверхность всех покровов, соприкасающихся с водой.

Развитие осморегуляторных органов сопровождается переходом выделительной функции именно к ним, они и становятся собственно выделительными. Однако функция выведения продуктов белкового обмена и функция осморегуляции у низших беспозвоночных не всегда выполняются одной и той же системой органов.

Так, у наиболее примитивных из триклад (и частично у поликлад) протонефридии осуществляют только осморегуляторную функцию, а выделение аммиака происходит у них через покровы тела (Беклемишев, 1964). Следует учесть, что и сами протонефридии, например у поликлад, всегда образуются за счет эктодермы и филогенетически могут рассматриваться как результат специализации части наружных покровов в направлении интенсификации выделительной функции. И протонефридии, и соленоциты аннелид выводят продукты обмена и воду во внешнюю среду. В настоящее время показана несостоятельность распространенного в учебной литературе объяснения функции клеток «мерцательного пламени» протонефридиев. Движение ресничек в этих клетках не «выгоняет» растворы катаболитов через каналы (диаметром несколько микронов!) наружу, как это прежде думали, а только препятствует застою и образованию неподвижного слоя на выделительной поверхности — мочева жидкость выходит, диффундируя по капилляру протока нефридия.

Большинство полихет и олигохет имеют выделительные органы типа целомодуктов. Эти сквозные трубчатые органы открываются в целом воронками, покрытыми ресничками, движение которых создает давление, заставляющее целомическую жидкость с находящимися в ней экскретами поступать в такой «метанефридий». В дистальной части целомодукта происходит реабсорбция всех находящихся в жидкости соединений, кроме экскретируемых.

Выделительные органы моллюсков также представляют модифицированные целомодукты: стенки тех их участков, которые называются почечными мешками, имеют типично экскреторный характер и бывают

в периоды покоя заполнены катаболитами. Метанефридиальные выделительные органы, как и протонефридии, открываются на поверхности тела животного и выводят большое количество мочевой жидкости с невысокой концентрацией конечных продуктов метаболизма (экскретов) непосредственно во внешнюю среду.

ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ОРГАНЫ ТИПА ЦЕЛОМОДУКТОВ У ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Принципиально такое же строение имеют и выделительные органы ракообразных (максиллярные и антеннальные железы), представляющие сложно извитые каналы, начинающиеся небольшим (целомическим?) мешочком, за которым, например в антеннальной железе десятиногих раков, следует лабиринт трубочек. Здесь происходит избирательное выделение, а стенкам целомического мешочка приписывается функция выделения аммиака.

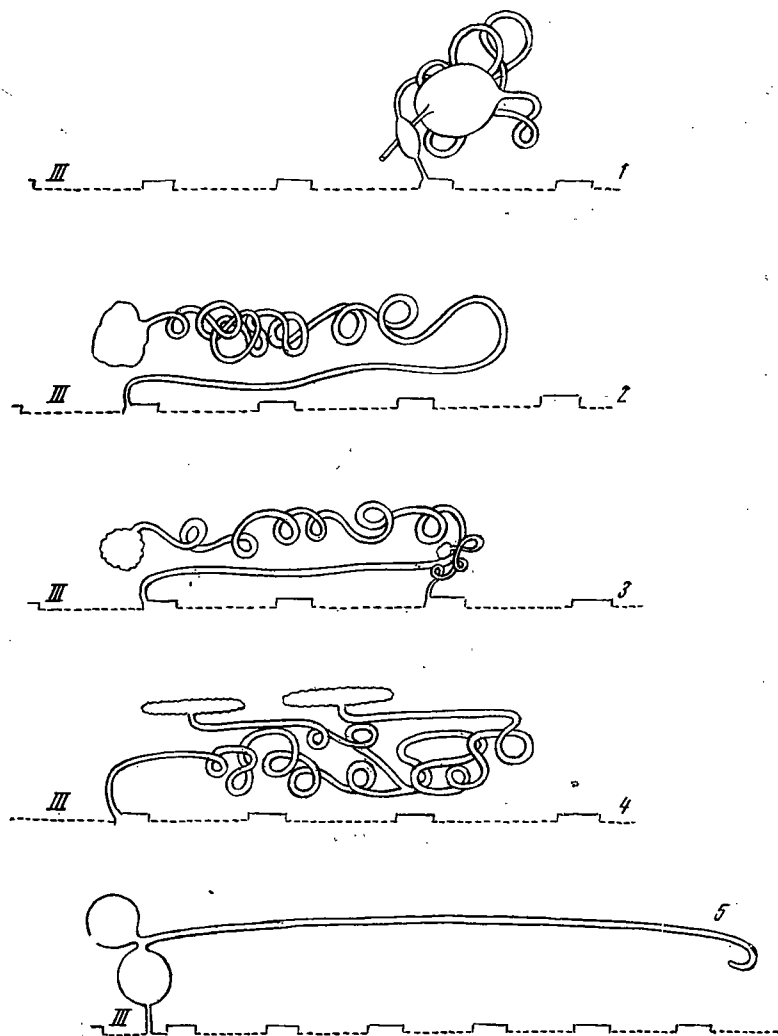


Рис. 45. Схема расположения и строения коксальных

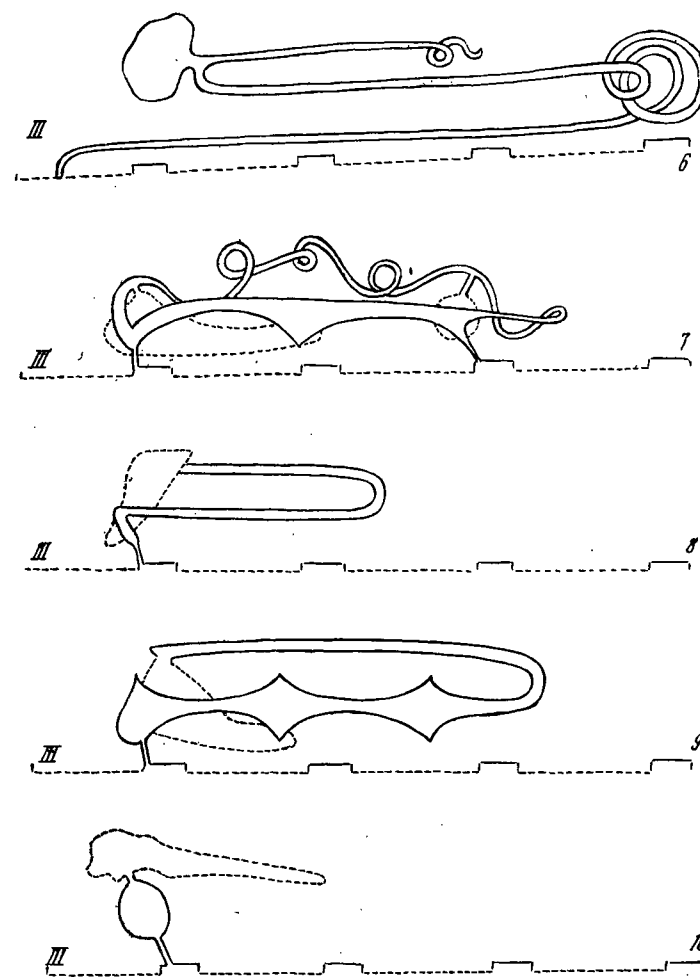
1 — Scorpiones; 2, 3 — Amblypygi; 4 — Uropygi; 5 — Palpigradi; 6 — Solifuga; 7 — Mygalomorphae; 8 — Dysderidae; 9 — Lycosidae, Agelenidae; Thomisidae; 10 — Argiopidae, Pholcidae. Пунктирная линия — III сегмент.

Строение максиллярной железы проще — она представляет трубчатый орган без лабиринта. У ракообразных конечные продукты белкового обмена и нуклеотидного катаболизма (аммиак) выводятся непосредственно во внешнюю среду; эта особенность организации, сохраняющаяся и у перешедших к жизни на суше мокриц, ограничивает (наряду с проницаемостью покровов и несовершенством защиты от высыхания дыхательных поверхностей) распространение ракообразных в сухих биотопах — они везде остаются обитателями влажных биотопов или влажного почвенного яруса.

Адаптацией к некоторому уменьшению потери влаги при экскреции у наземных ракообразных является подавление белкового обмена и связанная с этим низкая активность (Edney, 1957; Kuonen, 1959) и накопление мочевой кислоты в тканях (Dresel a. Moyle, 1950).

У единственного современного представителя водных хелицеровых — мечехвоста (*Limulus*, класс Xiphosura) — выделительные органы в принципе такого же строения, но открываются у основания пятой пары конечностей.

Коксальные железы закладываются в эмбриональном развитии и у



желез разных групп наземных хелицеровых

phae; 8 — Dysderidae; 9 — Lycosidae, Agelenidae; Thomisidae; 10 — Argiopidae, Pholcidae. Пунктирная линия — III сегмент.

наземных хелицероных, причем у скорпионов они открываются у основания III пары ходильных ног (соответственно тому, что имеет место у мечехвоста), но во взрослом состоянии не функционируют как выделительные органы, «становясь железой неизвестного назначения» (Паркер и Гасвелл, 1914). Утрачивают они свое значение и у некоторых групп паукообразных, у которых открываются в разных местах (рис. 45). У связанных с влажной почвой и сходными местообитаниями *Palpigradi* (*Koenenia* и др.) коксальные железы, имеющие сложное строение, по-видимому, — единственные выделительные органы.

У других паукообразных коксальные железы функционируют в эмбриональный период, но позже выделительную функцию принимают на себя другие органы. Опыты с пауками *Dysderidae* показали, что у них через коксальные железы выводятся введенные в полость тела щелочные и кислые краски, но экскрет гуанин выводится через стенки кишечника и мальпигиевы сосуды, но не из коксальных желез (Millot, 1949). Только у *Opiliones* коксальные железы, открывающиеся у основания III пары ног, сохраняют выделительную функцию и во взрослом состоянии. У *Ricinulei* имеются просомальные железы с выводными каналами у основания педипальп, но их роль неясна (Vachon, 1963). Близкое положение занимают коксальные железы сольпуг, открывающиеся в плейральной области педипальп, что позволяет рассматривать и упомянутые железы *Ricinulei* как коксальные. У клещей *Ornithodoros* пурины (гуанин) выводятся мальпигиевыми сосудами, а избыток воды — коксальными железами (Boné, 1943).

На примере наземных хелицероных видно, что выделительные железы типа целомодуков, открывающиеся непосредственно во внешнюю среду, с переходом к жизни на суше утрачивают свое исходное значение, так как потеря через них воды, выводимой с экскретами, слишком велика.

У анаморфных губоногих многоножек в голове находятся максиллярные железы, о которых Фаландер писал, что «их надо рассматривать как нефридии». Сходство их положения, анатомического и гистологического строения с максиллярными железами ракообразных и лабиальными почками диплопод и первичнобескрылых насекомых очень велико, и можно принять, что максиллярные почки *Lithobiomorpha* и *Scutigeroforma* служат выделительными органами (Fahlander, 1938).

Действительно, структура сегментальных органов членистоногих (ракообразных, хелицероных и многоножек) и даже онихофор довольно однотипна. Эпителий целомических мешочков, несмотря на функциональные его отличия у разных групп, очень сходен. В исследованных случаях эти мешочки у членистоногих разных групп эмбрионально закладываются из зачатков целома. Сходство же строения этих органов у разных взрослых форм так велико с теми, у которых оно прослежено в эмбриогенезе, что можно эти образования считать у всех сегментальными органами.

У анаморфных губоногих многоножек максиллярные железы можно рассматривать как результат слияния сегментальных органов максилл I и II (Bennett a. Manton, 1963). Эти авторы экспериментально установили, что мнение об экскреторной функции максиллярных желез у *Lithobius* не подтверждается и что эти железы скорее следует рассматривать как смазочные. Смазочную функцию выполняют и премандибулярные железы у пауропод, и железы I пары максилл у симфил, и гнатохиларные железы у диплопод.

Таким образом, у многоножек всех классов связанные с придатками головы железы, гомологизируемые (правильнее, гомойологизируемые) с сегментальными выделительными органами водных членистоногих, утратили экскреторную функцию и приобрели новые.

Из низших насекомых лабиальные трубчатые железы, очень напоминающие экскреторные железы ракообразных, имеются у щетинохвосток; этим железам приписывалась также экскреторная функция (Bruntz, 1904; Philpitschenko, 1907), но выделения через эти железы продуктов азотного катаболизма не наблюдается, ими выводятся только впрыснутые краски. У коллембол известны так называемые «нижнегубные почки» (лабиальные железы), состоящие из целомического мешочка и канала, в проксимальной части имеющего клеточное, а в дистальной — синцитиальное строение. Кроме того, у коллембол имеются еще рудиментарные железы у основания антенн, имеющие сходное строение. Однако исследование их функции показало, что они не являются местом выведения продуктов азотного обмена (Feustel, 1958).

Из высших насекомых (*Pterygota*) многие имеют нижнегубные железы, являющиеся слюнными железами. У гусениц чешуекрылых и личинок пилильщиков и ручейников нижнегубные железы становятся шелкоотделительными. Если учесть, что и другого типа выделительные органы насекомых могут продуцировать шелк (например, мальпигиевы сосуды личинок сетчатокрылых и некоторых долгоносиков и др. жуков), предположение об исходно выделительной, впоследствии модифицированной функции лабиальных желез предков насекомых становится правдоподобным. Однако в условиях необходимости жесткой экономии расхода влаги у наземных членистоногих функция выделения не могла остаться за органами такого типа, как максиллярные или лабиальные железы. Перешедшие к жизни вне водоемов группы беспозвоночных, у которых основными выделительными органами остаются органы типа целомодуков, оказываются связанными с жизнью в почве или во влажных условиях. Таковы олигохеты, не оставляющие почву и сходные субстраты, таковы онихофоры (несмотря на урикетический обмен), таковы мохрицы и, наконец, очень влаголюбивы из паукообразных сенокосцы, связанные с влажными местами и нуждающиеся в частом питье.

У тех групп членистоногих, которые оказываются более приспособленными к жизни в условиях дефицита влаги, развиваются выделительные органы иного типа.

ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ ФУНКЦИЯ КИШЕЧНИКА

Как уже упоминалось, у обитающих в воде низших многоклеточных выделение продуктов азотного обмена происходит через всю поверхность тела, соприкасающуюся с внешней средой, — для кишечнорастворимых это и эктодерма, и энтодерма. Такие соотношения наблюдаются и у морских турбеллярий из *Polyclada*, у которых роль кишечника в экскреции даже превышает значение наружных покровов. У *Acoela* функция выделения выполняется в основном пищеварительным синцитием. Несмотря на развитую протонефридиальную систему, у триклад в выделении азотсодержащих катаболитов ведущее значение имеет кишечник, являющийся «почти единственным выделительным органом у турбеллярий», как писал знаток этой группы В. Н. Беклемишев (1937).

Указывается, что и у морских нематод выделительную функцию выполняют стенки кишечника, через которые выводятся азотсодержащие вещества основного характера (аммиак, соли аммония). Стефанский (Stefan'ski, 1922) подчеркивал экскреторную функцию пищевода у нематод. У нематод нет протонефридий, но у родственных им гастротрих, имеющих протонефридии (в том числе у морских *Macrodaioidea*, по Wilcke, 1954), экскреторную функцию тоже выполняет пищевод (Remane, 1935).

Таким образом, даже у тех групп беспозвоночных, у которых развиваются специальные выделительные органы типа протонефридиев (турбеллярии, гастротрихи) или заменяющие их железы кожного происхождения («ренетта» или «почечка» у нематод), кишечник сохраняет выделительную функцию.

Соотношение удельного значения выделительной функции кишечника и рассматриваемых как типичные выделительные органы протонефридиев специальному разбору не подвергалось.

У тех групп животных, у которых выделительную функцию выполняют наиболее типичные целомодукты — метанефридии, кишечник также остается органом, который осуществляет и экскреторную функцию в широком смысле слова. Это хорошо может быть прослежено на примере дождевых червей, когда их помещают в гипоосмотическую среду (Maloeff, 1938). По опытам М. Н. Чугуновой (1957), черви *Eisenia rosea* (Sav.) могут около полутора лет существовать в воде, не теряя жизнеспособности, хотя этот вид приспособился к жизни в сухих почвах, например в степях, и никак не может считаться амфибиотическим. Хорошо переносят погружение в воду и индийские мегасколециды *Pheretima posthuma*. У этого вида нормально (в почве) выделение азотных катаболитов осуществляется только метанефридиями, причем мочевой жидкости выделяется мало, конечные пузырьки нефридиев у этих червей опорожняются в среднем один раз в трое суток. При погружении в воду эти черви в большом количестве выделяют мочевую жидкость через нефридиопоры, еще больше через анус, а спорадически и из ротового ствертия (Bahl, 1945).

Известно, что и у онихофор (*Peripatopsis*) много мочевой кислоты выводится через кишечник при сбрасывании перитрофической мембраны (Manton a. Heathley, 1937); таким образом, у онихофор кишечный тракт выполняет секреторную функцию, несмотря на наличие целомодуктов.

У ракообразных кишечник также выполняет выделительную функцию: у веслоногих *Cyclops* и *Chondracanthus* отмечено выведение мочевой кислоты через заднюю кишку (Maloeff, 1938). Известно также, что выделительную функцию несут слепые выросты кишечника морских желудей и задние слепые выросты амфипод (Borradale et al., 1959). Так называемые мальпигиевы сосуды амфипод, гомологи печеночных выростов мокриц, — энтодермического происхождения.

У паукообразных широко известна выделительная функция стенок кишечника даже у тех форм, у которых развиты специальные экскреторные органы. Клетки дивертикул средней кишки у пауков наполняются гуанином (Millot, 1925); продукты обмена перемещаются в апикальную часть клетки, а затем выбрасываются в просвет кишечника, или даже вся клетка, перегруженная экскретом, сливается в этот просвет и выводится наружу. Это отмечается и у сенокосцев, не имеющих мальпигиевых сосудов. У пауков выделение гуанина производится и стенками расширенного участка кишечника, называемого клоакой. У не имеющих мальпигиевых сосудов (см. ниже) ложноскорпионов (*Pseudoscorpiones*) клетки эпителия дивертикул тоже выводят гуанин в виде гранул диаметром около 1 м (Gilbert, 1952). Гуанин выделяется и короткими слепыми трубчатыми отростками средней кишки амбарных клещей *Acarus siro* L. (= *Tyroglyphus farinae*), не имеющих, по мнению Гильберта, мальпигиевых сосудов. Правда, Берлезе применял к этим выростам название «мальпигиевы сосуды» (Hughes, 1950).

У *Cataglyphus* гуанин в основном отлагается в виде включений в клетках соединительной ткани, но частично попадает в просвет кишечника (Prasse, 1967).

У тетраanych клещей, имеющих разобщенные средний и задний

отделы кишечника, задняя кишка выполняет экскреторную функцию (Беккер, 1956), выводя гуанин (McElpoe, 1961). У хилопод, например у *Scolopendra subspinipes* (Leach), в стенках средней кишки тоже обнаружена мочевая кислота (Wang a. Wu, 1947—1948), что свидетельствует об участии пищеварительного тракта в выделении.

У насекомых выделительную функцию нередко выполняют разные участки кишечника. У коллембол отсутствуют мальпигиевы сосуды: в выделении большую роль играет средняя кишка, эпителий которой, сливаясь, постоянно выводит в просвет кишечника накопившиеся в нем экскреты (мочевую кислоту, ураты аммония). Прижизненное окрашивание показывает, что у разных коллембол (*Tomocerus*, *Sinella*, *Orchesella*, *Folsomia*) средняя кишка осуществляет выделение примерно так же, как и мальпигиевы сосуды высших насекомых (ср. обзор у Feustel, 1958).

У *Podura aquatica* выделение гранул мочевой кислоты эпителием кишечника было установлено и при применении электронного микроскопирования (Noble-Nesbitt, 1963).

У щетинохвосток и ухверток задняя кишка служит местом выделения мочевой кислоты, так как у них развитые мальпигиевы сосуды не содержат мочевой кислоты, а экскременты богаты этим соединением (Wigglesworth, 1932). Для махилисов было показано, что краски выделяются их задней кишкой таким же образом, как у высших насекомых мальпигиевыми сосудами (Lison, 1938).

Еще в 1914 г. А. Палладин показал, что у тараканов в мальпигиевых сосудах мочевой кислоты нет. У таракана *Periplaneta americana* L. показано, что продукты азотного обмена диффундируют из гемолимфы в тонкую и толстую кишку; в прямой кишке происходит реабсорбция воды ректальными железами, а мочевая кислота выводится с экскрементами. Эти данные (Srivastava a. Gupta, 1961) в общем соответствуют прежним наблюдениям и выводам Филиппенко (Philipthschenko, 1907) и Метальникова (1896), а также данным Метальникова по гусеницам восковой моли и наблюдениям над амбарным долгоносиком. Известно также, что у личинок сетчатокрылых, в частности у муравьиных львов (*Myrmeleo*) и златоглазок (*Chrysopa*), у которых мальпигиевы сосуды перед окукливанием не выполняют выделительной функции, «почкой» служит задняя кишка с придатками (Poll, 1936).

У личинок падальной мухи (*Lucilia cuprina*) выделение аммиака осуществляется задней кишкой (Waterhouse, 1955). У личинок типулид (р. *Stenophora* = *Tanyptera*) выделительную функцию выполняет слепой вырост задней кишки (Anthon, 1910). У тлей единственным выделительным органом является кишечник.

Приведенные примеры показывают, что у низших многоклеточных и у представителей разных групп как водных, так и наземных членистоногих кишечник (и средняя, и задняя кишка) может осуществлять выделительную и осморегуляторную функции наряду с основными пищеварительными функциями.

Для приспособившихся к наземному образу жизни членистоногих характерен полный переход выделительной функции именно к кишечнику и его производным. Во всех случаях, когда стенки кишечника выполняют выделительную функцию, она бывает локализована, связана с определенным участком, а участок задней кишки близ анального отверстия реабсорбирует соли и воду.

У насекомых реабсорбция воды из поступающих в заднюю кишку экскрементов и экскретов осуществляется обычно так называемыми ректальными железами. Локализация и концентрация выделительной функции кишечника приводит у многих групп наземных членистоногих к образованию мальпигиевых сосудов — адаптивных к жизни в усло-

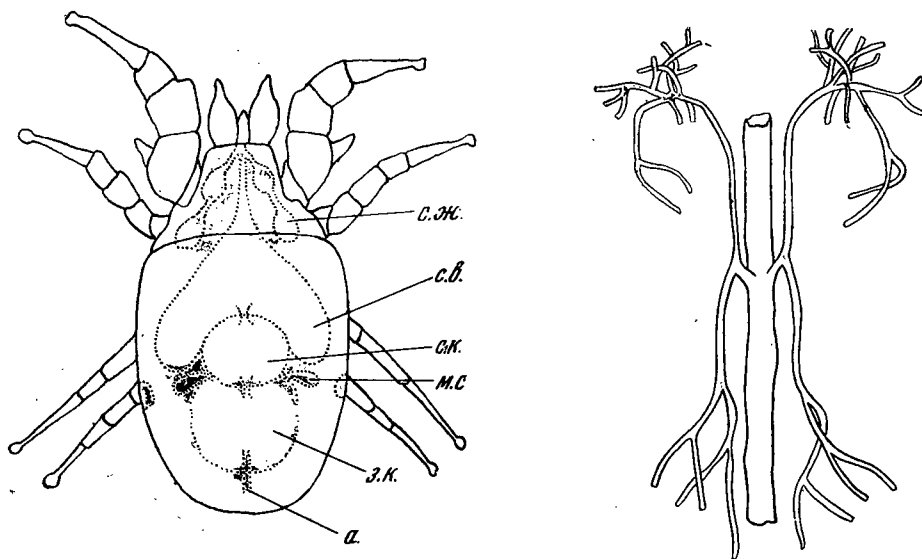


Рис. 46. Пищеварительная система мучного клеща *Acarus siro* L. (= *Tyroglyphus farinae* L.) (выделена пунктиром)

а. — анус; з. к. — задняя кишка; м. с. — «мальпигиевы сосуды»; с. в. — слепые выросты средней кишки; с. ж. — слюнные железы; с. к. — задний отдел средней кишки (по Hughes, 1950)

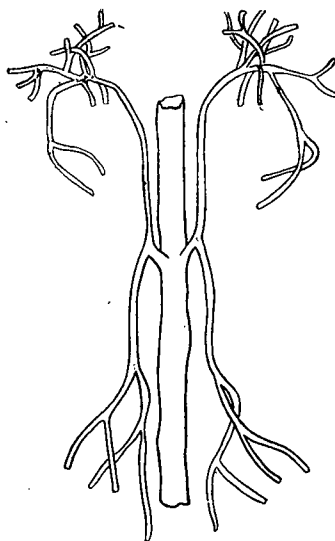


Рис. 47. Участок кишечника с впадающими в него Т-образными мальпигиевыми сосудами у *Ricinuloides feae* Hansen

виях дефицита влаги выделительных органов наземных членистоногих, конвергентно вырабатывающихся в ходе их эволюции.

В некоторых случаях у членистоногих, обитающих в среде, где воздух обычно насыщен водяным паром, настоящих мальпигиевых сосудов нет; но намечаются специализированные группы клеток кишечника, строго локализованные, выполняющие именно выделительную функцию. Таково, например, упомянутое выше строение выделительного отдела кишечника у тироглифоидных клещей.

У *Acarus siro* в том месте, где заканчивается, образуя расширение, средняя кишка и начинается выстланная хитиновой кутикулой задняя, находятся два коротких тупых слепых трубчатых выроста, образующих со стенкой кишечника прямые углы (рис. 46). Эти выросты состоят из клеток, напоминающих клетки post-colon. В экскрементах этих клещей много гуанина, отсутствующего в пищевой массе из передней части кишечника.

В таких случаях, как у Tyroglyphidae, трудно решить, что представляют собою эти выросты — зачаточные мальпигиевы сосуды или их рудименты, поскольку трудно оценить положение этих клещей в общей системе Acarina. Интересно, что и у наиболее приспособившихся к жизни на суше тихоходок (подкласс Eutardigrada) прослеживается явно аналогичная дифференцировка стенок кишечника.

МАЛЬПИГИЕВЫ СОСУДЫ

Для большинства групп членистоногих, наиболее приспособившихся к жизни на суше, характерно развитие в области перехода средней кишки в заднюю особых трубчатых слепых выростов, обычно парных. Эти выросты носят название «мальпигиевы сосуды», данное им в начале прошлого века Меккелем по имени Мальпиги, впервые их описавшего.

Такой тип выделительных органов независимо выработался в разных группах членистоногих, приспособившихся к жизни на суше, в условиях дефицита влаги.

В эмбриогенезе мальпигиевы сосуды — всегда дериваты пищеварительного тракта. Они сначала закладываются как выросты стенки кишечника, его среднего или заднего отдела, и в постэмбриональный период у членистоногих различных групп оказываются связанными с разными отделами пищеварительного тракта, располагаясь в разных отделах туловища.

У наземных хелищевых мальпигиевы сосуды всегда представляют производное средней кишки, хотя открываются в разных участках кишечника. И средняя кишка, и мальпигиевы сосуды у многих паукообразных формируются из вителлоцитов независимо в процессе дифференцировки зародыша и образуют единую систему уже после вылупления из яйца (Legendre, 1959).

У скорпионов (единственных хелищевых, у которых мальпигиевы сосуды не ограничены областью опистосомы, а заходят и в просому) две пары тонких мальпигиевых трубочек, направленных вперед. Мальпигиевы трубочки сильно ветвятся в области дивертикул переднебрюшья и просомы. Открываются они в среднюю кишку на уровне XIV сегмента. Именно эти выросты среднего отдела кишечника у скорпионов специализировались на выведении азотсодержащих катаболитов — коксальные железы имеют подчиненное значение и выводят из гемолимфы в основном посторонние вещества.

Среди собственно паукообразных наиболее примитивны, по-видимому, мелкие влаголюбивые связанные с почвой Palpigradi, у которых нет мальпигиевых сосудов, а функция выделения осуществляется коксальными железами, как у водных хелищевых.

Представители отряда Urogugi распространены в тропической зоне во влажных местностях и даже в этих условиях живут под упавшими стволами деревьев (Thelyphonidae), под кучами опавших листьев, под камнями и в почве (Schizomidae) и т. п. Они чрезвычайно влаголюбивы, в сухое время года зарываются в глубь почвы, где находят необходимую для себя влажность. Несмотря на постоянную связь с влажными местообитаниями, у Urogugi, хотя их коксальные железы, имеющие сложное строение (каждая с двумя целомическими мешочками — рис. 45, 4), играют ведущую роль в выделении, имеются и дифференцированные мальпигиевы сосуды, представляющие собою тонкие ветвистые трубочки.

Представители отряда Amblypugi распространены тоже во влажных тропиках, в Азии не встречаются севернее тропика Рака. Они, как и Urogugi, очень влаголюбивы, держатся всегда под камнями, стволами упавших деревьев, в трещинах скал и т. п., но у них основную выделительную функцию выполняют мальпигиевы сосуды, на долю которых и падает в основном выведение гуанина, хотя у этих паукообразных имеется две (Charanotidae) или одна (Tarantulidae) пара коксальных желез (рис. 45, 2, 3).

Отряд сольпуг (Solifuga) представлен, в противоположность предыдущим группам, обитателями сухих и в летнее время жарких местностей. Хотя некоторые из них появляются и на ярком солнце, большинство сольпуг проводит день в укрытиях, а активно только в сумерки или ночью (откуда латинское название — «бегущие от солнца»). У сольпуг выделение продуктов обмена осуществляется коксальными железами просомы, но в основном — мальпигиевыми сосудами, отходящими от заднего участка средней кишки. Каждый из мальпигиевых сосудов Т-образно ветвится, давая короткую ветвь, идущую назад, и длинную, обильно ветвящуюся в интерстициальной ткани вокруг

дивертикул средней кишки. Мочевая жидкость выводится мальпигиевыми сосудами в просвет кишечника, и в клоакальной сумке, образованной задней кишкой, происходит реабсорбция воды и накопление кристалликов гуанина.

Среди паукообразных наиболее освободившимися от постоянного обитания в укрытиях и приспособленными к перенесению дефицита влаги могут считаться настоящие пауки (Агапеіпа). У пауков основную выделительную функцию выполняют мальпигиевы сосуды. Они представляют пару трубок, симметрично расположенных в пределах только брюшка, открывающихся в клоаку. Мальпигиевы сосуды наиболее широки в месте впадения в клоаку и постепенно сужаются к концам. Через мальпигиевы сосуды вместе с имеющей слабокислую реакцию мочевой жидкостью выводятся гуанин и гуанаты, количество которых бывает особенно велико во время голодовки. У пауков мальпигиевы сосуды имеют синцитиальное строение; диаметр просвета сосуда 5—100 μ .

Интересно, что клоакальная сумка по гистологической структуре (синцитий) мало отличается от мальпигиевых сосудов. Ее складчатые стенки способны сильно расширяться. Как и мальпигиевы сосуды, стенки клоакальной сумки способны выделять кристаллики гуанина. Выделительную функцию несут и клетки кишечного тракта, расположенные на поверхности слепых отростков желудка, — так называемые гуаниновые клетки (Millot, 1925). Эти клетки названы так потому, что в них накапливается время от времени гуанин, выводимый затем в просветы отростков кишечника. В растворенном виде этот гуанин достигает области клоаки, где снова кристаллизуется. Совокупность гуаниновых клеток дивертикул кишечника представляет как бы дополнение к мальпигиевым сосудам, которые тоже представляют выросты кишечника. Существует обратная корреляция между степенью развития слоя гуаниновых клеток и густотой сети отростков мальпигиевых сосудов у поверхности кишечника.

У пауков хорошо прослеживается как общая потенция стенок кишечника (средней кишки) к выделению азотсодержащих экскретов (гуанин и гуанаты), так и концентрация этой функции мальпигиевыми сосудами. В онтогенезе пауков и средняя кишка в целом, и клоакальная сумка, и мальпигиевы сосуды создаются вителлоцитами, как это показано и в новейших исследованиях (Rempel, 1957; Legendre, 1965).

Переход экскреторной функции к кишечнику и мальпигиевым сосудам (как высокая степень адаптации выделительной системы к обитанию в условиях дефицита влаги у пауков) коррелирует с регрессивным развитием коксальных желез — органов, неэкономно выводящих воду с продуктами обмена.

У *Orthognatha* эти железы представлены двумя парами (открывающимися у основания бедер I и III пары ног), а у *Labidognatha* имеется только одна пара, открывающаяся у I пары ног, причем степень редукции этих желез неодинакова в разных семействах. Собираательно-го канала нет у представителей ни одного семейства, а лабиринт функционирует у более влаголюбивых *Dysderidae*, но рудиментарен у *Theridiidae*, *Argiopidae* и других сухоустойчивых форм (рис. 45).

В тех случаях, когда у пауков сохраняются развитые коксальные железы, они выводят из организма вводимые в тело краски (и основные, и кислые), однако выделение гуанина осуществляется стенками кишечника и мальпигиевыми сосудами, но не коксальными железами (Millot, 1949). Мешочек функционирует у всех групп.

У *Ricinulei* имеются коксальные железы (одна пара), характеризующиеся трубчатым извитым лабиринтом и отсутствием мешочка. Открываются они между первой и второй парами ходильных ног. Выделение через коксальные железы обеспечивает, по-видимому, голо-

вогрудь, а продукты обмена из брюшка выводятся через мальпигиевы сосуды. Пара мальпигиевых сосудов отходит дорсо-латерально от средней кишки, и каждый из них делится на переднюю и заднюю ветви, в свою очередь обильно ветвящиеся в интерстициальных тканях вокруг слепых отростков кишечника. Просветы сосудов достигают 50 μ в диаметре, а выделенные конкреции, попадающие в них, — порядка 10 μ (рис. 47).

В приведенном ряду форм наземных хелицеровых прослеживается изменение соотносительного значения органов выделения, свойственных водным членистоногим (коксальных желез), подвергающихся редукции, и прогрессивно развивающихся органов экономного расходования влаги (мальпигиевых сосудов), выработавшихся как приспособление к наземному образу жизни, к перенесению дефицита влажности. Мальпигиевых сосудов нет у сенокосцев (*Opiliones*) и у ложноскорпионов (*Pseudoscorpiones*). У сенокосцев функционируют развитые коксальные железы, выводной резервуар которых («мочевой пузырь») открывается небольшим отверстием в складке между III и IV коксами. Тропические сенокосцы из группы *Laniatores* обитают во влажных местах и ведут скрытый образ жизни — у этих сенокосцев особенно длинная трубчатая часть коксальных желез. Другие сенокосцы тоже очень влаголюбивы, даже *Trogulidae*, хотя некоторые представители отряда (*Liobunum*, *Phalangium* и др.) могут быть встречены и днем на открытых поверхностях. Но все сенокосцы — жадные потребители капельной влаги, охотно пьют (стр. 214) и без доступа к воде погибают.

Кроме того, у сенокосцев, как и у всех наземных хелицеровых (см. стр. 150), имеют значение отложение и изоляция экскретов в клетках, без выведения их во внешнюю среду, а Франк (Frank, 1937) отмечал и выделение твердых веществ клетками кишечника в его просвет. Сенокосцы представляют группу паукообразных, которая характеризуется тем, что у них кишечник в процессе эволюции не дифференцировался в направлении приспособления к выделительной функции.

У ложноскорпионов развиты длинные трубчатые коксальные железы, расположенные под передними слепыми выростами кишечника, открывающиеся в области, расположенной позади кокс III пары ног. Однако основную выделительную функцию выполняют экскреторные клетки стенок средней кишки позади слепых выростов, выносящие в просвет кишечника кристаллики гуанина (Gilbert, 1952).

В разных классах паукообразных наблюдается в разной степени выраженная тенденция к выработке (наряду с более древними, свойственными водным формам, экскреторными органами типа целомодулов) выделительных органов — дериватов кишечника. Разнообразны в этом отношении те адаптации, которые прослеживаются у клещей. У некоторых из них хорошо развиты мальпигиевы сосуды (*Parasitiformes*), у некоторых они отсутствуют (*Tetranychidae*).

У тироглифоидных кишечник сквозной, а у *Prostigmata*, паутиных клещиков и временно у *Ixodes* задний отдел кишечника изолирован от среднего.

У гамазовых *colop* и клоака в равной степени осуществляют выделительную функцию, у *Rhizoglyphus* (Беккер, 1956) выделение происходит в *colop*, а у *Tetranychidae* в экскреторном отделе кишечника вообще нет дифференцировки на *colop* и клоаку (Беккер, 1956).

Наряду с дериватами кишечника у клещей хорошо развиты и коксальные железы, но, например для *Ornithodoros moubata*, показано, что пурины выделяются мальпигиевыми сосудами, а избыток воды выводится через коксальные железы, что хорошо иллюстрирует первичность осморегуляторной и вторичность экскреторной функций дериватов целомодулов.

Для всех классов многоножек характерно наличие одной пары мальпигиевых сосудов.

Среди двупарноногих (Diplopoda) у стронгилозом (*Strongylosoma*) мальпигиевы сосуды развиваются как дериваты задней кишки, куда непосредственно и открываются (Metschnikoff, 1874).

У *Glomeris* тоже явственна связь мальпигиевых сосудов с задней кишкой, а у *Julus* они открываются на границе средней и задней кишки (Plateau, 1876), но развиваются за счет заднего отдела кишечника, как это было показано в прошлом столетии (Heathcote, 1886, приводится по Wheeler, 1893).

У хилопод мальпигиевы сосуды, как правило, связаны с задней кишкой. Это показано для геофилид *Pachymerium ferrugineum* C. L. Koch Зографом (1882), для *Cryptops* — Бальбьяни (приводится по Wang a. Wu, 1947—1948). Однако по данным последних авторов у *Scolopendra subspinipes* Leach эпителий мальпигиевых сосудов сходен скорее с эпителием средней кишки, а сами сосуды связаны, по-видимому, именно с ее просветом.

Мочевая кислота выделяется мальпигиевыми сосудами и стенками кишечника. Ее (по Ванг и Бу) больше в дистальных частях мальпигиевых сосудов, но в основном она осаждается в заднем отделе кишечника, в просвете которого происходит ее выпадение в виде дискоидальных сферул. Сходно, судя по старым данным Плато, происходит и выпадение кристалликов мочевой кислоты у диплопод и геофилид.

Ванг и Бу нашли, что больше мочевой кислоты бывает у хилопод после голодания, т. е. что ее образование идет в основном при распаде собственных белков, а не белков принятой пищи. Эти данные хорошо согласуются с результатами опытов других авторов (Hubert, 1964; Bennett a. Manton, 1962—63), считающих, что основной конечный продукт белкового обмена у многоножек — аммиак, а мочевая кислота у них образуется в итоге распада нуклеотидов.

Мальпигиевы сосуды насекомых

Выделительная функция кишечника хорошо известна для насекомых, однако основными выделительными органами у большинства насекомых бывают мальпигиевы сосуды, эмбриологически закладывающиеся как выпячивания кишечника на границе средней и задней кишки, в области так называемого «имагинального кольца». Хенсон (Henson, 1937) полагает, что место закладки мальпигиевых сосудов представляет собою рудимент губы blastopora, обладающий способностью в одну сторону отлагать эктодермическую часть выделительной системы (общий ствол; часть, вливающаяся в кишечник), а в другую — энтодермическую (собственно сосуды). Во всяком случае анатомически мальпигиевы сосуды у насекомых связаны, как правило, с задней кишкой, а гистологически (по Snodgrass, 1935) более сходны со средней.

Венециани (Veneziani, 1904) логично предполагал, что мальпигиевы сосуды представляют результат разрастания именно того участка кишечного тракта, который наиболее специализирован в направлении выделительной функции.

Из энтогнатных аптеригот ногохвостки характеризуются отсутствием мальпигиевых сосудов, а у протур есть только шесть одноклеточных или двуклеточных бугорков, расположенных двумя группами (по три). У *Diplura* соотношения неодинаковы в разных подотрядах: у камподаид в области границы средней и задней кишки имеются папиллы (16); у пропигид их шесть, а у япигид папилл нет.

Таким образом, специфическое положение Apterygota-Entognatha в системе насекомых находит отражение и в этой их особенности: мальпигиевы сосуды у них не развиваются или только намечается тенденция к их начальной дифференцировке в том отделе кишечника, где они развиваются у других наземных членистоногих.

У энтогнатных насекомых мальпигиевы сосуды в большинстве случаев хорошо развиты; их число и строение неодинаково у представителей разных отрядов, но бывает характерно для определенных таксонов. Только у тлей отсутствуют мальпигиевы сосуды, что следует, очевидно, считать вторичным явлением, связанным со спецификой их питания бедным белками соком растений. Число мальпигиевых сосудов бывает обычно кратно двум, т. е. эти образования по своей природе парные. Однако вопрос об исходном числе мальпигиевых трубочек у насекомых неясен. Н. А. Холодковский (Cholodkovsky, 1884, 1887) полагал, что исходное число — два как у многоножек и хелицеровых, а Уилер (Wheeler, 1893) считает, что шесть — точка зрения, разделяемая и многими позднейшими авторами.

Варьирует и время закладки мальпигиевых сосудов — на ранних этапах эмбриогенеза у пчел и листоедов, на значительно более позднем этапе развития у тараканов.

Таблица 15

МАЛЬПИГИЕВЫ СОСУДЫ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РАЗНЫХ ОТРЯДОВ
ЭНТОГНАТНЫХ НАСЕКОМЫХ

Отряд	Число мальпигиевых сосудов
Щетинохвостки (Thysanura)	
Machiloidea (= Microcoryphia)	6 ветвящихся (12—20)
Lepismatoidea (= Thysanura s. str.)	6 (4—8)
Таракановые (Blattoidea)	До 186
Термиты (Isoptera)	2—4—8
Поденки (Ephemeroptera)	(8—100) (40—>100)
Стрекозы (Odonata)	50—70
Веснянки (Plecoptera)	50—80
Привиденьевые (Phasmoidea)	64
Богомолы (Mantodea)	около 100
Прямкрылые (Orthoptera)	30—300
Кожистокрылые (Dermaptera)	8—20
Эмбии (Embiidae)	20—30
Вши (Anoplura)	4
Трипсы (Thysanoptera)	4
Разнокрылые хоботные (Heteroptera)	4
Равнокрылые хоботные (Homoptera)	(0) 2—4
Сетчатокрылые (Neuroptera)	6—8
Жуки (Coleoptera)	4—6
Блохи (Aphaniptera)	4
Скорпионницы (Mecoptera)	6
Ручейники (Trichoptera)	6
Чешуекрылые (Lepidoptera)	6
Двукрылые (Diptera)	4 (2, 5)
Перепончатокрылые (Hymenoptera)	
Formicoidea	6—20
Aculeata	>100
Parasitica	2

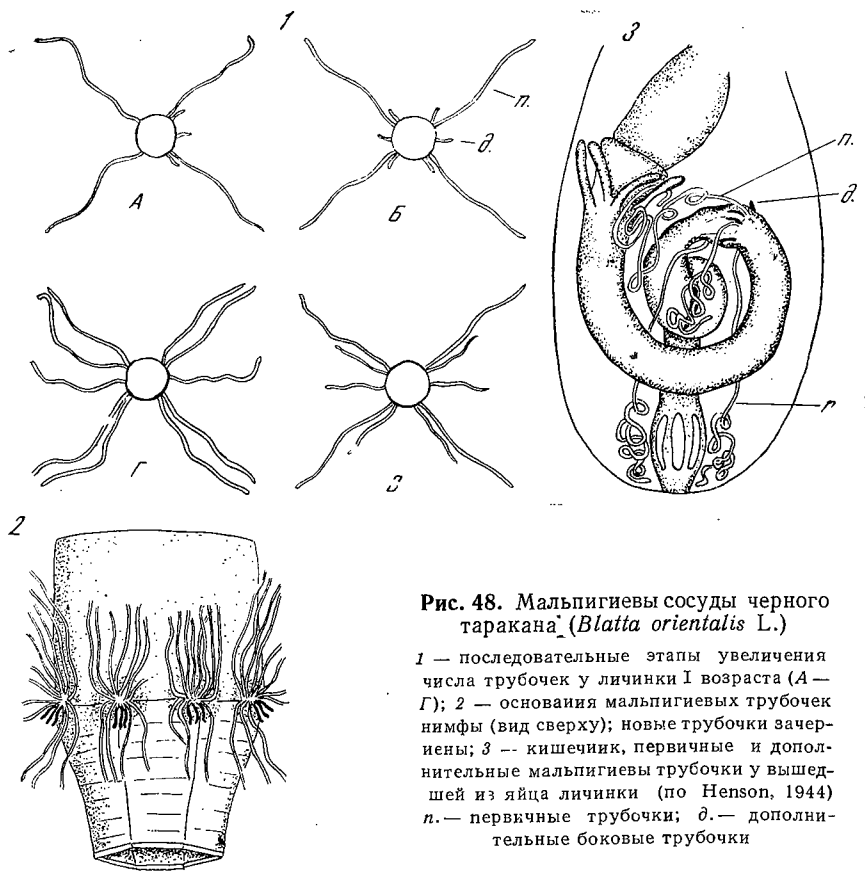


Рис. 48. Мальпигиевы сосуды черного таракана (*Blatta orientalis* L.)

1 — последовательные этапы увеличения числа трубочек у личинки I возраста (А — Г); 2 — основания мальпигиевых трубочек нимфы (вид сверху); новые трубочки зачернены; 3 — кишечник, первичные и дополнительные мальпигиевы трубочки у вышедшей из яйца личинки (по Henson, 1944) п. — первичные трубочки; д. — дополнительные боковые трубочки

Число мальпигиевых сосудов (табл. 15) в пределах определенной таксономической группы насекомых бывает настолько постоянным, что были даже предложения делить насекомых на подклассы по этому признаку: *Oligoperphgia* — группы с числом сосудов не выше восьми, *Poluperphgia* — остальные (Kolbe, Brauer). Однако искусственность такого деления, если слепо следовать этому признаку, очевидна на примере перепончатокрылых, у разных представителей которых наблюдается различное число трубочек.

Вопрос о числе трубочек и об их исходном числе у насекомых очень труден, т. к. не всегда ясно, представляет ли трубочка самостоятельное образование или их число обязано вторичному ветвлению или, будучи исходно небольшим, увеличивается путем новообразования.

В этом отношении показателен пример таких «*Poluperphgia*», как таракан. У черного таракана изменение числа трубочек в онтогенезе (рис. 48) было исследовано Хенсоном (Henson, 1944).

При выуплении из яйца у личинки таракана всего четыре мальпигиева сосуда, занимающих определенное положение (два дорсальных и два вентральных). Формирование новых трубочек происходит сзади от каждой из этих пар, причем новые трубочки как бы отталкивают основание более старых вперед, к области средней кишки. Через 2—3 дня после каждой линьки закладываются новые мальпигиевы сосуды в виде зачатков. После линьки коротких зачаточных сосудов не бывает, их количество с каждой линькой увеличивается, достигая у взрослой самки 186. Однако трубочки у старших возрастов личинок (нимф) и у взрослых оказываются сгруппированными в шесть пучков.

Эти данные позволяют думать, что исходным числом мальпигиевых сосудов у тараканов можно считать не множество, а четыре или шесть. У чешуекрылых (крапивница) с каждой стороны от кишечника находится по три трубочки, соединяющиеся в общий проток, открывающийся в толстую кишку (Henson, 1937). Такие случаи позволяют предполагать исходно парную закладку мальпигиевых сосудов, вторично затем разбивающуюся на шесть, соответственно шести тяжам продольных мышц кишечника.

Как и всякие выделительные образования, начиная с сократительных вакуолей простейших, мальпигиевы сосуды — мультифункциональные органы, способные и к выведению вредных посторонних веществ, и к выведению продуктов азотного обмена, и к выделению избытка воды из организма.

Именно на насекомых и на основе огромного сравнительного материала, и точными экспериментами показано значение мальпигиевых сосудов как выделительных органов, позволяющих экономно расходовать при выделении воду. Выделительная функция мальпигиевых сосудов насекомых была предположена еще в 1815 г., после исследований Бруньятелли (Brugnatelli), обнаружившего в них мочевую кислоту; наличие в них уратов и мочевой кислоты было показано многочисленными наблюдениями Плато (Plateau, 1873), но только классические опыты А. О. Ковалевского (Kowalevsky, 1890, 1892) установили, что по характеру выделительной функции мальпигиевы сосуды аналогичны извитым канальцам почек позвоночных.

Характер функции мальпигиевых сосудов, как и характер выводимых катаболитов, в значительной мере определяется теми экологическими условиями, в которых происходило филогенетическое развитие каждой конкретной систематической группы насекомых.

Исходно мальпигиевы сосуды свободно лежат в полости тела. Они окружены «перитонеальной оболочкой», обильно пронизанной трахеями; эта оболочка, возможно, состоит из концевых трахеальных клеток. У многих насекомых под этой оболочкой находятся мышцы, волокна которых располагаются спирально по ходу сосуда, или даже есть дифференцированный слой кольцевых и продольных мышц. Движения сосудов, вызываемые сокращением этих мышц, способствуют улучшению их омывания гемолимфой, облегчая поступление в сосуды экскретов.

Под мышечным слоем находится упругая эластичная сплошная мембрана, покрывающая весь мальпигиев сосуд. Стенки сосуда состоят из клеток. Места соединения клеток с мембраной имеют вид характерной продольной или радиальной исчерченности в базальной области их цитоплазмы. Внутренняя поверхность клеток характеризуется исчерченным краем «сотового» или «щеточного» типа — в первом случае палочковидные пузырьки сливаются в решетку, а во втором — располагаются отдельно. Такие «щетки» рассматриваются либо как неподвижные реснички, либо как выросты протоплазмы и характерны не только для мальпигиевых сосудов насекомых, но и для выделительных поверхностей экскреторных органов самых разнообразных групп животных, в том числе и позвоночных (Berkaloff, 1960). Это сходство прослеживается и при электронно-микроскопическом исследовании, как показывает сравнение данных Родэна (Rhodin, 1954) по структуре клеток извитых канальцев почек мышей и Бимса с сотрудниками (Beams et al., 1955) по структуре клеток мальпигиевых сосудов. Иногда «сотовый» и «щеточный» типы прослеживаются в пределах одного мальпигиева сосуда (у *Rhodnius* дистальные участки «сотовые», а проксимальная часть — «щеточная»), но бывает, что только тот или иной тип характерен для данного вида насекомого. В некоторых случаях выделительные клетки мальпигиевых сосудов выделяют в просвет раство-

ренные вещества, а в некоторых — наблюдается накопление твердых включений в вакуолях, которые затем выбрасываются в просвет через исчерченный край. В клетках часто накапливаются включения, отличные от тех которые наблюдаются в просвете сосудов; выпадение в твердом состоянии выделяемых продуктов в просвете мальпигиева сосуда (например, сферокристаллов), вероятно, связано с реабсорбцией жидкости в сосуде. Наблюдалось, что в проксимальной части мальпигиева сосуда щеткообразные нити так удлиняются, что перегораживают просвет сосуда и задерживают сферокристаллы мочевой кислоты, а затем втягиваются, и сферокристаллы оказываются взвешенными в жидкости полости сосуда, вместе с которой легко выводятся в заднюю кишку (Wigglesworth, 1953).

Интересно отметить, что в выделительных органах — в клубочках почек позвоночных (Rhodin, 1958) и в мальпигиевых сосудах у насекомых (Berkaloff, 1958) обратная полярность митохондрий. Это связано, вероятно, с тем, что мальпигиевы сосуды непрерывно выводят большое количество веществ, которые тут же реабсорбируются эпителием задней кишки (ср. Timon-David, 1945).

Для мальпигиевых сосудов многих насекомых отмечено, что в дистальной части просвета сосуда жидкость бывает прозрачной (там преобладает всасывание), а в проксимальной много твердых частиц (участок, где преобладает реабсорбция).

Изменение реакции (слегка щелочной в дистальной части и слегка кислой в проксимальной части просвета мальпигиева сосуда) хорошо подтверждает знаменитую трактовку функционирования мальпигиевых сосудов как органов выделения, данную Уигглсуорсом (Wigglesworth, 1931).

В дистальной части сосуда происходит поступление из гемолимфы растворимых уратов (например, калия или аммония) и воды. Ураты, реагируя с уголекислотой, в результате реакции замещения дают растворимую двууглекислую соль и воду (диффундирующие через стенки сосуда в гемолимфу) и выпадающие труднорастворимые кристаллики мочевой кислоты (рис. 49).

Таким образом, переход катаболита в нерастворимое состояние и частичная реабсорбция воды мочевой жидкости у многих насекомых осуществляются уже в самом мальпигиевом сосуде. Однако основная работа по абсорбции воды из мочевой жидкости и из переваренных остатков пищи осуществляется в заднем отделе кишечника. Действительно, у многих наземных насекомых (у щетинохвосток, уховерток, прямокрылых, многих жуков, у сетчатокрылых, гусениц бабочек и др.) содержимое кишечника в задней кишке по мере продвижения от места впадения мальпигиевых сосудов к анальному отверстию становится все суше (см. рис. 50).

В своем заднем отделе задняя кишка имеет очень тонкие покровы. На ней заметна продольная складчатость, разбивающая клетки на группы (обычно 6). Между почти равномерными слоями клеток и их скоплениями, образующими так называемые ректальные железы (рис. 49), наблюдаются все переходы. Ректальные железы (или ректальная часть задней кишки в целом) представляют собою участки, наиболее интенсивно всасывающие воду из содержимого задней кишки. Наблюдения, например, над жуками *Pterostichus vulgaris* показали, что у них в начале задней кишки содержимое пищеварительного тракта представляет жидкость со взвешенными в ней кристалликами мочевой кислоты, а в последнем, отделенном сфинктером отделе задней кишки формируются сухие экскременты; вода из содержимого кишечника всасывается столбчатыми клетками ректальных желез, мешки которых при этом сильно раздуваются (Wigglesworth, 1932).

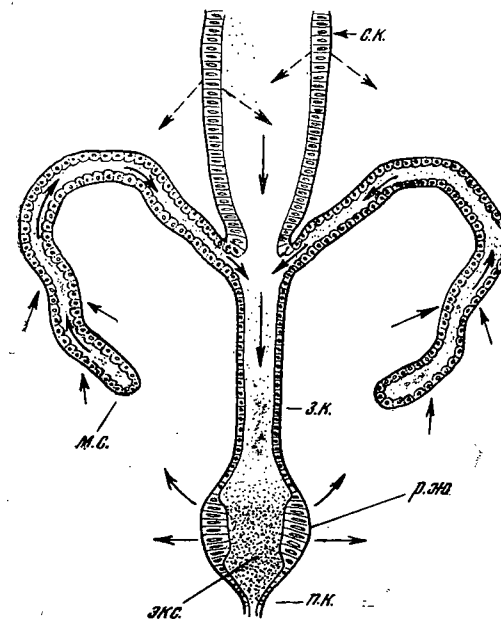
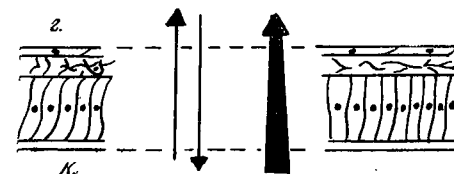


Рис. 49. Схема циркуляции воды в системе: «мальпигиевы сосуды — кишечник» (обозначена стрелками)

з. к. — задняя кишка; м. с. — мальпигиевы сосуды; п. к. — прямая кишка; р. ж. — ректальные железы; с. к. — средняя кишка; экс. — экскременты (по Wigglesworth, 1932)

Рис. 50. Схема движения воды в заднем отделе кишечника саранчи

Тонкие стрелки — диффузия, жирная — активная передача воды; г. — гемоцель; к. — просвет кишки (по Phillips, 1964)



Выживание насекомых нередко зависит от запаса воды в заднем отделе кишечника — например, у личинок мясных мух (Brown, 1938), у вредной черепашки (Федотов, 1946). На всасывание воды в заднем отделе кишечника косвенно указывают и данные по гистологическому строению эпителия. Под интимой у сверчка и термитов Нуаро (Noirot et Noirot-Timothee, 1960) обнаружили скопления митохондрий, соответствующие классическим картинам пиноцитоза.

По-видимому, у разных групп наземных насекомых, в той или иной мере экономящих расход влаги при экскреции, реабсорбция воды происходит либо в основном в заднем отделе кишечника (как, например, у форм с сильно развитыми ректальными железами), либо большее значение имеет реабсорбция в проксимальных отделах мальпигиевых сосудов (как у *Rhodnius*), а в общем реабсорбция протекает по всему пути выведения азотных катаболитов.

Через стенки мальпигиевых сосудов, через ректальные железы и вообще стенки задней кишки происходит реабсорбция не только воды, но и солей. Такую же абсорбционную функцию имеют, по-видимому, и анальные папиллы, «кровяные жабры» многих обитающих в пресной воде личинок, например двукрылых. Было показано, что «кровяные жабры» личинок хирономид представляют собою не места повышенного газообмена, как считали прежние авторы, а места абсорбции солей из гипотонической среды (Treherne, 1954), аналогично вилочке *Branchipus*. По-видимому, во многих случаях анальные папиллы не только функциональные аналоги «ректальных желез», но и их гомологи, т. е. представляют выпячивание стенок конечной части кишечного тракта.

Считается, что ректальные жабры Odonata-Anisoptera исходно не связаны с дыхательной функцией и представляют собой образования, выработавшиеся на суше. Фаусек (1886) нашел, что у Libellulidae они похожи на ректальные железы Orthoptera.

Консистенция мочевой жидкости наземных насекомых зависит в значительной мере от общих условий водного режима каждого данного вида.

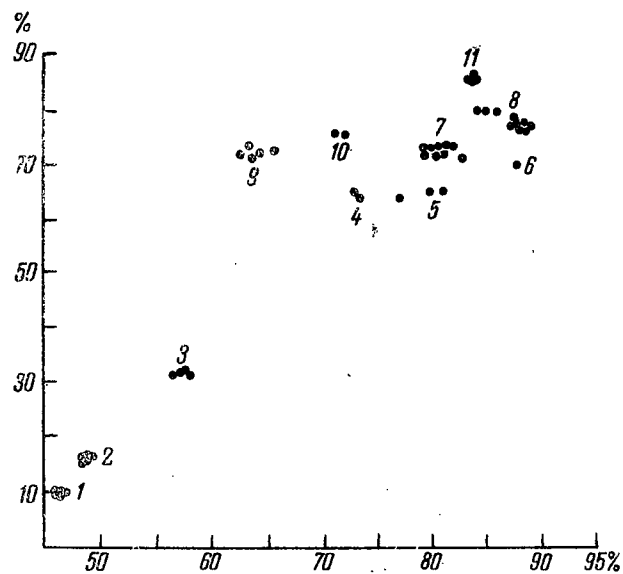


Рис. 51. Зависимость между содержанием воды в теле насекомых разных видов (абсцисса) и содержанием воды в пище (ордината) (по Friederichs, 1930)

1 — *Sitophilus granarius*; 2 — *Sitophilus oryzae*; 3 — *Cyllene robiniae*; 4 — *Phyllophaga* sp. (larva); 5 — *Cimbex americana* (larva); 6 — *Telea polyphemus* (larva); 7 — *Chorisagrotis auxiliaris* (larva); 8 — *Cirphis unipunctata* (larva); 9 — *Leptinotarsa decemlineata*; 10 — *Vanessa antiopa* (larva); 11 — *Pieris rapae*

У насекомых, питающихся соками растений и кровью животных, т. е. пищей, обильной водой, мочевая жидкость прозрачна. Комары, например, уже через несколько минут выделяют прозрачные капли, а муха цеце за час выделяет таким путем почти половину массы принятой пищи. Те из насекомых, которые питаются жидкой пищей, но способны длительно обходиться без нее и без воды, в периоды прекращения поступления влаги выделяют мочевую густую кашку, высыхающую в порошок (например, постельный клоп). Аналогичную мочевую жидкость представляет меконий, накапливающийся в заднем отделе кишечника чешуекрылых в период окукливания, когда не происходит потребления воды и пищи.

У форм, питающихся менее богатой водой пищей, экскременты бывают сухими, причем между влажностью корма и влажностью экскрементов существует определенная корреляция. Впрочем, даже между влажностью корма и общим содержанием воды в теле насекомого есть определенная корреляция (рис. 51).

У развивающихся в воде насекомых, например у личинок комаров, мочевая жидкость обильна и прозрачна, содержит не только мало взвесей, но мало и растворенных веществ; у них основной функцией мальпигиевых сосудов становится приспособление к выведению максимальных объемов воды в целях осморегуляции.

В связи с последней функцией понятно обилие мальпигиевых сосудов у всех групп «Amphibiotica» — у поденок, стрекоз и веснянок, т. е. форм, филогенетически давно приспособившихся к развитию в воде. Обитание в пресной воде при проницаемости покровов или их участков у личинок этих насекомых требует усиления функции выделения избытка влаги, осуществляемого и стенками кишечника, и богато ветвящимися мальпигиевыми сосудами. Впадение их в пищеварительный тракт варьирует. Например, у личинок разных групп поденок тонкие мальпигиевые сосуды могут либо впадать в кишечник каждый отдельно, либо соединяясь пучками по 5—6, либо все впадают в общий особый карман кишечника. Такое разнообразие строения в пределах древнего, но четко ограниченного отряда и приуроченность типов строения к определенным систематическим группам несомненно свидетельствуют о большой биологической значимости этих образований для развиваю-

щихся в воде личинок. Мальпигиевые сосуды у таких групп пронизывают практически всю полость тела.

У пресноводных животных основное направление осморегуляторной деятельности выделительных органов — приспособление к наиболее интенсивному выведению избытка воды из организма. У наиболее древних насекомых из приспособившихся к жизни в воде «Amphibiotica» таким приспособлением является развитие многочисленных мальпигиевых трубочек («Polyephria») без приспособлений к реабсорбции выделяемой ими воды.

У наземных животных, обитающих в условиях постоянного дефицита влаги, основное направление осморегуляторной функции — экономия выведения воды из организма. У насекомых, обитающих на открытой поверхности суши, наиболее приспособившихся к обитанию в открытой атмосфере, — это развитие приспособлений к реабсорбции воды, выводимой через мальпигиевые трубочки, число которых у представителей высших отрядов невелико (2—4—5—6—8 у «Oligonephria»). Помимо общей экономии расхода воды, достигаемой принципом действия мальпигиевых сосудов у всех наземных членистоногих, у наземных насекомых распространены такие приспособления, как реабсорбция воды в проксимальных частях сосудов (как у *Rhodnius*) или развитие ректальных желез, усиливающих этот процесс в заднем отделе кишечника. У тех наземных насекомых, которые имеют доступ к жидкой пище и у которых содержимое задней кишки всегда бывает жидким и экскременты тоже жидкие (взрослые мухи, бабочки, пчелиные), реабсорбция воды в заднем отделе кишечника не столь явственна, сколь, например, у гусениц тех же бабочек, но все же имеет место.

Особое значение имеет экономия расхода влаги при выделении для тех групп насекомых, представители которых завоевали самые сухие местообитания — аридные зоны — и способны длительно существовать в открытой атмосфере под иссушающим действием солнечных лучей. Такая наиболее современная адаптация к сохранению воды достигается при развитии криптонефрии. При криптонефрии концы мальпигиевых сосудов не свободно располагаются в миксоцеле, омываясь гемолимфой, а входят в тесный контакт со стенкой задней кишки. Это явление наблюдается у многих групп жесткокрылых, у гусениц (рис. 53, 2), ложногусениц Tenthredinidae и у сетчатокрылых, например муравьиных львов, т. е. в тех отрядах, в которых есть группы, наиболее приспособившиеся к сухим условиям или к прохождению всего цикла развития в открытой атмосфере, а также у тех насекомых, которые развиваются в сухих субстратах.

У криптонефрических насекомых дистальные концы мальпигиевых трубочек (всех или некоторых) прирастают к стенке задней кишки, прободая ее наружные оболочки и входя в тесный контакт со всасыва-

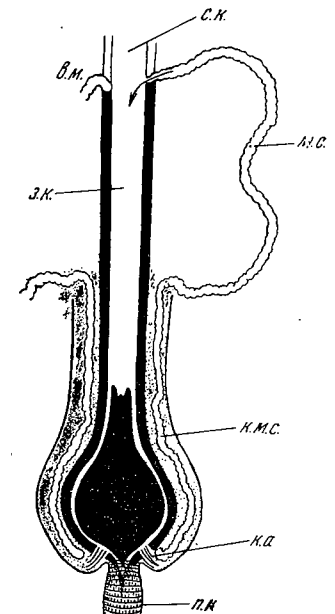


Рис. 52. Криптонефридальная система кокци-
неллид

З.К. — задняя кишка; К.А. — основной криптонефридальный аппарат; К.М.С. — криптонефридальная часть мальпигиевого сосуда; М.С. — его свободная часть; В.М. — впадение мальпигиева сосуда в заднюю кишку; П.К. — прямая кишка; С.К. — средняя кишка (по Pradhan, 1942)

ющим эпителием этого отдела кишечника. Так например, у гусениц крапивницы мальпигиевы сосуды прободают мышечную оболочку, прилекая к кишечному эпителию, а затем, изгибаясь, заканчиваются в мышечной оболочке, так что образуется сложное сплетение. У жуков-кожееядов (*Anthrenus*) содержимое кишечника отделяется от мальпигиевого сосуда только тонкостенным окошечком. Бывает так, что стенка кишечника в месте контакта с дистальной частью криптонефрического мальпигиева сосуда истончена в нескольких точках, например у божьих коровок (рис. 52) (Pradhan, 1942). У личинок божьих коровок (*Coccinella septempunctata*) дистальные концы трубочек плотно прилегают к мышечной оболочке толстой кишки, образуя манжетку, покрытую снаружи перинефрической мембраной (Amouriq, 1960). У личинок муравьиных львов криптонефридальные сосуды, прободая мышечную оболочку задней кишки, заходят в полость ректального клапана, где образуют сплетение. При криптонефрии дистальные концы сосудов образуют либо сплошной спутанный слой вокруг кишки; либо прилегают к ее стенке с одной стороны. Даже в пределах одного семейства могут наблюдаться оба случая — у чернотелок *Tenebrio* — первый, а у *Gnaptor* — второй.

Роль криптонефрии как приспособления к экономии расхода влаги давно предполагалась (Poll, 1932, 1934, 1936; Pradhan, 1942; Гиляров, 1949, и др.), но самые тонкие опыты, доказавшие ее значение, были проведены Ю. Б. Бызовой над чернотелками (Byzova, 1958). У пустынных и степных чернотелок (личинки и жуки) мальпигиевы сосуды бывают обычно наполнены коричневыми экскретами в своей средней части. Вблизи впадения в кишку и вблизи криптонефрического сплетения они прозрачны; это косвенно указывает на то, что именно в средней части происходит собственно процесс образования экскретов. Опыты с прижизненным введением индигокармина в полость тела подтвердили, что именно эти свободные участки выполняют экскреторную функцию, аналогично тому, как отмечено (Wigglesworth, 1931) и для не образующих криптонефриды трубочек *Rhodnius*.

Благодаря криптонефрии образуется замкнутая циркуляционная система: свободная часть мальпигиева сосуда → кишечник → криптонефридий → свободная часть мальпигиевой трубочки, по которой постоянно циркулирует жидкость (рис. 53, 1). Вода, всасываемая из кишки в криптонефридий (а не только диффундирующая в мальпигиевый сосуд, в свободную часть трубочки из миксоцеля), проталкивает мочевую жидкость в кишечник, через стенку которого вода в области криптонефридии снова всасывается в мальпигиев сосуд. Таким образом, достигается интенсивная циркуляция жидкости в выделительной системе — всасываемая в криптонефридии вода создает повышенное давление в дистальном отделе мальпигиева сосуда, прогоняя мочевую жидкость в просвет кишечника. Наличие густого сплетения трахей в области криптонефридии косвенно тоже доказывает интенсивную его деятельность. Благодаря такому непрерывному току воды в мальпигиевых сосудах чернотелок в них не накапливается твердых экскретов. Опыты Бызовой с наложением лигатур на мальпигиевые сосуды показали, что при нарушении тока воды в них накапливаются экскреты. Изоляция только криптонефридии путем перетяжки пучка мальпигиевых сосудов в месте их отхода хотя полностью не исключает выведение экскретов, но сильно его замедляет, и агрегаты экскретов появляются в сосудах.

При сохранении целостности всей криптонефридальной системы мальпигиевых сосудов скорость движения в них жидкости заметно не изменяется даже при повышении осмотического давления гемолимфы и общем уменьшении ее количества.

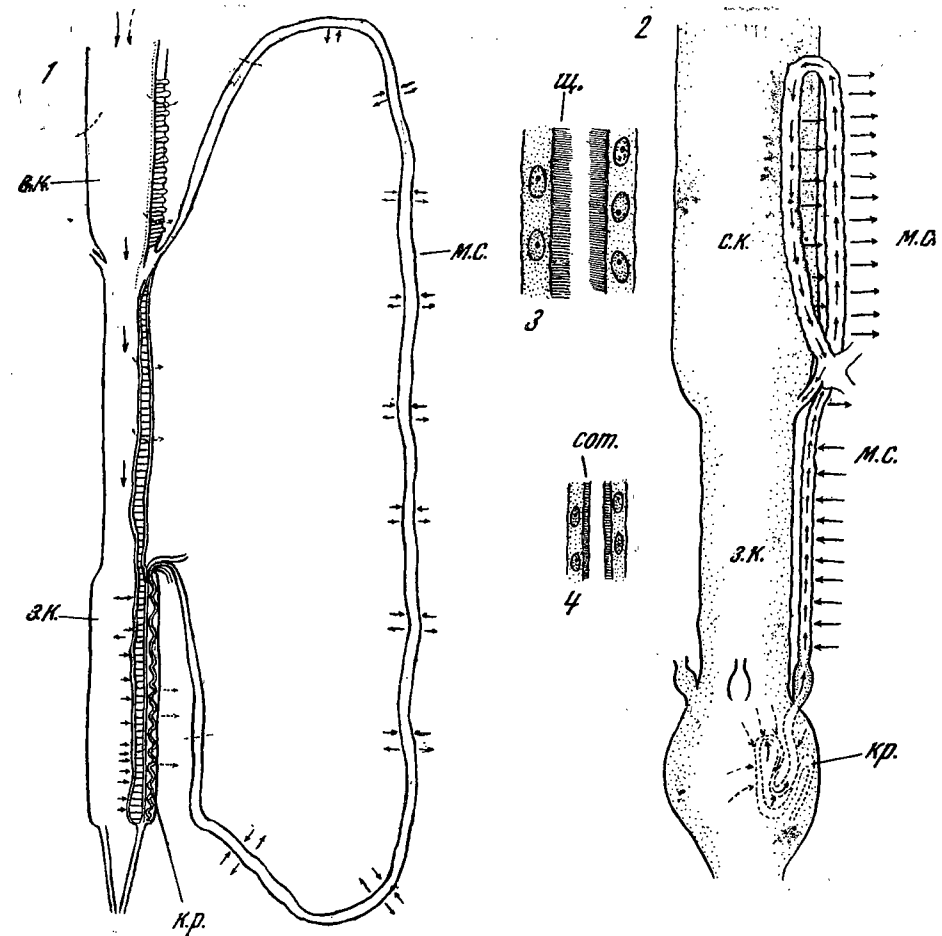


Рис. 53. Схема циркуляции воды в криптонефридальном мальпигиевом сосуде 1 — у *Blaps* (по Byzova, 1958); 2 — у гусениц *Corcyra*; 3-4 — разрез мальпигиева сосуда вблизи криптонефридии (по Srivastava, 1962); м.с. — свободная часть мальпигиева сосуда; кр. — криптонефридий; з.к. — задняя кишка; с.к. — средняя кишка; сот. — сотовидное строение мальпигиева сосуда; щ. — щетковидное

Таким образом, у обитателей наиболее сухих мест в аридных зонах криптонефридальная система обеспечивает бесперебойное выведение экскретов из организма, даже при общем снижении содержания влаги в теле насекомого, т. е. может рассматриваться как наиболее совершенная адаптация выделительной системы к экономии расхода влаги.

Показательны как примеры развития, так и примеры вторичной редукции криптонефрии. Например, криптонефрия характерна для многих групп жуков (рис. 54, 1-6). Однако ее нет (рис. 54, 7) у Adephega, Staphylinioidea, Lamellicornia, Lampyridae, Elateridae и других, т. е. у представителей групп, для которых характерно развитие во влажной почве, в воде и других насыщенных влагой субстратах, где нет особой необходимости экономии влаги (Marcus, 1930; Stammer, 1935; Poll, 1934; Гиляров, 1949).

Следует отметить, что у жесткокрылых бывает либо четыре, либо шесть мальпигиевых сосудов, причем в тех группах, для которых

характерно четыре сосуда, никогда не бывает криптонефрии (Kolbe, 1901).

Криптонефрия наблюдается у тех групп жуков, представители которых развиваются в сухих субстратах или в открытой атмосфере (Heteromega — чернотелки, пылцееды и др.; Phytophaga — листоеды, долгоносики и др.).

Адаптивный характер криптонефрии хорошо выявляется при исследовании тех групп насекомых, у которых большинство представителей характеризуется криптонефридальной выделительной системой, а у некоторых представителей дистальные концы мальпигиевых сосудов свободны. Так например, для жуков серии Phytophaga характерна криптонефрия.

В частности, характерна криптонефрия и для семейства листоедов (Chrysomelidae), ведущих обычно открытый дневной образ жизни (часто не только в имагинальной стадии, но и в личиночной — большинство Chrysomelinae, например колорадский жук, или как щитоноски — Cassidinae — на всех стадиях развития). Однако у радужниц (Donacia), в личиночной стадии перешедших к жизни в воде, криптонефридий не развивается.

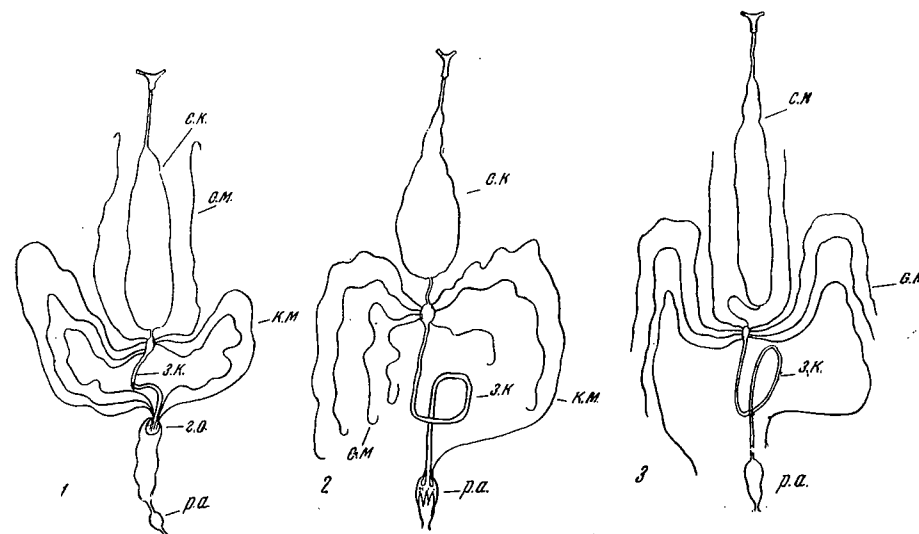


Рис. 55. Кишечный тракт и мальпигиевы сосуды сетчатокрылых

1 — *Osmylus*; 2 — *Sisyra*; 3 — *Neurorthus*; г.о. — грушевидный орган; з.к. — задняя кишка; к.м. — криптонефрические мальпигиевые сосуды; п.а. — ректальная ампула; с.к. — средняя кишка; с.м. — свободные мальпигиевые сосуды (по Gaumont, 1967, 1968)

Аналогичные отношения наблюдаются у чешуекрылых. У огневков (Pyralidae) гусеницы развиваются открыто (например, у лугового мотылька) или в таких сухих субстратах, как зерно (мельничная огневка); у них типичные для подавляющего большинства чешуекрылых шесть криптонефрических мальпигиевых сосудов. А у перешедших к жизни в пресных водоемах гусениц огневков р.р. *Paraponyx*, *Nymphula*, *Cataclysta*, *Acentropus* криптонефрии нет, мальпигиевы сосуды свободно закрываются в полости тела.

Интересны соотношения, наблюдаемые у обитающих в разных средах личинок сетчатокрылых. У них наблюдается только частичная криптонефрия. Так, даже у обитающих в самых сухих местах (RH=30—50%) личинок, например муравьиного льва (*Mylmeleo*), из восьми мальпигиевых сосудов только шесть криптонефричны. Такое же соотношение у личинок *Chrysopa*, живущих в более влажных местах или под защитой чехликов (RH=60—70%). Амфибиотические личинки *Osmylus*, обитающие в прибрежных галечниках, где относительная влажность воздуха близка к насыщению (выше 95%), характеризуются некоторым снижением числа криптонефрических сосудов (пять при общем числе семь); у перешедших к водному образу жизни (в колониях губок-бадяг) личинок *Sisyra* из восьми очень длинных сосудов только один криптонефрический, а у обитателей горных ручьев Корсики — личинок *Neurothrus* — криптонефрии нет (рис. 55).

Если условно оценить криптонефрию в процентах, получаются соотношения, приведенные в табл. 16.

При вторичном переходе к жизни в воде не только уменьшается число криптонефрических сосудов, но и меняется их соединение с задней кишкой.

У наземных и даже амфибиотических личинок сетчатокрылых криптонефридальная дистальная часть мальпигиевых сосудов входит в тесный контакт с ректальным пузырем; в этом месте двойная складка вокруг задней кишки образует кольцеобразную полость, в которой и находятся концы мальпигиевых сосудов, как это показана на рис. 56.

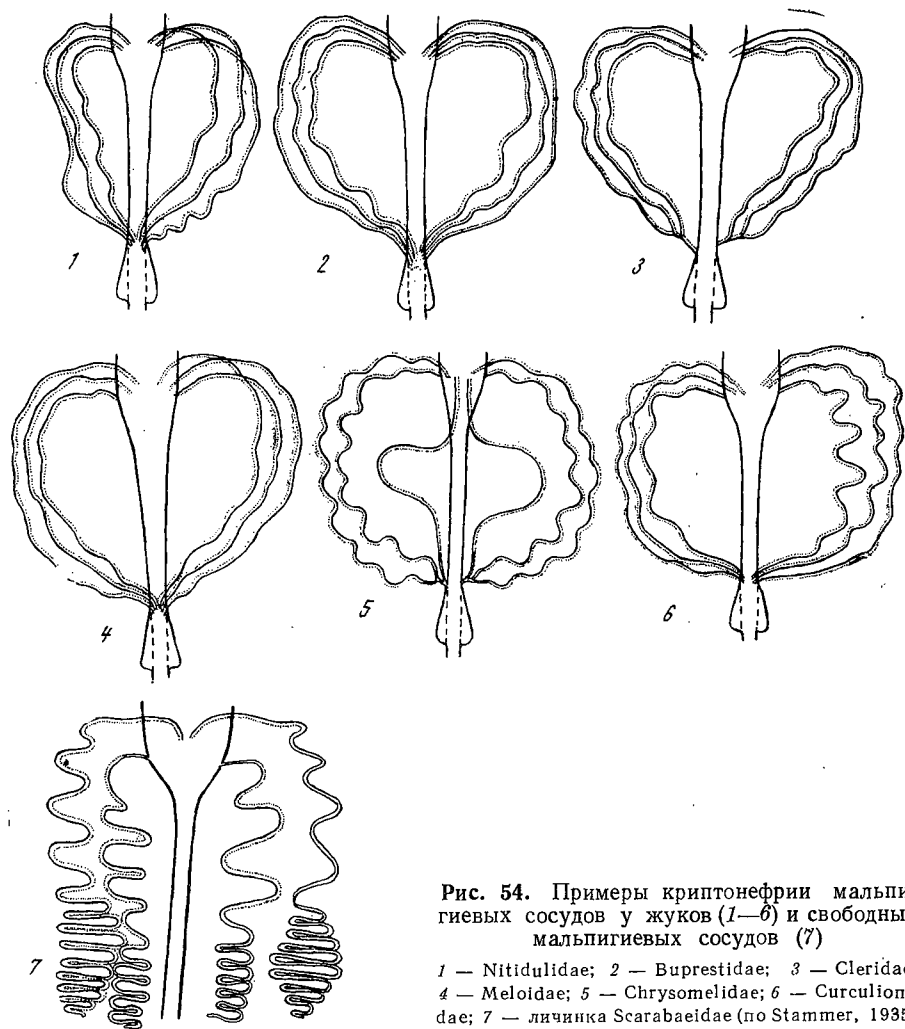


Рис. 54. Примеры криптонефрии мальпигиевых сосудов у жуков (1—6) и свободных мальпигиевых сосудов (7)

1 — Nitidulidae; 2 — Buprestidae; 3 — Cleridae; 4 — Meloidae; 5 — Chrysomelidae; 6 — Curculionidae; 7 — личинка Scarabaeidae (по Stammer, 1935)

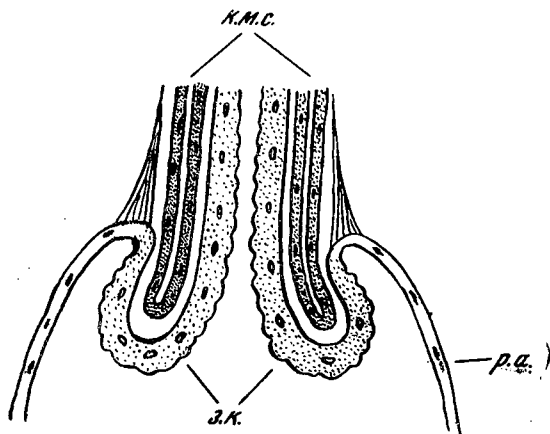


Рис. 56. Грушевидный орган (вершина) у наземных сетчатокрылых

З.К. — задняя кишка; К.М.С. — криптонифридиальная часть мальпигиева сосуда; р.а. — ректальная ампула

Вся эта структура названа П. Лозинским (Lozinski, 1922) «грушевидным органом». А у водных такого грушевидного органа нет (Gaumont, 1967). У муравьиных львов и златоглазки грушевидный орган расположен рядом с ректальным пузырем, а у *Osmylus* — занимает вершинное положение. У *Sisyra*, хотя и нет грушевидного органа, на срезах видна складка (в которую входит единственный криптонифридиальный сосуд — (рис. 55, 2), по гистологическому строению сходная с грушевидным органом. А у личинок *Neurothrus* только положение одного из восьми свободных мальпигиевых сосудов, загибающегося к ректальной ампуле (рис. 55, 3), свидетельствует о том, что утрата криптонифрии вторична (Gaumont, 1968).

Выделительная система насекомых (мальпигиевы сосуды — кишечник) осуществляет не только выведение экскретов и реабсорбцию воды у форм, обитающих в сухих условиях, или выведение и экскретов, и воды у водных форм и обитателей влажных субстратов, но и регуляцию ионного обмена. Так, было показано, что у личинок мучного

Таблица 16

МАЛЬПИГИЕВЫ СОСУДЫ ЛИЧИНОК СЕТЧАТОКРЫЛЫХ, ВЕДУЩИХ РАЗЛИЧНЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ

Образ жизни	Число сосудов	Род	Процент криптонифрических сосудов
Наземный	8	<i>Myrmeleo, Chrysopa</i> . .	75
Амфибиотический . .	7	<i>Osmylus</i>	71
Водный	8	<i>Sisyra</i>	25
Водный	8	<i>Neurothrus</i>	0

хрущака соли, меченные радиоактивным натрием, поступают из полости тела в мальпигиевы сосуды, выводятся по ним в заднюю кишку и реабсорбируются в прямой кишке (Patton a. Craig, 1939). В ректальных железах также происходит реабсорбция NaCl. У пресноводных личинок длинноусых двукрылых (мотыль, личинки комаров) ректальные папиллы, так называемые ректальные жабры (образования, по-моему, гомологичные ректальным железам) тоже служат местом всасывания солей (Koch, 1938; Haas u. Strenzke, 1957). В пределах одного вида развитие анальных папилл меняется в зависимости от содержания солей в окру-

жающей воде аналогично тому, как меняется развитие вилочки у рачков *Artemia* при воспитании в воде разной степени солености.

Отсутствие или редукция мальпигиевых сосудов у насекомых наблюдается очень редко. Кроме упоминавшихся энтогнатных аптеригот, у которых мальпигиевых сосудов нет или они только намечаются, мальпигиевых сосудов нет у тлей, что, вероятно, следует признать вторичным явлением, связанным с питанием соками высших растений, бедными азотсодержащими соединениями.

ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ОРГАНЫ И ОБРАЗ ЖИЗНИ

Переход членистоногих к жизни на суше был связан с общим адаптивным изменением выделительной системы.

У водных организмов выведение продуктов азотного обмена, экскреция связаны с выведением и избытка воды из организма, и органы выделения у них открываются непосредственно наружу. Такая несовершенная система выделительных органов имеется и у близких к членистоногим онихофор, у которых модифицированные целомодукты открываются во внешнюю среду, причем онихофоры — всегда обитатели очень влажной среды, тесно связанные с почвой. Целомодукты сохраняются наряду с другими способами выделения и у наземных ракообразных — мокриц (максиллярные железы), и у паукообразных (коксальные железы), и у многоножек и энтогнатных аптеригот (лабиальные железы), но чем более освобождаются членистоногие от связи с богатыми влагой субстратами, тем более подчиненное значение приобретают в качестве экскреторных органов целомодукты. Ведущую роль в экскреции у «настоящих» наземных членистоногих — паукообразных и ателоцерат — приобретают стенки кишечника и его дериваты. Продукты выделения поступают вместе с растворяющей их водой в задний отдел кишечника, ниже того участка, где в основном происходит всасывание переваренной пищи, что исключает отравление организма собственными катаболитами (как правило, в этом случае практически нерастворимыми). В заднем отделе кишечника происходит перемешивание экскретов с непереваренной пищей (экскрементами), причем как из тех, так и из других в заднем отделе кишечника происходит извлечение воды (реабсорбция).

Вершиной морфо-физиологического совершенства выделительной системы такого типа, направленной на экономию расхода влаги, следует признать систему криптонифрических мальпигиевых сосудов многих открытоживущих наземных насекомых, особенно обитателей аридных зон.

В процессе исторического развития выделительной системы типа мальпигиевых сосудов, как это хорошо видно при сравнении разных групп насекомых, иногда мальпигиевы сосуды выводят в основном воду, а стенки кишечника — экскреты (например, у тараканов), иногда же в основном мальпигиевы сосуды выводят азотные катаболиты (у чернотелок). Иногда реабсорбция воды происходит в самих мальпигиевых трубочках, иногда в задней кишке, иногда в ректальных железах. Изменение условий среды меняет и строение и функцию мальпигиевых сосудов. Так, у личинок «Amphibiotica» (стрекозы, поденки, веснянки) число мальпигиевых сосудов велико, и они выводят избыток воды с легко растворимыми азотными катаболитами, аналогично выделительным органам всех водных животных, что имеет явно вторичный характер. Наблюдается частичная «обратимость» не только биохимических адаптаций (растворимые азотные катаболиты у таких явно вторично водных форм, как например, водные жуки), но и морфологических

(утрата криптонефридия у водных представителей криптонефрических групп). Однако такая «обратимость», по-видимому, только кажущаяся — тщательное исследование позволяет выявить, например, рудимент складки грушевидного органа у *Sisyr*. В целом явно адаптивные черты строения выделительной системы у наземных членистоногих показывают условность и ограниченную применимость понятий «эктосоматических» и «энтосоматических» органов, введенных А. Н. Северцовым (Гиларов, 1966).

В некоторых случаях происходят изменения функции выделительных органов (см. стр. 122).

НАКОПЛЕНИЕ ПРОДУКТОВ ЭКСКРЕЦИИ В КЛЕТКАХ И ТКАНЯХ

Выведение продуктов азотного катаболизма в обезвоженном виде можно рассматривать как основное направление, по которому шло приспособление экскреторной деятельности членистоногих в связи с переходом к жизни на суше. Другим путем является не выведение продуктов обмена во внешнюю среду, а их изоляция от дальнейшего участия в общем метаболизме, отложение в специальных (или неспециализированных) клетках и тканях. Такой тип откладки экскретов наблюдается у нематод («почки накопления»); наряду с другими чертами организации «почки накопления» можно рассматривать как предпосылку к переходу к жизни в условиях, в которых требуется известная экономия расхода влаги. Среди наземных членистоногих распространено откладывание нерастворимых продуктов азотного обмена в различных тканях.

Для наземных равноногих ракообразных характерно, что основным продуктом обмена, выводимым через максиллярные железы, является аммиак, причем даже у таких обитателей ксерофитных стаций, как мокрицы *Armadillidium*. Так как количество выводимого аммиака невелико, было принято считать, что у мокриц экономия расхода воды, связанная с переходом к жизни на суше, достигается не путем перестройки продуктов белкового катаболизма, а путем общего подавления белкового обмена. Однако у мокриц происходит отложение больших количеств мочевой кислоты в стенках так называемых печеночных выростов кишечника (рис. 44), что не наблюдается у морских изопод. Эти выросты, по-видимому, могут рассматриваться в какой-то мере как аналогии «мальпигиевых сосудов».

У паукообразных нередко происходит не только выведение, но и отложение гуанина в тканях. Так, еще Милло (Milot, 1925) было показано, что гуанин откладывается в гиподерме скорпионов.

У настоящих пауков отложение гуанина происходит в «гуаниновых клетках», покрывающих примыкающие к покровам наружные доли печени: плазма таких клеток бывает переполнена кристалликами гуанина, от которых зависит серебристо-белая окраска пауков, имеющих прозрачные покровы. Особенно интенсивно откладка гуанина в этих клетках происходит у молодых пауков, вскоре после вылупления из яиц, т. е. в период, когда пауки еще не обогащают запасов влаги за счет пищи и питья. Эти клетки особенно сильно развиты у Theridiinae, Salticidae, Aganeidae, Linorhyidae, определяя их светлую окраску (Фаусек, 1909).

Накапливаются кристаллики гуанина и в промежуточной соединительной ткани между долями печени в брюшном отделе пауков.

У многоножек известны отложения мочевой кислоты в клетках жирового тела, как это было показано для кивсяков и губоногих (Wang a. Wc., 1948). Кроме того, экскреторную функцию выполняют и другие

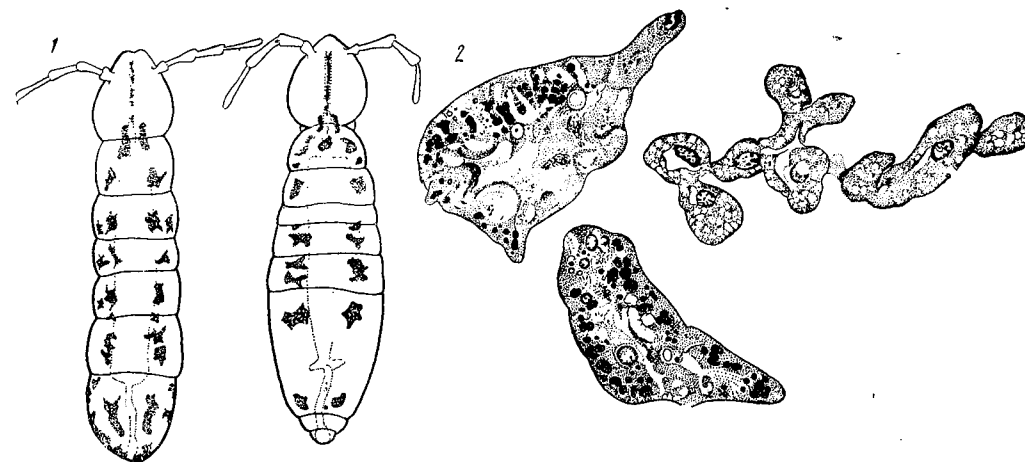


Рис. 57. Скопления уратов у Collembola

1 — общий вид; 2 — включения уратов в «уратных» клетках (по Feustel, 1958)

клетки — нефроциты, «тельца Ковалевского» (возможно остатки эмбриональной мезенхимы) и т. д.

У коллембол, наряду с отложением уратов в клетках стенок кишечника и в гиподерме, происходит накопление уратов в особых «уратных» клетках жирового тела (рис. 57)*. Число этих клеток остается в разных возрастах примерно одинаковым (Philipschenko, 1907; Feustel, 1958). У коллембол нет мальпигиевых сосудов, но сходная картина наблюдается и у низших эктогнатных насекомых, имеющих развитые мальпигиевы сосуды.

У Thysanura, Blattodea, Dermaptera, у которых мочевая кислота выводится не мальпигиевыми сосудами, а стенками кишечника, в жировом теле накапливается много сферокристаллов уратов (Wigglesworth, 1932; Srivastava a. Gupta, 1961) (рис. 58). У таких насекомых в жировом теле обычно дифференцируются особые «уратные» клетки, как их назвал Ю. А. Филипченко (Philipschenko, 1907).

Особо возрастает количество уратов в клетках жирового тела при голодании, т. е. при утилизации собственных белков. В тех случаях, когда жировое тело развивается в виде явно различимых париетального и висцерального листков, экскреторную функцию выполняет в основном париетальный.

Уже давно показано (Палладин, 1914), что в жировом теле тараканов происходит образование мочевой кислоты из белковых соединений, не имеющих пуринового ядра. Однако обычно наблюдаемое накопление в жировом теле кристаллов уратов, по-видимому, значительно меньше, чем их образование в действительности.

В жировом теле тараканов были обнаружены симбиотические бактерии *Corynebacterium blattellae* Glaser и *C. periplanetae* Glaser. Выкорма тараканов *Periplaneta americana* L. на антибиотической диете позволила получить насекомых, лишенных симбионтов (Ramazzotto a. Ludwig, 1967). Наряду с другими изменениями, вызванными отсутствием внутриклеточных микроорганизмов, интересно следующее. У нормальных тараканов в жировом теле на срезах видны так называемые мицетоциты, наполненные симбионтами, а у апосимбиотических особей

* По устному сообщению Русека (Rusék, Прага), потемнение кампоеид перед линькой бывает связано с обильным отложением в покровах мочевой кислоты и уратов.

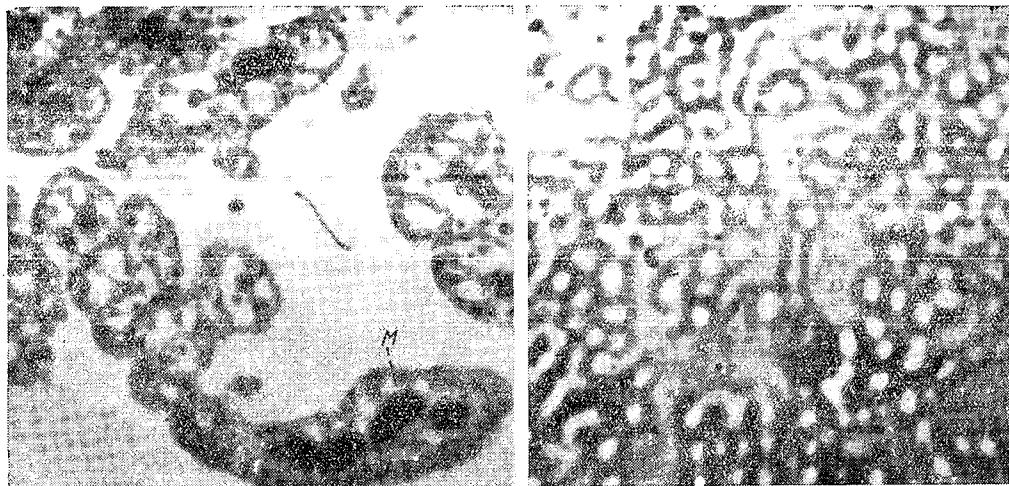


Рис. 58. Разрез через жировое тело таракана *Periplaneta americana*

Слева — нормальная нимфа, видны мицеллы (м.) с симбионтами; справа — нимфа без симбионтов

клетки оказались битком набитыми кристаллами уратов, занимающими весь объем цитоплазмы (рис. 58). На другом виде таракана (*Leucophaea maderae* F.) было показано, что уриказа, окисляющая мочевую кислоту, вырабатывается в большом количестве именно симбионтами (Pierre, 1962). Поэтому нормально в жировом теле часть мочевой кислоты переходит в легче усваиваемые микроорганизмами азотсодержащие соединения под влиянием ферментативной активности самих внутриклеточных симбионтов, хотя и без них клетки жирового тела вырабатывают этот фермент, но в значительно меньшем количестве (Gilmour, 1961).

Биологическое значение симбионтов, потребляющих мочевую кислоту, разносторонне, и в первую очередь должна быть отмечена выработка ими витаминов, в частности аскорбиновой кислоты, активирующей тирозиназу (Ludwig a. Gallacher, 1966); у апосимбионтных насекомых утрачивается и способность к синтезу ряда аминокислот, включая тирозин (Henry, 1962).

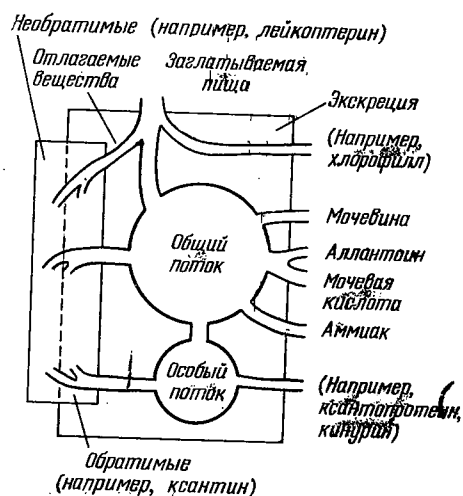


Рис. 59. Образование птеридинов в общем балансе азотного обмена у насекомых (по Harmsen, 1966)

Приведенные данные показывают, насколько сложнее механизмы биохимической регуляции (даже в таких казалось бы изученных процессах, как уриколиз), чем это обычно представляется на основе чисто биохимических исследований.

Одним из видов экскреции мочевой кислоты считалось еще с прошлого века ее отложение в крыльях бабочек, например белянок (*Pieridae*), в виде белого пигмента. Это представление до сих пор встречается в учебной литературе, хотя уже в 1926 г. было показано, что белый пигмент капустниц — не мочевая кислота, а близкий к ней птеридин — лейкоптерин. Откладываемый в крыльях белянок птеридин составляет большой процент в высокой степени окисленного азота (14%), не возвращаемого в обмен веществ. Поэтому можно полагать, что *Pieridae* как одна из групп открыто живущих насекомых, наиболее приспособившихся к жизни в условиях дефицита влаги, выработали особый механизм обмена веществ, при котором птеридины являются катаболизмом, и способ откладки этих веществ в обезвоженном состоянии.

Окраска, определяемая откладкой птеридинов в чешуйках крыльев, должна рассматриваться как вторичное явление (Harmsen, 1966). Место птеридинов в общем ходе азотного обмена у насекомых может быть иллюстрировано схемой, изображенной на рис. 59.

Птеридины сравнительно легко можно получить из пуринов. При скормливании гусеницам белянок пуринов, меченых C^{14} , удавалось получить птеридины (ксантоптерин и лейкоптерин), включающие C^{14} , что указывает на возможность этого пути и при биосинтезе птеридинов.

Птеридины играют большую роль в восприятии света насекомыми, участвуя в перестройках под влиянием света пигментов сетчатки.

Несомненно, что роль птеридинов как катаболизмов, экономящих расход влаги, не единственна, но в ряде случаев она доказана.

СПОСОБЫ ОСЕМЕНЕНИЯ НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ И ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЕ

ТИПЫ ОСЕМЕНЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И СРЕДА ОБИТАНИЯ

Обитание в воде обеспечивает возможность наружного осеменения*, при котором половые продукты (и сперматозоиды, и яйца) выводятся во внешнюю среду или во всяком случае сперматозоиды выводятся в воду, а затем проникают в половые пути особей, в теле которых развиваются яйца. Наружное осеменение характерно для низших многоклеточных (губки, стрекочущие кишечнополостные, гребневики), для таких групп животных, как полихеты, бокоплавные и двусторчатые моллюски, иглокожие, рыбы и др. Во многих случаях у водных организмов оплодотворение яиц при наружном осеменении происходит без сближения размножающихся особей, независимо от местонахождения партнеров, что особенно характерно для тех водных беспозвоночных, которые ведут прикрепленный или малоподвижный образ жизни.

У подвижных животных и при наружном осеменении может иметь место сближение особей, спаривание, увеличивающее вероятность оплодотворения выметываемой икры, как это наблюдается у многих рыб, например у лососевых. Другим путем повышения вероятности оплодотворения при наружном осеменении является концентрация животных на небольшой площади в период размножения (многие рыбы, полихеты *Euphysa* и т. п.).

У водных форм могут быть разные способы осеменения. Наружное неизбирательное осеменение связано с массовостью особей вида, при которой простое рассеивание сперматозоидов в воде обеспечивает оплодотворение яиц.

Для форм с более редкой встречаемостью характерна тенденция к спариванию, ведущему к избирательному осеменению, которое по своему характеру может быть наружным (многие рыбы, например лососевые), наружным сперматофорным (десятиногие ракообразные, головоногие моллюски и др.), наружно-внутренним (многие пиявки, хвостатые амфибии и др.), настоящим внутренним (переднежаберные моллюски, равноногие ракообразные, акуловые рыбы и др.). Внутреннее осеменение наиболее надежно, но обеспечивает оплодотворение лишь сравни-

* В эмбриологической литературе в последнее время термин «оплодотворение» часто применяется только для обозначения процесса проникновения сперматозоида в яйцеклетку и образования диплоидного ядра в ней, а процессы переноса спермы к яйцеклеткам обозначаются термином «осеменение».

Однако в более широкой биологической литературе оба процесса часто называются «оплодотворением». В этой книге процессы цитологические не затрагиваются, и оба термина применены для обозначения способа переноса спермы к яйцу.

тельно небольшого числа яйцеклеток, продуцируемых женскими или гермафродитными особями.

Для открытоживущих наземных животных физиологически внутреннее осеменение является необходимой предпосылкой к жизни на поверхности суши и *conditio sine qua non* при освобождении от связи с водной средой. В воздушной среде невозможно существование и движение к яйцеклетке сперматозоидов, представляющих собою мелкие голые клетки, передвигающиеся чаще всего с помощью жгутика. У наземных животных жидкость, находящаяся в женских половых протоках, обеспечивает продвижение сперматозоида к яйцу и оплодотворение; быстрое высыхание семенной жидкости на суше абсолютно исключает возможность наружного осеменения у сухопутных животных.

Для представителей тех групп водных животных, у которых осеменение внутреннее, переход к наземному образу жизни не лимитируется характером размножения. Примерами могут служить наземные переднежаберные моллюски и формирование наземного класса легочных моллюсков. В типе членистоногих, изобилующем наземными формами, распространено внутреннее осеменение. Из водных форм оно характерно для многих групп низших ракообразных (усоногие, веслоногие).

Все наземные членистоногие характеризуются тем, что оплодотворение яиц происходит у них в материнском организме. Однако внутреннее осеменение в разных группах достигается настолько разнообразными и явно несвязанными друг с другом способами, что, например, В. Н. Беклемишев (1952) мог совершенно уверенно и справедливо писать, что «членистоногие выводятся из низшихannelид, т. е. животных, обладающих наружным оплодотворением и лишенных совокупительных органов. Чрезвычайное разнообразие совокупительных приспособлений у членистоногих показывает, что они возникали независимо в различных стволах этого подтипа»*.

Можно добавить, что даже в пределах подкласса крылатых насекомых нередко случаи совершенно необычного типа спаривания и выработки нигде в других группах не встречаемого строения копулятивного аппарата (например, у стрекоз).

Поэтому не удивительно, что вопрос об эволюции оплодотворения у членистоногих даже в работах, трактующих проблемы филогении этих животных (например, Snodgrass, 1938; Ливанов, 1955), затрагивался лишь вскользь, без подробного анализа.

Представление о том, что почва была средой перехода от водного к наземному образу жизни в процессе филогенетического развития наземных групп членистоногих, в частности насекомых (Гиляров, 1948, 1949, 1956), основывается на том, что по условиям водного режима почва как среда обитания занимает как бы промежуточное положение между водной и воздушной средой. Почва — трехфазная система, и воздух в ней насыщен водяным паром; дефицит влажности воздуха в почве бывает невелик и ограничивается поверхностным горизонтом, возникая только при изменениях температуры, причем быстро компенсируется за счет подвижных форм влаги, поднимающейся из более глубоких, всегда насыщенного водяным паром слоев.

Выше было показано, что многие физиологические особенности почвенных членистоногих, например проницаемость покровов, сближают их с обитателями водоемов. Поэтому естественно, что и в характере осеменения почвенных членистоногих можно ожидать особенности, сближающие их с водными организмами. В ходах и полостях почвы, благодаря 100%-ной относительной влажности воздуха, возможно

* В. Н. Беклемишев рассматривал *Annelides* и *Arthropoda* не как типы, а как подтипы типа «*Articulata*», как это делал Кювье.

сохранение жизнеспособности спермы, пребывание ее в течение некоторого времени в жидком состоянии, без высыхания. Однако выбрасывание семенной жидкости непосредственно во внешнюю среду в почве делало бы невозможным движение сперматозоидов. Благодаря сильной адсорбционной способности почвы, жидкость спермы быстро бы всасывалась, а такие мелкие клетки, как сперматозоиды, адсорбировались бы на поверхности твердых частиц в пленках воды и утрачивали способность к передвижению. Известно, что почвенные Protozoa (амебы, жгутиковые, инфузории) при нормальном увлажнении почвы находятся в неподвижном состоянии, адгезированные к поверхности почвенных частиц, питаются в это время только теми пищевыми частицами, которые попадают в ту же пленку воды, в которой они находятся. Активное передвижение простейших в почве, а также, например, зооспор капустной килы (*Plasmodiophora brassicae*), фикомицетов и т. д. возможно только при полном насыщении почвы водой, при ее затоплении. Но следует иметь в виду, что почвенные простейшие являются не столько обитателями почвы, сколько тех небольших скоплений воды, которые в ней имеются, т. е. всегда являются обитателями водоемов, хотя бы и микроскопических, что и дает многим гидробиологам повод рассматривать почвенную влагу как пример специфических водоемов. А почвенные членистоногие не бывают активны в периоды затопления почвы и переходят к активности только после исчезновения свободноподвижной гравитационной влаги (Camegon, 1913; Гиляров, 1939).

Таким образом, выбрасывание незащищенной спермы непосредственно во внешнюю среду в период активности почвенных членистоногих (как это имеет место у водных форм) исключает возможность движения сперматозоидов вследствие ненасыщенности почвы водой; то состояние почвы, при котором теоретически можно было бы допустить движение сперматозоидов, исключает активность взрослых форм членистоногих. Кроме того, надо учесть исключительное обилие в почве микроорганизмов, заражение которыми незащищенной спермы при ее непосредственном контакте с почвой вело бы также к гибели сперматозоидов.

В почве, однако, возможны способы осеменения, промежуточные между наружным и внутренним. Своеобразным примером может служить оплодотворение земляных червей (Lumbricidae).

Всякий процесс осеменения и оплодотворения у многоклеточных можно рассматривать как протекающий в два этапа: первый этап — выведение спермы из гонад и половых протоков мужской особи, а второй — попадание спермы в непосредственную близость к яйцеклеткам, обеспечивающее слияние гамет. Чаще всего эти этапы бывают сближены во времени, и семенная жидкость выводится прямо в воду, где находятся яйца (при наружном осеменении), или непосредственно в женские половые пути (при внутреннем).

У дождевых червей эти этапы явно разграничены, и весь процесс протекает следующим образом. Сначала происходит копуляция, как при внутреннем оплодотворении, и сперма попадает в семеприемники партнера. Однако в семеприемниках сперма изолирована от протоков женских гонад. Несмотря на копуляцию, внутреннего оплодотворения у дождевых червей нет. Собственно оплодотворение происходит позже. Железистые клетки пояса вырабатывают муфточкообразное скопление слизи, из которого червь выползает. Когда слизь оказывается против выводных отверстий яйцеводов, в нее поступают яйца. Когда затем муфточка проходит над выводными отверстиями семеприемников, в слизь с яйцеклетками попадают и сперматозоиды, полученные при оплодотворении от партнера. Оплодотворение у дождевых червей протекает, таким образом, вне организма и является наружным, но совершающимся под

защитой оболочки кокона, в который превращается муфточка после ее сползания с тела червя.

Таким образом, если рассмотреть ход оплодотворения дождевого червя, выделяя отмеченные выше этапы, его следует признать «внутренне-наружным», так как первый этап проходит как при внутреннем, а второй — как при наружном оплодотворении. Благодаря специфическому водному режиму почвы в ней длительно может сохраняться защищенная полупроницаемой оболочкой жидкость кокона, в которой происходят оплодотворение и развитие личинки червя, сходные с таковыми полихет*.

Иной и очень своеобразный характер имеет осеменение у низших наземных членистоногих, представляющих обитателей почвы и сходных в экологическом отношении субстратов, или во всяком случае тесно с нею связанных обитателей суши. Их способ осеменения, как будет ниже показано, также носит несомненно промежуточный характер между наружным и внутренним.

Образ жизни, в частности способы осеменения, и биология размножения почвенных членистоногих до самого последнего времени были почти не известны. Недооценивалась и специфика почвы как среды обитания. Это и явилось причиной отсутствия четких представлений об эволюции типов оплодотворения у наземных членистоногих, в том числе у насекомых.

У почвенных низших членистоногих при большом варьировании деталей оплодотворение протекает однотипно. Оно складывается из двух этапов, причем носит «промежуточный» характер, будучи наружным на первом и внутренним на втором этапе.

Сходный характер имеет и псевдофертилизация, описанная для некоторых энхитреид, перешедших к партеногенетическому размножению, у которых, однако, яйца развиваются только после спаривания, не имеющего следствием слияние гамет (Christiansen, O'Connor, 1959). Спаривание известно и для ряда морских полихет, причем их «псевдокопуляция» может рассматриваться как усложнение поведения, повышающее вероятность оплодотворения яиц (Свешников, 1959), как вторичное усложнение исходно простого наружного осеменения**.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У ХЕЛИЦЕРОВЫХ (CHELICERATA)

Единственная современная группа водных хелицеровых — мечехвосты (Xiphosura), обитающие в прибрежной зоне морей юго-восточной Азии и Центральной Америки, характеризуется тем, что у ее представителей типично наружное оплодотворение. Мечехвосты р. *Limulus* в период размножения выползают из мелководья на прибрежный, смачиваемый во время приливов песок.

Откладка неоплодотворенных яиц самками происходит в неглубоких вырытых в песке ямках; осеменение отложенных яиц производится самцами, прикрепляющимися к спинному щитку самок (Way, 1957).

* В учебной литературе распространена неверная упрощенная трактовка развития дождевого червя, которое рассматривается как прямое (Натали, 1951; Абрикосов и др., 1949).

** Среди морских животных спаривание и сперматофорное осеменение, повышающее вероятность оплодотворения яиц, особенно важны, как это подчеркнул Сведмарк (Swedmark, 1959), для интерстициально обитающих в морском песке форм, например, некоторых брюхохоресничных (*Dactylopodalia*), архианнелид (*Protodrilus*) и моллюсков (*Microhedyle*).

Несомненно, что ряд низших наземных беспозвоночных, обитающих в почве, произошел именно от интерстициальных бентических форм (Гиляров, 1949; Kühnelt, 1958), что позволяет понять первичность сперматофорного осеменения низших почвенных артропод (см. ниже).

Оплодотворение низших наземных Chelicerata — скорпионов (Scorpiones) (группы, несомненно близкой к Xiphosura) — долго оставалось неизвестным, несмотря на хорошую изученность других сторон их биологии и детальные описания их половой системы. Скорпионы — связанные с поверхностным слоем почвы животные. Представления о них как о ксеробионтах ошибочны и слагаются на основании характеристики ландшафтов, где встречаются некоторые виды, а не на базе учета конкретных условий в местах их встречаемости. Как и все связанные с почвой беспозвоночные, скорпионы требовательны к повышенной влажности воздуха, и виды, распространенные в сухих местностях, обитают в расщелинах скал и под камнями — в полостях, где влажность воздуха близка к насыщению. Многие же виды, как например, наш кавказский *Euscorpis caucasicus*, живут в подстилке влажных лесов.

Во всех старых руководствах можно встретить указания на то, что у скорпионов в оплодотворении играют какую-то роль гребешки; в более новых руководствах (например Grassé 1949) приводятся описания «игр» спаривающихся скорпионов, наблюдавшихся еще Ж. А. Фабром, а в начале XIX в. — Маккару, но самый процесс оплодотворения был не известен, и такие знатоки скорпионов, как Ж. Милло и М. Вашон (в упомянутом руководстве Грассе), считали наиболее вероятной копуляцию с непосредственным введением заключенных в сперматофор сперматозоидов в генитальное отверстие самки с помощью зачаточного совокупительного органа*. Несмотря на то, что брачные игры скорпионов давно привлекали внимание многих зоологов, процесс оплодотворения у них был изучен совсем недавно и детально описан в ряде работ немецких авторов для *Euscorpis italicus* (Angermann, 1955, 1957; Schaller, 1955).

Не останавливаясь на подробностях поведения скорпионов при спаривании, в частности на поведении самца, направленном на приведение самки в состояние готовности к оплодотворению, укажу только, что самец, держа самку педипальпами за дистальные концы ее педипальп, откладывает на субстрат сперматофор. Откладка сперматофора протекает следующим образом: самец быстрым движением опускает заднебрюшие, прижимается вентральной поверхностью к субстрату, а затем, ощупывая субстрат гребешками, выпрямляя задние ноги и дугообразно выгибая тело, выводит сперматофор, имеющий довольно сложное строение (рис. 60, 1).

Отложив сперматофор, самец протаскивает над ним самку так, чтобы сперматофор оказался под ее половым отверстием. В это время крышка полового отверстия самки открывается, а ее гребешки нащупывают сперматофор (рис. 60, 2). Когда половое отверстие самки приходится над сперматофором, она резким движением вырывается от самца. В этот момент крышка полового отверстия самки цепляется за сперматофор и два пакета спермы выдавливаются в преддверие матки. Остаток сперматофора самка съедает.

Следовательно, у скорпионов процесс осеменения разбивается на два этапа: 1) выведение самцом сперматофора во внешнюю среду, как при наружном осеменении, на субстрат; 2) поступление спермы из отложенного сперматофора в матку самки, как при внутреннем. Таким образом, у скорпионов осеменение «наружно-внутреннее» в предложенном мною понимании этого термина (Гиляров, 1958). Сложность и строения сперматофора, и поведения спаривающихся скорпионов показывает, что у этих паукообразных наружно-внутреннее оплодотворение усложнилось

* Ошибочное указание на «копуляцию» у скорпионов, обычное в работах до 50-х годов, к сожалению, повторено А. Б. Ланге в III томе «Жизни животных» (М., изд-во «Просвещение», 1959, стр. 37).

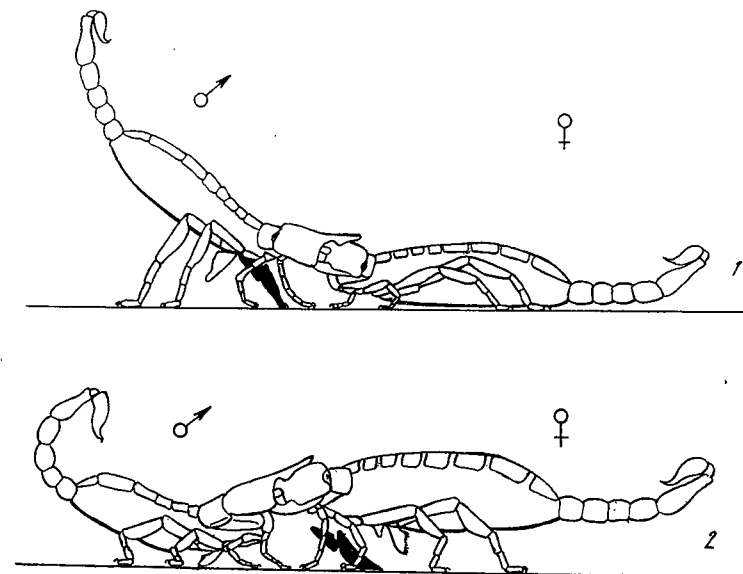


Рис. 60. Спаривание скорпионов *Euscorpis italicus*

1 — самец откладывает на землю сперматофор; 2 — самец тащит самку на сперматофор (зачернен) (по Angermann, 1955)

в течение эволюции, что может быть поставлено в связь с относительно сухими условиями среды и крупными размерами животных.

Почти одновременно с наблюдениями над оплодотворением *E. italicus* и независимо от них были сделаны наблюдения над спариванием и других видов, давшие сходные результаты.

В южной Африке было подробно описано оплодотворение у *Opischophthalmus latimanus* Koch (Alexander, 1956, 1959). На Ближнем Востоке сперматофоры и ход оплодотворения были изучены для *Leiurus quinquestriatus* H. et E., для *Buthotus judaicus* E. S., для *Nebo hierichonticus* E. S. и для *Orthochirus innesi* E. S. (Shulov, 1956; Shulov et Amitai, 1958a, в; 1960).

В Южной Америке спаривание скорпионов *Bothriurus bonariensis* изучали в Уругвае (Zolesi, 1956), а *Tithys* sp. — в Бразилии (Bücherl, 1956). Выяснилось, что во всех случаях спаривание происходит в принципе так же, как описано выше, отличия в поведении сводятся к деталям, например, у *Nebo hierichonticus* оба партнера не только удерживают друг друга педипальпами, но и соприкасаются хелицерами; у *Tithys*, у которых самцы заметно крупнее, чем самки, самец перед откладкой сперматофора кормит самку отрываемой пищей и т. п. Отлично во многих деталях и строение сперматофоров у разных видов (рис. 61). По мнению Шулова и Амитай, структура сперматофора отражает строение так называемого параксиального органа, будучи его «отпечатком». Параксиальный орган, по Е. Н. Павловскому (Pavlovsky, 1912), отличается большим разнообразием строения, специфическим для разных видов, что даже позволяет использовать признаки его строения для систематики.

Отряд жгутоногих (Uropygi), по мнению некоторых морфологов (Snodgrass, 1952), включает формы даже более примитивные, чем скорпионы.

Старые косвенные данные в свете наблюдений над скорпионами позволяют заключить, что и у жгутоногих оплодотворение наружно-внут-

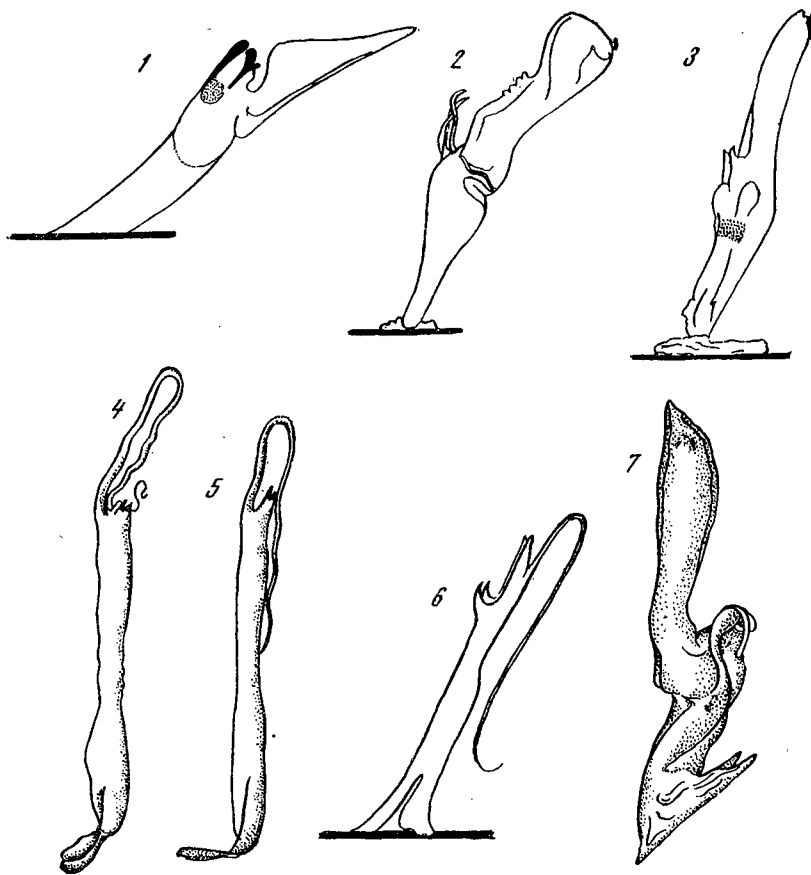


Рис. 61. Строение сперматофоров разных видов скорпионов

1 — *Euscorpium italicum*; 2 — *Bothriurus bonariensis*; 3 — *Opisthophthalmus latimanus*; 4 — *Leiurus quinquestriatus*; 5 — *Buthotus judaicus*; 6 — *Tithyus* sp.; 7 — *Nebo hierichonticus*

реннее, так как наблюдалось, что в период спаривания у *Thelyphonus sepiaris* самец тащит самку, схватив ее педипальпами за передние ноги (Graveley, 1915), что напоминает поведение скорпионов и ложноскорпионов (рис. 62).

Процесс осеменения был прослежен у телефонид лишь недавно на *Thelyphonus caudatus* L. с о-ва Ява. У этого вида спаривание начинается с того, что самец, идущий навстречу самке, схватывает педипальпами и хелицерами ее осязательные ноги, постукивая своими осязательными ногами по просоме и педипальпам самки. Затем положение меняется, самец становится впереди самки, обернувшись к ней хвостовым концом, не держа ее педипальпами, удерживая ее осязательные ноги только хелицерами, а самка держится педипальпами за опистосому самца. В таком положении самец, прижимая опистосому к поверхности почвы, откладывает на субстрат сперматофор; пара движется дальше вперед и самка, когда щель ее гонопора оказывается над сперматофором, захватывает крюк сперматофора половым отверстием (Klingel, 1962). И у карликовых Uropygi семейства Schizomidae (*Trithyreus sturmi* Stürm.), распространенных в горах Колумбии, самка, приведенная самцом в состояние возбуждения, схватывает его педипальпами за отросток брюшка, после чего самец тащит ее за собою, откладывая на

Рис. 62. Телефоны (*Thelyphonus sepiaris*) в период размножения (по Graveley, 1915)

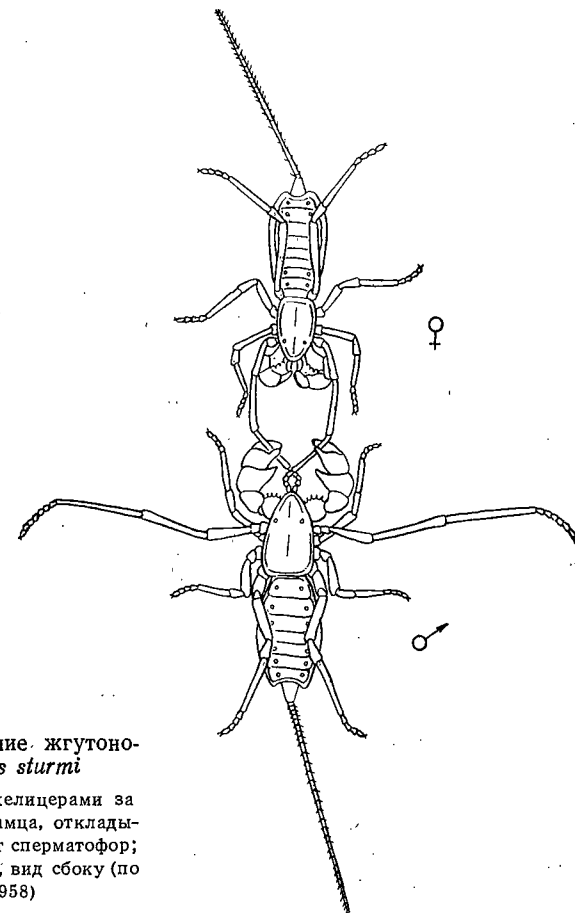
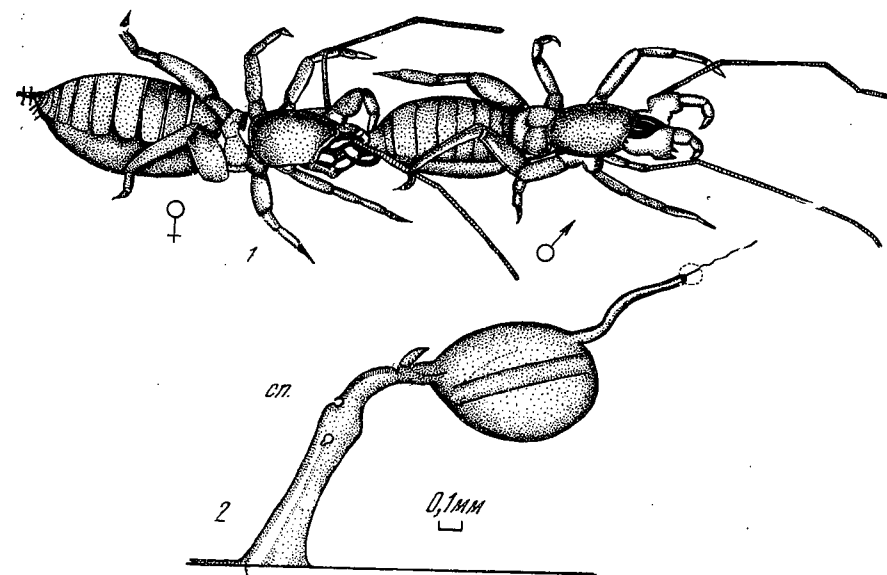


Рис. 63. Спаривание жгутоногого *Trithyreus sturmi*

1—самка держится хелицерами за хвостовой бугорок самца, откладывающего на субстрат сперматофор; 2—сп.— сперматофор; вид сбоку (по Stürm, 1958)



субстрат сложно устроенный сперматофор, напоминающий сперматофор скорпионов (рис. 63). Когда самка проходит над сперматофором, вершина его зацепляется за опистосому самки и отгибается, а выступающая из капсулы сперматофора капля спермы прилипает снаружи к генитальным стернитам самки (Klingel, 1962).

У представителей отряда Amblypygi (нередко объединявшихся с Угору́ги в единый отряд Pedipalpi) осеменение прослежено на *Sarax sarawakensis* Simon, распространенном на п-ове. Малакка (Klingel, 1962). При спаривании у этих форм нет тесного контакта партнеров. Сперва самец и самка постукивают друг друга осязательными ногами, после чего самец отворачивается от самки, протягивая ей вытянутые назад осязательные ноги. Двигаясь в этом положении рывками взад и вперед самец ощупывает опистосомой субстрат и откладывает сперматофор. После этого самец оборачивается к самке, вытянув по направлению к ней осязательные ноги, совершающие дрожательные движения. Сперматофор при этом находится перед самцом, между его осязательными ногами (рис. 64): В ответ на постукивание осязательными ногами самца по ее осязательным ногам самка направляется к медленно отступающему самцу, пока не оказывается над сперматофором, который и захватывает генитальным отверстием. В принципе сходно оплодотворение у *Damon variegatus* Perty и *Admetus barbadensis* Pascock (Alexander, 1962).

Для ложноскорпионов (Pseudoscorpiones) осеменение выделяемого мною «наружно-внутреннего типа» (Гиляров, 1958) с откладкой сперматофора на субстрат и последующим протаскиванием над ним самки, т. е. протекающее по такому же типу, как у скорпионов и жгутоногих, было описано раньше, чем для других хелицеровых. Именно так оно протекает у *Dactylochelifer* (Kew, 1912), у *Chelifer* (рис. 65) (Vachon, 1938).

Недавно Вейгольдт (Weygoldt, 1966 a—d) опубликовал итоги наблюдений по биологии размножения многих видов ложноскорпионов, относящихся к разным семействам, в результате которых выяснилось,

что их поведение при размножении неодинаково, хотя все они характеризуются тем, что самцы откладывают сперматофоры.

Самец *Chthonius tetrachelatus* Preyssl. откладывает сперматофор обычно в ночное время (когда менее опасно высыхание), сталкивая находящиеся рядом старые. Сперматофоры у *Chthonius* представляют незащищенные капли спермы на стебельке. Сходно проходит откладка сперматофоров и у *Neobisium* (рис. 66), но у этого рода самцы не всегда разрушают свои старые сперматофоры. У этих обитающих в лесной подстилке

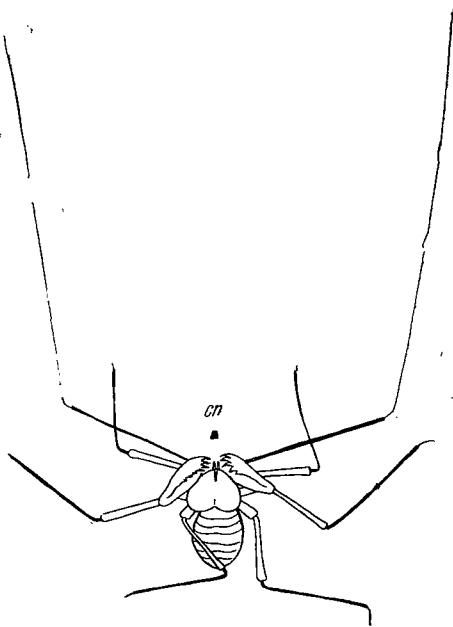


Рис. 64. Самец *Sarax sarawakensis* Simon и отложенный им сперматофор (сн.) (по Klingel, 1962)

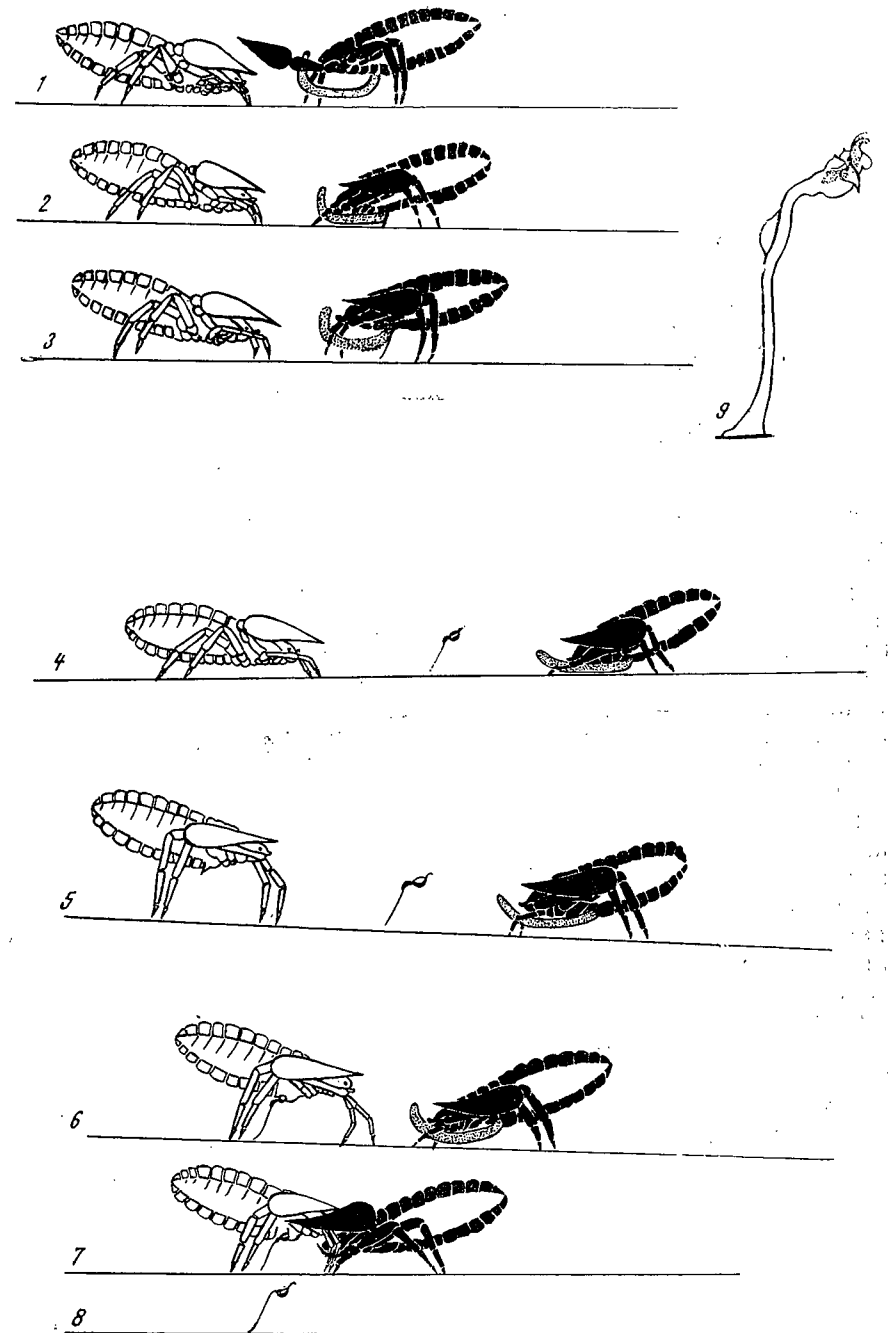


Рис. 65. Сперматофорное оплодотворение ложноскорпиона *Chelifer cancroides* (самец зачернен, самка белая)

1—3 — самец, встретившись с самкой, откладывает сперматофор; 4 — отходит от сперматофора; 5 — вибрирует конечностями; 6 — самка приближается к сперматофору, садясь на него гонопором; 7 — самец схватывает самку и тащит на себя; 8 — опорожненный сперматофор остается на субстрате; 9 — строение сперматофора (по Vachon, 1938)

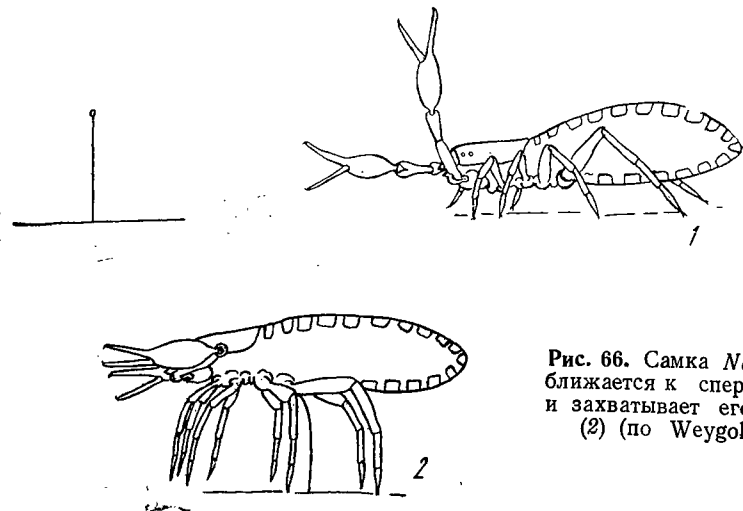


Рис. 66. Самка *Neobisium* приближается к сперматофору (1) и захватывает его гонопором (2) (по Weygoldt, 1966)

ложноскорпионов откладка сперматофоров происходит и в отсутствие самки.

Несколько aberrantный характер имеет оплодотворение у американского вида *Serianus* sp. (Olpriidae) (рис. 67). У этого вида откладка сперматофора самцом происходит только при встрече с самкой. Встретившись с самкой, самец несколько раз ощупывает ее педипальпами, затем отходит от нее, откладывает стебельчатый сперматофор и затем прячет паутинный ход, сужающийся по направлению к сперматофору. Направление хода обеспечивает подход самки к имеющему изогнутую ножку сперматофору со стороны, обеспечивающей наиболее успешное поступление спермы в гонопор. Самка двигается по ходу, и при прохождении ее полового отверстия над капсулой сперматофора оболочка сперматофора лопается при соприкосновении с гонопорной жидкостью, и сперматозоиды попадают в женские половые протоки (Weygoldt, 1966). Направление самки к сперматофору с помощью шелковой нити, выделяемой самцом, для хелицеровых необычно, но известно для хилопод, для кистехвостов и чешуйниц (см. ниже).

Направляющая паутина выделяется у самцов *Serianus* стенками энтодермальной ректальной камеры.

У *Cheiridium*, обитающих в щелях старой древесины, самцы откладывают сперматофоры только в присутствии самок. Старые сперматофоры (отложенные ранее, чем 15 мин. назад) самцы уничтожают педипальпами. У живущих под корой *Apocheiridium* через час после встречи с самцом самка начинает откладывать яйца. У *Chernes*, тоже живущих под корой, самец хватается самку педипальпами за педипальпы и сперва тянет на себя или за собой, затем откладывает сперматофор и тащит на него самку, которая его подбирает гонопором (рис. 68). У *Chernes* отложенный сперматофор, если его сразу не подхватит самка, быстро падает.

Сходно протекает спаривание у обитающего в норах *Lasiochernes pilosus* Ellingsen и у обитающих под корой *Dendrochernes cyrnus* C. L. Koch. У *Dynocherus timidus* Banks в принципе поведение сходно, отличаясь в деталях контакта педипальп самца с туловищем и конечностями самки (Weygoldt, 1966b).

У *Dactylochelifer latreillei* Leach, обитающих на сухих песчаных дюнах, самец подходит к неподвижной самке и после ряда токующих движений, пятась, откладывает сперматофор, навстречу которому начинает двигаться самка; тогда самец хватается ее за педипальпы и тащит

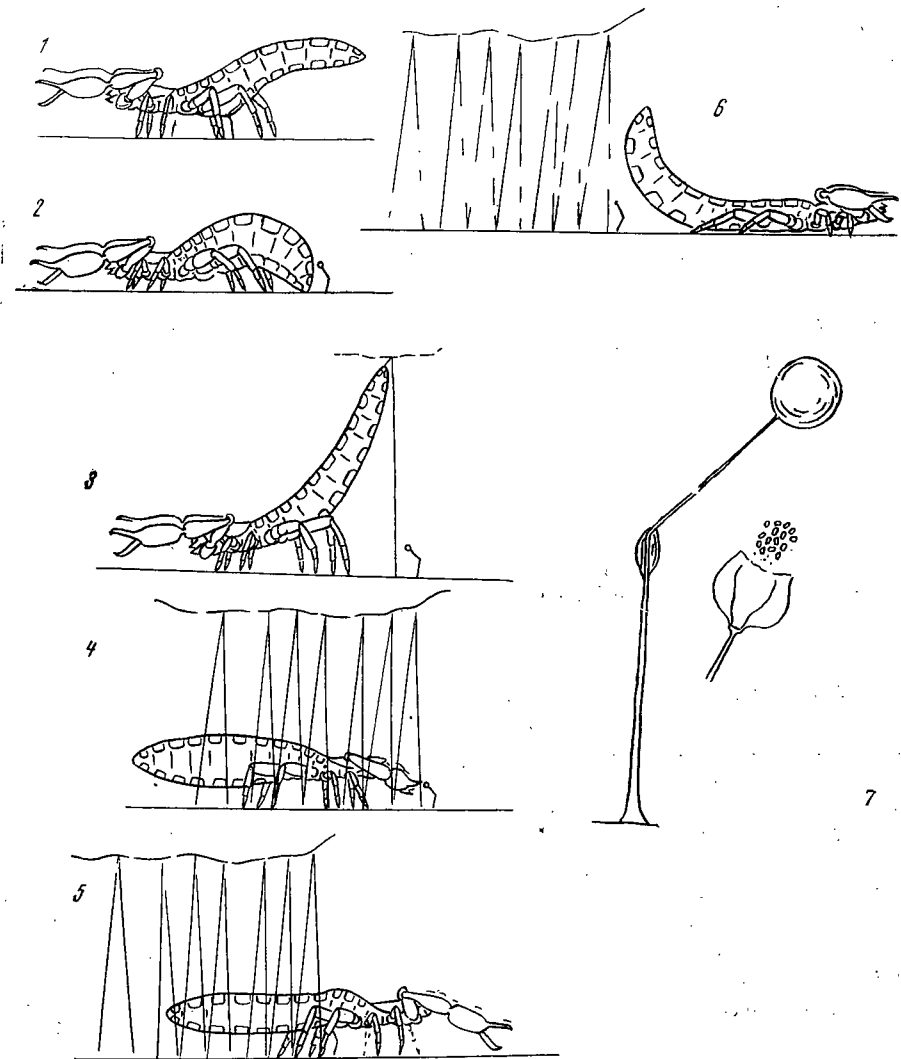


Рис. 67. Оплодотворение у *Serianus*

1, 2 — откладка самцом сперматофора; 3 самец начинает плести вокруг сперматофора паутинный навес; 4, 5, 6 — самка, встретив навес, проходит под ним и захватывает сперматофор; 7 — строение сперматофора (по Weygoldt, 1966)

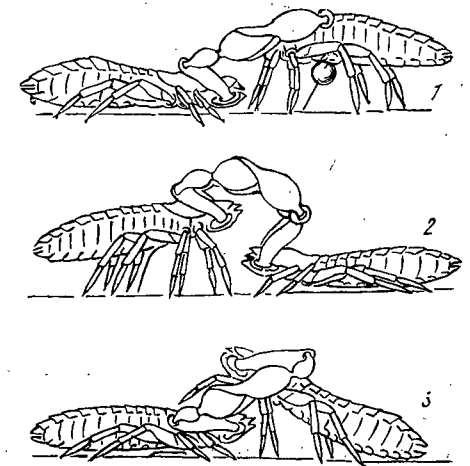


Рис. 68. Осеменение *Chernes cimicoides*

1 — самец (справа) откладывает сперматофор; 2 — самец отходит назад и тащит самку на сперматофор; 3 — самка подбирает сперматофор (по Weygoldt, 1966)

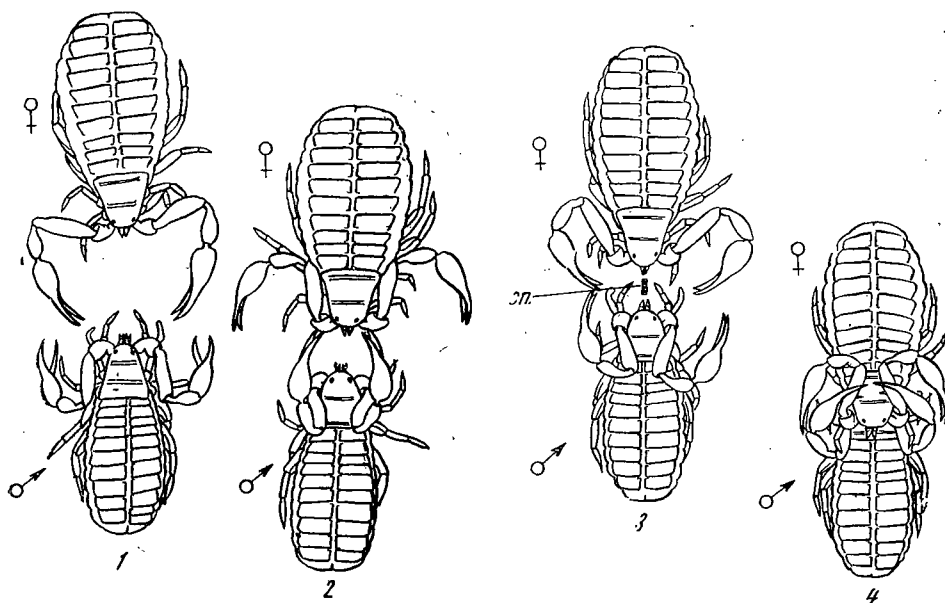


Рис. 69. Поведение *Dactylochelifer cancrivorus* (1—4) при сперматоформном оплодотворении
сп. — сперматофор

на сперматофор (рис. 69). Таким образом, поведение при спаривании — признак, характерный для разных систематических групп ложно-скорпионов, причем можно проследить все переходы от более простого поведения при наружно-внутреннем оплодотворении у более примитивных форм, обитающих в более влажных условиях, к сложным формам поведения со спариванием, сокращающим период пребывания сперматофора во внешней среде у более ксерофильных форм.

Что именно таков был путь эволюции осеменения у наземных членистоногих (Гиляров, 1958, 1962), а не обратный — от спаривания к откладке сперматофора в отсутствие самки (Schaller, 1954, 1958), — показывает соответствие между установленными по морфологическим признакам филогенетическими связями и особенностями осеменения у ложноскорпионов (рис. 70). Более примитивным группам лож-

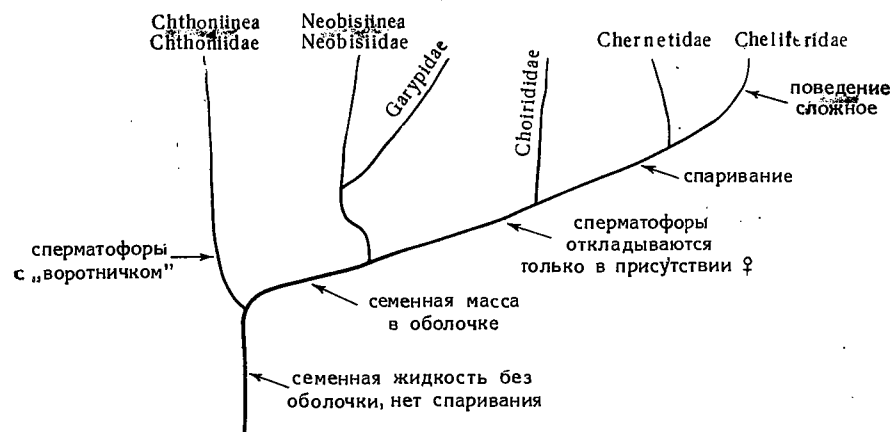


Рис. 70. Филогенетические отношения и способы осеменения Pseudoscorpiones

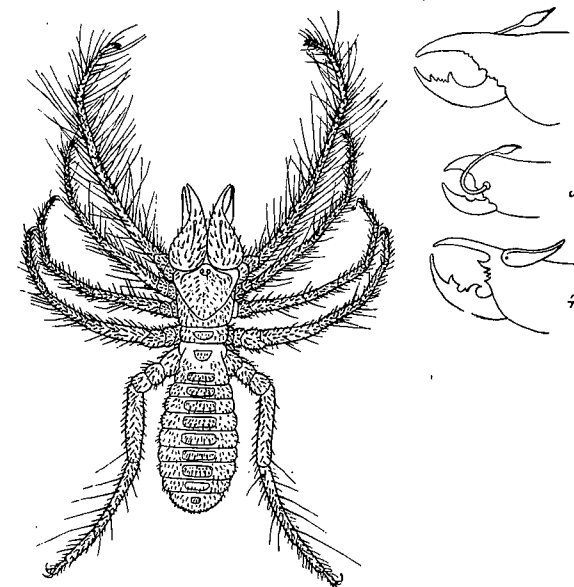


Рис. 71. Сольпуги
1 — общий вид *Galeodes*; 2—4 —
хелицеры самцов сольпуг: 2 — *Galeodes*; 3 — *Hexisopus*, 4 — *Daesia*
(из Savory, 1964)

носкорпионов свойственно наружно-внутреннее осеменение без спаривания и более простое строение сперматофоров.

У сольпуг (Solifuga) наблюдается тенденция к сокращению пребывания спермы (сперматофора) вне половых протоков. У *Galeodes caspius* Bigula в Средней Азии самец при спаривании поглаживает самку педипальпами, доводя ее до летаргического состояния. После этого он хватается ее хелицерами, педипальпами и ногами и неподвижную оттаскивает и поворачивает набок. Затем самец массирует некоторое время брюшко самки, раздвигает хелицерами ее половое отверстие и в это же время поднимает брюшко и выбрасывает на землю сперматофор. Сперматофор он тотчас схватывает хелицерами и засовывает в половое отверстие самки. После этого самец хелицерами зажимает края полового отверстия самки и через несколько мгновений спасается бегством, так как вышедшая из летаргического состояния самка нередко поедает самца. У самцов сольпуг хелицеры отличаются от самок развитием осязательного придатка («flagellum» — рис. 71), связанным с переносом сперматофора. Эти старые наблюдения (Heumons, 1902) долгое время никто не повторял, но недавно они были подтверждены на *Galeodes sulfuripes* Roew. на Ближнем Востоке (Amitai, Levy a. Shulov, 1962) и на очень крупном виде *Galeodes granti* Pocock в Судане

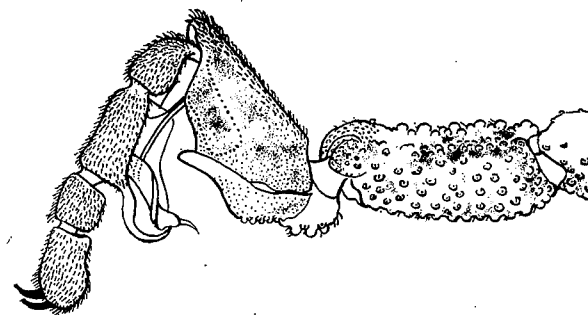


Рис. 72. Гонаподий самца *Ri-cinoides feae* Hants. (по Grassé, 1949)

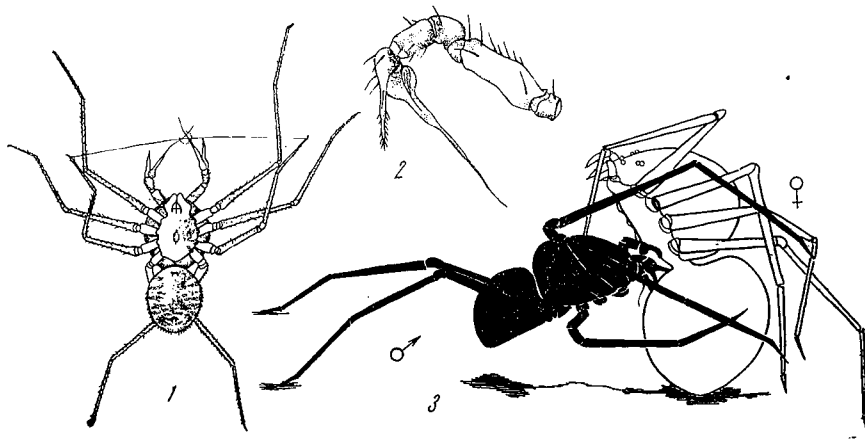


Рис. 73. Оплодотворение паука *Scytodes*

1 — самец наполняет спермой резервуар; 2 — педипальпа самки с резервуаром для спермы; 3 — спаривание (из Schaller, 1962)

(Cloudsley-Thompson, 1967). Отмечены различия поведения в деталях — у *G. sulfuripes* самка впадает в летаргическое состояние не после поглаживания брюшка, а после соприкосновения педипальп партнеров, а у *G. granti* самка приподнимает брюшко в ответ на прикосновение педипальп. Но течение процесса осеменения одинаково у всех трех видов — у них пакеты со спермой не прикрепляются к субстрату, а тотчас подхватываются с него самцом и вводятся в половое отверстие самки*.

Этот тип осеменения может рассматриваться как этап перехода к физиологически внутреннему оплодотворению, хотя по существу это вариант типично наружно-внутреннего, осложненного переносом сперматофора к половому отверстию самки, осуществляемого с помощью конечностей, не связанных с его гонопором. Следы наружного оплодотворения сохраняются (сперма выводится во внешнюю среду), но введение спермы в половые протоки самки осуществляется самцом, как при физиологически внутреннем.

Плохо изучены Ricinulei, представители которых распространены в Западной Африке и Америке от Техаса до Амазонки. Однако известно, что у самцов Ricinulei третья пара ног служит гоноподиями, т. е. копулятивным органом. Строение расширенных базитарзуса и двух первых члеников лапки самца (рис. 72) показывает, что этот аппарат может служить только для переноса сперматофоров, но не жидкой спермы.

Внутреннее оплодотворение настоящих пауков (Araneina) легко понять как дальнейшую эволюцию в направлении исключения пребывания спермы во внешней среде, связанную с приспособлением к жизни в воздушной среде, в условиях дефицита влаги. У пауков, в отличие от сольпуг и ричинулей, сперма переносится в половые протоки самки педипальпами, имеющими у самцов специальные придатки у основания тарзального членика (например, у *Segestria*) или у вершины (например, у пауков-птицеедов). В простейшем случае такие совокупительные выросты представляют собой снабженный отростком луковичеобразный

* По наблюдениям Мумы (Muma, 1966), в принципе сходно протекает копуляция и у трех североамериканских сольпуг рода *Eremobates*. У этих сольпуг самка приподнимает передние ноги и педипальпы перед тем, как происходит осеменение.

придасток, внутри которого находится спирально извивающийся резервуар для семенной жидкости (рис. 73, 2). Во время размножения самец обычно откладывает каплю семенной жидкости на паутину (рис. 73, 1); в которой живет, или на специально сплетаемый горизонтальный паутинный гамак. Придасток с резервуаром погружается в каплю спермы, отлагаемую на нижней стороне гамака, просачивающуюся через паутину или другим каким-либо способом (описания у А. В. Иванова, 1965); затем самец приближается к самке особыми телодвижениями, характерными для поведения каждого вида, приводит ее в состояние готовности к принятию спермы и, вводя один или оба придатка педипальп в ее половое отверстие, производит внутреннее осеменение (рис. 73, 3). Таким образом, у пауков пребывание спермы вне полостей спаривающихся особей (половые протоки самца, резервуар педипальп самца, половые протоки самки) сокращено до очень короткого промежутка времени между выпуском капли спермы и всасыванием ее в педипальпальный резервуар. У некоторых пауков (*Segestria*) самец набирает сперму в резервуар педипальпы непосредственно из полового отверстия (Gerhardt и Kaestner, 1938). В таком случае у пауков осеменение становится физиологически абсолютно внутренним, возникшим на основе наружно-внутреннего, свойственного связанным с почвой паукообразным. Возможно, как это принимают многие исследователи (Alexander и Ever, 1957), что у предков пауков осеменению педипальпами филогенетически предшествовал перенос спермы хелицерами, как у сольпуг; например у самцов *Pholcus* капля семенной жидкости сперва находится между хелицерами и лишь затем в нее погружаются педипальпы.

В рассмотренном ряду хелицеровых хорошо прослеживаются изменения характера оплодотворения при переходе к обитанию на суше, отражающие экологический аспект филогенеза этого подтипа. При водном образе жизни оплодотворение у предков паукообразных было наружным (как у мечехвостов); при переходе к жизни в почве, подстилке, под камнями и в других экологически сходных субстратах

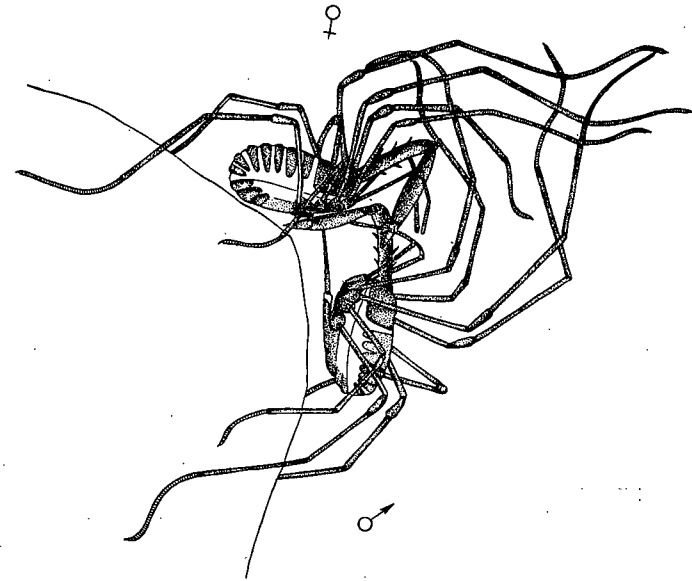


Рис. 74. Копуляция сенокосцев *Ischyropsalis strandi* (по Juberthie, 1964)

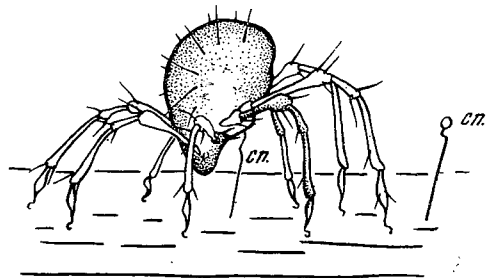


Рис. 75. Самец *Damaeus geniculatus* (Oribatei), откладывающий стебельчатые сперматофоры (сп.) (по Pauly, 1956)

с высокой влажностью воздуха оно сменилось наружно-внутренним (как у жгутоногих и ложноскорпионов). По мере приспособления к жизни в более сухих местах при сохранении связи с почвой (как у сольпуг) или тем более при переходе к жизни в воздушной среде (как у пауков) из процесса оплодотворения постепенно исключался этап, исторически сохранявшийся от наружного оплодотворения. В результате у наиболее приспособившихся к дефициту влаги в окружающем воздухе двулегочных пауков оплодотворение стало почти внутренним или даже внутренним, но обеспечиваемым переносом спермы придатками, непосредственно не связанными с половым отверстием. *Понять происхождение внутреннего осеменения у пауков можно только рассматривая его как произошедшее от наружно-внутреннего.*

Сходные выводы о происхождении способов оплодотворения у пауков независимо были сделаны у нас (Гиляров, 1958) и в Южной Африке (Alexander а. Ever, 1957; Alexander, 1958 in litt).

Для представителей отряда сенокосцев (Opiliones) характерно развитие совокупительного органа самцов, связанного с половым отверстием. Однако одни аналогии с внешне сходными органами представителей далеких групп и делаемые на их основе функциональные заключения бывают источниками ошибочных выводов. Примером может служить разбор совокупительного аппарата тизанур, проведенный у нас Э. Г. Беккером (1925), в США Снодграссом (Snodgrass, 1935, 1952), описавшими «репис» щетинохвосток и предположившими его функционирование во время копуляции, тогда как оказалось, что у тизанур нет ни внутреннего оплодотворения, ни копуляции (см. стр. 184). Прямая копуляция у сенокосцев с ведением спермы в гонопор самки с помощью совокупительного органа наблюдалась у ряда видов р. *Nuncia* и *Aglidia* (Forster, 1954), у *Platybunus* (Šilhavý, 1956) и других, однако последний исследователь не считает возможным делать вывод о том, что у всех сенокосцев внутреннее осеменение, так как у многих видов репис несоразмерно короток. Поэтому нельзя окончательно считать, что у всех Opiliones внутреннее оплодотворение, хотя это и очень вероятно.

Александр считает, что копуляция сенокосцев развилась на базе сперматофорного оплодотворения, при котором спаривающиеся особи обращены друг к другу головами, как у скорпионов (Alexander, 1964). Это видно и из рис. 74. Трудно судить и о происхождении внутреннего оплодотворения у сенокосцев.

Вопрос о естественности группы клещей дебатруется в арахнологической литературе.

По мнению А. А. Захваткина (1952), клещи включают разнородные по происхождению группы хелицеровых, которые следует рассматривать как три самостоятельных отряда. Э. Г. Беккер (1959), основываясь на анатомических данных, считает клещей естественным таксоном. Послед-

няя трактовка обычна в арахнологической литературе (Vachon, 1963; Savory, 1964).

Не вдаваясь в разбор возможных филогенетических связей различных систематических групп клещей, интересно проследить некоторые особенности оплодотворения у представителей разных групп, отличающихся по своей экологии. У клещей, которые обитают в почве, подстилке и сходных субстратах, т. е. в среде, воздух в которой насыщен водяным паром, зарегистрировано наружно-внутреннее оплодотворение, свойственное и другим группам хелицеровых, обитающих в сходных условиях. Так, наружно-внутреннее оплодотворение свойственно Oribatei (Pauly, 1952, 1956; Shaller, 1954, и др.) и Trombiculidae (Lipovsky et al., 1957; Wen Tin-whan, 1958, 1959, 1960, и др.).

У орибатид р. *Belba* (= *Damaeus*) самцы (рис. 75) откладывают на субстрат (почва и т. п.) булавовидные сперматофоры, похожие на плодовые тела плесневых грибов, за которые их, очевидно, прежде и принимали, так как осеменение этих клещей было изучено недавно. Откладка сперматофоров происходит и в отсутствие самок, как это бывает при наружном оплодотворении у массовых видов морских беспозвоночных, но поскольку орибатиды часто встречаются большими скоплениями, нередко образуется настоящий «дерн» сперматофоров. Откладывая сперматофор, самец прикасается к субстрату генитальной пластинкой, а затем поднимает задний конец тела. При соприкосновении с субстратом из генитального отверстия выступает липкое вещество, прилипающее к твердой поверхности, и по мере поднимания тела над субстратом вытягивается нить ножки сперматофора, а при максимальном поднятии брюшка выводится и сферически расширенная головка сперматофора — капля спермы. Самки, пробегаая около свежего сперматофора, привлекаются им, обследуют его и, проходя над ним так, чтобы сперматофор оказался под раздвинутыми генитальными пластинками, захватывают сперму, быстро прижимаясь к субстрату.

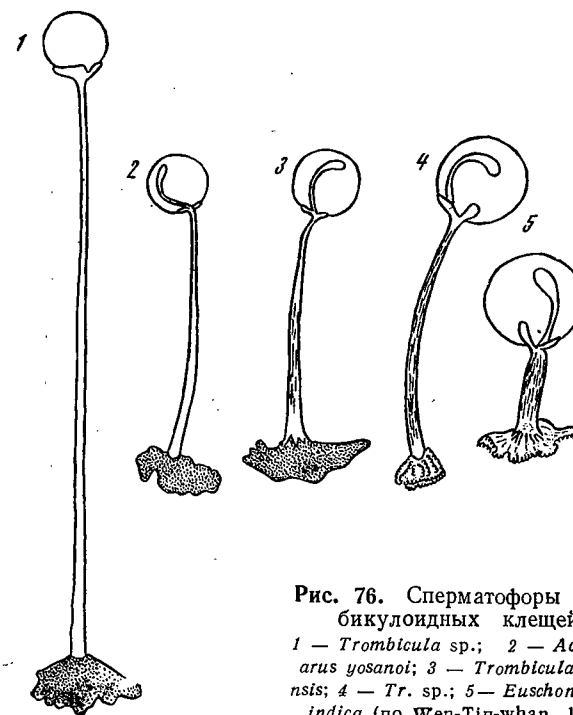


Рис. 76. Сперматофоры тромбикүлоидных клещей

1 — *Trombicula* sp.; 2 — *Acamataarus yosanoi*; 3 — *Trombicula dalensis*; 4 — *Tr.* sp.; 5 — *Euschongastria indica* (по Wen-Tin-whan, 1960)

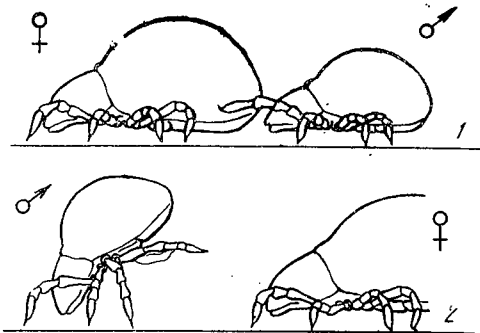


Рис. 77. Поведение *Collohmanna gigantea* при размножении (1—2) (по Schuster, 1962).

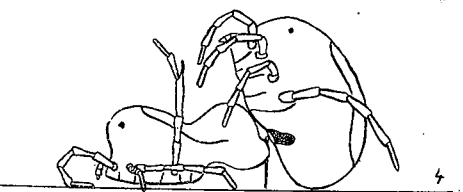
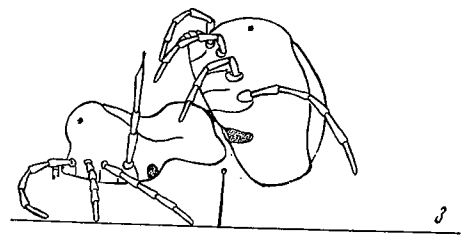
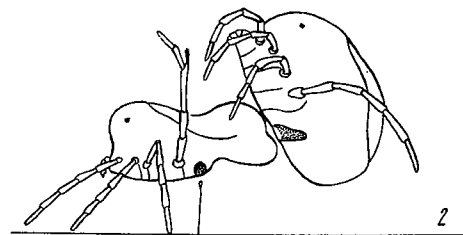


Рис. 78. Осеменение *Arrenurus globator* Müll. (1—4) (по Böttger, 1962)

Сходно протекает оплодотворение и у тромбикулид (*Trombicula*, *Acomatacarus*, *Euschöngastria*, *Hannemania* и др.), имеющих сперматофоры такого же типа (рис. 76), но иногда с отростками у основания стебельков (у *Trombicula splendens*). Таким образом, для названных групп клещей характерно наружно-внутреннее оплодотворение без сближения партнеров; обитание в почвенных ходах и сходных полостях позволяет незащищенным каплям спермы долго не высыхать; в них иногда свыше суток сохраняется жизнеспособность сперматозоидов.

У некоторых орибатид наблюдается переход к оплодотворению с переносом спермы самцом к генитальному отверстию самки, что сокращает пребывание семенной жидкости во внешней среде. Такой случай прослежен у *Collohmanna gigantea* Sellnick, у которого самцы много мельче самок и ранее были описаны как *C. nova* Sellnick (Schuster, 1962). У этих орибатид самец приближается сзади к самке и кладет передние ноги на ее опистосому. Потом забегает вперед, поднимает задний конец тела, выпускает каплю спермы в коленно-голенные сочленения задних ног, после чего, по-видимому, происходит активный перенос спермы к генитальному отверстию самки — в этом случае сперматофор на стебельке не образуется (рис. 77).

У Trombidiiiformes тоже наблюдаются усложнения поведения, ведущие к сокращению пребывания спермы во внешней среде, к переходу от наружно-внутреннего к внутреннему оплодотворению. Это прослеживается на группе водных клещей (*Hudgachnellae*), сведения о размножении которых встречались еще в литературе прошлого века, но недавно были уточнены и дополнены (Böttger, 1962, 1965, 1966).

Euthyas truncata Neum. и *Hydrophantes ruber* Geer способны к активности в слое влажных

Рис. 79. Спаривание клещей *Eulais* (по Böttger, 1962)

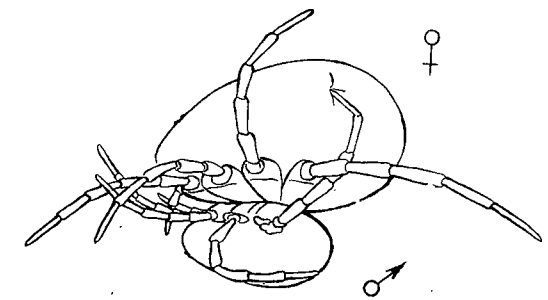
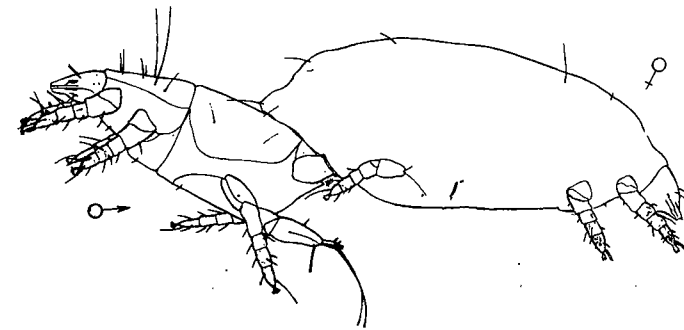


Рис. 80. Спаривание *Tarsonemus pallidus*, Banks (по Karl, 1965)



листьев при подсыхании болотных луж. Самцы откладывают на субстрат при встрече с самкой стебельчатые сперматофоры, которые самка затем, вероятно, подбирает.

У *Arrenurus globator* Müll. перенос сперматофора ускоряется сложным поведением — самка взбирается на спину самца, после чего ее брюшная поверхность приклеивается выделениями спинных желез самца к его спине. Затем самец откладывает на субстрат стебельчатые сперматофоры, сперва прижимая свой гонопор к субстрату, а затем поднимая задний конец тела (вместе с сидящей на нем самкой). После откладки сперматофора самец переносит туловище несколько вперед и затем насаживает самку гонопором на капсулу сперматофора (рис. 78).

У *Piona notata* Müll. самец хватается самку ногами IV пары за передние ноги и, перегибаясь через ее голову к вентральной стороне, переносит к ее гонопору пакет слепленных сперматофоров с помощью ног III пары, служащих, таким образом, гоноподиями. Стебельчатых сперматофоров у этого вида нет. А у *Eulais infundibulifera meridionalis* Thon (рис. 79) самец прикладывает брюшной стороной к брюшной стороне самки (гонопор к гонопору) и оплодотворение типично внутреннее. Последний пример позволяет понять происхождение внутреннего оплодотворения сенокосцев (см. выше).

Таким образом, даже в пределах водных клещей можно проследить те переходы от наружно-внутреннего осеменения к внутреннему, которые выявляются при сравнении способов осеменения у разобранных выше паукообразных, принадлежащих к разным отрядам.

Стебельчатые сперматофоры с голой каплей спермы, свойственные почвенным клещам (и некоторым ложноскорпионам) при соприкосновении с водой быстро лопаются (Weygoldt, 1966). Поэтому вторичный переход к жизни в воде водных клещей при исходном сперматофорном наружно-внутреннем осеменении их тромбикулоидных предков требовал максимального сокращения пребывания семенной жидкости вне гонодуктов. Следовательно, в данном случае изменения типа оплодотворе-

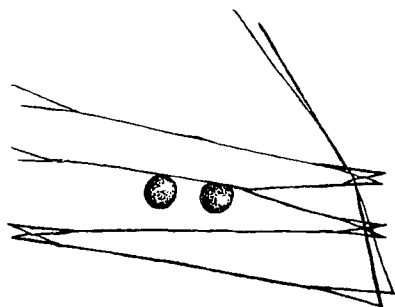


Рис. 81. Капли спермы на паутинке кистевика *Polyxenus lagurus* L.

ния были связаны со вторичным переходом к жизни в пресной воде, с ее специфическим осмотическим режимом.

Относимые обычно к Trombidiiformes тарзонемиды (*Tarsonemidae*) ведут открытый образ жизни на надземных частях растений, на побегах, цветах и т. д. У этих клещей настоящее внутреннее осеменение, протекающее чрезвычайно своеобразно. Самцы *Tarsonemus pallidus* Banks носят находящиеся в оцепенении личинок самок до их превращения во взрослых. Самец подсовывает задний конец тела под неподвижную личинку и с помощью ног последней пары приводит личинку в соприкосновение со своим копуляционным аппаратом, способным к сильному выпячиванию. Лопасты копулятивного аппарата служат для удерживания покоящейся личинки (рис. 80). По вылуплении взрослой самки из личиночной шкурки начинается копуляция. Самец прикрепляет копуляционный аппарат возле заднего конца тела самки, передвигая его постепенно к гонопору.

Таким образом, переход к открытому образу жизни у тромбидиформных клещей приводит к настоящей копуляции.

У гамазидных клещей (в объеме этой группы, принимаемом Брегетовой, 1956) можно проследить все переходы от свободного образа жизни к полупаразитическому и паразитическому. Свободноживущие виды и временные паразиты встречаются в почве, подстилке, растительных остатках, норах грызунов и гнездах птиц и т. д. Для гамазидных (*Gamasoidea*) характерно сперматофорное оплодотворение, но сперматофоры переносятся к половому отверстию самки самцами с помощью хелицер. Клещневидные хелицеры у самцов многих видов очень сильно видоизменяются в связи с выполнением этой функции — у родакарид, вейгаид, гемогазид и других подвижный «палец» клещни хелицер сложно дифференцируется, образуя так называемый спермодактиль, строение которого определяется функцией переноса спермы (Willmann, 1951).

У иксодовых клещей оплодотворение производится тоже с помощью сперматофора, переносимого самцом. У *Argasidae* (по последним наблюдениям над *Ornithodoros* и *Argas*) сперма выводится из гонопора самца, окруженная эктосперматофором, внутри которого заключен эндосперматофор с семенной жидкостью (Feldman-Mühsam, 1967). Самец схватывает выведенный сперматофор хелицерами и затем прикладывает его к половому отверстию самки. В половые протоки самки проникает эндосперматофор, а спадающийся эктосперматофор, засыхая, как бы затыкает гонопор оплодотворенной самки *U Ixodidae* (*Hyalomma*, *Dermacentor* и др.) оплодотворение сходно, но сперматофор не вводится в гонопор самки, а только прикрепляется к нему (Оленев, 1931).

Типично внутреннее оплодотворение с копуляцией у обитающих на листьях и других надземных частях растений паутиных клещиков (*Tet-*

ganychioidea). Самец подползает под задний конец тела самки, поднимает брюшко и вводит сперму непосредственно в ее гонопор. Такой способ осеменения, несомненно, адаптация к наземному образу жизни.

В целом во всей разнообразной группе клещей с переходом от жизни во влажных субстратах к обитанию в условиях дефицита влаги прослеживается переход от неизбирательного наружно-внутреннего сперматофорного оплодотворения к активной трансмиссии сперматофора (разными способами) и внутреннему оплодотворению.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У МНОГОНОЖЕК («MVRIAPODA»)

Представители всех классов многоножек — типично наземные (т. е. не водные) членистоногие, в своей биологии тесно связанные с почвой. Биология оплодотворения их изучена не для всех групп с одинаковой полнотой. Рассмотрение способов осеменения многоножек *Progoneata* удобнее начать с рядов двупарноногих (*Diplopoda*), как группы многоножек, менее близких к насекомым.

Интересный способ оплодотворения был описан недавно для амфимиктических популяций*, обитающих в почве, гнилой древесине и сходных влажных субстратах мелких кистевиков (*Polyxenus lagurus* L.) (Schömann и Shaller, 1954). Оплодотворение этих *Diplopoda-Pselaphognatha* вполне подходит под категорию, выделяемую мною как «наружно-внутреннее». Самцы, двигаясь в промежутках между почвенными частицами, выделяют в период размножения паутиновые нити, натягивая их зигзагообразно. На одну из средних нитей зигзагообразного сплетения самец выпускает две-три капли (рис. 81) не защищенной

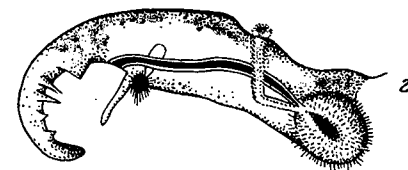
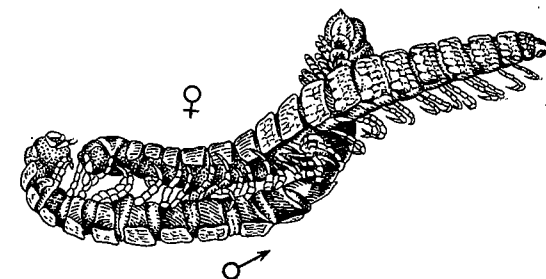


Рис. 82. Спаривание многосвязов *Polydesmus*

2. — гоноподия самца многосвяза



оболочками семенной жидкости (диаметр капли — 65 μ). Самка, двигаясь по ходу и встречая натянутую «ариаднину» нить, идет вдоль нее, пока не наткнется на капли спермы. Когда половое отверстие самки оказывается против капельки спермы, самка засасывает семенную жидкость через гонопор, после чего убегает. Натянутая паутиновая нить служит для самки ориентиром при поисках спермы. Самцы же, встречая капли спермы, съедают их и, прокладывая рядом новые зигзаги

* На севере ареала, например в Финляндии (как это часто бывает у наземных членистоногих), эти кистевики представлены только партеногенетическими самками.

нитей, откладывают на них капельки своей семенной жидкости. Этим достигается обновление спермы на нитях, гарантирующее оплодотворение и являющееся в то же время своеобразным способом половой конкуренции. В каплях семенной жидкости поликсену-сов находятся бобовидные образования, внутри которых заключены спермии.

Аналогично оплодотворение у других Diplopoda-Pselaphognatha, например у *Lophoproctus*.

Осеменение у *Pselaphognatha* происходит без спаривания, не избирательно и может быть ярким примером непрямого наружно-внутреннего оплодотворения почвенных артропод. Отсутствие оболочки вокруг капли семенной жидкости у этих диплопод возможно только благодаря тому, что они обитают в почве, под корой и в других субстратах, где насыщенность воздуха водяным паром исключает высыхание спермы.

Помещение капли семенной жидкости на предварительно выпущенные паутиные нити, как и откладка стебельчатых сперматофоров, должно рассматриваться как приспособление к предохранению семенной жидкости в почвенных ходах от контакта с частицами почвы, спорами грибов и другими микроорганизмами.

Описываемый у *Pselaphognatha* «совокупительный орган» (Беклемишев, 1952; Wigglesworth, 1953), конечно, таковым не является, а служит специальным приспособлением к помещению капли спермы на паутинку.

У южно-африканских *Opisthandria* (*Sphaerotherium*) происходит такое спаривание, при котором гонопоры спаривающихся особей, находящиеся у обоих полов на коксах II пары ходильных ног, удалены друг от друга почти на 2 см. Телоподии самца служат только для раздвигания вульвы самки; капли выделяемой из гонопора спермы он передает дистальными участками ходильных ног от I пары к последующей до самого полового отверстия самки (Haacker, 1968). Такой тип осеменения — по существу наружно-внутренний (при котором сперма находится некоторое время вне гонодуктов), осуществляемый путем переноса спермы неспециализированными конечностями. *Sphaeriidae* —

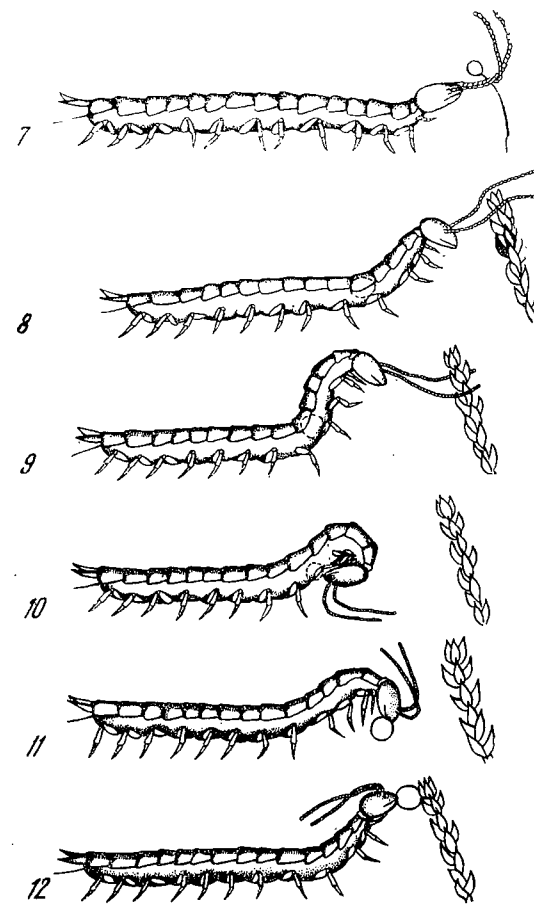
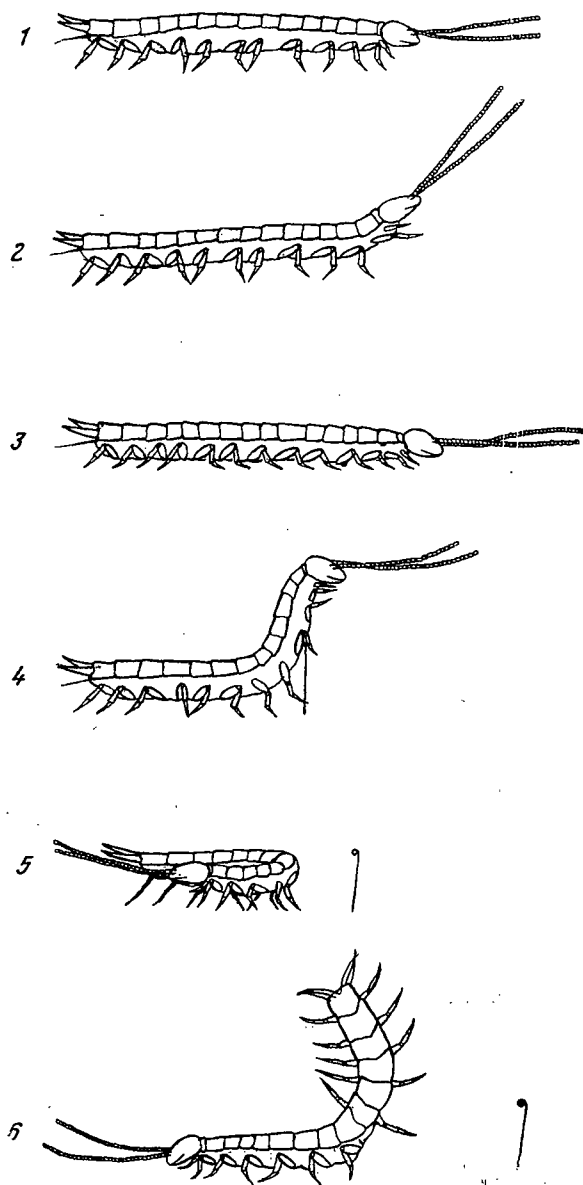


Рис. 83. Осеменение *Scutigrella*

1—6 — самец откладывает сперматофор; 7 — самка схватывает сперматофор челюстями, в полости которых поступает сперма; 8, 9 — самка выбирает место для яйцекладки; 10 — самка берет яйцо из своего гонопора; 11, 12 — переносит его в челюстях на субстрат (в это время происходит оплодотворение яйцеклетки) (по Juberthie-Jureau, 1963)

одна из наиболее примитивных групп *Diplopoda-Chilognatha*.

У европейских *Glomeridae*, близких к указанному выше семейству, осеменение такого же типа, но перенос спермы к гонопору самки осуществляется мандибулами самца, как это предполагалось А. Гумбертом уже 100 лет тому назад. При этом самец подползает под самку, сворачивается шариком, захватывает каплю спермы мандибулами и подносит ее к гонопору самки снизу, а самка захватывает ее сверху, т. е. так, как захватывают капли семенной жидкости самки кистевиков с паутиной нити.

Недавно было сделано наблюдение (Haacker, 1968), что самец *Glomeris marginata* во время спаривания передвигает между ногами в направлении от передних ног к телоподиям комочек земли. Последний автор полагает, что катание комочка земли следует рассматривать как утративший физиологический смысл «рудиментарное действие», соответствующее передаче капли спермы у *Sphaerotherium*. (*Sphaeriidae*).

У способных к несколько более открытому образу жизни диплопод из группы *Proteandria* перенос спермы осуществляется с помощью специально преобразованных конечностей — гоноподий. У многоножек *Strongylosoma* и *Polydesmus* самец, приближая

гоноподии седьмого сегмента (рис. 82) к отверстиям семенных протоков на третьем сегменте, заполняет семенной жидкостью полость между телоподиями гоноподиев. Затем с помощью гоноподиев самец вводит сперму в семеприемники вульвы самки (Seifert, 1932).

У кивсяков (*Juliformes*) две пары гоноподиев на седьмом сегменте. У *Nematorhoga* гоноподиями могут быть как ноги второй пары шестого, так и ноги первой пары восьмого сегмента, а у *Colobognatha* гоноподиями служат придатки второй пары VII и первой пары VIII сегментов.

Своеобразный тип спаривания у *Blaniulus guttulatus* описан Кинкелем (Kinkel, 1955). Таким образом, к переносу спермы у высших диплопод (*Chilognatha*) приспособились различные пары конечностей, что косвенно свидетельствует о том, что внутреннее оплодотворение в

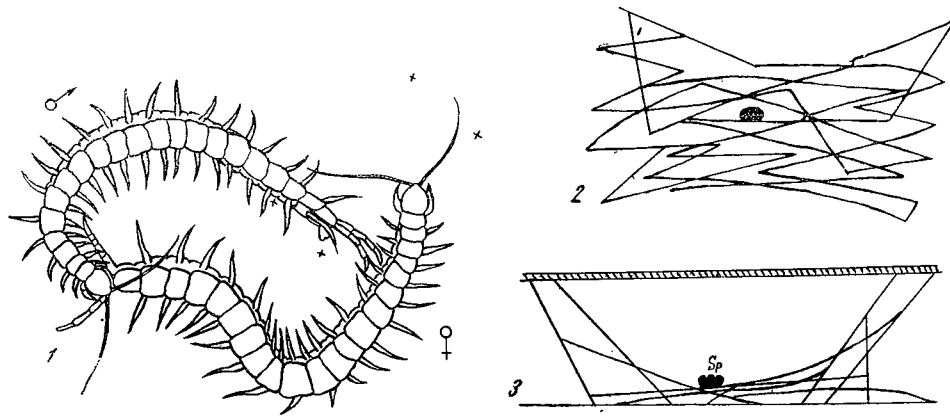


Рис. 84. Осеменение сколопендры (*Scolopendra*)

1 — самец при встрече с самкой плетет паутинку (между точками, отмеченными крестиком);
2 — сперма на паутинке (вид сверху); 3 — то же, вид сбоку (по Klingel, 1957)

пределах этой группы выработалось у разных представителей сходно, но независимо — во всех случаях оно осуществляется конечностями, не связанными к половым отверстиям. Такой ход эволюции объясняется тем, что внутреннее осеменение диплопод развивалось на основе первичного более примитивного наружно-внутреннего, как у кистевиков, что связано с известным освобождением от постоянной жизни в почве вышних диплоид.

Для Symphyla способ осеменения стал известен лишь недавно (Juberthie-Jureau, 1963). Самцы у *Scutigerebella silvatica* J.-J. и в отсутствие самок откладывают на субстрат сперматофоры, состоящие из ножки длиной 1,5 мм и сферической головки диаметром 0,2 мм (рис. 83), похожие на сперматофоры коллембол и орибатид и несходные со сперматофорами губоногих многоножек.

Сперматофоры самцы откладывают и в отсутствие самок, как большинство почвенных орибатид и гамазид, как кистевики и другие членистоногие с типичным наружно-внутренним осеменением.

Однако дальнейший процесс осеменения коренным образом отличается от того, что бывает при типичном наружно-внутреннем осеменении. Самка, встречая отложенные сперматофоры, заглатывает их головки со сперматозоидами, стискивая их челюстями. Часть сперматозоидов попадает в кишечный тракт и погибает. Но часть спермы попадает в слепые углубления челюстей (челюстные «семеприемники»), где сперматозоиды сохраняют жизнеспособность. Когда созревает яйцо, самка находит подходящий для яйцекладки субстрат (рис. 83, 8, 9), захватывает челюстями выходящее из гонопора яйцо (рис. 83, 10, 11) и прикрепляет его к субстрату (рис. 83, 12). В то время, когда самка держит яйцо в челюстях, происходит его оплодотворение сперматозоидами, находящимися в челюстных резервуарах. Таким образом, оплодотворение симфил *Scutigerebella* следует охарактеризовать как протекающее вне половых протоков самки и в этом смысле «наружное», но физиологически «наружно-внутреннее». Однако несомненно, что такое своеобразное оплодотворение представляет вторичную модификацию «наружно-внутреннего», типичного для многих низших групп почвенных членистоногих.

Для губоногих многоножек (Chilopoda) еще недавно предполагалось типичное внутреннее оплодотворение на том основании, что у самцов этих форм имеется «penis» (Кузнецов, 1951; Palmén a. Rantala, 1954), хотя копуляция никогда никем не наблюдалась.

Однако в отношении геофиломорф (*Geophilomorpha*) — группы, особенно тесно связанной с почвой (Гиляров, 1948), уже свыше ста лет тому назад Фабром были сделаны точные наблюдения (Fabre, 1855), дословно приводимые Гриффитсом: «Самец *Geophilus* плетет паутинки, подобные паутине пауков (поперек ходов, которыми пользуется), и откладывает в центре каждой по сперматофору» (Griffiths, 1892). Аналогия описанного наблюдения со значительно позже сделанными наблюдениями над оплодотворением других низших почвенных артропод (в том числе и губоногих), авторы которых, увы, не знали данных Фабра, не оставляет сомнений в справедливости его выводов. Так, был уточнен характер плетения паутинки самцом геофила и найдено, что поперечные ряды нитей служат сигналом, останавливают самку перед сперматофором (Klingel, 1959b). А «penis» геофилид, как и других хилопод, оказался не совокупительным, а прядильным органом! Лишь более чем через 100 лет после тонких наблюдений Фабра был прослежен процесс осеменения и у других хилопод.

У *Scolopendromorpha* (*Scolopendra cingulata* Latr.) размножение требует встречи самца и самки; после взаимного постукивания антеннами по задним концам тела спаривающихся особей (рис. 84, 1) самец начинает плести паутину с помощью паутинного бугорка, который и до сих пор, наверно, описывается в учебной литературе как «penis». Минут через 10 после изготовления сети самец откладывает на нее посередине сперматофор (рис. 84, 2). После этого самец отходит от сети так, чтобы следующая за ним самка прошла над отложенным сперматофором. Когда самка нащупывает своими задними ногами сеть, она вытягивает генитальный сегмент, нащупывает и захватывает вульвами сперматофор. Сперматофор полулунный, с кожистой оболочкой. Остаток сперматофора, после поступления спермы в гонодукт, самка съедает (наблюдения Klingel, 1957c).

Осеменение у костянок (*Lithobiomorpha*) на примере *Lithobius piceus* прослежено и описано Деманжем (Demange, 1956). У костянок тоже самец откладывает сперматофор на паутинку, после чего самка его подбирает. Этому также предшествует взаимное постукивание антеннами друг по другу изогнувшись полукругом, образующих кольцо партнеров и сложное поведение, прослеженное Клингелем (Klingel, 1959a), обеспечивающее недолгое пребывание сперматофора во внешней среде (рис. 85).

У *Scutigerebella* (*Scutigera coleoptrata* Latr.), как у сколопендр и литобиев, спаривающиеся особи сперва похлопывают друг друга антеннами, затем самец, после сложных движений, сопровождаемых подталкиванием переднего конца тела самки и приседаниями (рис. 86), откладывает маленький лимонovidный белый сперматофор непосредственно на поверхность почвы. После этого самец толкает самку на сперматофор, и она подбирает сперму своим гонопором (Klingel, 1956). Таким образом, всем группам губоногих многоножек свойственно типичное наружно-внутреннее осеменение в той трактовке этого процесса, которая была дана мною ранее (Гиляров, 1958).

На губоногих многоножках хорошо прослеживается изменение характера наружно-внутреннего осеменения по мере некоторого ослабления связи с почвой как средой обитания. Для постоянно живущих в почве типичных геобионтов (*Geophilomorpha*) характерно осеменение этого типа, осуществляемое и без встречи полов — нахождение сперматофора самкой облегчается сплетенной паутинкой, на которую откладывается сперматофор, который может длительно находиться в почве, не высыхая; паутинка предохраняет его от контакта с микроорганизмами.

Живущие у поверхности почвы и оставляющие ее сколопендры и

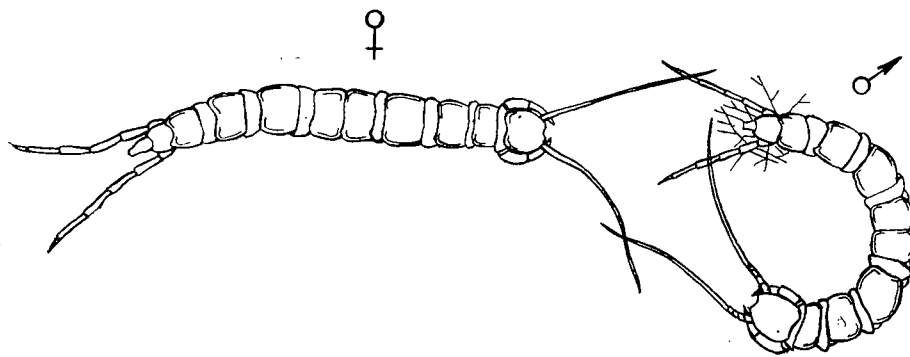


Рис. 85. Сперматофорное оплодотворение клянок (*Lithobius*)

Самец отложил на выделенную паутинку сперматофор (ноги не $\frac{1}{2}$ нарисованы) (по Klingel, 1959a)

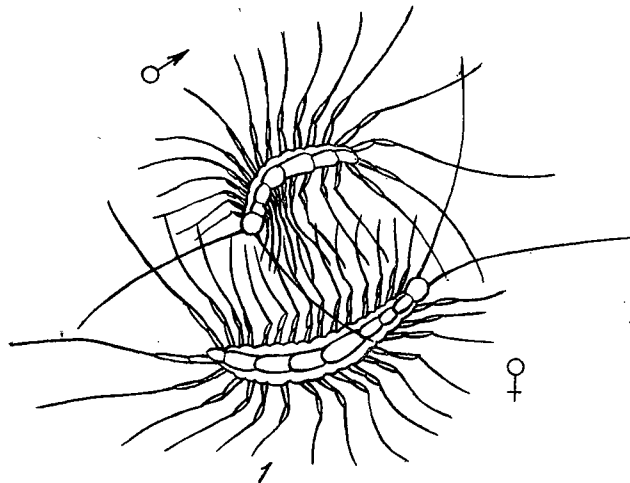
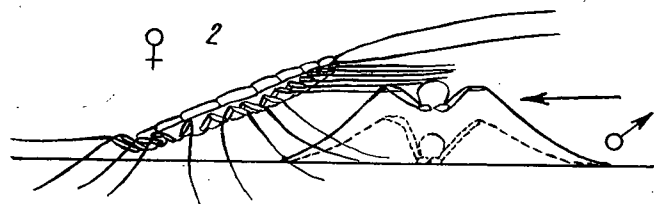


Рис. 36. Мухоловки-скутигеры (*Scutigera*) при размножении

1 — вид сверху; 2 — вид сбоку



связанные в основном с подстилкой клянки сохраняют инстинкт плетения паутинки для откладки сперматофора, но у них время пребывания сперматофора вне гонодуктов сокращено, так как самец откладывает его только в присутствии самки, а сложное поведение обеспечивает его немедленное подхватывание самкой.

А у наиболее освобожденных от связи с почвой скутигерид встреча полов происходит вне почвы, самец откладывает сперматофор не на паутинку, и самка его немедленно подхватывает. Таким образом, по мере освобождения связи с почвой сокращается пребывание сперматофора во внешней среде, что достигается сложным поведением полов, обеспечивающим синхронизацию откладки сперматофора и его подхватывания самкой.

Для насекомых характерно большое разнообразие способов осеменения, наблюдаемых в разных группах. Филогенетическая связь разных способов спаривания в литературе до моей работы (Гиляров, 1958) не была освещена, и происхождение, например, оплодотворения стрекоз казалось загадкой (Холодковский, 1927; Шванвич, 1949). Ниже я постараюсь показать эволюцию осеменения у насекомых, исходя из ранее развитых представлений об экологических путях эволюции этой группы (Гиляров, 1949, 1957).

Понять эволюцию способов осеменения у насекомых оказалось возможным только после того, как были накоплены данные наблюдений по оплодотворению связанных с почвой аптеригот. Еще недавно оплодотворение аптеригот было совсем неизвестно, и о его особенностях делали неверные выводы на основании морфологических исследований в отрыве от экологических и физиологических данных. «Вдумывание» функций (по меткому выражению Воскобойникова, 1931), характеризующее идеалистический этап развития морфологии, приводило даже очень тонких и компетентных исследователей к неверным выводам, как это упоминалось выше.

Оплодотворение ногохвосток (*Collembola*)

Лишь во второй половине нашего века было показано, что у членистобрюхих ногохвосток *Collembola-Arthropleona* имеет место типичное «наружно-внутреннее» (в развитом мною понимании) осеменение, происходящее без всякого спаривания*. Самцы через определенные интервалы времени откладывают многочисленные капельки семенной жидкости на стебельках, подобно тому, как это наблюдается у орибатид и симфил. У *Orchesella villosa* один самец может отложить до 300 таких примитивных сперматофоров (Schaller, 1952, 1953)** — поверхность субстрата (почвы или стенки полости почвы) может быть усеяна ими. Активное захватывание сперматофоров самками (рис. 87, 1) может происходить и в отсутствие самок. Самцы же, хотя откладывают в присутствии самки несколько больше сперматофоров, регулярно откладывают их и без самок, т. е. у ногохвосток этой группы явно выражено не прямое наружно-внутреннее оплодотворение.

Захватывая половым отверстием сперматофор, самка выделяемой из полового отверстия жидкостью, вероятно, растворяет его оболочку. Самки не выбирают сперматофоров, оплодотворение обеспечивается большим количеством сперматофоров, встречаемых самками при беспорядочном движении по субстрату. Тенденция ногохвосток к массовым скоплениям в период размножения увеличивает вероятность такого непрямого внутреннего оплодотворения.

В отношении скрытоживущих *Onychiuridae* имеется указание, что у них сперматофоры нестебельчатые (Mayer, 1956), но, по-видимому (Schliwa, 1965), стебелек у них есть, только сильно укороченный.

У живущих на водной поверхности прудов (на пленке поверхностного натяжения) *Podura aquatica* самцы откладывают на поверхности воды стебельчатые сперматофоры на «поплавках», предварительно ошупав самку, а затем толкают самку на отложенные сперматофоры, как показано на рис. 87, 2 (Schliwa и Schaller, 1963; Schliwa, 1965). Такое поведение не свойственно членистобрюхим ногохвосткам (что

* Высказывавшиеся ранее предположения о внутреннем оплодотворении ногохвосток (Willem, 1925; Strebel, 1932) и до этого подвергались сомнению (Stefani, 1953, и др.), так как у этих насекомых нет никаких копулятивных органов.

** Сходная откладка сперматофоров описана для *Tomocerus vulgaris* (Schaller, 1953), для *Orchesella cincta* (Poggendorf, 1956) и других видов.

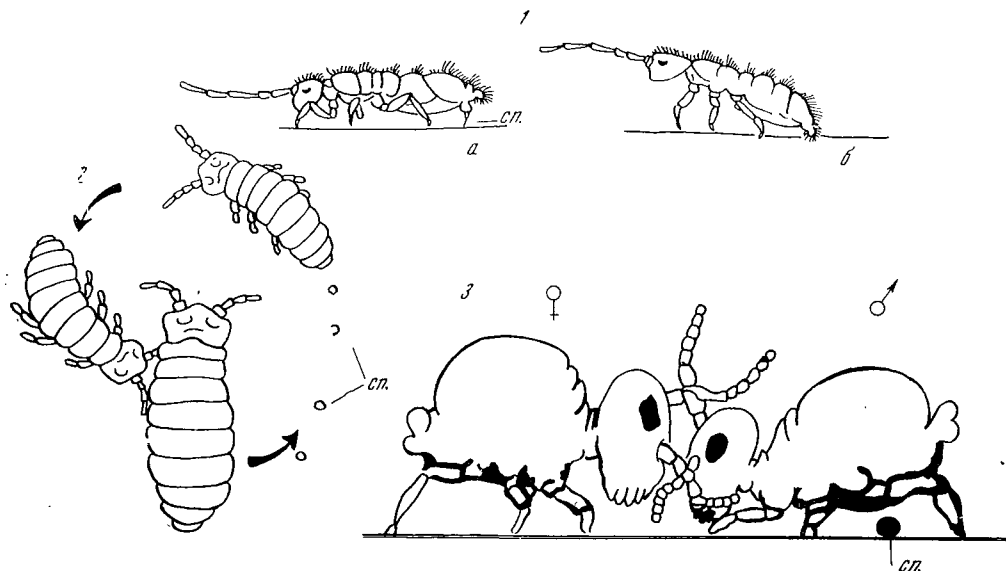


Рис. 87. Осеменение коллембол

1 — *Orchesella* sp.; а — самец откладывает сперматофор, б — самка подбирает сперматофор; 2 — поведение *Podura aquatica* при откладке сперматофоров (сп.); 3 — самец ногохвостки *Sminthurides aquaticus*, схватив антеннами самку, откладывает сперматофор (1 — из Гилярова, 1958; 2 — по Schliwa, 1965; 3 — по Schaller, 1962)

подтверждает выводы многих систематиков об обособленном положении р. *Podura* в системе коллембол), но напоминает поведение слитнобрю- хих ногохвосток.

У слитнобрюхих ногохвосток (*Collembola-Symphyleona*) наблюда- ется спаривание; для сем. *Sminthuridae* характерен даже половой диморфизм, у самцов, например р. *Sminthurus*, развиты хватательные антенны, которыми, как это было давно известно, самец хватает за антен- ны стоящую напротив самку (рис. 87, 3). Однако до последнего вре- мени самый процесс оплодотворения *Sminthuridae* был неизвестен и лишь недавно выяснилось, что и у них сперматофорное оплодотворение. Спер- матофоры у сминтурид, например у *Sminthurus fuscus*, несут не голую каплю спермы, как у *Arthropleona*, а защищенную оболочкой, что понят- но в связи с более открытым образом жизни.

Хотя самцы сминтурид и откладывают на субстрат сперматофоры в отсутствие самок, их половая продукция при наличии самок резко возрастает; обычно наблюдается ощупывание самки самцом перед от- кладкой им стебельчатого сперматофора в период размножения (*Lic- cyrtomina*, *Sminthurus*, *Allacta* и др.). У некоторых видов (*Sminthu- rides aquaticus*) передача сперматофора протекает сходно с таковой у скорпионов и ложноскорпионов (Н. Mayer, 1956, 1957); у самцов есть приспособление к удерживанию антеннами усиков самки (рис. 87, 3).

Таким образом, в пределах систематически хорошо очерчиваемой группы *Collembola* ясно прослеживается переход от неизбирательного наружно-внутреннего оплодотворения с рассеиванием сперматофоров по субстрату в отсутствие самок (у теснее связанных с почвой форм) к наружно-внутреннему избирательному оплодотворению при спарива- нии (у выходящих из почвы форм). Беспорядочное рассеивание спер- матофоров, характерное для большинства ногохвосток, возможно толь- ко в среде, воздух в которой насыщен водяными парами (почва, гни- лая древесина и другие сходные по физическим условиям субстраты).

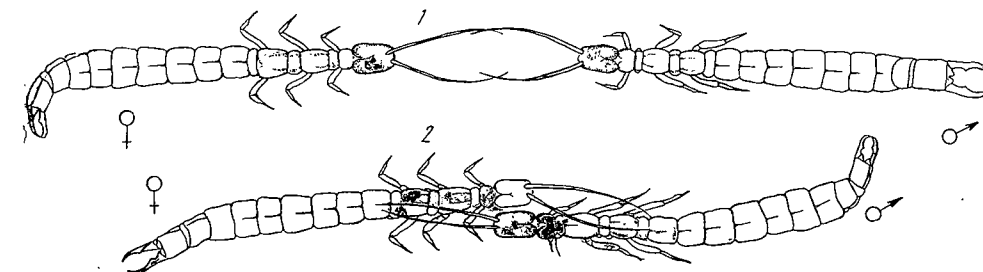
Для вилохвосток, в частности для *Campodea remyi* Denis, также зарегистрировано не прямое перенесение спермы. По наблюдениям Шал- лера (Schaller, 1954), самцы откладывают капли семенной жидкости сферической формы на стебельках, похожие на сперматофоры ориба- тоидных клещей (рис. 76) и ногохвосток, но одетые в кожистую обо- лочку, в которой заключена спиральная нить, облегчающая вскрытие сперматофора. При прикосновении сперматофоры лопаются, и из них выходят способные плавать в воде спермии. Откладка сперматофоров самцом происходит только в присутствии самок или вскоре после встре- чи с самкой. Прижимая брюшко к субстрату, самец выпускает клей- кую каплю, а затем, поднимая брюшко, вытягивает стебелек сперма- тофора, увенчиваемый капелькой семенной жидкости (сходно с самцами таких ногохвосток, как орхезелла).

Самцы охотно поедают встреченные сперматофоры, откладывая вме- сто них новые (как у орибатоидных клещей, поликсенид и ногохво- сток). Самки в присутствии самцов или при наличии отложенных спер- матофоров становятся очень подвижными, что и обеспечивает их встре- чу со сперматофором. Как и у низших ногохвосток, перенос спермы у вилохвостки осуществляется без контакта самца и самки (неизбира- тельное оплодотворение), но в период размножения наблюдаются скоп- ления вилохвосток на небольшом пространстве, что повышает вероят- ность отыскания самками сперматофоров.

У япиксов, тоже типичных обитателей почвы, встречающихся в более теплых и сухих местностях, в период размножения происходит попар- ное сближение особей; их поведение в это время напоминает первые этапы поведения спаривающихся сколопендр, литобиев и других члени- стоногих с наружно-внутренним оплодотворением, откладывающих сперматофоры на субстрат в присутствии самки (рис. 88).

На основе наблюдений над *Dipljapux humberti* Grassi Паже (Pagés, 1967) приходит к выводу, что у этих вилохвосток наружно-внутреннее оплодотворение без активного контакта размножающихся особей, без переноса спермы самцом к гонопору самки и без направляющих пау- тинных нитей. Типичное наружно-внутреннее оплодотворение характер- но, таким образом, для всего отряда вилохвосток, тесно связанных с жизнью в почве, в условиях отсутствия угрозы гибели от высыхания.

Обе группы энтогнатных низших насекомых, оплодотворение кото- рых исследовано (о *Protura* в этом отношении данных нет), характе- ризуются тем, что у них наружно-внутреннее оплодотворение, протекаю- щее либо без непосредственной встречи обоих полов, либо при встрече, но, как правило, без особо тесного контакта. Положение энтогнат- ных насекомых в системе настолько обособлено, что многие авторы

Рис. 88. Поведение вилохвосток *Dipljapux humberti* (Grassi) в период размножения (1 — по Pagés, 1967)

считали возможным их выделить даже в особые классы (ногохвосток, протур и диплур) или общий класс («Entognatha»), но во всяком случае в особый подкласс или подкласс (Boettger, 1958; Handschin, 1958, и др.).

Из представителей бывшего подкласса первичнобескрылых наиболее близки к «настоящим» крылатым насекомым щетинохвостки (Thysanura), особенно их подотряд Lepismatoidea, как это подчеркивает Хенниг (Hennig, 1953, 1962), основываясь на многих морфологических признаках; это хорошо показывают и особенности размножения.

Оплодотворение щетинохвосток (Thysanura)

Тизануры — отряд первично бескрылых насекомых, наиболее близких к Pterygota. У самцов тизанур развиты наружные половые придатки (Беккер, 1925; Snodgrass, 1952), гомологизируемые с таковыми высших насекомых, что и давало повод предполагать у них обычное внутреннее оплодотворение с копуляцией.

Однако точные исследования последних лет показали, что у них имеет место не внутреннее, а определяемое мною как наружно-внутреннее оплодотворение.

У представителей подотряда Machiloidea, например *Machilis germanicus* Janetschek, оплодотворение протекает следующим образом. Встретившись с самкой, самец, отступая от нее, прикрепляет к субстрату нить, выделяемую из полового отверстия. Прикрепивши нить, самец, отталкивая самку и поджав брюшко, вытягивает нить, на которой повисают капельки семенной жидкости (рис. 89, 1). Самка становится параллельно нити, а самец антенной трет по нити под половым отверстием самки, собирает антенной сперму и, наконец, проведя антенной между половым отверстием и яйцекладом самки, обеспечивает оплодотворение. В конце спаривания нить рвется. У другого вида Machilidae — *Lepismachilis y-signata* Kratochw. — оплодотворение идет сходно, но на нити повисает лишь одна капля спермы, которую самец переносит к половому отверстию самки не антенной, а хвостовой нитью (Sturm, 1952; Schaller, 1952). Позднее Штурм (Sturm, 1955) * наблюдал, что самец махилиса толкает самку на нить так, чтобы она сама сняла половыми придатками каплю с нити (рис. 89, 2).

Несколько иначе идет оплодотворение у чешуйниц (Lepismatoidea), исследованное Штурмом (Sturm, 1956). При спаривании чешуйниц *Lepisma saccharina* L. самец во время игры откладывает на стенку хода, в котором происходит спаривание, сперматофор, имеющий обратногрушевидную форму, а кроме того, выделяет нити, идущие по дну и от стенки ко дну хода (рис. 90). Самка, встречая протянутые самцом нити, нащупывает яйцекладом отложенный сперматофор и яйцекладом же срывает его. Сперматофор у чешуйницы состоит из разветвленного на конце канала со спермой и окружающего этот канал гиалинового секрета.

Откладка самцами сперматофоров и захватывание их самками отмечались и у *Thermobia domestica* (Spencer, 1938; Sweetman, 1938).

Выгодзинский (Wygodzinski, 1958) изучил сперматофоры у некоторых Nicoletiidae, найдя, что у *GrassIELla carioca* Wygodz. сперматофор крупнее, чем у *Lepisma* (1,2 мм), и имеет вид трубки с кожистыми стенками (рис. 91). Таким образом, если у Machiloidea выделяемая самцом нить представляет место подвешивания капель спермы, у Lepismatoidea она выполняет только сигнальную функцию в процессе осеменения, а сперма заключена в плотную оболочку. У чешуйниц

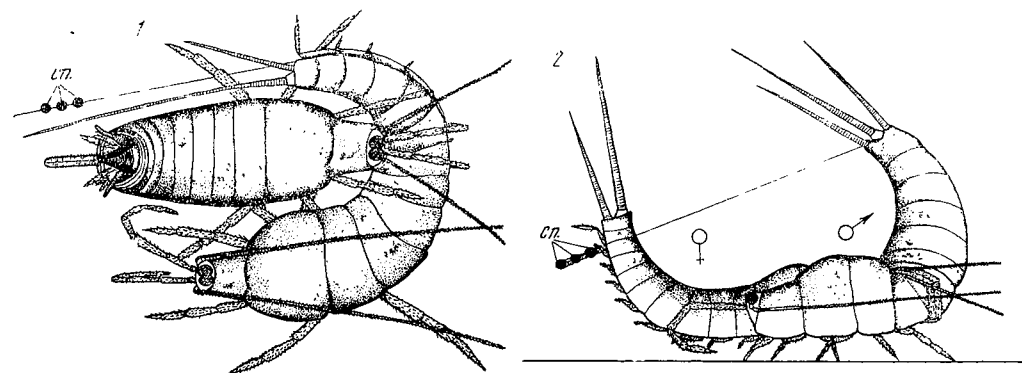


Рис. 89. Спаривание *Machilis*

1 — при встрече с самкой самец прядет нить и откладывает на нее капли спермы; 2 — самка снимает половыми придатками капли спермы (сп.) с нити

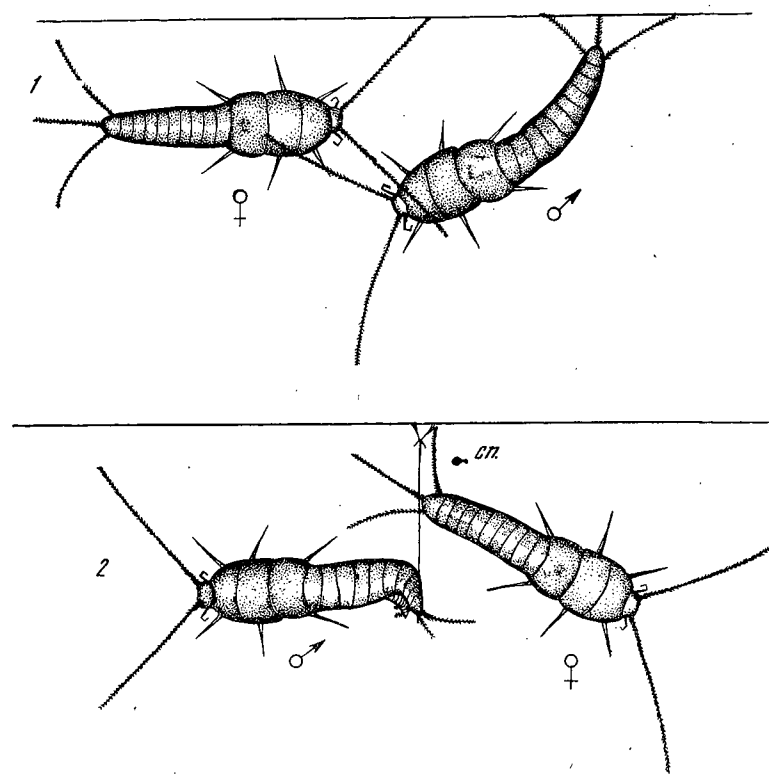


Рис. 90. Сперматофорное оплодотворение у чешуйницы (вид сверху)

1 — встреча полов; 2 — самец откладывает сперматофор (сп.) и протягивает паутинную нить (по Sturm, 1956)

* Эти данные приводятся по изложению Шаллера (Schaller, 1962).

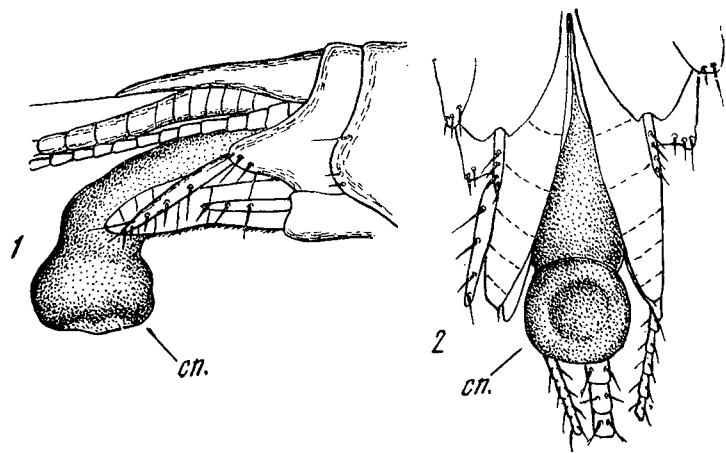


Рис. 91. Задний конец брюшка самки *Grassieella carioca* с захваченным ею сперматором (сн.)

1 — вид сбоку; 2 — вид снизу (по Wygodzinski, 1958)

оплодотворение не прямое наружно-внутреннее, а у махилид оно либо такого же типа, либо сходно с тем типом, который характерен для многих пауков, выпускающих сперму на паутинку и затем переносящих ее к половому отверстию самки с помощью конечностей, не связанных с половым сегментом.

Общее заключение о способах осеменения Apterygota

Подводя итоги имеющимся сведениям по оплодотворению первично бескрылых насекомых, можно заключить, что для всех групп Apterygota характерно наружно-внутреннее осеменение, свойственное и низшим представителям других классов наземных членистоногих. Такой способ осеменения возможен только для форм, обитающих в почве и в сходных по физическим условиям субстратах, так как режим влажности почвы обеспечивает возможность пребывания спермы в течение более или менее длительного времени вне организма без быстрого ее высыхания. Общей закономерностью является то, что сперма, заключенная в полупроницаемую оболочку сперматора, или в виде свободных капель семенной жидкости помещается не непосредственно на субстрат, на частицы почвы и т. п., а подвешивается на паутинных нитях или на стебельках сперматоров. Этим достигается то, что сперма не растекается, не всасывается почвой и не заражается микроорганизмами, что было бы неизбежно, если бы был непосредственный контакт спермы с частицами почвы.

Распространение такого непрямого сперматорного наружно-внутреннего оплодотворения именно у почвенных и тесно связанных с почвой групп членистоногих показывает, во-первых, примитивность этого способа оплодотворения для перешедших к жизни на суше (вне воды) членистоногих, в том числе и насекомых, а во-вторых, — несомненную связь его с наружным оплодотворением водных анцестральных форм Articulata (Гиляров, 1958). Характер оплодотворения аптеригот и других связанных с почвой низших членистоногих подтверждает ранее обоснованный другими данными тезис автора о том, что почва как среда обитания имеет промежуточный характер между водной средой и поверхностью суши (Гиляров, 1964; Ghilarov, 1956).

Характер наружно-внутреннего оплодотворения членистоногих зависит не только от физических свойств среды, но и от численности особей вида той или иной группы. У скрытоживущих обитателей почвы и сходных субстратов при большой численности особей в местах обитания или при их концентрации в период размножения осеменение неизбежно, и сперма остается во внешней среде на неопределенный довольно долгий срок либо в виде капелек (*Geophilus*, *Polyxenus*), либо в виде сперматоров ((*Trombiculidae*, *Oribatidae*, *Collembola-Arthropodea*)).

При меньшей численности особей при обитании в таких же условиях наблюдается спаривание и избирательное оплодотворение, которое только намечается у *Campodea*, а у *Thysanura* обеспечивается сложным поведением.

Переход к жизни в несколько более сухих, хотя и близких к типично почвенным, условиях (в подстилке, под камнями и т. п.) также требует сокращения пребывания спермы во внешней среде, что ведет (при сохранении общего принципа наружно-внутреннего оплодотворения) к сложным формам поведения при спаривании, обеспечивающим быстрое попадание отложенной спермы в половые протоки самки (скорпионы, ложноскорпионы, жгутоногие, подуры и др.).

С переходом от жизни в почве и других влажных субстратах к жизни в воздушной среде наружно-внутреннее оплодотворение, особенно неизбежное, становится невозможным. У тех многоножек и паукообразных, у которых связь с почвой по мере приспособления к наземному образу жизни ослабевает или утрачивается, наблюдается тенденция к выработке внутреннего оплодотворения, связанного с переносом спермы к генитальному отверстию самки придатками самца, не связанными с половым отверстием (пауки, кивсяки, махилиды), или даже с помощью «penis» (секоносцы, клещи-тарзонемиды и др.).

Оплодотворение крылатых насекомых (Pterygota)

Высшие крылатые насекомые (Pterygota) характеризуются тем, что у них именно взрослая, размножающаяся стадия обитает и активно передвигается в воздушной среде, в условиях дефицита влаги, способствующих быстрой потере воды организмом (у многих насекомых и самый процесс спаривания осуществляется при полете).

Такие условия жизни имагинальной стадии Pterygota исключают возможность наружно-внутреннего оплодотворения, свойственного аптериготам и другим низшим наземным членистоногим. Капли спермы в открытой атмосфере легко бы высыхали. У крылатых насекомых вырабатывается физиологически внутреннее оплодотворение, достигаемое в разных группах разными путями и несомненно филогенетически связанное с наружно-внутренним оплодотворением, что легко проследить у более примитивных представителей как Hemimetabola, так и Holometabola.

Отсутствие в литературе до недавнего времени (Гиляров, 1958, 1962; Brinck, 1958; Fiori, 1962; Davey, 1964) представлений об эволюции оплодотворения у насекомых объясняется, по моему мнению, во-первых, тем, что до самых последних лет не было известно, как осуществляется оплодотворение у Apterygota, а во-вторых, тем, что исследователи этого вопроса не понимали принципиального экологического отличия почвы и других сред обитания аптеригот, с одной стороны, и воздушной среды, с которой всегда первично связаны крылатые насекомые в имагинальный период жизни, — с другой.

Недостаточный анализ этих особенностей сказывается и в заключениях Шаллера, приходившего на основании своих интересных наблюде-

ний над оплодотворением Apterygota к выводу, что «биология размножения указывает на явно уклоняющееся положение Apterygota в системе насекомых» (Schaller, 1952). Кстати, позднее, познакомившись с моей работой, этот автор явно отошел от такой точки зрения, что видно из его более поздней публикации (Schaller, 1964).

Видя отличия, этот автор не нашел общего в филогенезе оплодотворения Apterygota и Pterygota. Ниже будет показано, что филогенетическая преемственность наружно-внутреннего оплодотворения Apterygota и внутреннего оплодотворения Pterygota легко прослеживается. Связь же Thysanura и Pterygota не отрицалась даже Хандлиршем (Handlirsch, 1925), старавшимся доказать отсутствие свидетельств происхождения крылатых насекомых от первично бескрылых, а в новейшее время филогенетическая связь Thysanura и Pterygota может считаться доказанной (Гиляров, 1949; Шаров, 1953, 1958).

Оплодотворение Hemimetabola

Оплодотворение таракановых (Blattoidea) и близких отрядов

Из крылатых насекомых таракановые представляют одну из древнейших групп (известны с карбона) и сохранили много примитивных черт (Бей-Биенко, 1950). Сравнительно недавно (Zabinski, 1933) было открыто, что у таракановых (*Periplaneta*, *Blatta*) имеются сперматофоры. У *Blatta* они грушевидные*, величиной с булавоочную головку, но попадая между створками яйцекладки самки, они деформируются. Самец при спаривании подлезает под самку (у *Blatella germanica* L.), которая при этом быстро снимает, по-видимому яйцекладом, сперматофор с половых придатков самца таким же образом, как подбирает сперматофор с субстрата самка чешуйницы. Позднее сперматофорное осеменение у разных видов тараканов было переисследовано и подтверждено (Gupta, 1947; Khalifa, 1949). Некоторые авторы называют сперматофор таракановых сперматекой (Valcurone, 1957).

У близких к таракановым богомоллов (Mantodea) при длительно продолжающейся копуляции самец откладывает у основания яйцеклада самки капсулевидный сперматофор (Chopard, 1949).

Аналогично происходит помещение маленького шаровидного сперматофора при спаривании у Phasmoidea (Chopard, 1949).

Осеменение прыгающих прямокрылых (Orthoptera-saltatoria)

Наличие сперматофорного осеменения у сверчков (Grylloidea) было известно уже более 100 лет назад, но классическими исследованиями этого вопроса заслуженно считаются работы нашего выдающегося знатока осеменения прямокрылых В. Ф. Болдырева (1915, 1926). В формирующемся до спаривания сперматофоре можно различать гиалиновый «флак» (по терминологии Болдырева) — яйцевидный пузырек (рис. 92, 1) с семенной жидкостью, заканчивающийся вытянутым каналом. Во время спаривания после переноса сперматофора половыми придатками самца к половому отверстию самки семенная жидкость изливается из него в половые протоки самки (пока самка слизывает специальные выделения самца, находящегося при спаривании под брюшной поверхностью самки). Условия принятия самкой подводимого самцом снизу сперматофора напоминают условия, наблюдаемые у аптеригот, у которых самка подбирает сперматофоры с субстрата. После спаривания остаток сперматофора самка съедает.

* Обычная форма сперматофоров у чешуйниц!

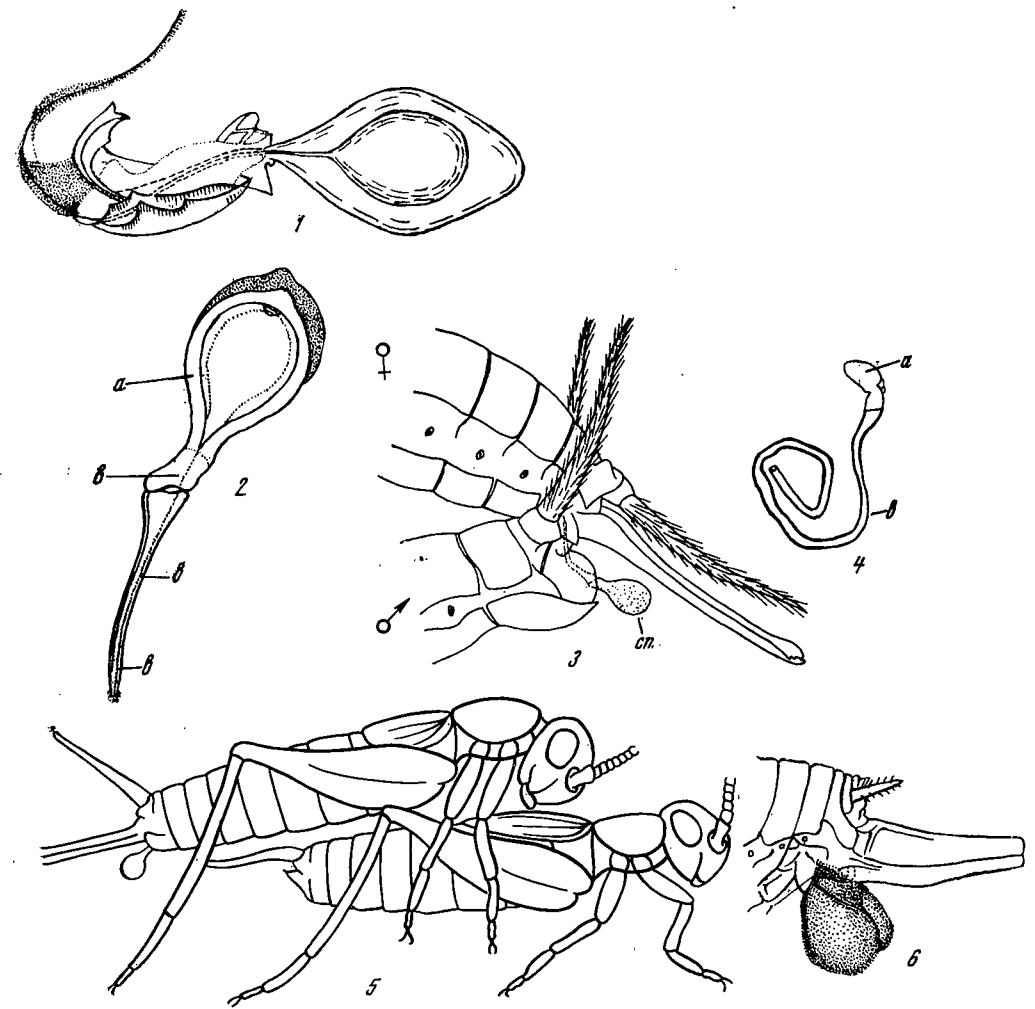


Рис. 92. Сперматофоры прямокрылых

1 — сверчка *Gryllus campestris*; 2 — *Oecanthus*; 3 — положение задних концов брюшка самки и самца кузнечиков *Oecanthus* при спаривании (сп. — сперматофор, выведенный самцом); 4 — сперматофор азиатской саранчи; 5 — спаривание *Nemobius*; 6 — сперматофор *Isophya*

У кузнечиков (Tettigonoidea) сперматофоры крупнее, и формируются они во время полового акта; самец in copula тоже находится под брюшной поверхностью самки. Прикрепляемый к половым протокам самки сперматофор защищен специальной вязкой массой — сперматофилаксом (рис. 92). При поедании сперматофилакса сперма выдавливается из сперматофора в половые пути самки.

Интересно, что у Stenopelmaticidae — группы кузнечиков, наиболее связанной с почвой (Гиляров, 1949) и во многих отношениях примитивной, в характере сперматофорного осеменения много общего со сверчковыми. У них характер ухаживания, положение при спаривании, строение церков, наличие непарной полости во флаконе сперматофора сходны со сверчковыми, но наличие у сперматофора сперматофилакса — признак, свойственный всем кузнечикум. Строение изученных Болдыревым сперматофоров *Tachycines* показывает принципиальную возможность выведения строения сперматофоров сверчковых и кузнечиковых от одного общего типа.

При копуляции разных *Ensifera* всегда происходит подхватывание сперматофора половыми придатками так, что сперматофор находится внизу по отношению к гонопору самки (как у *Lepisma*! — рис. 92, 3, 5).

У саранчовых (*Acridoidea*) наличие сперматофоров стало известно лишь в 20-х годах. Герхард (Gerhardt, 1913) отмечал, что для *Acrididae* как и для *Phasmidae* и *Blattidae*, сперматофоры неизвестны, В. Ф. Болдырев (1915) считал, что нет основания отрицать их наличие у этих групп (и оказался прав). В 1925 г. С. А. Иванова описала сперматофоры у азиатской саранчи, а позднее Болдырев (1929) установил наличие сперматофоров и для других саранчовых, принадлежащих к разным подсемействам. Сперматофоры саранчовых (рис. 92, 4) мельче, чем у *Ensifera*, и образуются во время полового акта, длящегося до двух суток. У саранчовых, хотя самцы при спаривании сидят на самках, сперматофоры подводятся снизу к половому отверстию самки, т. е. и у них сохраняется такое же положение тела самки относительно сперматофора, как и у аптеригот.

У *Tetrigidae* округлый сперматофор вводится во время короткого полового акта в семеприемник самки и остается там 2—4 дня, после чего его оболочка выводится через половое отверстие. У *Catantopinae* сперматофоры в виде баллона с трубочкой вводятся в половые протоки самки только трубчатый отделом и быстро опорожняются под давлением мышц копулятивного аппарата. У *Acridinae* и *Oedipodinae* при длительном спаривании в семеприемник вводится только трубчатая часть колбовидного сперматофора; резервуар остается в совокупительном органе самца, давлением мышц которого сперма выдавливается в семеприемник. Следовательно, особенности сперматофорного оплодотворения отражают и специфику систематического положения подсемейств саранчовых, как указывают Г. Я. Бей-Биенко и Л. Л. Мищенко (1951).

Таким образом, в пределах *Saltatoria* у более примитивных *Ensifera* сперматофоры прикрепляются к половым протокам самки снаружи, их содержимое выдавливается в половые пути самки уже после спаривания — явные следы наружно-внутреннего оплодотворения; а у *Acridoidea* либо весь сперматофор вводится во время полового акта в половые протоки самки, либо во время полового акта из сперматофора, остающегося в половых протоках самца, сперма выводится в половые протоки самки, т. е. при сохранении сперматофора оплодотворение становится по сути внутренним (физиологически внутренним).

Оплодотворение в других группах *Hemimetabola*

У веснянок (*Plecoptera*, *Perloidea*) процесс осеменения наиболее подробно прослежен на *Arcynopteryx* (Brinck, 1962). Самец при спаривании подводит свой копуляционный аппарат, находящийся на конце брюшка, под генитальное отверстие самки (на VIII стерните), закрытое субгенитальной пластинкой. Дорсальная часть копулятивного аппарата самца отводит субгенитальную пластинку, а его вентральная часть вводит в гонодухты самки сперматофор. Дорсальная часть, выглядящая как «penis», в действительности служит только для расширения отверстия канала семеприемника.

Исследование мускулатуры и нервной системы генитальных сегментов веснянки *Pteronarcys* показало, что у нее осеменение осуществляется сравнительно очень простым аппаратом, мало отличающимся от нимфального состояния (Schmitt, 1963).

Оплодотворение у эмбий (*Embioidea*) было поверхностно описано для *Embia rambouri* Фридрихом (Friederichs, 1934), подозревавшим наличие у них сперматофора. Специальное исследование, проведенное

Стефани (Stefani, 1953), показало, что у них во время копуляции (брюшко самки сверху, брюшко самца — рис. 93) между половыми отверстиями самца и самки образуется слизистый мостик, состоящий из выделений добавочных желез самца, застывающих в месте соприкосновения с воздухом и остающихся в виде сперматофора (а правильнее, по терминологии Холодковского, 1910, — в виде сперматофрагмы). Совокупительного органа у эмбий нет, но оплодотворение физиологически внутреннее — сперматозоиды по слизистому мостику переходят из половых протоков самца в половые протоки самки (Stefani, 1953).

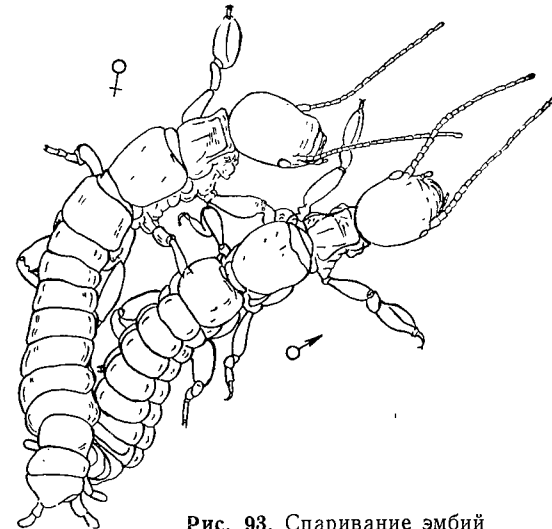


Рис. 93. Спаривание эмбий (по Stefani, 1953)

У термитов внутреннее оплодотворение без сперматофоров. Правда, у некоторых высших термитов (*Reticulitermes lucifugus*) К. Юччи описал сперматофоры, но такой знаток этой группы, как П. Грассе, анализируя его данные, отрицает за указанными образованиями значение сперматофоров; во всяком случае и сам Юччи рассматривает их как вторичное образование (Jucci a. Springhetti, 1952).

У копеогнатоидных известны сперматофоры. Специфические сперматофоры известны для сеноедов, для пухоедов и предполагаются для вшей (Khalifa, 1949).

Из *Paraneoptera* у *Rhynchota* в большинстве случаев внутреннее оплодотворение достигает высокого совершенства, благодаря сложной дифференцировке копулятивного аппарата, и семенная жидкость вводится в половые протоки самки без сперматофоров; но у некоторых форм сохраняются при внутреннем оплодотворении сперматофоры, например, у хермесов, по Холодковскому (1927), у клопа *Rhodnius prolixus* (рис. 94, 1) по Khalifa (1950).

У трипсов (*Thysanoptera*) сперматофоры были недавно обнаружены Лискевичем (Liskewicz, 1960) у *Chirothrips* (рис. 94, 2).

Оплодотворение древнекрылых — поденок и стрекоз (*Ephemeroptera* и *Odonata*)

Оплодотворение у поденок в деталях плохо известно. Спаривание происходит в воздухе, оплодотворение внутреннее, причем выводные протоки самок и совокупительные органы самцов парные. Положение партнеров при спаривании, характерное для низших птеригот, — самка находится над самцом, как у сперматофорно оплодотворяемых прямокрылых, но сперматофоры у поденок не отмечены. Сводка данных по спариванию поденок и оригинальные наблюдения над поведением и положением партнеров (рис. 95) приводятся в работе Бринка (Brinck, 1957). Я наблюдал сперматофорообразные тельца у гонопоров самок поденок.

Очень своеобразно протекает оплодотворение в другом отряде древнекрылых — у стрекоз (*Odonata*), исследованное еще Реомюр. Спаривание происходит на лету. Перед оплодотворением самец вводит

Оплодотворение Neuropteroidea

По совокупности многих признаков среди Holometabola наиболее примитивны представители комплекса нейроптероидных (Neuropteroidea). И чрезвычайно интересно то, что в комплексе нейроптероидных имеет место сперматофорное оплодотворение, во многом напоминающее оплодотворение Orthoptera-Ensifera.

В отряде Megaloptera (вислокрылки) спаривание детально прослежено для развивающихся в воде *Sialis lutaria* L. (Du Bois u. Geigy, 1935).

Спаривание этих вислокрылок всегда происходит на земле. Подползая под самку, самец снизу отыскивает придатком восьмого сегмента конец брюшка самки и выпускает крупный двураздельный сперматофор (рис. 94, 4). Самка сама активно захватывает сперматофор в совокупительную сумку (у самцов *Sialis* нет совокупительного органа). При спаривании в сущности нет настоящего внутреннего оплодотворения — самец только прикладывает или прилепляет сперматофор к совокупительной сумке самки. После спаривания самка, как у кузнечиковых, разгрызает мандибулами сперматофор, съедая его остаток. Сдавливание сперматофора челюстями, очевидно, способствует выжиманию из него семенной жидкости в совокупительную сумку.

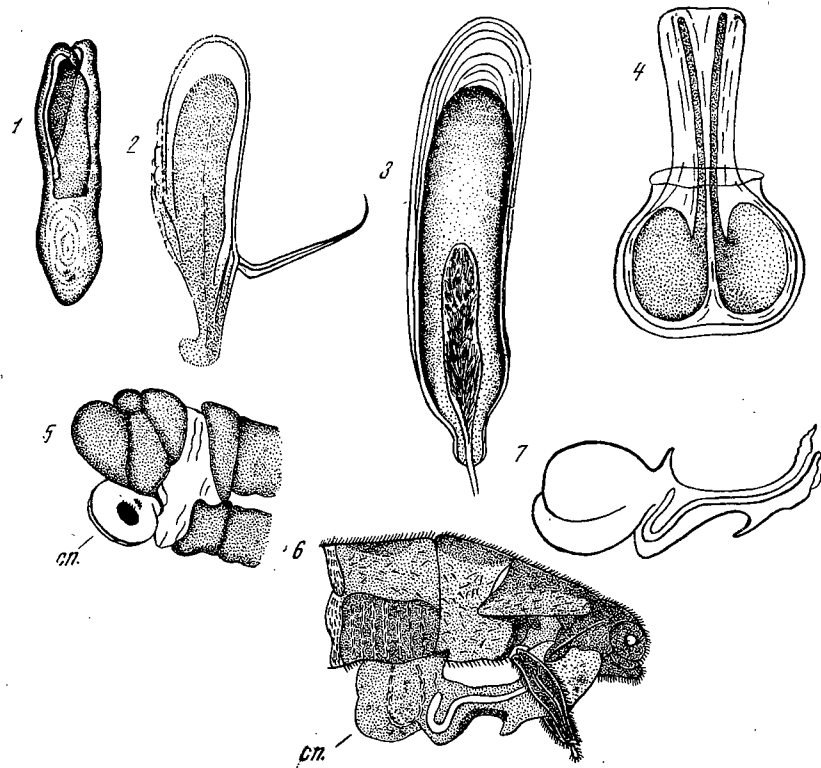


Рис. 94. Сперматофоры

1 — клопа *Rhodnius* (по Khalifa, 1950); 2 — трипса (по Liskiewicz, 1960); 3 — ручейника *Anabolia* (по Khalifa, 1949); 4 — вислокрылки *Sialis*; 5 — брюшко самки *Sialis* со сперматофором (cn.); 6 — то же, *Osmylus*; 7 — сперматофор *Osmylus* (по Гилярову, 1957)

сперматофор из генитального отверстия в резервуар особого копулятивного аппарата, находящегося на 2—3 вентритах брюшка. При совместном полете схваченная самцом самка подгибает брюшко к совокупительному органу самца и самец вводит сперматофор в ее половое отверстие (рис. 96).

По-видимому, внутреннее оплодотворение стрекоз произошло на основе такого наружно-внутреннего, при котором самец в присутствии самки откладывал сперматофор не на почву, а на поверхность своего тела, а затем самка снимала его половыми придатками. Это предположение, выдвинутое мною в 1958 г., разделяет и Бринк (Brinck, 1961). Во всяком случае характер оплодотворения у древнекрылых показывает, что оба отряда — и поденки, и стрекозы — отличаются в этом отношении и друг от друга и от остальных крылатых насекомых, типы оплодотворения которых укладываются в ряды перехода от наружно-внутреннего сперматофорного, свойственного аптериготам, к типично внутреннему. Характер оплодотворения Palaeoptera, отличный от наблюдаемого у других птеригот, оправдывает противопоставление этой несомненно сборной, гетерогенной группы остальным крылатым насекомым, проведенное А. В. Мартыновым.

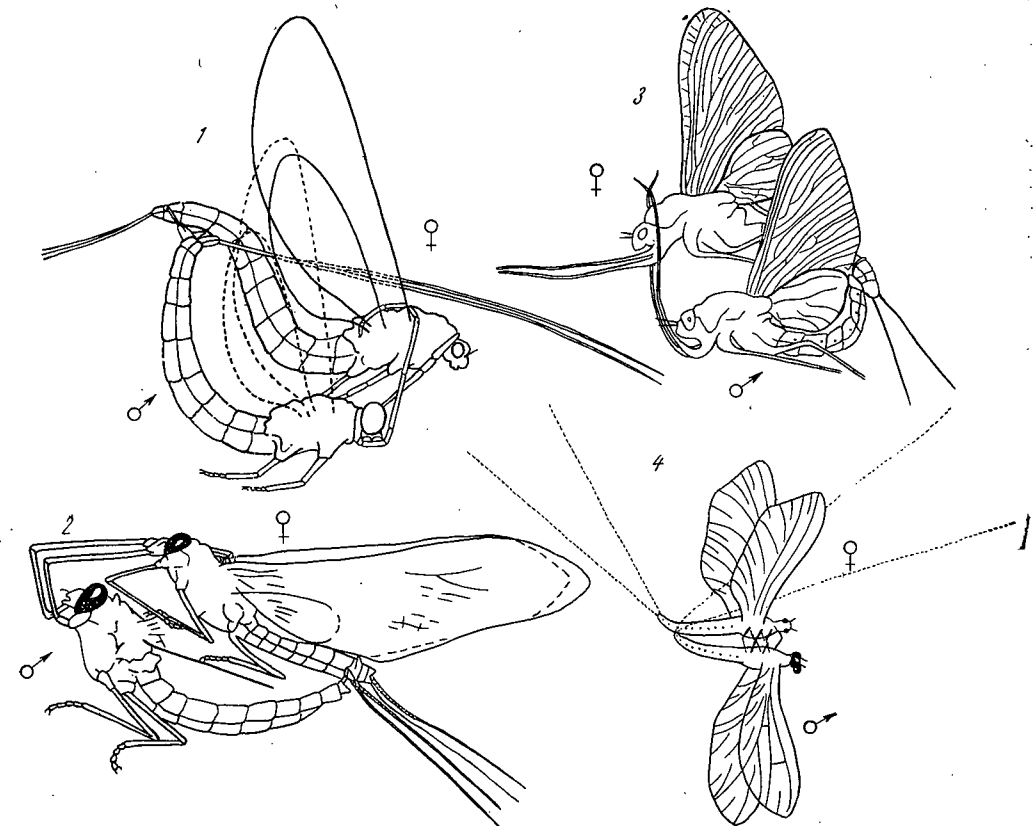


Рис. 95. Спаривание поденок

1 — *Parametetus chelifera*; 2 — *Rhitrogena minus*; 3 — *Stenonema vicarium*; 4 — *Cloeon dipterum* (по Brinck, 1957)

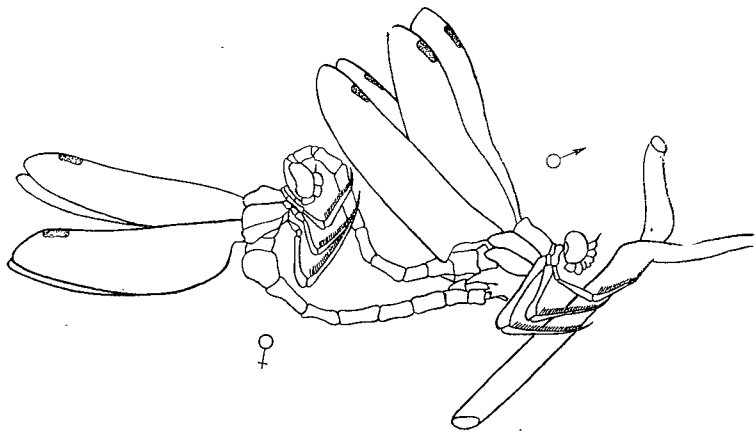


Рис. 96. Спаривание стрекоз *Aeschna cyanea* (Brinck, 1957)

Примитивность оплодотворения *Sialis* проявляется и в том, что нередко к копулирующей паре подлетают другие самцы и прикрепляют свои сперматофоры где попало к поверхности брюшка самки (как это бывает у перипатусов или пиявок).

У верблюдов *Raphidia ophiopsis* L. (Raphidioptera) оплодотворение также сперматофорное. Сперва партнеры стоят друг против друга, хлопывая друг друга усиками. Затем самка поворачивается на 180° и уходит, подняв яйцеклад; самец догоняет самку, обхватывает снизу ее генитальный сегмент и принимает положение, как на рис. 97, 1. Самка долгое время носит самца, который наконец откладывает сперматофор в ее половую щель. После этого самец оставляет самку. Довольно сложные гонокситы и стилусы половых придатков самца служат для прикрепления сперматофора к области двойного полового отверстия самки; сперматофор вводится в неглубокую половую щель.

Таким образом, у верблюдов, живущих в более сухих условиях, поведение сложнее, и сперматофор вводится в половую щель самки.

У настоящих сетчатокрылых (Neuroptera-Planipennia) оплодотворение протекает в большинстве случаев сходно с вислокрылыми*.

У Osmylidae самцы мало подвижны, самки привлекаются пахучими железами самца, спокойно сидящего на каком-либо субстрате. Подлетая, самка ощупывает антеннами и пальпами пахучие железы самца. В это время самец схватывает ее, загибает вверх брюшко и при соприкосновении его конца с задним концом брюшка самки выпускает крупный сперматофор, который схватывается вальвами самки. Остаток сперматофора самка съедает (Withicombe, 1924). По Давиду (David, 1936), у *Osmylus chrysops* L. в сперматофоре есть сперматофилакс — специально предназначенный для поедания самкой отдел, как описанный Болдыревым для кузнечиков. Настоящего совокупления у Osmylidae нет, спаривающиеся особи только касаются друг друга половыми отверстиями.

У Sisyridae при спаривании самец откладывает на брюшко самки возле ее полового отверстия сперматофор меньших размеров, чем у

* Уизикам (Withicombe, 1924) считает, что у Coniopterygidae нет сперматофоров. Неизвестно, имеются ли сперматофоры у Ithonidae. Тильярд (Tillyard, 1922), описывая спаривание *Ithone fusca* Till., не указывает на наличие у них сперматофоров, но описанный им процесс спаривания не исключает этой возможности.

Osmylus chrysops. Остаток сперматофора самка *Sisyra* тоже съедает (Павловский и Лепнева, 1948).

У Mantispidae, по наблюдению Болдырева (1915) над *Mantispa perla*, осеменение тоже сперматофорное. Сперматофоры у этого вида заметны на конце брюшка самки после копуляции в виде округлого беловатого комочка; остаток сперматофора самка удаляет челюстями.

Таким образом, для всего комплекса осмилоидных сетчатокрылых характерно сперматофорное оплодотворение примитивного типа, во многом сходное с оплодотворением Orthoptera-Ensifera.

У *Chrysopa perla* (златоглазки) осеменение происходит также с помощью сперматофора, остаток которого съедается самкой. У *Notochrysa* сперматофорообразная масса хорошо заметна после спаривания на 6—7-м брюшном сегментах самки.

Как уже указывалось, характерной чертой имагинальной стадии птеригот является высокая степень приспособленности к жизни в открытой воздушной среде, в условиях дефицита влаги. У высших Нолетометабол осеменение физиологически бывает всегда внутренним — сперма вводится самцом непосредственно в половые протоки самки благодаря прогрессивному развитию копулятивного органа самца (aedeagus).

При внутреннем осеменении высших птеригот сперматофоры могут либо сохраняться, либо отсутствовать.

Так, в пределах отряда жуков (Coleoptera) сперматофоры имеются, например, у плавунца (*Dytiscus marginalis*, по Blunck, 1912), у хрущей (*Phyllopertha horticola*, *Amphimallon solstitiale*, *Anomala aenea*) (по Rittershaus, 1927), у *Melolontha* (Landa, 1961).

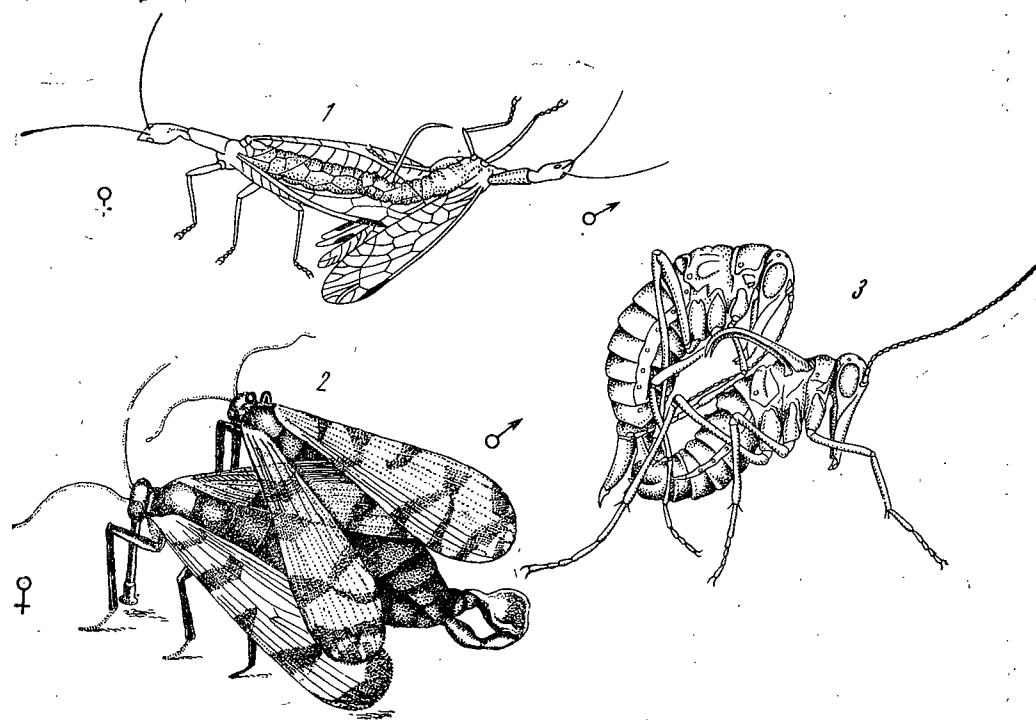


Рис. 97. Спаривание

1 — верблюдок *Raphidia* (по Kästner, 1934); 2 — скорпионовых мух *Panorpa* (по Шаперовичу, 1925); 3 — *Boreus* (самец внизу)

У других же детально изученных объектов, например у мучного хрущака *Tenebrio molitor*, сперматофоры отсутствуют (Khalifa, 1949). Но в том же семействе чернотелок, к которому принадлежит мучной хрущак, имеются представители (*Pimelia*), у которых с несомненностью выявлены сперматофоры (Fiori, 1953, 1954).

Сходная ситуация в отряде перепончатокрылых (Hymenoptera). Так, давно известно сперматофорное оплодотворение у медоносной пчелы (сперматофоры внутренние). Халифа недавно показал наличие сперматофоров у наездников (*Pimpla instigator*) (Khalifa, 1949), но у большинства перепончатокрылых сперматофоров нет, в частности их определенно нет у пилильщиков *Athalia lineolata*, как показал последний автор.

Среди мекоптероидов сперматофоры свойственны чешуекрылым — (Lepidoptera) (Петерсен, 1907—1908), но они не отмечены для скорпионниц (Mesoptera). Однако у скорпионниц положение спаривающихся особей такое же, как и в тех группах насекомых, у которых самка, как с субстрата, подхватывает сперматофор, выводимый из гонодукта самца (рис. 97, 2). В отряде ручейников (Trichoptera), как недавно показал Халифа (Khalifa, 1949), у представителей одних семейств они имеются (например, из Sericostomatidae — у *Silo nigricornis* Pictet, *Sericostoma personatum* Spence; из Molannidae — у *Molanna angustata* Curtis; из Limnophilidae — у *Limnophilus politus* Mc Lach., *Anabolia nervosa* Curtis; рис. 94, 3), а у других отсутствуют, и сперма свободно вводится в половые протоки самки из ductus ejaculatorius самца (например, из Polycentropidae — у *Polycentropus flavomaculatus* Pictet, *Cyrnus trimaculatus* Curtis; из Leptoceridae — у *Mytacides nigra* L., *M. azurea* L., из Psychomyidae — у *Tinodes waeneri* L.), хотя еще недавно считалось, что у всех ручейников сперматофоров нет.

Для отряда двукрылых (Diptera) — группы с очень дифференцированным совокупительным аппаратом — сперматофоры долгое время были не известны и предполагалось, что у всех представителей отряда сперма вводится свободно. Однако для *Culicoides nubeculosus* Б. И. Померанцев (1932) показал наличие внутреннего сперматофора.

ОБЩЕЕ НАПРАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ У НАСЕКОМЫХ

Приведенные материалы позволяют понять эволюцию оплодотворения насекомых. У предков насекомых и у древних бескрылых насекомых можно предполагать наружно-внутреннее оплодотворение с откладкой сперматофоров или капель спермы на нитях, подбираемых затем самками, как это имеет место у современных аптеригот и других низших почвенных членистоногих. В простейшем случае это могло происходить неизбирательно, как у *Campodea* или *Collembola-Arthropodea*, у которых сперматофоры разбрасываются самцами и в отсутствие самок.

Переход к жизни в более сухих местах, в подстилке и особенно выходы имагинальной стадии из укрытий на открытую поверхность приводили к спариванию и к выработке более сложного поведения, обеспечивавшего сокращение пребывания спермы во внешней среде. Сам процесс выхода из почвы и укрытий имагинальной стадии в филогенетическом плане должен рассматриваться как приспособление к более эффективной встрече полов и расселению (Гиляров, 1949). В более простых случаях сокращения пребывания спермы на воздухе достигалось путем активного наведения самки на сперматофор (как у современных чешуйниц и подур), либо даже путем активного нанесения самцом отложенной на субстрат спермы на половое отверстие самки,

как это наблюдалось у современных махилид, у которых разные представители пользуются для этого разными придатками.

С переходом имагинальной стадии к жизни вне укрытий, к жизни в воздушной среде у предков крылатых насекомых (Protopterygota) развивались на базе наружно-внутреннего оплодотворения такие способы оплодотворения, которые приводили к дальнейшему сокращению пребывания спермы во внешней среде. Уже в этот период произошла, вероятно, дивергенция приспособлений, обеспечивавших переход к разным способам внутреннего осеменения. У одних форм самцы предварительно откладывали сперматофоры на поверхность своих покровов или в углубления покровов, откуда самки захватывали их половыми придатками, — путь эволюции, приведший к такому специфическому способу осеменения, как у стрекоз (рис. 96).

Размножение других групп шло по пути более или менее однотипного сперматофорного осеменения, при котором поведение самцов было направлено на подведение сперматофора в момент его откладки к половому отверстию самки, а самок — к захватыванию сперматофора половыми придатками в момент его выхода из полового отверстия самца. У всех более примитивных форм сперматофор подводится к половому отверстию самки снизу (снизу от брюшка самки находятся отложенные на субстрат сперматофоры аптеригот и других низших наземных членистоногих при наружно-внутреннем оплодотворении).

Исходя из этого много тезиса (Гиляров, 1958), Александер (Alexander, 1964) строит схему эволюции способов спаривания в разных ветвях ортоптероидов. Он отмечает, что в разных группах прямокрылых такое положение, когда самка находится над самцом, является примитивным, и дает следующую схему (табл. 17).

Таблица 17
ПОЛОЖЕНИЕ СПАРИВАЮЩИХСЯ ОСОБЕЙ В ЧЕТЫРЕХ
РАЗНЫХ ГРУППАХ ОРТОПТЕРОИДОВ
(ПО ALEXANDER, 1964)

Начало спаривания	Самка сверху	Самка сверху	Конец к концу
Конец спаривания	Самка сверху	Конец к концу	Конец к концу
Gryllidae	+	+	—
Tettigoniidae	+	+	+
Gryllacrididae . . .	+	?	+
Blattodea	+	+	+

Сходные закономерности можно найти и для нейроптероидов (у вислокрылок и верблюдонок отношения, соответственно, как у сверчков и медведек).

Сложное поведение имагинальной стадии во время спаривания и осеменения, свойственное многим группам низших Pterygota, выработалось как приспособление к синхронизации действий самца и самки, направленное на сокращение пребывания сперматофора в условиях дефицита влажности в воздушной среде*. Поэтому эволюция осеменения была тесно связана с эволюцией поведения, с эволюцией нервной системы.

* В тех группах высших насекомых, которые характеризуются прогрессивным развитием копулятивных органов самцов (двукрылые, жуки, чешуекрылые, клопы), такого сложного поведения при спаривании может не наблюдаться — строение копулятивного органа самцов обеспечивает попадание сперматозоидов непосредственно в половые протоки самки. Интересно, что в таких группах сперматофоры сохраняются, как правило, у представителей более примитивных семейств.

Вероятно, сперва у примитивных Pterygota-Neoptera осеменение сохраняло следы наружно-внутреннего: сперматофор прикреплялся самцом к брюшку самки снаружи, что наблюдается теперь как у низших Hemimetabola (Orthoptera-Ensifera), так и у низших Holometabola (Megachoptera). Исключительное сходство и строения их сперматофоров и поведения при спаривании показывает, что между Hemimetabola и Holometabola нет непроходимой пропасти, что выявляется и при анализе особенностей их онтогенеза (Гиляров, 1957); несомненно, характер осеменения в обеих группах выработался в результате эволюции от общих предков («Protopterygota»).

Дальнейшая эволюция оплодотворения Pterygota-Neoptera шла в направлении полного исключения пребывания спермы во внешней среде, вне организмов спаривающихся особей. Сперматофоры при этом, если и сохраняются, то проходят непосредственно из половых протоков самца в половые протоки самки. В тех отрядах, представителям которых при внутреннем осеменении свойственно как наличие, так и отсутствие сперматофоров, сперматофоры чаще наблюдаются в более примитивных семействах, что указывает на вторичный характер внутреннего осеменения без сперматофоров. Функции частей сперматофоров, если они сохраняются при физиологически внутреннем оплодотворении, бывают различны. Часто желатинозная часть капсулы сперматофора закупоривает после оплодотворения половое отверстие самки*.

Возможности вторичных изменений внутреннего осеменения доказывают и такие примеры, как осеменение кровососущих клопов Cimicoidea, в частности постельного клопа (*Cimex lectularius*). У постельного клопа самец вводит копулятивным органом сперму не в половое отверстие самки, а в особую ямку между 4 и 5 вентритами (в так называемый орган Рибба). Сперматозоиды из этого органа активно проникают через покровы и по полости тела мигрируют к яичникам и семеприемнику. Таким образом, у постельного клопа вторично вырабатывается способ оплодотворения, несколько напоминающий таковой первичнотрахейных (см. ниже), но развившийся на базе внутреннего осеменения.

Сравнение способов осеменения в разных группах насекомых и его экологическая трактовка показывают, что исходным было наружно-внутреннее осеменение, с которым легко связываются все типы внутреннего. Связующим звеном является сперматофорное с подведением сперматофора в момент его выхода к гонопору самки.

Примитивность сперматофорного оплодотворения в сравнении с внутренним допускалась и другими исследователями (Khalifa, 1949; Wigglesworth, 1953). Но только совокупность всех приведенных выше материалов, обобщение накопленных в последние годы фактов, полученных при изучении оплодотворения Apterygota и низших Arthropoda с точки зрения представлений о первичной связи предков насекомых с почвой, позволяет обосновать эволюцию осеменения насекомых. Сперматофорное оплодотворение представляет у крылатых насекомых не уклонившийся тип, как считали Болдырев (1915) и Шаллер (Schaller, 1954), а более древний.

ОСЕМЕНЕНИЕ ОНИХОФОР (ONYCHOPHORA)

Для полноты представлений об эволюции осеменения наземных членистоногих интересно рассмотреть его особенности у первичнотрахейных как одного из наиболее примитивных типов наземных беспозво-

* У некоторых бабочек добавочные железы самцов выделяют застывающую слизь, заклепывающую половое отверстие самки снаружи. Получается похожее на наружный сперматофор образование, так называемая сфратма (у папилионид и у нимфалид).

ночных. Близость Onychophora к членистоногим несомненна, несмотря на всю специфику этой своеобразной группы, позволяющую теперь выделять Protracheata в особый тип.

Все Onychophora ведут наземный образ жизни, но они болсе влаголюбивы, чем это обычно предполагается (Cuénot, 1949), фотофобны, очень чувствительны к высушиванию (Manton a. Ramsay, 1937) и связаны с почвой и подстилкой. Некоторые имеют и облик, типичный для геобионтов — например слепые и беспигментные *Peripatopsis alba*, обитающие на Столовой горе у Кейптауна. Живущие в более сухих местах *Paraperipatus novae-britanniae* весь сухой период года проводят, зарывшись в землю, в неактивном состоянии. По старым наблюдениям Седжвика, подтвержденным на *Peripatopsis capensis* Мэнтон (Sedgwick, 1895; Manton, 1938), самцы откладывают сперматофоры непосредственно на поверхность покровов самок. Сперматозоиды проникают через кожу (как у многих пиявок!) и мигрируют по полости тела к яйцам. Следовательно, у онихофор, благодаря обитанию во влажной среде, сперматозоиды в сперматофорах после выведения из половых протоков самца некоторое время остаются на открытой поверхности тела самки. Осеменение Onychophora, хотя и отличается от осеменения почвенных настоящих членистоногих, может рассматриваться как примитивное наружно-внутреннее, поскольку имеется этап, когда сперма находится вне полостей мужского или женского организма.

СВЯЗЬ ТИПА ОПЛОДОТВОРЕНИЯ СО СРЕДОЙ ОБИТАНИЯ ОСНОВНЫХ ГРУПП ЧЛЕНИСТЫХ («ANNULATA»)

Морским полихетам из аннелид, которых можно рассматривать как группу, наиболее близкую к предкам кольчатых червей и членистоногих, свойственно типичное наружное оплодотворение. У малощетинковых кольчецов, перешедших к жизни в почве (Megadrili), в сущности сохраняется наружное осеменение (происходящее в коконе), но при предшествующем получении спермы от гермафродитного партнера в семеприемник (ложновнутренне-наружное осеменение). Примитивное наружно-внутреннее осеменение наблюдалось у пиявок, обитающих либо в воде, либо во влажной почве.

У первичнотрахейных, тесно связанных с почвой, — характерное примитивное наружно-внутреннее осеменение.

В типе членистоногих у водных форм Branchiata оплодотворение бывает разное. Сперматофорное оплодотворение известно у некоторых бранхиур и свойственно всем веслоногим. У Decapoda широко распространено наружное осеменение, хотя здесь имеет место перенос сперматофоров. У речного рака, например, сперматофоры прикрепляются позади полового отверстия самки, и при откладке яиц, происходящей через несколько дней после спаривания, они оплодотворяются вне материнского организма (Павловский и Лепнева, 1948). У креветок также наружное оплодотворение.

По-видимому, не только развитием водных личинок, но и характером осеменения объясняется обязательная связь с водой таких прекрасно приспособленных к жизни на суше в постметаморфический период Decapoda-Аномура, как пальмовый краб (*Birgus latro*). Сперматофоры у *B. latro* сходны со сперматофорами *Coenobita rugosa* и *Dardanus punctulatus*; они такие же, как и у водных форм (Matthews, 1956).

Внутреннее сперматофорное осеменение явилось предпосылкой для широкого завоевания суши представителями таких водных групп рако-

образных, как Isopoda и Amphipoda, обеспечило возможность формирования таких типично наземных групп в пределах этих отрядов, как мокрицы (Oniscoidea) и Orchestidae.

Среди тихоходок (Tardigrada) у водных форм распространено наружное осеменение, а у обитателей почвы и мхов — внутреннее с переносом спермы в клоаку или яйцевой мешок.

В подтипе хелицеровых (Chelicerata) исходно водным формам (класс Xiphosura) свойственно наружное осеменение.

Из паукообразных (Arachnoidea) низшим группам, связанным с почвой, свойственно наружно-внутреннее осеменение (скорпионы, жгутоногие, ложноскорпионы, панцирные и тромбикулоидные клещи). С переходом к жизни в более сухих условиях (Solifuga, Mesostigmata), а особенно при открытом обитании (Araeina, Opiliones, Ixodidae, Tetranychidae) пребывание спермы во внешней среде сокращается за счет ее переноса к половому отверстию самки теми или иными конечностями самца (хелицерами у сольпуг и мезостигмат, педипальпами у настоящих пауков, ходильными ногами у Ricinulei) — оплодотворение приближается к внутреннему и становится физиологически внутренним (пауки) или настоящим внутренним (сенокосцы, паутиновые клещики).

В комплексе многоножек у связанных с почвой Symphyla, у Chilopoda и у низших, связанных с почвой, гнилой древесиной и сходными субстратами Diplopoda-Pselaphognatha осеменение типично наружно-внутреннее, тогда как у высших диплопод перенос спермы осуществляется гоноподиями и осеменение может рассматриваться как физиологически почти внутреннее.

В классе насекомых для примитивных, связанных с почвой аптеригог характерно типичное наружно-внутреннее осеменение, часто неизбирательное; лишь у выходящих на поверхность почвы Machiloida вырабатывается перенос самцом предварительно отложенной спермы к половому отверстию самки.

С утратой имагинальной стадией Insecta-Pterygota связи с почвой и другими сходными местообитаниями происходит сокращение пребывания сперматофора во внешней среде, достигаемое путем непосредственного его переноса к гениталиям самки в момент откладки. У более примитивных и связанных с сырыми местообитаниями групп насекомых (как с неполным, так и с полным превращением) сперматофоры прикрепляются к брюшку самки возле полового отверстия снаружи, а у приспособленных к жизни в более сухих условиях — переносятся копулятивным органом самца непосредственно в половые протоки самки, что у высших форм обычно заменяется переносом жидкой спермы, не защищенной сперматофором.

Подводя итоги всему изложенному, можно так охарактеризовать связь типов осеменения разных групп Articulata с условиями типичных для той или иной группы местообитаний.

В водной среде возможно и распространено наружное осеменение (но, конечно, бывает и внутреннее, и наружно-внутреннее).

При открытом образе жизни на суше наружное осеменение исключено, возможно только внутреннее.

У более древних обитателей почвы и сходных субстратов выработались промежуточные типы осеменения, такие как ложновнутренне-наружное (у дождевых червей) и наружно-внутреннее (низшие группы наземных членистоногих).

Сравнение типов осеменения в пределах классов наземных членистоногих (насекомые, многоножки, паукообразные) показывает, что исходным для всех этих групп типом осеменения является наружно-внутреннее, свойственное более примитивным, связанным с почвой и другими укрытиями формам, а настоящее внутреннее осеменение разви-

вается в разных группах независимо, на основе этого общего исходного типа. Из водных членистоногих легко переходят к наземному образу жизни лишь представители тех групп, для которых и при обитании в водной среде характерно осеменение, близкое к внутреннему (например, мокрицы из равноногих ракообразных).

Параллельное развитие внутреннего осеменения на базе наружно-внутреннего в разных ветвях членистоногих позволяет легко понять пути исторического развития способов внутреннего осеменения в этом типе. До выделения в особую категорию и расшифровки сущности наружно-внутреннего осеменения (Гиляров, 1958) этого нельзя было сделать.

Изучение особенностей осеменения низших почвенных животных дало новый материал, показывающий специфику почвы как среды обитания и ее роль в филогенетическом развитии наземных групп членистоногих.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ТИПА ОСЕМЕНЕНИЯ

Анализ эволюции осеменения в разных группах наземных членистоногих позволяет выявить ее несомненные закономерности, параллельное развитие сходных типов осеменения в разных филогенетических ветвях Arthropoda-Terrestria.

В табл. 18 приводится сопоставление распространения разных типов осеменения в разных группах наземных членистоногих.

Приведенные сопоставления показывают, что эволюция способов осеменения по мере перехода от жизни в почве к жизни в открытой

Таблица 18
ХАРАКТЕР ОСЕМЕНЕНИЯ В РАЗНЫХ ГРУППАХ НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Характер осеменения	Chelicerata		Myriapoda	Insecta		Holometabola
	без Acarina	Acarina		Apterygota	Hemimetabola s. l.	
Наружно-внутреннее (без переноса спермы или сперматофора самцом)	Scorpiones Pedipalpi Pseudoscorpiones	Trombiculidae Oribatidae	Symphyla Chilopoda Pselaphognatha	Collembola Campodeidae Lepismatidae Nicoletidae	—	—
Непрямое внутреннее (с переносом спермы или сперматофора самцом с помощью придатков, не связанных с половыми протоками)	Solifuga Araneae Ricinulei	Mesostigmata Ixodidae	Высшие Diplopoda	Machilidae	(Odonata)	—
Прямое внутреннее с наружными сперматофорами	—	—	—	—	Blattoidea Orthoptera-Ensifera (Embiae)	Megaloptera Neuroptera-Planipennia (большинство)
Прямое внутреннее с внутренними сперматофорами	—	—	—	—	Acridoidea Copeognatha Rhynchota (часть) Thysanoptera	Lepidoptera Trichoptera (часть) Coleoptera (часть) Hymenoptera (часть) Diptera (Culicoides)
Прямое внутреннее без сперматофоров	Opiliones	Tetranychida	—	—	Rhynchota (большинство) Ephemeroptera	Trichoptera (часть) Mecoptera Coleoptera (большинство) Hymenoptera Diptera (большинство)

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ЯИЦ И ЯЙЦЕКЛАДОК К ЗАЩИТЕ ОТ ВЫСЫХАНИЯ

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

воздушной среде осуществлялась в разных классах членистоногих по сходным принципам. Даже отдельные приспособления, казалось бы очень специфические и частные, параллельно возникают в разных группах членистоногих. Так, например, стебельчатые сперматофоры имеют исключительно сходное строение у таких разных групп, как клещи-орибатиды и тромбикулиды, симфилы, коллемболы и камподеи (представители разных классов и подтипов членистоногих). Откладка спермы на выделяемые паутиновые нити совершенно независимо вырабатывается у паукообразных (*Araneina*), диплопод (*Polyxenidae*), хилопод (*Geophilomorpha* и др.) и насекомых (*Machilidae*). Интересно, что «репиз» первично играет роль органа откладки капель спермы на паутиновую нить (у *Polyxenidae*, *Scolopendridae* и *Machilidae*) или органа, облегчающего передачу спермы (сперматофоров) гоноподам (*Blaniulus*, *Oniscomorpha*). Характерно приспособление к переносу спермы с помощью негомологичных, не связанных с половым отверстием конечностей у разных наземных членистоногих.

Эту функцию выполняют хелицеры у *Solifuga* и *Mesostigmata*, педипальпы у *Araneina*, третья пара ходильных ног у *Ricinulei*, ноги седьмого-восьмого туловищных сегментов *Juloidea*, нижнегубные щупики или хвостовые нити у *Machilidae*. Сюда примыкают и совокупительные придатки *Odonata*. Сложное поведение при спаривании с наведением самки самцом на отложенный на субстрат сперматофор сходно у низших хелицероных (*Scorpiones*, *Pedipalpi*, *Pseudoscorpiones*), многоножек (*Scutigera*) и низших насекомых (*Sminthurides*, *Lepismatidae*).

При развитии внутреннего осеменения с непосредственным переходом спермы из семяизвергательного канала самца в половые протоки самки у насекомых *Pterygota* (параллельно у *Hemimetabola* и у *Holometabola*) наблюдаются такие ряды: подведение снизу наружного сперматофора (например, у *Blattodea*, *Grylloidea*, *Locustodea*, а также у *Megaloptera*, *Planipennia*), введение его в половые протоки самки (у *Acridoidea*, части *Rhynchota*, а также *Lepidoptera*, части *Coleoptera*), затем введение спермы в половые протоки самки (часть *Rhynchota*, а также у части *Coleoptera* и большинства *Diptera*).

Такие параллелизмы показывают, что при сходстве общего «плана строения», характеризующего тип, сходная смена сред в течение филогенеза определяет и направление эволюции, в частности способов осеменения, т. е., что направляет эволюцию характер отношения организма со средой.

Выделяя у членистоногих наружное, наружно-внутреннее и внутреннее осеменения, можно схематически представить наиболее типичную среду, у обитателей которой данный тип превалирует:

Среда обитания	Характерный тип осеменения
Вода	Наружное
Почва	Наружно-внутреннее
Воздух	Внутреннее

Эволюция от жизни в воде к жизни на суше через почву (Гиляров, 1949) определила в разных ветвях типа членистоногих закономерный переход от наружного осеменения к внутреннему через наружно-внутреннее*.

* Несомненно, что сходен был путь эволюции способов осеменения и у позвоночных — у хвостатых амфибий (*Urodela*), единственной группы амфибий, сохранившей древние черты организации, характерной и для предков рептилий (Шмальгаузен, 1964). У *Urodela* сперматофорное типичное наружно-внутреннее (в моем понимании этого термина) осеменение, ставшее базой внутреннего осеменения древних рептилий, не имевших дифференцированного копулятивного аппарата.

Приведенные в предыдущих главах материалы показывают, что в разных филогенетических ветвях наземных членистоногих мы встречаемся с разными степенями адаптации отдельных систем органов к сохранению влаги в теле животного.

Неодинакова и степень адаптации организма как целого на всем протяжении онтогенеза к дефициту влаги. Из наземных членистоногих наиболее приспособлены к жизни в условиях дефицита влаги имагинальные стадии крылатых насекомых, перешедшие к открытому обитанию на суше и передвижению в воздушной среде, к полету, происхождение которого связано с функцией расселения (Гиляров, 1966). И у других наземных членистоногих именно взрослые формы оказываются относительно более совершенно приспособленными к дефициту влаги, чем ранние стадии развития.

Исключение представляют, вероятно, только акаридиноидные (тироглифоидные) клещи, у которых имагинальной стадии предшествует специальная расселительная непитающаяся стадия, так называемый гипопус.

Адаптация организма на разных стадиях онтогенеза к разным ведущим функциям (питание, морфогенез на ранних этапах постэмбрионального развития, расселение и размножение на поздних) у крылатых насекомых, особенно *Holometabola*, приводит к тому, что разные стадии развития в очень разной степени приспособлены к жизни в условиях дефицита влаги. Имагинальная стадия в наибольшей степени способна выносить дефицит влажности окружающего воздуха, а преимагинальные — значительно менее или даже вовсе к этому неприспособлены, так как обитают в воде (водные личинки насекомых), во влажном детрите, в почве, в тканях растений и т. п. Поэтому когда говорят о высокой степени приспособленности, например крылатых насекомых к жизни в условиях дефицита влаги, имеется в виду в сущности только взрослая стадия; ранние стадии развития бывают гораздо менее к этому способны или вовсе неспособны.

Крайне редки такие насекомые, которые на всех стадиях развития способны жить вне укрытий, защищающих от потери воды. А среди других членистоногих таких случаев, кроме, пожалуй, некоторых высших пауков и иксодовых клещей, нет вообще. Среди насекомых, все стадии развития которых могут протекать в сухой атмосфере, можно назвать, например, палочников (*Carausius morosus*), ряд бабочек из *Rhopalocera*, некоторых щитенок (*Cassidini*) из жуков-листогрызцов, долгоносиков *Phytonomus* и некоторых божьих коровок. Такие формы связаны с потреблением большого количества влажной пищи в период

активной преимагинальной жизни и потому бывают обычно связаны с мезофитными и даже гигрофитными местообитаниями.

У насекомых с полным превращением требовательной к высокой влажности окружающего воздуха бывает стадия куколки — «свободные» куколки находятся в субстратах с влажностью воздуха порядка 100%, обычно в уплотненных колыбельках; покрытые куколки встречаются либо в таких же условиях, либо же в плотных сплетенных коконах. Сравнительно редко стадия куколки протекает вне укрытий: у чешуекрылых *Rhopaloscega*, у божьих коровок, у кассидин.

ТИПЫ ЯИЦ НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Как правило, для яйцекладущих наземных членистоногих характерно то, что яйца у них способны развиваться только в достаточно влажной среде — в атмосфере, насыщенной водным паром; нередко яйца требуют контакта с влажным субстратом, из которого в яйцо может активно поступать вода.

Обычно принято различать два типа яиц — клейдоичный и неклеидоичный. К клейдоичным яйцам относятся такие, которые снабжены всеми необходимыми для развития зародыша веществами, включая воду. Из внешней среды развивающийся зародыш получает только кислород. Неклейдоичные яйца характеризуются тем, что они содержат необходимый для развития зародыша запас питательных веществ и солей, но нуждаются в поступлении воды из окружающей среды (Needham, 1931).

На основе анализа экологических особенностей развития яиц насекомых следует к этим двум типам яиц, выделяемым Нидхемом, добавить еще третий тип — яйца, обеспеченные питательными веществами и водой, но легко теряющие воду в сухой атмосфере при дефиците влажности, — тип, переходный от неклеидоичного к клейдоичному (Гиляров, 1949).

Для низших наземных членистоногих, связанных в своем развитии с почвой и другими влажными субстратами, характерно то, что яйца у них неклеидоичны. Даже у крылатых насекомых, откладывающих яйца в почву, яйца нуждаются для развития в контактной влаге или во всяком случае в насыщенной влагой атмосфере (Kerensky, 1930; Rittershaus, 1927, и др.).

Саранчовые, например, откладывают свои «кубышки» яиц в землю. Развитие их эмбрионов останавливается в сухой период лета (эмбриональная диапауза) и возобновляется только после дождей, при увлажнении почвы.

Из насекомых с полным превращением такие группы, как жуки-щелкуны (*Scarabidae*), хрущи (*Scarabaeidae*) и некоторые другие жуки, характеризуются типично неклеидоичными яйцами. Их яйца уже через несколько часов после пребывания во влажной почве становятся вдвое больших размеров, чем в момент откладки, за счет впитывания влаги из почвы. Они набухают, как набухают прорастающие семена. А в сухой почве яйца быстро сморщиваются и погибают. У шелкоунов (*Elategidae*) яйца активно абсорбируют воду из почвы, причем абсорбировавшие воду яйца могут далее развиваться и в сухой почве, а отложенные в сухую почву теряют влагу, деформируются и погибают уже при 96,6% относительной влажности воздуха. Сосущая сила (pF) у яиц, например, степного вида *Ctenicera destructor* Say порядка 31 атмосферы — яйца могут отнимать воду из почвы при минимальных показателях почвенной влажности (Doane, 1968). У пилильщиков (*Pontania*) также отмечено набухание яиц за счет всасывания воды (Иванова-Казас, 1961).

Это в большей или меньшей мере справедливо для всех тех птеригот, у которых яйца развиваются и в других, сходных с почвой по

режиму влажности субстратах — в тканях растений и животных, в детрите, во мху и т. д.

Конечно, совершенно неклеидоичны яйца водных насекомых, например, «икра» ручейников и т. д. У связанных с влажными местообитаниями низших наземных членистоногих развивающиеся яйца тоже нуждаются в высокой влажности окружающего воздуха или в контактной влаге. Это, в частности, относится к низшим паукообразным.

Среди паукообразных сольпуги (*Solifuga*) закапывают хелицерами яйца в землю, сенокосцы (*Opiliones*) тоже обычно откладывают яйца в землю, под отставшую влажную кору гниющих пней и стволов и в другие влажные укрытия, а некоторые трогулиды (*Trogulidae*) — в пустые раковины моллюсков. У ложноскорпионов самка носит заключенные в прозрачную мембрану яйца на нижней стороне брюшка, что обеспечивает снабжение яиц влагой за счет транспирации покровов матери, причем у некоторых самка остается активной (*Cheliferidae*), а у других — замуровывается в гнезде. Среди *Uropygi* у телифонид (*Thelyphonus caudatus*) самка вырывает в почве нору около 40 см глубиной и на дне откладывает несколько десятков яиц, остающихся прикрепленными к генитальному стерниту самки; самка остается в гнезде до выхода молоди, перемещающейся к ней на спину. Сходно поведение и мелких схизомид (*Schizomus*), делающих гнездо на небольшой глубине (всего около 1,5 см). У *Amblypygi* самка носит пакет с яйцами, прикрепленный к нижней стороне брюшка. Таким образом, у связанных с влажными местообитаниями и почвой паукообразных яйца либо откладываются в землю и сходные субстраты, откуда могут абсорбировать влагу, либо прикрепляются к телу матери, очевидно, таким путем снабжающей кладку влагой, транспирируемой через покровы.

В отряде настоящих пауков (*Araneina*) *Theraphosidae* откладывают яйца в рыхлых паутинных мешках, находящихся в земляных норах. *Lycosidae* носят с собою кладки яиц в плотном яйцевом паутинном коконе, удерживаемом под брюшком; *Pisauridae* — между ногами, а у *Pholcus* наблюдается вынашивание комочка яиц между хелицерами.

Плетущие ловчую паутину пауки опутывают отложенные кучки яиц многими слоями паутины, иногда инкрустируя ее палочками, кусками листьев и т. д., но в общем создавая защитный слой, препятствующий высыханию яиц.

В целом для эволюции класса паукообразных характерна тенденция к образованию почти клейдоичных яиц, сохранение в которых воды обеспечивается естественной высокой влажностью воздуха окружающей среды или создающейся внутри паутинного кокона.

У низших клещей (орибатоидные, тироглифоидные и др.) яйца развиваются только при высокой влажности окружающего воздуха во влажных субстратах, а у иксодовых клещей, разбрасывающих яйца по поверхности почвы, они покрыты водонепроницаемым восковым слоем и клейдоичны.

Из многоножек у типично почвенных симфил, например *Scutigerebella*, самки откладывают яйца небольшими кучками или в одиночку (рис. 83,12) в почвенных полостях, в зарослях влажного мха и т. п., что обеспечивает возможность абсорбции воды из субстрата.

Во влажной почве развиваются и яйца диплопод *Pselaphognatha* и *Juloidea*. Самки *Glomeris* покрывают свои яйца выделениями из анального отверстия и тоже откладывают в особые камеры, вырытые в почве. У *Polyxenus angustus* самка прикрывает собою отложенные яйца, вероятно увлажняя их при подсыхании. А у *Spirobolidae* (*Acrobolus*) самка увлажняет яйца отрыгиваемой из рта жидкостью и носит с собой.

У геофилид (*Geophilomorpha*) яйца очень чувствительны к дефициту влаги и уже при 99% относительной влажности воздуха сморщиваются

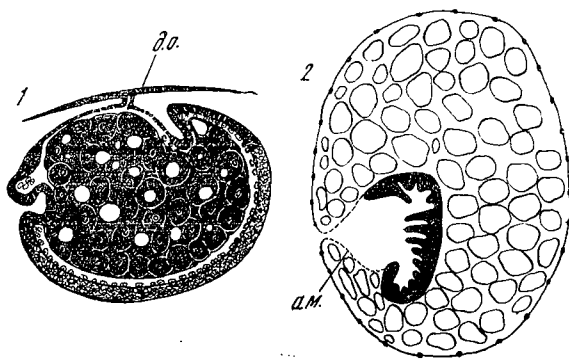


Рис. 98. Зародыши членистоногих

1 — мокрицы *Oniscus*; 2 — чешуйницы *Lepisma*; д.о. — дорсальный орган; а.м. — амнион (по Давыдову, 1914)

и погибают; самка обвивается вокруг комочка отложенных яиц, увлажняя их своими выделениями, содержащими и бактерицидные вещества. У литобиид яйца откладываются во влажную почву поодиночке; при подсыхании почвы яйца погибают. У сколопендрид (*Scolopendromorpha*) яйца (и впоследствии молодь) оберегаются самкой от контакта с почвой; яйца смачиваются выделениями самки. По-видимому, сходная забота о потомстве у *Scutigera*idae.

Яйца у многоножек всех групп неклеидоичные и чувствительные к высыханию. Таковы и яйца низших насекомых.

Для коллембол характерно набухание яиц во время эмбриогенеза, в результате чего наружная оболочка яйца, округлого при откладке, лопается и яйцо оказывается под защитой внутренней оболочки, на полюсах которой находятся остатки первой, наружной оболочки. Внутренняя оболочка яйца после этого становится менее проницаемой и дальнейшее развитие возможно даже при 98% относительной влажности воздуха. Насыщение воды яйцом коллембол связано, как и у многих многоножек, с функционированием так называемого дорсального органа эмбриона (Tiegs, 1942), деятельность которого способствует и отслаиванию эмбриональной хитиновой мембраны, выполняющей защитную функцию.

Вокруг зародыша у *Collembola*, благодаря деятельности дорсального органа, формируется защитная кутикулярная пленка (как у паукообразных и многоножек), по-видимому, сходная с таким же образованием у многих ракообразных. Среди ракообразных особого развития дорсальный орган, прикрывающий, как седло, зародыш, достигает у наземных форм — мокриц (рис. 98, 1), у которых яйца, хотя всегда находятся на вентральной стороне материнского организма, более подвержены иссушению, чем у водных форм. Значение дорсального органа, защищающего от губительного действия подсыхания непосредственно прилегающий к зародышу участок яйца, несомненно; и теперь кажется наивным заключение К. Н. Давыдова (1914) об этих образованиях, писавшего, что «во всяком случае никакой важной физиологической функции они, по-видимому, не имеют».

Из *Diplura* компоеиды (*Camptodea*) откладывают кучки яиц в полости почвы на специальном стебельке, отделяющем яйца от непосредственного контакта с частицами субстрата (Orelli, 1956). Такие же кладки у *Japygidae*, но у япиксов самка охраняет кладку от врагов, очищает от загрязнения, выделяя, по-видимому, антибиотические вещества, убивающие микробов, и при этом увлажняя поверхность яиц (Pagés, 1967; Gyger, 1954). У *Parajapyginae* самка тоже заботится о яйцах (Smith, 1961), но форма кладок у них отличная — не кладка в целом, а каждое яйцо на стебельке.

Таким образом, у *Diplura* яйца развиваются в атмосфере, насыщенной водяным паром, но, по-видимому (*Camptodea*), не нуждаются в контакте с влагой, т. е. приближаются к типу, промежуточному между клейдоичным и неклеидоичным. У эмбриона *Diplura* тоже имеется «дорсальный орган», как и у коллембол.

Переход к ярко выраженному клейдоичному типу яиц характерен для эктогнатных насекомых, что может быть сопоставлено с тем, что именно у них развиваются зародышевые оболочки — сероза и амнион, которыми зародыш отделяется от скорлупной оболочки (хориона) яйца. Сероза выделяет эмбриональные кутикулярные оболочки, самая наружная из которых бывает непроницаема для воды. Такое положение зародыша, защищенного от колебаний влажности в периферической части яйца (возможных при развитии в открытой воздушной среде, в которой бывает дефицит влажности), делает его менее уязвимым (рис. 98, 2; 99).

А. Г. Шаров справедливо подчеркивает, что защитная роль амниона бесспорна и обеспечила вырабатывающим зародышевые оболочки насекомым переход к жизни на поверхности суши на всех стадиях онтогенетического развития. Если яйца многоножек, коллембол и диплур, развивающиеся без амниона, могут существовать только в почве с постоянной насыщенностью воздуха влагой, отмечает этот автор то яйца с эмбриональными оболочками могут развиваться в самых различных условиях, даже в воздушной среде под прямыми солнечными лучами (Sharov, 1966) (аналогия с *Amniota* — Сергеев, 1943).

Даже у тизанур *Lepisma saccharina*, по данным этого исследователя, если яйца через неделю после откладки поместить при 18—19° в атмосферу с относительной влажностью 60—70%, а затем перенести через месяц в атмосферу с 85% RH, при той же температуре, вылупление молоди происходит нормально.

У чешуйницы яйца при откладке мягкие, легко деформирующиеся и на развитие зародыша в амниотической полости приходится всего около 15% периода эмбриогенеза.

Конечно, зародышевые оболочки не полностью защищают яйцо от потери влаги — амниотическая полость, заполненная жидкостью, является как бы буфером, сглаживающим колебания влаги в периоды ее дефицита; освобождение яиц от зависимости от влажных субстратов связано с развитием у крылатых насекомых относительно непроницаемых для испарения яйцевых оболочек, а иногда и дополнительных приспособлений (оотеки и т. п.).

В тех случаях, когда яйцевые оболочки (хорион) проницаемы, яйца птеригот, как указывалось выше, бывают типично неклеидоичными (студенистые яйца в «икре» ручейников и т. п.).

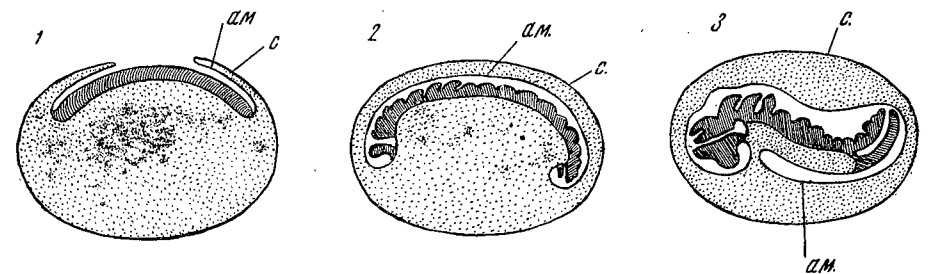


Рис. 99. Образование амниона (а.м.) и серозы (с.) у чешуекрылых
Желток выделен пунктировкой (по Давыдову, 1914)

Клейдоичные яйца встречаются у насекомых довольно редко. Так, при влажности воздуха всего лишь около 30% без всякого контакта с влагой развиваются яйца палочника *Carausius morosus*. Яйца божьих коровок *Chilocorus* развиваются и при относительной влажности 55%.

Яйца бабочек сатурний *Platysamia cercopia* способны к развитию при очень широком диапазоне влажности воздуха — от 0 до 100%. Однако в условиях эксперимента в атмосфере, насыщенной водяным паром, гусеницы вылуплялись из 84,4% яиц, а в сухой атмосфере — только из 7%. При этом оказалось, что вес яиц при всех относительных влажностях, кроме 100%, снижается, причем пропорционально дефициту влажности (Ludwig a. Anderson, 1942), т. е. они могут считаться клейдоичными, даже более клейдоичными, чем служащие классическим примером клейдоичности яйца птиц, не развивающиеся в абсолютно сухой атмосфере. Образно выражаясь, можно сказать, что среди насекомых по совершенству эмбриональных приспособлений к жизни на суше есть представители, находящиеся и на уровне амфибий, и на уровне рептилий, и на уровне птиц и даже имеющие яйца, более приспособленные к развитию при дефиците влажности, чем яйца птиц.

Как правило, однако, яйца, даже характеризующиеся как клейдоичные, требуют для своего развития влажности окружающей атмосферы, близкой к насыщению или насыщенной. Это давало ранее повод считать яйца насекомых вообще неклеидоичными (Needham, 1931). С этим связано и то, что яйца чаще всего откладываются во влажный субстрат или на поверхность живых тканей растений или, наконец, специально охраняются от испарения защитными щитками, оотеками и т. д.

Так, яйца непарного шелкопряда (*Porthetria dispar*) прикрываются защитным гигроскопическим войлоком из волосков брюшка самки. У кольчатого шелкопряда (*Malacosoma*) яйца в кладке заключены в гигроскопичную, но препятствующую испарению из них воды общую пленку. У жуков-щитососов (*Cassida*) группы яиц тоже покрыты общей склеивающей кладку стекловидной массой. У яблоневой моли (*Hyponomeuta malinellus*) развитие яиц происходит под защитой выделяемого самкой щитка, у щитовок (*Diaspidae*) — так же. У ложнощитовок (*Lecanipidae*) таким щитком служит само тело самки, у подушечниц (*Pulvinaria*) яйца защищены восковыми выделениями («овисак»). У тараканов и богомоллов яйца развиваются в особых «оотеках», имеющих (особенно у богомоллов) очень сложные многослойные стенки, препятствующие иссушению яиц.

В этих случаях можно говорить не о клейдоичных яйцах, а о «клеидоичных кладках», как в случае яйцевых коконов высших пауков. Впрочем, границы этих понятий условны; например, яйцо палочника имеет оболочки, не только гомологичные оболочкам яиц других насекомых, в частности ортоптероидов, но и такие наружные оболочки, которые можно рассматривать как аналоги оотеки, как «оотеку» одного яйца.

Однако эколого-физиологический результат в данном случае один — яйцо оказывается защищенным от потерь влаги. Защита яиц от высыхания может обеспечиваться за счет водонепроницаемости скорлупы (хориона), ее наружных и внутренних оболочек, содержащих воскоподобные или жироподобные вещества, препятствующие быстрой отдаче влаги. У клопа *Rhodnius* (Beament, 1946) различается семь слоев хориона, состоящих из задубленных протеинов, липопротеиновых комплексов и т. д., аналогичных находимым в кутикуле. Известны клейдоичные яйца и у других наземных членистоногих. Например, у искодовых клещей (*Ixodes*), разбрасывающих яйца по поверхности почвы, часть отложенных яиц оказывается клейдоичной, а часть — неклеидоичной и такие неклеидоичные яйца плохо развиваются даже при 100% относительной влажности воздуха.

Клейдоичными яйца клещей становятся в том случае, если они при откладке смазываются воскоподобными выделениями органа Женэ (Lees a. Beament, 1948).

Клейдоичность яиц определяется не только тем, что они исходно богаты влагой, но и тем, что в них образуется и удерживается много метаболической воды, источником которой бывают в первую очередь жиры.

ОБЩЕЕ НАПРАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ЯИЦ НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Клейдоичность яиц насекомых, связанная с дифференцировкой яйцевых и зародышевых оболочек, возрастание роли жирового метаболизма (см. гл. VII), конечно, урикотели зародыша, снижающая зависимость развития яйца от влажности субстрата, несомненно, — основная тенденция в эволюции этой стадии по пути адаптации к развитию на суше вне укрытий. С этой тенденцией связано и уменьшение роли ухода материнской особи за развивающимися яйцами, аналогичной заботе, проявляемой многими паукообразными, многоножками и япигидами. Из птеригот такое поведение прослеживается, пожалуй, только у ухверток. Самки ухверток откладывают яйца кучками в норках в земле, остаются при них и постоянно их облизывают, как это наблюдал и описал еще Де Геер в конце XVIII в.

У других птеригот общая тенденция — развитие клейдоичности яиц или откладка их в обеспеченные влагой субстраты.

В последнем случае бывает и утрата амниотической полости, что можно иллюстрировать примером перепончатокрылых.

Так, у пилильщиков имеется и амнион, и сероза. У одиночных пчел (*Chalicodoma*), ос (*Ammophila*) и других сперва закладываются оба слоя складки, но затем амнион перестает расти и остается только наружный (серозный) слой эмбриональной оболочки. У муравьев в связи с заботой о потомстве и константностью благоприятных условий в гнезде внезародышевая оболочка состоит из одного слоя клеток.

У эндобионтных перепончатокрылых инквилинов единственный слой оболочки (у *Eurytoma*) — сероза, а у таких паразитов, как многие яйцееды (*Aphidius*), прослеживается дальнейшая редукция серозы вплоть до ее полного исчезновения у *Caraphractus* и др. (Иванова-Казас, 1961).

Если проследить в общих чертах тенденции развития яиц у членистоногих, сопутствующие освобождению от связи с влажной средой, можно установить следующую закономерность.

Для низших наземных членистоногих характерна неклеидоичность яиц, развивающихся во влажном субстрате (почва и др.) и требующих контакта с ним или с проникаемыми покровами материнского организма. Неклейдоичность яиц сохраняется и у тех высших наземных членистоногих (насекомых), яйца которых требуют поступления воды извне. Аналогичные ряды у рептилий (Гиляров, 1948 б).

Следующий этап — выработка «потенциальной клейдоичности», т. е. способность яиц к развитию без поступления влаги извне, но при обязательном пребывании во влажной атмосфере, исключающей потерю воды (в почве и других субстратах или в коконах и оотеках).

Дальнейшая ступень — формирование клейдоичных яиц, имеющих препятствующие потере влаги оболочки (многие высшие насекомые) или покрываемых водонепроницаемой смазкой (искодовые клещи).

ЖИВОРОДНОСТЬ КАК АДАПТАЦИЯ, ОБЛЕГЧАЮЩАЯ ПЕРЕХОД К НАЗЕМНОМУ ОБРАЗУ ЖИЗНИ

Особый случай адаптации, освобождающей виды от обязательной связи с влажными субстратами на ранних стадиях онтогенеза, это живорождение. Живорождение может рассматриваться как приспособление к предохранению ранних стадий онтогенеза от неблагоприятных условий среды, способствующее освоению суши. Такая группа примитивных наземных членистоногих, как скорпионы, характеризуется живорождением. Характерно живорождение и для всех онихофор, кроме рода *Ooperipatus*, распространенного в Нотогее, представители которого откладывают яйца.

На онихофорах прекрасно прослеживается ряд переходов: 1) от яйцерождения (яйцекладущие *Ooperipatus*) к яйцеживорождению (*Peripatoides*, *Opisthopatus*), при котором яйца до выхода молоди остаются в матке, но эмбрионы в них развиваются за счет желтка яйца; 2) далее к настоящему, но еще несовершенному живорождению, при котором развивающийся зародыш образует «трофический пузырь» — спинной участок эктодермы, через который происходит всасывание питательной жидкости, находящейся в полости матки, выделяемой ее стенками (*Peripatopsis sedgwicki*, *Paraperipatus*) и, наконец, 3) к совершенному живорождению, при котором образуется настоящая плацента (рис. 100), через которую из стенки матки происходит снабжение эмбриона питательными веществами (южноамериканские *Peripatus*). Таким образом, у онихофор вырабатывается живорождение, аналогичное таковому плацентарных млекопитающих.

Скорпионы — все живородящие формы. У скорпионов, имеющих богатые желтком клетки (*Buthidae*), развитие эмбриона протекает в яйцеводах за счет питательных веществ яйца, т. е. окончание их зародышевого развития можно характеризовать как яйцеживорождение.

У тех же скорпионов, у которых нет запаса желтка в яйце (*Scorpionidae*), оплодотворенное яйцо остается в яичнике, зажатое складками его стенок, образующих по мере развития зародыша мешки («маточные мешки»).

Конец такого мешка, в котором находится эмбрион, представлен доходящим до кишечника отростком, внутри которого имеется извитая трубка, служащая «соской», входящая в рот зародыша. Через эту «соску» зародыш «пьет», активно заглатывая питательную жидкость, совершая движения зачатками хелицер и их пузыревидными придатками (рис. 101). При критерии живородности, соответствующем уровню плацентарных млекопитающих, адаптации *Scorpionidae* к питанию эмбриона несколько напоминают то, что наблюдается у сумчатых.

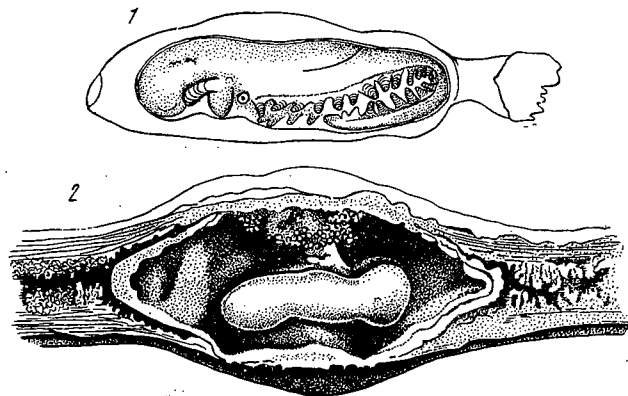
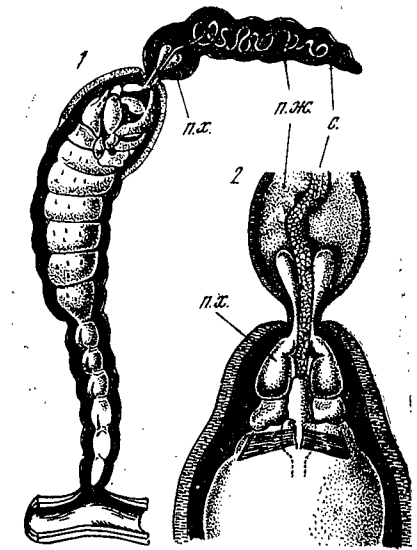


Рис. 100. Зародыши онихофор

1 — *Peripatus novaebritanniae* с трофическим пузырем; 2 — *P. trinitatis* в кармане матки (по Grassé, 1949)

Рис. 101. Зародыш скорпиона *Ischnurus* в отростке матки

1 — общий вид; 2 — передний конец п.ж. — питательная жидкость; п.х. — пузыревидные отростки хелицер; с. — «соска» (по Vachon, 1953)



У насекомых яйцеживорождение как исключение наблюдается у многих представителей таких групп, в которых нормально происходит откладка яиц (например у бабочек *Parnassius* и *Colias*, у листогрызцов *Chrysomela varians* Schell, у видов *Chrysolina* Motsch. и у других). В таких случаях условия среды можно считать неблагоприятными для ранних стадий развития, а живородность — адаптацией к исключению их влияния.

В тех же случаях, когда имгинальная фаза оказывается способной обеспечивать благоприятные условия для развития ранних стадий (при переходе к паразитизму), также наблюдаются различные формы живорождения, становящиеся нормой, например у веерокрылых (*Strepsiptera*), многих мух, таких, как *Larvivoridae*, многих *Oestridae*, мух це-це (*Glossina*) из *Muscidae*, *Hippoboscidae*, и других «Рупірага».

В последних случаях насекомые становятся свободными от связи с влажными субстратами, их свободные стадии развития протекают на суше в условиях дефицита влаги окружающего воздуха, хотя близкие к ним группы на стадиях яйца и личинки строго приурочены к влажным субстратам и мезофитным или гигрофитным биотопам. У таких форм нередко образуется сложная система снабжения пищей развивающегося в материнском организме потомства. Так, если у мух це-це формирование личинки осуществляется в яйце за счет желтка (хотя яйцо находится еще в яичнике), то дальнейшее развитие личинки до окукливания проходит в половых путях (во влагалище) самки, где личинка активно заглатывает питательную жидкость, выделяемую специальными железами («аденотрофная живородность»). Сходная картина у *Hippoboscidae*.

Конечно, яйцеживорождение тлей (*Aphidoidea*) или развитие зародыша, всасывающего через тонкие амнион и серозу питательную жидкость из половых протоков матери (у некоторых *Aphidina*), тоже способствует освоению этими сосущими насекомыми сухих местностей.

В задачу этой главы не входит разбор различных проблем и категорий живородности у наземных членистоногих, но несомненно, что в группах, в которых она вырабатывается, создаются дополнительные предпосылки к завоеванию сухих местообитаний, к существованию вида в условиях дефицита влажности.

Интересно, что как при живородности, так и при развитии яиц паразитических насекомых наблюдается сходное направление редукции частей яйца (хориона и желтка) и параллельные изменения эмбриональных оболочек: смена функции серозы, становящейся из защитной оболочки — трофической и т. п. П. Каммерер (1924) недаром рассматривал живорождение как специфическую форму паразитизма.

ПУТИ ПОПОЛНЕНИЯ ВЛАГИ В ОРГАНИЗМЕ НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Обеспечение поступления воды, восстановление ее потерь является основной проблемой, затрудняющей переход к жизни на суше водных организмов, возможность их удаления от водоемов. Обитание в почве и сходных субстратах, в укрытиях, где относительная влажность воздуха порядка 100%, позволяет поселяться вдали от водоемов представителям даже таких незащищенных от потери влаги групп беспозвоночных, как нематоды, дождевые черви и т. п. Переход к жизни вне укрытий на поверхности почвы в условиях постоянного дефицита влаги требует не только развития приспособлений к предохранению от потерь влаги, но и источников получения влаги извне.

Поступление воды в организм наземных членистоногих может осуществляться либо непосредственно при контакте с капельной или пленочной водой (путем всасывания через покровы или питья) или с пищей.

ВСАСЫВАНИЕ ВОДЫ ЧЕРЕЗ ПОКРОВЫ

Низшие наземные многоклеточные, обитающие в почве и других влажных субстратах, имеющие проницаемые для испарения покровы (планарии *Geoplana* и др., немуртины *Geonemertes*, нематоды, олигохеты, пиявки и др.), способны к восстановлению воды путем всасывания из окружающей среды. Покровы таких беспозвоночных, проницаемые для испарения, проницаемы и для поступления воды в организм, причем, как правило, проникновение воды из окружающей среды в тело животного осуществляется легче, чем в обратном направлении. В отношении проницаемости покровов низшие наземные беспозвоночные (точнее, почвенные беспозвоночные и обитатели сходных субстратов) очень близки к водным организмам, и при достаточной влажности среды восстановление запасов влаги через покровы не представляет для них экологической проблемы, что и определило особенности почвы как среды перехода к наземному образу жизни представителей многих групп водных беспозвоночных.

Восстановление запасов влаги через покровы при контакте с влажным субстратом известно и для многих групп наземных членистоногих, имеющих проницаемые покровы. Известно, что мокрицы способны всасывать влагу через плеоподии, а многие виды даже имеют специальное приспособление — их урлопии, сближаясь, образуют между собою капилляр, по которому вода из почвы поступает к проницаемым поверхностям плеона. Мокрицы способны также к всасыванию воды извне задней кишкой. Одной из основных функций коксальных мешочков симфила, диплопод, камподаид, япигид и тизанур тоже является отнимание

воды от влажного субстрата*. Известно всасывание воды коллемболами через вентральный тубус. В этих случаях поступление воды осуществляется преимущественно через определенные участки покровов, наиболее тонкие и лишенные липидсодержащей эпикутикулы.

Всасывание воды может происходить и через более значительные участки покровов — через межсегментные складки у *Geophilidae* и *Lithobiidae*, через всю поверхность покровов у личинок щелкунов р. *Agriotes* (Evans, 1944) и т. п.

Однако во всех таких случаях возобновления запасов воды через покровы животные, обладающие этой способностью, являются в сущности не настоящими наземными обитателями, приспособившимися к дефициту влаги, а обитателями почвы и других экологически сходных субстратов (подстилка, ткани растений и т. д.), т. е. организмами, по своим физиологическим особенностям занимающими промежуточное положение между водными и действительно наземными (Ghilarov, 1959).

В некоторых случаях доказана способность наземных членистоногих к поглощению не жидкой, а парообразной влаги из атмосферы. Наиболее убедительные данные получены при работе с иксодовыми клещами (Lees, 1946). Было найдено, что клещи *Ixodes ricinus* в сухой атмосфере теряют влагу. При 92% относительной влажности содержание воды в теле неокормленных клещей не меняется («равновесие относительной влажности»), а при более высоких показателях влажности воздуха содержание воды в гемолимфе клещей, ранее подвергавшихся иссушению, повышается. Поступление воды через покровы, а не через дыхательную систему, доказывается опытами с закупоркой дыхалец коллембоидом (не отражавшейся на поглощении воды из атмосферы).

Очень существенно то, что хотя у этих клещей хорошо развита эпикутикула (см. стр. 40), поступление воды происходило только при ненарушенной кутикуле — кутикула, подвергшаяся абразии, утрачивала эту способность, связанную с ориентацией молекул эпикутикулы. У клещей *Ornithodoros moubata*, обитающих в более сухих условиях, поглощение воды происходит уже при 82% относительной влажности воздуха.

Поглощение молекул воды происходит против градиента влажности, как поглощение ионов из пресной воды личинками насекомых, что свидетельствует об активности гиподермальных клеток. Действительно, после пребывания в атмосфере с высоким (35%) содержанием CO_2 (Browning, 1954) анестезированные клещи перестают поглощать влагу из атмосферы.

Более старые наблюдения над поглощением молекул из воздуха залегающим в почву на зимовку колорадским жуком (Breitenbacher, 1918) и кобылкой *Chortophaga* (Bodine, 1921) не безупречны, так как не исключают возможности всасывания воды из почвы.

Впрочем, и по более поздним данным (Ludwig, 1937) *Ch. viridifasciata* способна поглощать влагу из воздуха при 82% относительной влажности. Мокрицы *Armadillidium* и *Ligia* могут поглощать воду из воздуха только при относительной влажности выше 98% (Edney, 1951).

Поглощение водяного пара через покровы из воздуха, даже в тех случаях, когда оно доказано, происходит только при высокой влажности воздуха, причем такими видами, которые постоянно входят в тесный контакт с почвой (в почве влажность воздуха всегда близка к насыщению).

* У онихофор на брюшной поверхности конечностей развиты выпячивающиеся (*Opisthopatus cinctipes* Purc.) или невыпячивающиеся (*Peripatopsis*) коксальные мешочки, через поверхность которых происходит всасывание воды из влажной почвы, особенно интенсивное у *Opisthopatus* (Alexander a. Ewer, 1955).

Использование влажного воздуха как источника восстановления влаги в организме, естественно, не может рассматриваться в качестве надежной адаптации к восстановлению запасов расходуемой воды в теле животного при жизни на суше, т. е. в условиях дефицита влажности

ПИТЬЕ ВОДЫ НАЗЕМНЫМИ ЧЛЕНИСТОНОГИМИ

Питье воды до недавнего времени считалось редким способом восстановления запаса влаги у наземных беспозвоночных.

Бэкстон (Buxton, 1932) отмечал, что из насекомых пьют воду только мухи, пчелы и бабочки.

Но за последние годы было показано, что питье каплевой воды (роса и т. д.) распространено среди наземных членистоногих значительно шире, чем это предполагалось ранее. В частности, есть наблюдения, что могут пить воду мокрицы (*Oniscus asellus* L., *Porcellio scaber* Latr., *Armadillidium vulgare* Latr.). Это дает им возможность быстро восстанавливать содержание воды, даже если путем транспирации утрачено 25% от исходного веса (Купен, 1959). Но обычно мокрицы восстанавливают запас воды в организме за счет сочной пищи, избегая контактной влаги. Скорпионы погибают, если, высыхая, теряют около 40% веса. Однако если высохшим скорпионам дать возможность пить, они могут восстановить за счет выпитой воды 15% (*Pandinus eximialis* Pocock), 20% (*Buthotus minax* L. Koch.) и даже 25% (*Leiurus quinquestriatus* H. et E.) и таким путем восстановить жизнеспособность (Cloudsley-Thompson, 1962). Громадный лесной скорпион на Филиппинах — *Palmnaeus longimanus* — ежедневно выпивает много воды (Schultze, 1927). Отмечено питье капель влаги скорпионами; они захватывают капли клешнями хелицер (Nemenz и Grüber, 1967). Но большинство скорпионов не пьет. В отношении ложноскорпионов неоднократно отмечалось, что обитающие в сухих биотопах виды, например *Dactylochelifer latrelli* Leach, восполняют расход влаги питьем капель росы и в неволе охотно и много пьют (Weygoldt, 1966a). Наблюдалось питье воды и пауками (Millot et Fontaine, 1937). *Heteropoda* охотно набирается на воду. Пауки-птицееды (*Mygale*) в неволе пили в продолжение 30 мин.

Пауки р. *Segestria* после сильной потери влаги выживали, если им давали возможность пить воду. В опытах Немеца (Nemenz, 1954) виды сем. Theridiidae при голодании и пребывании во влажной атмосфере не теряют влаги, но при выдерживании в течение пяти дней в атмосфере над едким натром, высыхая, сильно теряли в весе, после чего охотно пили воду, почти полностью восстанавливая потерю в весе. Этот автор наблюдал, что голодные экземпляры *Aranea diadema* и *Tegenaria derhami* охотно пьют воду. Отмечено и что некоторые ликозиды могут высасывать воду из влажной почвы (Parry, 1954).

Сенокосцы (Opiliones) отличаются тем, что, как правило, нуждаются в питье: пьют охотно капли росы, дождя и т. п. (Savory, 1964).

Сольпуги, хотя и могут обходиться без воды, охотно пьют воду с помощью педипальп. Они обмакивают в воду концы педипальп, а затем подносят их ко рту (Hingston, 1935).

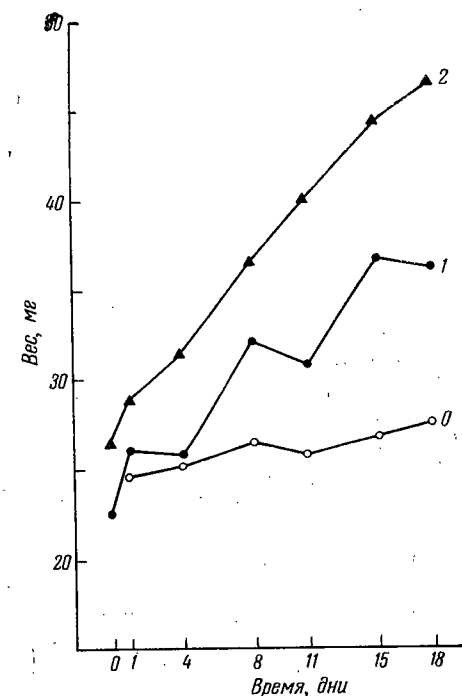
Среди Угруги телифоны тоже пьют воду; попав передними ногами, функционирующими как щупики, в воду, они начинают подносить воду ко рту хелицерами (Patten, 1917).

Охотно пьют капли и диплоподы, например *Sarmatiulus kessleri* Lohm. Наблюдалось и питье капель воды (при содержании в террариуме) сколопендрами (*Scolopendra cingulata* Latr.).

О большей, чем ранее полагали, распространенности питья воды

Рис. 102. Рост личинки *Tenebrio molitor* при 25°

0 — без доступа к воде; 1 — доступ к питью один раз в неделю; 2 — то же, два раза в неделю (по Mellanby a. French, 1958)



насекомыми писал Леклерк (Leclerq, 1946), однако этот исследователь считал, что личинки воду не пьют, а получают влагу только из пищи. Эдни (Edney, 1957) также полагал, что этой способностью обладают только взрослые насекомые, однако недавно было экспериментально показано, что, например, личинки мучного хрущака (*Tenebrio molitor*) не только могут пить воду, но и быстрее растут при доступе воды, как это видно из рис. 102, заимствованного из работы Мелланби и Френча (Mellanby a. French, 1958). Мелланби (Mellanby, 1961) нашел, что *T. molitor* без доступа к воде дает одну генерацию в год, а при равных условиях температуры и питания при доступе к питьевой воде развивается в шести поколениях! Последние авторы отмечают также, что пьют воду личинки суринамского мукоеда (*Oryzaephilus surinamensis* Fauv.), хотя, например, личинка мавританской козявки (*Trogoderma granaria* Everts.), обитающая в таком же сухом субстрате, не пьет воду. Многие растительные личинки охотно пьют воду. Это относится к ряду гусениц (например, *Pieris brassicae* L., *Diataraxia oleracea* L. и др.), к таким личинкам жуков, как блошка *Psylliodes chrysoccephala* (Dobson, 1955) и др. Питье воды отмечено и для многих сосущих насекомых. А. А. Махотин (1945) отмечает, что личинки черепашки (*Eurygaster intergriceps* Put.) первого возраста пьют воду, но не питаются; переход к высасыванию соков из растений осуществляется только после первой линьки. Известно и питье воды взрослыми клопами-черепашками после зимовки (Федотов, 1946).

Приведенные примеры показывают, что питье капель воды (росы, дождевой, конденсационной) — явление, в общем, не столь редкое среди наземных членистоногих, как еще недавно считалось.

Даже почвенные личинки насекомых, такие как проволочники *Agriotes*, хотя и обладают способностью к всасыванию воды через покровы, при случае пьют воду (Evans, 1944)*. Личинки мухи *Lucilia sericata* Meig. после диапаузы несколько обезвоживаются и, сталкиваясь при миграциях с каплевой водой, охотно ее пьют. Мигрирующие от растения к растению личинки озимой мухи (*Hylemyia coarctata* Fall.), шведской мушки (*Oscinosoma frit* L.) и опомизы (*Opomyza florum* Fabr.) охотно пьют воду в лабораторных условиях.

Однако питье воды может рассматриваться скорее как исключение, чем как правило, и если оно потенциально и не исключено, то осуществляется сравнительно редко.

* Как и онихофоры (Alexander a. Ewer, 1955).

При открытом обитании, особенно в более сухих местностях, вдали от водоемов питье капельной воды не является регулярным источником восстановления запасов воды. Дожди представляют для наземных членистоногих не постоянное, а эпизодическое явление, а роса во многих местах выпадает только при настолько низких температурах, что наземные пойкилотермные животные в это время неподвижны и активно не пьют.

ПИЩА КАК ИСТОЧНИК ВОДЫ

Приведенные данные показывают, что основным источником влаги для наземных членистоногих является не вода, а пища. Для низших наземных беспозвоночных, обитающих в почве и сходных субстратах (лесная подстилка, гниющая древесина и т. п.), в условиях постоянно высокой влажности среды, в периоды активности этих организмов пища всегда влажна и является одним из источников влаги. Только в таких влажных средах возможна сапрофагия, т. е. питание остатками растительных и животных организмов, подвергающихся микробиологическому разложению.

При обитании на открытой поверхности суши ни поступление воды извне, ни сапрофагия невозможны, и источниками воды становится пища — тела животных или высшие растения. Питание животной пищей, зоофагия, и в частности хищничество, широко распространено среди обитателей как водной среды, так и почвы, и переход к жизни на суше хищников не требует особых пищевых адаптаций.

Однако существование наземных хищников предусматривает наличие животных, служащих им пищей, и потому завоевание открытой поверхности суши членистоногими, развитие настоящего наземного образа жизни у представителей этого типа исторически выработалось на базе приспособления к питанию настоящими наземными, т. е. высшими сосудистыми растениями. Высшие растения, способные к отниманию воды, адсорбированной твердыми частицами почвы, и создающие сочную надземную массу, стали источником пищи и воды для многих групп наземных животных и, в частности, для ряда групп наземных членистоногих.

По-видимому, фитофагия, т. е. питание высшими зелеными растениями, развилась на базе сапрофагии, причем именно как приспособление к восстановлению запаса влаги за счет сочных мягких частей растений.

Известно, что среди низших членистоногих, связанных с почвой и подстилкой, отдельные представители могут от сапрофагии переходить к факультативной фитофагии. Так, мокрицы *Porcellio scaber* — типичные сапрофаги — при определенных условиях могут переходить к питанию нежными проростками всходов растения (например, в парниках). Это известно и для многих кивсяков, обычно питающихся гниющими растительными остатками, но иногда переходящих к питанию сочными частями растений, находящимися в почве (корни, клубни) или входящими в тесный контакт с ее поверхностью (листочки семядолей, плоды, например земляники).

Известны случаи питания живыми подземными частями растений, зарегистрированные как хозяйственно ощутимый вред, для таких типичных почвенных сапрофагов, как многоножки-симфилы *Scutigera im-maculata* Newp. (Miles a. Cohen, 1935; Edwards, 1961; d'Aguilar et al., 1962) и коллемболы р. *Onychiurus* (Sorauer, 1925).

Преимущественное питание живыми тканями надземных частей высших растений среди низших наземных членистоногих наблюдается в общем крайне редко, но именно такие группы оказываются наиболее

адаптированными к жизни в условиях дефицита влаги по сравнению с другими наиболее близкими к ним представителями.

Среди мокриц таковы *Hemilepistus*, питающиеся листьями всходов солянок (Димо, 1938). Среди клещей (единственной группы хелицеро-вых, включающей фитофагов) — это тетраниховые клещи. Среди энто-натных аптеригот таковы сминтуры. Такие фитофаги еще в сущности не приспособлены постоянно выносить дефицит влаги. Пустынные мокрицы *Hemilepistus* только на короткое время оставляют глубокие почвенные норы, выходя в часы, когда влажность воздуха у поверхности почвы близка к насыщению. Тетраниховые клещи поселяются на нижней поверхности сочных листьев, причем отгораживают себя от открытой атмосферы слоями выделяемой паутины. Ногохвостки-сминтуры держатся в густых влажных зарослях на нижней поверхности листьев и т. д.

Из наземных членистоногих только для многих групп крылатых насекомых (Pterygota) характерна высокая степень приспособленности к питанию надземными частями высших растений, обеспечившая им (а вслед за ними и хищным формам) расселение по всем участкам суши, где встречаются высшие растения. Степень усвоения растительной пищи, ее потребление зависят в значительной степени от режима влажности: для многих фитофагов количество пропущенной через кишечник растительной пищи зависит не столько от потребностей в еде, сколько от потребностей в воде.

Зависимость интенсивности питания растительной пищей от влажности среды хорошо известна и для почвенных преимущественных и факультативных сапрофагов.

Так, известно, что кивсяки *Blaniulus guttulatus* L. особенно сильно вредят, когда после влажного периода наступает засуха (Cloudsley-Thompson, 1958).

Повышение интенсивности питания живущих в почве вредных личинок насекомых (щелкунов, хрущей и др.) подземными частями растений при снижении влажности почвы было показано многими исследователями (Langenbuch, 1932; Гиляров, 1937, и др.).

Эта закономерность хорошо известна и для открытоживущих фитофагов. Хвое- и листогрызущие вредители сильнее вредят в жаркие и сухие годы, земляные блошки (Halticini) сильнее повреждают всходы в сухие весны и т. д.

Усвоение заглатываемых питательных веществ уменьшается в сухие периоды и в сухих местностях, когда насекомые пропускают через кишечник больше пищи, чтобы усвоить больше находящейся в пище воды. Так, саранчовые в более сухих условиях отличаются и большей прожорливостью и большим количеством экскрементов, в которых содержится много крахмала (до 40% от содержащегося в съеденном корме), хотя в составе ферментов кишечника саранчовых амилаза играет ведущую роль. В более влажных условиях потребление пищи саранчовыми снижается, а крахмала в экскрементах нет. Это доказывает, что при повышении расхода воды поедание саранчовыми избытка сочной пищи производится для компенсации расходуемой воды.

Наибольшей специализации питание и добывание воды за счет высших сосудистых растений достигают у Homoptera, высасывающих соки из флоэмы (механизм поступления соков из ситовидных трубок растений в хоботок тли исследован Миттлером — Mittler, 1958).

Непрерывный приток к ротовым частям сосущих насекомых соков, т. е. воды с растворенными и взвешенными в ней питательными веществами, обеспечивает возможность существования даже таких видов, у которых проницаемость покровов велика, в атмосфере с резким дефицитом влажности, чем, в частности, и объясняется обилие тлей и кокцид

в аридных местностях. Практически пассивное питание и получение обильной влаги делают возможным для щитовок переход к совершенно неподвижному образу жизни, а у форм, развивающихся на коре древесных пород, даже приобретение признаков вторичной радиальной симметрии — обе особенности, не встречающиеся более ни у каких наземных членистоногих.

Интересной особенностью пищеварения многих кокцид и тлей является выделение с экскрементами больших количеств сахара, так называемой «медвяной росы». Количество неусвоенного сахара, выделяемого тлями, бывает так велико, что в Средней Азии, например, прежде местное население собирало медвяную росу для употребления в пищу. На выделении сахаристых веществ основана и симбиотическая связь многих тлей, медяниц, кокцид и некоторых цикадовых с муравьями. Сухой остаток медвяной росы содержит около 55% сахарозы, 25% инвертирующих сахаров и до 20% декстрина. Выведение из организма большого количества таких усвояемых питательных веществ, как сахара, является физиологическим парадоксом. Еще в прошлом веке было выдвинуто предположение, что выведение тлями сахаров связано с малым содержанием белков в служащем им пищей соке растений; предполагалось, что для принятия необходимого для жизнедеятельности количества аминокислот тли вынуждены пропустить через кишечник такое количество сока, содержание в котором сахара превышает потребности организма. Этот взгляд, распространенный в литературе и теперь (Wigglesworth, 1953), не выдерживает критики. Питающиеся одинаковой с тлями пищей пенницы не выделяют сахара с экскрементами. Не выделяют его и развивающиеся под восковым щитком щитовки *Diaspinae*, а почвенные и галловые филлоксеровые, имеющие замкнутый кишечник, вообще не выделяют экскрементов, полностью перерабатывая и усваивая пищу (Гиляров, 1948). Кроме того, в медвяной росе тлей бывает много не только сахаров, но и аминокислот (см. табл. 14).

У тлей, развивающихся в галлах, сахар с экскрементами не выделяется, а переселенцы галловых тлей, например *Triphidaphis phaseoli* Pass., поселяющиеся на корнях растений в сухой почве, охотно посещаются муравьями и выделяют богатые сахаром экскременты. Осотная тля (*Macrosiphum sonchi* L.) на желтом осоте в степных районах, особенно в засушливые годы, выделяет много липких от сахара экскрементов, а в Подмосковье в теплице во влажной атмосфере не выделяет. Очевидно во влажном тепличном воздухе для покрытия транспирации достаточно того количества сока, которое необходимо для питания. Повышение транспирации при дефиците влажности воздуха приводит к необходимости высасывания больших количеств сока (в целях покрытия расхода воды), чем может быть усвоено насекомым. Именно этим следует объяснить и «дождь с деревьев в сухую погоду», наблюдаемый в Мексике. Таким образом, при дефиците влажности в воздухе высасывание тлями соков проводится не только и не столько для удовлетворения потребностей питания, сколько для восполнения расхода воды, что было подтверждено и специальными опытами с *Aphis fabae* Scop. (Гиляров, 1948). А. К. Мордвилко (1936) отметил, что «муравьи не посещают тлей, выделяющих восковую пыль или восковой пушок».

Это связано, очевидно, с тем, что восковой налет уменьшает испарение воды, благодаря чему такие тли могут ограничиваться меньшим объемом всасываемой жидкости. Так, у покрытой густой восковой пылью капустной тли (*Brevicoryne brassicae* L.) экскременты водянистые и несладкие. Личинки пенниц, живущие в скоплениях выделяемой ими пены, защищающей от испарения, не выводят с экскрементами сахара.

Конечно, восковой налет не только снижает транспирацию, но и защищает покровы от смачивания, что особенно важно в случае тлей, оби-

тающих в галлах: восковой налет защищает их от налипания жидких экскрементов.

Эти и другие данные позволяют рассматривать выделение медвяной росы как результат приспособления сосущих насекомых к компенсации повышенного расхода влаги за счет всасывания большего количества сока, чем требуется для целей питания.

В случае выработки морфо-физиологических или экологических, приспособлений, предохраняющих от повышенной потери влаги, *Homoptera* не выделяют медвяную росу.

Потребление сочной растительности пищи — один из основных источников влаги насекомых-фитофагов.

Были даже попытки установления корреляции между влажностью растительной пищи и содержанием влаги в организме вида насекомого, питающегося ею (рис. 51).

Среди потребителей веществ растительного происхождения есть такие, которые питаются пищей, содержащей очень мало воды, пищей сухой.

В некоторых случаях потребление такой сухой, но гигроскопической пищи, возможно, служит для усвоения гигроскопической влаги (Buxton, 1924). Применение против саранчовых отравленных приманок из жмыхов и сухого навоза основано на гигроскопичности этих материалов — в часы повышения влажности приземного слоя воздуха они впитывают воду и затем привлекают насекомых не пищевыми качествами, а влажностью. Иногда в субстрате, в общем производящем впечатление сухого, создаются очаги с повышенной влажностью воздуха — в хранимых семенах амбарные клещи (*Acarus siro* L. и *Tyrophagus putrescentiae* Zachv.) размножаются при влажности воздуха, близкой к насыщению (Гиляров, 1941), и питаются прорастающим мицелием. Но во многих случаях наиболее адаптированные к дефициту влаги насекомые могут питаться и сухими, не увлажненными остатками растений и животных, получая необходимую для себя воду за счет окисления водородных групп пищевых соединений, в основном жиров и углеводов.

Окисление 1 г жира дает 110 г воды, а в 1 г углеводов — 55 г воды. Эта так называемая «метаболическая вода» может удерживаться в организме многих групп обитателей аридных местностей и сухих субстратов.

Известны опыты с гусеницами мельничной огневки *Ephestia kuehniella* (Fraenkel and Blewett, 1944), показавшие, что при 70% относительной влажности для построения 1 мг сухой массы тканей куколки гусеницы потребляли 6,3 мг сухого вещества пищи, а при 0% относительной влажности требовалось 12,7 мг сухого вещества пищи на каждый 1 мг сухого веса куколки. Процентное содержание воды в куколках было в обоих случаях одного порядка, но вес куколок, воспитывавшихся в сухой атмосфере, был 40% ниже.

По исследованиям над личинками мучного хрущака (*Tenebrio molitor*), эта чернотелка содержит значительно больше воды, чем потребляемая ею пища, благодаря удержанию метаболической воды (Evans a. Goodliffe, 1939; см. также Marcuzzi e Misrello, 1959; и др.).

Известно, что некоторые чернотелки (р. *Gonopis*), обитающие в абсолютно безводной и лишенной какой-либо растительности пустыне Намиб, питаются воздушно-сухими остатками растений, заносимых с пылью сухим ветром из других местностей, и служат исходными звеньями для пищевых цепей, включающих даже позвоночных — змей, существование которых зависит от той пищи и той влаги, которые синтезируются в теле этих чернотелок (Brinck, 1956).

ЖИРОВОЕ ТЕЛО КАК ИСТОЧНИК МЕТАБОЛИЧЕСКОЙ ВОДЫ

В периоды между приемами пищи, во время вынужденного или закономерно наступающего периода голодания в условиях дефицита влаги в окружающей среде наземные членистоногие восстанавливают расходуюмую воду путем окисления резервных питательных веществ. У тех групп, которые наиболее приспособились к жизни на суше, имеются особые скопления клеток и ткани, переполненные резервными веществами.

Так, у настоящих пауков между слепыми выростами кишечника в полости тела имеется система клеточных тяжей, лучше развитых в брюшке, чем в головогрудь, и связанных с окончаниями мальпигиевых сосудов. В клетках таких тяжей накапливаются включения жира, переполняющие их после принятия пищи и расходующиеся при голодании; в этом случае в виде очень мелких липоидных капелек они поступают в гемолимфу. Гликогена в этой, так называемой промежуточной ткани у пауков нет. Жировые клетки пауков рассматриваются как аналоги жирового тела насекомых (Millot, 1949).

У скорпионов вокруг слепых выростов кишечника тоже имеется слой «промежуточных клеток», крупных полигональных структур, накапливающих резервные вещества.

Хорошо выраженное жировое тело имеется у многоножек. У диплопод жировое тело размещается между гонадами и фагоцитарными органами, покрывающими с боков кишечник и перинеуральную мембрану.

У хилопод жировое тело либо синцитиальное, либо представляет ткань, имеющую явственную клеточную структуру. Клетки всегда бывают переполнены жиром.

Содержание жира у разных групп наземных членистоногих выражается следующими цифрами (табл. 19).

У насекомых жировое тело окружает кишечник и другие внутренние органы и представляет собой лопасти синцития или ткань с хорошо выраженной клеточной структурой. Обычно можно различать парие-

Таблица 19

СОДЕРЖАНИЕ ЖИРА (В % ОТ СУХОГО ВЕСА) У НАЗЕМНЫХ
РАКООБРАЗНЫХ И МНОГОНОЖЕК
(По Caudray, 1961) и насекомых (по Wigglesworth, 1953)

Класс	Вид	Процент жира
Ракообразные	<i>Ligia oceanica</i>	6,4—12,0
Диплоподы	<i>Cylindroiulus silvarum</i>	6,1
	<i>Tachypodoiulus niger</i>	6,3
	<i>Glomeris marginata</i>	8,7
	<i>Polydesmus complanatus</i>	5,7
	<i>Pachybolus ligulatus</i>	6,8
Хилоподы	<i>Lithobius forficatus</i>	13,1
	<i>Geophilus carpophagus</i>	14,6
Насекомые (личинки)	<i>Apis mellifica</i>	18—21,3
	<i>Bombyx mori</i>	7,1
	<i>Galleria melionella</i>	43,6
	<i>Lucilia</i> sp.	до 30,0

тальный слой жирового тела (ближе к стенке тела) и висцеральный (ближе к кишечнику). Жировое тело обычно пронизано трахеями. В жировом теле особенно в период роста происходит накопление резервных веществ — жира, гликогена и белковых включений.

Жировое тело насекомых (как, по-видимому, и в случае других членистоногих) представляет мультифункциональный орган. Основные функции жирового тела — накопление резервных веществ, накопление экскретов и фагоцитарная деятельность. В некоторых случаях одни и те же клетки могут быть местом накопления и резервных, и экскреторных веществ; в других — эти функции выполняются различными клетками жирового тела.

В периоды голодания, при линьках и в течение метаморфоза у насекомых с полным превращением происходит потребление резервных веществ жирового тела, сопровождающееся образованием метаболической воды.

Значение резервов как источника метаболической воды особенно велико у насекомых с полным превращением в период окукливания, когда поступление воды извне с пищей исключено. Необходимостью экономии влаги объясняется то, что большинство даже открыто развивающихся личинок окукливается в укрытиях — в почве (где окукливающиеся личинки обычно делают себе земляную колыбельку с уплотненными стенками), в специально сплетенных коконах (внутри которых атмосфера быстро насыщается водяным паром за счет транспирации насекомого) и т. п. Что усиление расхода влаги может компенсироваться усиленной тратой резервных веществ (нормально используемых для образования яиц), показывают данные (табл. 20) по содержанию при разной влажности воздуха куколок сатурниид *Tropaea luna*, извлеченных из коконов (Ludwig a. Anderson, 1942).

Таблица 20

ИЗМЕНЕНИЕ ВЕСА КУКОЛОК САМОК
TROPAEA LUNA ПРИ РАЗЛИЧНОЙ
ВЛАЖНОСТИ ВОЗДУХА

Относительная влажность воздуха, %	Вес куколки перед выходом имаго, % от исходного веса	Среднее число яиц, отложенных одной самкой
100	95,4	187
76	86,6	171
56	82,6	123
27	72,8	88
0	70,6	42

По мере снижения веса куколки сокращается и количество откладываемых бабочкой яиц, причем немного снижается средний вес яйца, но содержание в яйцах воды не меняется. Это косвенно, но убедительно доказывает, что резервные вещества расходуются на образование воды при пребывании в сухой атмосфере.

В опытах с голодающими личинками (нимфами) и имаго кобылки *Chorthophaga viridifasciata* было найдено, что при постоянной температуре (25°) независимо от относительной влажности воздуха, если она не ниже 12%, это саранчовое сохраняет на постоянном уровне более трех недель содержание воды за счет удерживания метаболической

влаги (Ludwig, 1937). Однако те стадии и виды насекомых, которые обитают в атмосфере, насыщенной водяным паром (например, личинки и куколки японского хруща, развивающиеся в почве), не обладают такой совершенной способностью к удержанию метаболической воды (Ludwig a. Landsman, 1937).

У диплопод, менее приспособленных к перенесению дефицита влаги в окружающей среде, чем насекомые, процентное содержание воды при голодании ($RH=75\%$) несколько снижается, а процентное содержание жира падает с 8 до 5 (Saudray, 1961).

Основной источник запасаемой энергии у насекомых — жир. Именно жир накапливается личинками старших возрастов ко времени окукливания (у восковой моли до 43,6%, у синей мясной мухи до 22% и т. п.) или ко времени зимовки (у гусениц плодовой гусеницы до 20,5%, у жуков щавелевого листогрыза до 11,7% и т. п. — Ушатинская, 1952). У насекомых большое значение как запасное питательное вещество имеет и гликоген, содержание которого не превышает 5% у гусениц тутового и кольчатого шелкопряда, достигает 7% у взрослых гусениц полевой совки, а у личинок пчел — 33,5%.

У большинства куколок наблюдается U-образная форма кривой изменения дыхательного коэффициента в период окукливания. Это связывается, во-первых, с тем превалирующим значением, которое имеют жиры как источник энергии (и метаболической воды!), а также с анаэробным характером метаболизма (опыты с дневным павлиньим глазом — Schwan, 1940; с японским хрущом — Ludwig, 1931) в период окукливания, а иногда и во время зимовок в почве.

Для куколок, защищающихся от высыхания путем сооружения кокона или земляной колыбельки, характерно пребывание в условиях избытка углекислоты и дефицита кислорода — адаптация к этим условиям является одновременно и адаптацией к получению оксидативной (метаболической) воды.

Приведенные материалы показывают, что наземным членистоногим свойственно питье воды, являющееся, однако, только случайным дополнительным путем возобновления расхода влаги, как и другие пути контактного поступления воды в организм. Основным источником влаги является вода, имеющаяся в пище, в том числе и содержащаяся в небольших количествах (гигроскопическая влага) в кажущихся сухими пищевых продуктах. Нередко потребление больших масс пищи вызывается потребностями организма не в источнике энергии, а во влаге при ее дефиците. При дефиците влаги большое значение имеет усвоение метаболической воды. Велика роль метаболической воды и в те периоды, когда насекомые и другие наземные членистоногие не имеют возможности принимать пищу. Окисление запасных питательных веществ в такие периоды, особенно жиров (а у насекомых и гликогена), имеет огромное адаптивное значение, и у разных групп наземных членистоногих (скорпионы, пауки, диплоподы, хилоподы, насекомые) конвергентно вырабатываются особые клетки, ткани и органы (жировое тело), в которых накапливаются резервные вещества, служащие источником не только энергии, но и воды в периоды голодания и дефицита влаги.

Известную аналогию «жировому телу» как резерву веществ, дающих метаболическую воду, представляют жировые отложения обитателей аридных зон (жировой горб верблюдов, жировой курдюк курдючных овец, отложения жира у таких грызунов, как суслики, *Dipodomys* и *Perognathus* и т. п.). У верблюдов известна способность сравнительно долго обходиться без воды; грызуны, залегая в спячку, поддерживают запасы воды в организме за счет окисления резервных веществ; снижению потери воды грызунами в период спячки способствует пребывание в норах, где влажность воздуха высока, температура выровнена и значи-

тельная степень пойкилотермии, благодаря которой оказывается возможным снижение затраты энергии на поддержание обмена, падающего в период спячки.

За последнее время появились высказывания, оспаривающие значение метаболической воды (в частности, образующейся за счет окисления жира) и для насекомых (Mellanby, 1942), и для позвоночных (Schmidt-Nielsen, 1952). Однако аргументация ученых, отрицающих роль жирового метаболизма, сводится к тому, что усиление окисления жиров требует повышения интенсивности дыхания, а отсюда — увеличения потери воды через дыхательные поверхности. При этом не учитывается, что диффузия паров происходит медленнее, чем диффузия газов, вследствие явлений так называемого «коволума».

СПОСОБНОСТЬ К ПЕРЕНЕСЕНИЮ ПОТЕРИ ВОДЫ

Одним из приспособлений к обитанию на суше можно считать и способность к выживанию при значительных потерях воды. Казалось бы, должна наблюдаться обратная корреляция между влажностью местообитания вида и способностью выносить потери влаги. Однако такой четкой корреляции нет. Так например, дождевые черви могут терять до 75% общего количества содержащейся в их теле воды и не погибать (Roots, 1956), а потеря 18% воды даже не сказывается на их активности (Wolf, 1940).

Личинки колорадского жука, японского хруща, мучного хрущака, гусеницы мельничной огневки, клопы *Rhodnius* погибают, когда содержание воды в их теле падает примерно с 75 до 60%, а прямокрылые *Chortophaga* — при 56—59%. Личинки жука-носорога погибают, если потеряют 26—27% запаса воды. Имаго колорадского жука может потерять до 50% воды, но жуки *Lachnosterna* не более 15%. Гусеницы *Alypia* могут потерять воду (до 55% веса тела) и при этом сохранить активность. Различные виды мокриц оставались живыми при потере 50% веса тела за счет высыхания (Edney, 1951). Для диплопод *Tachypodoblus*, быстро погибающих при влажности воздуха около 45%, при содержании в течение 10 дней без пищи (при $RH=75\%$) отмечена потеря воды с 63 до 50%, а для *Glomeris* — с 70 до 55% (Saudray, 1961).

Наибольшей степени обезвоживания, сопровождающегося полной утратой активности, из насекомых, а может быть и вообще из членистоногих, могут достигать личинки мотылей *Polypedium vanderplanki* из мелких, часто пересыхающих на скальных луж Уганды. При высушивании при 6% относительной влажности в теле личинок сохраняется меньше 3% воды. В сухом состоянии эти личинки сохраняют жизнеспособность свыше трех лет при комнатной температуре, а температуру 68° они переносили около 10 час. (Hintop, 1960). Несомненно, что способность временно выносить потерю значительной части воды может рассматриваться как адаптация к жизни при недостатке влаги, компенсирующая несовершенную способность членистоногих экономить расход воды при обитании на суше.

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ДЛЯ ИЗБЕГАНИЯ КОНТАКТА С КАПЕЛЬНОЙ ВОДОЙ

Хотя основным препятствием к освоению суши водными группами животных является дефицит влаги и трудность восстановления траты воды, для наземных членистоногих бывает опасен и контакт с капельной и пленочной водой в периоды ее временного избытка после дождей и таяния снега.

Опасность контакта с водой связана, во-первых, с тем, что у многих насекомых и других членистоногих, у которых покровы в той или иной степени проницаемы для диффузии молекул воды, эта диффузия протекает в обоих направлениях с более или менее одинаковой скоростью, а нередко с большей скоростью из внешней среды в тело животного (Beament, 1945—1961). В результате при контакте с влагой нарушается осмотический режим, приводящий к гибели животного. Так, уже более полвека тому назад стало известно, что контактное увлажнение опасно для почвенных насекомых (Camegon, 1913), имеющих, как указывалось выше, проницаемые покровы. Во-вторых, для членистоногих, дышащих с помощью трахей или легких, опасна закупорка трахей пленкой воды, нарушающая бесперебойную диффузию газов через дыхальца.

Развитие гидрофобной эпикутикулы защищает организм членистоногого от смачивания. Существует определенная прямая корреляция между степенью развития гидрофобной липидсодержащей эпикутикулы и степенью адаптации членистоногих к жизни при дефиците влаги в окружающей среде (см. гл. I).

У тех членистоногих, у которых дыхание кожное и сплошной эпикутикулы нет, имеются несущие на вершине эпикутикулу бугорки (у онихиурид — рис. 20) или волоски (у личинки — *Tipula* — рис. 21, 2), препятствующей смачиванию.

Дыхальца, входные отверстия в перистигмальные камеры у всех наземных членистоногих всегда имеют гидрофобные покровы, даже в тех случаях, когда остальные покровы смачиваются водой. Так например, метапнеустические водные личинки двукрылых (комаров, долгоножек и др.) могут, поднимаясь к пленке поверхностного натяжения, прикрепляться к ней и дышать воздухом, так как их дыхальца окружены гидрофобными волосками.

Для трахейнодышащих форм, обитающих в воде, всегда важно, чтобы вокруг тела образовывался достаточно мощный слой воздуха, действующий как так называемая физическая жабра. Физическая жабра обеспечивает так называемое пластронное дыхание, при котором в трахеи попадает воздух из слоя, адсорбированного у поверхности тела в той области, где находятся дыхальца. Запас кислорода в том объеме воздуха, который примыкает к дыхальцам, быстро расходуется. Однако поскольку между газами в воздушном пластроне и газами в окружающей воде непрерывно происходит диффузионный обмен, с падением парциального давления кислорода в физической жабре ускоряется поступление в него молекул этого газа из окружающей воды, чем и поддерживается постоянно высокое содержание кислорода в воздухе, поступающем в дыхательные пути. Таким образом, пластронное дыхание обеспечивает вторичноводным членистоногим использование растворенного кислорода при сохранении дыхательной системы, приспособленной для дыхания кислородом воздуха. Именно так дышат в воде жуки-плавунцы, клопы-гладыши, пауки-серебрянки и др. Пузырек воздуха, уносимый под воду после подъема к поверхности водной личинкой *Tipula* sp., также служит своеобразной физической жаброй — под водой личинка использует растворенный в воде кислород не только путем кожного дыхания, но и с помощью трахейной системы. Между пузырьком воздуха, удерживаемым гидрофобными щетинками циркумстигмальных выростов, и окружающей его водой тоже создается газообмен, определяемый разностью парциального давления дыхательных газов (Гиляров, 1949).

Наземные членистоногие после сильных дождей, паводков и таяния снега тоже подвергаются затоплению, переносить которое они в большой мере способны, так как вокруг их тела (благодаря несмачиваемости покровов, а главное, наличию покрывающих его несмачиваемых

волосков) или участков с дыхальцами образуется физическая жабра. Так, обитающие во влажных районах жуки-жужелицы и другие имеют обычно достаточно густой покров из мелких волосков на надкрыльях и брюшке, позволяющий при затоплении образовывать физическую жабру (*Ophonus*, *Pterostichus* и др.).

По так называемому правилу Герсдорфа (Gersdorf, 1937; Гиляров, 1939), среди жуков, обитающих на песчаных почвах, больше металлически блестящих, а на тяжелых почвах — больше матовых, тело которых покрыто кутикулярными волосками. Это связано в известной степени с тем, что обитатели быстро пропускающих воду легких почв меньше подвергаются угрозе затопления, чем обитатели тяжелых, на поверхности которых вода может долго застаиваться.

Интересно, что в фауне аридных местностей имеются виды, не только не имеющие войлочка гидрофобных волосков, но (по нашим опытам) даже не способные плавать, имеющие удельный вес более 1 и при попадании в водоем — немедленно тонущие (*Tentyria nomas* Pall.). У таких форм, обитающих в местностях, в которых затопление не представляет постоянного фактора отбора, не выработалось и приспособлений к выживанию в условиях затопления, к изоляции от соприкосновения покровов с водой.

Активнодвигающиеся стадии развития наземных членистоногих могут не только пассивно переносить затопление (контакт с водой) благодаря несмачиваемости покровов, но могут вплавь, или передвигаясь по поверхности субстрата, уходить от затопления. Однако неподвижные стадии развития (яйца, куколки) лишены этой возможности и, как правило, имеют специальные приспособления для пластронного дыхания. Хинтон (Hinton, 1961) различает три типа дыхательных приспособлений хорионов яиц насекомых, облегчающих перенесение затопления. I тип — как у *Calliphoridae* и *Muscidae*, у которых пластрон образуется в области между линиями раскрытия скорлупы при вылуплении личинки. Ко II типу относятся яйца большинства *Muscinae* и некоторых *Spherosceridae*, у них большая часть поверхности яйца или вся поверхность целиком покрывается при затоплении слоем воздуха. И, наконец, III тип — как например, у водяных скорпионов (*Nepidae*), характеризуется наличием рожков, на которых и образуется пластрон.

Типы пластронов, в частности связанных с образованием таких специфических структур хориона, как рожкообразные выросты, формируются конвергентно в разных отрядах насекомых (Hinton, 1961).

В тех случаях, когда куколки развиваются в коконах, смачиваемые стенки коконов в условиях периодического сильного дефицита влажности благодаря своей гигроскопичности сглаживают колебания относительной влажности воздуха внутри кокона. А при затоплении полость внутри кокона обычно становится пластроном (Hinton, 1953). Иногда сходно с рожками хориона яиц функционируют дыхальцевые рожки куколок, например, у тигулоидных (Hinton, 1954).

АДАПТАЦИЯ ЧЛЕНИСТОНОГИХ К ЖИЗНИ В ПУСТЫНЕ

Переход членистоногих к жизни в воздушной среде, в ненасыщенной водяным паром открытой атмосфере мог осуществиться, как было выше показано, только при развитии таких черт их организации, которые обеспечивают сохранение воды в организме (непроницаемость покровов, трахейная система, выделение продуктов белкового обмена мальпигиевыми сосудами, обеспечивающими реабсорбцию воды, и т. д.). Только такие формы оказались способными перейти от скрытого образа жизни в почве и в сходных средах к обитанию на открытой поверхности суши.

И лишь представители тех групп, которые характеризуются наиболее совершенным режимом сохранения влаги, оказались способными обитать в открытой атмосфере не только в тех местах, где влажность воздуха сравнительно высока (берега водоемов, густые леса и т. п.), но и широко расселиться в разных природных зонах. Наиболее трудные в отношении водного режима условия существования — в аридных зонах, в частности в пустынях.

ГИГРОФИЛЬНЫЕ ВИДЫ В ПУСТЫНЕ

Однако, конечно, в пределах каждой зоны, каждого типа ландшафта, имеются местообитания различного характера и даже в пустынях есть и местности, прорезанные реками, и оазисы. Именно по таким наиболее влажным местообитаниям и происходит проникновение в пустынную зону представителей разных групп насекомых из местностей с более влажным климатом, ареал которых охватывает ряд зон. В пустыне особенно четко прослеживается «принцип смены стадий», сформулированный Г. Я. Бей-Биенко (1966). Так например, в Узбекистане только в тугаях (пойма Сырдарьи) и в оазисах встречаются клопы *Eurydema festiva* L. и долгоносики *Eusomus beckeri* Tour. (Яхонтов и др., 1962). В более северной зоне (в степи) эти обитающие на плакоре виды ведут себя как мезофилы, а в пустыне и полупустыне они становятся гигрофилами.

Таких примеров можно привести много; они иллюстрируют пути проникновения в пустынную зону насекомых, не имеющих специальных приспособлений к жизни в пустыне, находящихся в зоне пустынь влажные местообитания, такие как берега рек. От них по берегам магистральных каналов и арыков на орошаемых полях расселяются многие вредители сельскохозяйственных культур — в Узбекистане так расселились июньский хрущ (*Amphimallon solstitiale* L.), медведка (*Gryllotalpa unispina* Uv.), в Калифорнии так расселился листогрыз *Diabrotica balteata*, в Судане — трипсы *Caliothrips* и *Heliothrips* и т. п. (Гиляров, 1964).

В сухих же местностях пустынной зоны, не орошаемых ни естественно (как берега рек, оазисы), ни искусственно (ирригационная сеть, оазисы артезианского орошения), существование членистоногих связано со специфическими приспособлениями к перенесению дефицита влаги или к нахождению воды. Такие приспособления могут быть очень разного характера.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОЧВЫ И ТКАНЕЙ РАСТЕНИЙ ПРИ ОСВОЕНИИ ПУСТЫНИ НАСЕКОМЫМИ

Одним из наиболее распространенных путей приспособления насекомых к жизни в пустыне является вторичный переход от открытого обитания на поверхности почвы и растений к обитанию в почве, так как воздух в почве на известной глубине даже в аридных зонах бывает насыщен водяным паром. Как при завоевании водными животными суши почва представляет ту конкретную среду, которая использовалась и используется не имеющими надежных средств защиты от высыхания беспозвоночными (Гиляров, 1949), так и при проникновении мезофильных групп насекомых в аридные зоны происходит смена обитаемого яруса. Представители тех групп насекомых, которые в более влажных зонах развиваются вне почвенного яруса, при проникновении в сухие местности становятся обитателями почвы («принцип зональной смены ярусов» — Гиляров, 1951)*. Еще Бэкстон (Buxton, 1924) отмечал, что в пустыне при очень низкой относительной влажности воздуха в открытой атмосфере (15%), в песке уже на глубине около 7 см относительная влажность воздуха достигает 98%. Сглаженность колебаний температуры в почве приводит к тому, что и относительная влажность воздуха в ней подвергается незначительным изменениям. Поэтому представители некоторых типично почвенных или тесно связанных с почвой групп насекомых, например *Japygidae*, не имеющие специальных приспособлений к защите от высыхания, проникают и в глубь аридных зон; в Средней Азии, например, встречаются такие гиганты среди япигид, как *Jaryx dix* Skog.

Переходя к жизни в пустыне, многие распространенные в более влажных зонах открытоживущие насекомые находят благоприятные условия именно в почвенном ярусе. Так например, цикадки *Vanduzeei vestita* во влажной долине Миссисипи обитают на надземных частях кустов *Amorpha*, а на сухих склонах в Колорадо — на подземных. Аналогично ведут себя в сухих районах и другие пенницы (*Membracidae*, *Cercopidae*), поселяющиеся на корнях и не выделяющие в этом случае защищающей от высыхания пенистой слизи (Ball, 1915).

М. Н. Нарзикулов (1957) показал, что в Гиссарском хребте, в Таджикистане тли *Disaphis lappae* Koch, поселяясь на *Cousinia* на высоте 1700—2000 м на склонах северной экспозиции, размещаются на надземных частях растений, а в более сухих вертикальных поясах (1100—1400 м) — только в прикорневой части.

Короеды *Blastophagus piniperda* L., *Neotomicus laricis* Fabr., *Hylurgops palliatus* Gyll., развивающиеся в лесной зоне в коре стволов и ветвей, попав в посадки сосны на барханных песках Зауралья, развиваются там на корнях, т. е. в почвенном ярусе (Воронцов, 1937).

Еловый лубоед *Dendroctonus micans* Kug. в сосновых насаждениях в полупустыне юго-западного Прибайкалья тоже поселяется не в надземных частях деревьев, а в корнях на глубине около 1 м.

* Значение этих отмеченных мною положений (Гиляров, 1964) недавно подтвердил на основе северо-африканских материалов Дж. Фиори (Fiore, 1968 a, b).

Во многих систематических группах виды, живущие во влажных районах, обитают вне почвы, а обитатели аридных зон — в почве. Так, усач *Prionus coriarius* L., распространенный в лесной зоне, развивается в гнилых стволах в пнях деревьев, а *P. turkestanicus* Sem. и другие виды этого рода в Голодной степи — обитатели почвы, в личиночной стадии вредящие корням травянистых растений. Личинки златок и усачей развиваются обычно в тканях надземных частей растений (чаще древесных), а в аридных зонах личинки ряда усачей (*Dorcadion*) и златок (*Sternoceridae*) обитают вне тканей растений в почве. Галлицы рода *Winnertzia* в Европе известны из гнилой древесины, а в пустыне *Winnertzia asiatica* Mat. в личиночной стадии живут в почве у самых корней полыни (Мамаев, 1963). Червецы р. *Pulvinaria* (подушечницы) обитают на надземных частях растений, и их самки даже характеризуются специфическим приспособлением, защищающим от интенсивного расхода воды, — развитием защитного щитка (виноградная подушечница — *P. vitis* и др.). В Средней Азии на корнях полыней, а также в сухих местах Средиземноморья на корнях полыней обитает несколько видов подушечниц, ранее принимавшихся за *Pulvinaria*, выделенных теперь в особый род *Rhizopulvinaria* Borchsenius.

Конечно, сказанное относится не только к насекомым, но и к другим группам членистоногих. Так, завоевавшие аридные зоны (пустыни Средней и Передней Азии, Северной Африки) пустынные мокрицы рода *Hemilepistus* роют норы, достигающие, по измерениям Н. А. Димо (1938), многих десятков сантиметров глубины, достигающие до достаточно влажного и прохладного слоя почвы. Аналогично ведут себя мокрица *Venezillio arizonicus* в Аризонской пустыне, а в австралийских пустынях — представители рода *Buddelungia* (Edney, 1967). Примеров такой закономерности «зональной смены ярусов» можно привести много (Гиляров, 1951).

Не только популяции определенных видов, но и представители более крупных систематических групп насекомых, сформировавшихся в более умеренных и влажных зонах, при переходе к жизни в пустыне становятся обитателями почвы. Это прослеживается не только на примерах групп, распространенных севернее, но и на группах, распространенных в основном в тропиках. Характерен пример термитов. Во влажных тропических лесах термиты устраивают гнезда на деревьях, вне почвенного яруса. В местностях с чередующимися периодами ливней и засух или во всяком случае с выраженной сезонной сменой увлажнения термиты строят «термитники» — выступающие над поверхностью почвы сооружения, позволяющие избегать затопления и откочевывать выше почвенного яруса, оставаясь в укрытии при насыщении почвы водой. В пустынях, как у нас в Средней Азии (Димо, 1916; Луппова, 1958; Ghilarov, 1962), так и в Южной Африке (Coaton, 1958) термиты делают глубокие (иногда до 12 м) подземные гнезда. Будучи очень чувствительными к высыханию, пустынные термиты (семейство *Nodotermitidae*) и у нас в Средней Азии (например, *Anacanthotermes ahngerianus* Jacob.), и в Южной Африке (*Hodotermes mossambicus* Hag.) становятся типично почвенными жителями: обитая в ярко выраженных аридных биотопах, они всегда окружены воздухом, насыщенным водяным паром. Поэтому переход от обитания в надпочвенном ярусе к жизни в почве можно считать одним из основных экологических приспособлений насекомых, обеспечивающих заселение ими пустынь.

Конечно, во многих случаях приспособление к обитанию в почвенном ярусе требует адаптивного изменения, например конечностей, что, однако, нельзя рассматривать как непосредственное приспособление к жизни в пустыне, а лишь как косвенное. Так например, у пластинчатых жуков, обитающих в пустынной и полупустынной зонах, ярче

выражена копательная структура передних голеней (большая их расширенность или большая длина зубцов), чем у представителей этого семейства, живущих в лесостепи и лесной зоне. Это, несомненно, связано с тем, что в аридных условиях жуки, особенно самки, чаще и глубже зарываются. К числу таких косвенных приспособлений относится и выработка особой формы тела и модификации других пар конечностей, обеспечивающих передвижение в почве, например в сыпучем песке. Яркий пример представляют зарывающиеся глубоко в сыпучий песок клопы семейства Cydnidae — *Stibaropus henkei* Jak., среднеазиатские *S. hohlbecki* Kir. и внешне поразительно сходные с ними обитатели центральноамериканских пустынь *Scaptocoris talpa*. У этих клопов голени задних ног, лишенных тарзального отдела, несут обильные щетинки, увеличивающие отгребательную способность и обеспечивающие быстрое движение в толще песка (таких животных Семенов-Тянь-Шанский называл «псаммоколимбеты»). На поверхности же почвы такие формы даже плохо передвигаются. В пустыне Намиб (Южная Африка) чернотелки *Syntyphlus subterraneus*, живущие в песке, — безглазые, что указывает на их постоянное обитание в нем (Brinck, 1956).

В этой же пустыне на сыпучих склонах дюн обитают, например, такие чернотелки, как *Vernayella noctivaga* Koch (выходящие из песка только изредка по ночам), формой тела и конечностей очень напоминающие водяных жуков (Koch, 1962).

В пустыне даже у многих видов, некоторое время активных в открытой атмосфере, значительная часть жизни протекает в почве, что сказывается на строении их конечностей (многие чернотелки, хрущи и т. д.).

Вертикальный градиент температуры и влажности в почвенном ярусе позволяет таким сравнительно мелким и активным животным, как насекомые, активно находить и выбирать те условия, которые для них наиболее благоприятны; в периоды наиболее сильного иссушения пребывать в среде с умеренной влажностью и температурой.

Адаптацией к обитанию в сухих местностях у таких животных становится в значительной мере их поведение. Специфические морфологические адаптации таких животных к жизни в пустыне во многих случаях не непосредственные (к дефициту влаги), а косвенные — приспособления к попаданию в оптимальные условия гидротермического режима, связанные в первую очередь с приспособлением к рытью в почве.

Для Pterygota, обитающих в пустыне, особенно характерно развитие в почве личиночной стадии, хотя и в других зонах связь личинок с почвой хорошо выражена. Но, например, для чешуекрылых во влажной лесной зоне развитие в почве нетипично. В аридных же зонах многие гусеницы не только переходят к жизни в почве, развиваясь на корнях, но и уменьшают потерю влаги, сооружая вокруг себя чехлик (например, многие Graminae), инкрустируемый у живущей в сухих песках хондриловой огневки (*Bradyrrhoa gilveolella* Tr.) содержащими каучук экскрементами, снижающими водопроницаемость чехлика.

Характерно в аридных зонах и развитие насекомых внутри тканей растений, что также исключает угрозу высыхания. Поэтому большинство специализированных вредителей разных растений в пустыне — скрытоживущие.

В качестве примера можно привести комплекс вредителей лоха (*Eleagnus*), культура которого хорошо известна на юго-востоке Европейской части СССР и в Средней Азии («джиджа»). На сухом юго-востоке комплекс вредителей лоха состоит практически исключительно из скрытоживущих вредителей, причем скрытый образ жизни ведут виды, относящиеся к таким семействам, другие представители которых в лесной и лесостепной зоне — листогрызущие формы. Так, в качестве

вредителей лоха известна стволовая листовертка (Tortricidae), развивающаяся в лубе стволов (Гречкин, 1951). Скрытый образ жизни ведет и гусеница моли *Anarsia lineatella* L., прокладывающая сердцевинные ходы в концах молодых побегов. Скрытый образ жизни ведут и пять видов вредящих лоху личинок усачей. Анализируя комплексы галлиц, завоевавших пустынную зону, Б. М. Мамаев (1963) отмечает, что они представлены в основном формами, все преимагинальное развитие которых протекает в тканях растений. Переход к жизни в тканях растений, как и переход к жизни в почве, представляет собой проявление той же общей закономерности, которая лежит в основе принципа смены стадий (Бей-Биенко, 1930).

УСЛОВИЯ САПРОФАГИИ В ПУСТЫНЕ

Постэмбриональное развитие большинства насекомых в пустыне протекает в почве. Для личинок-фитофагов подземные части растений, богатые водой, представляют не только источник пищи, но и источник влаги. Поэтому многие виды личинок-фитофагов аридных зон крайне вредоносны, например личинки богарного шелкокуна *Pleonotus teretis* Мён. Насекомые-фитофаги в не слишком сухих пустынях, таких, как Голодная степь, могут быть активны в почве и в летний период, так как корни, луковицы и другие подземные части многолетних растений обеспечивают их влагой.

Обычные же почвенные сапрофаги, питающиеся гниющими растительными остатками, могут быть активны только короткий период ранней весной, когда почва влажна и пышно вегетирует эфемерная растительность. Так как этот период очень короток, в неорошаемых светлых сероземах Средней Азии такие типичные сапрофаги, как дождевые черви, отсутствуют (Димо, 1938; Валиахмедов, 1962). Поэтому сапрофаги представлены либо такими формами, которые имеют эфемерный цикл развития (многие личинки *Diptera-Cyclorhapha*), либо такими, которые питаются на поверхности почвы в те короткие часы суток, когда сухие растительные остатки увлажняются при выпадении росы (в основном взрослые формы активных ночью чернотелок).

Из развивающихся в сухой летний период сапрофагов в пустынях и полупустынях выделяются две группы — навозники и чернотелки. Навозники питаются экскрементами млекопитающих. Те виды, которые живут во влажных зонах (а в более сухих зонах — те мелкие виды, которые имеют эфемерный весенний цикл развития), не вырабатывают специальных приспособлений к сохранению влаги в своем пищевом субстрате: забота о сохранении влаги в навозе у мелких видов (род *Aphodius*) ограничивается зарыванием навоза в землю, где его высыхание замедлено. Личинки успевают закончить развитие до высыхания навоза; кроме того, личинки некоторых *Aphodius* spp. могут питаться и сочными живыми корнями растений. Часть пустынных видов рода *Aphodius* питается пометом грызунов в норах, т. е. в сущности ведет почвенный (троглофильный) образ жизни и во взрослом состоянии.

Однако в аридных условиях встречаются навозники (активные во взрослом состоянии в летнее сухое время), у которых в этот период происходит откладка яиц. Для них характерны сложные формы поведения жуков, сохраняющих для личинок (и для себя) влажный навоз, не теряющий той воды, которая в нем содержалась при выходе из кишечника млекопитающего. Такие навозники изготавливают из свежего навоза шаровидные, грушеобразные или колбасообразные комья; наружные стенки их уплотняются путем обкатывания по сухой почве, частицы которой цементируются навозом. В результате вокруг комка

свежего навоза образуется плотная корочка, под защитой которой закрытый в землю ком навоза сохраняет достаточную влажность в течение всего периода, необходимого для развития личинки.

Для *Scarabaeus*, *Gymnopleurus*, *Chironitis*, *Copris* и других родов активных в сухой период года, хорошо исследованы способы консервирования запасаемой пищи. У *Copris* самка охраняет и ремонтирует в случае повреждения так называемую педотрофическую камеру — запас навоза с уплотненными сцементированными стенками, в котором развивается личинка.

Но несмотря на разностороннюю изученность поведения навозников, исследователи не видели в нем основной черты — адаптации сапрофагов-скатофагов к сохранению влаги в запасах пищи в аридных местностях и в сухое время года.

Своеобразным приспособлением к сапрофагии в аридных условиях *Scarabaeidae-Laparosticti* было изменение характера питания, свойственное кравчикам (*Lethrini*), заготавливающим для личинок растительный силосуемый корм. Переход от силосования навоза к силосованию сочных всходов растений обеспечил этой группе «навозников» возможность широкой радиации форм в Средней Азии, завоевавших многие аридные (но не самые пустынные!) местности.

Приспособления чернотелок к сапрофагии в пустыне будут рассмотрены ниже.

ПЕРИОДЫ АКТИВНОСТИ НАСЕКОМЫХ В ПУСТЫНЕ

Открытоживущие взрослые стадии многих насекомых в пустыне характеризуются эфемероидным ритмом развития: личинки ведут скрытый (почвенный или внутрирастительный) образ жизни, а имагинальная стадия активна лишь короткий период весной, когда вегетируют растения — эфемеры и эфемероиды. Такие «эфемероидные» взрослые насекомые в пустыне характеризуются наименее «ксероморфным» обликом, имеют наиболее близкие к мезофилам требования к условиям среды. К весеннему периоду приурочен лёт термитов *Anacanthotermes* и большинства других насекомых. Для многих активных весной насекомых характерна дневная активность, в частности для таких чернотелок, как *Gonoccephalum rusticum* Ol. и др.

Виды же, активные в более поздний период, в жаркие летние месяцы обычно активны ночью, когда выше влажность приземного слоя воздуха, когда исключается нагрев прямыми солнечными лучами, повышающий интенсивность испарения и т. д.

Особенно характерен переход к ночной активности в пустынях более сухих и жарких, чем наши среднеазиатские.

Так например, можно сопоставить сроки суточной активности некоторых видов насекомых, встречающихся у нас в степной зоне Украины, и близких видов в Ливийской пустыне в Вади Каам в Триполитании (см. табл. 21).

И. К. Лопатин (1963) отмечает сдвиг активности на ночное время у многих листогрызлов в Средней Азии, принадлежащих в более влажных зонах к числу насекомых, активных днем.

Известно, что время активности в течение суток у видов с длительно живущей имагинальной стадией в аридных условиях меняется в течение сезона. Так, в Голодной степи чернотелки *Adesmia panderi* F.-W. весной питаются солянками днем, а летом — только в сумерки и рано утром (Яхонтов и др., 1962). В более сухих и жарких местностях, например в пустынях Северной Африки, изменение поведения еще контрастнее. В Триполитании *Pimelia obsoleta* Sol. весной активна днем, а летом — только ночью. Среди многочисленных чернотелок здесь

Таблица 21
ВРЕМЯ АКТИВНОСТИ НАСЕКОМЫХ В СТЕПИ И В ПУСТЫНЕ *

Вид насекомого	УССР, степная зона	Триполитания, пустыня	Вид насекомого	УССР, степная зона	Триполитания, пустыня
<i>Tentyria nomas</i> Pall.	День	—	<i>Timarcha tenebricosa</i> F.	День	—
<i>T. duplicata</i> Reitt.	—	Ночь	<i>T. latipes inequalis</i> Pic.	—	Ночь
<i>Pimelia subglobosa</i> Pall.	День	—	<i>Messor structor clivorum</i> Ruzs.	День	—
<i>P. giorgii</i> Koch.	—	Ночь	<i>M. arenarius</i> Fabr.	—	Ночь
<i>Chrysomela gypsophilae</i> L.	День	—			
<i>Ch. gypsophilae lucidicornis</i> Kust.	—	Ночь			

* Данные по Триполитании приводятся по наблюдениям Фиори (Fiore, 1957)

только *Zophosis punctata algeriana* Sol. активна в течение всего лета в дневные часы, другие виды Tenebrionidae (*Akis lybica* Grid., *Erodius bicostatus* Sol.), активные летом, выходят только по ночам, а днем укрываются в норах, как и редкие здесь жуки *Graphopterus serratus luctuosus* Dej. (Fiore, 1957).

В неаридных местностях беспозвоночные, еще плохо приспособленные к наземному образу жизни, тоже характеризуются ночной активностью (Гиляров, 1949; Cloudsley-Thompson, 1959).

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НАСЕКОМЫМИ НОР

Использование нор (в основном разных грызунов и других позвоночных) в дневные часы экологически очень напоминает уход в почву, но не требует выработки таких морфологических адаптаций (к рытью и т. д.), как у насекомых, активно зарывающихся. В открытый атмосфере наблюдаются падения относительной влажности приземного слоя воздуха от 95% на рассвете до 15% в полдень, а в норах грызунов влажность постоянно порядка 98% (Власов, 1932). Такие величины суточного перепада влажности атмосферного воздуха отмечены для пустынь Ближнего Востока (Buxton, 1923), Ливии (Fiore, 1957) и Туркмении (Власов, 1932).

Уход активных ночью пустынных насекомых в норы позволяет им избегать иссушения. Поэтому переход к обитанию в норах на всех стадиях развития является одним из распространенных путей приспособлений к жизни в пустыне. Эти своеобразные влажные местообитания в аридных зонах освоены москитами (*Phlebotomus*) и многими некровососущими двукрылыми (Sciaridae, Psychodidae, Phoridae и др.), неспособными жить в сухих условиях и освоившими в пустыне такие специфические местообитания, в которых влажность воздуха бывает постоянно высокой. Аналогичные антропогенные местообитания насекомых в пустыне представляют изученные Е. Н. Павловским (1945) в Иране подземные каналы оросительной системы, называемые там «канаты».

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ НАСЕКОМЫХ К ЖИЗНИ В ПУСТЫНЕ

Все разобранные типы приспособлений к обитанию в пустыне можно охарактеризовать как приспособления к нахождению в пустыне влажной среды. Многие из таких обитателей пустыни оказываются

очень чувствительными к высушиванию (термиты, москиты и др.), и в сущности таких пустынных насекомых можно охарактеризовать как «избегающих сухости» даже в тех случаях, когда данный вид вне зоны пустыни не встречается.

Такие виды экологически приспособлены к жизни в пустыне, но физиологически мало приспособлены к жизни в сухой атмосфере. Наряду с «избегающими сухости» пустынными формами насекомых, в фауне аридных зон имеется и большое число видов, способных к длительному существованию в сухой атмосфере, деятельность которых нередко протекает в дневные часы в летнее время, часто на открытой поверхности. Такие насекомые характеризуются прогрессивным развитием морфо-физиологических адаптаций к сохранению влаги в организме.

У активных в сухой атмосфере насекомых, ведущих в пустыне открытый образ жизни в дневные часы, вырабатываются приспособления, как бы продолжающие и усложняющие те линии эволюции, которые выработались как адаптации к наземному образу жизни. Особенно четко эти приспособления выражены у пустынных чернотелок — группы насекомых, пожалуй, наиболее адаптированной к жизни в пустыне.

Покровы насекомых, открыто живущих в пустыне, часто бывают черными. Казалось бы, эта окраска физиологически невыгодна в условиях напряженной солнечной радиации, так как способствует нагреву тела (даже светлая поверхность песка в местах, где днем активны черные Tenebrionidae, нагревается в пустыне до 75° — Buxton, 1932). Однако температура тела таких жуков значительно ниже. Черная окраска пустынных форм защищает их от вредной радиации, поглощая лучи, а температурный режим у таких форм характеризуется специфической регулировкой (Hesse, 1938). Под сплошной сильно развитой эпикутикулой расположена мощная экзокутикула, состоящая из многих слоев с различной плотностью, служащая термоизоляционным слоем (Семенова, 1963). Наличие в толстой кутикуле полостей, в которых могут происходить циркуляция, испарение и конденсация различных соединений, может способствовать снижению температуры тела без потери влаги. Во всяком случае, у выставленных на солнце живых чернотелок температура тела намного ниже, чем у убитых, причем потеря воды живыми происходит медленнее, чем мертвыми, что показывает, что терморегуляция происходит не только за счет испарения. Защищающая от транспирации, непроницаемая для испарения кутикула (Eder, 1942) со сплошной эпикутикулой развита не только у открытоживущих имагинальных форм, но и у живущих в очень сухой почве личинок пустынных чернотелок (Семенова, 1963). Прогрессивное развитие водонепроницаемых и термоизолирующих покровов, сильнее развитых, чем у обитателей других зон, является одним из основных физиологических приспособлений насекомых к жизни в пустыне.

Недавно были опубликованы данные о сравнительной устойчивости к высоким температурам и о величине транспирации у некоторых членистоногих, населяющих сухие пески пустыни Сахары (Délye, 1969).

Были найдены следующие величины, характеризующие скорость потери влаги (в мг/см²/час) при температурах, близких к летальным:

Название членистоногого	При 40°	При 50°
Сольпуга <i>Othoes saharae</i> Panouse	0,47	0,66
Таракан <i>Eremiaphila monodi</i> Chop.	0,34	0,60
Чернотелка <i>Prionotheca coronata</i> Ol.	0,47	0,61
Муравей <i>Messor aegyptiacus</i> Em.	1,56	3,84
» <i>Cataglyphis bombycina</i> Rog.	1,44	3,18
» <i>Monomorium salomonis</i> L.	0,73	1,33

Муравьи, уходящие в глубокие слои почвы по своим ходам, в которых влажность воздуха выше, а температура ниже, чем у поверхности, имеют более проницаемые покровы, чем другие членистоногие. У мелких *Monomorium*, у которых относительная поверхность тела больше, чем у крупных муравьев, проницаемость покровов для транспирации выше. У крупных муравьев Сахары проницаемость покровов вдвое ниже, чем у представителей тех же родов из Прованса (Délye, 1968).

Потеря воды насекомыми происходит не только за счет транспирации через покровы, но и при дыхании. Хотя трахейная система у членистоногих вообще может рассматриваться как адаптация к наименьшей трате воды при дыхании, у многих обитающих в пустынях жуков наблюдается дальнейшая эволюция в направлении экономии расхода влаги при дыхании. В условиях пустыни многие насекомые утрачивают способность к полету, так как при полете возрастает расход влаги.

У многих жесткокрылых, обитающих в пустыне, летные крылья редуцируются, а надкрылья срастаются вдоль спинного шва и приобретают функции стенки субэлитральной камеры, в которую открываются дыхальца. Такая субэлитральная полость, соединяющаяся лишь небольшим отверстием с внешней средой, вырабатывается у большинства пустынных *Tenebrionidae*, а также у многих обитающих в аридных условиях представителей других семейств жесткокрылых (у *Zabrus* из жужелиц, *Lethrus* из пластинчатоусых, *Timarcha* из листогрызов, *Liparus* и *Brachycerus* из долгоносиков, *Dorcadion* из усачей и т. д.). Замкнутая субэлитральная полость, куда открываются дыхальца, влажность воздуха в которой выше, чем в окружающей атмосфере, создает дополнительный к трахеям аппарат для установления градиента влажности между клетками и окружающей организм сухой атмосферой (Гиляров, 1949; Дизер, 1955; Cloudsley-Thompson, 1964).

Сросшиеся надкрылья позволяют тергитам брюшка быть перепончатыми, слабо склеротизованными. Через такие перепончатые участки покровов у насекомых происходит выделение значительных количеств углекислоты. Нарушение надкрылий у пустынных чернотелок приводит к компенсаторному вторичному утолщению и склеротизации тергитов брюшка у пустынных чернотелок (Бызова, 1960). Субэлитральная полость имеет и термоизолирующее значение. Последние функции, вероятно, свойственны и щитку клопов *Scutelleridae*, живущих в аридных (хотя и не самых пустынных) местностях.

Очень типичным приспособлением обитающих в аридных условиях жуков, в частности чернотелок, к экономии расхода влаги при выделении является и крипонефрия (см. гл. IV).

У пустынных чернотелок наблюдаются как бы дальнейшие усовершенствования тех основных линий приспособлений к сохранению влаги в условиях ее дефицита, которые характерны для наземных членистоногих вообще. Кутикула характеризуется большей общей толщиной, дифференцировкой экзокутикулярной части на много неоднородных слоев и сплошным развитием хорошо выраженной эпикутикулы. Трахейная система как бы приобретает дополнительный вестибулярный аппарат — субэлитральную полость. Выделительная система совершенствуется благодаря развитию крипонефридии. Эти особенности организации приводят к максимальному сокращению потери воды организмом. Однако в пустыне особенно остро возникает и вопрос о возобновлении запаса воды в организме (ср. Marguzzi, 1960; и др.).

Основным источником воды для насекомых-фитофагов являются растения; известно, что питание сочными частями растений производится насекомыми не только для потребления питательных веществ, но и для восполнения запасов влаги. Поэтому особенно опасны бывают вредные насекомые в сухие жаркие годы, в сухих местностях. Известно, что

многие листогрызущие насекомые утилизируют не все доступные им пищевые соединения, содержащиеся в пище (Шовен, 1953).

Например, в аридных местностях саранчовые потребляют столько растительной пищи, что их экскременты иногда оказываются богатыми крахмалом — веществом, обычно легко усвояемым этими насекомыми. Пропускание через кишечник большего количества пищи, чем требуется для питания, производится для усвоения воды.

Еще более показательно питание сосущих насекомых. В аридных местностях тли, высасывающие соки из тканей растений, выделяют значительно больше медвяной росы, т. е. экскрементов, богатых сахарозой и моносахаридами, чем во влажных местностях. Хотя у тлей их нежные покровы проницаемы для транспирации, эти насекомые в пустыне на надземных частях растений бывают очень обильны, а выделяемая ими медвяная роса накапливается в таких количествах, что прежде даже употреблялась в пищу. Поскольку тли, развивающиеся в галлах на тех же видах растений (т. е. находящиеся в насыщенной влагой атмосфере), медвяной росы не выделяют, как не выделяют ее и виды, защищенные от испарения восковым пушком, несомненно, что именно водный режим, а не недостаток в пище белков, как это часто указывается в литературе (Кузнецов, 1948), является причиной выделения тлями с экскрементами таких питательных веществ, как сахароза, что было проанализировано ранее (Гиляров, 1948). Этот вывод тем более справедлив, что тли способны выводить с экскрементами даже всасываемые ими с соком аминокислоты (Mittler, 1958). Пример саранчовых и тлей показывает, что насекомые, не имеющие развитых приспособлений к защите от высыхания и легко теряющие воду, могут процветать в аридных условиях при наличии растений, служащих основным источником воды для фитофагов.

Наиболее специализированные ксерофильные насекомые — некоторые чернотелки — могут, однако, существовать в таких местностях в пустыне, где не способны существовать растения, например в некоторых частях Калахари (Южная Африка). В сухом песке пустыни Намиб встречаются чернотелки *Gonopus* и слепые *Syntyphlus subterraneus*. Они существуют за счет того сухого органического вещества, которое за сотни километров приносится и отсортировывается у подножия дюн ветром. Бринк (Brinck, 1956) наблюдал, как самка *Gonopus* носит остатки растений в места своей яйцекладки; *Syntyphlus subterraneus* в пустыне Намиб встречается в скоплениях детрита.

Для чернотелок известна со времен классических исследований по водному режиму *Tenebrio molitor* (Buxton, 1932; Mellanby, 1932) способность к использованию метаболической воды, образующейся при окислении пищевых соединений, потребляемых в воздушно-сухом состоянии. Наиболее адаптированные к жизни в пустыне чернотелки в наиболее сухих местах, куда создаваемое растениями сухое органическое вещество заносится только ветром, становятся исходными звеньями в своеобразных цепях питания — уже за их счет и за счет образованной ими воды существуют такие встречающиеся в Намиб формы, как живущие в песках слепые безногие ящерицы *Typhlosaurus lineatus* и червеобразные ящерицы-амфисбены *Monopeltis leonhardi*, в свою очередь поедаемые змеями *Psammophis furcatus* (Brinck, 1956).

Таким образом, даже те части пустыни, в которых совершенно не могут произрастать растения, заселяются наиболее адаптированными к дефициту влаги насекомыми-чернотелками. Это сапрофаги, но сапрофаги необычного типа. Их можно назвать «ксеросапрофагами» в отличие от наших обычных сапрофагов, нуждающихся во влажной среде и в пище, подвергнутой предварительной переработке микроорганизмами.

Заселение пустыни насекомыми происходит за счет самых различных элементов — от форм, не имеющих специальных приспособлений к защите от высыхания и в пустыне выбирающих наиболее увлажненные, иногда очень своеобразные биотопы, до форм, специализировавшихся к добыванию и сохранению воды при ее отсутствии в свободном состоянии. Между этими крайними случаями прослеживается вся гамма переходов своеобразных экологических и морфо-физиологических адаптаций. Многообразие этих адаптаций, обеспечивающих общий результат — приспособление к жизни в пустыне, и определяет относительное богатство аридных зон наземными членистоногими, в частности насекомыми, многие из которых при сельскохозяйственном освоении пустынь становятся опасными вредителями культурных растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

(общие закономерности направлений филогенеза)

Приведенные выше данные показывают, что адаптации к жизни на суше в обстановке дефицита влаги охватывают большой, но определенный комплекс организационных признаков, обеспечивающих сохранение воды в теле животного.

Поскольку наземные членистоногие — сравнительно мелкие организмы, во всяком случае в среднем много мельче, чем представители завоевавших сушу групп позвоночных-амниот, у них отношение поверхности тела к его массе особенно неблагоприятно в отношении потери воды за счет транспирации и требует исключительно совершенных приспособлений к удержанию влаги.

Непроницаемость покровов для испарения лучше всего обеспечивается развитием содержащей липиды эпикутикулы. Снижающая транспирацию склеротизация, уплотнение и утолщение прокутикулярного слоя, даже при импрегнации его углекислым кальцием (как у мокриц, кивсяков), не позволяет освободиться от более или менее постоянной связи с влажной средой.

Расход влаги за счет испарения с дыхательных поверхностей трахей меньше, чем при кожном дыхании (дериватом которого является трахейное дыхание) и чем при разных типах легочного дыхания, возникающего на базе газообмена в жаберном аппарате, адаптивно изменившемся при оставлении водной среды. Развитие непроницаемых покровов вызывает необходимость интенсификации функции тех их участков, которые сохраняют проницаемость и способность к газообмену, и определяет прогрессивное развитие трахей.

Выведение конечных продуктов азотного обмена в заднюю кишку в виде соединений, трудно растворимых в воде, и реабсорбция воды также являются путем сохранения влаги наземными членистоногими. Интенсификация и локализация выделительной функции кишечника ведет к формированию мальпигиевых сосудов. Другой путь экономии расхода влаги, связанный с изменением путей экскреции — отложение таких трудно растворимых катаболитов в «почках накопления» — в кишечнике и его дериватах, в промежуточной соединительной ткани, под покровами, в жировом теле. Для наземных членистоногих оба эти пути экскреции выгоднее, чем выведение легко растворимых азотных катаболитов непосредственно во внешнюю среду через выделительные органы типа целомодулов.

Непременное условие освобождения от связи с водой или влажной средой — внутреннее осеменение. Для освобождения от связи с водной средой на протяжении всего онтогенеза необходимо также обеспечение развивающихся яиц водой и дающими метаболическую воду питательными веществами и развитие защищающих от высыхания яйцевых оболочек (или живорождение).

Наконец, оставление водной среды и такой влажной среды, как почва, возможно только при освоении источников постоянного восполнения расхода воды при ее отсутствии в свободном состоянии. Наиболее надежным основным источником воды для наземных членистоногих оказались высшие сосудистые растения, к питанию которыми не способны представители групп членистоногих животных, связанных с водной средой (повреждение растений щитниками — редкое исключение).

В разных группах наземных членистоногих прослеживаются тенденции к филогенетическим изменениям систем органов именно в этих направлениях. Однако даже наиболее совершенные адаптации в отдельных системах органов не обеспечивают совершенства приспособления всего организма как целого. Например, несмотря на внутреннее осеменение Isopoda, невозможно их существование не во влажной среде вследствие проницаемости покровов, частичного выведения растворимых продуктов обмена через целомодукты, примитивности органов воздушного дыхания и т. д.

У скорпионов развитие мощной эпикутикулы, мальпигиевых сосудов и других признаков адаптации к жизни на суше не компенсирует чувствительности к высыханию легочных полостей, наружно-внутреннего осеменения и других особенностей организации, лимитирующих возможность оставления влажных укрытий.

У сенокосцев трахейная система и внутреннее осеменение, казалось бы, обеспечивают оставление влажной среды, но несовершенство эпикутикулы и ведущая роль коксальных желез в выведении продуктов обмена делают их влаголюбивыми организмами.

Только в тех группах, где все системы органов адаптированы указанными выше способами, наблюдается наиболее полная приспособленность к жизни на суше.

Это в наибольшей мере относится к высшим насекомым и в несколько меньшей — к трахейным паукам, т. е. к группам членистоногих, завоевавшим открытые сухие местообитания.

Сравнительная морфология покровов, органов дыхания, выделительной системы и сопоставление процессов, связанных с размножением, показывают, что в разных группах наземных членистоногих по-разному вырабатываются адаптивные к жизни на суше черты организации, но наиболее выгодные типы приспособлений к этим условиям одинаковы у представителей разных групп. Выработка сходных морфологических приспособлений в разных группах животных названа М. М. Новиковым «гомоморфоз» (Novikoff, 1953), но в сущности должна рассматриваться как развитие по пути параллелизма или конвергенции, по пути выработки черт аналогичного сходства.

Процесс адаптации к новым условиям существования в течение филогенеза разных групп наземных членистоногих, несомненно, может рассматриваться как процесс, характеризующийся определенным направлением, т. е. как «ортогенетический» процесс. Однако в этом «ортогенезе» нет никакой мистики. Направляют эволюцию наземных членистоногих общие принципы организации типа, выработавшиеся еще в прежней среде обитания (в водной среде), и принципы наиболее функционально эффективных возможных изменений этой организации применительно к новым условиям (на суше).

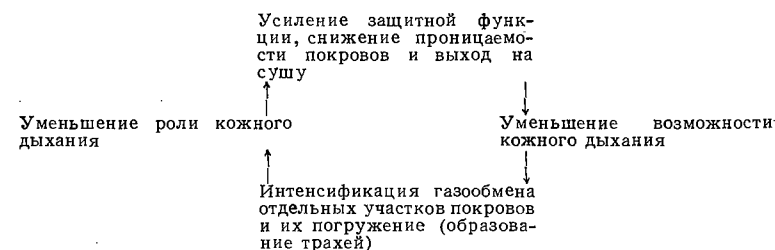
Эти закономерности направления филогенетического процесса выявляются при изучении не дивергентного развития в разных филогенетических ветвях, а, наоборот, при исследовании конвергенции и параллельного развития признаков у таксономически удаленных групп (классов, отделов) в пределах определенных типов.

Хотя изучение конвергенций (как и представления об ортогенезе) выпадало из поля зрения наших исследователей, как анализ конкрет-

ного филогенетического развития разных групп организмов, так и анализ параллелизмов и конвергенций убеждают в том, что филогенетическое развитие — процесс векторный, процесс закономерный. Корреляции, действующие по принципу обратной связи (Гиляров, 1966), представляют тот конкретный механизм, который направляет филогенетическое развитие. В качестве примера можно проанализировать те отношения прямой обратной связи, которые закономерно приводят к формированию и прогрессивному развитию трахейной системы в разных группах членистоногих и близких типов «Articulata».

Переход к жизни в воздушной среде обладающих кожным дыханием обитателей почвы и сходных влажных сред возможен только при общем снижении проницаемости покровов. Снижение проницаемости покровов ухудшает условия снабжения всех систем органов кислородом и делает необходимым усиление дыхательной функции (связанной с проницаемостью для газов и транспирации) определенных специализированных участков тела.

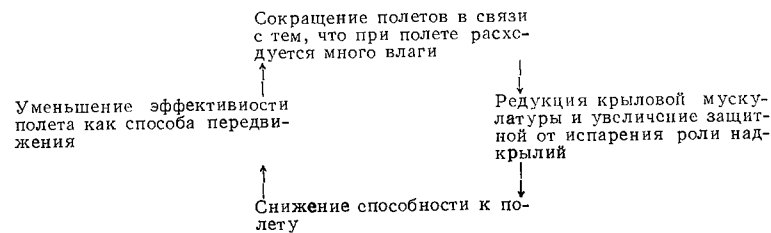
Поверхность таких проницаемых участков компенсаторно возрастает (путем образования углублений) при погружении способных к газообмену участков в глубь тела (образование трахей). Именно так в местах с наиболее проницаемыми покровами образуются трахеи у разных членистоногих (в местах сочленения сегментов у многоножек; в местах, связанных с органами чувств — трихоботриями, у клещей; в местах легочных впадин у пауков и т. п.). Интенсификация газообмена специализированных участков покровов, прогрессивное развитие трахей уменьшают роль кожного дыхания. Это позволяет прогрессивно развиваться комплексу приспособлений, снижающих проницаемость остальных покровов. Схематически отношения выражаются следующим образом:



По такому единому пути идет процесс дифференциации покровов, осуществляющих адаптацию в направлении и защитной, и дыхательной функций у пауков, клещей, многоножек, коллембол, энтогнатных насекомых. Так реализуется процесс автоматической регуляции пути филогенетического развития.

Сходно можно представить себе закономерное превращение надкрылий жесткокрылых в наружную стенку вторичной вестибулярной камеры трахейной системы (субэлитральной полости). Обитание в резко аридных условиях делает невыгодным полет как способ передвижения так как при полете расходуется много влаги, а при высокой температуре воздуха температура тела насекомого повышается до физиологических пределов. Прекращение полетов приводит к редукции крыловой мускулатуры и к постоянному положению надкрылий в сложенном состоянии.

Такое положение надкрылий способствует выгодному для организма снижению расхода влаги (момент, фиксирующий приспособление). Редукция крыловой мускулатуры уменьшает эффективность полета. Направление изменений и в этом случае хорошо укладывается в схему сложной прямой обратной связи.



Общая тенденция эволюции, регулируемой по принципу прямой обратной связи, приводит к конвергентному процессу редукции летных крыльев и к созданию субэлитральной полости под сросшимися надкрыльями у жуков, относящихся к разным семействам различных подотрядов. Механизм обратной связи в историческом развитии организмов объясняет и эмпирический закон ускорения эволюционного процесса. Изучение законов направления эволюции близких групп организмов позволяет и предсказывать дальнейшее направление их эволюции, примером может служить упомянутое во введении предсказание путей эволюции некоторых пчелиных, сделанное В. В. Поповым (1939).

Приведенный краткий обзор выработки однотипных приспособлений, однотипно построенных органов, сходных до мельчайших подробностей (кутикулы насекомых и кутикула клещей *Ornithodoros* и *Ixodes*, мальпигиевы сосуды насекомых и пауков, трахеи насекомых и пауков, сперматофоры орибатид и коллембол и т. п.), показывает, насколько глубоко бывает конвергентное сходство, захватывающее даже микроструктуры представителей разных типов. Сходно, например, ультрамикроскопическое строение клубочков почек мышей и мальпигиевых сосудов саранчовых (Berkaloff, 1960; Schmidt-Nielsen, 1965).

Поразительное сходство строения стебельчатых сперматофоров, их образования и способов откладки у клещей Oribatei и Trombididae и коллембол, т. е. у животных, относящихся не только к разным классам, но даже к разным подтипам, определяется глубокими чертами сходства строения внутренних половых органов этих филогенетически далеких друг от друга членистоногих. Сходны с ними в этом отношении и вилохвостки Campodeidae (Schliwa, 1965).

Сходны непарный семенник, парные семяпроводы, непарный обычно трубчатый семяизвергательный канал с открывающимися в него придаточными железами. И у орибатид, и у коллембол стебелек сперматофора формируется, по-видимому, за счет выделений железистого эпителия, выстилающего полость семенника (Pauly, 1952; Schliwa, 1965; Taberley, 1957).

* * *

И. И. Шмальгаузен (1940), ближе других эволюционистов подошедший к материалистической трактовке направленности филогенеза, вслед за Осборном, Абелем и А. Н. Северцовым старался строго разграничивать случаи конвергенций и параллелизмов.

Как пример конвергентного сходства (а не параллелизма) Шмальгаузен рассматривал, например, сходство пухоедов и вшей, т. е. сходство представителей разных отрядов, принадлежащих не только к одному классу, но даже к одному подклассу и инфраклассу насекомых.

Приведенные выше случаи глубокого сходства структур кутикулы, мальпигиевых сосудов, трахей и т. д. у представителей не только раз-

ных отрядов, но и классов и подтипов, по представлениям Шмальгаузена, несомненно, надо отнести к разряду конвергенций, а не параллелизмов.

Как ни трактовать разобранные черты аналогичного сходства целого ряда основных признаков организации наземных членистоногих (как конвергенции или как параллелизмы), их выявление позволяет понять общее направление и адаптивное значение изменений строения и отправления членистоногих при переходе к наземному образу жизни.

Для понимания путей закономерных эволюционных преобразований, позволяющих уловить направления эволюции, важным шагом, очевидно, может стать исследование жизненных форм в понимании этого термина, принимаемого Д. А. Кривоуцким (1967) и другими исследователями. Насколько далеко могут идти ряды параллельных изменений, показывают данные многих исследователей и у нас (Светлов, 1959; Заварзин, 1945—1947), и за рубежом (Ах, 1963; Tiegss a. Manton, 1958).

Эти вопросы неизбежно затрагивают такие общие и нерешенные проблемы, как общие определения аналогии и гомологии, разграничение случаев гомологии, гомойологии и параллелизмов, требующих глубокого анализа категорий «неслучайного сходства» (Remane, 1961).

Установившаяся в биологии терминология, связанная с этими понятиями, безошибочно относимая к более простым и определенным случаям, встречает затруднения в применении к переходным явлениям, становясь нередко причиной, затрудняющей их классификацию.

Достаточно отметить, что принято говорить о «гомологии» или об «анalogии» органов, т. е. применять чисто морфологические критерии к понятию в первую очередь функциональному, физиологическому, с которым связано представление об органе. Эта внутренняя диалектика понятия «орган» нередко выпадает из поля зрения морфологов.

Разобранные примеры несомненно аналогичного, но чрезвычайно глубокого сходства, выработавшегося в разных ветвях типа членистоногих в результате конвергенций или параллелизмов (различия между этими понятиями в сущности не качественные, а количественные), показывают, насколько осторожно следует относиться к признакам глубочайшего сходства (в формальной сравнительной анатомии заслуживавших выделения как гомологичных образований), как к показателям филогенетической близости. Только на основе сравнительного изучения организации многих систем органов большого ряда изучаемых организмов с привлечением данных обязательной функциональной оценки структур и при учете экологической обстановки возможной их эффективности можно делать выводы о путях филогенетического развития. И только правильно поняты ряды эволюционных преобразований могут быть и объектом, и критерием проверки тех общих закономерностей эволюционного процесса, которые удастся установить в результате глубокого исследования черт аналогичного сходства.

Нельзя забывать и о том, что именно изучение признаков аналогичного сходства, выяснение тех оптимальных черт организации, которые определяют эффективность приспособлений к тем или иным конкретным условиям среды и оптимальное в них функционирование, служит особенно ценным материалом для бионических исследований, для моделирования биологических процессов в технике.

In the course of transition of Arthropods from the aquatic mode of life via soil and analogous sheltered habitats with air saturated with water vapour to the terrestrial life at the soil surface in conditions of humidity deficiency during the phylogenesis different phylogenetic stocks undergo similar convergent changes of the organization. These changes depend on initial general organization patterns of the phylum, and on principles of maximally effective possible realization of the main vital functions in new environmental conditions. Thus quite regular changes are to be observed in following systems. A transpiration resistant tegument develops due to the similar differentiation pattern of the cuticle forming a rich in lipids epicuticle. The latter being formed on the base of but feebly differentiated cuticle independently in different branches of both Chelicerata and Atelocerata. Instead of branchial cutaneous or even of lung respiration a tracheal system develops, arising independently in higher Arachnids, in different Myriapods, in various entognathous and ectognathous insects on the base of skin respiration. The tracheal system is of the paramount importance in the economy of water during the process of gas exchange.

Instead of excretory organs of coelomoduct type, independently in different stocks of Chelicerata and in Atelocerata, the Malpighian tubules of various origin arise, develop and become of predominant importance as an adaptation for water economy. The isolation of waste products in special cells and tissues becomes also an important adaptation in the economy of the excretion water. Types of waste products undergo changes also quite regularly — practically insoluble matters as uric acid and guanine substitute highly soluble and toxic ones (ammonia, urea). Types of nitrogenous catabolites regularly change parallel to the change of habitats in different phylogenetic branches of various phylogenetic age.

Internal insemination — *conditio sine qua non* of the life in dry media — develops quite independently in different stocks of terrestrial Arthropods on the base of an «external-internal» one characteristic of more primitive Arthropods connected with soil and other moist media.

A tendency to the formation of cleidoic eggs or egg pods is also characteristic of most advanced groups of terrestrial Arthropods. Terrestrial life, especially in arid conditions, is connected with the development not only of adaptation to conservation of water in organism but also of new ways to gain water, of using metabolic one; such adaptations are also parallel developing in different stocks of terrestrial Arthropods.

Thus in different stocks and branches of the Arthropod phylum a regular direction of phylogenetic changes accompanying the transition to the terrestrial life takes place.

This phenomenon is due to the previous history of the given group and to a restricted number of possible adaptations to water deficiency.

The feed-back regulation of phylogenetic process corrects and accelerates the course of such adaptive changes.

A deep resemblance of adaptations in different Arthropod groups undergoing similar changes of cardinal environmental conditions results in definite convergent evolution.

Such parallel ways of phylogenetic changes may be called orthogenetic ones, the term «orthogenesis» becoming deprived of any idealistic meaning usually connected with it.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрикосов Г. Г. и др. 1949. Курс зоологии, 1, М., изд-во «Советская наука».
- Арнольди К. В. 1951. К выяснению зональных закономерностей образования новых группировок насекомых и заселения лесопосадок ксерофильными видами при лесном лесоразведении. — Зоол. журн., 31: 329—346.
- Балашов Ю. С. 1960а. Дermalные железы *Hyalomma asiaticum* P. Sch. et Schl. — Зоол. журн., 39: 1328—1334.
- Балашов Ю. С. 1960б. Рост и растяжение покровов тела иксодовых клещей при кровососании. — Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 19: 263—290.
- Балашов Ю. С. 1963. Строение покровов аргасовых клещей. — Энтомол. обзор., 42: 351—368.
- Балашов Ю. С., Филиппова Н. А. 1964. Водный баланс и критическая температура эпикуткулы у аргасовых клещей (Parasitiformes, Argasidae). — Энтомол. обзор., 43: 823—837.
- Бей-Биенко Г. Я. 1930. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчовых. — Тр. по защите растений, серия энтомол., 1: 51—90.
- Бей-Биенко Г. Я. 1950. Насекомые Таракановые. Фауна СССР, новая серия, 40, М.—Л., Изд-во АН СССР: 1—342.
- Бей-Биенко Г. Я. 1966. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип. — Журн. общей биол., 27: 5—21.
- Бей-Биенко Г. Я., Мищенко Л. Л. 1951. Саранчовые, ч. 1. Определители по фауне СССР, 38, М.—Л., Изд-во АН СССР: 1—376.
- Беккер Э. Г. 1925. К строению и происхождению наружных половых придатков Нуптероптера и Thysanura. — Тр. н.-и. ин-та зоологии Московского университета, 1: 157—206.
- Беккер Э. Г. 1940. Строение, роль и происхождение полости тела зерновых клещиков (Troglyphoidea). — Ученые зап. МГУ, зоология, 42.
- Боккер Э. Г. 1956. Пища и пищеварительный тракт паутиного клещика *Tetranychus urticae* Koch. в период активного состояния клещика. — Вестник МГУ, № 2: 103—111.
- Беккер Э. Г. 1957. Родственные связи клещей по анатомическим данным. — Вестник МГУ, № 4, 3—16.
- Беккер Э. Г. 1959. К вопросу о естественности отряда Acarina. — Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, 27: 151—162.
- Беклемишев В. Н. 1937. Класс ресничных червей (Turbellaria). В кн. «Руководство по зоологии» (под ред. Л. А. Зенкевича), 1, М.—Л., Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры: 386—457.
- Беклемишев В. Н. 1944. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Изд. 2 (1952). М., изд-во «Советская наука».
- Беклемишев В. Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. I—II, изд. 3. М., изд-во «Советская наука».
- Белозеров В. Н. 1960. Строение покровов гамазовых клещей (Parasitiformes, Gamasoidea). Энтомол. обзор., 39: 850—859.
- Берг Л. С. 1922. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Петроград.
- Болдырев В. Ф. 1915. Материалы к познанию строения сперматофоров и особенностей спаривания у Locustoidea и Grylloidea. — Тр. Русского энтомол. об-ва, 41, вып. 6: 1—224.
- Болдырев В. Ф. 1926. Некоторые данные о сперматофорном оплодотворении у насекомых. — Русское энтомол. обзор., 21: 133—136.
- Болдырев В. Ф. 1929. Сперматофорное оплодотворение у азиатской саранчи. — Изв. по прикладной энтомол., 4: 189—218.
- Брегегова Н. Г. 1956. Гамазовые клещи. Определители по фауне СССР, 61, М.—Л., Изд-во АН СССР: 1—127.

- Бызова Ю. Б. 1960. Вторичная склеротизация покровов у чернотелок.— Зоол. журн., 39: 540—545.
- Вавилов Н. И. 1920. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов.
- Валиахмедов Б. 1962. Характеристика фауны почв сероземной зоны Таджикистана.— Зоол. журн., 41: 1783—1792.
- Власов Я. П. 1932. О нахождении в окрестностях Ашхабада москитов в норах грызунов.— Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 3.
- Воронцов А. И. 1937. Вредители лесомелиоративных посадок западной части Казахской ССР. Итоги н.-и. работ ВИЗР за 1936 г., Л.
- Воскобойников М. М. 1931. О синтезе в морфологии.— Тр. IV Всес. съезда зоологов в Киеве в 1930 г., Киев — Харьков, ДВОУ: 71—73.
- Гиляров М. С. 1937. Факторы, определяющие вредоносность почвенных вредителей.— Защита растений, сб. 13: 41—53.
- Гиляров М. С. 1939. Влияние почвенных условий на фауну почвенных вредителей.— Почвоведение, № 9: 121—138.
- Гиляров М. С. 1941. О питании амбарных клещей *Tyroglyphus farinae* L. и *Tyrophagus putrescentiae* Zachw.— Докл. АН СССР, 30: 854—856.
- Гиляров М. С. 1945. Влияние способа расселения на ход онтогенеза насекомых.— Журн. общей биол., 6: 26—36.
- Гиляров М. С. 1947. Кожное дыхание обитающих в почве личинок долгоножек р. *Tipula* и условия дыхания в почве.— Докл. АН СССР, 56: 881—883.
- Гиляров М. С. 1948а. Эколого-физиологические причины выделения медвяной росы тлями и другими Homoptera.— Докл. АН СССР, 60: 477—480.
- Гиляров М. С. 1948б. Значение почвы как среды обитания в филогенезе наземных позвоночных.— Докл. АН СССР, 60: 293—296.
- Гиляров М. С. 1948в. Смена условий обитания в эволюции губоногих многоножек.— Докл. АН СССР, 60: 293—296.
- Гиляров М. С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Гиляров М. С. 1951. Использование насекомыми почвенного яруса в сухих частях ареала.— Успехи совр. биол., 32: 346—351.
- Гиляров М. С. 1957. Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых.— Зоол. журн., 36: 1683—1697.
- Гиляров М. С. 1958. Эволюция способов оплодотворения наземных членистоногих.— Зоол. журн., 37: 707—735.
- Гиляров М. С. 1959. Закономерности изменений морфологических и физиологических особенностей членистоногих при переходе к наземному образу жизни. Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, вып. 27: 118—133.
- Гиляров М. С. 1960. Некоторые общие задачи эволюционной морфологии беспозвоночных.— Успехи совр. биол., 49: 215—224.
- Гиляров М. С. 1962. Сравнительный эволюционный анализ способов осеменения у членистоногих.— Доклады на одиннадцатом—четырнадцатом ежегодных чтениях памяти Н. А. Холодковского. М.— Л., Изд-во АН СССР: 37—76.
- Гиляров М. С. 1964а. Основные направления приспособлений насекомых к жизни в пустыне.— Зоол. журн., 43: 443—454.
- Гиляров М. С. 1964б. Современные представления о гомологии.— Успехи совр. биол., 57: 300—316.
- Гиляров М. С. 1966. Эволюция насекомых при переходе к пассивному расселению и принцип обратной связи в филогенетическом развитии.— Зоол. журн., 45: 3—23.
- Гиляров М. С., Семенова Л. М. 1963. Эволюция кутикулы членистоногих.— Успехи совр. биол., 56: 208—227.
- Гречкин В. П. 1951. Очерки по биологии вредителей леса. Изд. МОИП.
- Давыдов К. Н. 1914. Курс эмбриологии беспозвоночных. Петербург — Киев, изд-во «Сотрудник».
- Дизер Ю. Б. 1955. О физиологической роли надкрылий и субэлитральной полости у степных и пустынных чернотелок (Tenebrionidae).— Зоол. журн., 34: 319—322.
- Димо Н. А. 1916. Роль и значение термитов в жизни почв и грунтов Туркестана.— Русский почвовед, № 7—10.
- Димо Н. А. 1938. Земляные черви в почвах Средней Азии.— Почвоведение, № 4: 494—526.
- Димо Н. А. 1945. Мокрицы и их роль в почвообразовании пустынь. Почвоведение, № 2: 115—122.
- Догель В. А. 1954. Олигомеризация гомологичных органов. ЛГУ.
- Дубинин В. Б. 1957. О новой системе надкласса Chelicerata.— Бюллетень МОИП, серия биол., 62, вып. 3: 25—33.
- Дубинин В. Б. 1959. О филогенезе хелицеровых животных подтипа Chelicerophora W. Dub.— Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, вып. 27: 134—150.
- Заварзин А. А. 1945—1947. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани, I и II. М., Медгиз.
- Захваткин А. А. 1952. Разделение клещей на отряды и их положение в системе Chelicerata.— Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 14: 5—46.
- Зограф Н. 1882. Материал к познанию эмбрионального развития *Geophilus ferrugineus* L. Koch. и *G. proximus* C. L. Koch.— Тр. Зоол. музея Импер. моск. ун-та.
- Иванов А. В. 1965. Пауки. Изд-во ЛГУ.
- Иванова-Казас О. М. 1961. Очерки по сравнительной эмбриологии перепончатокрылых. Изд-во ЛГУ.
- Каммерер П. 1924. Общая биология. М.
- Кауфман З. С. 1960. Трахейная система *Geophilus proximus* C. L. Koch.— Зоол. журн., 39: 1802—1810.
- Кауфман З. С. 1961а. Развитие трахейной системы *Lithobius forficatus* L.— Зоол. журн., 40: 503—511.
- Кауфман З. С. 1961б. Очерки по морфологии Chilopoda. Автореф. канд. дис., ЛГУ: 1—15.
- Ковалевский А. О. 1889. О выделительных органах некоторых насекомых, пауков и многоножек.— Записки Новоросс. об-ва естествоиспыт., 14, 2: 201—205.
- Ковалевский А. О. 1892. О жировом теле у насекомых, пауков и многоножек.— Тр. СПб об-ва естествоиспыт., 23, 1, Зоология: 55—57.
- Коштоянц Х. С. 1950. Основы сравнительной физиологии, 1. М.— Л., Изд-во АН СССР: 1—522.
- Криволицкий Д. А. 1967. Понятие «жизненная форма» в экологии животных.— Журн. общей биол. 28: 153—162.
- Кузнецов Н. Я. 1948. Основы физиологии насекомых, I. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Кузнецов Н. Я. 1951. Класс многоножки.— Руководство по зоологии (под ред. Л. А. Зенкевича), III. М., изд-во «Советская наука»: 124—166.
- Кузнецов Н. Я. 1953. Основы физиологии насекомых, II. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Лебедев А. Ф. 1914. О мальпигиевых сосудах личинок рода *Phytonotus*, функционирующих как сериктерии.— Энтомол. вестник, 2, Киев: 37—43.
- Ливанов Н. А. 1955. Пути эволюции животного мира. М., изд-во «Советская наука».
- Лопатин И. К. 1963. Формирование современной фауны листоедов Средней Азии и их экологические связи.— V Совещ. Всес. энтомол. об-ва, тез. докл.
- Луппова А. Н. 1958. Термиты Туркмении.— Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН Туркм. ССР, 2: 21—30.
- Любичев А. А. 1966. Систематика и эволюция. Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных.— Тр. Всес. совещ.: 45—57.
- Мамаев Б. М. 1963. Переход галлиц к обитанию в пустыне и их дальнейшая эволюция.— V Совещ. Всес. энтомол. об-ва, тез. докл.: 29—30.
- Мамаев Б. М., Семенова Л. М. 1961. Особенности строения кутикулы и кутикулярных образований личинок насекомых-ксилобионтов как приспособления к условиям жизни в древесине.— Зоол. журн., 40: 351—357.
- Мамаев Б. М., Семенова Л. М. 1965. Морфология кутикулы личинок галлиц (Diptera, Cecidomyiidae).— Докл. АН СССР, 162: 1404—1407.
- Мартынов А. В. 1937. О крыльях термитов в связи с вопросом филогении этой и соседних групп насекомых.— Сб. в честь акад. Н. Д. Насонова. М., Изд-во АН СССР.
- Мартынов А. В. 1938. Очерки геологической истории отрядов насекомых.— Тр. ПИН АН СССР, 7, вып. 4: 4—149.
- Махотин А. А. 1945. Поведение *Eurygaster integriceps* Put. при различных температурах в условиях опыта и в поле.— Докл. АН СССР, 47.
- Мельниченко А. Н. 1935. О периодическом появлении Collembola на снегу.— Вопросы экологии и биоценологии, сб. 2: 210—221, Л.
- Метальников С. 1896. О поглощении солей железа пищеварительным каналом таракана.— Изв. Импер. АН (5), 4: 495.
- Мордвилко А. К. 1936. Муравьи и тли.— Природа, № 4: 44—45.
- Нарзикулов М. Н. 1957. Правило смены стадий и распределение некоторых насекомых в Таджикистане.— Изв. Отд. естеств. наук АН Тадж. ССР, вып. 23: 123—128.
- Натали В. Ф. 1951. Зоология беспозвоночных. М.— Л., Учпедгиз: 1—535.
- Овчинникова Н. А. 1960. Некоторые физиологические показатели, характеризующие личинок шелкунов (Elateridae, Coleoptera).— Журн. общей биол., 21: 41—47.
- Оленев Н. О. 1931. Паразитические клещи Ixodoidea фауны СССР. Л., Изд-во АН СССР: 1—125.
- Павловский Е. Н. 1945. Колонды канатов как биотопы пустынных ландшафтов в Иране.— Энтомол. обозр., 28, 3/4: 75—84.
- Павловский Е. Н., Лепнева С. Г. 1948. Очерки из жизни пресноводных животных. М., изд-во «Советская наука».
- Палладин А. 1914. Об образовании мочевой кислоты у тараканов.— Тр. Петрогр. общ-ва естествоиспыт., 14: 231—243.
- Паркер Т. Г., Гасвелл В. А. 1914. Руководство к зоологии, I (вторая половина). М., Изд. И. Н. Кушнарев и Ко.
- Петерсен В. Э. 1907—1908. О сперматофорах чешуекрылых.— Тр. Русского энтомол. об-ва, 38: CLIX.
- Померанцев Б. И. 1932. К морфологии гениталий *Culicoides*.— Паразитол. сб. Зоол. ин-та, 3 (цит. по Шванвичу).

- Попов В. В. 1939. Семейство Fideliidae и морфологическая конвергенция среди пчелиных.— Докл. АН СССР, 22: 645—648.
- Светлов П. Г. 1959. Субституции при образовании зародышевых листков.— Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, вып. 27: 26—40.
- Свешников В. А. 1959. Типы размножения и развития многощетинковых червей в связи с их географическим распространением.— Зоол. журн., 38: 829—841.
- Семенова Л. М. 1957. Изучение проницаемости покровов почвенных насекомых для солей методом меченых атомов на примере личинок *Tipula paludosa* Meig. (Diptera, Tipulidae).— Зоол. журн., 36: 1826—1830.
- Семенова Л. М. 1958. Проницаемость покровов личинок хрущей *Melolontha melolontha* L. для солей Na_2HPO_4 .— Докл. АН СССР, 119: 389—390.
- Семенова Л. М. 1959. Особенности строения кутикулы водных личинок насекомых как приспособление к условиям существования.— Acta societatis entomologicae Cecho-Sloveniae, 56: 332—339.
- Семенова Л. М. 1960а. Особенности строения кутикулы почвенных насекомых в сравнении с водными и наземными как приспособление к условиям существования.— Журн. общей биол., 21: 34—40.
- Семенова Л. М. 1960б. Строение и проницаемость кутикулы некоторых вредных почвенных личинок насекомых.— Конф. по научной проблеме защиты растений. Будапешт: 379—384.
- Семенова Л. М. 1961. Зависимость строения кутикулы губоногих (Chilopoda) от условий существования.— Зоол. журн., 40: 686—693.
- Семенова Л. М. 1962. Строение и проницаемость кутикулы насекомых.— Защита растений от вредителей и болезней, № 2: 34—36.
- Семенова Л. М. 1963а. Адаптивные черты кутикулы ракообразных и ее морфологические особенности в ряду членистоногих.— Зоол. журн., 42: 1155—1160.
- Семенова Л. М. 1963б. Зависимость строения кутикулы некоторых Oribatei от условий существования.— Всес. симпозиум по почвообразующим клещам (тез. докл.), изд-во «Наука», М.: 22—23.
- Семенова Л. М. 1964. Различия строения покровов личинок насекомых целинных и орошаемых земель пустыни.— Журн. общей биол., 25: 311—318.
- Семенова Л. М., Родионова А. Н. 1961. Особенности кутикулы водных личинок насекомых в связи с условиями жизни.— Журн. общей биол., 22: 128—135.
- Сергеев А. М. 1943. Эволюция эмбриональных приспособлений рептилий. М., изд-во «Советская наука».
- Соснина М. Ф. 1960. Некоторые данные о строении кутикулы иксодовых клещей.— Тр. Об-ва естествоиспыт. при Казанском Гос. ун-те, 63: 88—95.
- Ушатинская Р. С. 1952. Направление некоторых физиологических процессов в теле насекомых в подготовительный к зимовке период.— Изв. АН СССР, серия биол., № 1: 101—114.
- Фаусек В. А. 1909. Отложения гуанина у пауков.— Записки Импер. АН, серия 8, 24, 3.
- Федотов Д. М. 1924. Об отношениях между Crustacea, Trilobita, Merostomata и Arachnida.— Изв. Рос. АН: 383—408.
- Федотов Д. М. 1946. Функциональные изменения имаго вредной черепашки в годичном цикле.— Изв. АН СССР, серия биол., № 4: 325—353.
- Федотов Д. М. 1966. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М., изд-во «Наука».
- Флоркэн М. 1947. Биохимическая эволюция. М., ИЛ.
- Холодковский Н. А. 1910. О сперматофорах, в особенности у насекомых.— Тр. СПб. общ-ва естествоиспыт., 41: 72—129.
- Холодковский Н. А. 1927. Курс энтомологии теоретической и прикладной, 1, М.—Л., ГИЗ.
- Черепанов А. И. 1957. Жуки-щелкуны Западной Сибири. Новосибирск, Изд-во АН СССР.
- Четвериков С. С. 1915. Основной фактор эволюции насекомых.— Изв. Моск. энтомот. об-ва, 1: 14—24.
- Чугунова М. Н. 1957. О выживании некоторых видов дождевых червей в воде.— Ученые записки Моск. гор. пед. ин-та, вып. 45: 151—161.
- Шаров А. Г. 1953. Развитие щетинохвосток (Thysanura, Apterygota) в связи с проблемой филогении насекомых.— Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, вып. 8: 63—127.
- Шаров А. Г. 1957а. Типы метаморфоза насекомых и их взаимоотношения.— Энтомот. обзор., 36: 569—576.
- Шаров А. Г. 1957б. Сравнительно-онтогенетический метод и его значение.— Зоол. журн., 36: 64—84.
- Шаров А. Г. 1958. О системе первичнобескрылых насекомых.— Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, вып. 27: 175—186.
- Шванвич Б. Н. 1949. Курс общей энтомологии. М., изд-во «Советская наука».
- Шимкевич В. М. 1908. Меторизис как эмбриологический принцип.— Изв. АН, СПб., серия 4, № 12: 947—1007.
- Шиперович В. Л. 1925. Биология и жизненный цикл *Panorpa communis* L.— Русск. энтомот. обзор., 19, 27.
- Шмальгаузен И. И. 1940. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Шмальгаузен И. И. 1964. Происхождение наземных позвоночных. М., изд-во «Наука».
- Шовен Р. 1953. Физиология насекомых. М., ИЛ.
- Шулов А. С., Вейсман А. И. 1959. Наблюдения над гемолимфой и ядом скорпионов.— Зоол. журн., 38: 1018—1027.
- Яхонтов В. В., Давлетшина А. Г., Васенкова В. М., Кориш П. Н. 1962. Типичные и массовые насекомые Голодной Степи. Ташкент, Изд-во АН Узб. ССР.
- Aguilar J. d', Anglade P., Cherblanc G., Pattier G. 1962. Essais de protection des cultures de pommes de terre contre la Scutigerelle.— Phytatrie — Phytopharmacie, 11: 129—135.
- Alexander A. J. 1956. Mating in scorpions.— Nature, 178, 867—868.
- Alexander A. J. 1959. Courtship and mating in the Buthid scorpions.— Proc. Zool. Soc. London, 133: 145—169.
- Alexander A. J. 1962. Courtship and mating in Amblypygids (Pedipalpi, Arachnida).— Proc. Zool. Soc. London, 138: 379—383.
- Alexander A., Ewer D. W. 1955. A note on the function of eversible sacks of the Onychophoran, *Opisthopatus cinctipes* Purcell.— Ann. Natal Museum, XIII, 2: 217—222.
- Alexander A. J., Ewer D. W. 1957. On the origin of mating habits in spiders.— Amer. Naturalist, XCI, 860: 311—317.
- Alexander R. D. 1964. The evolution of mating behaviour in Arthropods.— Sympos. Roy. Entomol. Soc. London, N 2: 78—94.
- Amitai P., Levy G., Shulov A. 1962. Observations on mating of a solifugid *Galeodes sulfuripes* Roewer.— Bull. Res. Council Israel, 11(B): 156—159.
- Amouriq L. 1960. Histologie de l'appareil digestive et des tubes de Malpighi de la larve de «Coccinelle septempunctate».— Bull. Soc. zool. France, 85, 21—35.
- Anderson A. D., Patton R. L. 1955. In vitro studies of uric acid synthesis in insects.— J. Exper. Zool., 128, 443—451.
- Andrewartha H. G., Birch L. C. 1954. The distribution and abundance of animals. Univ. Chicago Press.
- Angermann H. 1955. Indirekte Spermatophorenübertragung bei *Euscorpius italicus* (Hbst.).— Naturwissenschaften, 42: 303.
- Angermann H. 1957. Über Verhalten, Spermatophorenbildung und Sinnesphysiologie von *Euscorpius italicus* Hbst. und verwandten Arten.— Z. Tierpsychol., 14: 276—302.
- Anthon S. J. 1910. The larva of *Ctenophora angustipennis* Loew.— J. Morphol., 19: 541—560.
- Attems C. G. 1926. Chilopoda. In: K ü k e n t h a l, Hb. d. Zool., 4, I. Hälfte: 239—402. Berlin — Leipzig.
- Auclair J. L. 1960. Teneur comparée en composés libres de l'hémolymph et du miellat du puceron du pois.— Verhandl. XI. Internat. Kongr. Entomol., III: 134—140. Wien.
- Auclair J. L. 1963. Aphid feeding and nutrition.— Annual Rev. Entomol., 8: 439—477.
- Ax P. 1963. Die Ausbildung eines Schwanzfadens in der interstitiellen Sandfauna und die Verwertbarkeit von Lebensformcharakteren für die Verwandtschaftsforschung.— Zool. Anz., 171: 51—76.
- Badonnel A. 1951. Ordre des Psocoptères. Traité de Zool., éd. par P.-P. Grassé, X, 2: 1301—1340.
- Bahl N. K. 1919. On a new type of nephridia found in Indian earthworm of the genus *Pheretima*.— Quart. J. Microsc. Sci., 64: 67—120.
- Bahl N. K. 1945. The physiology of excretion in Indian earthworms.— Quart. J. Microsc. Sci., 85, 340.
- Ball E. D. 1915. Adaptations to arid conditions in Cercopidae and Membracidae.— Ann. Entomol. Soc. America, 8: 365—368.
- Beadle L. S. 1943. Osmotic regulation and the faunas of inland waters.— Biol. Revs, 18: 172—183.
- Beament J. W. L. 1945. The cuticular lipoids of insects.— J. Exper. Biol., 21: 115—131.
- Beament J. W. L. 1946. The formation and structure of the chorion of the egg in an Hemipteran, *Rhodnius prolixus*.— Quart. J. Microsc. Sci., 87: 393—439.
- Beament J. W. L. 1954. Water transport in insects. Sympos. Soc. Exper. Biol., VIII, Active Transport and Secretion: 94—117.
- Beament J. W. L. 1959. The waterproofing mechanism of Arthropods. I.— J. Exper. Biol., 36: 391—422.
- Beament J. W. L. 1961. The waterproofing mechanism of Arthropods. II. The permeability of the cuticle of some aquatic insects.— J. Exper. Biol., 38: 277—290.
- Beament J. W. L. 1961. The water relations of insect cuticle.— Biol. Revs, 36, 3: 281—320.
- Beams H. W., Tahmisian T. N., Devine R. L. 1955. Electron microscope studies of the Malpighian tubules of the grasshopper *Melanoplus differentialis*.— J. Biophys. and Biochem. Cytol., 1: 197—202.
- Beck L. 1968. Aus den Regenwäldern am Amasonas.— Natur und Museum, 98 (Frankf. a. M.): 71—80.

Beer G. de. 1930. Embryos and ancestors. IV ed. Oxford. Clarendon Press, 1958.

Bennet-Clark H. C. 1962. Active control of the mechanical properties of insect endocuticle.—J. Insect. Physiol., 8: 627—633.

Bennet-Clark H. C. 1963. The relation between epicuticular folding and the subsequent size of an insect.—Physiol., 9: 43—46.

Bennett D. S., Manton S. M. 1962—1963. Arthropod segment organs and Malpighian tubules, with particular reference to their function in the Chilopoda.—Ann. and Mag. Natur. Hist., Ser. 13, V, 546—566.

Berkaloff A. 1960. Contribution à l'étude des tubes de Malpighi et de l'excrétion chez les insectes.—Ann. sci. natur., 12-me Sér., 2: 871—947.

Birula A. 1894. Untersuchungen ueber den Bau der Geschlechtsorgane bei den Galeodiden.—Horae Soc. Entomol. Rossicae, XXVIII: 289—326.

Blanck M., Roughston F. J. W. 1960. The permeability of monolayers to carbon dioxide.—Trans. Faraday Soc., 56: 1832—1841.

Blasius W. 1866. Ueber die Gesetzmässigkeit in der Gewichtsabnahme der Lepidopteren.—Z. Zool., 16: 135—174.

Blower G. 1951. A comparative study of the Chilopod and Diplopod cuticle.—Quart. J. Microsc. Sci., 92: 141—161.

Blower J. G. 1955. Millipedes and centipedes as soil animals.—Soil. Zoology, Proc. Colloq. Univ. Nottingham: 138—151.

Blunck H. 1912. Das Geschlechtsleben des *Dytiscus marginalis* L. I. Teil. Die Begattung.—Zeitschr. wiss. Zool., 102: 169—248.

Bockemuhl J. 1956. Die Apterygoten des Spitzberges bei Tübingen.—Zool. Jahrb. (Syst.), 84: 113—194.

Bodine J. H. 1921. Factors influencing the water content and the rate of metabolism in certain Orthoptera.—J. Exper. Zool., 32: 137—164.

Boettger C. R. 1958. Die systematische Stellung der Apterygoten. Proc. 10-th Internat. Entomol. Congr. Montreal, 1956, 1: 509—516.

Böttger K. 1962. Zur Biologie und Ethologie der einheimischen Wassermilben.—Zool. Jb., Syst., 89: 501—584.

Böttger K. 1965. Zur Ökologie und Fortpflanzungsbiologie von *Arrhenurus valdiviensis* K. O. Viets 1964 (Hydrachnellae, Acari).—Z. Morph. u. Ökol. Tiere, 55: 115—141.

Böttger K. 1966. Einige biologisch-ökologische Beobachtungen an *Euthyas truncata* (Neum., 1875) und *Hydraphantes ruber* (Geer, 1778) (Hydrachnellae, Acari).—Zool. Anz., 177: 263—271.

Boivin A. 1929. Contribution à l'étude des corps puriques du «sang» des Crustacés décapodes.—Compt. Rend. Soc. biol., 102: 688—690.

Boné G. J. 1943. Recherches sur les glandes coxales.—Ann. Soc. zool. Belgique, 74: 16—31.

Borradaile L. A., Potts F. A. 1959. (with chapters by L. E. S. Eastham, J. T. Saunders, revised by G. A. Kerkut). The invertebrata. 3d ed. Cambridge Univ. Press.

Breitenbacher J. K. 1918. The relation of water to the behaviour of the potato beetle.—Publ. Carnegie Inst., N 263: 341—384.

Brinck P. 1956. The food factor in animal desert life.—In: Bertil Hanström. Papers in Honour of 65th Birthday. Zoology: 120—137.

Brinck P. 1957. Reproductive system and mating in Ephemeroptera.—Opusc. Entomol., 22: 1—36.

Brinck P. 1958. Parningens uppkomst och betydelse hos insekter och närtstående djurgrupper.—Entomol. tidskr., 78: 246—364.

Brinck P. 1961. Die Entwicklung der Spermaübertragung der Odonaten.—Verhandl. XI. Internat. Kongr. Entomol. Wien, 1960, I: 715—718.

Brinck P. 1962. Begattungsorgane und Spermaübertragung bei den isogeninen Perlodiden.—Verhandl. XI. Internat. Kongr. Entomol. Wien, 1960, III: 267—268.

Bristowe W. S. 1926. Observations on the mating habits of some web spinning spiders.—Proc. Gen. Meetings Sci. Business Zool. Soc. London: 1125—1146.

Brown A. W. A. 1938. The nitrogen metabolism of an insect (*Lucilia sericata* Mg.). I. Uric acid, allantoin and uricase.—Biochem. J., XXXIII: 895—902; II. ibid.: 903—912.

Browning H. C. 1942. The integument and moult cycle of *Tegenaria arctica* (Araneae).—Proc. Roy. Soc. London, B, 131: 65—86.

Browning T. O. 1954. Water balance in the tick *Ornithodoros moubata* Murray.—J. Exper. Biol., 31: 331—340.

Bruntz L. 1904. Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes.—Arch. Biol., 20: 217—422.

Buck J. B. 1962. Some physical aspects of insect respiration.—Annual Rev. Entomol., 7: 27—56.

Bücherl W. 1955—1956. Escorpiones e escorpionismo no Brasil. Mem. Inst. Butantan, 27: 121—155.

Bursell E. 1955. The transpiration of terrestrial Isopods.—J. Exper. Biol., 32: 238—255.

Buxton P. A. 1923. Animal life in deserts. London.

Buxton P. A. 1924. Heat, moisture and animal life in deserts.—Proc. Roy. Soc. London, B, 90: 123—131.

Buxton P. A. 1930. Evaporation from the mealworm and atmospheric humidity.—Proc. Roy. Soc. London, B, 106: 560—577.

Buxton P. A. 1932. Terrestrial insects and the humidity of the environment.—Biol. Revs., 7: 275—320.

Byzova J. B. 1958. On the role of cryptonephry in Tenebrionids.—Časop. Českosl. entomol. spol., 55: 209—219.

Cameron A. E. 1913. The insect fauna of the soil.—J. Econ. Biol., 8, N 3: 159—204.

Canestrini G. 1891. Abbozzo del sistema acarologico.—Atti Ist. Veneto, Sez. 7, 2: 699—725.

Carter G. S. 1948. A general zoology of invertebrates. London.

Carter G. S. 1965. Phylogenetic relations of the major groups of animals. Ideas in Modern Biol.—Proc. XVI Internat. Congr. Zool., 6: 429—445.

Caullery L., Mesnil F. 1901. Recherches sur l'*Hemioniscus balani* Buchh.—Bull. scient. Giard, 34: 325.

Cholodkovsky N. A. 1884. Sur les vaisseaux de Malpighi chez les Lépidoptères.—C. r. Acad. sci. Paris, 98: 631—633.

Cholodkovsky N. A. 1887. Sur la morphologie de l'appareil urinaire des Lépidoptères.—Arch. biol., III, 3.

Chopard L. 1949. Ordre des Dictyoptères.—Dans: «Traité de zoologie», P. P. Grassé (Ed.) t. IX. 355—407.

Christensen B., O'Connor B. F. 1958. Pseudofertilization in genus *Lumbriculus*.—Nature, 185: 1085—1086.

Cloudsley-Thompson J. L. 1950. The water relations and cuticle of *Paradesmus gracilis* (Diplopoda, Strongylosomidae).—Quart. J. Microsc. Sci., 91: 453—464.

Cloudsley-Thompson J. L. 1951. Epicuticle of arthropods.—Nature, 165, 692.

Cloudsley-Thompson J. L. 1958a. Drinking by scorpions.—Entomol. Monthly Mag., 94: 229.

Cloudsley-Thompson J. L. 1958b. Spiders, scorpions, centipedes and mites. Pergamon Press.

Cloudsley-Thompson J. L. 1959. Microclimate, diurnal rhythms and the conquest of the land by Arthropods.—Internat. J. Bioclimatol. and Biometeorol., III: 1—8.

Cloudsley-Thompson J. L. 1962. Some aspects of the physiology of *Buthotus minax* with some remarks on other African scorpions.—Entomol. Monthly Mag., 98: 243—246.

Cloudsley-Thompson J. L. 1964. On the function of the subelytral cavity in desert Tenebrionidae.—Entomol. Monthly Mag., 100: 148—149.

Cloudsley-Thompson J. L. 1967. Reproduction in Solifugae.—Turttox News, 45: 212—215.

Coaton W. G. H. 1958. The Hodotermitid harvester termites of South Africa. Union S. Africa, Dept. Agric. Sci. Bull., N 375 (Entomol, Ser., N 43): 1—112.

Cohen S., Lewis H. B. 1950. The nitrogenous metabolism of the earthworm.—J. biol. Chem., 184: 479—484.

Colosi G. 1928. L'aqua, medium respiratorio.—Bol. Soc. natur. Napoli, 37.

Colosi G. 1934. Die Organismen in ihrer Beziehung zum Wasser und Luft der Umwelt.—Wien. klin. Wochenschr., N 15: 1—12.

Condulis W. V., Locke M. 1965. The deposition of endocuticle in an insect.—Biol. Res., Western Reserve Univ.: 53.

Condulis W. V., Locke M. 1966. The deposition of endocuticle in an insect, *Calpodes ethlius* Stoll (Lep., Hesperidae).—J. Insect. Physiol., 12: 31—323.

Craig R. 1960. The physiology of excretion in the insect.—Annual Rev. Entomol., 5: 53—68.

Crampton G. C. 1928. The evolution of insects, Chilopods, Diplopods and other Arthropods indicated by a study of the head capsule.—Canad. Entomologist, 60: 129—141.

Cuénot L. 1948. Les Onychopnores.—Dans: Traité de zoologie, 8. P.-P. Grassé (Ed.), Paris, Masson et Co: 3—37.

Dahl E. 1963. Main evolutionary lines among recent Crustacea. Phylogeny and evolution of Crustacea.—Mus. Compar. Zool., Spec. Publ.: 1—25.

Davey K. G. 1964. Reproduction in the insects.—Edinburgh. Oliver and Boyd. 108 pp.

David K. 1936. Beiträge zur Anatomie und Lebensgeschichte von *Osmylus chrysops* L.—Z. Morphol. und Oekol. Tiere, 31: 151—206.

Davies W. M. 1927. On the tracheal system of Collembola.—Quart. J. Microsc. Sci., 71: 15—30.

Davies M. E., Edney E. B. 1952. The evaporation of water from spiders.—J. Exper. Biol., 29: 571—582.

Delaunay H. 1931. L'excrétion azotée des invertébrés.—Biol. Revs, 6: 265—301.

Délye G. 1968. Recherches sur l'écologie, la physiologie et l'ethologie des fourmis du Sahara.—Thèse, Fac. des Sciences de l'Université d'Aix—Marseille: 1—155.

Délye G. 1969. Perméabilité du tégument et résistance aux températures élevées de quelques Arthropodes sahariens.—Bull. Soc. Entom. France, 74: 51—55.

Demange J.—M. 1956. Contribution à l'étude de biologie en captivité de *Lithobius piceus gracilitarsis* Bröl.—Bull. Mus. nat. hist. natur., Paris (2), 28: 388—393.

Demange J. M. 1959. L'accouplement chez *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch) avec quelques remarques sur la morphologie des gonopodes et leur fonctionnement (Myr. Dipl., Spirostreptides).—Bull. Soc. entomol. France, 64: 198—207.

- Dennell R. 1947. The occurrence and significance of phenolic hardening in the newly formed cuticle of Crustacea (Decapoda).—Proc. Roy. Soc., B, 134: 485—502.
- Dennell R. 1958. The hardening of insect cuticles.—Biol. Revs, 33: 178—196.
- Dennell R., Malek S. R. A. 1953. Homology of the layers of the epicuticle of insects.—Nature, 171: 298.
- Doane J. F. 1968. The influence of soil moisture on survival of eggs of the prairie grain wireworm, *Ctenicera destructor*.—Canad. Entomologist, 100: 362—373.
- Dobson R. M. 1955. A contribution to the knowledge of the flea beetles associated with cruciferous plants (unr. no Mellanby a. French, 1958).
- Dodds S. E., Ewer D. W. 1952. On the rate of water loss of *Peripatopsis moseleyi* (Wood—Mason).—Ann. Natal Mus., 12: 275—278.
- Drach P. 1935. Aperçu sur les modifications subies par le squelette, avant la mue, chez les Crustacés Décapodes.—C. r. Acad. sci. Paris, 201: 157—159.
- Dresel I. B., Moyle V. 1950. Nitrogenous excretions of Amphipods and Isopods.—J. Exper. Biol., 27: 210—225.
- Du Bois A. M., Geigy R. 1935. Beiträge zur Ökologie, Fortpflanzungsbiologie und Metamorphose von *Stalis lutaria* L.—Rev. suisse zool., 42: 169—248.
- DuPorte M. 1965. The role of the morphology in taxonomy.—Ann. Entomol. Soc. Quebec, 10: 91—97.
- Ebeling W. 1965. Permeability of insect cuticle. The physiology of Insecta. III. M. Rockstein (Ed.). Acad. Press. 507—556, N. Y.—London.
- Eder R. 1942. Die kutikuläre Transpiration des Insekten und ihre Abhängigkeit vom Aufbau des Integuments.—Zool. Jahrb. Abt. allgem. Zool. und Physiol. Tiere, 60: 203—237.
- Edney E. 1951. The evaporation of water from woodlice and the millipede *Glomeris*.—J. Exper. Biol., 28: 91—115.
- Edney E. B. 1954. Woodlice and land habitat.—Biol. Revs, 29: 185—219.
- Edney E. B. 1957. The water relations of terrestrial Arthropods. Cambridge Univ. Press.
- Edney E. B. 1958. The micro-climate in which woodlice live.—Proc. 10 th Internat. Congr. Entomol. Montreal, 1956, 2: 709—712.
- Edney E. B. 1964. Acclimation to temperature in terrestrial Isopods. II. Heart rate and standard metabolic rate.—Physiol. Zool., XXXVII: 378—394.
- Edney E. B. 1967. Water balance in desert Arthropods.—Science, 156: 1059—1066.
- Edney E. B. 1968. Transition from water to land in Isopod Crustaceans.—Amer. Zoologist, 8: 309—326.
- Edney E. B., Spencer J. O. 1955. Cutaneous respiration in woodlice.—J. Exper. Biol., 32: 256—269.
- Edwards C. A. 1961. The ecology of Symphyla. III.—Entomol. exper. et appl., 4: 239—256.
- Eimer Th. 1897. Die Entstehung der Arten. II. Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig.
- Evans A. C. 1944. Observations on the biology and physiology of wireworms of the genus *Agriotes*.—Ann. Appl. Biol., 31: 235—250.
- Evans A. C., Goodliffe E. R. 1939. The utilization of food by the larva of the mealworm *Tenebrio molitor* L.—Proc. Roy. Entomol. Soc. London A, 14, 4/6: 57—62.
- Fabre J. H. 1855. (unr. no A. B. Griffiths, 1892. Physiology of Invertebrata, L. Reeve and Co., London).
- Fage L. 1937. A propos de quelques nouvelles araignées apneumones.—Bull. Soc. zool. France, 62: 93—106.
- Fahlander K. 1938. Beiträge zur Anatomie und systematischen Einteilung der Chilopoden.—Zool. Bidrag, Uppsala, 17: 1—148.
- Faussek V. 1887. Beiträge zur Histologie des Darmcanals der Insekten.—Z. wiss. Zool., 45.
- Faussek V. 1911. Uric acid concentration in *Blattella*.—Z. wiss. Zool., 98: 529—625.
- Feldman-Muhsam B. 1967. Spermatophore formation and sperm transfer in *Ornithodoros* ticks.—Science, 156: 1252—1253.
- Feustel H. 1958. Untersuchungen über die Exkretion bei Collembolen (Ein Beitrag zur Exkretion bei Arthropoden).—Z. wiss. Zool., 161: 210—238.
- Fiori G. 1953. Sulla formazione di spermatofori in un Coleottero della Tripolitania.—R. C. Accad. Lincei (8), Roma, 15: 440—444.
- Fiori G. 1957. Ecologia ed etologia della entomofauna dello «Uádi Caam».—Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna, XXII, 1—44.
- Fiori G. 1962. Gli spermatofori negli Artropodi e la loro evoluzione per quanto concerne gli insetti.—Atti. Accad. naz. Entomol., Rendiconti, IX: 31—54.
- Fiori G. 1968a. Sui rifugi dei Coleotteri subdeserticoli e deserticoli. Estr. da Studi Sassaresi, sez. III, Ann. Fac. Agrar., XV, 2: 1—24.
- Fiori G. 1968b. La zampe dei Coleotteri Tenebrionidi adulti della Ghibla (Tripolitania del Sud). Estr. da Studi Sassaresi, sez. III, Ann. Fac. Agrar., XVI, 2: 1—33.
- Florkin M. 1963. Biochemical evolution. ICSU Rev. World Sci., 5: 202—209.
- Florkin M., Duchâteau G. 1943. Les formes du système enzymatique d'uricolylse et l'évolution du catabolisme purique chez les animaux.—Arch. Internat. Physiol., 53: 267—287.

- Forster R. R. 1954. The New Zealand harvestmen (sub-order Laniatores).—Canterbury Mus. Bull., N 2: 1—329.
- Fox H. M. 1952. Anal and oral intake of water by Crustacea.—J. Exper. Biol., 29: 583—599.
- Fraenkel G. 1930. Der Atmungsmechanismus der Skorpione.—Z. vergl. Physiol., 11: 656—661.
- Fraenkel G., Blewett M. 1944. The utilization of metabolic water in insects.—Bull. Entomol. Res., 35: 127—139.
- Fraenkel G., Herford G. 1938. The respiration of insects through the skin.—J. Exper. Biol., 15: 226—280.
- Frank H. R. 1937. Histologische Untersuchungen über die Verdauung bei Weberknechten.—Z. Morph. und Ökol. Tiere, 33: 151—164.
- Friedel H. 1928. Ökologische und physiologische Untersuchungen an *Scutigereilla immaculata*.—Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 10: 737—797.
- Friederichs K. 1930. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie. Berlin. P. Parey.
- Friederichs K. 1934. Das Gemeinschaftsleben der Embien und Näheres zur Kenntnis der Arten.—Arch. Naturgesch., N. F., 3: 405—444.
- Füller H. 1966. Elektron-mikroskopische Untersuchungen der Malpighischen Gefäße von *Lithobius forficatus* L.—Z. wiss. Zool., 173: 191—217.
- Fuzeau-Braesch S. 1963. Un carrefour de pigments le tégument des insectes et ses curieuses adaptations. Science Progrès, N 3336: 172—177.
- Gabbutt P. D. 1954. Notes on the mating behaviour of *Nemobius sylvestris* (Bosc.).—Brit. J. Animal. Behaviour, 11: 84—88.
- Gaumont J. 1967. Le cryptonéphridisme des larves de Planipennes et ses variations en fonction de l'écologie de l'insecte.—C. r. Acad. sci. Paris, 264: 2642—2645.
- Gaumont J. 1968. Nouvelles observations sur la disparition du cryptonéphridisme chez les larves aquatique de Planipennes.—C. r. Acad. sci. Paris, 266: 2097—2099.
- Gerhardt U. 1913. Kopulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden.—Zool. Jahrb. (Syst.), 25: 415—523.
- Gerhardt U., Kaestner A. 1938. Araneae.—In Kükenthal's Handbuch der Zoologie, Bd. III, Teil 2. Berlin: 656.
- Gersdorf E. 1937. Ökologisch-faunistische Untersuchungen über die Carabiden.—Zool. Jahrb. (Syst.), 70: 17—86.
- Ghilarov M. S. 1956. Role of the soil in the origin and evolution of insects.—Symposia genetica, IV: 420—436.
- Ghilarov M. S. 1958. L'importance du sol dans l'origine et l'évolution des insectes.—Proc. 10th Internat. Congr. Entomol. Montréal, 1956, 1: 443—451.
- Ghilarov M. S. 1959. Adaptations of insects to soil dwelling. Proc. XVth Internat. Congr. Zool. London, 1958: 354—357.
- Ghilarov M. S. 1961. Evolution des modes d'insémination chez les insectes au cours de leur phylogénèse.—Scientia, sér. 6, 55: 1—6.
- Ghilarov M. S. 1962. Termites of the USSR, their distribution and importance. Termites in the Humid Tropics.—Proc. New Delhi Sympos. UNESCO, 1960: 131—135. Paris.
- Ghilarov M. S., Semenova L. M. 1957. Die Kutikelpermeabilität bodenbewohnender Tipuliden-Larven.—Z. Pflanzenkrankh. und Pflanzenschutz, 64: 522—528.
- Gibbs K. E., Morrison F. O. 1959. The cuticle of the two-spotted spider mite, *Tetranychus telarius* (Linnaeus) (Acarina: Tetranychida).—Canad. J. Zool., 37, 633—636.
- Gilbert O. 1952. Studies of the histology of the mid-gut of the Chelonethi or Pseudoscorpiones.—Quart. J. Microsc. Sci., 93: 31—45.
- Gilmour D. 1961. Biochemistry of insects. N. Y.—London, Acad. Press.
- Gisin H. 1943. Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet Basel.—Rev. Suisse zool., L: 131—224.
- Claser R. V. 1920. Biological studies on intracellular bacteria.—Biol. Bull., 39, 133—144.
- Glaser R. W. 1930. On the isolation, cultivation, and classification of the so-called intracellular «symbiont» of *Periplaneta americana*.—J. Exper. Med., 51: 59—81.
- Gorka A. v. 1914. Experimentelle und physiologische Beiträge zur Physiologie der malpighischen Gefäße der Käfer.—Zool. Jahrb., Abt. Physiol., 34: 233—338.
- Gorup-Besanez E., Will F. 1849. Guanin, ein wesentlicher Bestandteil gewisser Sekrete der wirbellosen Tiere.—Liebigs Ann., 69: 117—120.
- Graveley F. N. 1915. Notes on the habits of Indian insects, myriapods and arachnids.—Rec. Indian Mus., XI: 483—539.
- Griffiths A. B. 1892. Physiology of Invertebrata. London: 1—613.
- Grimstone A. V. 1959. Cytology, homology and phylogeny—a note on «organic design».—Amer. Naturalist, XCIII: 273—287.
- Gunn D. L. 1937. The humidity reactions of the wood louse *Porcellio scaber* (Latreille).—J. Exper. Biol., 14: 176—178.
- Gupta P. O. 1947. On the structure and formation of spermatophore in the cockroach, *Periplaneta americana* L.—Indian J. Entomol., 8: 79—84.
- Gyger H. 1954. Beobachtungen zur Eiablage und Entwicklung von *Japyx*.—Mitt. Schweiz. entomol. Ges., 27: 163—166.

- Haacker U. 1964. Das Paarungsverhalten des Saftkuglers *Glomeris marginata*.—Natur und Museum (Frankf. a. M.), 94: 265—272.
- Haacker U. 1968. Sperma-Transport beim Kugeltausendfüßler (*Sphaerotherium*).—Naturwissenschaften, 55: 2: 89.
- Haas H. 1957. Über Eigenschaften der Körperhautpermeabilität und ihre Korrelation mit anderen die Atmung betreffenden Faktoren bei aquatischen Chironomiden-Larven.—Zool. Jahrb. (Physiol.), 67: 323—336.
- Haus H., Strenzke K. 1957. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der ionalen Zusammensetzung des Mediums auf die Analpapillen von *Chironomus thummi*.—Biol. Zbl., 76: 513—538.
- Hackman R. H. 1955. Studies on chitin. III. Adsorption of protein to chitin.—Austral. J. Biol. Sci., 8: 530—536.
- Hackman R. H. 1964. Chemistry of the insect cuticle. In: The Physiology of Insecta, III. M. Rockstein (Ed.). London, Acad. Press.
- Hadži J. 1965. Die Rolle der ökologischen Verhältnisse bei der Entstehung des Cheliceraten-Typus.—Bull. scient. Conseil Acad. R. S. F. Yougoslavie, Sect. A.—Zagreb, 10: 7—8.
- Hale W. G., Smith A. L. 1966. Scanning electron microscope studies of cuticular structures in the genus *Onychiurus* (Collembola).—Rev. écol. et biol. sol, III: 343—354.
- Handlirsch A. 1925. Phylogenie.—In: Chr. Schröder Handbuch der Entomologie, III. Jena, G. Fischer.
- Handschin E. 1958. Die systematische Stellung von Collembolen.—Proc. 10th Internat. Congr. Entomol., Montreal, 1956, 1: 499—508.
- Hansen H. J. and Sörensen W. 1897. The order Palpigradi Thor.—Entomologisk Tidskrift, 18: 223—240.
- Harms W. 1929. Die Realisation von Genen und die konsekutive Adaptation. I. Phasen in der Differenzierung der Anlagenkomplexe und die Frage der Landtierwerdung.—Z. wiss. Zool. 133: 211—397.
- Harms W. 1934. Die Wandlungen des Artgefüges. Stuttgart.
- Harmen R. 1966. The excretory role of pteridines in insects.—J. Exper. Biol., 45: 1—13.
- Harnisch O. 1954. Die physiologische Bedeutung der präanal tubuli der Larve von *Chironomus thummi*.—Zool. Anz., 153: 204—207.
- Harrington J. S. 1961. Studies of the aminoacids of *Rhodnius prolixus*. II.—Parasitology, 51: 319—326.
- Heathcote F. G. 1886. The early development of *Julus terrestris*. Quart. J. Microsc. Sci., 26: 461—479.
- Heathcote F. G. 1888. The postembryonal development of *Julus terrestris*.—Philos. Trans. Roy. Soc. London, 179: 157—179.
- Heegard P. 1945. Remarks on the phylogeny of the Arthropoda.—Arkiv zool., 37: 1—15.
- Hennig W. 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten.—Beitr. Entomol., 3, Sonderheft: 1—85.
- Hennig W. 1962. Veränderungen am phylogenetischen System der Insekten seit 1953. 9. Wanderversammlung Deutscher Entomologen, Tagungsber. N. 45. Berlin: 21—42.
- Henry S. M. 1962. The significance of microorganisms in the nutrition of insects.—Trans. N. Y. Acad. Sci., Ser. II, 24: 676—683.
- Henson H. 1937. The structure and postembryonic development of *Vanessa urticae* (Lep.). II. The larval Malpighian tubes.—Proc. Zool. Soc. London, B, 107: 161—174.
- Henson H. 1944. The development of the Malpighian tubules of *Blatta orientalis*.—Proc. Roy. Soc. Entomol. London, A, 19: 73—91.
- Herzog L. 1935. Note faunistique de Camargue.—Bull. Soc. zool. France, 60: 265—282.
- Hesse A. J. 1938. Some adaptive responses of insect life to semi-arid conditions in South Africa.—S. Afric. J. Sci., 35: 69—91.
- Heydemann B. 1967. Die biologische Grenze Land — Meer im Bereich der Salzwiesen. Wiesbaden, Franz Steiner Verlag GMBH.
- Heymons R. 1902. Biologische Beobachtungen an asiatischen Solifugen.—Abhandl. Preuss. Akad. Wiss., 190: 1—65.
- Hingston R. W. 1925. Nature at the desert edge. London: 192—261.
- Hinton H. E. 1953. Some adaptation of insects to environments that are alternately dry and flooded.—Trans. Soc. Brit. Entomol., 11: 209—227.
- Hinton H. E. 1954. On the structure and function of the respiratory horns of the pupae.—Proc. Roy. Entomol. Soc. London, A, 29: 135—140.
- Hinton H. E. 1957. Some little known respiratory adaptations.—Sci. Progress, 45: 692—700.
- Hinton H. E. 1960a. The structure and function of the respiratory horns of the eggs of some flies.—Philos. Trans., 243: 45—73.
- Hinton H. E. 1960b. A fly larva that tolerates dehydration.—Nature, 188: 336—337.
- Hinton H. E. 1961. How some insects, especially the egg stage, avoid drowning when it rains.—Proc. South London Entomol. and Natur. Hist. Soc. for 1961: 138—152.
- Hinton H. E. 1963. The respiratory system of the egg-shell of the blowfly, *Calliphora erythrocephala* Meig., as seen with the electron microscope.—J. Insect. Physiol. 9: 121—129.

- Hoffman C. E. 1940. The relation of *Donacia* larvae to dissolved oxygen.—Ecology, 21: 176—183.
- Holdgate M. W. 1955. The wetting of insect cuticle by water.—J. Exper. Biol., 32: 591—617.
- Holdgate M. W. 1956. Transpiration through the cuticles of some aquatic insects.—J. Exper. Biol., 33: 107—118.
- Holdgate M. W., Seal M. 1956. The epicuticular wax layers of the pupa of *Tenebrio molitor* L.—J. Exper. Biol., 33: 82—106.
- Horne F. E. 1968. Nitrogen excretion in Crustacea. I. The herbivorous land crab *Cardisoma guanthumi* Latreille.—Compar. Biochem. and Physiol., 26: 687—695.
- Hrabě S. 1948. O dýchacích ustrojích blešivce *Synurella ambulans* (Amphipoda).—Sborn. Klubu přírodověd. v Brně, XXVIII. Zvl. ot.: 1—3.
- Hubbs C. L. 1944. Concepts of homology and analogy.—Amer. Naturalist, 78: 289—307.
- Hubert M. 1964. Contribution à l'étude du catabolisme azoté des Myriapodes. XIIth Internat. Congr. Entomol. London, Programme: 34.
- Hubert M. 1968. Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Myriapodes (Progonéates et Opistogonéates).—Arch. sci. physiol., 22: 93—109.
- Hughes T. E. 1950. The physiology of the alimentary canal of *Tyroglyphus farinae*.—Quart. J. Microsc. Sci., Ser. 3, 91: 45—61.
- Imms A. D. 1947. The phylogeny of insects.—Tijdschr. entomol., 88: 63—66.
- Imms A. D. 1951. A textbook of entomology. London, Methuen and Co.
- Ionescu M. 1951. Protura. Fauna Rep. Pop. Romine. Insecta, 7, 1: 1—38.
- Ionescu M. A. 1955. Diplura Fauna Rep. Pop. Romine. Insecta, 7, 2: 1—50.
- Ito T. 1953. Studies on the integument of the silkworm *Bombyx mori*. 7. The permeability of the integument to oxygen and carbon dioxide in vivo.—Biol. Bull., 105: 308—315.
- Jeschikov J. 1936. Metamorphose, Cryptometabolie und direkte Entwicklung.—Zool. Anz., 114: 141—151.
- Jeżewska M. M., Poremska Z., Gorszkowski B. 1964. Wydalanie azotowe u zwierząt bezkręgowych.—Postępy biochem., 10: 381—389.
- Johannsen O. A., Butt F. H. 1942. Embryology of insects and myriapods.—McGraw—Hill Publ. Co.
- Joly R. 1962. Études expérimentales de la résistance à la dessiccation de *Lithobius forficatus* L.—Bull. Soc. zool. France, 87: 155—163.
- Jones B. M. 1954. On the role of integument in a carine development and its bearing on pupa-formation.—Quart. J. Microsc. Sci., 98: 169—181.
- Jordan H. 1927. Die Regulation der Atmung bei Insekten und Spinnen (nach v. H a z e l h o f f).—Z. vergl. Physiol., 5: 179—186.
- Juberthie Chr. 1964. Recherches sur la biologie des Opilions.—Ann. spéléol., XIX: 1—238.
- Juberthie-Jupeau L. 1956. Existence de spermatophores chez les Symphytes.—C. r. Acad. sci. Paris, 243: 1164—1166.
- Juberthie-Jupeau L. 1963. Recherches sur la reproduction et la mue chez les Symphytes.—Arch. zool. expér. et gén., 102: 1—172.
- Juberthie-Jupeau L. 1964. Reproduction et mue chez les Symphytes.—Rev. écol. et biol. sol., 1: 21—40.
- Juberthie-Jupeau L. 1965. Pontes et premiers stades chez deux espèces du genre *Symphylla* (Symphytes, Scolopendrellidae).—Rev. écol. et biol. sol., 2: 53—64.
- Jucci C., Springhetti A. 1952. Evolution of seminal vesicles in Isoptera.—Trans. 9th Internat. Congr. Entomol., 1: 130—132. Amsterdam.
- Kästner A. 1929. Bau und Funktion der Fächertracheen einiger Spinnen.—Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 13: 463—558.
- Kästner A. 1934. Zur Lebensweise der Kamelhalsfliegen (Raphidiina).—Zool. Anz., 108: 1—11.
- Kaestner A. 1959. Lehrbuch der speziellen Zoologie. Teil I. Wirbellose. Jena. G. Fischer: 659—979.
- Kaestner A. 1963. Lehrbuch der speziellen Zoologie, Teil I. Wirbellose, Lief. 5.
- Karl E. 1965. Untersuchungen zur Morphologie und Ökologie von Tarsonemiden.—Biol. Zbl., 84: 47—80.
- Kassianow W. 1914. Die Frage über den Ursprung der Arachnoidenlungen aus den Merostomenkiemen (*Limulus*-Theorie).—Biol. Zbl., 34: 8—46, 221—236.
- Keilin D. 1944. Respiratory systems and respiratory adaptations in larvae and pupae of Diptera.—Parasitology, 36: 1—66.
- Kennaugh J. 1959. An examination of the cuticles of two scorpions, *Pandinus imperator* and *Scorpions hardwickii*.—Quart. J. Microsc. Sci., 100: 41—51.
- Kennaugh J. H. 1968. An examination of the cuticle of three species of Ricinulei (Arachnida).—J. Zool., 156: 393—404.
- Kennedy H. C. 1927. The exoskeleton as a factor in limiting and directing the evolution of insects.—J. Morphol. and Physiol., 44: 267—312.
- Kerensky J. 1930. Beobachtungen über die Entwicklung der Eier von *Anisoplia*.—Z. angew. Entomol., 12: 178—188.

Kew H. W. 1912. On the pairing of Pseudoscorpiones.— Proc. Zool. Soc. London: 376—390.

Khalifa A. 1949. Spermatophore production in Trichoptera and some other insects.— Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 100: 449—471.

Khalifa A. 1950. Spermatophore production in *Blatella germanica*.— Proc. Roy. Entomol. Soc. 25: 53—61.

Kilby B. A. 1963. The biochemistry of the insect far body.— Adv. Insect Physiol., 1: 111—174.

Kilby B. A. and Nevill S. 1957. Amino-acid metabolism in locust tissue.— J. exper. biol., 34: 256—289.

Kinkel H. 1955. Zur Biologie und Ökologie des getüpfelten Tausendfüßes (*Blaniulus guttulatus* Gerv.).— Z. angew. Entomol., XXXVII, 4: 401—436.

Klingel H. 1956. Indirekte Spermatophorenübertragung bei Chilopoden (Hundertfüßler) beobachtet bei der «Spinnenassel» *Scutigera coleoptrata* Latzel.— Naturwissenschaften, 43: 311.

Klingel H. 1957. Indirekte Spermatophorenübertragung beim Scolopender (*Scolopendra cingulata* Latreille).— Naturwissenschaften, 44: 338.

Klingel H. 1959a. Die Paarung des *Lithobius forficatus*.— Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. in Münster: 326—332.

Klingel H. 1959b. Indirekte Spermatophorenübertragung bei Geophiliden.— Naturwissenschaften, 46: 632—633.

Klingel H. 1962. Paarungsverhalten bei Pedipalpen.— Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. in Wien: 452—459.

Koch C. 1962. Zur Ökologie der Dünen-Tenebrioniden der Namibwüste Südwest — Afrikas und Angolas.— Lunds Univ. Årsskr. n. f., Avd. 2, 58: 1—25.

Koch H. J. 1938. The absorption of chloride ions by the anal papillae of Diptera larvae.— J. Exper. Biol., 15: 152—160.

Kolbe H. J. 1893. Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin.

Komárek J. 1955. O nevhodnosti názvu a skupiny Tracheata.— Ročenka Českosl. společnosti entomol., 52: 49—51.

Kowalevsky A. 1890. Ein Beitrag zur Kenntnis der Excretionorgane.— Biol. Cbl., 9: 33—128.

Kowalevsky A. 1892. Sur les organes excréteur des Arthropodes terrestres.— Congr. Internat. zool. Moscou, 2.

Kramer P. 1877 (nach S. Thor, 1931). Einführung in das Studium der Acarina.— F. D a h l. Tierwelt Deutschlands, 22: 1—76).

Kramer S., Wigglesworth V. 1950. The outer layers of the cuticle in the cockroach *Periplaneta americana* and the function of the oenocytes.— Quart. J. Microsc. Sci., 91: 63—72.

Krishnakumaran A. 1956. On the structure and the chemical nature of the cuticle in *Squilla holoschista*.— J. Zool. Soc. India, 8: 171—178.

Krishnakumaran A. 1958. Structure and chemical nature of the cuticle in *Penaeus indicus* M. Ed. (Decapoda, Crustacea).— J. Zool. Soc. India, 9: 40—49.

Krishnakumaran A. 1962. A comparative study of the cuticle in Arachnida. 1.— Zool. Jahrb. (Anat.), 80: 49—64.

Krishnan G. 1951. Phenolic tanning and pigmentation of the cuticle in *Carcinus maenas*.— Quart. J. Microsc. Sci., 92: 333—342.

Krishnan G. 1953. An the cuticle of the scorpion *Palamneus swammerdami*.— Quart. J. Microsc. Sci., 94: 11—21.

Krishnan G. 1954. The epicuticle of an Arachnid, *Palamnaeus swammerdami*.— Quart. J. Microsc. Sci., 100: 41—50.

Krishnan G., Ramachandran G., Santanam M. 1955. Occurrence of chitin in the epicuticle of an Arachnid *Palamneus swammerdami*.— Nature, 176: 557—558.

Krogh A. 1920. Über Gasdiffusionen in den Tracheen.— Pflügers Arch. ges. Physiol., 179: 95.

Krogh A. 1941. The comparative physiology of respiratory mechanism. Philadelphia, Univ. Pennsylvania Press.

Kuenen D. J. 1959. Excretion and waterbalance in some land Isopods.— Entomol. exper. et appl., 2: 287—294.

Kühnelt W. 1928. Über den Bau des Insekten skelettes.— Zool. Jahrb. (Anat.), 50: 219—278.

Kühnelt W. 1949. Über Vorkommen und Verteilung reduzierender Stoffe im Integument der Insekten.— Österreich. Zool. Z., 11, 223—241.

Kühnelt W. 1950. Bodenbiologie. Wien, Verl. Herold.

Kühnelt W. 1955. Typen des Wasserhaushaltes der Tiere.— Sitzungsber. Österr. Akad., Wiss., Math.-naturwiss. Kl., Abt. 1, 164: 49—64.

Kühnelt W. 1958. Über die Herkunft der Bodentierwelt des Festlandes. XVth Internat. Congr. Zool., Sect. IV, paper 9.

Kühnelt W. 1960. Soil Biology. London.

Lafon M. 1941. Sur la composition du tégument des Crustacés.— Compt. rend. Soc. biol., 135: 1003—1007.

Lafon M. 1943. Recherches biochimiques et physiologiques sur le squelette tegumentaire des arthropodes.— Ann. sci. natur. (Bot., Zool.), (11), 5: 113—146.

Lafon M. 1948. Nouvelles recherches biochimiques et physiologiques sur le squelette tegumentaire des Crustacés.— Bull. Inst. Oceanogr. Monaco, 45: 1—28.

Lagerspelz K., Lehtonen A. 1961. Humidity reactions of some aquatic isopods in the air.— Biol. Bull., 120: 38—43.

Lagerspelz K., Mattila M. 1961. Salinity reactions of some fresh- and brackish-water crustaceans.— Biol. Bull., 120: 44—53.

Lai-Fook J. 1966. The repair of wounds in the integument of insects.— J. Insect Physiol., 12: 195—226.

Lal M., Shrivastava S. 1957. Absence of chitin in epicuticle of some Indian scorpions.— Science, 126: 508—509.

Lamb K. P. 1959. Composition of the honeydew of the aphid *Brevicoryne brassicae*.— J. Insect Physiol., 3: 1—13.

Lamèere A. 1900. La raison d'être de métamorphoses chez les insectes.— Ann. Soc. entomol. Belg., 43: 619—136.

Lamèere A. 1922. L'évolution des Arthropodes.— Soc. roy. sci. med. et natur. Bruxelles, vol. jubilaire: 217—237.

Landa V. 1948. Contributions to the anatomy of Ephemeroidea larvae.— Vest. Českosl. spol. zool., 12: 25—82.

Landa V. 1961. New findings in the development of the spermatophore of *Melolontha melolontha* L.— XI. Internat. Kongr. Entomol. Wien, 1: 355—357.

Langenbuch R. 1932. Beiträge zur Kenntnis der Biologie von *Agriotes*.— Z. angew. Entomol., 19: 278—300.

Lankester E. R. 1881. Limulus an Arachnid.— Quart. J. Microsc. Sci., N. S., 21: 504—649.

Lankester E. R. 1904. The structure and classification of the Arthropoda.— Quart. J. Microsc. Sci., N. S., 47, 523—582.

Laughlin R. 1957. Absorption of water by the egg of the Garden chafer *Phyllopertha horticola* L.— J. Exper. Biol., 34: 226—236.

Laverack M. S. 1963. The physiology of earthworms. Pergamon Press.

Leclercq J. 1946. Des insectes qui boivent de l'eau.— Bull. Ann. Soc. entomol. Belg., 82: 71—75.

Lees A. D. 1946. The water balance in *Ixodes ricinus*.— Parasitology, 37: 1—20.

Lees A. D. 1947. Transpiration and the structure of the epicuticle in ticks.— J. Exper. Biol., 23: 379—410.

Lees A. D., Beament J. W. L. 1948. An egg-waxing organ in ticks.— Quart. J. Microsc. Sci., Ser. 3d, 89: 291—331.

Legay J.-M. 1960. Physiologie du ver à soie. I. N. R. A.: 1—105.

Legendre R. 1959. Contribution à l'étude du système nerveux des Aranéides.— Ann. sci. natur. zool., 1: 334—473.

Legendre R. 1965. Morphologie et développement des Chélicérates. Embryologie, développement et anatomie des Aranéides.— Fortschr. Zool., 17: 239—271.

Legendre R. 1967. Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Cheliceraten. Entwicklung, Anatomie und Histologie der Milben.— Fortschr. Zool., 18: 207—222.

Le Goffe M. 1939. Observations et expérience sur la biologie du *Lepidurus apus* Leach.— Bull. Soc. sci. Bretagne, 16: 35—50.

Leifert H. 1935. Untersuchungen über den Exkretstoffwechsel bei Eiern, Raupen und Puppen von *Antheraea pernyi*. Zool. Jahrb. (Physiol.), 55: 131—190.

Lipovsky L. J., Byers G. W., Kardos E. H. 1957. Spermatophores — the mode of insemination of chiggers (Acarina, Trombiculidae).— J. Parasitol., 43: 256—262.

Liskiewicz S. 1960. Spermatophores in *Chirothrips manicatus* Haliday (Thysanoptera).— Zool. polon., 10: 329—332.

Lison L. 1938. Sur le mécanisme cytologique de l'élimination de matières colorantes dans quelques organes excréteurs.— Arch. Anat. Microsc. (Paris), 34.

Locke M. 1958. The formation of tracheae and tracheoles in *Rhodnius prolixus*.— Quart. J. Microsc. Sci., 99: 29—46.

Locke M. 1959a. Secretion of wax through cuticle of insects.— Nature, 184: 1967.

Locke M. 1959b. The cuticular pattern in an insect, *Rhodnius prolixus* Stål.— J. Exper. Biol., 36: 459—477.

Locke M. 1960. The cuticular pattern in an insect; the intersegmental membranes.— J. Exper. Biol., 37: 398—406.

Locke M. 1961. Pore canals and related structures in insect cuticle.— J. Biophys. and Biochem. Cytol., 10: 589—618.

Locke M. 1964. The structure and formation of the integument in insects.— In: The physiology of Insecta, III. M. Rockstein (Ed.). N. Y.—London, Acad. Press: 379—470.

Locke M. 1965. Permeability of insect cuticle to water and lipids.— Science, 146: 295—298.

Locke M. 1966. The structure and formation of the cuticulin layer in the epicuticle of an insect *Calpodes ethlius* (Lep., Hesper).— J. Morphol., 118: 461—494.

Locket G. H. 1926. Observations on the mating habits of some web-spinning spiders.—*Proc. Zool. Soc. London*: 1125—1146.

Lower H. F. 1954. A morphological interpretation of post-embryonic insect development.—*Arch. zool. expér. et génér.*, **91**, notes et revue, N 2: 51—72.

Lower H. F. 1956. Terminology of the insect cuticle.—*Nature*, **178**: 1355—1356.

Lower H. F. 1957a. A comparative study of the cuticular structure of three female mealy bugs.—*Bull.*, **113**: 141—159.

Lower H. F. 1957b. The development of the integument during the life cycle of *Persectania ewingii* (Wwd.).—*Zool. Jahrb. (Anat.)*, **76**: 165—198.

Lower H. F. 1957c. The acellular covering layers of the immature stage of *Aphodius hewitii*.—*J. Morphol.*, **101**: 149—169.

Lower H. 1958. The integument of two Apterygota: *Ctenolepisma longicaudata* (Thysanura, Lepismatidae) and *Sminthuridae*. *J. Morphol.*, **103**: 331—351.

Lower H. F. 1959. Some effects of starvation on the larval cuticle of *Persectania ewingii* (Wwd.) (Lep., Noctuidae).—*Amer. Midland Naturalist*, **61**: 390—398.

Lower H. F. 1961. The pathology of starvation in an armyworm *Persectania ewingii*.—*J. Insect Pathol.*, **3**: 129—142.

Lower H. F. 1964. The Arthropod integument.—*Studium generale*, **17**: 275—288.

Lozinski P. 1922. Ueber die Malpighischen Gefäße der Myrmeleonidenlarven als Spinndrüsen.—*Zool. Anz.*, **38**: 401—417.

Ludwig D. 1931. Studies on the metamorphosis of the Japanese beetle. I.—*J. Exper. Zool.*, **60**: 309—323.

Ludwig D. 1937. The effect of different relative humidity on the respiratory metabolism of the grasshopper *Chortophaga viridissima*.—*Physiol. Zool.*, **9**: 7—42.

Ludwig D. 1954. Changes in distribution in blood of Japanese beetle, *Popillia japonica* Newman during growth and metamorphosis.—*Physiol. Zool.*, **27**: 325—334.

Ludwig D., Anderson J. M. 1942. Effects of different humidities, at various temperatures, on the early development of four Saturniid moths.—*Ecology*, **23**: 259—274.

Ludwig D., Cullen W. P. 1956. Effect of starvation on uric acid, allantoin and urea content of Japanese beetle.—*Physiol. Zool.*, **29**: 153—157.

Ludwig D., Fox H. 1938. Growth and survival of Japanese beetle larvae reared in different media.—*Ann. Entomol. Soc. America*, **31**: 445—456.

Ludwig D., Gallacher M. R. 1966. Vitamin synthesis by the symbionts in the fat body of the cockroach.—*J. N. Y. Entomol. Soc.*, **LXXIV**: 134—139.

Ludwig D., Landsman H. M. 1937. The effect of different relative humidities on survival and metamorphosis of the Japanese beetle.—*Physiol. Zool.*, **10**: 171—179.

MacLeod J. 1884. Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire chez les arachnides.—*Arch. biol.*, **5**.

Magnus D. 1960. Zur Ökologie des Landeseinsiedlers *Coenobita*... *Verhandl. Dtsch. zool. Ges. Bonn*: 316—329.

Malek S. R. A. 1958. The appearance and histological structure of the cuticle of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forskål).—*Proc. Roy. Soc., B*, **149**: 557—570.

Maloef N. S. R. 1938. Physiology of excretion among Arthropoda.—*Physiol. Rev.*, **18**: 28—58.

Manton S. M. 1938. Studies on Onychophora IV. The passage of spermatozoa into the ovary in *Peripatopsis*.—*Philos. Trans. London*, **228**, B, 556: 421—441.

Manton S. M. 1952. The locomotion of the Chilopoda and Paurpoda. *J. Linnean Soc. (Zool.)*, **42**: 93—117.

Manton S. M., Heatley G. N. 1937. Studies on the Onychophora. II.—*Philos. Trans. Roy. Soc., B*, **227**: 411—464.

Manton S. M., Ramsay J. A. 1937. Studies on the Onychophora. III. The control of water-loss in *Peripatopsis*.—*J. Exper. Biol.*, **14**: 470—472.

Marcus B. A. 1930. Untersuchungen über die Malpighischen Gefäße bei Käfern.—*Z. Morphol. und Ökol. Tiere*, **19**: 609—677.

Marcus H. 1958. Über die Atmungsorgane bei Tracheaten.—*Z. wiss. Zool.*, **160**: 165—212.

Marcuzzi G. 1960. Rapporti tra equilibrio idrico e ambiente nei Coleotteri Tenebrionidi.—*Arch. zool. ital.*, **45**: 325—342.

Marcuzzi G. e Misrello P. 1959. Il contenuto d'acqua del *Tenebrio molitor* L.—*Riv. biol.*, **LI** (n. s. XI): 343—365.

Marten W. 1939. Zur Kenntnis von *Campodea*.—*Z. Morphol. und Ökol. Tiere*, **36**: 41—88.

Mattews D. C. 1956. The probable method of fertilization in terrestrial hermit crabs based on a comparative study of spermatophores.—*Pacific Sci.*, **10**: 303—309.

Mayer H. 1956. Vergleichende Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie symphyloener Collembolen.—*Naturwissenschaften*, **43**: 137—138.

Mayer H. 1957. Zur Biologie und Ethologie einheimischer Collembolen.—*Zool. Jahrb. (Syst.)*, **85**: 501—570.

McEnroe W. D. 1961. Guanine excretion by the two spotted spider mite.—*Ann. Entomol. Soc. America*, **54**: 925—926.

McEnroe W., Forgash A. 1957. The in vivo incorporation of C^{14} formate in the uric acid groups of uric acids in *Periplaneta americana* L.—*Ann. Entomol. Soc. America*, **50**: 429—431.

Mead-Briggs A. R. 1956. The effect of temperature upon the permeability to water of Arthropod cuticles.—*J. Exper. Biol.*, **33**: 737—749.

Mellanby K. 1932. The effect of atmospheric humidity on the metabolism of the fasting mealworm.—*Proc. Roy. Soc. London, B*, **111**: 379—390.

Mellanby K. 1935. The evaporation of water from insects.—*Biol. Revs.*, **10**: 317—333.

Mellanby K. 1958. Water content and insect metabolism. *Nature*, **181**: 1403.

Mellanby K. 1961. Effects of temperature and humidity on the behaviour of poikilotherms.—*Animal Behaviour*, **9**: 227—230.

Mellanby K., French R. A. 1958. The importance of drinking water to larval insects.—*Entomol. exper. et appl.*, **1**: 116—124.

Metalnikoff S. 1908. Recherches expérimentales sur les chenilles de *Galleria*...—*Arch. Zool. Expér. (4)*, **VIII**: 489—588.

Metschnikoff E. 1874. Embryologie der doppelfüssigen Myriapoden (Chilognatha).—*Z. wiss. Zool.*, **24**: 253—283.

Metzger R. 1960. Kamelhalsfliegen. Die neue Brehm-Bücherei, Wittenberg — Lutherstadt, **47** S.

Miles H. W., Cohen M. 1935. The glasshouse Symphylid and its control.—*J. Ministry Agric. (Gr. Br.)*, **XLII**: 450—547.

Miller M. A. 1938. Comparative ecological studies of the terrestrial isopod Crustacea of the San Francisco Bay region.—*Univ. Calif. Publ. Zool.*, **43**: 113—142.

Millot J. 1925. Les processus sécréteurs des tubes de Malpighi des Aranéides.—*Compt. rend. Assoc. Anat. Turin*, **20**.

Millot J. 1949. Ordre des Aranéides. Dans *Traité de zoologie*, **6**, P.-P. Grassé (Ed.). Paris, Masson et C-ie.

Millot J., Fontaine M. 1937. La teneur d'eau des aranéides.—*Bull. Soc. zool. France*, **62**: 113—119.

Millot J., Vachon M. 1949. Dans «*Traité de Zoologie*», **VI**, P.-P. Grassé (Ed.). Paris.

Mitchell R. 1957. The mating behaviour of Pionid water mites. *Amer. Midland Naturalist*, **58**: 360—366.

Mitlin N., Vickers D. H. 1964. Guanine in the excreta of the boll weevil.—*Nature*, **203**: 1403—1404.

Mitlin N. D., Vickers D. H., Gast R. T. 1964. Estimation of nitrogenous compounds in the faeces of boll weevils, *Anthonomus grandis*, fed different diets.—*Ann. Entomol. Soc. America*, **57**: 757—759.

Mitlin N., Vickers D. H., Hedén P. A. 1964. End products of metabolism in the boll weevil, *Anthonomus grandis* Boheman: non protein amino acids in faeces.—*J. Insect Physiol.*, **10**: 393—397.

Mittler T. E. 1958. The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honeydew.—*J. Exper. Biol.*, **35**: 74—84.

Mödlinger G. 1931. Morphologie der Respirationsorgane der Landisopoden.—*Studia Zool.*, **2**: 25—79.

Morgan A. H., Grierson M. C. 1932. The function of the gills in burrowing mayflies (*Hexagenia recurvata*).—*Physiol. Zool.*, **5**: 230—244.

Morrison P. R. 1946. Physiological observation on water loss and oxygen consumption in *Peripatus*.—*Biol. Bull. Woods Hole*, **91**: 181—188.

Muma M. H. 1966. Mating behaviour in the Solpugid genus *Eremobates* Banks.—*Animal Behaviour*, **14**: 346—350.

Needham A. E. 1957. Components of nitrogenous excreta in the earthworms *Lumbricus terrestris* and *Eisenia foetida*.—*J. Exper. Biol.*, **34**: 425—446.

Needham A. E. 1960. Properties of the connective tissue pigment of *Lithobius forficatus*.—*Compar. Biochem. and Physiol.*, **1**: 72—100.

Needham A. E. 1962. Arginase activity in earthworms.—*Compar. Biochem. and Physiol.*, **5**: 96—103.

Needham J. 1931. *Chemical Embryology*, **I—III**. Cambridge Univ. Press.

Nemenz H. 1954. Über den Wasserhaushalt einiger Spinnen, mit besonderer Berücksichtigung der Transpiration.—*Österr. Zool. Z.*, **5**: 123—158.

Nemenz H. 1955. Über den Bau der Kutikula und dessen Einfluß auf die Wasserabgabe bei Spinnen.—*Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math-naturwiss. Kl., Abt. I*, **164**: 65—76.

Nemenz H. 1963. Die Kutikula und Kutikulastrukturen von *Gasteracantha cancriformis* (L. 1758). (Araneae, Araneidae, Gasteracanthinae).—*Z. wiss. Zool.*, **169**: 82—114.

Nemenz H., Gruber J. 1967. Experimente und Beobachtungen an *Heterometrus longimanus petersii* (Thorell) (Scorpiones).—*Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien*, **107**: 5—24.

Noble-Nesbitt J. 1963a. The fully formed intermoult cuticle and associated structures of *Podura aquatica* (Collembola).—*Quart. J. Microsc. Sci.*, **104**: 253—270.

Noble-Nesbitt J. 1963b. Transpiration in *Podura aquatica* (Collembola, Isotomidae) and the wetting properties of the cuticle.—*J. Exper. Biol.*, **40**: 681—700.

Noirot M. Ch., Noirot-Timothee C. 1960. Mise en évidence d'ultrastructure absorbantes dans l'intestin postérieur des insectes.—*C. r. Acad. sci. Paris*, **251**: 2774—2781.

Nowikoff M. 1935. Homomorphie, Homologie und Analogie.—*Anat. Anz.*, **80**: 388—392.

Nowikoff M. 1953. Regularity of form in animals.—*System. Zool.*, **2**: 57—62.

Odier A. 1823. Mémoire sur la composition chimique des parties cornées des insectes.— Mém. Soc. hist. natur. Paris, 1: 29—42.

Orelli M. von. 1956. Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung von *Campodea*.— Verhandl. Naturforsch. Ges. Basel, 67: 501—574.

Osborn H. 1908. The habits of insects as a factor in classification.— Ann. Entomol. Soc. America, 1: 70—84.

Osborn H. F. 1930. Ursprung und Entwicklung des Lebens. Stuttgart.

Paclet J. 1956. Biologie der primär flügellosen Insekten. Jena. G. Fischer.

Pagès J. 1967. Données sur la biologie de *Diplapyx humberti* (Grassi).— Rev. écol. et biol. sol, 14: 187—281.

Palmén E., Rantala M. 1954. On the life-history and ecology of *Pachymerium ferrugineum* Palmén J. A. 1877. Zur Morphologie des Tracheensystems. Helsingfors. (C. L. Koch).— Arch. Soc. zool. bot. Fennicae «Vanamo», 16, 3: 1—44.

Palmgren P. 1939. Ökologische und physiologische Untersuchungen über die Spinne *Dolomedes fimbriatus*.— Acta zool. Fennica, 24: 1—42.

Pantin C. F. A. 1951. Organic design.— Advancement Sci., VIII: 138—150.

Parry D. A. 1954. On the drinking of soil capillary water by spiders.— J. Exper. Biol. 31: 218—227.

Patten B. M. 1917. Reaction of whip-tail scorpions to light.— J. Exper. Zool., 23: 251—275.

Patton R. L., Craig R. 1939. The rate of excretion of certain substances by the larvae of the mealworm, *Tenebrio molitor* L.— J. Exper. Zool., 81: 437—451.

Pauly F. 1952. Die «Copula» der Oribatiden.— Naturwissenschaften, 39: 572—573.

Pauly F. 1956. Zur Biologie einiger Belbiden.— Zool. Jahrb. (Syst.), 84: 275—328.

Pavan M. 1954a. Primi dati per la caratterizzazione della sostanza fluorescente del tegumento degli scorpioni.— Boll. Soc. ital. biol. sperim., XXX: 803—805.

Pavan M. 1954b. Studi sugli Scorpioni. I. Una nuova caratteristica tipica del tegumento degli Scorpioni.— Boll. zool., XXI: 283—291.

Pavlovsky E. N. 1912. Scorpionotomische Mitteilungen. IV.— Zool. Jahrb. (Anat.), 46: 493.

Pearse A. S. 1936. The migration of animals from sea to land. Durham, Duke Univ. Press.

Perttunen V. 1961. Réactions de *Ligia italica* F. a la lumière et à l'humidité de l'air.— Vie et milieu, XII, 2: 219—259.

Peschen K. E. 1939. Untersuchungen über das Vorkommen und den Stoffwechsel des Guanins im Tierreich.— Zool. Jahrb. (Allgem. Zool.), 59: 429—462.

Phillips J. E. 1964. Rectal absorption in the desert locust *Schistocerca gregaria* Forsk.— J. Exper. Biol., 41: 15—38.

Phillipson J., Watson J. 1965. Respiratory metabolism of the terrestrial isopod *Oniscus asellus* L.— Oikos, 16: 78—87.

Philipschenko J. 1907. Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. I. Über die exkretorischen und phagozytären Organe von *Ctenolepisma lineata*.— Z. wiss. Zool., 88: 99—116.

Pierre L. L. 1962. Synthesis of ascorbic acid by the normal fat body of the cockroach *Leucophaea maderae* (F.) and by its symbionts.— Nature, 193: 904—905.

Plateau F. 1873. Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les insectes.— Mém. Acad. Roy. Belg., XLI: 1—124.

Plateau F. 1874. Recherches sur les phénomènes de la digestion et sur la structure de l'appareil digestif chez les Myriapodes de Belgique.— Mém. Acad. Roy. Belg., 41: 3—88.

Plateau F. 1876. Recherches sur les phénomènes de la digestion et sur la structure de l'appareil digestif chez les Myriapodes.— Mém. Acad. Sci. Belg., 42: 1—94.

Poggendorf D. 1956. Über rhythmische sexuelle Aktivität und ihre Beziehungen zur Häutung und Haarbildung bei arthropoleoner Collembolen.— Naturwissenschaften, 43: 45.

Poisson R., Razet P. 1953. (unr. no Gilmour 1961). C. r. Acad. sci. Paris, 237: 1362.

Poll M. 1932. Note sur la fonction des tubes de Malpighi des Coléoptères.— Bull. et Ann. Soc. entomol. Belg., 72: 103—109.

Poll M. 1934. Le tube de Malpighi des insectes.— Ann. Soc. zool. Belg., 65: 87—95.

Poll M. 1936. Contribution à l'étude de histophysiologie de l'appareil urinaire des larves de Myrmélonides.— Mém. Mus. Roy. hist. natur. Belg., Ser. 2, 3: 635—666.

Porter C. A., Jaworski E. G. 1965. Biosynthesis of chitin during various stages in metamorphosis of *Prodenia eridania*.— J. Insect Physiol., 11: 1151—1160.

Powning R. F. 1953. Studies on the digestion of wool in insects.— Austral. J. Biol. Sci., 6: 109—117.

Pradhan S. 1942. Re-association of Malpighian tubes in Coccinellid beetles.— Indian J. Entomol., 4: 11—21.

Pradhan S., Nair M. R. G. 1957. Outer layers of epicuticle in relation to the susceptibility of insect to inert dusts.— Proc. Zool. Soc. Calcutta, Mookerjee Memorial vol: 305—327.

Prasse J. 1967. Zur Anatomie und Histologie der Acaridae. II. Das Exkretions system und das Bindegewebe.— Wiss. Z. Univ. Halle, XVI: 936—970.

Prosser C. L. (Ed.). 1952. Comparative animal physiology. London, Saunders.

Prunesco C. 1965. Contribution à l'étude de l'évolution des Chilopodes.— Rev. Roum. Biol.-Zool., 10: 89—102.

Pryor M. 1940. On the hardening of the cuticle of insects.— Proc. Roy. Soc. London, ser. B, 128: 393—407.

Purcell W. F. 1909. Development and origin of the respiratory organs in Araneae.— Quart. J. Microsc. Sci., 54: 519—564.

Raffy A. 1931. Respiration cutanée de larves d'Hydrophyles.— Compt. rend. Soc. biol., 106: 900—901.

Rajalu G., Sundara, Krishnan G. 1968. The epicuticle of millipedes belonging to the genera *Cingalobolus* and *Aulacobolus* with special references to seasonal variations.— Z. Naturforsch., 23b, 6: 845—851.

Ramazzotto L. J., Ludwig D. 1967. Differences in composition of the fat body of normal and aposymbiotic cockroaches (*Periplaneta americana*).— Ann. Entomol. Soc. America, 60: 227—230.

Ramsay J. A. 1935. The evaporation of water from the cocroach.— J. Exper. Biol., 12: 373—383.

Ramsay J. A. 1958. Excretion by the malpighian tubules of the stick insect *Dixippus morosus*: amino acids, sugars and urea.— J. Exper. Biol., 35: 871—891.

Razet P. 1956. (cit. no Gilmour, 1961). C. r. Acad. sci. Paris, 243: 185.

Razet P. 1964. Le problème d'acide urique chez les Arthropodes antennates.— XII Internat. Congr. Entomol. London, Progr. 33.

Reinders D. E. 1933. Die Funktion der Corpora alba bei *Porcellio scaber*.— Z. vergl. Physiol., 20: 291—298.

Remane A. 1935. Gastrottricha. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, 6: 161—242.

Remane A. 1961. Gedanken zum Problem: Homologie und Analogie, Praeadaptation und Parallelität.— Zool. Anz., 166: 477—491.

Rempel J. G. 1957. The embryology of the black widow spider *Latrodectes mactans* (Fabr.).— Canad. J. Zool., 35: 35—74.

Remy P. 1925. Contribution à l'étude d'appareil respiratoire et de la respiration chez quelques invertébrés. Nancy.

Reuter E. 1909. Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden.— Acta Soc. sci. Fenn., 35: 1—288.

Rhodin J. 1954. Correlation of ultrastructure organization and function in normal and experimentally changed proximal cell of the mouse kidney. Aktienbolaget Godvil. Stockholm.

Richards A. G. 1951. The integument of Arthropods. Minneapolis.

Richards A. G. 1957. Studies on arthropod cuticle: 13. The penetration of oxygen and electrolytes in relation to the multiple barriers of the epicuticle.— J. Insect. Physiol., 1: 23—39.

Richards A. G. 1958. The cuticle of Arthropods. Ergebnisse der Biologie, XX: 2—19.

Richards A. G., Anderson T. W. 1942. Electron-microscope studies of insect cuticle.— J. Morphol., 71: 135—183.

Richards A. G., Korda F. H. 1950. Studies on Arthropod cuticle. IV.— Ann. Entomol. Soc. America, 43: 49—71.

Ripper W. 1931. Versuch einer Kritik der Homologiefrage der Arthropodentracheen.— Z. wiss. Zool., 138: 303—396.

Rittershaus K. 1927. Studien zur Morphologie und Biologie von *Phyllopertha horticola* L. und *Anomala aenea* Geer. Z. Morph. u. Ökol. Tiere, 5: 271—408.

Robson E. A. 1964. The cuticle of *Peripatopsis moseleyi*.— Quart. J. Microsc. Sci., 105: 281—299.

Rocco M. L. 1938. Le métabolisme des composés d'origine purique chez les insectes.— C. r. Acad. sci. Paris, 207: 1006—1008.

Roots B. I. 1956. The water relations of earthworms. II. Resistance to desiccation and immersion, and behaviour when submerged and when allowed a choice of environment.— J. Exper. Biol. 33: 29—44.

Roots B. I. 1960. Some observations on the chloragogenous tissue of earthworms.— Compar. Biochem. and Physiol., 1: 218—226.

Ruppel H. 1953. Physiologische Untersuchungen über die Bedeutung des Ventraltubus und Atmung der Collembola.— Zool. Jahrb. (Allgem. Zool.), 64: 429—469.

Saudray Y. 1961. Recherches biologiques et physiologiques sur les Myriapodes Diplopodes.— Mém. Soc. Linnéenne Normandie (nouv. sér.), sect. zool., 2: 1—126.

Savory T. 1946. Arachnida. London — N. Y., Acad. Press: 1—287.

Schaller F. 1949. Osmoregulation und Wasserhaushalt der Larve von *Corethra plumicornis* mit besonderer Berücksichtigung der Vorgänge am Darmkanal.— Z. vergl. Physiol., 31: 684—695.

Schaller F. 1952a. Die «Copula» der Collembolen.— Naturwissenschaften, 41: 321—326.

Schaller F. 1952b. Das Fortpflanzungsverhalten apterygoter Insekten (Collembolen und Machiliden).— Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. Freiburg, 19: 184—189.

Schaller F. 1953. Untersuchungen zur Fortpflanzung arthropoleoner Collembolen.— Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 41: 265—277.

Schaller F. 1954. Indirekte Spermatophorenübertragung bei *Campodea* (Apterygota, Dip-lura).— Naturwissenschaften, 41: 406—407.

- Schaller F. 1958. Weitere Beiträge zum Problem der indirekten Spermatophoren-Übertragung und Versuch eines Systems der Verhaltensphänomene. Forsch. u. Fortschr., 32: 200—204.
- Schaller F. 1962. Die Unterwelt des Tierreiches. Berlin, Göttingen, Heidelberg, Springer Verl.: 1—126.
- Schaller F. 1964. Das Paarungsverhalten der Bodentiere.—Rundschau, 17: 384—391.
- Schatz L. 1952. The development and differentiation of Arthropod procuticle: Staining. Ann. Entomol. Soc. America, 45: 678—686.
- Schminkewitsch W. 1884. Étude sur l'anatomie de l'épéire.—Ann. Sci. nat. zool., sér. 6, XVII: 1.
- Schliwa W. 1965. Vergleichend-anatomisch-histologische Untersuchungen über die Spermatophorenbildung bei Collembolen.—Biol. Jahrb. (Anat.), 82: 445—520.
- Schliwa W., Schaller F. 1963. Die Paarbildung des Springschwanzes *Podura aquatica*.—Naturwissenschaften, 50: 693.
- Schmitt J. B. 1963. The abdominal nervous system of *Pteronarcys* (Plecoptera).—J. N. Y. Entomol. Soc., 71: 202—217.
- Schmidt-Nielsen B. 1965. Comparative morphology and physiology of excretion. Ideas in Modern Biology.—Proc. XVth Internat. Congr. Zool., 6: 391—425.
- Schmidt-Nielsen K., Schmidt-Nielsen B. 1952. Water metabolism in mammals.—Physiol. Rev., 32: 135—166.
- Schömann K., Schaller F. 1954. Das Paarungsverhalten von *Polyxenus lagurus* L.—Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. Tübingen, 33: 342—346.
- Schultze W. 1927. Biology of the large Philippine forest scorpion.—Philippine J. Sci., 32: 375—389.
- Schuster R. 1962. Nachweis eines Paarungszeremoniells bei den Hornmilben.—Naturwissenschaften, 49, 21: 502.
- Schuster R., Schuster I. J. 1966. Über das Fortpflanzungsverhalten von Anystiden-Männchen (Acari, Trombidiformes).—Naturwissenschaften, 53: 162.
- Schwan H. 1940. Beitrag zur Kenntnis der Atmung holometaboler Insekten während der Metamorphose.—Arkiv zool., 32, 9: 1—15.
- Sedgwick A. 1885. The development of *Peripatus capensis*. I. Quart. J. microsc. Sci., 25: 449.
- Seifert B. 1932. Anatomie und Biologie der Diplopoden *Strongylosoma pallipes* Oliv.—Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 25: 262—507.
- Seifert G. 1961. Die Tausendfüßler (Diplopoda).—A. Ziemsen Verl., Wittenberg Lutherstadt: 1—76.
- Sewell M. 1955. The histology and histochemistry of the cuticle of a spider, *Tegenaria domestica* (L.).—Ann. Entomol. Soc. America, 48: 107—118.
- Sharan R., Sahni S. 1958. The second instar larval cuticle of *Attacus ricini*.—Current Sci., 27: 264.
- Sharma V. P., Chatteraj A. N. 1964. On the possible cause of weight loss in treated insects.—Beitr. Entomol., 14: 533—539.
- Sharov A. G. 1966. Basic Arthropodan stock. Pergamon Press.
- Shaw J. 1955. The permeability and structure of the cuticle in the aquatic larva of *Sialis lutaria*.—J. Exper. Biol., 32: 330—352.
- Shulov A. 1956. Observations on the mating habits of scorpions.—Abstr. 10th Internat. Congr. Entomol. Montreal, Sect. 9: 1276.
- Shulov A., Amitai P. 1958a. On the mating habits of two species of scorpions, *Leiurus quinquestratus* H. et E. and *Buthotus judaicus* E. S.—Bull. Res. Council Israel, 8B: 41—42.
- Shulov A., Amitai P. 1958b. On mating habits of three scorpions.—Arch. Inst. Pasteur Algérie, XXVI: 351—369.
- Shulov A., Amitai P. 1960. Observations sur les scorpions *Orthochirus innesi* E. Sim. 1910.—Arch. Inst. Pasteur Algérie, XXXVIII: 117—129.
- Silhavy V. 1956. Sekači. Fauna CSR, sv. 8. Praha: 1—272.
- Simroth H. 1891. Die Entstehung der Landtiere. Leipzig.
- Smith L. M. 1961. Japygidae of N. America. 8. Postembryonic development of Parajapyginae and Evalljapyginae.—Ann. Entomol. Soc. America, 54: 437—441.
- Snodgrass R. E. 1935. Principles of insect morphology. London—N. Y., McGraw Hill a. Co.
- Snodgrass R. E. 1938. Evolution of Annelida, Onychophora and Arthropoda.—Smithson. Misc. Collect., 85.
- Snodgrass R. E. 1944. Insects, their ways and means of living.—Smithson. Series, V: 1—366.
- Snodgrass R. E. 1952. A textbook of Arthropod anatomy. Comstock Publ. Assoc. Ithaca, N. Y.
- Sorauer P. 1925. Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd. IV. Berlin, P. Parey.
- Spencer G. J. 1930. The fire-brat, *Thermobia domestica* in Canada.—Canad. Entomologist, 62: 1—2.

- Spencer J. O., Edney E. B. 1954. The absorption of water by woodlice.—J. Exper. Biol., 31: 491—496.
- Srivastava P. N. 1962. Physiology of excretion in the larva of *Corcyra cephalonica* Stainton.—J. Insect Physiol., 8: 223—232.
- Srivastava P. N., Gupta P. D. 1961. Excretion of uric acid in *Periplaneta americana* L.—J. Insect Physiol., 6: 163—167.
- Stach J. 1955. Widłogonki—Diplura. Klicze do oznaczania owadów Polski. IV: 19—34. Warszawa.
- Staddon B. W. 1955. The excretion and storage of ammonia by the aquatic larva of *Sialis lutaria* (Neuroptera).—J. Exper. Biol., 35: 85—95.
- Staddon B. W. 1959. Nitrogen excretion in nymphs of *Aeschna cyanea* (Müll.) Odonata, Anisoptera).—J. Exper. Biol., 36: 566—574.
- Staddon B. W. 1962. The larval excretory system of *Chaoborus crystallinus* (Degeer).—Proc. Roy. Entomol. Soc. London, A, 37: 99—103.
- Staddon B. W. 1963. Water balance in the aquatic bugs *Notonecta glauca* L. and *Notonecta marmorata* Fabr.—J. Exper. Biol., 40: 563—571.
- Staddon B. W. 1964. Water balance in *Corixa dentipes* (Thoms.) (Hemiptera-Heteroptera).—J. Exper. Biol., 41: 609—619.
- Stammer H. J. 1935. Bau und Bedeutung der Malpighischen Gefäße der Coleopteren.—Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 29: 196—217.
- Stefani R. 1953. Un particolare modo di accoppiamento negli Insetti Embiotteri.—Rendiconti Accad. Naz. Lincei, ser. XIII, XIV: 544—549.
- Stefański W. 1922. Excrétion chez les nématodes libres.—Arch. biol. Soc. sci. Varsovie, 1: 1—33.
- Strebel O. 1932. Beiträge zur Biologie, Ökologie und Physiologie einheimischer Collembolen.—Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 25: 31—151.
- Strenze K. 1957. Terrestrische Chironomiden. XVII. *Thalassomithia thalassophila*.—Kie-ler Meeresforsch., XIII, 263—274.
- Strenze K. 1958. Lebensformen und Phylogenie der terrestrischen Chironomiden.—XVth Congr. Zool., Sect. IV, paper 2: 1—4.
- Stschelkanowzeff I. P. 1896. Respirationsorgane bei Pseudoscorpionen.—Zool. Anz., 19.
- Stschelkanowzeff I. P. 1902. Über den Bau der Respirationsorgane bei den Pseudoscorpionen.—Zool. Anz., 25: 126.
- Sturm H. 1952. Die Paarung bei *Machilis* (Felsenspringer).—Naturwissenschaften, 39: 308.
- Sturm H. 1956. Die Paarung des Silberfischchens (*Lepisma saccharina* L.).—Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. (Erlangen, 1955), Zool. Anz., Suppl. 19: 463—466.
- Sturm H. 1958. Indirekte Spermatophorenübertragung bei dem Geißelskorpion *Trithyreus sturmi*.—Naturwissenschaften, 45: 142.
- Subklew W. 1934. Physiologisch-experimentelle Untersuchungen an einigen Elateriden.—Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 28: 184—228.
- Sundara R. G., Krishnan G. 1968. The epicuticle of millipedes belonging to the genera *Cingalobolus* and *Aulacobolus* with special references to seasonal variations.—Z. Naturforsch., 23b, N 6: 845—851.
- Sweetman H. L. 1938. Physical ecology of the fire-brat, *Thermobia domestica*.—Ecol. Monogr., 8: 285—311.
- Taberley G. 1957. Observations sur les spermatophores et leur transfert chez les oribates (Acariens).—Bull. Soc. zool. France, 82: 139—145.
- Tarman K. 1959. Trichobotrialni organ akarini.—Slov. Akad. Znanosti in Umetnosti, Ljubljana.
- Thorpe W. H. 1928. The elimination of carbon dioxide in Insects.—Science, 78: 433—434.
- Thorpe W. H. 1933. Tracheal and blood gills in aquatic insect larvae.—Nature, 131: 549.
- Tiegs O. W. 1940. The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of *Hanseniella*.—Quart. J. Microsc. Sci., 82.
- Tiegs O. W. 1942. The «dorsal organ» of Collembolan embryo.—Quart. J. Microsc., Sci., 83: 153—170.
- Tiegs O. W. 1945. The postembryonic development of *Hanseniella*.—Quart. J. Microsc. Sci., 85: 191—328.
- Tiegs O. W., Manton S. M. 1958. The evolution of the Arthropoda.—Biol. Revs., 33: 225—337.
- Tillyard R. J. 1922. The life-history of the Australian moth-lacewing, *Ithone fusca* Newm.—Bull. Entomol. Res., 13: 205—223.
- Timon-David J. 1945. Fragments de biochimie entomologiques. III. Excrétion et secrétion.—Ann. Fac. Sci. Marseille, 16: 179—235.
- Treherne J. E. 1954. The exchange of labelled sodium in the larva of *Aedes aegypti* L.—J. Exper. Biol., 31: 386—401.
- Treherne J. E. 1958. The absorption of glucose from the alimentary canal of the locust *Schistocerca gregaria*.—J. Exper. Biol., 35: 297—306.
- Tuxen S. L. 1958. Relationships of Protura.—Proc. 10th Internat. Entomol. Congr. Montréal, 1956, I: 493—497.
- Tuxen S. L. 1964. The Protura. Paris, Hermann.

- Vachon M. 1938. Recherches anatomiques et biologiques sur la reproduction et le développement des Pseudoscorpiones.— Ann. sci. nat. zool. ser. 11, 1.
- Vachon M. 1953. The biology of scorpions.— Endeavour, 12: 80—89.
- Vachon M. 1963. Chélicérates. Zoologie 2, Les Arthropodes.— Encyclopédie de la Pléiade. Ed. Gallimard. Paris: 87—256.
- Vajropala K. 1935. Guanine in the excreta of Arachnid.— Nature, 136: 145.
- Valcurone M. L. 1957. Le Blatte.— Illustrazione scient. (Milano), 90: 1—6.
- Vandel A. 1943. Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoidea (Isopodes terrestres).— Bull. biol. France et Belg., Suppl. XXX: 1—136.
- Veneziani A. 1903. Valore morfologica, fisiologica e filogenetica dei tubi malpighiani. Ferrara, 1: 1—90 (no H. Я. Кузнецову, 1948).
- Verhoeff K. W. 1917. Zur Kenntnis der Atmung und der Atmungsorgane der Isopoda Oniscoidea.— Biol. Zbl., 37: 113—127.
- Verhoeff K. 1925. Chilopoda.— In Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. V.
- Waloff N. 1941. The mechanisms of humidity reactions of terrestrial isopods.— J. Exper. Biol., 18: 115—135.
- Wang T. H., Wu H. W. 1947(8). On the structure of the Malpighian tube of centipedes and their excretion of uric acid.— Sinensia, 18: 2—12.
- Waterhouse D. F. 1955. Functional differentiation of the hindgut epithelium of the blowfly larva into longitudinal bands.— Austral. J. Biol. Sci., 8, 253—277.
- Way M. J. 1950. The structure and development of the larval cuticle of *Diatraxia oleracea* (Lepid).— Quart. J. Microsc. Sci., 91: 145—182.
- Way T. E. 1957. The oldest migration.— Natural History, LXVI, 7: 365—369.
- Weaver A. 1958. Calcium oxalate crystals in the cuticle of certain insect larvae.— Proc. 10-th Internat. Congr. Entomol., Montreal, 1956, 1: 535—541.
- Wen Tin-whan. 1958. Observations on the mating process of *Acomatacarus yosanoi* Fukuzumi et Obata, 1953, with the discovery of its spermatophores (Acariformes, Trombiculidae).— Acta zool. Sinica, 10: 213—222.
- Wen Tin-whan. 1959. Observations on the transferring process of spermatophore of *Acomatacarus yosanoi* Fukuzumi et Obata, 1953.— Acta zool. Sinica, 11, 409—421.
- Wen Tin-whan. 1960. Comparative study on the spermatophores of five species of Trombiculid mites.— Acta zool. Sinica, 12: 45—62.
- Weygoldt P. 1965a. Mechanismus der Spermienübertragung bei einem Pseudoscorpion.— Naturwissenschaften, 52: 218.
- Weygoldt P. 1965b. Das Fortpflanzungsverhalten der Pseudoscorpione.— Naturwissenschaften, 52: 436.
- Weygoldt P. 1966a. Moos- und Bücherskorpione. Wittenberg, A. Ziemsen Verl.
- Weygoldt P. 1966b. Vergleichende Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie der Pseudoscorpione.— Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 56: 39—92.
- Weygoldt P. 1966c. Mating behaviour and spermatophore morphology in the Pseudoscorpion *Dinocheirus tumidus* Banks.— Biol. Bull., 130: 462—467.
- Weygoldt P. 1966d. Spermatophore web formation in a pseudoscorpion.— Science, 153: 1647—1649.
- Wheeler W. M. 1893. The primitive number of Malpighian vessels in insects.— Psyche, 6: 205—475.
- Whitten J. M. 1957. The post-embryonic development of the tracheal system in *Drosophila melanogaster*.— Quart. J. Microsc. Sci., 98: 123—150.
- Wigglesworth V. B. 1931. The physiology of excretion in a blood sucking insect, *Rhodnius prolixus*.— J. Exper. Biol., 8: 411—459.
- Wigglesworth V. B. 1932. On the function of the so-called «rectal glands» of insects.— Quart. J. Microsc. Sci., 75: 131—150.
- Wigglesworth V. 1933. The physiology of the cuticle and of ecdysis in *Rhodnius prolixus* L.— Quart. J. Microsc. Sci., 76: 269—318.
- Wigglesworth V. 1945. Transpiration through the cuticle of insect.— J. Exper. Biol., 21: 97—114.
- Wigglesworth V. 1947. The epicuticle in an insect *Rhodnius prolixus* (Hemiptera).— Proc. Roy. Soc., B, 134: 163—181.
- Wigglesworth V. B. 1948a. The structure and deposition of the cuticle of the adult mealworm, *Tenebrio molitor* L.— Quart. J. Microsc. Sci., 89: 197—217.
- Wigglesworth V. B. 1948b. The insect cuticle.— Biol. Revs., 23: 408—451.
- Wigglesworth V. B. 1953. The principles of insect physiology. London, Methuen & Co.
- Wigglesworth V. B. 1957. The physiology of insect cuticle.— Annual Rev. Entomol., 2: 27—54.
- Wilcke U. 1954. Mediterrane Gastrottrichen.— Zool. Jahrb. (Syst.), 82: 497—550.
- Wildbolz Th. 1954. Beitrag zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Darmkanals der Larve von *Melolontha melolontha* L.— Mitt. Schweiz. Entomol. Ges., XXVII: 194—240.
- Willem V. 1925. Notes éthologiques sur divers Collemboles.— Bull. Acad. Roy. Belg. Bruxelles (5), 11: 617—636.
- Willmann C. 1951. Über eigenartige Kopulationsorgane bei den Männchen der Gattung *Veigaia*.— Zool. Anz., 147: 85—91.

- Withcombe C. L. 1921. On the life-history of *Boreus hyemalis*.— Trans. Entomol. Soc. London, pts III, IV: 312—318.
- Withcombe C. L. 1922. Notes on the biology of some British Neuroptera (Planipennia).— Trans. Entomol. Soc. London, pts III, IV: 501—594.
- Withcombe C. L. 1924. Some aspects of the biology and morphology of the Neuroptera.— Trans. Entomol. Soc., London, pts III, IV: 303—412.
- Wolf A. W. 1940. Paths of water exchange in the earthworms. Physiol. Zool., 13: 294—308.
- Wygodzinsky P. 1958. Beobachtungen an Spermatophiden und Spermatophoren bei Nicoletidae (Thysanura, Insecta).— Zool. Anz., 160: 380—387.
- Yonge C. M. 1932. On the nature and permeability of chitin.— I.— Proc. Roy. Soc. London, B, 111: 218—239.
- Zabinski J. 1933. Copulation extérieure chez les Blattes.— Comp. rend. Soc. biol., 112: 596—598.
- Zolesi L. C. de. 1956. Observaciones sobre el compartamiento sexual de *Bothriurus bonariensis* (Koch.).— Bol. Fac. Agris. Mont. Uruguay, 35: 1—10.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ *

- Acamatacarus* 171, 172
Acarina 38, 87, 132, 201
Acarus 130, 132, 219
Acentropus 147
Acerentomida 95
Acheta 53, 64
Acilus 117
Acoela 129
Acridae 190
Acridinae 190
Acridoidea 190, 201, 202
Acrobolus 205
Actaleptes 95
Actaeles 97
Aculeata 137
Agabus 59
Agelena 37, 87
Agelenidae 86, 127
Agliodia 170
Agriotes 19, 55, 56, 60, 213, 215
Adephaga 145
Adesmia 231
Admetus 162
Aedes 51, 63
Aeschna 57, 58, 117, 194
Akis 106, 232
Aleochara 123
Allacma 182
Alveonassus 39, 41
Alypia 223
Amblypygi 77, 82, 126, 133, 162, 205
Ammophila 209
Amorpha 227
Amniota 207
Amphibiotica 142, 149
Amphimallon 195, 226
Amphipoda 200
Anabas 72
Anabolia 192, 196
Anacanthotermes 228, 231
Anamorphia 94
Anapis 85
Anarsia 230
Anax 58, 59
Androctonus 31
Anisoptera 59
Annelides 12, 155
Annulata 12, 199
Anomala 195
Anopheles 63
Anoplura 137
Antennata 121
Anthia 107
Anthonomus 118, 122
Anthrenus 144
Anthuridea 72
Antocha 100
Aphaniptera 137
Aphidina 211
Aphidius 209
Aphidoidea 211
Aphis 218
Aphodius 230
Apis 220
Apocheiridium 164
Apterygota 6, 50, 186—188, 198, 201
Arachnida 29
Arachnoidea 80, 200
Aranea 34, 36, 37, 214
Araneidae 85, 150
Araneina 85, 134, 168, 200—202, 205
Araneomorphae 85
Archeognatha 98
Arcynopteryx 190
Argas 41, 174
Argasidae 39, 40, 41, 174
Argiope 35
Argiope 86, 127
Argyroneta 36, 37
Argyronetidae 86
Armadillidium 13, 20, 23—28, 60, 73, 74, 78, 82, 119, 150, 213, 214
Armadillo 82
Arrenurus 172, 173
Artemia 20, 24
Arthropoda 78, 95, 182
Arthropoda 12, 155, 198
Arthropoda-Terrestria 201
Articulata 186, 200, 239
Asellidae 72
Asellus 22, 24, 25
Astacus 13, 20
Atelocerata 16, 89, 114, 120
Athalia 196
Attagenus 122
Attidae 86
Attus 84, 86
Aulacobolus 44
Aysheaia 80
Bathynomus 73
Bdella 87
Belba (= *Damaeus*) 171
Belopus 55
Bibio 60
Bibionidae 99
Birgus 19, 72, 73, 74, 75, 199
Blaniulus 177, 202, 217
Blaps 61, 145
Blastophagus 227
Blattella 27, 59
Blatta 138, 188
Blattidae 190
Blattoidea 137, 151, 188, 197, 201, 202
Blepharoceridae 100
Bombyx 123, 220
Boreus 195
Bothriurus 159, 160
Bourletiella 97
Brachycerus 234
Bradyrrhoa 229
Branchiata 199
Branchiopoda-Anostraca 20
Branchipus 141
Brevicoryne 218
Buddelungia 228
Buprestidae 146
Buthidae 210
Buthotus 31, 159, 160, 214
Buthus 29, 30
Caliothrips 226
Calliphora 18, 78
Calliphoridae 225
Calpodes 68
Campodea 42, 49, 97, 183, 187, 196, 206, 207
Campodeidae 97, 201, 240
Campsobuthus 31
Cantocampus 19
Caponia 86
Caponiidae 86
Carabidae 204

* Ссылки на иллюстрации набраны полужирным шрифтом, родовые названия набраны курсивом.

- Carabus* 54, 116
Caraphractus 209
Carausius 122, 203, 208
Carcinus 20, 24
Cardisoma 119
Cassida 208
Cassidinae 146
Cassidini 203
Cataclysta 147
Cataglyphus 130, 233
Catantopinae 190
Cecidomyiidae 56
Celerio 112
Ceruchus 56
Chalicodoma 209
Chaoborus (= *Corethra*) 100
Charanotidae 133
Chasmocephalon 85
Chelicerata 157, 158, 200, 201
Chelifer 162, 163
Cheliferidae 166, 205
Chernes 164, 165
Chernetidae 166
Chilo 64
Chilocorus 208
Chilognatha 177
Chilopoda 44, 91, 94, 102, 178, 200, 201
Chironomus 19, 20
Chironitis 231
Chironomus 14, 53, 56, 58, 67
Chirothrips 191
Chloromyia 64
Chloropterus 55
Choiridae 166
Chondracanthus 130
Chorisagrotis 142
Chorthophaga 213, 221, 223
Chrysolina 211
Chrysomela 211, 232
Chrysomelidae 146
Chrysomelinae 146
Chrysopa 131, 147, 148, 195
Chthoniidae 166
Chthoniinae 166
Chthonius 162
Cimbex 142
Cimex 198
Cimicoidea 198
Cingalobolus 44
Cirphis 142
Cladocera 20
Cleridae 146
Cloeon 58, 193
Clubonidae 86
Coccinella 144
Cochlostoma 72
Coenagrion 58, 59
Coenobita 22, 199
Coleoptera 137, 195, 201, 202
Colias 211
Collembola 46, 47, 50, 97, 104, 151, 181, 182, 201, 206
Collembola-Arthropoda 181, 187, 196
Collembola-Symphyleona 48, 182
Collohmanna 172
Colobognatha 90, 177
Coniopterygidae 194
Conotrachelus 118
Copeognatha 201
Copepoda 19, 20
Copris 231
Corcyra 145
Corethra 57
Corixa 58, 59, 117
Corynebacterium 151
Cousinia 227
Crambinae 229
Craspedostigmophora 94
Craspedostigmus 94
Crustacea 19, 121
Cryptocellus 33
Cryptopidae 94
Cryptops 45, 136
Cryptostigmata 87
Ctenicera 204
Ctenolepisma 50
Ctenophora-Tanyptera 131
Culicoides 196
Curculionidae 146
Cyclops 13, 14, 20, 21, 53, 130
Cydidae 229
Cylindroiulus 42, 43, 220
Cylisticus 23, 82
Cyllene 142
Cyphogenia 61, 107
Cyriopertha 56
Cyrnus 196
Dactylochelifer 162, 164, 166, 214
Dactylopedalia 157
Daesia 167
Damaeus 170
Damon 162
Daphne 62
Daphnia 24
Dardanus 199
Dasynura 56
Decapoda 14, 19, 20, 72, 74
Decapoda-Anomura 199
Dendrochernes 164
Dendroctonus 227
Dendroneurus 56
Dermacentor 41, 174
Dermaptera 137, 151
Derocnemis 56
Diaspinae 208, 218
Diabrotica 164
Diataraxia 215
Dicerca 56
Dicondylia 98
Dicyrtomina 182
Dinocheirus 164
Diplapyx 183
Diplopoda 41—43, 90, 93, 136, 175, 201
Diplopoda-Chilognatha 177
Diplopoda-Pselaphognatha 175, 176, 200
Diplura 46, 49, 97, 98, 136, 183, 206, 207
Dipnoi 70
Dipodomys 222
Diptera 100, 137, 196, 201, 202
Disaphis 227
Dolomedes 37
Donacia 79, 146
Dorcadion 107, 228, 234
Drassidae 86
Dysdera 36, 86
Dysderidae 127, 128, 134
Dytiscus 116, 117, 195
Ectognatha 6
Eisena 130
Elateridae 145, 204
Elateroides 56
Eleagnus 229
Embia 137, 190, 201
Embioidea 190
Enallagma 57
Ensifera 190
Entognatha 6, 49, 184
Entomobrya 48
Eosentomidae 78, 97, 105
Eosentomon 96
Epeira 34, 118
Ephemera 58
Ephemeroptera 137, 191, 204
Ephestia 219
Epicaridae 73
Epicoccus 62
Epimorpha 94
Eremiaphila 233
Eremobates 168
Erigone 105
Eriochair 24
Erodus 232
Erythraeidae 87
Escaryus 44
Eulais 173
Eulalia 65
Eunice 79, 154
Eurydema 226
Eurygaster 215
Eurypelma 76
Eurypterida 29
Eurytoma 209
Euscorpis 13, 29, 30, 158, 159, 160
Euschöngastria 171, 172
Eusomus 226
Eutardigrada 132
Euthyas 172
Euzetes 38
Filistates 37
Folsomia 131
Formicoidea 137
Galeodes 33, 34, 83, 167
Galeodidae 83
Galleria 220
Gamasoidea 174
Gammarus 21, 22, 24
Garypidae 166
Gasteracantha 36
Castropoda — Pulmonata 72
Gecarcinidae 72
Geonemertes 212
Geophilidae 213
Geophilomorpha 44, 45, 93, 95, 179, 202, 205
Geophilus 42, 44, 91, 92, 179, 187, 220

Geoplanea 212
Gervaisia 41
Gervaisiidae 90
Gigantotrachea 29, 75
Glomeridae 90, 177
Glomeris 19, 27, 42, 88, 89, 136, 177, 205, 220, 223
Glossina 211
Gnaptor 144
Gonocephalum 231
Gonopus 219, 235
Graphopterus 232
Grassilla 184, 186
Gryllacrididae 197
Gryllidae 197
Grylloidea 188, 202
Gryllotalpa 226
Gryllus 116, 189
Gymnopleurus 231

Haloxylonomyia 56
Halticini 217
Hannemania 172
Hanseniella 89
Harpalus 54
Heliethrips 226
Hemilepistus 23, 27, 28, 75, 119, 217, 228
Hemimetabola 187, 188, 190, 198, 201, 202
Heptagenia 57
Herbomyia 56
Heteronereis 80
Heteropoda 214
Heteroptera 137
Heterostigmata 87
Hexagenia 57
Hexapoda 80, 97
Hexapoda-Entotrophi 46
Hexisopus 167
Hippoboscidae 211
Hodotermes 228
Hodotermitidae 228
Holometabola 49, 53, 56, 187, 193, 198, 201—203
Holoneurus 56
Holthyris 87
Homoptera 137, 217, 219
Hyalomma 41, 174
Hydrachnella 172
Hydrobius 59
Hydrophantes 172
Hydrophilus 117
Hylemyia 215
Hylurgops 227
Hymenoptera 137, 196, 201
Hypochilidae 85
Hypogastrura 47
Hyponemeuta 208

Idothea 20, 22, 119
Insecta 90, 201
Insecta-Pterygota 200
Ischnurus 211
Ischyropsalidae 84
Ischyropsalis 169
Isophya 189
Isopoda 19, 20, 22, 72, 74, 75, 119, 200, 238
Isoptera 137
Ithone 194

Ithonidae 194
Ixodes 135, 208
Ixodes 41, 60, 213, 240
Ixodidae 40, 41, 87, 174, 200, 201
Japygidae 97, 206, 227
Japyx 42, 49, 96, 97, 227
Juliformes 177
Juloidea 202, 205
Julus 88, 136

Karschomyia 56
Koenenia 77, 78, 82, 128

Labidognatha 134
Lachnosterna 223
Lamellicornia 145
Lampyridae 145
Laniatores 135
Larvivoridae 211
Lasiochernes 164
Leander 19, 20, 21, 24
Lebia 123
Lecaniinae 208
Leiurus 31, 159, 160, 214
Lepidoptera 137, 196, 201, 202
Lepidurus 69
Lepisma 184, 190, 206, 207
Lepismatidae 201, 202
Lepismatoidea 98, 184
Leptinotarsa 142
Leptoceridae 196
Leptorhoptrum 105
Lethrini 231
Lethrus 107, 234
Leucophaea 152
Ligia 24—27, 78, 119, 213, 220
Ligidium 20, 22, 26, 41, 74, 119
Ligidiidae 74
Limnophilidae 196
Limnophilus 58, 59, 196
Limulus 13, 28, 75, 127, 157
Linophyidae 150
Liobunum 135
Liparus 107
Liphistiomorphae 77, 85, 86
Lithobiidae 103, 213
Lithobiomorpha 44, 45, 93, 128, 179
Lithobius 45, 46, 93, 103, 120, 128, 179, 180, 220
Locustoidae 202
Lophoproctus 176
Loxosceles 84
Lucilia 115, 116, 131, 215, 220
Lumbricidae 152, 156
Lumbricus 121
Lycastopsis 77, 80
Lycosa 35, 37
Lycosidae 85, 86, 127, 205
Lymexylon 56

Machilidae 184, 201, 202
Machilis 98, 100, 184, 185
Machiloidea 98, 184, 200
Machiloidea (= Microcoryphia) 137

Macrodaioidea 129
Macrosiphum 218
Malacosoma 208
Malacostraca 22
Mantispa 195
Mantispidae 195
Mantodea 137, 188
Maja 121
Mecoptera 137, 196, 201
Megadrili 199
Megaloptera 193, 201, 202
Meloidae 146
Melolontha 55, 195
Membracidae 227
Mesostigmata 87, 200—202
Messor 232, 233
Metastigmata 87
Migrammops 84
Microhyle 157
Molanna 196
Molannidae 196
Monomorium 233, 234
Monopeltis 235
Monotarsobius 45
Moraria 19
Musca 115
Muscidae 211, 225
Muscinae 225
Mycetophilidae 100
Mygale 118, 214
Mygalomorphae 77, 85, 126, 127
Myriapoda 43, 89, 90, 97, 121, 175, 201
Myriopterata 95
Myriophyllum 72
Myrmeleo 131, 147, 148
Mystacides 196

Nebo 159, 160
Nemastomidae 84
Nematus 59
Nemobius 189
Neobisiinae 166
Neobisium 162, 164
Neomyzus 123
Neotomicus 227
Nepidae 225
Nereis 80
Neuroptera 137
Neuroptera-Planipennia 194, 201
Neuropteroidea 193
Neurothrus 147, 148
Nicoletiidae 184, 201
Niptus 123
Nitidulidae 146
Notochrysa 195
Notonecta 58, 59, 117
Notostigmata 45, 91, 102
Nuncia 170
Nymphula 147

Ocnere 55, 61, 107
Ocypoda 22, 23
Odonata 137, 191, 192, 201, 202
Odonata-Anisoptera 141
Oecanthus 189
Oedipodinae 190
Oestridae 211

Oligonephria 138, 143
Olpiidae 164
Oniscoidea 19, 22, 73, 74, 118, 119, 200
Oniscomorpha 202
Oniscus 24—27, 60, 74, 78, 120, 206, 214
Onychiuridae 47, 48, 181
Onychiurus 42, 47, 48, 49, 216
Onychophora 51, 65, 67, 77, 80, 121, 198, 199
Ooperipatus 210
Ophonus 225
Opiliones 84, 106, 128, 135, 170, 200, 201, 205, 214
Opisthandria 89, 90, 176
Opisthopatus 210, 213
Opisthophthalmus 159, 160
Opisthospermophora 89
Opomyza 215
Orchesella 47, 48, 131, 181, 182
Orchestiae 200
Oribatei 87, 170, 171, 240
Oribatidae 187, 201
Ornithodoros 39—41, 60, 128, 135, 174, 213, 240
Ornithonyssus 39
Orthochirus 159
Orthognatha 134
Orthoptera 137, 141
Orthoptera-Ensifera 193, 195, 198, 201
Oryzophilus 215
Oscinosoma 215
Osmylidae 194
Osmylus 147, 148, 192, 194, 195
Otho 56
Othoes 233
Otiorrhynchus 107

Pachyulus 42
Pachybolus 220
Pachymerium 136
Palaeacarida 77
Palaeomnaeus 29, 214
Palaeomonetes 24
Palaeocribellatae 77
Palaeodictyoptera 8
Palaeophonos 8, 29, 75
Palaeoptera 192
Palpigradi 77, 78, 82, 126, 128, 133
Pandinus 30, 31, 214
Panorpa 195
Parabuthus 31
Paradesmus 42
Paralithodes 19, 20
Parametetus 193
Paraneoptera 191
Paraperipatus 199, 210
Paraponyx 147
Parasitica 137
Parasitiformes 135
Parastigmata 87
Parajapygidae 206
Pardosa 37
Parnassius 211
Paupropoda 77

Pedicia 57
Pediculopsis 87
Pedinus 55, 107
Pedipalpi 162, 201, 202
Pedipalpi-Uropygi 32
Penaeus 16, 20, 21
Pentodon 56
Peripatoides 210
Peripatopsis 65, 80, 130, 199, 210, 213
Peripatus 210
Periplaneta 21, 39, 114, 131, 152, 188
Perloidea 190
Perognathus 222
Persectania 62
Phalangidae 84, 85
Phalangium 135
Phasmidae 190
Phasmoidea 137, 188
Pheretima 130
Philoscia 27
Phlebotomus 232
Pholcidae 127
Pholcus 169, 205
Phoridae 232
Phyllopertha 195
Phyllophaga 142
Phytonomus 123, 124, 203
Phytophaga 146
Pieris 142, 215
Pimelia 196, 231, 232
Pimpla 196
Piona 173
Pisauridae 205
Planipennia 202
Plasmodiophora 152
Platybunus 170
Platysamia 208
Plecoptera 137, 190
Pleonomus 55, 61, 230
Pleurostigmata 45, 91, 94
Plutonium 94
Podura 48, 49, 131, 181, 182
Poecilochirus 39
Polycentropidae 196
Polycentropus 196
Polychaeta 77
Polychaeta-Errantia 79
Polyclada 129
Polydesmus 89, 175, 177, 220
Polynephria 138, 143
Polypedium 223
Polyxenidae 202
Polyxenus 14, 41, 42, 174, 175, 187, 205
Polyzonium 42, 90
Pomatias 72
Pontania 204
Popillia 114
Porcellio 24—28, 60, 73, 74, 78, 82, 119, 214, 216
Porthetria 208
Potamobius 24
Prionotheca 233
Prionus 56, 228
Prodenia 68
Prokoenenia 77
Prosobranchia 72
Prosodes 106

Prostigmata 87, 135
Proterandria 89, 90, 177
Protodrilus 157
Protopterygota 197, 198
Protozoa 156
Protracheata 65, 199
Protura 46, 49, 95, 104, 105, 183
Projapygidae 97
Psammophis 235
Pselaphognatha 41, 89, 90, 176, 201, 205
Pseudanapis 85
Pseudococcidae 62
Pseudococcus 62
Pseudoscorpiones 82, 83, 104, 130, 135, 162, 166, 201, 202
Psychodidae 100, 232
Psychomyidae 196
Psylliodes 215
Pterygota 6, 50, 51, 53, 64, 98, 101, 106, 129, 184, 187, 188, 197, 202, 217, 229
Pterygota-Holometabola 53
Pterygota-Neoptera 198
Pteronarcys 190
Pterostichus 140, 225
Pulicidae 99
Pulmonata 72
Pulvinaria 208, 228
Pupipara 211
Pyrilididae 147

Raphidia 194, 195
Raphidioptera 194
Reticulitermes 191
Rhitrogena 193
Rhizoglyphus 135
Rhizopulvinaria 228
Rhodnius 21, 39, 59, 68, 122, 139, 141, 143, 144, 191, 192, 208, 223
Rhopalocera 203, 204
Rhynchota 191, 201, 202
Ricinoides 33, 132, 167
Ricinulei 34, 83, 84, 128, 134, 168, 200—202

Saltatoria 190
Salticidae 37, 150
Sarax 162
Sarcophaga 63
Sarmatiulus 214
Sauropsida 110
Scaptocoris 229
Scarabaeidae 204
Scarabaeidae-Laparosticti 231
Scarabaeus 231
Schistocerca 112, 122
Schizomidae 133, 160
Schizomus 205
Schizophyllum 42
Sciaridae 232
Scolopendra 42, 42, 45, 120, 131, 136, 178, 179, 214
Scolopendridae 202
Scolopendromorpha 45, 93, 94, 179, 206

Scolytus 56
Scorpiones 29, 82, 126, 158, 201, 202
Scorpionidae 210
Scorpionoidea 29
Scorpiops 30
Scutelleridae 234
Scutigera 45, 91, 92, 102, 179, 180, 202
Scutigerella 177, 178, 205, 216
Scutigeridae 91, 104, 206
Scutigeromorpha 45, 95, 105, 128, 179
Scutigermorpha (= *Notostigmata*) 44
Scytodes 168
Segestria 86, 168, 169, 214
Segestriidae 37
Sedentaria 80
Selatosomus 54, 55
Serianus 124, 164, 165
Sericostoma 196
Sericostomatidae 196
Sialis 59, 117, 192, 193, 194
Silo 196
Simuliidae 100
Sinella 131
Sisyra 78, 147, 148, 150, 195
Sisyridae 194
Sitona 56
Sitophilus 142
Smaris 87
Sminthuridae 47, 182
Sminthurides 97, 182, 202
Sminthurus 42, 48, 49, 96, 182
Solifuga 33, 83, 126, 133, 167, 200—205, 205
Sphaeriidae 176, 177
Sphaeroma 22, 119
Sphaeromidae 73
Sphaerotherium 177
Spirobolidae 205
Squilla 16, 21
Stalagmoptera 61, 106
Staphylinidae 145
Stenonema 193
Stenopelmatidae 189
Stenus 123
Sternoceridae 228
Sternodes 107
Stibaropus 229
Stomatopoda 19
Stomatostigmata 87
Stratiomyidae 64, 66
Strepsiptera 211
Strongylosoma 42, 136, 177
Strongylosomidae 42
Symphyla 7, 78, 89, 178, 200, 201
Symphyleona-Sminthuri-
dae 95
Symphytognathidae 86
Sympiezocnemis 107
Syntypilus 229, 235
Synurella 22, 23
Tachycines 189
Tachypodoitulus 42, 43, 220, 223
Tarantulidae 133
Tardigrada 200
Tarsonemidae 174
Tarsonemus 173, 174
Tegenaria 13, 37, 38, 39, 86
Telea 142
Telemidae 86
Telphusa 24
Tenebrio 13, 21, 53, 55, 60, 64, 101, 144, 196, 215, 219, 235
Tenebrionidae 232, 233
Tenthredinidae 143
Tentyria 107, 225, 232
Tetradontophora 47
Tetranychidae 38, 135, 201
Tetranychoidae 175, 200
Tetranychus 38, 39
Tetrapneumones 82, 85
Tetrapoda 71
Tetrigidae 190
Tettigoniidae 197
Tettigonoidea 189
Thelyphonidae 133
Thelyphonus 32, 33, 160, 161, 205
Theraphosidae 205
Thereva 56
Theridiidae 214
Theridiinae 150
Theridion 34, 37
Thermobia 184
Thomisidae 37, 127
Thysanoptera 137, 191, 201
Thysanura 6, 49, 50, 98, 137, 151, 184, 187
Timarcha 107, 232, 234
Tineola 122
Tinodes 196
Tipula 18, 53, 54, 55, 57—59, 78, 224
Tipulidae 53
Tithys 159, 160
Tomocerus 47, 131, 181
Tortricidae 230
Tracheata 89
Trachelipus 23
Tracheoniscus 20, 23
Triassomachilis 98
Trichoptera 137, 196, 201
Trifidaphis 22
Trithyreus 160, 161
Trogoderma 215
Trogulidae 84, 205
Trogulus 84
Trombicula 171, 172
Trombiculidae 171, 187, 201
Trombidiidae 240
Trombidiiformes 172, 174
Tropaea 221
Turanodesmus 42
Typhlosaurus 235
Tyroglyphidae 132
Tyroglyphus 130, 132
Tyrophagus 219
Uloboridae 86
Urodela 202
Uropygi 76, 77, 82, 126, 133, 159, 160, 162, 205, 214
Vanduzee 227
Vanessa 142
Venezillio 228
Vernayella 229
Winnertzia 56, 228
Xenusion 80
Xestobium 56
Xiphosura 28, 75, 127, 157, 158, 200
Zabrus 107, 234
Zelmira 78
Zophosis 232
Zygoptera 57

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

Абрикосов Г. Г. 157
Арнольди К. В. 76
Балашов Ю. С. 39—41
Бей-Биенко Г. Я. 188, 190, 226, 230
Беккер Э. Г. 131, 135, 170, 184
Беклемишев В. Н. 10, 12, 29, 95, 125, 129, 155, 176
Белозеров В. Н. 39
Берг Л. С. 9
Болдырев В. Ф. 188, 190, 194, 195, 198
Брегетова Н. Г. 174
Бызова Ю. Б. (Byzova J. B.) 5, 14, 61, 68, 106, 144, 145, 234
Вавилов Н. И. 9
Валиахмедов Б. 230
Вейсман А. И. 77
Власов Я. П. 233
Воронцов А. И. 227
Воскобойников М. М. 181
Гиляров М. С. (Ghilarov M. S.) 5, 8—10, 13, 18, 21, 30, 33, 36, 38, 42, 44, 48—50, 53, 54, 55, 64, 65, 77—79, 81, 99, 106, 144, 145, 150, 155—158, 162, 166, 170, 179, 181, 182, 186—189, 192, 196—198, 201—204, 213, 217, 218, 224—228, 232, 234, 235, 239
Гречкин В. П. 230
Давыдов К. Н. 206, 207
Дизер Ю. Б. 106, 107, 234
Димо Н. А. 217, 228, 230
Догель В. А. 10
Дубинин В. Б. 75
Заварзин А. А. 241
Захваткин А. А. 38, 170
Зограф Н. 136
Иванов А. В. 29, 75, 169
Иванова-Казас О. М. 204, 209
Каммерер П. 211
Кауфман З. С. 10, 91, 92, 95, 103, 105
Ковалевский А. О. 139
Коштоянц Х. С. 115
Криволуцкий Д. А. 241
Кузнецов Н. Я. 68, 178, 235
Лебедев А. Ф. 123
Лепнева С. Г. 199
Ливанов Н. А. 6, 155
Лопатин И. К. 231
Луппова А. Н. 228
Любищев А. А. 98
Мамаев Б. М. 56, 230
Мартынов А. В. 100
Махотин А. А. 215
Метальников С. (Metalnikoff S.) 131
Мищенко Л. Л. 190
Мордвилко А. К. 218
Нарзикулов М. Н. 227
Натали В. Ф. 157
Овчинникова Н. А. 55
Оленев Н. О. 174
Павловский Е. Н. (Pavlovsky E. N.) 159, 195, 199, 232
Палладин А. 131, 151
Паркер Г. Г. 128
Петерсен В. Э. 196
Померанцев Б. И. 196
Попов В. В. 9, 240
Светлов П. Г. 241
Свешников В. А. 157
Семенова Л. М. 5, 13, 18, 20, 21, 30, 33, 36, 38, 42, 44, 45, 48—50, 53, 54—58, 64, 65, 73, 233
Сергеев А. М. 207
Ушатинская Р. С. 222
Фаусек В. А. (Faussek V.) 141, 150
Федотов Д. М. 5, 6, 141, 215
Флоркэн М. 109, 110
Холодковский Н. А. (Cholodkowsky N. A.) 137, 181, 191
Черепанов А. И. 55
Четвериков С. С. 12
Чугунова М. Н. 130
Шаров А. Г. (Sharov A. G.) 49, 95, 188, 207
Шванвич Б. Н. 181
Шниперович В. Л. 195
Шмальгаузен И. И. 202, 240
Шовен Р. 235
Шулов А. С. 77
Яхонтов В. В. 226, 231
Aguilar J., d' 216
Alexander A. J. 159, 162, 169, 170, 213, 215
Alexander R. D. 170, 197
Amitai P. 159, 167
Amouriq L. 144
Anderson A. D. 51, 114, 208, 221
Angermann H. 158, 159
Anthon S. J. 131
Aruga H. 122
Attems C. G. 91, 95
Auclair J. L. 122, 123
Ax P. 241
Bahl N. K. 130
Ball E. D. 227
Beadle L. S. 22, 24
Beament J. W. 63, 64, 208, 209, 224
Beams H. W. 139
Beck L. 63
Beer G. 7
Bennett D. S. 120, 128, 136
Bennet-Clark H. C. 69
Berkaloff A. 139, 140, 240
Blanck M. 63
Blewett M. 219
Blower G. 42—44
Blower J. G. 46
Blunck H. 195
Bockemühl J. 47
Bodine J. H. 213
Boettger C. R. 184
Böttger K. 172, 173

- Boivin A. 121
Boné G. J. 128
Borradaile L. A. 130
Breitenbacher J. K. 213
Brinck P. 187, 190, 191, 193, 194, 219, 229, 235
Brown A. W. A. 115—117, 141
Browning T. O. 106, 213
Brugnatelli L. 139
Bruntz L. 129
Bücherl W. 159
Bursell E. 26
Buxton P. A. 214, 219, 227, 232, 233, 235
Byers G. W. 171
- Cameron A. E. 63, 156, 224
Canestrini G. 87
Carter G. S. 81, 109
Chopard L. 188
Christensen B. 157
Cloudsley-Thompson J. L. 27, 31, 42, 43, 168, 214, 218, 232, 234
Coaton W. G. H. 228
Cohen M. 246
Cohen S. 112
Colosi G. 70
Condulis W. V. 68, 69
Craig R. 122, 148
Crampton G. C. 76
Cuénot L. 199
Cullen W. P. 113
- Davey K. G. 187
David K. 194
Davies M. E. 35
Davies W. M. 96, 97
Delaunay H. 117
Délye G. 233, 234
Demange J. M. 179
Dennell R. 16, 20, 21
Doane J. F. 204
Drach P. 16, 19
Dresel I. B. 119, 120, 127
Du Bois A. M. 193
Duchâteau G. 113—117
Du Porte M. 7
- Eder R. 38, 60, 233
Edney E. B. 19, 24, 25, 27, 28, 35, 42, 78, 119, 127, 213, 215, 223, 228
Edwards C. A. 216
Eimer Th. 9
Evans A. C. 213, 215, 219
Ewer D. W. 169, 170, 213, 215
- Fabre J. H. 179
Fage L. 85
Fahlander K. 128
Feldman-Mühsam B. 174
Feustel H. 129, 131, 151
Fiori G. 187, 196, 227, 232
Florkin M. 113—117, 122
Fontaine M. 37, 214
Forgash A. 113, 114
Forster R. R. 170
Fraenkel G. 18, 78, 215
Frank H. R. 135
- French R. A. 215
Friederichs K. 142, 190
Fuzeau-Braesch S. 60, 61
- Gallacher M. R. 152
Gast R. T. 118, 122
Gaumont J. 147
Geigy R. 193
Gerhardt U. 169, 190
Gersdorf E. 225
Gibbs K. E. 38
Gilbert O. 130, 135
Gilmour D. 18, 111, 112, 114, 115, 122, 152
Gisin H. 47
Goodliffe E. R. 219
Gorczkowski B. 112
Gorup-Besanez E. 118
Grassé P.-P. 76, 158, 167
Graveley F. N. 161
Grierson M. C. 57
Griffits A. B. 179
Grimstone A. V. 16
Grüber J. 214
Gunn D. L. 27
Gupta P. 151, 188
Gyger H. 206
- Haacker U. 176, 177
Haas H. 57, 148
Hackman R. H. 14, 18, 68
Hadzi J. 29
Hale W. G. 47
Handlirsch A. 7, 8, 49, 100, 184, 188
Handschin E. 184
Hansen H. J. 78
Harms W. 80
Harmsen R. 152, 153
Harrington J. S. 122
Haselhoff 77
Heathcote F. G. 136
Heatley G. N. 65, 121, 130
Hedin P. A. 122
Heegard P. 7
Hennig W. 49, 98
Henry S. M. 152
Henson H. 136, 138, 139
Herford 18, 78
Herzog L. 80
Hesse A. J. 233
Heydemann B. 105
Heymons R. 167
Hingston R. W. 214
Hinton H. E. 112, 223, 225
Hoffman C. E. 79
Holdgate M. W. 58, 64
Horne F. E. 119
Hotchkiss R. D. 14
Hrabě S. 23
Hubbs C. L. 10
Hubert M. 120, 136
Hughes T. E. 130, 132
- Imms A. D. 99
Ionescu M. 95, 96
- Jaworski E. G. 68
Jeżewska M. M. 112
Joly R. 45
Jordan H. 77
- Juberthie Chr. 169
Juberthie-Jupeau L. 177, 178
Jucci C. 191
- Kaestner A. 29, 72, 169, 195
Kardos E. H. 171
Karl E. 173
Kassianow W. 75
Keilin D. 98, 99
Kennaugh J. 15, 16, 30, 31, 33, 34
Kerensky J. 204
Kew H. W. 162
Khalifa A. 188, 191, 192, 196, 198
Kilby S. A. 112
Kinkel H. 177
Klingel H. 160, 162, 178—180
Koch C. 229
Koch H. J. 148
Kolbe H. J. 146
Korda F. H. 89
Kramer P. 87
Krishnakumaran A. 16, 19—21, 28, 32—34
Krishnan G. 16, 20, 21, 30, 31, 44, 67
Krogh A. 70, 81, 103
Kuenen D. J. 119, 127, 214
Kühnelt W. 17, 36, 51, 157
- Lafon M. 14, 18, 20, 28, 29, 52
Lagerspetz K. 22, 25
Lai-Fook J. 62, 68
Lamb K. P. 117
Lamère A. 100
Landa V. 100, 195
Landsman H. M. 222
Langenbuch H. M. R. 217
Lanckester E. R. 75
Laverack M. S. 112
Leclercq J. 215
Lees A. D. 40, 41, 209, 213
Legay J. M. 123
Legendre R. 133, 134
Le Goffe M. 68
Leifert H. 114
Lehtonen A. 22, 25
Levy G. 167
Lewis H. B. 112
Lipovsky L. J. 171
Liskiewicz S. 191, 192
Lison L. 131
Locke M. 64, 68, 69
Lower H. F. 18, 19, 36, 43, 48, 50, 56, 62, 63, 67, 68
Lozinski P. 148
Lubwig D. 113, 114, 151, 152, 208, 213, 221, 222
- MacLeod J. 75
Magnus D. 22, 23
Maloeff N. S. R. 117, 120, 130
Manton S. M. 7, 10, 65, 80, 95, 120, 121, 128, 130, 136, 199, 241
Marcus B. A. 145
Marcus H. 79, 105
- Marcuzzi G. 219, 234
Marten W. 97
Matthews D. C. 199
Mattila M. 22
Mayer H. 181, 182
Mc Enroe W. 113, 114, 131
Mead-Briggs A. R. 26, 46
Mellanby K. 101, 106, 215, 223, 235
Metschnikoff E. 136
Miles H. W. 216
Miller M. A. 26
Millot J. 37, 128, 130, 134, 150, 214, 220
Misrello P. 219
Mitlin N. 118, 122
Mittler T. E. 122, 217, 235
Morgan A. H. 57
Morrison F. O. 38
Morrison P. R. 80
Moyle V. 159, 120, 127
Muma M. H. 168
- Nair M. R. G. 144
Needham A. E. 103, 112, 121
Needham J. 204, 208
Nemanz H. 34, 36, 37, 86, 214
Nevill E. 112
Noble-Nesbitt J. 48, 49, 131
Noirot M. Ch. 141
Noirot-Timothee C. 141
Nowikoff M. 10, 238
- Odier A. 14
Orelli M. 206
Osborn H. 100
Osborn H. F. 9
- Pagés J. 183, 206
Palmén E. 178
Palmén J. A. 100
Palmgren P. 37
Pantin C. F. A. 16
Parry D. A. 214
Patten B. M. 214
Patton R. L. 114, 148
Pauly F. 170, 171, 240
Pavan M. 29, 30, 33, 69
Perttunen V. 26
Peschen K. E. 118
Philipschenko J. 129, 131, 151
Phillips J. E. 141
Pierre L. L. 152
Plateau F. 120, 136, 139
Pocock R. I. 91
Poggendorf D. 181
Poll M. 131, 144, 145
Porembska Z. 112
Porter C. A. 68
Powning R. F. 113, 122
- Pradhan S. 143, 144
Prasse J. 130
Prunescu C. 91, 94, 95
Pryor M. 18
Purcell W. F. 84, 86
- Raffy A. 79
Rajalu G. 44
Ramazzotto L. J. 151
Ramsay J. A. 59, 65, 80, 122, 199
Rantala M. 178
Razet P. 116, 121
Reinders D. E. 26, 78
Remane A. 94, 103, 129, 241
Rempel J. G. 134
Remy P. 90
Reuter E. 87
Rhodin J. 139, 140
Richards A. G. 15, 17, 39, 51, 52, 54, 63—65, 89
Ripper W. 84, 87, 90, 94, 97, 99, 102
Rittershaus K. 195, 204
Robson E. A. 65, 69
Roots B. I. 112, 223
Roughston R. J. W. 63
Russek J. 151
- Sabbe H. 97
Saudray Y. 43, 220, 222, 223
Savory T. 77, 167, 170, 214
Schaller F. 166, 168, 171, 175, 181—184, 187, 188, 198
Schatz L. 28
Schimkewitsch W. 34
Schliwa W. 181, 182, 240
Schmidt-Nielsen B. 223, 240
Schmitt J. B. 190
Schömann K. 175
Schultze W. 214
Schuster R. 172
Schwan H. 222
Sedgwick A. 199
Seifert B. 177
Seifert G. 88
Shaw J. 59
Shulov A. 159, 167
Silhavy V. 170
Sloane N. H. 119
Smitt A. L. 47
Smith L. M. 206
Snodgrass R. E. 10, 76, 84, 87, 95—97, 136, 155, 159, 170, 184
Sorauer P. 216
Sørensen W. 78
Spen G. J. 184
Spencer J. O. 19, 24, 25, 78
- Springhetti A. 191
Srivastava P. N. 131, 145, 151
Staddon B. W. 117
Stammer H. J. 145, 146
Stefani R. 181, 191
Stefański W. 129
Strebel O. 181
Strenzke K. 148
Stschelkanowzeff I. P. 82
Sturm H. 161, 184, 185
Sundara R. G. 44
Swedmark 157
- Taberley G. 240
Tarman K. 88
Thorpe W. H. 57
Tiegs O. W. 7, 65, 89, 206, 241
Tillyard R. J. 194
Treherne J. E. 63, 122, 141
Tuxen S. L. 95
- Vachon M. 75, 76, 128, 163, 170, 211
Vajropala K. 118
Valcurone M. L. 188
Vandel A. 27
Veneziani A. 136
Verhoeff K. 90, 93
Vickers D. H. 118, 122
- Waloff N. 27
Wang T. H. 120, 131, 136, 150
Waterhouse D. F. 131
Way T. E. 157
Weaver A. 56
Wen Tin-whan 171
Weygoldt P. 162, 164, 165, 173, 214
Wheeler W. M. 136, 137
Wigglesworth V. 15, 17, 19, 51, 59, 69, 131, 140, 141, 144, 176, 198, 218, 220
Wilcke U. 129
Wildbolz Th. 64
Will 118
Willmann C. 174
Withcombe C. L. 194
Wolf A. W. 223
Wu H. W. 120, 131, 136, 150
Wygodzinsky P. 184, 186
- Yonge C. M. 64
Yoshitaga N. 122
- Zabinski J. 188
Zolessi L. C. 159

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
Введение	7
Глава первая	
Особенности строения покровов наземных членистоногих	12
Общие замечания	15
Принципы выделения, распознавания и обозначения слоев кутикулы	19
Кутикула ракообразных (Crustacea)	28
Особенности кутикулы хелицерных	28
Кутикула мечехвостов (Xiphosura)	29
Кутикула скорпионов (Scorpioidea)	32
Кутикула жгутоногих (Pedipalpi-Uropugi)	33
Кутикула сольпуг (Solifuga) и ризинулей (Ricinulei)	34
Кутикула пауков (Araneina)	38
Кутикула клещей (Acarina)	41
Кутикула двупарноногих многоножек (Diplopoda)	44
Кутикула губоногих многоножек (Chilopoda)	46
Покровы насекомых	46
Покровы ногохвосток (Collembola)	49
Кутикула двухвосток (Diplura)	49
Кутикула щетинохвосток (Thysanura)	50
Кутикула высших насекомых (Pterygota)	65
Кутикула онихофор (Onychophora)	65
Эволюционные изменения кутикулы членистоногих	65
Общие соображения об эволюции кутикулы	67
Глава вторая	
Приспособление дыхательной системы членистоногих к дефициту влаги	70
Особенности газообмена в водной и воздушной средах	72
Дыхательные органы представителей жабродышащих водных групп, переходящих к наземному образу жизни	75
Легкие наземных хелицерных и их происхождение	77
Трахейное дыхание наземных членистоногих и его происхождение	81
Принципы функционирования трахей	82
«Ложнотрахей» мокриц	82
Трахейная система хелицерных	89
Трахейная система прогоней	91
Трахейная система губоногих многоножек	95
Трахейная система энтогнатных аптеригот	98
Трахейная система щетинохвосток	98
Трахейная система высших насекомых	102
Общие тенденции эволюции трахейной системы	106
Субэлитральные полости	106

Глава третья

Типы продуктов азотного обмена у водных и наземных членистоногих и других животных	108
Катаболиты и их выделение из организма	109
Типы катаболитов азотного обмена	111
Аммонотелия и синтез мочевины	113
Урикоотелия	114
Пуриновые катаболиты	117
Экологическая обусловленность типов катаболитов	122
Экскреция аминокислот и шелкоотделение	122

Глава четвертая

Эволюция выделительной системы наземных членистоногих	125
Выведение продуктов азотного обмена у водных беспозвоночных	126
Выделительные органы типа целомодулов у членистоногих	129
Выделительная функция кишечника	132
Мальпигиевы сосуды	136
Мальпигиевы сосуды насекомых	149
Выделительные органы и образ жизни	150
Накопление продуктов экскреции в клетках и тканях	150

Глава пятая

Способы осеменения наземных членистоногих и их происхождение	154
Типы осеменения беспозвоночных и среда обитания	157
Оплодотворение у хелицерных (Chelicerata)	175
Оплодотворение у многоножек («Myriapoda»)	181
Оплодотворение насекомых	181
Оплодотворение ногохвосток (Collembola)	183
Оплодотворение вилохвосток (Diplura)	184
Оплодотворение щетинохвосток (Thysanura)	186
Общее заключение о способах осеменения Apterygota	187
Оплодотворение крылатых насекомых (Pterygota)	188
Оплодотворение Hemimetabola	188
Оплодотворение таракановых (Blattoidea) и близких отрядов	188
Осеменение прыгающих прямокрылых (Orthoptera-Saltatoria)	190
Оплодотворение в других группах Hemimetabola	191
Оплодотворение у древнекрылых — поденок и стрекоз (Ephemeroptera и Odonata)	193
Оплодотворение насекомых с полным превращением (Holometabola)	193
Оплодотворение Neuropteroidea	196
Общее направление эволюции оплодотворения у насекомых	198
Осеменение онихофор (Onychophora)	199
Связь типа оплодотворения со средой обитания основных групп членистых («Annulata»)	201
Общие закономерности эволюции типа осеменения	201

Глава шестая

Приспособления яиц и яйцекладок к защите от высыхания	203
Общие замечания	204
Типы яиц наземных членистоногих	209
Общее направление эволюции яиц наземных членистоногих	210
Живородность как адаптация, облегчающая переход к наземному образу жизни	210

Глава седьмая

Пути пополнения влаги в организме наземных членистоногих

Всасывание воды через покровы	212
Питие воды наземными членистоногими	214
Пища как источник воды	216
Жировое тело как источник метаболической воды	220
Способность к перенесению потери воды	223
Приспособления для избегания контакта с капельной водой	223

Глава восьмая

Адаптация членистоногих к жизни в пустыне

Гигрофильные виды в пустыне	226
Использование почвы и тканей растений при освоении пустыни насекомыми	227
Условия сапрофагии в пустыне	230
Периоды активности насекомых в пустыне	231
Использование насекомыми нор	232
Физиологические приспособления насекомых к жизни в пустыне	232
Заклучение (общие закономерности направлений филогенеза)	237
Резюме	242
Литература	243
Указатель латинских названий	264
Именной указатель	269

CONTENTS

Foreword	5
Introduction	7

Chapter one

Peculiarities of the texture of integument in terrestrial Arthropods

General remarks	12
Principles of discrimination, identification and denomination of the cuticle layers	15
The cuticle of Crustacea	19
Peculiarities of Chelicerata cuticle	28
Cuticle of king-crabs (Xiphosura)	28
Cuticle of scorpions (Scorpioneidea)	29
Cuticle of whip-scorpions	32
Cuticle of Solpugids (Solifuga) and Riknaulei	33
Cuticle of spiders (Araneina)	34
Cuticle of mites and ticks (Acarina)	38
Cuticle of millipedes (Diplopoda)	41
Cuticle of centipedes (Chilopoda)	44
Tegument of insects	46
Cuticle of spring-tails (Collembola)	46
Cuticle of diplurans (Diplura)	49
Cuticle of bristle-tails (Thysanura)	49
Cuticle of higher insects (Pterygota)	50
Cuticle of Onychophora	65
Evolutionary changes of the Arthropod cuticle	65
Generalizations concerning the evolution of the cuticle	67

Chapter two

Adaptations of the respiratory system of Arthropods to the water deficiency

General peculiarities of the gas exchange in aquatic and in aerial environment	70
Respiratory organs of representatives of aquatic groups transiting to the terrestrial mode of life	72
Lungs of terrestrial Chelicerata and their origin	75
Tracheal respiration in terrestrial Arthropods and its origin	77
Principles of functioning of tracheae	81
Pseudotracheae of woodlice	82
Tracheal system of Chelicerata	82
Tracheal system of Symphyla	89
Tracheal system of Chilopods	91
Tracheal system of entognathous insects	95
Tracheal system of Thysanura	98
Tracheal system of Pterygota	98
General trends in the evolution of the tracheal system	102
Subelythral cavities	106

Chapter three

Types of nitrogenous catabolites in aquatic and terrestrial Arthropods and in other animals

Catabolites and their excretion	108
Types of nitrogenous excreta	109
Ammonothely and the synthesis of the urea	111
Uricothely	113
Purine catabolites	114
Ecological causes of differences in catabolite types	117
Excretion of amino-acids and silk production	122

Chapter four

Evolution of the excretory system in Arthropods

Mode of excretion of nitrogenous catabolites in aquatic invertebrates	125
Coelomduct-like excretory organs in Arthropods	126
Excretory function of the intestine	129
Malpighian tubes	132
Malpighian tubes of insects	136
Excretory organs and the mode of life	149
Accumulation of excretory products in cells and in tissues	150

Chapter five

Modes of insemination in terrestrial Arthropods and their origin

Types of insemination in invertebrates and environment	154
Fertilization in Chelicerata	157
Fertilization in Myriapoda	175
Fertilization in insects	181
Fertilization in spring-tails (Collembola)	181
Fertilization in Diplura	183
Fertilization in Thysanura	184
General conclusions on insemination in Apterygota	186
Fertilization in Pterygota	187
Fertilization in Hemimetabola	188
Fertilization in Blattoidea and related orders	188
Fertilization in Orthoptera-Saltatoria	188
Fertilization in other groups of Hemimetabola	190
Fertilization in Palaeoptera (Ephemeroidea and Dragonflies)	191
Fertilization in Holometabola	193
Fertilization in Neuroptera	193

General trends of insemination character evolution in insects . . .	196
Insemination in Onychophora	198
Connection of insemination type with environment in different «Annu- lata» groups	199
General regularities of insemination types evolution	201

Chapter six

Adaptation of eggs and egg-clusters for protection against desiccation	
General remarks	203
Types of eggs in terrestrial Arthropods	204
General trends in terrestrial Arthropod egg evolution	209
Viviparity as an adaptation facilitating transition to terrestri- al life	210

Chapter seven

Ways of restoring water loss in terrestrial Arthropods	
Imbibition of water through the integument	212
Drinking of water by terrestrial Arthropods	214
Food as the source of water gain	216
Fat body as a source of metabolic water	220
Ability to survive water loss	223
Adaptations to avoid the contact with drop water	223

Chapter eight

Adaptations of Arthropods to the life in deserts	
Hygrophilous species in deserts	226
Utilization of soil and plant tissues by insects conquering deserts	227
Possibilities of the saprophagy in deserts	230
Periods of insect activity in deserts	231
Utilization of holes by insects	232
Physiological adaptations of insects to desert life	232
Conclusion. General regularities of directions of phylogenesis	232
Summary	237
References	243
Index of scientific names of animals	264
Authors' index	269

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
33	19 св.	Катикула	Кутикула
65	20 св.	напоминаем	напоминает
65	8 св.	задубляющий-	задубляющие-
65	7 св.	дефенолов	дифенолов,
68	11 св.	N-ацетилглюкозами	N-ацетилглюкозамина
157	30 св.	Chrisiansen	Christensen
158	1 св.	1959	1969
187	23 св.	многоножек	многоножек, аптери- гот
198	1 св.	сфратма	сфрагма
220	14 св.	saudray	Saudray
239	17 св.	эктогнатных	эктогнатных
242	13 св.	branchial	branchial,

Гиляров Меркурий Сергеевич

Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше

Утверждено к печати Институтом эволюционной морфологии
и экологии животных им. А. Н. Северцова

Редактор Э. А. Фролова
Художник Н. П. Фролов. Технический редактор Ю. В. Рылина

Сдано в набор 19/II 1970 г. Подписано к печати 10/VIII 1970 г. Формат 70×108¹/₁₆
Усл. печ. л. 24,15 Уч.-изд. л. 23,8 Тираж 1700 экз. Т-12695 Тип. зак. 168 Бумага № 1
Цена 1 р. 69 к.

Издательство «Наука». Москва К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука». Москва Г-99, Шубинский пер., 10