

М.С. Гиляров

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ
ЭВОЛЮЦИИ НАЗЕМНЫХ ЖИВОТНЫХ**

ИЗБРАННЫЕ ТРУДЫ

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2012

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

М.С. Гиляров

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ
ЭВОЛЮЦИИ НАЗЕМНЫХ ЖИВОТНЫХ**

ИЗБРАННЫЕ ТРУДЫ

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2012

Гиляров М.С. Экологические принципы эволюции наземных животных. Избранные труды. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2012. 594. с.

Книга посвящена 100-летию юбилею М.С. Гилярова, выдающегося эволюциониста и эколога, основателя российской почвенной зоологии. Из огромного научного наследия акад. Гилярова в том его избранных трудов включены ключевые работы общетеоретического содержания, представляющие автора как биолога-мыслителя, проложившего пути научного поиска на поколения вперед. Основу настоящего издания составляют две книги, давно ставшие библиографической редкостью: знаменитый труд «Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых» (1949) и его идеологическое продолжение «Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше» (1970). Впервые публикуемые вместе, они выступают как воплощение единого замысла автора, обосновывающего фундаментальную теорию процесса совместного становления и эволюции и животного населения суши. В заключительную часть тома вошли три цикла статей, отражающих широкие интересы и энциклопедические познания М.С. Гилярова в различных областях биологической науки: (1) работы по теории эволюции и сравнительному анализу закономерностей филогенетического развития различных групп животных, прежде всего насекомых и высших позвоночных; (2) работы в области экологии, рассматривающие общие проблемы взаимосвязей между ценоотическими и эволюционными процессами в природе и вопросы, касающиеся экологии отдельных групп животных, значения партеногенеза и автотрофии в животном мире; (3) работы, посвященные специальным вопросам почвенной зоологии. Высказанные в 40–80-е годы прошлого века, идеи замечательного ученого сохраняют свое значение и стимулируют мысль исследователя независимо от возраста и области научных интересов.

Книга представляет интерес для специалистов, занимающихся проблемами эволюции органического мира, сравнительных морфологов, экологов, почвенных зоологов, энтомологов.

Отв. редактор член-корреспондент РАН Б.Р. Стриганова.

Редакционная коллегия: А.А. Захаров, А.В. Уваров, Д.Н. Федоренко,
А.А. Шилейко.

Издание осуществлено при финансовой поддержке гранта
президента РФ № 609.2012.4 Поддержки научных школ.

ISBN 978-5-87317-867-4

© М.С. Гиляров, 2012.

© ИПЭЭ РАН, 2012.

© Товарищество научных изданий КМК,
издание, 2012.

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution

M.S. Ghilarov

**ECOLOGICAL PRINCIPLES
OF THE EVOLUTION
OF TERRESTRIAL ANIMALS**

SELECTED WORKS

KMK Scientific Press Ltd

Moscow ♦ 2012

M.S. Ghilarov Ecological Principles of the Evolution of Terrestrial Animals. Selected works Moscow.: KMK Scientific Press. 594 p.

The book is devoted to the 100-year anniversary of academician Mercury Ghilarov, the prominent evolutionist and ecologist, founder of the Russian soil zoology. The great scientific heritage of academician M.S. Ghilarov is represented in this volume by selected keystone theoretic publications. They characterize the author as the great theorist who has paved new traits of the scientific search for new generations of biologists.

The present volume includes two monographs, which long ago became the bibliographic rarities: “Peculiarities of soil as the environment and its significance in the insect evolution” (1949) and its ideological continuation “Regularities of Arthropod adaptations to terrestrial life” (1970). These books, published together at the first time, realize the main idea of the author, who justified the fundamental theory of joint evolution of the soil cover and terrestrial animal life.

The second part of the book includes three sets of scientific communications, which reflect the wide interests and encyclopedic knowledge s of M.S. Ghilarov in different fields of the biological science: (1) theoretical works, representing the comparative analysis of evolutionary trends in the phylogenetic development of different animal groups, mainly insects and higher vertebrates; (2) ecological works, which consider general problems of interrelations between coenotic and evolutionary processes and ecological aspects of the parthenogenesis and autotrophy in animals; (3) works devoted to special problems of the soil zoology.

Ideas of the prominent scientist formulated in 40–80-ies of the last century preserve their actual significance and stimulate the scientific search independently of an age and scientific interests of scientists. The book is of interest for specialists, working in the fields of evolutionary biology, comparative morphology, ecology, soil zoology, entomology.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 7

МОНОГРАФИИ

Особенности почвы, как среды обитания и ее роль в эволюции насекомых
(Избранные главы) 13

Закономерности приспособления членистоногих к наземному образу жизни 183

Литература к монографиям (объединенная) 411

СТАТЬИ

Роль почвенных животных в формировании гумусового слоя почвы (1951) 448

Соотношение размеров и численности почвенных животных (1944) 456

Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых (1957) 459

Экологические и этологические признаки в систематике и филогенетике
насекомых (1974) 474

Закономерности и направления филогенеза (1970) 492

Некоторые основные положения экологии наземных беспозвоночных (1973) 502

Экологическое значение партеногенеза (1982) 514

Эволюция насекомых при переходе к пассивному расселению и принцип
обратной связи в филогенетическом развитии (1966) 513

Общие направления эволюции насекомых и высших позвоночных (1975) 550

О функциональном значении симметрии организмов (1944) 560

Современные представления о гомологии (1964) 563

Биогеоценология и теория естественного отбора (1980) 579

Экологически автотрофные животные и их особенности (1983) 585

CONTENT

Preface	7
MONOGRAPHS	
Peculiarities of soil as the environment and its significance in the insect evolution (Selected chapters)	13
Regularities of Arthropod adaptations to terrestrial life	183
Literature to monographs (united)	411
SCIENTIFIC COMMUNICATIONS	
Role of animals in the formation of the soil humus horizon (1951)	448
Relations of size and numbers of soil animals (1944)	456
Evolution of the postembryonic development and types of insect larvae (1957)	459
Ecological and ethological features in the insect systematique and phylogenetique (1974).	474
Regularities and trends of the phylogenesis (1970)	492
Basic fundamentals of terresatrial invertebrate ecology (1973)	502
Ecological significance of the parthenogenesis (1982)	514
Evolution of insects when the transiting to the passive distribution and the principle of feedbacks in the phylogenesis (1966)	528
Common trends in the evolution of insects and higher vertebrates (1975)	550
About functional significance of symmetry of organisms (1944)	560
Recent concepts concerning homology (1964)	563
Biogeocenology and theory of natural selection (1980)	579
Ecologically autotrophic animals and their peculiarities (1983)	585

ПРЕДИСЛОВИЕ

В предлагаемом читателю издании избранных трудов академика Меркурия Сергеевича Гилярова (1912–1985) собраны работы, посвященные вопросам эволюционной биологии.

М.С. Гиляров – создатель новой научной дисциплины XX века — почвенной зоологии, сформировавшейся на основе синтеза концептуально-методологических подходов почвоведения и экологии животных. Он — один из крупнейших ученых, откликнувшийся на вызов нового этапа развития естествознания, который характеризовался формированием новых комплексных отраслей наук на основе взаимопроникновения методов и подходов разных дисциплин для решения крупных научных проблем. Одна из таких проблем — появление жизни на Земле и заселение суши. Эта проблема включает аспекты изучения филогенетических связей отдельных групп организмов, их адаптаций к разным средам обитания, а также эволюционную историю формирования современного биоразнообразия.

В монографии «Особенности почвы, как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых» (1949) М.С. Гиляров выдвинул и обосновал теорию о том, что выход жизни на сушу совершался через почву, которая рассматривалась им, как особая наземная среда, отличающаяся от водной и от открытой поверхности суши по водному режиму и структуре. На основе многолетних исследований экологии почвенных насекомых, М.С. Гиляровым были впервые выявлены особенности почвы, как среды обитания беспозвоночных животных. Важнейшими из них являются высокая обеспеченность свободной влагой и трехфазовая полидисперсная структура. Это определило возможность обитания в почве и гидробионтных, и аэробиионтных форм, в том числе, животных, не имеющих защитных приспособлений от потери влаги через покровы. Полидисперсная структура почвы создает возможность сегрегации отдельных групп животных соответственно их требованиям к водно-воздушному режиму и по размерному признаку. Позднее именно эти особенности почвы рассматривались, как основной фактор, определивший высокий уровень разнообразия почвенного населения (Ghilarov, 1977) .

В качестве основного эволюционного приобретения, разрешившего выход насекомых в открытую атмосферу, было появление трахейного дыхания с непосредственным транспортированием кислорода к тканям тела через систему трахей, которое трактовалось М.С. Гиляровым, как ароморфоз.

В отличие от И.И. Шмальгаузена, он выдвинул положение о том, что изменения, ведущие к общему подъему организации и жизнедеятельности должны возникать на основе постепенно сменяющихся идиоадаптаций, которые служат предпосылкой к ароморфозу. В частности было показано, что возникновение у насекомых трахейной системы, как ароморфоза, обеспечившего их процветание, могло быть реализовано, лишь как результат постепенных приспособлений при переходе предков трахеат из воды сначала в почву, а затем на поверхность суши. Основная позиция, сформулированная М.С. Гиляровым об ароморфозе, как скачке, завершающем эволюционные «идиоадаптивные» приспособления организмов к изменяющейся среде, приложима ко всем группам организмов, она вошла в теорию эволюционной биологии, как одно из ее фундаментальных положений.

В публикуемой здесь книге «Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше» (1970) М.С. Гиляров рассматривает адаптации разных филогенетических ветвей членистоногих к жизни в почве и в открытой атмосфере и проводит тща-

тельный анализ морфо-функциональных особенностей основных систем органов — покровов, выделительной, дыхательной и репродуктивных систем. Он показал, что переход к наземному образу жизни совершался независимо во многих ветвях этого типа беспозвоночных. В частности, у гексапод выявлены самостоятельные филогенетические ветви перехода из почвы к открытому образу жизни (коллемболы и эктогнатные). Сравнительные ряды освобождения от постоянной связи с влажной средой намечены также в классах многоножек и паукообразных. Отдельную ветвь перехода от водных к сухопутным формам дают скорпионы (включая ископаемые водные формы).

Уточнение филогенетических путей эволюции наземных членистоногих, выделение в пределах типа разных уровней адаптации к жизни вне воды — в почве и в открытой атмосфере с дефицитом влажности позволило М.С. Гилярову выделить общие закономерности эволюции организмов при сменах сред обитания.

На примере членистоногих он показал, что при переходе к жизни на суше в их покровах дифференцируются структуры, плохо проницаемые для воды (утолщение прокутикулярного слоя, импрегнация углекислым кальцием, развитие липидосодержащей эпикутикулы) и участки, проницаемые для газообмена, которые становятся основой специализированных органов воздушного дыхания. Эволюция дыхательных органов также направлена на приспособления к сокращению потери воды. В частности, испарение с дыхательных поверхностей трахей меньше, чем при кожном и легочном дыхании, что определило прогрессивное развитие трахейной системы дыхания. В эволюции выделительной функции у членистоногих намечен основной тренд, приводящий к формированию трудно растворимых конечных продуктов азотного обмена, и М.С. Гиляров разделяет два основных пути экскреции — выведение экскретов в заднюю кишку с реабсорбцией воды и отложение катаболитов в тканях, направленные на экономию воды в теле животного. В развитии репродуктивной функции основным условием освобождения от связи с влажной средой явилось развитие внутреннего осеменения, а также приспособления для защиты от высыхания эмбриональных стадий (формирование водонепроницаемых яйцевых оболочек, снабжение яиц питательными веществами, дающими метаболическую воду питательными веществами, живорождение). Таким образом, адаптации к жизни на суше при дефиците влаги, обеспечивающие сохранение воды в теле животного охватывают целый комплекс системных структур. В разных группах наземных членистоногих прослеживаются тенденции к филогенетическим изменениям систем органов именно в этих направлениях.

На примере членистоногих, группы, отличающейся максимальным разнообразием среди современных форм животных, показано, что число вариантов филогенетических изменений ограничено, поэтому в разных ветвях прослеживается большое число параллельно развивавшихся морфо-функциональных адаптаций к дефициту влаги в среде. На этом основании М.С. Гиляров рассматривал эволюцию адаптаций к жизни на суше, как направленный процесс, подчиняющийся общей закономерности.

Эти положения он развивал в своих статьях, посвященных отдельным проблемам эволюционной биологии. Детально исследуя связи с водной средой, почвой и ее поверхностью в разных филогенетических ветвях насекомых, М.С. Гиляров обращал особое внимание на смену сред обитания в процессе онтогенеза, и различия направлений формирования адаптаций у разных стадий развития. Рассматривая происхождение метаморфоза, он показал, что смена среды обитания не может быть единственным фактором его формирования. Ведущую роль в эволюции онтогенезов имеет разделение жизненных функций между разными стадиями развития. Большое значение М.С. Гиляров придавал функции активного расселения, возникновению полета, который рассматривал, как основу возникновения метаморфоза.

Связывая эволюцию онтогенезов насекомых с экологическими факторами, М.С. Гиляров показал правомочность гипотезы о независимом происхождении полного и неполного превращения насекомых от более примитивного типа развития, свойственного Arterygota и, по-видимому, бывшего исходным и для древних Pterygota. С позиций смены функций на разных стадиях онтогенеза им рассмотрен вопрос о происхождении стадии куколки у Holometabola и выделены разные адаптивные типы личиночных форм на основе морфо-функционального анализа особенностей их строения и питания («Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых», 1957).

Расселение животных М.С. Гиляров рассматривал, как одну из важнейших функций жизненного цикла каждого вида, обращаясь к этому вопросу в ряде своих работ. Наряду с происхождением полета, он анализировал адаптации насекомых к пассивному расселению на примере анемохорных и форетических видов. В этих случаях функция расселения переходит к ювенильным стадиям, что сопровождается повышением плодовитости, ассоциированным с регрессивными изменениями самок в период репродукции. М.С. Гиляров связал регрессивные признаки самок именно с утратой функции активного расселения и показал, что морфо-генетические и экологические корреляции связаны положительными обратными связями, что объясняет далеко идущие параллелизмы пассивно расселяющихся видов («Эволюция насекомых при переходе к пассивному расселению и принцип обратной связи в филогенетическом развитии», 1966).

Функциональный подход был использован и при анализе происхождения разных типов симметрии. Внешняя симметрия трактуется, как адаптивный, экологически детерминированный признак, поэтому сходные типы симметрии могут развиваться по принципу конвергенции в разных ветвях органической жизни. При этом формирование билатеральной симметрии может рассматриваться, как адаптация к преодолению сопротивления среды в направлении, перпендикулярном к действию силы тяжести. В частности, М.С. Гиляров связывал появление билатеральной симметрии у животных с выходом на сушу и направленным передвижением в почве («О функциональном значении симметрии организмов», 1944).

С экологических позиций М.С. Гиляров рассматривал и происхождение партеногенеза, как эволюционную стратегию, обеспечивающую завоевание новых сред и расширение ареалов. Изменения условий среды, провоцирующие факультативный партеногенез в природе, приводят к закреплению в онтогенезе стойких мутаций, ведущих к постоянной телитоккии. Поэтому партеногенезу имеет значение, как фактор стабилизирующий генотип и фенотип в масштабах эволюционного времени и один из путей дальнейшей дивергенции форм («Экологическое значение партеногенеза», 1982).

М.С. Гиляров провел детальный анализ развития представлений о гомологии, рассматривая основные критерии гомологии, впервые сформулированные Remane (1961) на основе морфологических признаков. На ряде примеров он уточнил понятия разных типов сходства (конвергенции, параллелизмы, аналогии гомойологии, мимикрия), которые могут затушевывать гомологичные соотношения. Интересно, что и в этой проблеме М.С. Гиляров следует своему принципу примата функций морфологических структур при установлении гомологии отдельных органов. При этом он выдвигает новационную идею о возможности гомологизации сложных функций и форм поведения животных на том основании, что результатом развития сложных форм поведения являются структуры, гомологизация которых правомочна так же, как и гомологизация органов.

Полемизуя с А.Н. Северцовым, М.С. Гиляров считает неверным называть ряды отдельных гомологичных структур филогенетическими рядами, т.к. ряд, построенный по другим органам, дает в большинстве случаев иную последовательность форм. Он подчеркивает, что «...филогенеза органов не существует: существует филогенез организмов, а располагае-

мые в последовательные ряды изменения гомологичных органов этих организмов лишь в большей или меньшей степени соответствуют общему направлению филогенетического развития группы».

Проблему гомологии М.С. Гиляров связывает с новыми тенденциями в развитии систематики, уже в те годы начавшей использовать генетические и биохимические методы. При этом он четко формулирует различия задач при исследовании вопросов филогении и систематики, которые видит в том, филогенетики рассматривают таксоны, как континуумы, а систематики ищут hiatusы между группами (Современные представления о гомологии», 1964).

К необходимости введения экологического анализа в филогенетические исследования М.С. Гиляров обращался и позднее («Экологические и этологические признаки в систематике и филогенетике насекомых», 1974).

Сравнивая морфо-физиологические адаптации к наземному образу жизни у крылатых насекомых и высших позвоночных, М.С. Гиляров установил высокий уровень сходства в изменениях функционирования основных систем органов, а именно – замену аммонотелии и уротелии на урикотелию в работе выделительной системы, замену жабер или кожного дыхания на дыхание с помощью погруженных дыхательных поверхностей (легкие и трахейная система), внутреннее осеменение, замена неклеидоичных яиц на клейдоичные и, наконец, образование амниотелической полости, отсутствующей у представителей водных и примитивных наземных групп, у которых яйца развиваются во влажной почве. («Общие направления эволюции насекомых и высших позвоночных», 1975).

Это привело к пониманию общих закономерностей филогенеза, который представляет собой векторный процесс, характеризующийся определенной скоростью и направлением. М.С. Гиляров показал, что в разных филогенетических ветвях животного мира прослеживаются глубокие конвергенции и параллелизмы, свидетельствующие о том, что филогенетическое развитие направляется общими принципами функционирования организма, которые лимитируются потенциями живой материи, а также условиями среды, в которых существует данная группа. Поэтому возможности функционирования организма в конкретных условиях среды ограничивают число возможных направлений филогенеза. На достаточно простой схеме М.С. Гиляров показал, что течение филогенеза регулируется по принципу сложной обратной связи. Принцип автоматической регуляции процессов, связанных обратной связью в цепях морфогенетических и экологических корреляций, позволил объяснить необратимость филогенетических изменений организации («закон Долло»), а также ускорение эволюционных изменений. («Закономерности и направления филогенеза», 1970).

Откликаясь на интенсивное развитие продукционной экологии в 1960–1970-х гг., М.С. Гиляров посвятил специальную работу изучению роли беспозвоночных животных в экосистемах. («Некоторые основные положения экологии наземных беспозвоночных», 1973). Он обращал специальное внимание на необходимость исследований влияния организмов на среду, вопрос, который занял подобающее место в экологических работах лишь с развитием биогеоценологии. При этом влияние животных на среду, как и зависимость организмов от среды, должно изучаться на разных уровнях организации живых систем — от организма до биосферы. Способность животного организма к выбору местообитания (активное расселение, миграции) наряду с изменением своей среды обитания, рассматривалось М.С. Гиляровым, как предпосылка с одной стороны, для сохранения экологического стандарта вида в отношении ведущих факторов среды, а с другой — к приспособлению к новым условиям, и, как следствие, к эволюционному изменению вида.

Во всех трудах М.С. Гилярова по разным вопросам эволюционной биологии последовательно развивается идея о важности изучения функции изучаемых структур (органов и систем органов) и условий существования организма для восстановления возможных путей его эволюции. На примере беспозвоночных животных им были выявлены механизмы воздействия экологических факторов на эволюционные изменения систем органов. Адаптации к новым условиям существования в ходе филогенеза рассматривались им, как ортогенетический процесс, направляемый с одной стороны общими чертами организации, выработавшимися в прежней среде обитания, и с другой — возможностями наиболее эффективных изменений данной организации в новых условиях.

Вслед за И.И. Шмальгаузенем (1964), который предложил материалистическую трактовку направленности филогенеза в кибернетических терминах, М.С. Гиляров сформулировал общие закономерности филогенетического развития, как векторного процесса с определенной скоростью и направлением. Выявленные им положительные обратные связи в историческом развитии организмов объясняют пути эволюции различных групп организмов и механизмы ускорения эволюционного процесса.

Б.Р. Стриганова

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

М. С. ГИЛЯРОВ

**ОСОБЕННОСТИ ПОЧВЫ
КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ
И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ
В ЭВОЛЮЦИИ НАСЕКОМЫХ**



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

М.С. ГИЛЯРОВ

**ОСОБЕННОСТИ ПОЧВЫ, КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ
И ЕЕ РОЛЬ В ЭВОЛЮЦИИ НАСЕКОМЫХ
(ИЗБРАННЫЕ ГЛАВЫ)**

Издательство Академии наук СССР
1949

ГЛАВА I

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЧВЫ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Прежде чем перейти к рассмотрению приспособлений насекомых к обитанию в почве, необходимо дать общую характеристику почвы как специфической среды обитания.

Почва представляет собою полидисперсную трехфазную систему. Твердая фаза почвы состоит из частиц различной величины — от коллоидальных до достигающих величины долей миллиметра и нескольких миллиметров, а недостаточно сформировавшиеся почвы включают и более крупные отдельности.

Для частиц различных размеров предложены различные классификации по их размерам (классификации механического состава), причем в основу этих классификаций кладутся определенные физические свойства, характеризующие данные размерные классы. Все такие классификации условны и произвольны, как правильно отмечает Кравков (1937). Однако, поскольку комплекс свойств меняется коррелятивно с изменением размеров, такая классификация размеров частиц необходима. Так, например, в отношении водных свойств почвы Аттерберг указывает, что гравий и хряц (частицы крупнее 2 мм) не обладают капиллярностью, песок (0.2–2 мм) обладает заметной капиллярностью, причем размер 0.2 мм является ограничивающим водопроницаемость. Тонкий песок (0.02–0.2 мм) обладает капиллярностью, причем диаметр частиц 0.02 мм является пороговым для коагуляции. Ил характеризуется частицами размером от 0.002 до 0.02 мм, очень высоко капиллярен и мельчайшие его частицы представляют предел для броуновского движения. Наконец, частицы менее 0.002 мм представляют собою коллоидный ил со свойствами коллоидов.

У нас широко распространена классификация академика В.Р. Вильямса (1939), делящего частицы на ил (мельче 0.001 мм), пыль (0.01–0.05 мм), песок (0.25–3 мм) и хряц (3–10 мм). Имеется и много других классификаций (например, из более новых — Охотин, 1935). Н.А. Качинский различает две основные фракции почвы: физический песок (частицы крупнее 0.01 мм) и физическая глина (частицы мельче 0.01 мм). В зависимости от соотносительного содержания различных размерных частиц (цифрами в скобках обозначено содержание песка) почвы делятся по механическому составу на песчаные (свыше 90%), супесчаные (90–80%), легкие суглинки (80–70%), средние суглинки (70–55%), тяжелые суглинки (55–40%), легкие глинистые (40–30%), средние (30–20%) и тяжелые глинистые (меньше 20%). Чем больше глинистых частиц в почве, тем она «тяжелее», чем больше песчаных — тем почва «легче». Термины «легкий» и «тяжелый» в применении к почвам связаны с их сопротивлением обрабатывающим орудиям — с увеличением содержания глинистых частиц возрастает сцепление во влажной почве.

От размеров частиц зависит объем жидкой и газообразной фаз почвы, определяемый, однако, не только механическим, но и структурным (агрегатным) составом почвы. В каждой естественной почве почвенные частицы сцементированы коллоидальными частицами в более или менее прочные, более или менее крупные структурные отдельности. Особенное значение в цементировании частиц имеют органические коллоиды.

Объединение частиц почвы в структурные отдельности значительно увеличивает общую скважность почвы, повышая ее водопроницаемость, аэрацию и т. д. Благодаря наличию очень большого количества полостей между почвенными частицами и их агрегатами почва представляет собою системы ходов, расположенных в направлении всех трех измерений. Вследствие этого общая поверхность ходов в почве очень велика, и в почве возможно многоярусное существование организмов.

Промежутки между твердыми частицами и их агрегатами в почве заполнены воздухом и водой. Обычно различают три состояния воды в почве: гравитационное, капиллярное и гигроскопическое (Кин, 1931).¹ Лебедев (1936) различает гравитационную, капиллярную, плёночную и гигроскопическую влагу в почве. В новейшей детальной классификации Долгова (1946) различается два типа почвенной влаги: сорбированная и свободная. Сорбированная (связанная) почвенная влага делится Долговым на прочно-связанную (адсорбированную) и рыхло-связанную (лиосорбированную).

Адсорбированная вода образуется в почве путем адсорбции молекул воды поверхностью твердых частиц (со значительным выделением теплоты смачивания). Эта вода неподвижна, причем толщина пленки находится в обратной зависимости от кривизны (т. е. размеров) частиц (Рыжов, 1937). Количество этой воды отвечает воздушной гигроскопичности почвы. Лиосорбированная вода образуется за счет вторичной ориентации бипольных молекул воды поверх слоя адсорбированных молекул и за счет так называемой осмотической воды (Матсон, 1934), образующейся при гидратации адсорбированных ионов (отвечает пленочной влаге Лебедева).

Вся сорбированная вода в почве входит в состав воды, соответствующей максимальной гигроскопичности (зависящей и от менисковой влаги).

Свободная вода бывает капиллярно разобщенной, если отдельные капли, ограниченные менисками, разделены воздухом; эта вода в жидком состоянии не передвигается. Дальнейшее увеличение количества влаги в почве приводит к сплошному заполнению капилляров водой и к ее капиллярноподвижному и капиллярнолегкоподвижному состоянию и передвигается под влиянием отрицательного менискового давления. И, наконец, Долгов выделяет состояние просачивающейся свободной почвенной влаги и состояние грунтового потока — формы влаги, обычно обозначавшиеся как гравитационная вода.

Наблюдения показывают, что наличие в почве капельной влаги (гравитационной и, может быть, легко подвижной капиллярной, по Долгову) губительно действует на почвенных насекомых (Кулагин, 1934; Cameron, 1913). Литература по прикладной энтомологии содержит множество указаний на неблагоприятное влияние повышенной почвенной влажности для большинства развивающихся в почве насекомых (Щеголев, 1938).

Одной из причин неблагоприятного влияния повышенной почвенной влажности на обитающих в ней насекомых является то, что во влажной почве создаются благоприятные условия для развития патогенных для насекомых грибов (Линдеман, 1928; Васильев, 1914; Кулагин, 1934; и др.). Другая причина связана с проницаемостью покровов, благодаря которой во влажной почве может наступать увеличение объема насекомого и уменьшение концентрации тканевых и полостных жидкостей. Наконец, третьей и наиболее существенной причиной является то, что при высокой влажности почвы в ней ухудшается аэрация. Заполнение почвенных пор водою, даже частичное, не только уменьшает абсолютную величину объема воздуха в ней, но и приводит к созданию разобщенных пленками и столбами воды изолированных объемов воздуха, в которых возобновление кислорода, расходуемого организмами, совершается очень медленно и возможно наступление условий анаэробнобиоза.

Недостаток влаги особенно существенен в тех случаях, когда почва теряет всю воду кроме гигроскопической влаги. При влажности более высокой, чем максимальная гигроскопичность (или в некоторых почвах свыше двойной максимальной гигроскопичности, соответствующей коэффициенту завядания растений), воздух в почве насыщен

¹ Парообразную влагу — водяные пары в почвенном воздухе я исключаю из всех приводимых классификаций.

или очень близок к насыщению водяными парами. При более низких влажностях почвы в почвенном воздухе создается дефицит влаги. Такой дефицит создается только в верхних горизонтах почвы в аридных местностях и лишь временно — в сухие периоды года. Только в таких условиях для почвенных организмов создается серьезная угроза гибели от высыхания, обычно отсутствующая в почве.

Однако большинство обитателей почвы требует для своего существования более высоких влажностей, что связано либо с характером питания (ср. данные Langenbuch, 1932, для *Agriotes*), либо с присущим почвенным организмам поглощением влаги за счет адсорбции, особенно четко выраженным у развивающихся в почве яиц многих насекомых (саранчовые, хрущи и т.д.).

У каждого вида почвенных насекомых имеются свои определенные предпочитаемые влажности (Принц, Бобинская, 1937; Campbell, 1937). В пределах каждой данной местности режим влажности почвы преломляется через ее механический состав, чем, по-видимому, и определяется выбор почв того или иного механического состава каждым видом почвенных насекомых (см., например, Fidler, 1936, в отношении личинок хрущей).

На почвенных насекомых очень четко проявляется общая географическая закономерность выбора почв определенного механического состава. В более северной и влажной части ареала своего распространения вид обитает на более легких (и соответственно более сухих и прогреваемых) почвах, чем в более южных. Эта закономерность (Гиляров, 1939) может быть легко прослежена на широко распространенных видах, например на личинках майского хруща или проволочника *Agriotes obscurus*, встречающихся за полярным кругом только на песках.

Почвенный воздух в верхних слоях почвы при незатопленных водою промежутках между почвенными частицами, при сообщаемых ходах почти не отличается от атмосферного по содержанию кислорода, но содержит в среднем в 10 раз более CO_2 .

Соотношение дыхательных газов в почвенном воздухе зависит от влажности и биологической активности почв: чем влажнее почва, чем труднее возобновление в ней воздуха, тем выше содержание углекислоты. В почве наблюдается вертикальный градиент содержания кислорода (падающего с глубиной) и углекислоты (возрастающего с глубиной).

В связи с колебаниями соотношения количества воды и воздуха в промежутках между твердыми частицами почвы, изменяющимися условия дыхания и степень потери влаги за счет высыхания, стоят обычно вертикальные миграции почвенных беспозвоночных, в том числе и насекомых, при избытке влаги и ухудшении аэрации поднимающихся к поверхности почвы, при недостатке влаги и улучшении условий аэрации — уходящих вглубь почвы.

Однако влажностью и аэрацией — факторами очень сложными по своему воздействию на вертикальные миграции, не ограничивается влияние абиотических факторов среды на вертикальные передвижения почвенных насекомых.

Большое значение имеет температурный фактор; как правило, в умеренном климате с повышением температуры почвы уменьшается ее влажность и, таким образом, ход температуры и влажность являются взаимосвязанными величинами. Преобладающее влияние температуры на глубину залегания насекомых в условиях умеренного климата находит отражение в сезонных вертикальных миграциях почвенных личинок, хорошо известных для личинок различных хрущей.

Зимой температура с глубиной повышается, а летом, наоборот, падает. Осенью и весной наступают температурные реверсии, после которых меняется направление температурного градиента, вызывающего вертикальные миграции. В

Таблица 1.1. Зависимость количества личинок хрущей от глубины залегания грунтовых вод (Михнево, 12–16/V1 1941)

№ пояса	Глубина Грунтовых вод в см	Количество личинок <i>Melolontha</i> на 1 м ²	Количество личинок <i>Agriotes</i> на 1 м ²	Количество проб по 0.25 м ²
1	180	4.5	3.0	8
2	150	6.0	4.5	8
3	120	6.5	5.5	8
4	90	0.5	3.5	8
5	75	—	7.0	8
6	50	—	2.5	8
7	20	—	0.5	8

холодные месяцы в наших широтах в зоне умеренного увлажнения почвенные животные находятся глубже, чем при таких же условиях увлажнения в теплые, летние. Иллюстрации или обоснования этого положения можно встретить в любой работе по фенологии почвенных насекомых.

Миграции выражены тем более четко, чем стенотермичнее мигрирующий организм. Необходимость глубоких миграций в зимний период в условиях лесной и лесостепной зон объясняет причины отсутствия личинок хрущей на участках с высоким стоянием грунтовых вод. Исследование границ распространения личинок майского хруща на склоне балки, примыкающей к заболоченному участку, дало результаты, сведенные в табл. 1.

Для каждого обследованного пояса фиксировалась высота поверхности почвы относительно зеркала грунтовых вод во второй декаде июня.

Из этих цифр видно, что личинки *Agriotes* встречаются по всему профилю склона. Эти личинки на зиму глубоко не уходят, оставаясь в пределах промерзающего пахотного горизонта. К сожалению, другие представители почвенного населения при указанных раскопках, преследовавших прикладные цели, мною не учитывались.

Наблюдения над сезонными вертикальными миграциями почвенного населения в Миссури показали, что осенью резко реагируют на изменение направления температурного градиента личинки *Emolpinae*, *Asilidae*, *Dolichopodidae*, *Aeolus*, многоножка *Arenophilus bipuncticeps*, тогда как личинки *Harpalini*, *Melanotus communis* слабо реагируют на осеннюю инверсию температуры, оставаясь в промерзающем слое почвы (Dowdy, 1937). Холодостойкость *M. communis* достаточна для нахождения личинок зимой на глубине 10 см (Mail, 1930).

От глубины осенней миграции зависит и начало весенней активности личинок, что имеет большое прикладное значение при работе с почвенными вредителями. По моим наблюдениям, на юге лесостепи Украины вредная деятельность и подъем в верхние горизонты почвы личинок пластинчатоусых начинается почти на месяц позже, чем личинок шелкунов, зимующих в пахотном горизонте.

Наличие температурного вертикального градиента и его реверсий в осенний и весенний периоды сближает условия температурного режима почвы с теми, которые наблюдаются в озерах (Липин, 1926). Аналогия теплового режима почв и водоемов тем правдоподобнее, что в почве температура на некоторой глубине значительно постояннее, чем у поверхности. Уже на глубине 15 см кривая суточных и сезонных смен температуры бывает значительно сглажена в сравнении с температурой поверхности почвы и с атмосферной температурой (Рэссель, 1931; Фридерикс, 1932).

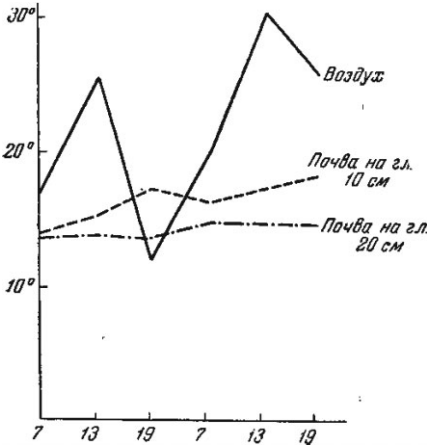


Рис. 1.1. Суточные колебания температуры воздуха и почвы (Ореховый лес, Кара-Алма, Джалалабадской обл., высота 1450 м. 25–26 июля 1945 г.).

Поверхность земли играет днем и ночью центральную роль в тепло- обороте. Днем она служит основным местом поглощения солнечных лучей и зоной наиболее высокой температуры. По мере продвижения вглубь почвы температура падает. В ночные часы поверхность земли является основным местом теплоизлучения и поэтому становится зоной самых низких температур (Гейгер, 1931), и по направлению вглубь в поверхностном горизонте почвы температура возрастает.

В связи с этими изменениями температуры происходят суточные вертикальные миграции, налагающиеся на сезонные. Чем суше условия района и чем выше инсоляция, тем на большей глубине протекают изменения температуры, связанные с суточным ритмом. Например, для пустынных почв окрестностей Ашхабада суточные колебания в летний период сказываются на глубине 50 см (Большаков, 1946), хотя, например, даже в Египте отмечалось, что уже на глу-

бине 20 см в июле эти колебания ничтожны.

В условиях Южной Киргизии (совхоз Кара-Алма Джалалабадской области) летом на южном безлесном склоне температура поверхности почвы в полдень измерялась 42°, а на глубине 150 см была равна всего 14°. Исследования суточного хода температуры почвы и воздуха в Ферганском хребте, проводившиеся в тех же местах, в которых мною изучалась динамика почвенного населения, дали следующую картину (рис. 1.1).

В условиях Средней Европы при суточных колебаниях июльской температуры у поверхности почвы в 10° на глубине 15 см эти колебания составляют около 6°, а на глубине 30 см всего около 2° (Фридерикс, 1932).

Суточные изменения температур (и коррелирующих с ними условий влажности) в верхнем горизонте почвы ведут к суточным вертикальным миграциям населения, особенно четко наблюдающимся в более южных районах (юг лесостепи, степи). Мне пришлось в 1934 г. в Полтавской области исследовать вертикальное распределение в почве вредных насекомых для установления глубины затравки почвы при фумигации хлорпикрином. Эти наблюдения показали, что в августе после дождей, когда почва была увлажнена, личинки *Omophlus proteus*, *Podonta daghestanica*, *Agriotes gurgistaiius*, *Anisoplia* spp. обладают сходным ритмом вертикальных миграций. Рано утром они держатся в слое 5–10 см, поднимаясь к 8–10 часам к самой поверхности. После полудня, в 14–16 часов, эти личинки снова спускаются на глубину около 10 см, поднимаясь к вечеру снова к поверхности. Личинки *Pentodon idiota* в течение всего дня находились у самой поверхности.

В сентябре наблюдались только утренние (в 9–10 часов) подъемы личинок к поверхности почвы, где они оставались в течение всего дня, уходя, очевидно, лишь поздно вечером или ночью вглубь, так как при заходе солнца личинки встречались у поверхности, а рано утром — на глубине 10–15 см. Личинки же *Pentodon idiota* уже в сентябре уходили на зимовку в глубь почвы. Приведенные данные относятся только к ясным солнечным дням. В пасмурные дни суточные вертикальные передвижения личинок не выражены.

При экспериментальных работах с личинками *Limonius*, *Agriotes* и др. было выяснено, что почвенные личинки предпочитают определенные температуры, причем предпочитаемые температуры варьируют в зависимости от сезона (Campbell, 1938; Deal, 1941; Falconer, 1945).

Все указанные факторы, имеющие решающее значение для существования многих групп почвенных обитателей, оказывают влияние на ход вертикальных перемещений почвенного населения в своей совокупности, и расчленение этих факторов, достигаемое с большими трудностями в экспериментах, имеет только познавательное значение. В природе же расчленить влияние этих факторов оказывается невозможным.

Существенное влияние на почвенное население оказывает химический состав почвы. Почвенная вода в зависимости от ионного состава растворимых соединений может иметь нейтральную, кислую или щелочную реакцию. Кислая реакция особенно характерна для почв богатых гумусом, образующимся в условиях повышенной влажности и недостаточной аэрации.

Большинство работ по влиянию реакции почвы на почвенных животных проделано с дождевыми червями. Работы в этом направлении дали несколько противоречивые результаты. Обычно считают, что реакция почвы является основным фактором, влияющим на распределение червей, и что встречаются они главным образом в почвах с реакцией, близкой к нейтральной (рН 7–8).

Однако в отношении, например, *Helodrilus lynbergi* было показано, что они ацидофильны или во всяком случае мирятся с кислой реакцией почвы, в отношении других видов — что они в некоторой степени базофильны, т. е. что разные виды червей по-разному относятся к реакции среды. Более новые исследования показали, что на выживаемость червей влияет не столько сама реакция почвы, сколько связанные с нею физическое состояние и микрофлора (обзор: Кашкаров, 1933).

Влияние реакции почвы на почвенных насекомых мало изучено. Наибольшее внимание исследователей привлекало отношение к реакции почвы личинок щелкунов. Исследуя реакцию почвы в зараженных проволочниками местностях, Блунк и Меркеншлагер нашли, что в очагах наибольшей численности этих личинок почва имеет кислую реакцию. Исследования Лангенбуха также показали, что личинки *Agriotes lineatus* и *A. obscurus* наиболее многочисленны в местах с рН 4–5.2 (Langenbuch, 1932). Аналогичные данные получены Бобинской (1937) в Ленинградской области. Отмечено, однако, что *A. obscurus* встречается иногда и на нейтральных и даже щелочных почвах (Flachs, 1929). По-видимому, ацидофильность свойственна не всем видам проволочников. Лангенбух, например, отмечает, что на одном поле, где на каждое растение капусты приходилось до 63 проволочников, реакция почвы была щелочной (рН 8.1), но личинки принадлежали к роду *Limonius*.

Некоторая ацидофильность почвенных личинок щелкунов видна и из того, что в литературе, посвященной вопросам борьбы с проволочниками, широко рекомендуется известкование (Subklew, 1938). В то же время внесение в почву серы (до 1125 кг на 1 га) в полевых опытах и следовавшее при этом смещение рН на единицу в сторону кислотности не вызывало снижения численности этих личинок (Campbell and Stone, 1932). Бэлджер (Bulger, 1928) в лабораторных условиях создавал повышенную кислотность почвы, подкисляя ее серной кислотой. Даже при кислотности с рН 2.7 проволочники не погибали, и лишь при рН 1.9 обнаруживалось токсическое действие кислой реакции почвы.

Большая экспериментальная работа по выявлению оптимальной реакции почвы для личинок *Agriotes obscurus* и нескольких видов личинок пластинчатоусых была проведена в Ленинграде Принцем (1937). Личинки помещались в сосуды, в которых чередо-

вались слои почвы с величиной рН 4–5–6–7–8. Размещение личинок было равномерным по всем слоям (по 20 экземпляров каждого вида в каждом слое).

В пределах каждого испытывавшегося вида личинок большинство особей сконцентрировалось в слоях со следующим значением рН:

Agriotes obscurus — 5–6 *Amphimallon solstitiale* — 5–6 *Melolontha hippocastani* — 5–6, *Anisoplia austriaca* — 6–8, *Polyphylla fullo* — 7–8.

Таким образом, по данным опытов Принца, различные виды требуют различной реакции почвы и способны активно выбрать благоприятную для себя степень кислотности. Однако во всех случаях реакция личинок была недостаточно отчетливой. Нечеткость реагирования проволочников на рН отмечалась и Мэйлом (Mail, 1932).

Если определенные корреляции между реакцией почвы и местообитаниями различных видов почвенных насекомых могут объясняться косвенными связями, завися от иных факторов², то прямой ответ личинок на изменение рН поведением показывает и непосредственное влияние этого фактора среды. Во всяком случае рН среды — фактор, имеющий значение в воде³ и не оказывающий непосредственного влияния на большинство наземных открыто живущих организмов, непосредственно воздействует на почвенное население.

Серьезное влияние на почвенное население может оказывать и другой фактор химизма почв — концентрация солей. Влияние солевого режима на почвенное население, как и влияние кислотности, определяется в значительной мере проницаемостью кутикулы (гл. VII).

Различные ионы, как будет разобрано ниже, оказывают неодинаковое влияние на почвенных животных, среди которых даже личинки шелкоунов и хрущей оказываются пойкилосмотичными: концентрация солей и осмотическое давление в гемолимфе и в тканевых жидкостях этих личинок зависят от концентрации солей в окружающей среде. Следует, однако, отметить, что соли, даже наиболее сильно действующий на личинок шелкоунов и хрущей хлористый калий, оказывают летальное влияние лишь при концентрациях, обычно в почвах не наблюдающихся (Langenbuch, 1933; Langenbuch, Subklew, 1935; Subklew, 1934). Даже искусственное внесение в почву минеральных удоб-

Таблица 1.2. Сравнительная численность личинок на 1 м²
(Кара-Кыр, май, 1938 г. (средние из 20 проб)

Название насекомых	Участок	
	Незасоленный	Засоленный
<i>Amphimallon solstitiale</i>	1.4	—
<i>Adoretus nigrifrons</i>	0.2	—
Другие Scarabaeidae	0.2	—
<i>Agriotes</i>	2.2	—
<i>Pleonomus</i>	1.2	—
Tenebrionidae	2.2	1.2

² Например, кислая реакция почвы обычно связана с высокой степенью увлажнения, фактором биологически более существенным.

³ Где значение его для организмов также бывает недостаточно определенно выражено (Зернов, 1934).

рений оказывает токсическое действие на почвенных насекомых лишь в дозировках, губительных и для большинства культурных растений (King, *et al.*, 1933, Subklew, 1938 и др.).

Нечувствительность почвенных насекомых к тем концентрациям, которые обычно наблюдаются в большинстве почв (т. е. относительная эвригалинность почвенных насекомых), позволяет в большинстве случаев не считаться с этим фактором. Только при очень высоких концентрациях солей в почве (например, на солончаках) этот фактор резко проявляет свое влияние на почвенное население, элиминируя многие формы. Так, например, в Голодной степи на участках, незасоленном и рядом расположенном засоленном, при раскопках были выявлены следующие численности личинок хрущей, чернотелок и шелконов (табл. 1.2).

На засоленном участке встречены чернотелки иного вида, чем на незасоленном, причем все в одной пробе (непосредственно около куста солянки — 6 штук).

Поскольку фактор засоления — фактор, представляющий локальный интерес, я не буду в дальнейшем на нем останавливаться. Для общей характеристики почвы как среды обитания важно отметить только, что почвенные животные приходят в постоянное соприкосновение поверхностью своего тела с растворами солей — момент, сближающий условия существования в почве с условиями водного обитания. При этом концентрация солей в почве постоянно подвергается колебаниям, повышаясь при высыхании, уменьшаясь после выпадения осадков, чем, возможно, частично и объясняется относительная эвригалинность почвенных насекомых.

Наличие растворенных в почвенной воде веществ способствует некоторому снижению давления водяного пара в почвенном воздухе.

Большое влияние на обитающих в почве животных оказывает практически повсеместное содержание в почве органических остатков, благодаря чему в почве постоянно бывают диспергированы вещества, могущие служить источником энергии. Вследствие этого в почве для многих форм возможно питание путем заглатывания субстрата. Способность к сапрофагии — особенность, свойственная очень многим формам почвенных насекомых. Содержание и характер растительных остатков в почве, коррелирующие с содержанием и типом гумуса, резко отражаются на почвенном населении, особенно на видах, способных к сапрофагии (см. гл. VII).

Возможность питания путем пропускания через кишечник частиц субстрата, служащего средой обитания, сближает характер питания почвенных сапрофагов с типами питания водных, особенно бентических форм.

При анализе адаптаций насекомых, обитающих в почве, я остановлюсь на тех, которые имеют, с моей точки зрения, наибольшее значение для понимания экологической специфики почвы и наиболее важны для сравнения условий существования в ней с условиями существования в водной и в воздушной среде. В дальнейшем изложении специально разбираются приспособления к движению, накладывающие отпечаток на общее строение обитающих в почве организмов, приспособления к дыханию, имеющие специфические черты, промежуточные между условиями дыхания в воде и в открытом воздухе, особенности приспособлений к защите от высыхания, интересные с этой же стороны, и особенности питания почвенных насекомых. На основании экологического анализа условий обитания в почве, в заключение развивается гипотеза о значении почвы как среды, с которой тесно связан переход к наземному образу жизни многих групп водных организмов.

ГЛАВА II

ПОЧВЕННОЕ НАСЕЛЕНИЕ КАК БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС

В почве встречаются представители всех систематических типов наземных (т.е. не водных) животных¹.

Специфичность почвы как среды обитания находит свое отражение в том, что население почвы по своему составу и даже по своей численности отличается высокой степенью постоянства в различных местностях, повторяемостью этого состава, экологическим сходством и большей или меньшей систематической близостью численно преобладающих групп.

Большая выравненность группового состава почвенного населения в сравнении с населением других ярусов суши находит свое объяснение в первую очередь в том, что условия влажности и колебания температуры в почве сглажены и уже на некоторой глубине полностью выключается действие света. Эти моменты сближают условия существования в почве в различных местностях, благодаря чему население почвы, как и население пресных водоемов, характеризуется определенной повторяемостью даже в различных климатических зонах, на почвах различного типа. Это особенно четко выявляется при группировании почвенного населения по крупным систематическим категориям (табл. 2.1 и 2.2.).

При составлении таблиц я использовал как собственные материалы, так и литературные данные.

Сведения о почвенной фауне латеритов почерпнуты мною только из литературных источников (работы Стрикленда для Тринидада и Даммермана для Явы). Данные о распространенных в красноземной почве личинках жуков получены мною на основании спиртовых материалов раскопок О.В. Козулиной в Цихис-Дзири, которые я имел возможность разобрать в Институте каучуконосов. Terra rossa Крыма были мною обследованы в 1946 г. (Гиляров, 1947). Определение красноцветных почв Крыма, формирующихся на известняках как средиземноморских terra rossa, было произведено Виленским (1925).

Сероземы известны мне по материалам раскопок в Янгиюльском районе Узбекистана, приславшимся мне в течение ряда лет моими сотрудниками по работе в Институте каучуконосов (М.В. Большаков, Н.Н. Рязанцева, Л.Н. Стовичек), по личным раскопкам в каучуководхозах возле железнодорожных станций Вревская и Велико-Алексеевская (1938). Кроме того, можно сослаться на работу Кирьяновой (1936) и некоторые работы А.И. Бродского.

Почвенная фауна черноземов хорошо мне знакома по работе на опытных станциях Института каучуконосов возле Скадовска (1931), в Устимовке, Полтавской области (1934—1936), возле Курска (1938). Кроме того, по почвенной фауне черноземов имеется целый ряд работ (Медведев, 1928, Кришталь, 1936, Сафронова, Легатов, 1931, Конаков, Онисимова, 1931, Савченко, 1930 и др.).

Почвенное население буроземов Ферганского хребта я изучал в 1945 г. Крымские буроземы известны мне как по собственным раскопкам, так и по работе Буковского (1936). Каштановые почвы Заволжья я обследовал в Бугурусланском районе Чкаловской области в 1938 г. Подзолистые и серые лесные почвы под лиственными лесами обследовались мной в течение семи лет работы на Михневском опытном поле Института каучуконосов (Гиляров, 1942).

¹ Подробнее обзор групп почвенных животных в гл. VIII.

Таблица 2.1. Распространенные в почве группы членистоногих, учитываемых методом раскопок

Зоны	тропическая	субтропическая	широколиственных леса	пустынная	сухо-степная	степная	лиственный леса	хвойные леса				
	лагериты	Южн. берег Крыма	Кавказ, Пихисдзипри	Ферганский хребет	Крым	Ю. Казахстан, Голодная Степь, Ташкент, окрестности	Заволжье, Бултурслан	Украина, Глобино, Курск	Московская обл., Михнево	Московская обл.	Сев. Швеция	
Исopoda	+											
Acarina												
Arachnoidea проч.												
Chilopoda												
Diplopoda												
Collembola												
Thysanura + Diplura												
Isoptera												
Coleoptera												
Diptera												

Географические пункты

С почвенным населением торфяников я ознакомился в 1936 г. в Дмитрове Московской области и в 1937 г. в Смолевичах Минской области. На боровых песках мне пришлось также в 1937 г. провести раскопки в Бобруйском и Оршанском районах БССР. На подзолах под типичными хвойными лесами я работал под Москвой. Кроме того, для их характеристики я привлекаю данные обследований Форслунда (Forsslund, 1944–1945) в Северной Швеции.

Материалами по почвенному населению тундры я не располагаю. Отсутствуют и общие обзоры почвенной фауны тундры, имеются только отдельные указания, например, на комплекс дождевых червей в тундровых почвах (Тихомиров, 1927). Поэтому данные о почвенных личинках жуков Заполярья почерпнуты мною из случайных указаний, имевшихся в литературе. Не располагаю я характеристикой почвенной фауны желтоземов Китая, вероятно близкой к фауне лёссовых сероземов.

Приведенные в табл. 1 и 2 данные о распространении членистоногих в почвах различных климатических зон, в почвах, относящихся к различным генетическим типам, а также наиболее многочисленных групп личинок жуков, показывают определенную стабильность группового состава почвенного населения. В комплексе организмов, относимых в размерную группу «мезофауны», в почвах всех типов мы встречаемся с одними и теми же доминирующими по численности группами личинок жуков. Благодаря тому ведущему значению, которое имеют личинки жуков в составе почвенной «мезофауны», изучение именно их приспособлений к почве как к специфической среде представляет особый интерес.

Удельное значение отдельных групп, перечисленных в таблице, изменяется в зависимости от зоны.² Так например, в умеренной зоне, в направлении к северу заметно снижается заселенность почвы чернотелками. На юге степной зоны (окрестности Скадовска) я постоянно обнаруживал при раскопках 7 видов личинок чернотелок, причем 5 из них были очень многочисленны, в Полтавской области (южная граница лесостепи) — 5 видов, причем обыкновенны были лишь два, в Курской области (лесостепь) — два вида, причем обыкновенен лишь один (*Opatrum sabulosum*), а на юге лесной зоны (вблизи границы лесостепи, Михнево Московской области) на суглинистых почвах за 7 лет работы при анализе свыше 2000 проб по 0.25 м² я ни разу не обнаруживал личинок чернотелок.

Севернее других видов из развивающихся в почве чернотелок на север проникает *Crypticus quisquilius*, доходящий даже до Череповца (Меркульева, 1937), но лишь единично встречающийся в условиях лесной зоны и только на легких песчаных прогреваемых почвах открытых мест с южной экспозицией.

Такая же в общем тенденция в отношении пластинчатоусых. В степной зоне многочисленные личинки пластинчатоусых могут считаться одним из основных факторов почвообразования (*Anisoplia*, по Мечникову). В окрестностях Скадовска, на полевых землях на 1 м² приходилось в среднем, по моим раскопкам в 1931г., до 60 личинок *Anisoplia* (3 вида), а также были многочисленны личинки *Amphimallon*, *Pentodon*, *Anomala*, *Blitopertha*, *Hoplia* и др. (всего не менее 11 видов).

На юге лесостепи, по моим обследованиям в Устимовке в 1934–1935 гг., численность личинок пластинчатоусых в таких же условиях была много ниже, порядка 2–5 на 1 м², при широком распространении лишь четырех видов (кузька, красун, кукурузный навозник и июньский хрущ). Еще севернее — возле Курска (Курская опытная станция и

² По материалам обследования преимущественно пахотных земель.

³ Больше разнообразие состава почвенной фауны пластинчатоусых на полевых землях на юге объясняется, вероятно, тем, что условия степи ближе к условиям полевых земель, чем условия естественных биоценозов лесостепной и лесной зон. Поэтому к условиям полевых земель легче приспособляются степные виды (Гиляров, 1947).

каучуковхоз № 17, 1937–1938 гг.) численность личинок пластинчатоусых в почве еще ниже, десятые доли на 1 м², и представлены они лишь двумя распространенными видами (июньский хрущ и майский хрущ)³.

Наконец, на юге лесной зоны (Московская обл.) пластинчатоусые на полевых суглинистых почвах практически отсутствуют, лишь изредка при моих раскопках единично встречаются личинки майского хруща⁴.

Численность личинок стафилинид заметно падает по мере перехода из влажных зон в более сухие. Будучи обычными, как во влажных подзолах бореальной зоны, так и в латеритах влажных тропических лесов (Dammermann, 1925, 1937, Strickland, 1945), они очень немногочисленны в почвах черноземных степей Украины (по моим раскопкам, встречаются единично) или сероземов Средней Азии.

При общем постоянстве группового состава видовой состав и численность представителей различных групп почвенных животных изменяется с переходом из одной зоны в другую.

Для примера остановлюсь на изменениях комплексов личинок шелкунов и чернотелок в почвенно-зональном разрезе. Для уравнивания условий рассмотрим распространение комплекса этих личинок на обрабатываемых землях, на паровых землях, вышедших из-под полевых, преимущественно зерновых культур.

Основные данные мною получены на основании определения материалов почвенных раскопок на 874 колхозных полях в различных зонах в 1937 г. и 347 в 1938 г., прошедших через мои определения в Институте каучуконосов, и собственных раскопок в ряде пунктов. В подзолистой зоне из личинок шелкунов наиболее многочисленны личинки рода *Agriotes* (*A. lineatus* и *A. obscurus*). Так, в Юрьев-Польском р-не Ивановской обл. из 1032 собранных при раскопках личинок шелкунов (на 2130 проб) 754 (73%) относились к этим видам. В Бирском районе Башкирской АССР личинки этих видов составляли 69.4% (298 из 422), а в Иглинском — 80% (56 из 70).

Северная граница ареала *Agriotes obscurus* заходит за полярный круг (Sudkew, 1934), а *A. lineatus* — до 60° сев. ш. (Г. М. Я., 1937, Saalas, 1923). В более северных частях подзолистой зоны преобладает *Agriotes obscurus*, а у южных границ зоны — *A. lineatus*. Специальное изучение видового состава имагинальных стадий полевых шелкунов в окрестностях Череповца показало, что свыше 95% собранных шелкунов падало на долю *A. obscurus*⁵ (Григорьева, 1940), тогда как на юге подзолистой зоны (Михнево Московской области), по моим учетам (Гиляров, 1940), 86.5% составляли шелкуны *A. lineatus*.

Чрезвычайно характерным, но немногочисленным на полевых землях элементом почвенной фауны подзолистой зоны являются личинки *Brachylacon murinus*, более многочисленные под пологом леса. Под пологом же леса, особенно на кислых суглинистых почвах у южных границ подзолистой зоны (Московская обл.), очень обычны и личинки *Athous haemorrhoidalis*. В Михнево Московской области на долю этого вида приходилось, по моим учетам совместно с О.М. Бочаровой, до 80% личинок шелкунов на участках березово-осинового леса. Для легких супесчаных земель подзолистой зоны характерно широкое распространение *Selatosomus aeneus*. Так, например, личинки блестящего шелкуна являются доминирующими или субдоминирующими элементами в комплексе проволочников на супесчаных почвах в некоторых районах Белоруссии. Для иллюстрации приведу следующие цифры по обработанным мною материалам раскопок 1937 г. (табл. 2.3)

⁴ На песчаных же почвах личинка майского хруща доходит до 65° сев. ш.

⁵ В более влажных условиях Западной Европы *A. obscurus* — преобладающий вид и гораздо южнее Москвы, например в Англии (Salt, Hollick, 1944).

Таблица 2.3. Распространение личинок *Selatosomus aeneus* в минеральных почвах БССР

Районы	число обследованных полей	число проб	найдено в пробах		% личинок <i>S. aeneus</i>	число <i>S. aeneus</i> на 1 м ²
			личинок шелкунов	<i>S. aeneus</i>		
Березинский	2	31	21	9	42.9	1.42
Быховский	69	283	223	131	58.7	1.85
Бобруйский	8	85	75	58	77.3	2.73
Любанский	5	50	29	15	51.7	1.2
Смиловичский	29	392	166	44	26.5	0.45

Преобладает этот вид и на супесчаных почвах подзолистой зоны Кировской и Горьковской областей, как показывают работы Эстерберга (1935). Местами доминирует *S. aeneus* и во Владимирской области (на 8% обследованных полей в Юрьев-Польском районе, на 1% полей в Суздальском) на темноцветных почвах Владимирского ополья.

На юг *S. aeneus* по припойменным аллювиальным землям проникает далеко, до самого юга степной зоны (Херсонская область), но встречается только на влажных, интерзональных по характеру почвенного покрова местообитаниях.

Другим характерным элементом почвенной фауны легких супесчаных почв в подзолистой зоне является *Limonius aeruginosus*, вид менее многочисленный, чем *S. aeneus*, особенно характерный для западных областей. В подзолистой зоне широко распространен на почвах суглинистого механического состава, но не очень многочислен *Athous niger*.

По мере перехода от подзолистой зоны к зоне серых лесных почв и деградированных черноземов происходит постепенное выключение как массовых элементов почвенного населения сперва *A. obscurus*, а затем — *A. lineatus*, заменяющихся на полевых землях представителем того же рода — *Agriotes sputator* — одним из ведущих представителей почвенной фауны лесостепи. *Agriotes sputator* является, например, ведущим видом на северных черноземах в Тульской области. В Тепло-Огаревском районе из найденных в 117 пробах 148 проволочников на долю *A. sputator* приходилось 66.9% (99 экземпляров). Зоны подзолов и серых лесных земель характеризуются практически отсутствием личинок Tenebrionidae.

На почвах степного типа уже в лесостепной зоне в большом количестве появляются личинки *Selatosomus latus* — ведущего вида на уплотненных полевых почвах всех разностей в зоне степных растительных формаций. *Selatosomus latus* — вид чрезвычайно пластичный, встречающийся местами в лесной зоне, особенно на экстразональных почвах, например на дерново-темноцветных почвах Владимирского ополья (Небыловский, Юрьев-Польский, Суздальский районы). Особенно характерна высокая численность *S. latus* на плохо обработанных.

В некоторых местностях, особенно в Пензенской, Тамбовской и Воронежской областях, отмечено преобладание *S. latus* над другими видами проволочников, о чем можно судить по данным табл. 2.4.

На черноземных почвах характерным элементом полевой почвенной фауны являются личинки так называемого степного шелкуна *Agrioles gurgistanus*. Северная граница его распространения совпадает с границей черноземов. Единично встречаясь в материалах раскопок в Рязанской области (Раненбургский район), *A. gurgistanus* обычен, но не многочислен на юге Воронежской области (Ниже-Девичкий, Рождественско-

Таблица 2.4. Распространение личинок *Selatosomus latus* в почвах полевых земель Центральной черноземной зоны СССР (по раскопкам 1937 г.)

Области	Районы	Число проб (0,25 м ²)	Найдено в пробах		% <i>S. latus</i>
			личинок щелкунов	<i>S. latus</i>	
Тамбовская	Хоботовский	602	65	40	61.5
	Мичуринский	637	265	149	56.2
	Никифоровский	348	156	133	85.3
Воронежская	Хавский	355	90	70	77.8
	Ново-Девичкий	524	37	16	43.2
	Избердеевский	230	141	101	71.6
Пензенская	Лунинский	370	63	37	58.7
	Пензенский	405	74	57	77.0

Таблица 2.5. Смена доминирующих видов личинок *Agriotes* в почвах полевых земель СССР в зональном аспекте

Вид	Почвы	Зона	Области
<i>A. obscurus</i>	подзол северного типа	тайга	Ленинградская
<i>A. lineatus</i>	подзол южного типа	лиственные леса	Московская
<i>A. ustulatus</i>	серые лесные западные	то же	Житомирская
<i>A. sputator</i>	черноземы деградированные	лесостепь	Рязанская Харьковская
<i>A. gurgistanus</i>	черноземы южные тучные обыкновенные	степь	Полтавская
<i>A. sordidus</i>	каштановые	то же	Кировабадская
<i>A.meticulosus</i>	сероземы	полупустыня	Ташкентская

Хавский и др. районы), а на черноземах Украины он становится ведущим видом (свыше 50% от всего количества проволочников в Глобинском и Опошнянском районах Полтавской области), проникая далее на юг (Скадовск) и на восток (Бугуруслан) в зону каштановых почв (табл. 2.5).

Другим характерным элементом почвенной фауны черноземной зоны является *Melanotus brunnipes*, особенно характерный для черноземов Курской и Воронежской областей, но продвигающийся на юг как массовый вид, до причерноморских степей (Николаев, Сокологорное) и в Заволжье.

В черноземной зоне в почвах полевых земель становятся многочисленными личинки чернотелок: на севере почти исключительно *Opatrum sabulosum* и *Pedinus femoralis*, распространенные в Европейской части Союза на почвах под всеми степными формациями до каштановых и солонцов включительно (Скадовск).

К чернотелкам присоединяются в степной зоне и близкие как морфологически, так и экологически личинки пыльцеедов (*Otomphlus proteus* и другие виды, *Podonta daghestanica*). На юге черноземной зоны и в зоне каштановых почв в комплексе личи-

нок чернотелок, встречающихся на полевых землях, появляется много видов (родов *Dasus*, *Blaps*, *Prosodes*, *Pimelia* и т. д.).

На каштановых почвах Закавказья (Азербайджан, Маргушеваны) из проволочников распространены личинки *Agriotes sordidus*, встречается и *A. sputator*; появляются характерные мелкие личинки *Drasterius bimaculatus*, *Melanotus* и другие и единично *Agriotes meticulosus*. Последний вид характерен для среднеазиатских сероземов, представляя основную массу проволочников на обрабатываемых полевых землях, иногда вместе с другим видом — *A. nadari*. На богаре сероземов Средней Азии характерными представителями почвенной фауны являются личинки шелкоунов *Pleonomus tereticollis*. Комплекс развивающихся в почве чернотелок на сероземах чрезвычайно богат видами, но личинки их недостаточно изучены.

Приведенный беглый обзор показывает, что, например, личинки шелкоунов представлены практически во всех почвах, но видовой состав их меняется, каждый тип почвы может характеризоваться определенным комплексом личинок шелкоунов и почвенной фауны в целом.

Экологически очень сходными компонентами почвенного населения во всех почвенных зонах являются личинки *Agriotes*.

На территории Европейской части Союза, при отсутствии непреодолимых для распространения барьеров, мы встречаемся со следующей зональной сменой доминирующих видов личинок *Agriotes*, развивающихся в почве полевых земель.

Приведенные данные о групповом составе почвенной фауны свидетельствуют о значительной устойчивости почвенных зооценозов, напоминающих по своему постоянству биоценозы пресных водоемов.

Еще больше константность комплекса микроорганизмов, населяющих почву. В различных почвенно-климатических зонах мы встречаемся с одними и теми же видами почвенных бактерий, географические изменения физиологических свойств которых не превышают масштабов обычной географической изменчивости (Мишустин, 1946).

Определенная, в общих чертах географически повторяющаяся биоценологическая структура почвенного населения, при варьировании видового состава слагающих групп, позволяет выделить почву как специфическую среду обитания, а обитателей ее в такую же типичную группировку, как, например, «планктон» или «бентос».

Франсе (Франси, 1912, 1921) применительно к почвенному населению (преимущественно микроскопическому) ввел термин «эдафон». Франсе считает, что эдафон представляет собою изолированную от открыто живущих организмов систему, способную к самостоятельному существованию и круговороту веществ (водоросли, бактерии, грибы, простейшие и некоторые не выходящие на поверхность почвы Metazoa). Такая концепция Франсе вызвала заслуженную критику (Фридерикс⁶, 1932) и привела к тому, что термин «эдафон» не нашел достаточно широкого распространения⁷.

Каждый биоценоз включает в себя все заселенные организмами ярусы земной поверхности в каждой данной ее части. Население почвенного яруса является наиболее типичным и однородным во всех климатических зонах (например, *Onychiurus armatus* распространен во всех частях света).

Ограничение понятия «эдафон» формами, не выходящими из почвы (по Франсе, эдафон — «замкнутое в себе сообщество»), противоречит современным представлениям о биоценозе и заставляет втискивать факты в узкие рамки схемы. Так, например, из

⁶ Фридерикс отмечает, что эдафон немислим без гумуса, образующегося при разложении укореняющихся в почве растений, что неправомерно исключение высших растений из эдафона.

⁷ Классифицируя ярусное распределение животных, Догель (1924) ввел для населения почвы термин «геобий».

экологически эквивалентных обитателей почвы, питающихся разлагающимися растительными тканями — энхитреид и личинок мух, первые, по определению Франсе, входят в состав эдафона, а вторые — нет, так как во взрослой стадии мухи живут не в почве.

Позднейшие исследователи почвенного населения предлагали различные системы экологических классификаций почвенных зооценозов.

Френцель (Frenzel, 1936) делит почвенное население на геобионтов (организмы, постоянно обитающие в почве, «эдафон» в смысле Франсе), геофилов (организмы, у которых в почве протекает одна из стадий развития) и геоксенов (организмы, временно уходящие в почву). Таким образом, Френцель в основу своей классификации кладет только принцип степени связанности с почвой онтогенеза организма. В том же году Джекот (Jacot, 1936) предложил деление почвенных животных на «резидентов», далее классифицирующихся по характеру питания (хищники, сапрофаги, фитофаги и т.д.), и «не-резидентов» — формы, не питающиеся в почве и подразделяющиеся в свою очередь на откладывающих только яйца в почву, окукливающихся в ней, ожидающих хозяев паразитов, и формы, уходящие в почву на неблагоприятные периоды года. Таким образом, Джекот кладет в основу своей классификации как степень связи животных с почвой, их зависимости от нее, так и степень их активности в почве.

В недавно вышедшей работе Форслунда (Forsslund, 1944) принята следующая классификация: постоянные обитатели почвы («почвенные животные»), «частично почвенные животные» (примерно геофилы Френцеля), и «временно почвенные животные» (геоксены Френцеля). Однако этот автор считает более существенным деление на «активных почвенных животных», питающихся в почве и ускоряющих круговорот в ней веществ, и «неактивных почвенных животных», проводящих в почве период покоя или неподвижную стадию развития.

Экологическая классификация почвенного населения, близкая к классификации Форслунда, была принята много еще в 1939 г. («Почвоведение», № 6).

Приспособления к почве как к специфической среде особенно полно и четко проявляются у форм, проводящих в почве активную подвижную и питающуюся стадию развития.

Мы с одинаковым основанием должны включать в эдафон и «геобионтов» и тех «геофилов», которые в активной стадии живут в почве, помня, что вообще отделение комплекса обитателей почвы от всего биоценоза в целом возможно провести только до известной степени, что население почвы составляет специфический ярус биоценоза. Мы не можем исключить гидромедузу из состава планктона на том основании, что гидроидный полип — представитель бентоса. Точно так же мы не можем не причислить к эдафону, например, личинок кузочки на том основании, что жук в имагинальной стадии держится на колосьях.

Специфика почвы как среды обитания легче всего вскрывается на основании анализа особенностей и адаптаций населяющих ее животных. Особенно многообразны и совершенны адаптации к условиям существования у обитающих в почве насекомых, в частности у личинок *Holometabola*, составляющих повсеместно одну из доминирующих групп почвенного населения. Этим объясняется тот интерес, который представляет изучение их адаптаций к почвенной среде.

Вследствие дивергентной эволюции личиночной и имагинальной стадий насекомых с полным превращением, на организации взрослой стадии существенно не сказываются условия существования личинок, а личинка оказывается всецело приспособленной к своей специфической среде.

ГЛАВА III

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ НАСЕКОМЫХ К ДВИЖЕНИЮ В ПОЧВЕ

Приспособления насекомых к передвижению в почве, как и большинство других приспособлений к обитанию в этой специфической среде, в литературе почти совершенно не освещены. В работе по эволюции движения Зенкевич (1944) вообще не рассматривает движения в почве.

Условия же передвижения в почве настолько своеобразны, что привели к выработке специальных приспособлений у многих ее обитателей, функция которых без учета специфики передвижения в этой среде оставалась совершенно неясной.

Своей задачей я считаю выяснение специфики условий передвижения в почве, установление основных возможных принципов передвижения в ней животных организмов и разбор адаптаций к движению в почве.

Почва представляет собою трехфазную систему: между твердыми частицами и их конгломератами (структурными отдельностями) имеются полости, занятые воздухом и пленками воды. Кроме того, почва пронизана более крупными полостями — корневыми следами, трещинами, ходами, уже проделанными более крупными животными и т. д. Благодаря этим структурным особенностям почвы, передвижение в ней животных возможно либо путем использования уже существующих в скважин, трещин и полостей, либо путем активного прокладывания ходов.

Для мелких организмов, размеры которых невелики в сравнении с размерами существующих в почве скважин, передвижение по ним в почве принципиально не отличается от передвижения по поверхности всякого твердого субстрата. Поэтому, например, у многих более мелких членистоногих (клещи, ногохвостки) может и не вырабатываться специфических приспособлений к передвижению в почве. С возрастом же массы тела возникает необходимость в выработке специальных приспособлений к передвижению в почве.

Передвижение в почве с использованием естественных полостей для более крупных организмов возможно лишь при вытянутой червеобразной форме тела, толщина которого не превышает ширины используемых для передвижения ходов. Такая форма тела характерна для многих типичных геобионтов — обитающих в почве червей, многоножек, многих развивающихся в почве личинок насекомых с полным превращением.

Для передвижения в почве с использованием существующей в ней скважности необходимо, чтобы покровы отвечали двум противоположным требованиям: с одной стороны, они должны быть достаточно твердыми и прочными, чтобы не пораниться при передвижении между более или менее острыми минеральными частицами и оказывать сопротивление сжатию при протискивании в более узких местах. С другой стороны, покровы должны быть настолько гибкими, чтобы обеспечить способность к резким изгибам в различных участках тела, необходимую для того, чтобы животное могло передвигаться по случайно образовавшимся, прихотливо извитым ходам почвы.

Первое требование у всех обитающих в почве беспозвоночных обеспечивается наличием более или менее сильно развитого кутикулярного скелета.

Цельный сплошной наружный панцирь может удовлетворять второму требованию лишь при незначительной толщине, вследствие чего он имеется лишь у наиболее мелких и тонких из имеющих червеобразную форму обитателей почвы — у нематод¹. У

¹ У крупных почвенных нематод сем. Mermitidae намечается ложная сегментация покровов, указывающая на тенденцию к их расчленению.

более же крупных почвенных беспозвоночных гибкость более мощного хитинового наружного скелета достигается благодаря его расчленению и наличию между сильно склеротизированными звеньями более тонкой мягкой и эластичной перепонки.

Большое количество сегментов характерно для обитающих в почве олигохет — энхитрид и особенно для дождевых червей.

Для обитающих в почве и сходных субстратах Onychophora, тело которых утратило первичную наружную сегментацию, характерно вторичное разделение покровов на большое количество колец — приспособление, обеспечивающее высокую способность к изгибам тела при передвижениях в трещинах почвы, под стволами упавших деревьев и т.д.

Расчленение на большое число сегментов характерно и для таких типичных геобионтов, как многоножки. Среди Chilopoda особенно большое количество очень подвижно сочлененных сегментов, позволяющих производить резкие и многочисленные изгибы тела соответственно форме ходов и трещин почвы, используемых при передвижениях этими хищниками, характерно для Geophilidae, у которых число сегментов достигает 120. Geophilidae — наиболее типичные из Chilopoda обитатели почвы.

У Diplopoda, обладающих прочным хитиновым кальцифицированным панцирем², увеличение гибкости тела также достигается благодаря сегментации.

Из почвенных многоножек небольшое количество сегментов имеют Symphyla и Raucopoda — мелкие формы, размеры которых мало отличается от размеров ходов, используемых ими при движении. Типичными обитателями почвы и экологически сходных местообитаний (трещины скал, каменистые осыпи, лесная подстилка, гниющие остатки деревьев и т.д.) являются и низшие насекомые — Apterygota. Это мелкие формы, для которых передвижение в трещинах и полостях почвы существенно не различается от передвижения по поверхности твердого субстрата.

Уже для мелких обитающих в почве многоножек Symphyla характерно уменьшение и стабилизация числа сегментов. Расчленение тела на большое число гомономных, т.е. более или менее однотипных, сегментов в условиях наземного образа жизни и, в частности, в почве, служит приспособительным признаком сравнительно крупных организмов, связанным с передвижением по узким извитым ходам. Дальнейшая эволюция в этом направлении привела к еще большему уменьшению числа сегментов и дифференциации тела на отделы (тегматизации, по терминологии Беклемишева, 1944).

Происхождение насекомых от многоножкообразных форм с телом, разделенным на большое количество подвижно сочлененных сегментов, обитавших, вероятно, в почве или сходных субстратах, позволяет понять, почему у насекомых основную функцию передвижения (локомоторную) несут передние (грудные), а не задние (брюшные) сегменты.

По узким извитым ходам удлиненное мягкое и гибкое тело, на большом протяжении соприкасающееся поверхностью с твердым субстратом, легче передвигать вперед, подтягивая, чем подталкивая его сзади. Можно предполагать, что именно поэтому у насекомых основную локомоторную функцию несет передний (грудной), а не задний (брюшной) отдел.

Элементарный опыт подтверждает это предположение. У крупных *Geophilus*, имеющих длинное вытянутое тело и гомономно развитые конечности, ампутировались все ноги, кроме трех передних пар. Многоножки сохраняли способность к движению вперед, подтягивая лишенный конечностей задний отдел. Если же отрезались все ноги,

² Имеющим, повидимому, наряду с другими средствами (отталкивающим запахом) и функцию пассивной защиты.

кроме последних трех пар, многоножки утрачивали способность к движению вперед при помощи конечностей.

У большинства наземных четвероногих позвоночных основную локомоторную функцию несут задние конечности, связанные с осевым скелетом, объединяющим все тело в механически единое целое.

У насекомых, перешедших к свободному образу жизни на поверхности почвы и произошедших от форм, у которых редуцировались брюшные конечности и локомоторная функция сконцентрировалась в пределах грудной (торакальной) тегмы. У быстро бегающих и особенно прыгающих форм основная локомоторная роль принадлежит задней паре конечностей. Хорошим примером такого случая могут служить прыгающие прямокрылые (Orthoptera-Saltatoria)³.

Вторичный переход таких форм к обитанию в почве, делающему более выгодным протаскивание, а не подталкивание тела, ведет к прогрессивному развитию передней пары конечностей (Gryllotalpidae) и иногда к вторичному приобретению червеобразной формы тела (патагонские и австралийские *Cylindrochaeta*, *Cylindroryctes*). Общая же тенденция направления эволюции насекомых Pterygota — переход к открытому образу жизни и активной жизнедеятельности на поверхности почвы.

Тесно связанными с обитанием в почве остались только ювенильные стадии многих насекомых. В почве, как в среде, в которой минимальны потери влаги и снижается угроза гибели от высыхания, протекают «покоящиеся» стадии многих насекомых (стадия яйца прямокрылых и многих Holometabola, стадия куколки большинства Holometabola). Развитие в почве характерно и для личиночных форм многих Pterygota.

Среди взрослых форм птеригот мы почти не встречаем типично почвенных обитателей.

Имагинальная стадия птеригот возникла как адаптация к расселению, к передвижению на поверхности почвы, преимущественно же к полету (Гиляров, 1945). Поэтому почти нет взрослых форм птеригот, приспособившихся к обитанию исключительно в почве. Исключение — немногие вторично упрощенные формы, обитающие на корнях растений Rhynchota (например, анолоциклические тли *Fordea*, червецы *Neomargarodes*, связанные больше с корнями растений, чем с почвой). Кроме того, например, в песчаных пустынях Средней Азии имеются насекомые, и во взрослой стадии не расстающиеся с песком. Таковы пластинчатоусые *Thynoryctor*, чернотелки *Remipedella*, *Ammozoom*, клоп *Stibaropus* и подобные, вторично утратившие крылья формы. У некоторых из них развиваются специальные приспособления к рытью в рыхлом песке, движение в котором отдаленно напоминает плавание; передвигающихся подобным образом в песке насекомых А.П. Семенов-Тяньшанский предложил называть «аммоколимбадами». Необходимо, однако, иметь в виду, что передвижение в рыхлом песке с плаванием ничего общего не имеет. Наличие вторично бескрылых, не покидающих песка форм не противоречит общему выводу о том, что имагинальная стадия Pterygota приспособлена в основном к обитанию вне почвы и может только иллюстрировать развиваемое ниже положение, что в крайне засушливых местностях условия существования в толще почвы для животных благоприятнее, чем на ее поверхности.

Избитым и почти единственным фигурирующим в экологических сводках примером адаптации насекомых к передвижению в почве является медведка. Однако черты

³ У открыто живущих Collembola-Sminthuridae, имеющих слитное тело, основную локомоторную функцию несут специальные модифицированные брюшные конечности, образующие так называемую прыгательную вилку, редуцированную у форм двигающихся по скважинам почвы и имеющих расчлененное тело (*Onychiuirus*).

строения медведки выявляют приспособленность не только к передвижению в почве, но и к хождению по ее поверхности и к полету, что явно обнаруживается во всей ее организации: функционирующие крылья, ходильный характер второй и третьей пары конечностей и т.д. (ср. Кобахидзе, 1943). То же можно сказать об организации таких проводящих значительную часть жизни в почве имаго насекомых, как жуки-навозники, карапузики, клопы *Microporus* и т.д.

В организации даже наиболее тесно связанных с почвой взрослых форм *Pterygota* можно обнаружить черты лишь частичного приспособления к передвижению в почве (например, расширение и зазубренность голеней, острый зазубренный передний край головы у пластинчатоусых жуков) наряду с более ярко выраженными чертами адаптации к передвижению в воздушной среде — к движению по поверхности почвы или к полету.

Наиболее ярко адаптированность к существованию и, в частности, к передвижению в почве выражена у личинок *Holometabola*, развитие которых протекает в этой среде. Прimitивная, напоминающая обитающих в тех же условиях тизанур «камподеовидная» форма тела очень распространена среди личинок жуков и сетчатокрылых, пользующихся при передвижениях естественной скважностью почвы (мелкие формы, например, личинки *Atomaria*) или преимущественно ходами, прорытыми другими животными (хищные, питающиеся в почве личинки многих жужелиц, стафилинид, сетчатокрылых). Основными локомоторными органами таких личинок служат конечности, приспособленные к движению по поверхности твердого субстрата (например, двухкоготковые лапки у большинства личинок жужелиц и у сетчатокрылых). Камподеовидная форма является приспособлением к быстрому передвижению по извитым ходам, более широким, чем ширина тела насекомого.

Червеобразная форма как приспособление к передвижению в почве часто встречается у развивающихся в почве личинок *Holometabola*. Лишь в редких случаях, однако, эволюция в направлении приспособления к передвижению в почве по существующим в ней полостям и ходам является единственным путем разрешения проблемы передвижения в почве. В этих случаях приспособление к передвижению по ходам и трещинам почвы достигается теми же способами, как и у других «*Annulata*» — путем расчленения хитинового покрова на большое количество сегментов и за счет повышения его гибкости.

В направлении развития дополнительной «ложной» сегментации хитинового экзоскелета эволюционировали, например, из жуков — личинки *Cardiophorus* и *Horistonotus* (Elateridae), из двукрылых — личинки *Therevidae*. Тело личинок *Cardiophorus* кажется состоящим не из 12, как у большинства проволочников, а из 23–26 сегментов, а тело личинок *Therevidae* состоит как бы из 20 сегментов.

Личинки *Cardiophorus* и *Therevidae* обитают на легких песчаных или структурных почвах, в которых высокая естественная скважность облегчает передвижение тонких червеобразных личинок.

Для большинства же обитающих в почве личинок *Holometabola*, даже имеющих более или менее ясно выраженную червеобразную форму, характерно развитие приспособлений к активному прокладыванию ходов.

Для животных, активно прокладывающих ходы в почве, почва выступает как твердая среда. Активное прокладывание ходов требует развития двух типов приспособлений. Во-первых, необходимо наличие аппарата, при помощи которого размельчается и раздвигается или отгребается уже размельченная почва. Во-вторых, поскольку почва, как всякий твердый субстрат, оказывает высокое сопротивление прокладывающему в ней ход животному, должны быть приспособления для упора при проклады-

вании хода для фиксации положения тела личинки в прокладываемом ходе. Эта задача разрешается в разных группах личинок различными путями, но по ограниченному числу принципов.

По основным принципам активной прокладки ходов в почве (и в сходных по физико-механическим условиям субстратах) можно различить три группы личинок.

1. Личинки, способные к значительным изменениям толщины тела, при прокладывании хода раздвигающие частицы почвы. К этой группе относится большая часть прокладывающих ходы в почве личинок двукрылых. Типичными представителями этой группы могут служить личинки почвенных Tipulidae.

2. Личинки, не способные к значительным изменениям толщины тела, прокладывающие ходы в твердой почве путем ее разрыхления. Личинки с более или менее цилиндрическим телом, сильно хитинизированными покровами и сильно развитыми опорными органами на заднем (каудальном) конце тела. Характерными представителями могут служить личинки некоторых жуков, например *Selatosomus* из щелкунов, *Blaps* из чернотелок, а из двукрылых — личинки Xylophagidae.

3. С-образно согнутые личинки с мягкими складчатыми покровами и сильно хитинизированной головной капсулой. Характерными представителями этой группы являются обитающие в почве личинки хрущей, а также многих долгоносиков, Dascillidae и др.

Приведенное выделение двух основных принципов передвижения в почве — активного прокладывания ходов либо использования существующей в почве скважности и типов приспособления к передвижению — дает представление только о преобладающем для данного организма принципе передвижения. Формы, способные активно прокладывать ходы в почве, могут в то же время пользоваться для передвижений и существующими в почве полостями. И наоборот, формы, использующие естественные пустоты в почве, могут в той или иной степени активно прорывать себе путь или, во всяком случае, несколько его расширять. Выделение основных типов приспособления к передвижению в почве оказалось возможным благодаря изучению общего строения тела насекомых параллельно с изучением функций отдельных частей при движении.

АКТИВНОЕ ПРОКЛАДЫВАНИЕ ХОДОВ РАЗДВИГАНИЕМ ЧАСТИЦ ПОЧВЫ

Примером активного прокладывания ходов путем расширения существующей в почве скважности может служить передвижение в почве личинок комаров-долгоножек *Tipula*. Прокладывание хода в почве сводится к последовательной смене отдельных фаз движения: 1) фиксация заднего конца тела в прокладываемом ходе, 2) увеличение расстояния между передним и задним концами тела, вынос переднего конца тела вперед, 3) фиксация положения переднего конца тела, 4) подтягивание заднего конца тела, сокращение расстояния между передним и задним концами тела.

Такая схема сократительного движения широко распространена и среди животных с вытянутой формой тела, передвигающихся по поверхности твердого субстрата. У форм, обитающих в водной (пресноводная гидра, многие пиявки) или воздушной (гусеницы пядениц и некоторых совок, личинки сирфид) среде при движении по поверхности твердого субстрата изменение расстояния между передней и задней фиксирующими точками достигается обычно путем дугообразных изгибаний тела.

В почве же, где резкие изгибания тела невозможны, изменение расстояния между передним и задним концами тела при поступательном движении достигается изменением линейных его размеров. В простейшем случае активное прокладывание ходов происходит с использованием существующей в рыхлой почве скважности: передвигающееся в ней животное, вытягиваясь и становясь тоньше, проникает передним концом тела в узкие ходы, а затем, фиксируя положение переднего конца тела, подтягивает

задний его конец. При этом сегменты, увеличиваясь в поперечном сечении последовательно в направлении спереди назад, раздвигают стенки используемого хода.

По такому принципу передвигаются в почве земляные черви (*Lumbricidae*) (Gray and Lissman, 1938). Таким же образом происходит передвижение в грунте морского дна роющей полихеты *Arenicola*⁴ (Wells, 1944). В соответствии с этим же принципом происходит и передвижение в почве многих червеобразных личинок насекомых. В частности, так в основном передвигаются и почвенные личинки типулид. Этот способ передвижения является в сущности промежуточным между передвижением по существующим в почве скважинам и активным прокладыванием хода.

При передвижении личинки по существующим в почве ходам, без изменения их ширины, если ход в некоторых своих частях уже, чем тело личинки, происходит последовательное волнообразное изменение толщины отдельных участков тела животного без общих сокращений и вытягивания, что исключает необходимость в особо прочной фиксации положения заднего конца тела. У личинок же типулид положение заднего конца тела в первую фазу прокладки хода фиксируется при помощи специальных образований последнего сегмента.

Поступательное движение в почве личинок *Tipula paludosa*, подробно разбираемое в главе X, совершается путем чередующихся увеличений и сокращений расстояния между задней и передней фиксирующими точками (специфически модифицированный задний сегмент и голова с челюстным аппаратом), достигаемых последовательными изменениями формы и объема туловищных сегментов тела. Этот способ передвижения личинок *Tipula* в почве ограничивает возможности передвижения почвами, сравнительно легко поддающимися деформации. На более плотных и сухих почвах, выступающих для более крупных личинок как твердый субстрат, этот способ передвижения чрезвычайно затруднителен. Такое прокладывание хода, будучи примитивным по физико-механическому принципу, является и экологически несовершенным. При раздвигании почвы вокруг продвигающейся личинки за нею остается ход, по которому ее сзади легко могут настичь обитающие в почве хищники (личинки жуужелиц, стафилиниды, личинки ктырей).

Кроме того, такой ход представляет собою довольно значительную полость, в которой при высыхании почвы может создаться дефицит влажности.

Примитивность и биологическое несовершенство принципа передвижения в почве личинки *Tipula* отчасти объясняется, повидимому, тем, что эти личинки вторично перешли к обитанию в почве сравнительно недавно, происходя от водных форм, живших в условиях среды, совершенно отличной по физико-механическим условиям.

Сопротивление среды при таком гидравлическом принципе передвижения преодолевается покровами, находящимися под пропорциональным сопротивлению давлением полостной жидкости. Покровы должны быть не только прочными, но и эластичными, способными легко менять форму.

Внутренние органы при таком передвижении также находятся под давлением, пропорциональным сопротивлению среды. Поэтому передвижение, основанное на принципе раздвигания частиц почвы давлением полостной жидкости, осуществляется лишь на сравнительно мягких субстратах (разлагающиеся остатки организмов, почвы, богатые такими остатками — торфяники, парниковые земли, компосты, животные и растительные ткани). У большинства личинок мух, обитающих в подобных субстратах и активно в них передвигающихся, можно встретить приспособления к передвижению

⁴ По новейшим данным, ни дождевые черви, ни *Arenicola* не прокладывают ходов, заглатывая грунт. Заглатывание грунта происходит с другими целями, непосредственно не связанными с прокладкой хода (питание, заполнение кишечника минеральными частицами для механического перетирания пищи и т. д.).

по этому принципу. Примером может служить распространенная в гниющих веществах и на мягких парниковых и огородных землях личинка ростковой мухи *Chortophila florilega*. У нее четко выражено приспособление для фиксации положения заднего конца тела в прокладываемом ходе (расширенная площадка с направленными назад и вверх бугорками и выростами (рис. 3.1).



Рис. 3.1. Последний сегмент брюшка *Chortophila* (по Знаменскому, 1927).

Челюстной аппарат (как и у всех личинок Diptera-Cyclorhapha, заглатывающих жидкую пищу, с экстраинтестинальным пищеварением) несет преимущественно локомоторную функцию и представлен двумя загнутыми вниз, сильно хитинизированными крючками, гомологизируемыми разными авторами с различными частями примитивного грызущего ротового аппарата. Эти крючки служат при движении для фиксации положения переднего конца тела. Увеличение расстояния между концами тела достигается у личинок *Chortophila* перегоном полостной жидкости.

Передвижение в более плотных и сухих почвах совершается по иным принципам, характерным для передвижения в твердом субстрате. У прокладываемого хода в таком субстрате организма развиваются приспособления не только для фиксации положения тела в прокладываемом ходе, но и для размельчения твердого тела и отгребания образовавшейся при этом трухи.

Требуемая для преодоления сопротивления плотной почвы прочная фиксация положения заднего отдела тела достигается при помощи специальных опорных приспособлений. Характерные приспособления к такому передвижению особенно четко выражены у личинок Elateridae, Tenebrionidae и других проволочникообразных личинок.

ПРОКЛАДЫВАНИЕ ХОДОВ РАЗМЕЛЬЧЕНИЕМ ПОЧВЫ

У личинок, приспособленных к передвижению в твердой почве, прокладывание ходов достигается размельчением почвы передним концом тела, отгребанием нарытой почвы назад и закупоркой ею хода, остающегося за движущейся личинкой. Таким образом, этот способ активного прокладывания ходов в почве экологически бо-

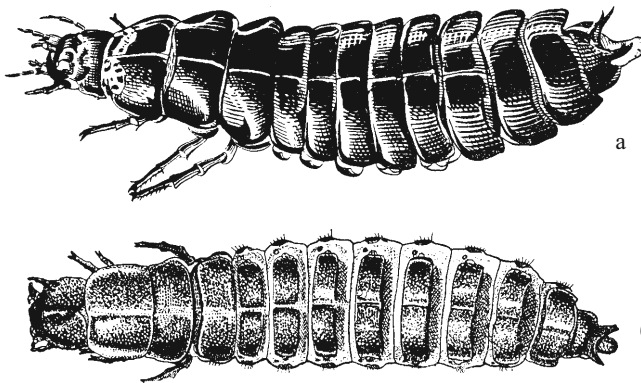


Рис. 3.2. Личинки жуужелиц: а — *Carabus (Pantophyrus)*, б — *Calosoma (Callisthenes)* из Ферганского хребта.

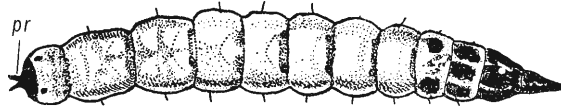


Рис. 3.3. Личинка *Xylophagidae* sp. (*pr* — опорные аналоги урогомоф личинок шелкунов).

лее совершенен, чем прокладывание раздвиганием частиц почвы — за движущейся личинкой не остается открытого хода, которым могут воспользоваться преследующие ее хищники.

При рытье хода в почве путем ее разрыхления решающее значение имеет фиксация положения тела в прокладываемом ходе и фиксация положения мест прикрепления рыхлящих органов.

Характерные приспособления к передвижению такого типа имеются у некоторых обитающих в почве личинок жуков — многих *Elateridae*, *Tenebrionidae*, *Alleculidae*-*Omorhinae*. Для этих личинок характерна сильная хитинизация покровов, образующих прочный панцирь, обеспечивающий прочную опору для рыхлящих почву органов (головы и челюстей у личинок шелкунов, передних ног у чернотелок и пыльцеедов) при фиксации положения заднего конца тела.

По характеру передвижения в почве к проволочникообразным личинкам примыкают некоторые крупные личинки жужелиц, например *Carabus*, *Calosoma* (рис. 3.2) и некоторых других жесткокрылых. Повидимому, к этому же типу передвижения нужно отнести встречающихся в почве личинок *Xylophagidae* (рис. 3.3), имеющих развитые хитинизированные покровы.

Фиксация положения заднего конца тела у активно прокладывающих ходы в почве проволочникообразных личинок достигается при помощи специальных выростов заднего (IX брюшного) сегмента — парных мощных отростков у большинства личинок шелкунов, шипов и зубцов у некоторых проволочников (*Melanotus*) и у *Tenebrionidae*, вонзаемых в свод прокладываемого хода.

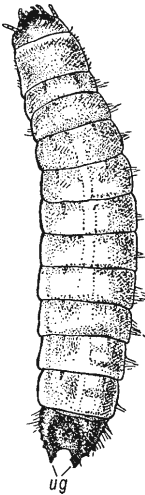


Рис. 3.4. Личинка *Pleonomus tereticollis* (*ug* — урогомфы).

У личинок шелкунов, активно прокладывающих ходы в почве, такими выростами являются так называемые урогомфы (*urogomphi*) — сильно хитинизированные, обычно загнутые кверху (или имеющие направленные вверх отростки) парные хвостовые образования IX сегмента (рис. 3.4). Морфологическое значение урогомоф разбирается мною ниже. Зубцы урогомоф вонзаются в свод прокладываемого хода при выпячивании так называемого подталкивателя, упирающегося в дно хода.

Подталкиватель у всех личинок жуков представляет собою, по концепции Брасса (Brass, 1914) и большинства позднейших исследователей, настоящий брюшной сегмент (анальный, у личинок — десятый по счету), сместившийся на брюшную сторону IX сегмента.

Многие зоологи избегают определенно гомологизировать это образование с целым сегментом, обозначая его как «седьмую ножку», «подталкиватель», «анальный конус»,

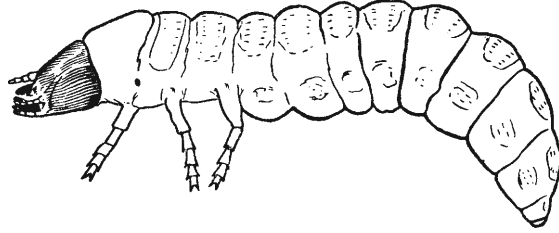


Рис. 3.5. С-образная личинка растительной жужелицы *Chilotomus*.

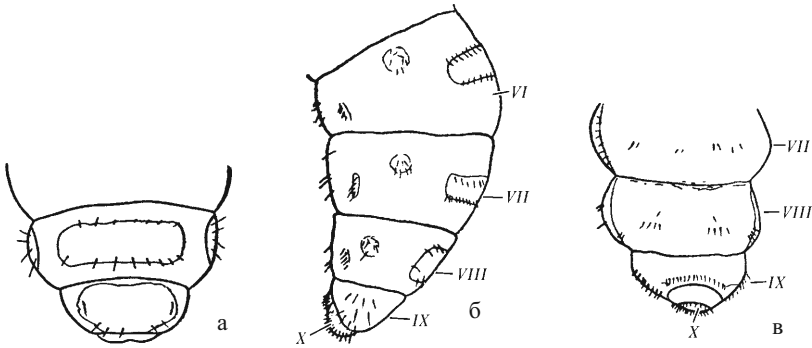


Рис. 3.6. Последние сегменты личинки *Chilotomus* : а — спинная сторона; б — вид сбоку; в — брюшная сторона.

«выпячивающийся орган» (для Tenebrionidae — St. George, 1928), «подпорка» (для личинок Scarabidae — Знойко, 1929) и т. д. Крайние точки зрения на природу подталкивателя представляют взгляды Берлезе, считающего, что он является производным задней кишки, и Кемнера (по Snodgrass, 1931), различающего в нем следы двух сегментов.

Имеющийся в моем распоряжении материал по личинкам жужелиц говорит в пользу концепции Брасса. Для большинства личинок жужелиц характерно наличие специализированного X сегмента, смещенного на брюшную сторону IX сегмента, резко отличающегося строением от остальных. Однако с редукцией церков у исследованной мною формы из Ферганского хребта, X сегмент приобретает конечное положение и по строению становится типичным сегментом, немногим более отличающимся от других сегментов, чем, например, у личинки Scarabaeidae (рис. 3.5 и 3.6). Переход к такой структуре имеется у личинки *Cnemacanthus desmaresti darwini*, у которой спинные отростки IX сегмента редуцированы до небольших бугорков (рис. 3.7).



Рис. 3.7. Последний сегмент брюшка (спинная сторона) личинки *Cnemacanthus desmaresti darwini* (по van Emden, 1942).

Таким образом, положение заднего конца тела при рытье оказывается у личинок щелкунов фиксированным: сверху — упирающимися в стенку хода урогомфами, снизу — расширившимся, упирающимся подталкивателем.

лем. При вытягивании переднего отдела тела вперед и сопротивлении почвы этому движению скольжение личинки назад предотвращается заякориванием урогомф.

Выдвижение хитинизированного кольца подталкивателя совершается, повидимому, по гидравлическому принципу при сокращении кольцевой мускулатуры, охватывающей заднюю кишку. Все сегменты тела большинства представителей семейств Elateridae и Tenebrionidae, активно прокладывающих ходы в почве, сильно хитинизированы, благодаря чему личинки такого типа получили на всех языках название «проволочных червей» или «проволочников».

Сильно хитинизированные склериты налегают друг на друга (каждый предшествующий налегает на последующий), соединяясь между собою гибкой эластичной перепонкой. Такое соединение сегментов обеспечивает их взаимную подвижность и общую гибкость тела личинки при прочности покровов, образующих сплошную панцирь из налегающих друг на друга склеритов.

Сильная склеротизация сегментов, их налегание друг на друга и подвижное соединение склеритов друг с другом при помощи эластичной соединительной перепонки позволяют личинкам такого типа менять длину тела непосредственно при помощи мускулатуры. При сближении сегментов передняя часть каждого сегмента втягивается в задний отдел предшествующего.

Благодаря особенностям наружного скелета и специальной дифференцировке части мускулатуры, гидравлический принцип увеличения длины тела не имеет, повидимому, исключительного значения для движения проволочников.

У личинок щелкунов и чернотелок повышение давления полостной жидкости, приводящее к раздвижению сегментов, достигается при сокращении поперечной внутри-сегментной мускулатуры, сближающей плеириты и стерниты. У личинок же Alleculidae-Omphalinae, имеющих этот же тип приспособления к передвижению в почве, тергиты, плеириты и стерниты сливаются в сплошные сильно склеротизированные кольца, что исключает возможность раздвигания сегментов по гидравлическому принципу. При прорывании хода в почве, сопровождающемся ее разрыхлением (а не раздвиганием), изменения ширины тела становятся несущественными: основным приспособлением становится прочность всего тела как «врубовой конструкции», обеспечивающей прочную фиксацию положения тела и размельчающих почву органов.

В связи с изложенным, у личинок этого типа во внутренней организации (у личинок щелкунов очень простой) нет приспособлений к циркуляции полостной жидкости, какие наблюдаются у личинок типулид. Сильно развитые сплошные лопасти жирового тела заполняют всю полость тела личинок щелкунов.

Способность к раздвиганию сегментов делает понятным, почему у живых личинок щелкунов и чернотелок, несмотря на сильное развитие межсегментных перепонки, склериты никогда не видны при движении, становясь явственно видимыми у личинок, фиксированных кипятком, у которых сегменты раздвигаются под давлением расширяющейся от высокой температуры и свертывающейся полостной жидкости.

Сильная склеротизация покровов проволочникообразных личинок имеет значение и как приспособление для защиты от механических повреждений при продвижении личинки в прокладываемых ею ходах.

Повидимому, именно функция механической защиты и была исходной, давшей толчок к развитию сильной хитинизации покровов у этих личинок. Так, у личинок жуелиц, пользующихся при передвижениях в почве естественной скважностью, у таких, как, например, *Chlaenius*, *Brosicus* или *Harpalus*, на более выпукло выступающих частях сегментов развиваются сильно хитинизированные щитки (дорзальные, плевральные, вентральные).

У личинок жужелиц *Carabus*, активно прокладывающих ходы в почве примерно таким же образом, как и проволочники, обладающих сильно хитинизированными мощными выростами IX сегмента, функционирующими как органы опоры, покровы представляют собою панцирь, покрывающий всю спинную поверхность тела личинки (склеротизация стернитов неполная, сильно хитинизированы лишь отдельные щитки). У личинок *Carabus* увеличение длины тела непосредственно при помощи прироста склеритов мускулатуры еще не имеет места. Личинки *Carabus*, как показывают наблюдения, при продвижении упираются в свод прокладываемого хода урогомфами, выносят вперед ноги и, перенеся на них упор, проталкивают вперед клиновидно сжатую голову, одновременно отгребая частицы почвы сильными ногами, вооруженными шипами. Раздвигание сегментов у личинок *Carabus* если и имеет место, то лишь под давлением полостной жидкости.

Интересно, что сильная склеротизация покровов проволочников, защищая тело личинки от поранения об острые выступы почвы и обеспечивая высокую сопротивляемость их сжатию, не играет роли в защите личинок от потерь влаги или от неблагоприятных осмотических условий среды. Несмотря на сильное развитие хитиновых покровов, проволочники очень чувствительны к дефициту влаги и легко погибают от высыхания.

Рыхление твердой почвы совершается у проволочникообразных личинок различными способами. Личинки шелкунов, передвигаясь в более рыхлой почве, раздвигают ее частицы плоской сжатой сверху вниз головой, упираясь в свод хода урогомфами или шипами заднего сегмента и в дно хода — подталкивателем и ногами. Передняя пара ног личинки отходит от задней части сильно удлинённой (вдвое более длинной, чем другие сегменты) переднегруди, что обеспечивает высокую маневренность движений переднего конца тела. В более твердой почве личинки разрыхляют почву последовательными направленными вперед (частично и вниз) ударами головы, как ломом. При этом роль лезвия играет заостренный наружный край сильно хитинизированных мощных мандибул. Не поддающиеся ударам головы участки почвы личинка старается разрыхлить движениями мандибул, откалывая ими частицы почвы. Последний способ рыхления почвы наблюдал и Лис (Lees, 1943), воспитывая личинок *Agriotes*.

При проталкивании через почву и при направленных вперед ударах головой основную силу сопротивления принимает на себя передний край головы. В соответствии с таким способом передвижения голова личинок шелкунов претерпевает характерные изменения как в общей конфигурации, приобретая характерную клинообразную форму, так и в развитии отдельных ее частей.

Для личинок, обитающих в плотных почвах, как, например, *Pleonomus tereticollis*, заселяющих сухие лёссовые земли Средней Азии (Емельянова, 1935, 1938), характерна слитность головной капсулы, отсутствие швов на эпикраниуме. Всем личинкам шелкунов присуща редукция верхней губы — тонкой подвижно приростной пластинки со свободным краем, направленным вперед. При описанном способе движения вперед в такой плотной среде, как почва, верхняя губа должна была бы часто обламываться. Очевидно, именно поэтому у личинок шелкунов верхняя губа редуцирована и вся передняя (клипео-лабральная) область эпикраниума преобразована в мощный, направленный вперед, хитиновый вырост — назале (nasale), оканчивающийся острым прочным зубцом или тремя острыми зубцами. Назале, как и передние края сомкнутых челюстей, служит для разрывания почвы при движении личинки вперед. Обычно мандибулы несколько асимметричны и левая несколько прикрывает правую (у *Pleonomus*).

Функциональное значение назале личинок шелкунов как органа рыхления доказывается тем, что у давно перелинявших личинок направленные вперед хитиновые зубцы бывают стертые.

Редукция верхней губы имеет место и у других форм личинок с челюстями, направленными вперед (ортогнатических), прорывающих ходы в почве при помощи направленной вперед головы. Верхняя губа редуцирована у личинок жукелиц и стафилинид. У ортогнатических личинок *Tirulinae*, роющихся в почве или грунте водоемов, клипео-лабральная область представляет собою цельное, слитное образование, тогда как у морфологически близких личинок *Pediciinae*, свободно передвигающихся в воде и не испытывающих такого сопротивления среды, верхняя губа и наличник хорошо дифференцированы.

Отгребание почвы, разрыхленной движениями головы, под брюшную поверхность тела производится личинками шелконов при помощи ног. В связи с этим личинки этих жуков, активно прокладывающие ходы в почве, имеют не выпуклую, как представители этого семейства, движущиеся по имеющимся в почве просветам (*Agriotes*), а несколько вогнутую или, во всяком случае, плоскую форму брюшной поверхности тела (*Selatosomus*, *Athous*).

Общая структура ног личинок шелконов мало модифицирована в направлении отгребания почвы (особенно в сравнении с личинками большинства почвенных личинок чернотелок и пыльцеедов), но зато они вооружены специфическими расширенными плоскими лопаточкообразными шипиками. Эти шипики, сидящие рядами на особых ребрах, увеличивают гребную поверхность ног. Оснащенность ног лопаточкообразными шипиками коррелирует с развитием других приспособлений для активного прорывания ходов в почве (в частности, с наличием урогомф). У форм, лишенных урогомф, распространенных преимущественно на рыхлых почвах (*Agriotes*), и особенно у форм, специфически приспособившихся к передвижению с использованием существующей в почве скважности (*Cardiophorus*), для которых отгребание нарытых частиц почвы не имеет большого значения, количество таких шипиков значительно редуцировано в сравнении с формами, обладающими развитыми урогомфами.

По мере прокладывания хода личинка вытягивается и, вытянувшись до предела, фиксирует положение переднего конца тела при помощи ног, а иногда, повидимому, и челюстей, после чего подтягивает задний конец тела.

Накапливающаяся в ходе почвенная труха, образующаяся в результате роющей деятельности личинки, отгребается личинкой под брюшную поверхность тела и по мере движения личинки вперед оказывается позади ее тела. Далее личинка движением брюшка спереди назад, нащупывая новую точку опоры для урогомф, отгребает эту труху благодаря скошенной назад и вниз форме спинной поверхности заднего (IX) сегмента брюшка, которая образует более или менее плоскую «площадку», ограниченную с боков приподнятыми зубчатыми краями.

Такая площадка у большинства форм, обитающих на твердых почвах и обладающих развитыми урогомфами, чрезвычайно напоминает так называемую «тачку», образуемую задними частями надкрылий у жуков настоящих короедов (Гиляров, 1942). Роль же тачки в процессе отгребания наточенной трухи жуками-короедами была подробно исследована и детально описана Шевыревым (1904, 1910). Зубчатые приподнятые края площадки препятствуют скатыванию с нее частиц почвы. Таким образом, при движении личинки в плотной почве производится закупорка прокладываемого ею хода. Это защищает личинку от преследующих ее хищников и уменьшает пространство, насыщаемое испаряемой ею влагой. Факт закупорки хода личинками *Pleonomus* нарытой трухой отмечался и Черновой (1939).

Прокладывание хода в твердой почве проволочником слагается из следующих основных фаз: 1) фиксация положения заднего конца тела с помощью урогомф или шипов и подгалкивателя; 2) вытягивание тела при одновременном рыхлении почвы передним краем головы; 3) отгребание ногами нарытой почвы; 4) фиксация при помощи

ног положения переднего края тела; 5) подтягивание заднего конца тела; 6) закупорка оставленного хода при следующей фиксации положения заднего конца тела.

Активно прокладывающие ходы в почве личинки многих Tenebrionidae (например, *Blaps*) разрыхляют почву иначе. Основными роющими органами личинок чернотелок служат мощные передние конечности. Заканчивающиеся сильно хитинизированными коготками передние ноги личинки могут выноситься вперед дальше переднего края головы. С их помощью личинка производит скользящие движения, отрывая частицы почвы.

Роющая функция передней пары ног у многих личинок чернотелок ясно сказывается во всей их структуре. Первая пара ног у них развита значительно сильнее второй и третьей пар, так как именно на них падает функция разрыхления плотной почвы. Мощное развитие передней пары ног служит наиболее наглядным признаком, по которому большинство личинок чернотелок легко отличить от личинок щелкунов. Тазики передних ног у личинок чернотелок, например, у *Blaps*, сильно сближены (на средне- и заднегруди — расставлены и ноги более или менее типично ходильные). Вертлуги передней пары ног расширенные, имеющие треугольную форму, причем основание треугольника обращено к внутреннему краю, а закругленная вершина — к наружному. Передние бедра тоже треугольные, но как бы наоборот, основание треугольника обращено к наружному краю. Как вертлуги, так и бедра вооружены шипами, когтеобразно загнутыми назад. Голени имеют вид срезанных конусов и тоже несут шипы. Лапка когтеобразная и очень сильно хитинизированная, даже сильнее, чем челюсти.

При прокладывании хода личинка выносит вперед длинные передние ноги, фиксируя положение тела при помощи направленного вверх острия заднего сегмента при одновременном выпячивании подталкивателя. Сильными коготками, выносимыми вперед дальше переднего края головы, личинки отскабливают частицы почвы. Основным органом отгребания разрыхленной земли служат передние ноги, действующие как единое целое, наподобие лопаты. Благодаря сближенности тазиков и специфической форме вертлугов и бедер обе ноги при отведении назад действуют как сплошная пластинка (рис. 3.8). При этом именно внутренние, вооруженные шипами поверхности вертлугов и бедер оказываются обращенными наружу, увеличивая поверхность, захватывающую нарытые частицы почвы. Движение передней пары ног дополняется сгибанием вниз всей передней части тела, имеющей уплощенную брюшную поверхность.

Поскольку голова у личинок чернотелок при прокладке ходов не встречает сопротивления почвы и не принимает непосредственного участия в рыхлении, она не несет таких специфических черт адаптации к прокладыванию ходов, как у проволочников. В частности, для личинок чернотелок характерна развитая верхняя губа (labrum), наличие которой является одним из важнейших признаков, позволяющих по внешнему виду отличить личинку чернотелки или пыльцеда от обитающей в сходных условиях личинки щелкуна. Общая форма головы при рассматривании сверху почти шаровидная, поперечная, с развитыми трехчлениковыми антеннами.

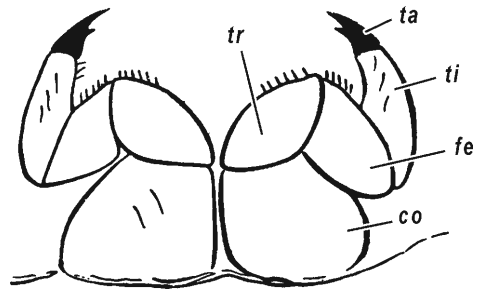


Рис. 3.8. Передние ноги *Blaps*, сложенные для отгребания почвы (схема).
co — тазик; tr — вертлуг; fe — бедро; ti — голень; ta — лапка.

У большинства почвенных личинок чернотелок (в нашей фауне, например, *Blaps*, *Prosodes*, *Gnaptor*, *Asida*, *Platyscelis*, *Opatrum*) фиксация положения тела происходит по такому же принципу, как и у личинок щелкунов типа *Athous* или *Selatosomus*, но рыхление почвы производится другими органами, по другому принципу. В рыхлении и отгребании почвы участие принимает, наряду с конечностями, и голова, но лишь движениями сверху вниз, при которых основное значение имеет нижняя поверхность развитых мандибул, формой напоминающих скребок. Верхняя губа при таком способе рыхления защищена от трения о почву мандибулами, и потому редукции ее у форм, даже приспособившихся к рыхлению почвы исключительно ударами головой сверху вниз (например, С-образные личинки хрущей и долгоносиков), не наблюдается.

Таким образом, прокладывание хода в почве личинками чернотелок типа *Blaps* состоит из следующей последовательности фаз движения: 1) фиксация положения тела при помощи отростков IX сегмента и подталкивателя; 2) вынесение вперед передних конечностей и рыхление ими почвы; 3) отгребание нарытой почвы при помощи передней пары ног и плоской брюшной стороны передних сегментов; 4) фиксация положения передних ног в проделанной пещерке; 5) подтягивание заднего конца тела.

Увеличение расстояния между передним и задним концами тела раздвиганием сегментов заменяется у личинок чернотелок вытягиванием развитых передних конечностей. У этих личинок, в связи с переходом функции рыхления к передним конечностям, утрачивает значение увеличение размеров тела путем раздвигания сегментов (по принципу подзорной трубы).

Эволюция в этом направлении привела к редукции поперечной мускулатуры и к полному слиянию тергитов, плейритов и стернитов, к образованию сплошных цилиндрических колец у обитающих в почве личинок подсем. *Omophrinae*, близкого к *Tenebrionidae* семейства *Alleculidae*. У них редуцирован и подталкиватель — X сегмент брюшка полностью втянут в девятый. Редуцированы у *Omophrinae* и опорные образования девятого сегмента.

Функция опоры выполняется у личинок *Podonta* конечностями задне- и среднегруди, причем, повидимому, у них преобладает движение по скважинам почвы, что согласуется и со строго округлыми очертаниями их поперечного сечения, и с преимущественным распространением на структурных и рыхлых почвах.

При отгребании нарытой почвы путем сгибания вниз переднего отдела тела автоматически происходит фиксация положения заднего отдела. При дугообразном сгибании тела брюшная сторона последнего сегмента упирается в дно хода, а спинная поверхность сегментов среднего отдела тела — в свод. В сторону фиксации такого положения тела эволюционировали многие личинки жуков, обитающие в почве и других твердых субстратах (пластинчатоусых, долгоносиков и др.). Тенденция к эволюции в этом направлении встречается у личинок чернотелок в подсемействе *Pimeliinae*, имеющих широкое тело. Некоторые личинки, например, *Stalagmoptera confusa* (рис. 3.9), имеют

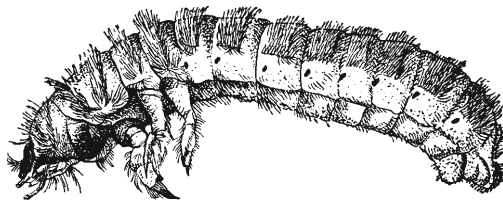
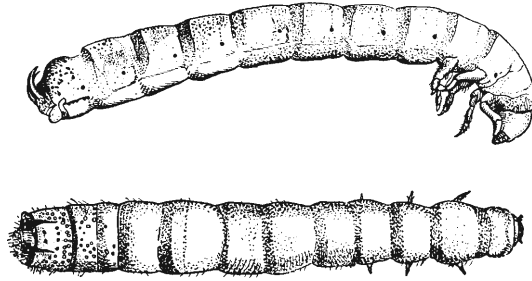


Рис. 3.9. Личинка *Stalagmoptera confusa* (Tenebrionidae).

Рис. 3.10. Личинка *Zophohelops*

слегка согнутую в вентральном направлении форму тела и более мягкие, чем у других групп чернотелок, покровы (признаки, свойственные скарабеоидным личинкам). Для личинок *Stalagmoptera* характерно развитие опорных образований — мощных щетинок и шипиков не на спинной стороне последнего сегмента, как у большинства чернотелок, а на брюшной, в частности, на вентральном полукольце подталкивателя, который, как и у всех личинок чернотелок, развит слабо. Общая форма заднего конца брюшка личинки напоминает задний конец личинок некоторых пластинчатоусых.

Интересное отклонение от типичного строения личинок чернотелок представляют Helopinae (например, *Zophohelops* (рис. 3.10)). У этих личинок наблюдаются явные признаки утраты способности к рытью; передние ноги у них развиты не сильнее, чем II и III пары конечностей, подталкиватель редуцирован, а сильные парные отростки укороченного IX сегмента направлены вперед, как у личинок *Omophlus*, и не могут служить органом опоры при прокладывании хода. Эти особенности личинок Helopinae связаны с приспособлением к движению по полостям почвы и хищничеством (ср. Ильинский, 1948).

Изучая передвижение личинок подкорников, Брасс (Brass, 1914) пришел к выводу, что анальный сегмент вместе с вооружением IX сегмента у обитающих в этих условиях личинок жуков служит главным образом для движения личинки по ходу назад, задом наперед, будучи той точкой, к которой подтягивается тело личинки.

Для личинок, имеющих острое, направленное вверх или вверх и назад (как у большинства личинок, активно прокладывающих в почве ходы), движение назад представляет собой лишь одну из функций хвостовых выростов, — основная же, как разбиралось выше, — фиксация положения тела при прокладывании хода во время движения вперед в твердом субстрате.

Механические условия передвижения при прокладывании хода в плотном субстрате определяют местоположение и направление основных опорных образований. Движение переднего конца тела личинки встречает сопротивление почвы, направленное вдоль оси тела, навстречу движению личинки и в направлении снизу вверх, навстречу отгребующим движениям личинки. Равнодействующая их направлена назад и вверх. Поэтому естественно, что у личинок, роющих ходы в направлении движения, основной орган опоры должен находиться на спинной стороне заднего конца тела и быть направлен назад и вверх.

Необходимостью решения этих механических задач объясняется развитие опорных образований на последнем сегменте личинок, обитающих в плотных субстратах и имеющих более или менее цилиндрическую форму. Поэтому естественно ожидать кор-

реляции между степенью развития хвостовых отростков и условиями существования личинки механическими условиями ее передвижения в почве. Отсутствие опорных выростов на заднем сегменте свидетельствует о том, что личинки передвигаются преимущественно по естественным скважинам почвы или о том, что они прокладывают ходы в соответствии с другими принципами (как, например, С-образные личинки).

СВЯЗЬ МЕЖДУ ПЛОТНОСТЬЮ ПОЧВЫ И РАЗВИТИЕМ ХВОСТОВЫХ ВЫРОСТОВ У НАСЕЛЯЮЩИХ ЕЕ ЛИЧИНОК

Значение выростов заднего сегмента для активного прокладывания ходов в плотной почве косвенно доказывается тем, что именно у форм, обитающих на плотных почвах, эти образования особенно сильно развиты.

Наибольшим материалом о распределении различных форм на почвенных разностях, различных по механическим свойствам, я располагаю в отношении личинок щелкунов.

Сильно развитые урогомфы особенно характерны для видов, численно преобладающих на плотных землях, что позволяет рассматривать эти образования как приспособления к передвижению в почве. В пределах групп проволочников, обладающих урогомфами и коррелирующими комплексами признаков (подсемейство Pyrrhophorinae, по Nyslop, 1917), эти образования наименее развиты у форм, обитающих в более рыхлых почвах. Так, на рыхлых торфяниках Подмосковья преобладающим видом проволочников является *Corymbites sjaelandicus* со слабо развитыми отростками IX сегмента. Слабо развиты урогомфы и у обитающих на песках личинок *Limonius aeruginosus* (рис. 3.11).

У этих видов урогомфы в 3–5 раз короче, чем у видов, свойственных плотным почвам. Сходные условия передвижения в рыхлой почве привели к формированию сходных структур последнего сегмента, к одинаковой степени редукции урогомф у этих систематически далеких друг от друга видов и чрезвычайно несходных в отношении других сторон их экологии. В плотных суглинистых почвах как *C. sjaelandicus*, так и *L. aeruginosus* практически отсутствуют, заменяясь видами родов *Athous* и *Selatosomus*, характеризующимися сильным развитием опорных выростов заднего сегмента. Значение вооружения спинной стороны последнего сегмента может быть прослежено и на примере чернотелок: приуроченные к плотным, необрабатываемым землям юга лесостепи Украины личинки *Asida lutosa* и *Tentyria nomas* (рис. 3.12) отличаются от форм, обычно встречающихся на рыхлых пахотных землях (напр. *Opatrum sabulosum*), большим развитием шипов и общей схожестью структуры последнего сегмента с последним сегментом активно прокладывающих ходы проволочников.

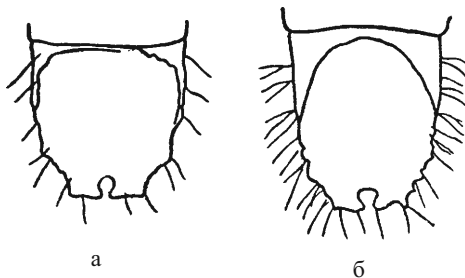


Рис. 3.11. IX брюшной сегмент личинок. а — *Corymbites sjaelandicus*; б — *Limonius aeruginosus* (вид сверху по Иванову и др., 1937).

Аналогичные опорные образования последнего сегмента характерны и для многих личинок, активно прокладывающих ходы в древесине и имеющих вытянутую форму тела.

Лейзевиц (Leisewitz, 1906) указывает, что личинки *Hylecoetes dermestoides* несут на заднем конце тела шипы, имеющие опорную функцию. Описывая строение личинок рогахвоста (*Sirex*), Гартиг (Hartig, 1837) уже более 100 лет назад высказал точку зрения на его хвостовой шип как на опорное образование. Но в новейших работах адаптивное и функциональное значение отдельных структур, даже таких специфических, как опорные шипы и отростки, не освещается. В старых описаниях, например в описаниях личинок усачей, приводимых Кювье (Cuvier, 1805) в его «Сравнительной анатомии», дается анализ приспособленности личинки усача к движению по такому способу, «как движется трубочист в трубе камина», но тщетно мы стали бы искать функциональную трактовку формы тела личинок усачей в работах современных энтомологов-морфологов и систематиков (например у Плавильщикова, 1932, 1937, Грезе, 1936, и др.).

Необходимость в хвостовых опорных образованиях при активных передвижениях в почве объясняет и их наличие у многих наземных форм личинок, окукливающихся в почве (например, Phalacridae или Nitidulidae среди жуков). У них наличие хвостовых опорных выростов связано с зарыванием в почву для окукливания — функционируют они именно при зарывании. Повидимому, первично опорную функцию при закапывании имеют и хвостовые «рога» на IX сегменте гусениц Sphingidae, которые из-за крупных размеров особенно нуждаются в опорных приспособлениях при зарывании в землю, где они окукливаются.

Как приспособления к активному движению в почве следует рассматривать «церки» куколок жуков, окукливающихся в почве. Так, куколки шелкунов (*Agriotes*) и хрущей (*Amphimallon*), будучи выброшены при пахоте на поверхность почвы, могут зарыться в землю, причем задний конец с церками играет основную роль опорного приспособления. Такую же (опорную) функцию при прокладывании хода в почве имеют крючечки (hamuli) кремастера куколок Noctuidae, Geometridae и других бабочек, окукливающихся в почве (рис. 3.13).

У покрытых куколок бабочек, окукливающихся в почве, сильно хитинизированные виллообразно разветвленные или рогообразные кремастеры служат основным органом опоры при вынужденных передвижениях куколок в почве. Подвижность V и VI сегментов брюшка покрытых куколок бабочек обеспечивает использование хитиновых опорных крючков как точки опоры, а всего брюшка куколки — как рычага и при взламывании стенок колыбельки при выходе взрослого насекомого (ср. Chapman, 1896).

Строение кремастеров куколок разных систематических групп бабочек, окукливающихся в почве, бывает очень сходно и вообще проявляет много признаков конвергентного сходства (например, у Geometridae и Noctuidae). Чепмен отмечает, что куколки покрытые (obtectae) представляют не гомогенную группу, а происходят от различных групп куколок с расчлененным брюшком (incompleteae). Червеобразно движущиеся сквозь почву куколки Misorpterygidae имеют мягкое, неслитное брюшко, а ход взрослое насекомое прогрызает, используя кукольные челюсти. Вооружение кремастеров куколок бабочек, окукливающихся в почве, обнаруживает признаки конвергентного функционально обусловленного сходства с урогомфами личинок шелкунов (см. рис. 3.13, А-Е).

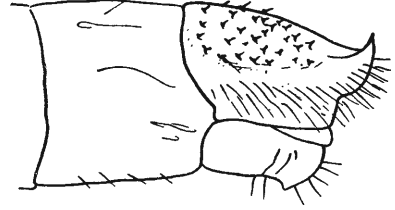


Рис. 3.12. Последний сегмент личинки *Asida lutosa* (по Колобовой).

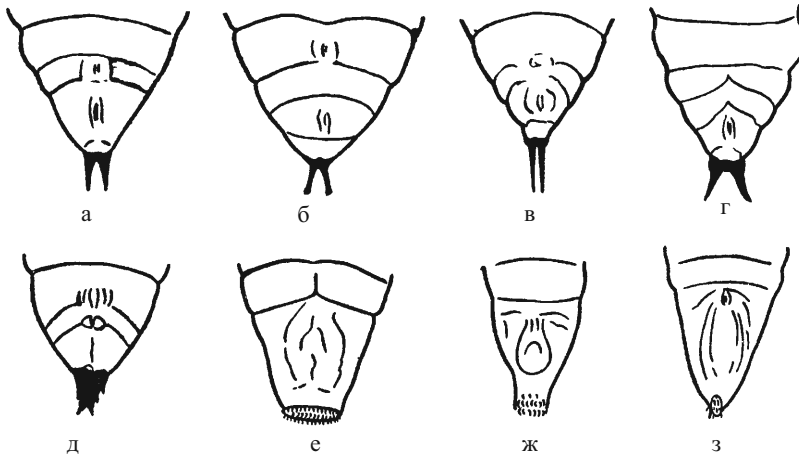


Рис. 3.13. Кремастеры куколок бабочек, окукливающихся в почве (а–г) и окукливающихся открыто (д–з). Брюшная сторона.

а – подгрызающая совка *Euxoa segetum*; б – листогрызущая совка *Polia persicae*; в – шипоногая совка *Chloridea dipsacea*; г – пяденица *Lithostegia*; д – бражник *Smerinthus ocellatus*; е – бражник *Sphinx ligustri*; ж – махаон *Papilio machaon*; з – белянка *Pieris brassicae*.

У куколок бабочек, окукливающихся свободно или в коконах, таких опорных хитинизированных крючочков не бывает. У куколок, образующихся из гусениц, живущих и окукливающихся внутри растительных тканей (например, у *Sesiidae*), которым предстоит передвижение по готовому ходу, а не активное прокладывание хода, сегменты несут поперечные ряды направленных назад крючкообразных щетинок. Эти щетинки служат такими же опорными образованиями, как, например, аналогично расположенные щетинки у личинок многих мух (ср. Кузнецов, 1915). У куколок бабочек, окукливающихся открыто (у *Rhopalocera*), cremaстер снабжен загнутыми крючками, при помощи которых куколка подвешивается (рис. 3.13, Ж-И). У куколок бабочек, окукливающихся в легких коконах, выход из которых не затруднен, cremaстер снабжен только крючковидными щетинками, задерживающими куколочный экзувий (линочная шкурка) в коконе при выходе бабочки (у *Orneodes*, *Epermenia*, *Chrysochoris*, *Pterophorus*).

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ХВОСТОВЫХ ВЫРОСТОВ ЛИЧИНОК, ОБИТАЮЩИХ В ПОЧВЕ

Значение хвостовых выростов и шипов для прокладывания ходов в почве личинками косвенно доказывается и тем, что эти признаки возникают в течение постэмбрионального развития по достижении личинками определенных размеров, и отсутствуют у маленьких личинок первых возрастов.

Опорные образования IX брюшного сегмента нужны только личинкам, размеры которых не позволяют им пользоваться существующей в почве скважностью, и которые в то же время достаточно сильны, чтобы прокладывать ходы собственными усилиями. Для мелких слабых личинок первых возрастов, пользующихся при передвижении трещинами и полостями почвы, опорные образования каудального сегмента не имеют значения. И действительно, для многих личинок жуков первого возраста характерно отсутствие вооружения IX сегмента. Так, личинки старших возрастов *Athous*

haemorrhoidalis характеризуются наличием ветвистых урогомф с особенно длинными, загнутыми вверх в виде длинных зубцов наружными отростками.

Личинки первого возраста, хотя и имеют раздвоенный задний конец последнего сегмента, лишены загнутых вверх отростков — урогомфы целиком лежат во фронтальной плоскости и концы их направлены несколько навстречу друг другу таким образом, что не могут служить опорными образованиями.

У личинок старших возрастов чернотелок *Blaps* задний конец IX брюшного сегмента вытянут в загнутое вверх сильно хитинизированное опорное острие, напоминающее формой конечный шип личинок *Sirex*. Личинки первого возраста рода *Blaps*, имеющие, в противоположность проволочникообразным личинкам старших возрастов, мягкие покровы, лишены каких-либо опорных шипов и имеют вместо них на заднем конце IX сегмента два нежных небольших, лежащих во фронтальной плоскости отростка, несущих, повидимому, функцию органов чувств и гомологизируемых мною с церками других личинок жуков. Личинки первого возраста обладают на каждом тергите II—III сегментов груди и I—VIII сегментов брюшка двумя симметрично расположенными шипиками с волоском у основания каждого, способствующими, видимо, продвижению личинки в узких скважинах между отдельностями почвы. Передвижение личинок младших возрастов с использованием скважности почвы и активное прокладывание ходов крупными личинками старших возрастов, достигающими 40 мм длины и 5 мм ширины, косвенно доказываются и тем, что у личинок первых возрастов имеются глазки, исчезающие после второй линьки (Оглоблин и Колобова, 1926). Среди личинок щелкунов, обитающих в почве, развитые глазки характерны для видов, пользующихся при передвижении трещинами почвы, редукция глазков — для активно прорывающих в ней ходы (Гиляров, 1942).

Подобные соотношения наблюдаются и у других обитающих в почве личинок чернотелок, которые в старших возрастах обладают опорными шипами на топографическом последнем сегменте (*Pedinus*, *Platyscelis*) (Оглоблин, Колобова, 1927).

Изменения церков в течение постэмбрионального развития *Carabus*, постепенное превращение их в опорные образования в связи с приспособлением к активному прорыванию хода, разбирается ниже.

Для личинок старших возрастов *Tipula paludosa* характерно наличие спинных отростков IX сегмента брюшка, которые при наполнении полостной жидкостью становятся упругими и служат органами опоры. Личинки первых возрастов лишены спинных отростков на IX сегменте (Rennie, 1917). Задний край верхней стороны IX сегмента личинки первого возраста *T. paludosa* вместо четырех спинных отростков несет восемь тонких длинных хитиновых щетинок (Gerbig, 1912), имеющих, по моему мнению, осязательную функцию. Только после первой линьки хвостовой сегмент личинки приобретает характерную звездчатую структуру благодаря развитию вокруг дыхалец циркумспиракулярных отростков. Таким образом, у личинок *Tipula* имеется та же закономерность в онтогенетическом преобразовании заднего сегмента, что и у проволочникообразных личинок жуков. У личинок первого возраста, благодаря незначительным размерам передвигающихся в почве, используя ее скважность, нет опорных образований, вместо которых у них развиты, как и у всех типичных обитателей почвенных полостей, хвостовые чувствующие щетинки. Лишь с увеличением размеров у личинки развиваются циркумспиракулярные отростки, используемые как опорные образования при активном прокладывании ходов.

Таким образом, для обитающих в почве самых разнообразных насекомых, имеющих на IX сегменте брюшка опорные выросты, характерно то, что эти структуры реализуются в тот период постэмбрионального развития, когда возникает надобность в их

функции. Надобность же появляется при увеличении тела до размеров, делающих невозможным передвижение по скважинам в почве и вызывающих необходимость в активной прокладке в ней хода.

ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ЛИЧИНОК ЩЕЛКУНОВ В ПОЧВЕ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ СУЩЕСТВУЮЩЕЙ СКВАЖНОСТИ

Адаптивное значение выростов заднего сегмента как органов передвижения хорошо проявляется и при сравнении организации форм, приспособившихся к активному прокладыванию ходов, с близкими формами, использующими для передвижения существующие в почве полости.

На личинках щелкунов легко проследить влияние перехода к передвижению в почве с использованием уже существующей скважности на изменение некоторых морфологических признаков.

Выше отмечалось, что у многих обитающих на рыхлых землях личинок щелкунов из подсемейства Ruythophorinae урогомфы подвергаются значительной редукции. Таковы обитающие на песчаных почвах проволочники *Limonius aeruginosus*, характерные для торфяников личинки *Corymbites sjaelandicus* и др. У них вырезка последнего сегмента почти замкнутая, занимает лишь незначительную часть общей его длины, урогомфы притупленные, лишены направленных вверх зубцов (рис. 19). Еще дальше утрата приспособлений к активному прокладыванию ходов пошла у представителей трибы *Agriotini*, у которых урогомфы отсутствуют.

Наиболее распространенными и общеизвестными представителями этого типа проволочников являются личинки рода *Agriotes*, характеризующиеся коническим (большинство видов, в частности широко распространенные у нас *A. lineatus* и *A. obscurus*) или реже параболическим (*A. gurgistanus*) задним сегментом, несущим на спинной стороне две дыхальцеобразные ямки. Тело личинок *Agriotes* (а в еще большей степени, например, *Adrastus* или *Dolopius* из *Adrastini*) гораздо более вытянуто, чем у активно прокладывающих ходы в почве Ruythophorinae. Поперечное сечение тела этих личинок имеет форму почти правильного круга, весь облик еще более червеобразен, чем у личинок щелкунов, рассмотренных выше. Именно к *Agriotes* первоначально было применено название «проволочные черви».

Личинки *Agriotes* распространены на более рыхлых почвах, являясь постоянными компонентами почвенной фауны обрабатываемых земель. Лис (Lees, 1944) отмечает, что они обитают в системе готовых ходов, избегая активного прокладывания новых. Передвижение в почве с преимущественным использованием скважности коррелирует у личинок *Agriotes* с утратой многих признаков, приспособленных к прокладыванию новых ходов. У личинок *Agriotes*, в отличие от проволочников, которые активно прокладывают ходы в почве, отсутствуют урогомфы, редуцирована вооруженность конечностей гребными лопаткообразными шипиками, длина тела значительно превышает его ширину и, наконец, поперечное сечение имеет форму круга благодаря отсутствию специальных приспособлений к отгребанию нарытой почвы.

Еще резче приспособления к передвижению в почве с использованием скважности выражены у личинок трибы *Cardiophorini* (роды *Cardiophorus* и *Horistonotus*).

Личинки *Cardiophorus* и *Horistonotus* встречаются на легких песчаных и на степных структурных почвах. Американский вид *Horistonotus uhleri*, в личиночной стадии морфологически очень сходный с нашими *Cardiophorus*, встречается преимущественно на песчаных почвах. Личинка *H. uhleri* предпочитает двигаться по уже существующим ходам, причем движение протекает довольно быстро, даже в вертикальном направлении.

Для личинок *Cardiophorus* и *Horistonotus* характерны следующие признаки, свидетельствующие об адаптации к специфическому способу передвижения по существующей в почве скважности. Тело личинки очень удлинненное, тонкое и червеобразное. Ширина тела личинки 1,5 мм, длина 30 мм, т. е. отношение длины к ширине значительно больше, чем у личинок, активно прокладывающих ходы в почве, или даже чем у личинок *Agriotes*. Червеобразная форма облегчает передвижение личинок в узких промежутках. Повышение гибкости тела достигается у личинок за счет редукции хитинового панциря. Покровы *Cardiophorus* мягкие, белые, полупрозрачные (в отличие от большинства «проволочников», имеющих окраску от желтой до темнокоричневой, что связано с сильной хитинизацией склеритов). Только граничащий с головной капсулой проторакальный сегмент, особенно в передней половине, у личинок *Cardiophorus* сохраняет типичную для личинок шелкунов сильную хитинизацию и имеет такую же интенсивно коричневую окраску, как и головная капсула. Это указывает на вторичный характер редукции хитинизации у личинок *Cardiophorus* — панцирь сохраняется лишь в передней части тела, испытывающей наибольшее трение о частицы почвы даже при движении в уже существующих ходах.

Другое важное приспособление к увеличению способности тела к резким изгибам в извилистых ходах — характерная для личинок *Cardiophorus* дополнительная (ложная) сегментация покровов. У них тело кажется состоящим из видимых не 12 (плюс подталкиватель), а 26 сегментов. Вторичное расчленение сегментов способствует повышению гибкости тела и облегчает личинке передвижение в рыхлой почве. Подсчет настоящих сегментов у личинок *Cardiophorus* не представляет затруднений, так как у них, как и у всех личинок шелкунов, имеется пара стигм на переднегрудях и по паре на I–VIII сегментах брюшка. С передвижением по скважинам почвы связана и утрата личинками *Cardiophorus* приспособлений для разрывания почвы. Мандибулы этих личинок виллообразно раздвоены, не образуют в сомкнутом состоянии лезвия клина, характерного для форм, активно прокладывающих ходы в почве (функциональное значение виллообразно расщепленных мандибул личинок *Cardiophorus* остается пока неясным). Характерно и отсутствие у *Cardiophorus* зубчатого сильно хитинизированного назале.

Передвижение по пустотам и трещинам почвы, в которые возможно проникновение света, способствует прогрессивному, в сравнении с другими Elateridae, развитию глазков. Несколько сильнее развиты, чем у других Elateridae, также и антенны, и щупики. Весь облик личинки *Cardiophorus* — облик личинки, приспособившейся к передвижению в почве с использованием существующих в ней пустот, трещин и ходов.

Пример личинок шелкунов, приспособившихся к различным способам передвижения в почве, может быть хорошей иллюстрацией случаев дивергентной эволюции, выработки различных и даже противоположных «типов приспособлений» у представителей одного и того же семейства (по Гандлиршу, даже подсемейства и трибы), обитающих и эволюционировавших в сходных или даже однородных условиях.

Этот пример показывает, что причиной дивергентной эволюции могут быть не только различия условий среды, но и разные принципы использования среды организмами.

Образование различных «типов приспособлений», различных «жизненных форм» у обитающих в почве личинок шелкунов может служить яркой иллюстрацией того, что именно характер взаимоотношений организма со средой является фактором, направляющим эволюционный процесс (Гиляров, 1942). Дивергенция в сходных условиях существования была недавно подчеркнута Зенкевичем (1944), введшим термин «контрастный амфигенез» для обозначения случаев, «когда в эволюции какой-нибудь формы

или функции мы наблюдаем резкое расхождение по двум противоположным направлениям (развитие или утрата зрения у глубоководных рыб и т. п.)».

Приспособления животных к передвижению в почве с использованием скважности или путем прокладки нового хода дают большое количество примеров такого «контрастного амфигенеза».

Дополнительная ложная сегментация, коррелирующая с вытягиванием и уменьшением толщины тела, как несомненное приспособление к передвижению в почве с использованием существующих в ней промежутков между твердыми отдельностями, встречается у многих личинок мух.

Так, у обитающих преимущественно на легких песчаных почвах тонких, длинных личинок *Therevidae* способное к резким изгибам туловище кажется состоящим из 20 сегментов. Мне приходилось встречать большие количества личинок *Therevidae* на рыхлых песках Окского побережья, но я ни разу не встретил их на суглинистых почвах в этой же зоне, несмотря на то, что работы по изучению почвенной фауны мною производились здесь в течение 9 лет, в течение которых мною было проанализировано население свыше 2000 проб почвы площадью 0.25 м² каждая. Дополнительная сегментация характерна и для личинок *Scenopius* (Холодковский, 1928). Тенденция к эволюции в этом направлении наблюдается и у некоторых личинок мицетофилид, как, например, у *Zelmira*.

Приведенные примеры — случаи наиболее ярко выраженных приспособлений сравнительно крупных личинок к передвижению в почве с использованием существующих в ней полостей. Обычно же у большинства почвенных личинок двукрылых червеобразная форма сочетается с наличием опорных приспособлений, помогающих активному раздвиганию частиц почвы. Таковы характерные площадки спинной стороны последнего сегмента у личинок многих мух *Brachycera*, обитающих в почве и других более или менее плотных субстратах, таковы направленные назад щетинки, покрывающие в разных местах тело многих личинок двукрылых, как у *Bibio marci* (*Bibionidae*), покрытые щетинками бугорки (у *Asilidae*, у *Tabanidae*), напоминающие даже ложноножки гусениц бабочек (у личинок слепней) и различные хвостовые хитинизированные шипы и выросты.

АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ С-ОБРАЗНОЙ ФОРМЫ ЛИЧИНОК НАСЕКОМЫХ, ОБИТАЮЩИХ В ПОЧВЕ И В СХОДНЫХ СУБСТРАТАХ

Характерную морфологическую группу личинок жуков представляют так называемые скарабеоидные личинки, имеющие С-образно согнутое мягкое складчатое тело с более или менее сильно хитинизированной головной капсулой, снабженной мощным челюстным аппаратом. Такая форма тела характерна для личинок большинства пластинчатоусых (рис. 3.14), для долгоносиков, для короедов, для последних возрастов многих *Meloidae*, для *Dascillus* (*Dascillidae*) и некоторых других форм.

С-образные личинки представляют собою характерную экологическую группу обитателей почвы или субстратов, близких к почве по механическим свойствам (живые или разлагающиеся растительные ткани).

С-образная форма рассматривается обычно как примитивная, эмбриональная, характерная для личинок, обитающих в субстрате, служащем им пищей. По моим представлениям, общая конфигурация тела животного определяется силовыми соотношениями, в которые оно вступает со средой, особенно при движении (Гиляров, 1936, 1944). Я считаю, что С-образная форма является не следствием редукции в связи с отсутствием необходимости в движении, а своеобразной и совершенной адаптацией к активному движению в специфической, очень агрессивной по механическим свойствам среде, каковой является почва или плотная растительная ткань.

Несмотря на то, что личинки пластинчатоусых, в частности личинки майского хруща, принадлежат к числу наиболее изученных насекомых, вопрос о способах передвижения личинок в почве (уходящих иногда на глубину до 2 м) в литературе почти не освещен. Сведения о движении личинок хруща имеются у Лейзевица (Leisewitz, 1906) и в более поздних работах Риттерсхауза (Rittershaus, 1927) и Швердтфегера (Schwerdtfeger, 1939).

Лейзевиц указывает, что в почве основным органом движения личинки является лишенный мускулатуры задний отдел брюшка, действующий как единое целое, напоdobие ноги двустворчатых моллюсков. Роль брюшка в процессе движения личинки в почве, как будет показано ниже, несомненна, но Лейзевицем переоценена: задний отдел брюшка имеет значение лишь как одна из точек опоры прокладывающей ходы личинки. Описание движений в почве личинок *Phyllopertha*, данное Риттерсхаузом и подтвержденное Швердтфегером для личинок *Melolontha*, относится к специфическим условиям передвижения в рыхлой почве.

Характер передвижения в плотной почве личинок Scarabaeidae-Pleurosticti выглядит следующим образом.

Фиксация положения тела личинки, начинающей копать движения в прокладываемом ходе, достигается подгибанием последних (занятых «бродильной камерой») члеников брюшка, в результате чего положение его фиксируется между двумя точками опоры: брюшной конец последнего сегмента упирается в дно прокладываемого хода, а спинная поверхность I–III сегментов брюшка прижимается к своду прокладываемого хода.

Находящаяся в почве личинка не имеет такой правильной согнутой в форме буквы «С» формы, которая столь характерна для вынутых из почвы и для фиксированных личинок. Передний конец тела личинки бывает загнут при рытье хода несколько вверх, так что тело ее имеет даже скорее S-образную, чем С-образную форму. Разрыхление твердой почвы производится втыканием в нее мощных челюстей личинки и последующим сокращением брюшной мускулатуры, при котором голова приближается к анальному концу. Мандибулы являются основными органами рыхания почвы, действующими при сокращении брюшной мускулатуры как кирка (отскабливание частиц почвы совершается заостренным наружным краем мандибул).

При продвижении вперед играют роль и ножницеобразные движения челюстей, которыми личинки могут перегрызать встречающиеся на пути даже сильно одревесневшие корни. Поэтому у личинок пластинчатоусых головная капсула массивная, не имеющая швов, слитная, служащая надежной опорой для челюстей и мощной челюстной мускулатуры. Сильная хитинизация черепной коробки личинок пластинчатоусых имеет значение и потому, что при прорывании хода именно голова принимает на себя основное трение о частицы передней стенки прокладываемого хода при сокращениях брюшных продольных мышц. Роль защиты от механических повреждений выполняют, видимо, и сильно хитинизированные пятна по бокам I грудного сегмента.

После сокращения тела, волнообразными сокращениями продольной спинной мускулатуры в направлении от заднего к переднему концу (которые начинаются в сегментах, служащих спинной точкой опоры), личинка снова распрямляет и вытягивает передний конец тела, снова вонзает мандибулы в почву, после чего следует новое сокращение брюшной мускулатуры. Откалываемые частицы почвы отгребаются нижней стороной головы и уплощенной нижней поверхностью грудных и передних брюшных сегментов в полость, образуемую выемкой вентральной стороны согнутого тела.

Конечности совершают при этом волнообразные движения спереди назад, способствуя отгребанию разрыхленной почвы; значение их для поступательного движения

сравнительно незначительно, как это указал и Лейзевиц, отводивший конечностям личинок майского хруща роль органов направления движения.

После того как рядом последующих скользящих движений личинка расширила ход, фиксируется положение переднего конца тела (при помощи щетинистых валиков тергитов, ног и мандибул) и брюшко подтягивается вперед. После этого личинка гладкой спинной стороной последнего сегмента спрессовывает разрыхленную почву, образуя таким образом пробку, которая закрывает проделанный личинкой ход. Благодаря этому движущаяся в почве личинка не оставляет за собой хода, которым могли бы воспользоваться хищники.

Личинки хрущей защищаются от потери влаги в сухой почве созданием вокруг тела камеры с уплотненными стенками, воздух в которой насыщается испаряемой личинкою влагой (Fidler, 1936).

При наблюдениях в садке с рыхлой почвой установлено, что личинка создает вокруг тела пещерку с выровненными и уплотненными стенками. Уплотнение стенок пещерки достигается благодаря вращательным движениям в ней личинки. Отскоблив челюстями немного почвы, личинка сокращением брюшной мускулатуры подгибает голову, причем передняя часть тела скользит вдоль нижней стороны брюшка. Упираясь щетинистыми валиками тергитов в дно прокладываемого хода, личинка делает полный оборот, уплотняя и сглаживая стенки хода гладкой спинной стороной задних сегментов.

Такие же вращательные движения личинок садового хрущика наблюдала Риттерсхауз, считая их единственным способом передвижения, и Швердтфегер, наблюдавший за личинкой майского жука. Однако сравнение передвижения личинок в монолитах плотной почвы и в садках с насыпанной почвой показывает, что такое вращение в прокладываемом ходе не является органической частью поступательного движения личинки, но приспособлением к уплотнению стенок прокладываемого хода.

Разобранный способ передвижения в почве личинок хрущей показывает, что у них основной морфологической адаптацией к передвижению в почве является С-образная форма тела — признак, свойственный многим обитающим в почве группам личинок жуков. Преимущество С-образной формы заключается в том, что при рылении твердой почвы суммируются усилия всей продольной вентральной мускулатуры тела: прокладка хода достигается благодаря сокращениям всего тела, а не какого-либо одного специального органа.

Тенденцию к прокладке хода таким способом можно наблюдать и у некоторых личинок чернотелок. Такова личинка *Stalagmoptera confusa* (Pimeliinae) с широким телом, уплощенной нижней поверхностью и копательными ногами, с лишенным вооружения последним сегментом и общим обликом, напоминающим скарабеоидный.

В связи с описанным способом передвижения личинок Scarabaeidae стоит и вооружение опорными шипиками тех частей тела, которые принимают на себя функцию опоры. Единственной частью брюшной поверхности, имеющей значение точки опоры прокладываемой ход личинки, является брюшная сторона заднего конца последнего брюшного сегмента. У личинок Scarabaeidae-Pleurosticti вся брюшная поверхность туловища голая, за исключением именно этой части, вооруженной прочными шипиками, расположенными у большинства форм, обитающих в почве, двумя продольными рядами. Число шипиков и их расположение довольно строго постоянны для каждого вида пластинчатоусых.

Тергиты всех сегментов туловища личинок пластинчатоусых, кроме трех последних, разделяются глубокими бороздами на валики — про- мезо- и метатергит. Особенно сильно развит мезотергит. На грудных сегментах эти валики не несут особых щетинок, имеющих локомоторную функцию, а на первых пяти брюшных сегментах, упира-

ющихся в свод прокладываемого хода, они усажены прочными щетинками длиной около 0.25 мм. Расположены щетинки на валиках так, что средняя половина каждого валика покрыта щетинками, а передние и задние четверти от них свободны (рис. 3.14). При волнообразно пробегающих сокращениях спинной мускулатуры усаженные щетинками части валиков поочередно раздвигаются и сдвигаются, способствуя продвижению личинки вперед (Leisewitz, 1906; Hayes, 1930; Rittershaus, 1927). Локомоторная функция снабженных щетинками валиков тергитов особенно хорошо выявляется у личинок *Cetonia*,двигающихся даже по поверхности твердого субстрата, лежа на спине, как отмечал еще Фабр.



Рис. 3.14. Личинка *Melolontha*.

Значение шипиков для передвижения в почве хорошо выявляется при сопоставлении степени развития, например, анальных шипиков и образа жизни представителей различных групп личинок пластинчатоусых.

Так, личинки представителей *Melolonthini* и *Rutelini* обитают в почве, питаясь корнями различных растений, в поисках которых должны совершать более или менее заметные передвижения. На зимовку эти личинки уходят на значительную глубину. У представителей этих групп пластинчатоусых наиболее ярко выражена С-образная форма и наиболее развиты и дифференцированы шипики на брюшной стороне анального сегмента. Они обычно несколько загнуты назад, расширены в стороны и расположены двумя рядами вдоль главной оси, придавая личинке максимальную устойчивость против сдвигов в боковом или заднем направлении.

Изображения расположения анальных шипиков у личинок наших вредных пластинчатоусых, обитающих в почве, приведены в книге Головянко (1936).

С передвижением в почве в поисках пищи связано и развитие шипиков, и совершенство С-образной формы, и развитие органов чувств, облегчающих поиски пищи. У личинок *Melolonthini* и *Rutelini* антенны пятичлениковые.

У личинок *Dynastini*, обитающих в почве и вредящих корням растений, как, например, у личинок *Pentodon idiota*, тело менее стройное, а шипики на анальном сегменте расположены не определенными рядами, а беспорядочно. Большинство представителей этого подсемейства развивается в загнивающей древесине, питаясь ею (виды р. *Oryctes*, *Ligurodes relictus* и др.) и не нуждается в далеких миграциях. У личинок бронзовок (*Cetoniini*), обитающих в аналогичных условиях, в служащем пищей субстрате, тело изогнуто слабо и вооруженность шипиками анального сегмента слабее.

Обитающие в навозе личинки *Scarabaeidae* — *Laparosticti*, всегда обеспеченные пищей благодаря совершенству инстинктов родителей и почти не нуждающиеся в передвижении в твердом субстрате, лишены вооружения на анальном сегменте. Антенны — трех-, четырехчлениковые. Часто общая конфигурация тела личинок пластинчатоусых — копрофагов резко уклоняется от типичной С-образной формы.

У тех представителей подсемейства навозников, которые откладывают яйца в естественные кучи навоза и у которых личинки для защиты от высыхания должны мигрировать в более глубокие слои почвы, форма тела личинок еще сохраняет характерную для активно передвигающихся в почве пластинчатоусых С-образную форму (например, у *Aphodius*, у которых имеются и слабые преданальные шипики). В тех случаях, когда личинки развиваются внутри специально изготовленного навозного кома, защищенного от высыхания прочной коркой, сделанной родительскими особями (например у *Scarabaeus*) в условиях, исключающих необходимость в активных миграциях в почве,

личинка утрачивает характерную для активно движущихся форм стройность и правильность С-образной формы. Тело у таких личинок имеет характерное вздутие, несовместимое с активным прокладыванием ходов в плотном субстрате.

Еще дальше редукция приспособлений к активному движению идет у жуков *Lamellicornia-Passalidae*, у которых родительские особи следят за развитием личинок, облегчая им нахождение пищи и даже помогая личинкам в устройстве куколочной колыбельки. Личинки *Passalus*, лишенные необходимости прокладывать ходы в плотном субстрате, почти утратили С-образную изогнутость тела. Брюшная сторона анального сегмента личинки *Passalus* лишена шипиков. Антенны развиты слабее, чем у копрофагов (двух-, трехчлениковые). Ноги слабые, и третья их пара совершенно утратила локомоторную функцию, редуцировавшись и превратившись в стридуляционный аппарат, повидимому в связи с «общественным» образом жизни (Hayes, 1930).

Приведенные сравнения показывают, что С-образная форма личинок и развитие шипиков на последнем сегменте коррелируют со степенью способности к передвижению в твердом субстрате, что эти признаки зависят от образа жизни личинки, от степени ее обеспеченности пищей.

Гейс (Hayes, 1930) и Риттерсхауз (Rittershaus, 1927) отмечают, что шипиками вентральной стороны последнего сегмента брюшка личинки чистят свои ротовые органы. Гейс называет эту дорожку с шипиками «теркой» («*radula*»), отмечая, что никакой другой функции этим образованиям прежде не приписывалось.

В свете приведенных наблюдений над характером передвижения личинок *Scarabaeidae* в плотной почве, вооружение последнего сегмента, как и общая конфигурация тела, приобретает более существенное значение; чистка же ротового аппарата имеет, видимо, значение побочной функции. Кроме того, если бы «*radula*» имела только функцию чистки челюстей, было бы совершенно непонятно, почему это образование редуцировано у копрофагов и детритофагов, обитающих в служащем им пищей субстрате.

Адаптивное значение С-образной формы как приспособления к прокладыванию ходов в почве у личинок, размеры которых превышают размеры существующих в почве пустот, хорошо подтверждается при сравнении личиночных форм в пределах систематических групп, в которых часть представителей развивается в почве или в сходных по физико-механическим свойствам субстратах, а часть — свободно живущие.

Так, в семействе листогрызов (*Chrysomelidae*) подавляющее большинство представителей развивается открыто и личинкам их свойственны самые разнообразные формы: нередко тело у них бывает дорзовентрально уплощенным, снабженным длинными ногами (например *Melasoma*), а иногда и причудливыми выростами (*Cassida*); как правило, более или менее гусеницеобразное, но никогда открыто живущие личинки не имеют скарабеоидной формы. Для большинства личинок *Chrysomelidae* характерна более или менее сильно выраженная пигментация, темная или яркая окраска (Якобсон, 1905).

Развивающаяся же в почве и питающаяся корнями различных растений довольно крупная (до 24 мм) личинка *Colaspis brunnea*, распространенного в Сев. Америке (Metcalf and Flint, 1929), имеет явственно выраженную G-образную форму и все признаки, характерные для скарабеоидных личинок — мягкие складчатые непигментированные покровы, мощную головную капсулу и т. д. Ксамбе (приводится по Шарпу, 1912), описывая личинок листогрыза *Chrysochus pretiosus*, указывает, что они «живут в почве, питаясь корнями, как личинки *Rhizotrogus*, на которых они очень похожи».

Большинству представителей семейства долгоносиков (*Curculionidae*) свойственен скрытый образ жизни личиночной стадии, протекающий в почве или внутри растительных тканей. Личинки, развивающиеся внутри растительных тканей, в большин-

стве случаев перед окукливанием выходят из того органа растений, в котором развивались, и окукливаются в почве.

Всем личинкам, развивающимся в почве (*Cleonus*, *Bothynoderes*, *Otiorrhynchus*, *Sciaphobus* и т. п.) или окукливающимся в ней, зарывающимся для окукливания в землю (*Ceuthorrhynchus*, *Rhynchites*, *Anthonomus* и др.), свойственны С-образная форма, отсутствие пигментации и другие признаки скарабеоидных личинок при полной редукции конечностей.

В тех редких случаях, когда личинки долгоносиков ведут открытый образ жизни вне твердого субстрата (почвы или растительных тканей), они утратили эти признаки. Так, личинки листового люцернового слоника (*Phytonomus variabilis*), питающиеся личсточками и завязями нераскрывшихся цветов люцерны, имеют вытянутый гусеницеобразный облик и травянисто-зеленую окраску тела с темнобурой головой. Личинка передвигается при помощи находящихся на брюшной стороне выпяченных бугорков, снабженных щетинками. Эти щетинки в области груди приводятся в действие мускулатурой имагинальных дисков, находящихся в местах утраченных грудных ног (Perez, 1911).

На открыто живущих личинках долгоносиков (*Hypera* и *Phytonomus*), питающихся на бобовых, можно проследить все градации утраты С-образной формы и переход к удлинённому гусеницеобразному облику. Утрачена С-образная форма и у темноокрашенных личинок *Cionus*, открыто питающихся на листьях и похожих на гусениц. Утрата С-образной формы наблюдается и у таких личинок долгоносиков, у которых все развитие протекает внутри растительного субстрата, в котором происходит питание личинки, в связи с чем исчезает необходимость в активных передвижениях на более или менее значительные расстояния. Вздутое малоподвижное тело имеет личинка амбарного долгоносика (*Calandra granaria*), окукливающаяся внутри того же зерна, в котором происходило ее развитие.

На личинках долгоносиков, как и на личинках Scarabaeidae, можно проследить зависимость развития хитиновых образований на брюшной стороне анального сегмента от степени способности к передвижению в почве.

Личинки долгоносиков, развивающиеся в тканях растений или даже в почве, но в непосредственной близости к корням, служащим им пищей (*Bothynoderes*, *Sitona*), не совершающие больших миграций в почве, не имеют специальных опорных приспособлений на брюшной стороне последнего сегмента.

Глубже других развивающихся в почве личинок долгоносиков уходят в почву личинки *Tanymecus palliatus*, питание которых связано с тонкими корнями сложноцветных; глубина, на которой развиваются личинки, — порядка одного метра (Иванов, 1937). На такой глубине личинки должны при переходе от корешка к корешку передвигаться через более или менее значительные толщи плотной земли. С такими условиями передвижения связаны и характерные особенности этого вида. Задний конец личинки (общее описание ее — см. Богоявленский, 1915, Зверозомб-Зубовский, 1927, Сиротин, 1937) несет характерную острую хитиновую пластинку, имеющую функцию органа опоры при прокладывании хода. Этой пластинкой заканчивается полуцилиндрический выступ, расположенный на спинной стороне XI и XII сегментов. Острый хитиновый край пластинки отчетливо виден и при рассматривании конца тела с брюшной стороны. Эта пластинка хрустит, видимо, такую же роль, как и острые шипики последнего сегмента личинок хрущей (рис. 3.15).

Характерны и особенности строения головной капсулы личинки *Tanymecus palliatus*, связанные с ее способностью к рытью ходов в почве. У большинства личинок долгоносиков, обитающих в почве, в частности у личинок *Otiorrhynchus ligustici*, *Cleonus piger*, *Bothynoderes punctiventris*, *Chromoderes fasciatus*, *Sphenophorus striatopunctatus* и др., име-

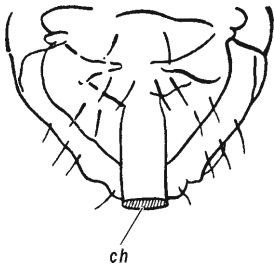


Рис. 3.15. Последний сегмент личинки *Tanymecus palliatus* (спинная сторона). *ch* — хитинизированная пластинка.

в Средней Азии развиваются личинки двух очень близких видов р. *Mylabris* — *M. tekkensis* и *M. scabiosae*. Захваткин (1931), детально проследивший циклы развития этих нарывников, отмечает, что для *M. scabiosae* очень характерно то, что личинка окукливается внутри кубышки там же, где и питалась, тогда как личинка *M. tekkensis*, достигнув пятого возраста, выходит из кубышки для превращения в ложнокуколку.

На рис. 3.16 приводятся схематизированные профили личинок пятых возрастов этих видов, ясно показывающие, что у личинок *M. tekkensis*, активно пробирающихся через почву, выработалась типичная С-образная «скарабеоидная» форма тела, тогда как у остающейся внутри кубышки личинки *M. scabiosae*, лишенной необходимости прокладывать себе ходы в почве, скарабеоидные признаки сглажены.

Личинка *M. scabiosae*, имеющая вздутое и лишь слегка изогнутое тело, в общем напоминает личинок разных групп Holometabola, все развитие которых протекает в питательном субстрате, что исключает необходимость в активном преодолении сопротивления плотной (твердой) среды (например, личинки паразитических ос или вскармливаемые рабочими особями личинки «общественных» Hymenoptera).

У *Epicauta erythrocephala* (рис. 3.17) слабо изогнутая и толстая личинка V возраста, обитающая в кубышке, пройдя покоящееся состояние (ложнокуколку), превращается в препупальную личинку, выходящую из кубышки. Захваткин (1931) отмечает, что «передвижения в земле и работа по сооружению новой колыбельки — единственные функции препупальной личинки».

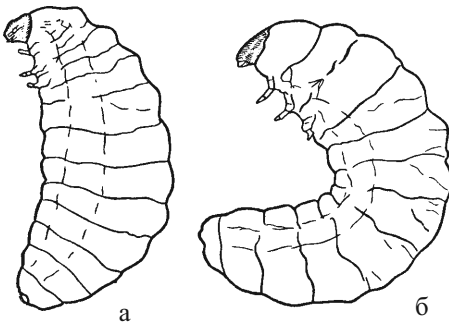


Рис. 3.16. Личинки нарывников (по Захваткину, 1931): а — *Mylabris scabiosae*; б — *M. tekkensis*.

ются явственные лобные швы, а у личинки *T. palliatus* — головная капсула слитная, компактная, как и у личинок хрущей. Хитиновый щиток проторакального тергита на заднем крае несет два особенно сильно хитинизированных бугорка.

У развивающихся в почвах орехово-плодовых лесов Ферганского хребта на глубине 15-40 см личинок *Catapionus* последний сегмент также вооружен сильно хитинизированными бугорками.

Адаптивное значение С-образной формы для передвижения в почве выявляется при сравнении близких форм Meloidae.

В кубышках саранчевых р. *Doclostaurus*

в Средней Азии развиваются личинки двух очень близких видов р. *Mylabris* — *M. tekkensis* и *M. scabiosae*. Захваткин (1931), детально проследивший циклы развития этих нарывников, отмечает, что для *M. scabiosae* очень характерно то, что личинка окукливается внутри кубышки там же, где и питалась, тогда как личинка *M. tekkensis*, достигнув пятого возраста, выходит из кубышки для превращения в ложнокуколку.

На рис. 3.16 приводятся схематизированные профили личинок пятых возрастов этих видов, ясно показывающие, что у личинок *M. tekkensis*, активно пробирающихся через почву, выработалась типичная С-образная «скарабеоидная» форма тела, тогда как у остающейся внутри кубышки личинки *M. scabiosae*, лишенной необходимости прокладывать себе ходы в почве, скарабеоидные признаки сглажены.

Личинка *M. scabiosae*, имеющая вздутое и лишь слегка изогнутое тело, в общем напоминает личинок разных групп Holometabola, все развитие которых протекает в питательном субстрате, что исключает необходимость в активном преодолении сопротивления плотной (твердой) среды (например, личинки паразитических ос или вскармливаемые рабочими особями личинки «общественных» Hymenoptera).

У *Epicauta erythrocephala* (рис. 3.17) слабо изогнутая и толстая личинка V возраста, обитающая в кубышке, пройдя покоящееся состояние (ложнокуколку), превращается в препупальную личинку, выходящую из кубышки. Захваткин (1931) отмечает, что «передвижения в земле и работа по сооружению новой колыбельки — единственные функции препупальной личинки».

Моя трактовка адаптивного к движению значения С-образной формы объясняет, почему активно передвигающаяся в почве препупальная личинка у *E. erythrocephala* приобретает такую явно выраженную скарабеоидную форму тела.

У тех представителей сем. Meloidae, у которых развитие протекает в гнездах одиночных пчел, как, например, *Meloë*, личинки не имеют скарабеоидной формы, очертание тела личинки приспособлено к плаванию в меду.

Ежиков (1929) справедливо отмечает, что общий облик личинки является при-

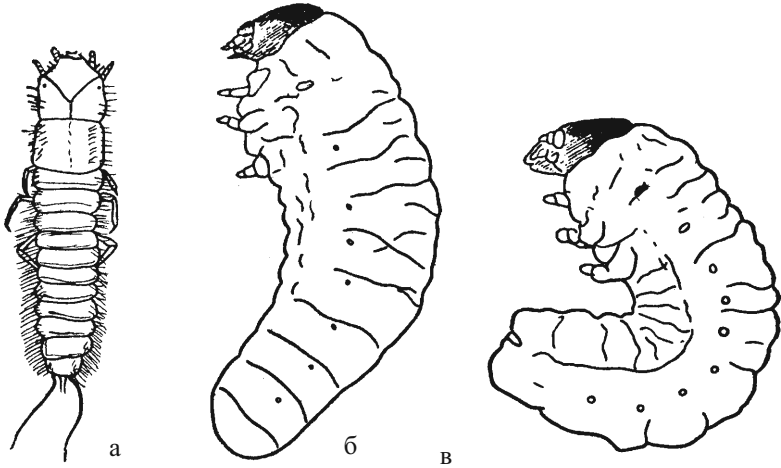


Рис. 3.17. а – триунгулина *Epicauta erythrocephala*; б – личинка V возраста; в – препупальная (по Захваткину, 1931).

способительным признаком. Постэмбриональное развитие Meloidae, связанных с почвой, позволяет объяснить возникновение скарабеоидной формы как приспособления личинки к передвижению в почве при увеличении массы тела, требующем иного, в сравнении с маленькими личинками первого возраста, принципа.

Триунгулины Meloidae имеют типичную камподеовидную форму тела, имеющую адаптивное значение для передвижения по скважинам и пустотам почвы (что разбирается ниже).

Превращение же триунгулины в карабоидную и последующие скарабеоидные стадии — процесс не столь крупных изменений, как может показаться с первого взгляда, как это показывает и Захваткин (1931).

Вышедшая из яйца маленькая подвижная триунгулина, отыскивая кубышку, пользуется существующей в почве скважностью. Передвижение в почве животных, размеры которых меньше размеров используемых ими пустот, мало отличается от передвижения по поверхности твердого субстрата, в связи с чем почвенные «Microarthropoda» обладают хорошо развитыми ногами. Ногами же пользуются и триунгулины. Характерными органами чувствдвигающихся по скважинам многих мелких Apterygota, например *Campodea*, являются церки. Наличие подобных органов очень характерно для передвигающихся в скважинах почвы личинок многих жуков (мелкие Carabidae). У триунгулины имеются длинные, напоминающие церки, апикальные щетинки, что завершает их сходство с формами насекомых, обитающих в почве идвигающихся по ее скважинам.

Увеличение размеров тела личинок старших возрастов не позволяет им передвигаться в почве по такому принципу, как триунгулины (с использованием скважности). Поэтому эволюция формы их тела идет в направлении приспособления к одному из возможных принципов активного прокладывания ходов — в направлении развития скарабеоидной формы.

Постэмбриональное развитие личинок Meloidae ясно показывает, что С-образная форма является не примитивной формой эмбриона в яйце, а вторичной, адаптивной к особым условиям передвижения в почве.

При такой точке зрения личинки с С-образной формой тела могут рассматриваться как происшедшие от форм с более мелкими личинками, и морфологическая непрерывность ряда, соединяющего камподеовидных личинок хищных Aderphaga и низших Polyphaga с безногими скарабеоидными личинками долгоносиков, приобретает экологическую основу. Интересно, что у некоторых растительноядных личинок жужелиц, например, у *Chilotomus tschitscherini*, имеется явная тенденция к утрате признаков, характерных для личинок Carabidae (полная редукция церков, глаз, пигментации и т. д.), и к приобретению С-образной формы.

Эволюция формы тела личинок жуков в таком ряду рассматривается как переход к новому принципу движения. Это показывает, что направление эволюционного процесса определяется изменениями соотношений организма со средой, что выше иллюстрировалось и на почвенных личинках шелкоуов.

Параллельный ряд переходов от камподеовидной к С-образной форме можно проследить и на обитающих в почве и сходных субстратах личинках сетчатокрылых насекомых (в широком смысле слова). У Raphidiidae (*R. maculicollis*) живущая под корой или в трещинах личинка похожа на личинок жужелиц или стафилинид. Камподеовидные личинки характерны для Hemerobiidae, для Chrysopidae. У Mantispidae, как и у Meloidae, наблюдаются две формы. Личинка *Mantispa* первого возраста карабоидного типа после линьки в яйцевых коконах паука *Lycosa* превращается в безногую и неподвижную личинку второго возраста.

Представители же исследованного Тильярдом (Tillyard, 1922) семейства Ithonidae, распространенного в Австралии и Тасмании, развиваются в песчаной почве. Личинки хищничают за счет медленно передвигающихся в почве личинок хрущей. Внешне личинки Ithonidae очень похожи на личинок хрущей. Они имеют такую же С-образную форму тела, мягкие, белые складчатые покровы и другие признаки, характерные для активно прокладывающих в почве ходы скарабеоидных личинок.

Таким образом, в связи с аналогичными характерами изменений условий передвижения мы видим конвергентные ряды личиночных форм для Coleoptera и Neuroptera.

Coleoptera	Carabidae Staphylinidae	Meloidae	Scarabaeidae
Neuroptera	Raphidiidae Hemerobiidae	Mantispidae	Ithonidae

Среди Mecoptera С-образная форма характерна для личинок бескрылого, появляющегося во взрослой стадии в начале зимы *Boreus*. Личинки *Boreus* живут в верхнем горизонте почвы, питаются у основания мхов. Они кремово-белого цвета и похожи на личинок долгоносиков всеми признаками, за исключением наличия трех пар грудных ног. Растительноядные личинки (как и имаго) *Boreus* составляют исключение среди хищных Mecoptera (Leffroy, 1923). Таким образом, и у Mecoptera переход к обитанию в почве и питанию неподвижной пищей приводит к выработке С-образной скарабеоидной формы тела.

У *Panorpa* мы встречаемся с тенденцией к образованию С-образной формы, видимо, в связи со способностью к активному рытью хода у поверхности почвы, в котором личинка живет и подстерегает добычу.

При прокладывании хода в почве (или в другом твердом субстрате) С-образно согнутыми личинками основную роль играют сокращения всего туловища. Функция конечностей при прокладывании хода по такому принципу перестает быть существенной — рыхлящим аппаратом служат челюсти, а отгребующим разрыхленную землю при-

способлением становится уплощенная нижняя сторона переднего отдела туловища. Даже у тех форм, которые обладают сравнительно хорошо развитыми ногами, как, например, личинки пластинчатоусых, ноги имеют значение не для рыхания, а лишь для отгребания отколотых мандибулами частиц почвы, но и эта функция в основном выполняется уплощенной брюшной поверхностью передних отделов тела.

В связи с утратой основной двигательной функции ног у личинок, имеющих С-образную форму, нередко случаи изменения их функции, например, превращение ног в аппарат для стрекотания (стридуляпионный) у *Passalidae* и даже полная редукция конечностей у *Curculionidae*. Постэмбриональное развитие многих форм показывает, что редукцию конечностей можно рассматривать как приспособительное изменение С-образных личинок.

Сравнение почвенных личинок насекомых, имеющих С-образную форму (корректирующую с мягкостью и эластичностью покровов, поперечной складчатостью тергитов, хитинизацией головной капсулы и д.т.), с другими группами, обитающими в тех же условиях, позволяют выяснить, с какими общими биологическими особенностями связана форма их тела.

Движение в почве может осуществляться либо путем использования уже существующей скважности, либо путем активного прокладывания ходов.

Передвигаются по существующим в почве ходам либо формы мелкие (например, почвенные *Apterygota*), либо хищники (личинки *Staphylinidae* и мелких *Carabidae*), преследующие жертву по прорытым ею ходам. Для быстро передвигающихся в почве по ходам хищных личинок характерна типично выраженная камподеовидная форма, развитые конечности, приспособленные для быстрого передвижения по поверхности твердого субстрата, наличие осязательного типа церков.

Передвижение по ходам при крупных (в сравнении с размерами ходов) размерах тела возможно только при червеобразной форме тела, часто сопровождающейся у личинок насекомых вторичной сегментацией (личинки *Cardiophorus*). Такие формы, не быстро движущиеся, являются чаще сапрофагами.

Активное прокладывание новых ходов — способ передвижения в почве, невыгодный для хищников, преследующих подвижную добычу. Активное прокладывание ходов — способ передвижения, наиболее характерный для личинок, питающихся неподвижными, пятнисто встречающимися в почве объектами. В наибольшей степени это относится к формам, питающимся корнями растений (или, например, кубышками саранчевых); наиболее ярко приспособления к активному движению в почве выражены у фитофагов.

Прокладывание ходов возможно раздвижением почвы и расширением существующей в ней скважности. Такой способ передвижения, имеющийся среди насекомых у личинок *Tipula* и некоторых других личинок *Diptera*, биологически очень несовершенен. Он ограничивает возможности существования не слишком плотными почвами, в которых личинка может произвести уплотнение частиц по пути прокладываемого хода. Кроме того, при таком способе передвижения личинка оставляет за собою ход, что невыгодно в двух отношениях. Во-первых, при большом объеме полости хода при высыхании почвы в нем падает влажность, вследствие чего формы,двигающиеся в почве по такому принципу, либо связаны в своем распространении влажными местообитаниями, как *Tipulidae*, либо, как *Lumbricidae*, должны глубоко уходить в почву на сухое время. Во-вторых, оставление хода облегчает хищникам преследование. Более совершенны способы прокладки ходов путем размельчения почвы, позволяющие насекомому продвигаться даже в твердом сухом субстрате, как, например, в плотной сухой почве или в древесине. В условиях сухой почвы одним из наиболее совершенных способов

передвижения является передвижение С-образных личинок, обеспечивающее использование для преодоления трения суммарного усилия всей продольной вентральной мускулатуры.

Пользуясь фигуральным сравнением, можно сказать, что выигрыш от такого способа прокладки хода в сравнении с рытьем при помощи конечностей (как, например, у большинства личинок *Tenebrionidae*), того же порядка, как выигрыш в эффективности работы лодочника, гребущего всем корпусом, в сравнении с тем, кто гребет лишь одними руками.

При прокладывании хода G-образная личинка находится в камере со стенками, уплотненными движениями личинки, полость которой быстро насыщается водяными парами за счет испаряемой телом личинки влаги, благодаря чему дальнейшая потеря влаги за счет испарения становится минимальной (такое же значение имеет сооружение колыбельки окукливающимися в почве личинками). Поэтому личинки, имеющие С-образную форму, в поисках сочной пищи могут прокладывать ходы в сухой — как плотной, так и в сыпучей почве.

ГЛАВА IV

КОНЕЧНЫЕ ПРИДАТКИ БРЮШКА ПОЧВЕННЫХ НАСЕКОМЫХ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ

Для многих личинок жуков, особенно обитающих в почвах или в других аналогичных субстратах, характерно наличие на хвостовом сегменте парных конечных выростов, описывавшихся различными авторами для разных форм как церки (*cerci*) (Знойко, 1929; Trams, 1937), *furculae* (Berlese, 1909), урогомфы (*urogomphi*) (Boving, Craighead, 1931), псевдоцерки (*pseudocerci*) (Oertel, 1926) и т. д.

Термину церки (*cerci*) различными морфологами придается различное значение. Берлезе, считая церки продолжениями плейритов, допускает, что они могут быть на IX, на X и на XI сегментах, причем присутствие их на одном из сегментов обычно исключает присутствие их на остальных сегментах. Он даже дает следующую классификацию церков: на XI сегменте брюшка церки, или акроцерки, на X сегменте — мезоцерки и на IX сегменте — процерки. Гаазе (Haase, 1889) считает церками усикообразные придатки на анальном сегменте. Ферхефф (Verchoeff, 1896) признает церками только настоящие сегментированные придатки X сегмента брюшка, придавая сегментации основное диагностическое значение. По Пейтуро, церки — это дорзальные придатки X сомита, закладка которых происходит сходно с закладкой крыльев (точка зрения, резко раскритикованная Ферхеффом и другими новейшими авторами). Геймонс считает, что церки — настоящие конечности XI сегмента брюшка — точка зрения, выдвинутая Холодковским (1891) в отношении Orthoptera.

Геймонс считает анальный сегмент тельсоном (XII), а церки — придатками преданального XI сегмента. Точка зрения Геймонса на морфологическое значение церков наиболее прочно вошла в энтомологическую литературу и полностью разделяется Снодграсом (Snodgrass, 1931).

Геймонс и Гаазе, сравнивая не только строение церков и антенн, но и исследуя их закладку в онтогенезе, считают эти образования «далеко идущим параллелизмом», рассматривая церки как в основном чувствующие образования. Именно чувствующую функцию имеют церки у *Camptodea* (Marten, 1938).

Гомологизация выростов IX брюшного сегмента личинок жуков с церками, в понимании этого термина, даваемом Геймонсом, встречает некоторые затруднения.

Отнесение брюшных конечных придатков личинок жуков к церкам облегчается, если принять, как это делает Берлезе, что IX сегмент личинок жужелиц, щелкунов, чернотелок и других представляет собою результат слияния IX, X и XI сегментов. При такой концепции гомологизация образований IX брюшного сегмента личинок жуков и церков не встречает особых затруднений. Однако точка зрения Берлезе на природу сегментов брюшка не может быть целиком принята. По концепции Берлезе, так называемый «подталкиватель» является просто выростом ануса, хотя, по данным некоторых позднейших исследователей, подталкиватель является настоящим анальным сегментом, модифицированным благодаря приобретенной новой (локомоторной) функции.

Сходство выростов IX сегмента личинок многих жуков с церками бывает столь велико, что многие авторы называют их «псевдоцерками» или даже просто церками (как, например, Блунк), хотя и считают, что эти образования, находящиеся у личинок жужелиц на IX видимом сегменте, не могут быть гомологизированы с настоящими конечностями, каковыми являются церки низших насекомых.

Оценивая морфологическое значение придатков видимого IX брюшного сегмента у насекомых, по-моему, прежде всего необходимо принять во внимание, что зародыш у

насекомых имеет обычно 10-члениковое брюшко, как отмечает Иммс (Imms, 1934), хотя этот автор и указывает, ссылаясь на авторитет Геймонса, что примитивным количеством брюшных сегментов следует считать двенадцать.

Редукция количества брюшных сегментов до 10 облегчает гомологизацию «псевдоцерков» личинок жуков с церками взрослых стадий низших насекомых. Гомологизация IX брюшного сегмента личинок жуков с XI сегментом примитивных форм тем позволительнее, что они являются предпоследними сегментами, тогда как редукции (или слиянию при сокращении числа сегментов) подвергаются гомономные, а не конечные, несущие особую функцию специализированные сегменты.

Геймонс же, давший наиболее четкое морфологическое определение церков как придатков XI сегмента, считает анальный сегмент всегда тельсоном (морфологически XII сегментом), а предшествующий ему, несущий придатки — одиннадцатым. Это дает основание, говоря о придатках IX сегмента личинок жужелиц и сходных личиночных форм, называть их просто церками, как это делают многие авторы, гомологизируя тем самым эти образования с «настоящими» церками низших насекомых.

Правомочность гомологизации церков *Arterygota* и отростков окончательно сформированного хвостового сегмента личинок жуков становится особо ясной, если привлечь для сравнения классические примеры гомологии из области сравнительной анатомии позвоночных.

Так, гомология брюшных плавников в различных группах костистых рыб не вызывает ни малейших сомнений. Однако у некоторых форм брюшные плавники придвинуты к самой голове, например, у *Lophius piscatorius* или у *Gobiidae*, у которых они лежат впереди грудных плавников¹, или как у *Sargus*, непосредственно позади грудных, тогда как у других они расположены ближе к хвостовому концу тела, например у лососевых, у сельдей² (Северцов, 1939). При этом происходят они из различных групп сомитов, соответственно своему положению. Еще больше изменчивость места закладки передних конечностей у различных позвоночных, закладка которых совершается в различных группах в разных сомитах и которые тем не менее всеми морфологами без колебаний признаются гомологичными.

Не может служить серьезным препятствием к гомологизации образований IX сегмента личинок *Adephaga* и *Clavicornia* с церками и их спинное положение и связь только с тергитами, так как эти признаки характерны и для «настоящих» церков, являющихся по эмбриональной закладке бесспорно конечностями. Ньюэлл (Newell, 1917) отмечает, что церкви, входящие в состав наружного полового аппарата саранчевых, соединяются со склеритами именно тергитов. Снодграсс в упоминавшейся монографии указывает, что мускулатура церков — всегда дорзальная. Тем не менее он воздерживается от решительной гомологизации церков и сходных придатков IX сегмента личинок низших жуков вследствие различия их сегментарного положения, исходя из формулировки Геймонса, что церкви есть придатки XI сегмента брюшка. Основным препятствием к гомологизации преданальных сегментов личинок жуков и низших насекомых является то, что Кемнер (1918) различает в подталкивателе наземных *Adephaga* и *Clavicornia* остатки склеритов двух сегментов. Следует, однако, иметь в виду, что именно этот сегмент у названных групп личинок подвергся настолько глубоким вторичным изменениям в связи с приобретенной им локомоторной функцией, что выделение хитиновой

¹ У *Lophius* брюшные плавники иннервируются VII, VIII, IX и X парами спинномозговых корешков, а у *Gobius* — III и IV парами. У эмбриона *Lophius* плавники закладываются на том же месте, где они находятся и у окончательной стадии.

² У этих рыб иннервация брюшных плавников осуществляется XVIII—XX парами спинномозговых нервов.

пластинки в его вершинной части в качестве самостоятельного сегмента нельзя считать достаточно обоснованным.

Блунк, разбирая брюшные придатки личинок плавунца, гомологизация которых с придатками личинок жужелиц не встречает затруднений, показал, что в них имеется мускулатура. В отношении же порядкового счета сегментов Блунком сделано наблюдение, что вполне сформированный I сегмент личинки образуется слиянием первого и второго сомитов, — факты, облегчающие отнесение придатков плавунца к настоящим церкам. Тем не менее, Снодграсс все же считает природу придатков IX сегмента брюшка *Dytiscus* сомнительной, рассматривая мускулатуру отростков как обособившуюся продольную сегментарную или интерсегментарную, а в отношении слияния сомитов указывает, что на других личинках жуков данные Блунка не подтвердились.

Гомологизация друг с другом только образований одного и того же сегмента, допускаемая такими крупными энтомологами-морфологами, как Геймонс и Снодграсс, по моему мнению, сужает понятие гомологии и придает трактовке этого термина слишком формальное значение.

ЦЕРКИ АРТЕРЫГОТА И НИЗШИХ ПТЕРЫГОТА

Для нас с точки зрения исследования адаптаций к передвижению в почве не столько существенно установление или отрицание гомологии «псевдоцерков» личинок жуков с «церками» низших насекомых, сколько именно исключительное сходство обоих образований, позволяющее многим авторам говорить о церках как о «тех или иных придатках терминального сегмента насекомых»³ (Newell, 1918).

Многие энтомологи применяют термин «церки» к парным хвостовым отросткам личинок жуков без анализа их морфо-функционального значения. Так, например, можно встретить название «церки» в применении к членистым и нечленистым отросткам личинок жужелиц (Знойко, 1929), к парным хвостовым вилообразным выростам личинок шелкунов (v. Emden, 1945), даже к парным хитиновым шипикам на заднем сегменте личинок *Tenebrio* (St. George, 1927).

Исключительное сходство «псевдоцерков» и церков (особенно если принять, что эти образования не гомологичны) дает основание искать сходные функции, сходные адаптации, как и при всякой структурной конвергенции или параллелизме. Сходство положения, общей структуры, характера изменчивости строения придатков преданального сегмента брюшка личинок жуков, обитающих в почве, и церков низших насекомых, обитающих в таких же условиях, позволяет рассматривать эти образования во всяком случае как очень сходные и близкие.

Большинство исследователей признает членистые церки низших насекомых органами чувств, сходными с антеннами не только по строению, но и по всему ходу онтогенетического развития этих органов.

Наличие церков в имагинальной стадии характерно для представителей некоторых низших отрядов насекомых (из Apterygota и Hemimetabola). Из наземных (не водных) насекомых развитыми чувствующими церками обладают, как правило, формы, обитающие в почве, в трещинах скал, между камнями, в лесной подстилке и в подобных субстратах.

Движение в узких извитых ходах, которые представляют собою трещины почвы, промежутки между ее структурными отдельностями, полости между камнями и т.д.,

³ В последнее время в теоретической морфологической литературе принципы аналогичного сходства органов привлекают все больше и больше внимания как принципы, более перспективные для понимания формы, чем только морфолого-филогенетический подход, отражающий более статические условия.

делает особо важным наличие органов чувств не только на переднем, но и на заднем конце тела. Когда насекомое, передвигающееся по узкому ходу, в котором нельзя повернуться на 180° (во всяком случае, сразу), сталкивается с угрозой или препятствием, необходима способность быстрого движения в обратную сторону, задом наперед. Для правильной ориентации при таком способе передвижения в извилистых ходах необходима наличие на заднем конце тела органов чувств с осязательной функцией. Такими органами и являются членистые церки; кроме того, такие церки имеют значение и для восприятия приближения сзади другого организма,двигающегося по тому же ходу.

Типично чувствующие (сенсорные) церки имеются у *Campodea staphylinus*, обитающей на структурных почвах и передвигающейся в них с использованием существующей в почве скважности. Церки у *Campodea* многочлениковые (свыше 50 члеников), длинные, очень напоминающие антенны.

Осязательная функция церков *Campodea* легко выявляется при самых простых наблюдениях. Двигаясь по поверхности твердого субстрата, *Campodea staphylinus* производит вибрирующие движения антеннами и церками. Движения антенн и церков очень схожи. Реакция на прикосновение наиболее резко проявляется при прикосновении именно к антеннам и церкам. Если движущейся вперед *Campodea* слегка прижать иголкой усики, она реагирует на это быстрым движением назад, причем сначала без оборота всего тела. Церки при этом совершают очень быстрые вибрирующие движения, как бы нащупывая дорогу. На толчки и сотрясения *Campodea* отвечает колебанием усиков и церков. При удалении усиков колебания церков при толчках по сосуду, в котором находились эти насекомые, становились еще определеннее.

Развитые членистые церки чувствующего типа имеются и у *Machilis*, обитающего между камнями. У *Machilis* церки (и гомодинамическая с ними срединная хвостовая нить — непарный вырост тергита) служат не только сенсорными органами, но и принимают участие в движении: с их помощью *Machilis* совершает довольно резкие прыжки.

Из Pterygota членистые чувствующие церки характерны для Grylloblattoidea. *Grylloblatta* —похожее по форме тела на тизанур бескрылое насекомое, обитающее среди камней и т. п. Глаза у нее развиты слабо; наличие длинных многочленистых антенн и восьмичлениковых церков заставляют думать, что ориентировка насекомого между камнями имеет такой же характер, как и у *Campodea* при движении в скважинах почвы.

Двухчлениковые церки имеются у эмбий. Укорочение церков у эмбий связано, по-видимому, с тем, что они обитают в ходах (в почве, под камнями или корой), высланных выделяемой ими шелковой паутиной. Благодаря этому условия движения эмбий в ходах значительно упрощаются. Хотя задний конец тела эмбий несет сравнительно слабо развитые церки, они, «будучи потревожены в своих убежищах, с одинаковым проворством способны бежать и назад, и вперед» (Imms, 1934). По экологическим особенностям (отношение к свету и сухости) эмбии приближаются к типично почвенным формам.

На сланцевых почвах в окрестностях Ялты в сентябре чрезвычайно засушливого 1946 г. я находил эмбий (*Haploembia taurica*) на глубине до 80 см. Помещая эмбий в чашки Петри, наполненные крупными ореховатыми структурными отдельностями почвы, я мог убедиться, что они способны быстро передвигаться не только по своим трубкам, но и между почвенными частицами, причем с одинаковой легкостью и вперед, и назад. В местах нахождения эмбий на глубине 60–80 см я не находил характерной паутины, выделяемой ими при обитании у поверхности почвы.

Членистые, но менее развитые церки имеются и у Blattoidea, характерными местобитаниями которых являются лесная подстилка, щебнистые осыпи и т. п.

Переход к обитанию на поверхности почвы, на открытом воздухе ведет к частичной или полной редукации церков — одночлениковых у Orthoptera-Saltatoria, отсутствующих у взрослой стадии высших Pterygota.

У обитающих в почве и сходных местообитаниях низших насекомых наблюдаются и случаи изменения строения и функции церков⁴. У Japygidae, например, церки не членистые, мощно хитинизированные. Сильная хитинизация церков характерна и для Dermaptera. Гомологизация нечленистых хитиновых клещей на конечном сегменте у *Japyx* с церками не встречает затруднений; в личиночной стадии *Japyx* имеет членистые церки, сливающиеся и сильно хитинизирующиеся лишь после последней линьки.

У большинства Dermaptera (например, у *Forficula*) церки хотя и нечленистые, в первом возрасте представляют собою еще довольно типичные чувствующие, снабженные щетинками образования, а у нимф некоторых индийских Dermaptera (*Diplatys gerstaeckeri* и др.) церки членистые, типично сенсорные.

Хитинизированные церки ухверток имеют, повидимому, защитную функцию (Махотин, 1940), защищая насекомое от нападения сзади преследующим по узкому ходу хищником. Возможно, такие сильно хитинизированные церки *Japyx* принимают участие и при прокладывании ходов в почве, становясь органами опоры, т.е. приобретая принципиально новую, локомоторную функцию, так как Japygidae являются типично почвенными формами.

Сопоставление степени развития церков с экологическими особенностями наземных насекомых показывает, что развитые церки характерны для более примитивных групп насекомых. Подобные группы связаны, вследствие несовершенства развития приспособлений к защите от высыхания, с такими местообитаниями, как почва, расщелины скал и т.п. Как первоначально сходное приспособление к передвижению в ходах между камнями, водорослями и т.п. можно рассматривать, повидимому, и наличие развитых церков у обитающих в воде личинок поденок и веснянок. С экологической точки зрения наиболее вероятно предположить происхождение этих примитивных групп водных насекомых от форм, развитие которых протекало в насыщенных водяными парами полостях между прибрежными камнями, под галькой, в подвергающихся затоплению местах. С переходом к обитанию в водной среде церки у нимф этих групп приобрели новую специфическую функцию органов движения в водной среде (функция, считающаяся Мартыновым, 1937, основной для церков нимф поденок и веснянок), разбор которой выходит за пределы задач моей работы.

ЦЕРКИ ЛИЧИНОК ЖУКОВ. ЖУЖЕЛИЦЫ

У многих обитающих в почве личинок жуков имеются парные конечные придатки брюшка, окончательное положение, строение и функция которых у взрослых личинок идентичны церкам низших насекомых. На них можно проследить все переходы от гибких многочлениковых церков с явным преобладанием чувствующей функции до сильно хитинизированных нечленистых урогомф, которые можно рассматривать как специфические локомоторные органы обитающих в почве и сходных субстратах личинок. Мною разбирались придатки разнообразных личинок жужелиц. Крайние степени специализации строения церков представляют следующие формы.

Личинки *Chlaenius* с длинными гибкими многочлениковыми церками типа усиков (рис. 4.1). Личинки *Carabus* с нечленистыми мощными крючковидными отростками,

⁴ В дальнейшем изложении я буду применять термин «церки» преимущественно к чувствующим придаткам личинок и «урогомфы» к опорным. Таким образом, я придаю этим терминам чисто физиологическое значение, отдавая себе отчет в условности различий между церками и урогомфами.

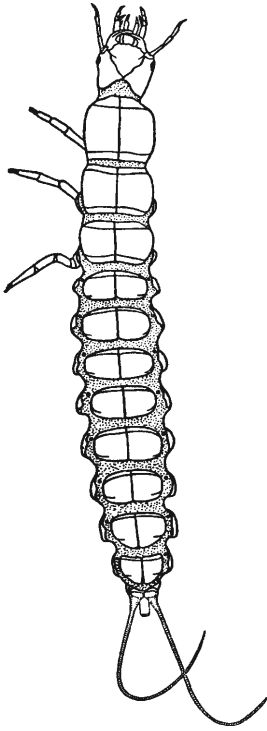


Рис. 4.1. Личинка *Chlaenius flavicornis* из гаечника р. Кара-Алма (рис. А. Шарова).

го десятков члеников), покрыты тонкими, направленными к вершине, щетинками. Строение этих церков напоминает строение примитивных гомономно расчлененных многочлениковых щетинковидных антенн (как, например, у многих кузнечиков). Такие церки имеют несомненно чувствующую функцию и вполне могут быть сравнены с церками, например *Campodea*.

Как и у *Campodea*, длинные членистые чувствующие церки можно рассматривать как адаптацию к быстрому передвижению в узких извитых ходах, как органы, обеспечивающие возможность ориентировки при быстром движении назад. В морфологической литературе имеется упоминание одной капской формы личинки жужелицы, точнее не определенной, у которой также имеются многочлениковые антеннообразные церки (Blunck, 1924).

Такое быстрое движение назад у личинок *Chlaenius* совершается при помощи трубнообразного подталкивателя⁵.

несущими опорную функцию. Личинки растительноядной жужелицы (*Chilotomus tschitscherini*), лишённые церков.

Другие исследованные мною и известные из литературы формы по строению церков занимают промежуточное положение.

Личинки *Chlaenius flavicornis* и *Chlaenius* sp. собраны мною в июле 1945 г. на Ферганском хребте на берегу р. Кара-Алма. Эти личинки (и взрослые жуки) держатся под щебнем, под камнями, крупной галькой, лежащими на крупном влажном гравии. Прокладывание ходов личинками в таких условиях практически исключено, и передвигаются они по извитым естественным ходам в промежутках между галькой и, вероятно, по ходам, уже проложенным другими беспозвоночными.

Личинка эта — типичный хищник, на что указывают ее удлиненные, серповидные, тонкие и острые мандибулы. Ноги типично бегательной структуры: длинные с двухкоготковой лапой с равными коготками. Задний конец тела личинки несет пару очень длинных членистых церков.

Тергальный склерит IX сегмента у личинки *Chlaenius* разделяется продольным швом на две сильно хитинизированные пластинки, срастающиеся в передней части. Церки отчленены от основной части тергита перепончатыми светлыми участками межсклеритной мембраны. Каждый из церков отходит от округлого склеротизированного основания. Край тергита, лежащий против места прикрепления церков, соответственно вырезан. Благодаря такому подвижному прикреплению церки могут двигаться независимо друг от друга относительно IX сегмента. Церки у личинки *Chlaenius* длинные, длина их превосходит в 10 раз ширину IX сегмента, очень многочленистые (мно-

⁵ Интересно, что в тех же условиях, что и личинки *Chlaenius*, мне встречались личинки Diptera, повидимому, близкие к *Liponeura*, характеризующиеся развитием напоминающих церки хвостовых выростов и напоминающим подталкивателем строением анального поля, что свидетельствует о приспособленности к движению по полостям между камнями.

Противоположный тип строения церков, явно утративших первоначальную чувствующую функцию и приобретших новую функцию — функцию органа опоры, представляют придатки IX сегмента представителей трибы *Carabini*. Я имел в распоряжении материал по нескольким видам *Carabus* и *Calosoma*.

Для личинок *Carabus* характерна сильная хитинизация покровов, Все открытые части сегментов сильно склеротизированы и имеют темную окраску. Особенно сильно склеротизированы тергиты, образующие иногда довольно сильные паранотальные выросты.

Представители р. *Carabus* являются выраженными хищниками с характерными для хищников серповидными мандибулами. У многих видов на внутреннем крае мандибул имеется по небольшому острому зубцу (*retinaculum*).

Общая организация личинок *Carabus* характеризуется наличием признаков, адаптивных к активному прокладыванию ходов, напоминающих активно прокладывающих ходы в почве личинок шелкоунов. Голова у них клиновидно сжата сверху вниз и служит роющим приспособлением; передним режущим краем клина служит внешний заостренный край сомкнутых мандибул. Область верхней губы и наличника представляет собой сильно хитинизированный заостренный вырост — назале.

Ноги у личинок *Carabus* снабжены большим количеством шипов, служащих для отгребания земли. Коррелятивно с этими признаками отростки IX сегмента крючковидные, прочные, нечленистые, с загнутыми кверху остриями, снабженными направленными кверху же добавочными зубцами.

Эти придатки очень сильно хитинизированные, слитные, с грубозернистой поверхностью. Внешним видом они напоминают типичные урогомфы личинок шелкоунов и вполне с ними сходны по функции, являясь органами опоры при активном прорывании хода.

Биологические особенности личинок *Carabus* делают понятным, почему у них при наличии специфических приспособлений к быстрому передвижению по поверхности твердого субстрата (бегательные ноги) и к хищничеству нет такого характерного приспособления к ориентировке при движении по извитым ходам, как чувствующие церки и, наоборот, церки модифицированы в типично опорные приспособления, нужные при активном прокладывании хода, тогда как этот способ передвижения в почве невыгоден для хищников.

Объясняется это тем, что личинки *Carabus*, проводящие большую часть времени в почве, в вырываемых ими ходах (иногда довольно глубоких и длинных), для поисков пищи выходят на ее поверхность. Поиски и ловля добычи у личинок *Carabus* производятся не в почве, как, например, хищными личинками *Brosicus*, а на ее поверхности. Личинки обычно выходят на охоту ночью или после сильных дождей и в пасмурную погоду, когда угроза гибели от высыхания минимальна. Однако в случае сильного голода личинки выходят из почвы и днем, даже в сухую погоду. В Ферганском хребте в июле и августе 1945 г. мне приходилось собирать личинок *Carabus*, бегав-

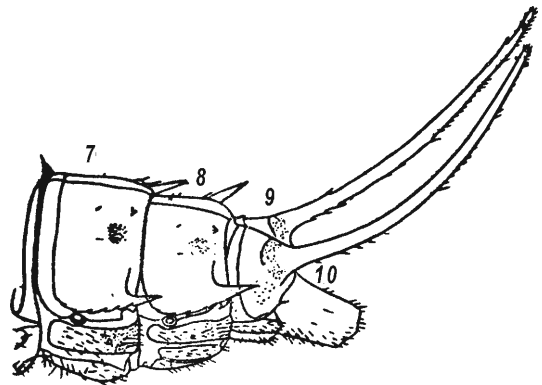


Рис. 4.2. Последние сегменты личинки *Tefflus* (по van Emden, 1942).



Рис. 4.3. Изменения пропорций церков личинки *Carabus* в течение онтогенеза. Ф — I возраст, б — II возраст, в - III возраст.

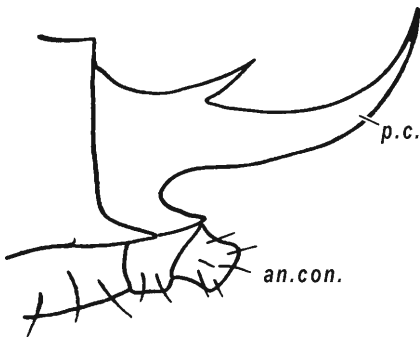


Рис. 4.4. Личинка *Calosoma*. Схематическое изображение последних сегментов, вид сбоку. *an. con.* — подталкиватель; *p. e.* — опорный вырост.

ших по освещенной солнцем дороге в сухие и жаркие солнечные дни.

Таким образом, личинки *Carabus*, не охотясь в почве, не пользуются ходами, проложенными другими насекомыми, как это делают более мелкие хищные личинки жужелиц. Прокладывание же ходов не связано непосредственно с ловлей добычи, вследствие чего у личинок *Carabus* и *Calosoma* нарушается обычная для почвенных личинок корреляция между характером питания, с одной стороны, и способом передвижения и строением последних сегментов — с другой.

Органы упора личинок *Carabus* на заднем сегменте несомненно гомологичны, как будет показано ниже, церкообразным придаткам чувствующего типа личинок *Chlaenius* и других жужелиц, но в то же время вполне сравнимы и с опорными нечленистыми урогомфами личинок, например, щелкунов.

Среди жужелиц мы можем встретить все последовательные стадии перехода от форм с типично чувствующими церками к формам с церками, опорными по своей функции.

Так, например, у личинок *Zuphiini* (рис. 4.2) церки длинные, 11-члениковые, у личинок *Catascopus* церки также длинные и многочлениковые, у личинок *Leistus* церки длинные, сенсорные по функции, но теряющие членистость. У *Platysma* и *Harpalus (Pseudophonus)*, у *Elaphrus* церки сохраняют только следы членистости (по расположению щетинкообразных бугорков). У *Tefflus* (рис. 4.3) и *Craspedophorus* церки длинные, но саблевидные, лишённые чувствующих щетинок и приобретающие опорную функцию. У *Clivina*, наконец, строение церков приближается к тем типично опорным образованиям, которые характерны для *Carabus*.

Постэмбриональное развитие личинок *Carabus* подтверждает гомологию их хвостовых опорных урогомф с типичными церками других личинок *Carabidae* (рис. 4.4).

Расположение щетинок и бугорков на спинной стороне отростков у личинок *Carabus* первого возраста очень напоминает строение ложночетырёхчленистых церков, например *Harpalus*, причем длина их вдвое превышает длину IX сегмента. У личинок второго возраста расстояние между первым, вторым, третьим и вершинным спинными бугорками уменьшается, уменьшается и отношение всей длины к ширине отростка, длина которого лишь раза в полтора больше длины IX сегмента. У личинок же последнего возраста отростки приобретают вид типично опорных урогомф, по длине равных IX сегменту брюшка. По мере укорочения и утолщения церковидных отростков у личинок *Carabus* изменяется и характер щетинок.

У личинок первого возраста щетинки длинные, тонкие, имеющие, повидимому, осязательную функцию. У личинок же старшего возраста — щетинки короткие, утолщенные, служащие для увеличения упора церков, в связи с чем щетинконосные бугорки развиваются в зубцеобразные выросты. На рис. 4.4 приведены изменения формы урогомф личинок *Carabus* в течение онтогенеза, причем для удобства сравнения их размеры уравнены. Изменения в строении отростков IX брюшного тергита *Carabus* в течение постэмбрионального развития, указывающие на происхождение урогомф у Carabidae (и, видимо, у других Coleoptera) от церкоидных образований, имеют, очевидно, адаптивный характер.

Вышедшие из яйца маленькие личинки первого возраста *Carabus* не покидают почву, а передвигаются в основном по существующим в ней скважинам, т. е. по тому же принципу, как, например, *Campodea*. У них, как и у других Carabidae, пользующихся для передвижения в почве существующей скважностью, отростки заднего сегмента, снабженные длинными щетинками, имеют в основном чувствительную функцию. По мере роста личинок такой способ передвижения в поисках пищи для крупных *Carabus* становится невозможным, и они переходят к питанию на поверхности почвы. В связи с этим стоит, повидимому, высокая степень хитинизации покровов личинок *Carabus* и *Calosoma* в сравнении с более тесно связанными с почвой личинками других Carabidae и развитие приспособлений к активному зарыванию в землю на жаркие дневные часы.

Развитие опорной функции церков можно рассматривать как результат концентрации функции опоры у обитающих в почве и сходных субстратах личинок.

При прокладывании хода в твердом субстрате необходимо, как уже указывалось, с одной стороны, развитие рыхлящих органов (в этом направлении дифференцировались различные органы передних отделов тела), а с другой — приспособления для фиксации тела в прокладываемом ходе. В этом направлении у живущих в почве личинок насекомых прогрессивно дифференцируется задний конец тела, последние сегменты брюшка.

Для личинки, прокладывающей ход в твердом субстрате, выгодна прочная фиксация именно заднего конца тела, что дает возможность при проталкивании через плотный субстрат использовать суммарное усилие локомоторной мускулатуры всех отделов тела и протолкнуть передний отдел на максимальное расстояние. В более примитивных случаях органы, фиксирующие положение животного в прокладываемом ходе, расположены более или менее равномерно на всем протяжении тела. Такая картина наблюдается у дождевых червей, у которых щетинки расположены на всех сегментах. Та же картина имеет место и у многих личинок мух.

Более или менее равномерное распределение органов опоры на всем протяжении тела наблюдается либо у форм, у которых активное прокладывание ходов сочетается с использованием существующей в почве скважности, либо у форм, обитающих в более или менее мягких субстратах и не передвигающихся на далекие расстояния.

У личинок жуужелиц, например, передвигающихся преимущественно по существующим в почве ходам, тергальные щитки всех сегментов несут щетинки, имеющие опор-

ную функцию (например, *Pseudophonus*). Переход к активному прокладыванию ходов, развитие в направлении приспособления к фиксации положения заднего конца тела приводит к изменению структуры последнего сегмента и превращению церков в опорные образования. Коррелятивно с развитием опорной функции выростов заднего сегмента происходит редукция опорных щетинок на других сегментах.

У личинок *Carabus* тергиты голые, гладкие, что способствует уменьшению трения при поступательном движении личинки. Другие личинки жуков с развитыми опорными приспособлениями на задних сегментах (*Elateridae-Corymbitinae*, *Tenebrionidae*) также характеризуются отсутствием опорных щетинок на других сегментах и большой гладкостью сильно хитинизированных покровов.

Параллельную картину можно наблюдать и на представителях *Diptera* — *Tipuloidea*, у которых с развитием хитиновых наддыхальцевых (супрастигмальных) опорных выростов заднего сегмента редуцируются опорные серповидные щетинки на других туловищных сегментах.

Приведенные сравнения строения придатков IX дефинитивного сегмента личинок жужелиц показывают, что в пределах этого семейства гомологизация членистых длинных гибких чувствующих церков и совершенно нерасчлененных коротких выростов тергита преданального сегмента не встречает препятствий.

Возникает вопрос о допустимости гомологизации с ними нечленистых выростов тергитов IX видимого сегмента у других обитающих в почве (и сходных субстратах) личинок, например, у *Elateridae*. С анатомической точки зрения урогомфы личинок шелкунов представляют собой выпячивание кожи. Однако, например, жгутики антенн и «настоящие» церки *Apterygota*, как указывает Геймонс, также в основном только выросты покровов, хотя гомологизация этих образований с конечностями не вызывает сомнений.

Происхождение нечленистых урогомф личинок шелкунов от чувствующих развитых церков можно представить себе по такой же схеме, по какой Геймонс рисует происхождение грифельков (*styli*) от настоящих членистых конечностей. Геймонс отмечает, что абсолютно четкую грань между конечностью и выростом гиподермы установить нельзя, что между настоящими конечностями типа грудных ног и выростами покровов (типа грифельков) имеются все переходы (антенны, церки, жабры *Sialis*).

Редуцирующиеся, становящиеся ненужными при изменении характера движения церковидные чувствующие придатки исчезают не сразу, становясь сперва выступами гиподермы, и в некоторых случаях приспособляются к новой опорной функции.

Облик длинного чувствующего придатка, типичного церка, все более стирается, уступая место филогенетически более молодым образованиям — выростам гиподермы, каковыми являются типичные урогомфы личинок *Elateridae*, развивающиеся на тех же местах, на которых у камподеовидных личинок находятся церки.

УРОГОМФЫ ЛИЧИНОК ЩЕЛКУНОВ

Сходство положения и общего строения урогомф личинок *Elateridae* с отростками IX тергита брюшка *Carabus* позволяет гомологизировать эти образования, а специфические черты их строения находят объяснение в большей приспособленности к новой функции — функции активного прокладывания ходов.

Наибольшего развития урогомфы достигают у личинок, обитающих на суглинистых, плотных по механическому составу почвах, в которых личинки активно прокладывают ходы.

У личинки *Pleonomus tereticollis*, наружная морфология которой описана Черновой (1939), урогомфы довольно длинные и круто загнуты кверху. Концы их, непосредственно вонзающиеся в почву, сильно хитинизированы. Гомодинамны к этим выростам три

сильно хитинизированных бугорка, расположенных вдоль края плоской площадки спинной поверхности IX сегмента, заканчивающейся урогомфами. Урогомфы и зубчатые края площадки IX сегмента образуют комплекс хвостовых опорных структур личинок *Pleonotus*, обитающих на плотных лёссовых сероземах и совершающих длинные как горизонтальные, так и вертикальные миграции в поисках пищи и уходящих в жаркий период в более прохладные и влажные горизонты почвы (на глубину до 2 м).

У личинок *Athous niger*, широко распространенных на плотных суглинистых подзолах необрабатываемых земель, параллельные длинные урогомфы, в свою очередь, вилообразно раздвоены; наружная более длинная часть загнута кверху. Наружные края площадки IX сегмента также несут зубцеобразные хитиновые опорные бугорки. Сходную структуру имеет и последний сегмент *Athous haemorrhoidalis*. У этого вида урогомфы короче и концы их сближены (тенденция к образованию одной концевой точки опоры).

У личинок *Selatosomus latus*, распространенных на плотных необрабатываемых залежных землях лесостепи и степной зоны, урогомфы также двуветвистые, но обе ветви равной длины — и наружная, направленная острием вверх, и внутренняя, направленная острием назад. Уплощенная спинная очень сильно хитинизированная сторона последнего сегмента, как и у предыдущих видов, несет по краям направленные вверх зубчатые выросты, служащие для упирания в свод хода. Как упоминалось выше, наличие опорных урогомф является признаком, адаптивным к условиям передвижения, коррелирующим и с другими экологически важными признаками, в первую очередь с характером питания.

У обитающих на плотных почвах и активно прокладывающих в них ходы личинок шелкунов наряду с урогомфами развиты опорные зубцы по краям спинной площадки последнего сегмента. Природа их, по видимому, та же, что и зубцов на спинной поверхности отростков IX сегмента у личинок *Carabus*. У многих личинок Carabidae в связи с развитием опорной функции последнего сегмента и церков, сидящие на них щетинки, имевшие первично чувствующую функцию, приобретают функцию органов опоры. В связи с новой функцией щетинки становятся толще и короче, причем особенно сильно развивается их основание — щетинконосные бугорки.

Щетинки в местах наибольшего сопротивления обламываются, и их опорная функция переходит к сильно развитым хитиновым щетинконосным бугоркам, замещающим щетинки. Таким образом, параллельно изменению функции церков как целого, изменяется и функция элементарных органов — сенсилл.

Щетинконосные бугры сильно развиты на наружной поверхности церков у *Brosicus*, у *Harpalus*, у *Cymindis*, у *Scarites*. В течение постэмбрионального развития у личинок *Carabus* можно проследить уменьшение длины щетинок и развитие щетинковых бугорков, на базе которых и развиваются направленные вверх ветви церков. Особенно сильно такие ветви развиты у *Calosoma* (рис. 4.5). Вероятно, того же происхождения и ветвление хвостовых отростков у личинок шелкунов.

У вышедшей из яйца личинки *Athous* неветвистые урогомфы, лежащие в плоскости тела, несут на спинной поверхности щетинки, сменяющиеся у личинок старших возрастов загнутыми вверх мощными отростками. Сравнивая строение опорных хитиновых зубцов, расположенных по краям площадки заднего сегмента личинок шелкунов, с щетинконосными буграми, лежащими на других частях того же сегмента, можно проследить все переходы от типично чувствующих длинных щетинок к хитинизированным буграм, несущим укороченную и толстую, легко обламывающуюся щетинку.

Уже на личинках шелкунов ясно видна тенденция к функциональной замене модифицированных церков хитиновыми выростами последнего сегмента. У личинок

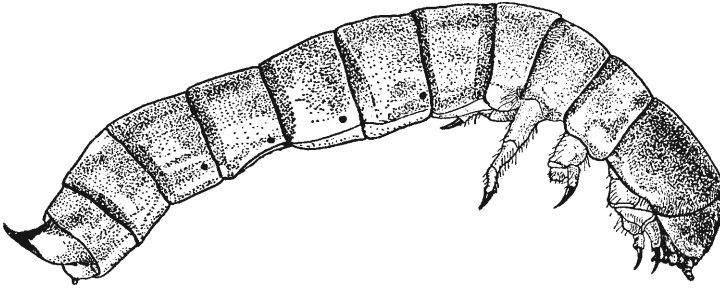


Рис. 4.5. Личинка *Prosodes* из почв фриганы Ферганского хребта.

Melanotus, лишенных урогомф (судя по пропорции тела, происшедших от форм, передвигавшихся с использованием скважности), вторично частично переходящих к активному прокладыванию ходов, намечается площадкообразное уплощение спинной стороны последнего сегмента с острыми хитиновыми верхушечными зубцами.

Присутствие более или менее развитых урогомф характерно для личинок, принадлежащих к более примитивным группам шелкоунов (трибы *Agripnini*, *Hemirhipini*, *Monocrepidini*, *Ghalcolepidini*, *Lepturoidini*, *Athouini*, *Ludiini* — по классификации Гислопа (Hyslop, 1917). И, наоборот, редукция их характерна для более высших представителей этого семейства (*Steatoderini*, *Agriotini*, *Elaterini*, *Physorrhini*, *Melanotini*, *Cardiophorini*). Это дает основание для заключения о первичности для личинок *Elateridae* наличия урогомф и показывает, что эти образования имеют более древний характер, чем шипы IX сегмента личинок *Melanotus*, что увеличивает основания для рассмотрения их как структур, развившихся вместо церков.

ОПОРНЫЕ ШИПЫ ЛИЧИНОК ЧЕРНОТЕЛОК

Много примеров сильного развития опорных хвостовых выростов последнего сегмента дают обитающие в почве личинки чернотелок. Настоящие урогомфы у них отсутствуют. Опорную функцию несут шипы, расположенные по краям задней части спинной спороны IX сегмента, которая у форм, живущих на более рыхлых землях, может быть выпуклой, а у таких видов, как *Asida lutosa* и *Tentyria nomas*, встречающихся преимущественно на необрабатываемых плотных землях, образует более или менее плоскую площадку с грубо бугристой шершавой поверхностью, покрытой направленными вверх и назад шипиками (Гиляров, 1937).

Основное значение как приспособление для упора при прокладывании ходов имеют конечные сильно хитинизированные шипы. Эти шипы могут быть как парными (например, у *Asida lutosa*, *Tenebrio molitor*), так и непарными (например, у *Blaps*, у *Prosodes* — рис. 4.6), у *Gnaptor*, у которых IX сегмент вытянут в острие, заканчивающееся мощным хитиновым шипом). Непарные длинные конечные шипы личинок *Blaps* обнаруживают происхождение от слияния двух конечных шипиков: в острие недавно перелинявших личинок просвечивают два более темных хитиновых тяжа в боковых частях шипа.

Образование концевых непарных шипов из парных образований особенно четко выявляется при изучении изменения структуры последнего сегмента в течение онтогенеза. При работе по выведению личинок *Blaps lethifera* из яиц отмечено, что личинки первого возраста как по общему облику, так и по строению IX брюшного сегмента отличаются от взрослых личинок.

У мягкой нежной белой личинки первого возраста отсутствуют характерные для взрослой личинки опорные шипы, IX брюшной сегмент заканчивается характерным раздвоением, которое можно рассматривать как рудиментарные церки. Мягкие парные придатки IX сегмента личинок первого возраста *Blaps* имеют, повидимому, чувствующую функцию.

Личинки первого возраста передвигаются в почве по существующим в ней ходам. По мере роста личинки такой способ передвижения становится невозможным (взрослая личинка *Blaps* имеет длину порядка 40 мм при толщине тела около 6 мм) и личинка переходит к новому способу передвижения — путем активного прокладывания ходов. Соответственно новым условиям передвижения меняются и некоторые черты организации личинки: покровы сильно хитинизируются, шипики на II–X тергитах редуцируются, опорную же функцию целиком принимает на себя IX сегмент брюшка, приобретающий характерную форму органа упора.

Парные мягкие отростки на конце IX сегмента брюшка характерны и для личинок первого возраста *Platyscelis gages*, *Pedinus femoralis*, *Asida lutosa* (Оглоблин и Колобова, 1926).

Терминальные шипы личинок чернотелок (парные или непарные, происшедшие из парных путем их слияния) можно рассматривать на основании изучения их постэмбрионального развития, как образования, возникшие на месте церков и их заменившие. Поэтому применение термина «церки» к хвостовым шипикам *Tenebrionidae* можно считать правомочным.

Замена локомоторных придатков шипиками и щетинками после редукции придатков известна даже, например, для грудных конечностей некоторых личинок жуков. Так, у ведущих открытый образ жизни личинок *Phytonomus*, у которых, как и у всех личинок долгоносиков, грудные конечности редуцированы, передвижение по поверхности листьев совершается при помощи бугорков, несущих сильные щетинки. Перец (Perez, 1911) показал, что эти образования личинок *Phytonomus* являются гомологами конечностей и что движения щетинок совершаются при помощи мускулатуры имагинальных дисков грудных ног.

У личинок первого возраста *Otiorrhynchus ligustici* грудные сегменты несут длинные локомоторные щетинки, расположенные в тех местах, где у шестиногих личинок жуков имеются конечности, причем эти щетинки функционируют как ноги. При дальнейшем развитии личинки, с переходом ее от ползания по поверхности субстрата к активному прокладыванию ходов (по принципу рытья С-образных личинок), эти локомоторные щетинки исчезают (Васильев, 1910).

Таким образом, имеются основания для рассмотрения хвостовых придатков многих почвенных личинок *Coleoptera* как единого ряда варьирующих структур, связанного друг с другом переходами. Членистые чувствующие придатки личинок жужелиц такого типа, как у *Chlaenius*, занимают крайнее положение с одной стороны ряда, хитиновые концевые шипы личинок *Tenebrionidae* — с другой.

Мощные хвостовые опорные шипы характерны для более крупных обитающих в почве личинок *Tenebrionidae*. Так, например, мощные шипы характерны для личинок

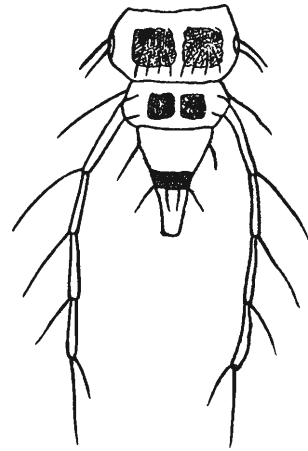


Рис. 4.6. Личинка I возраста *Lebia*. Последние сегменты с развитыми членистыми церками (по Silvestri, 1905).

Blaps (*B. lethifera* и *B. halophila*), достигающих длины 40 мм, для *Prosodes obtusa* (таких же размеров), для *Gnaptor spinimanus* (длина до 44 мм), двойные шипики для *Asida lutosa* (длина тела до 40 мм). У более мелких форм, таких, как *Opatrum sabulosum* (до 17 мм), *Dasus pusillus* или даже *Platyscelis polita* (*gages*) (до 24 мм), которые могут при передвижениях частично использовать скважность почвы и поэтому преодолевают меньшее сопротивление среды, терминальные шипики развиты слабее. Их функция раздвигается многочисленными мелкими шипиками, развивающимися по наружному краю вершины IX сегмента (16–22 шипика у *O. sabulosum*, 14 — у *D. pusillus*, 12 — у *P. polita*).

РЕДУКЦИЯ ЦЕРКОВ

Редукция церков характерна прежде всего для неподвижных форм. Так, редуцированы церки у паразитирующей на куколках бабочки американской жужелицы *Brachinus* (Знойко, 1929). Очень показательна редукция церков при переходе к неподвижному образу жизни в связи с паразитизмом личинки *Lebia scapularis* (см. Silvestri, 1904). Для этих личинок Сильвестри установил, что ход их развития напоминает гиперметаморфоз личинок Meloidae. Выходящая из яйца личинка имеет типичную камподоевидную форму, характерную для личинок, передвигающихся по скважинам почвы. Церки у личинок *L. scapularis* длинные, трехчлениковые (рис. 4.7). После же перехода к неподвижному образу жизни в шелковом чехлике личинка утрачивает камподоевидную форму, тело её становится веретеновидно вздутым. Церки у личинок *Lebia scapularis* старшего возраста полностью редуцируются, что связано с неподвижным образом жизни.

В горных лугах Ферганского хребта мною найдена растительная личинка жужелицы, принадлежащая (судя по местообитанию и по сопоставлению со сборами взрослых стадий, проведенных там же К.В. Ариольди), вероятнее всего, *Chilotomus tschitscherini*.

Для этой личинки характерно полное отсутствие церков и некоторое сходство общей формы с личинками пластинчатоусых. Интересно строение ее последнего (топографически X) сегмента. У личинок жужелиц, имеющих развитые церки (чувствующие или опорные), X сегмент смещен на брюшную сторону IX-го, морфологически весьма отличен и служит подталкивателем («седьмой лапкой») личинки. У названной растительной личинки X сегмент по строению уподобляется остальным брюшным сегментам, почти не смещен на брюшную сторону девятого и занимает концевое положение. Вся группа брюшных сегментов, начиная с четвертого, загибается книзу, чем и определяется внешнее сходство этих личинок с личинками Scarabaeidae, которое увеличивается тем, что у них слабо хитинизированные, мягкие, белые, почти прозрачные покровы.

Наличие опорных щетинок преимущественно на брюшной стороне заднего конца тела (IX и X брюшные сегменты) показывает, что эти личинки передвигаются в почве так же, как и личинки Scarabaeidae. Фиксация положения тела при рытье достигается под-



Рис. 4.7. Задний конец тела и церкоидные ложные ножки (VI) *Ligia italica*.

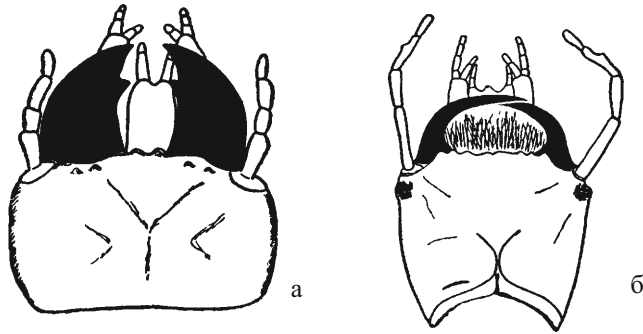


Рис. 4.8. Голова личинок жулиц: а — растительноядной (*Chilotomus*), б — хищной (*Chlaenius*).

гибанием заднего конца. При такой фиксации положения тела основную нагрузку несет брюшная сторона последнего сегмента, на которой и развиваются опорные шипики и щетинки, как это имеет обычно место у личинок хрущей. С-образная форма и связанный с нею характер передвижения личинок в почве характерен, как разбиралось выше, для личинок, питающихся неподвижными объектами, преимущественно для растительноядных форм. Строение мандибул (рис. 4.8) исследованной личинки, их массивность, большое значение отношения ширины к длине, мощно развитые *retinaculum* и слабая загнутость концов характерны для растительноядных форм.

Явная тенденция к редукции церков и приобретению С-образной формы наблюдается у личинок *Amara* (растительноядных или питающихся, как показали Дехтярев, 1925, и Кириченко, 1926 для *A. equestris*, кубышками саранчевых), имеющих непигментированные, мягкие покровы и очень маленькие нечленистые церки.

Редуцированы хитиновые опорные образования на последнем сегменте и у личинок *Tenebrionidae*, переходящих к передвижению по принципу С-образных личинок. Основными рыхлящими органами у личинок чернотелок являются мощные передние копательные ноги с расширенными бедрами.

Отгребание разрыхленной земли совершается у личинок чернотелок не только конечностями, но и всем передним отделом тела, брюшная поверхность которого уплощена или даже несколько желобообразно вогнута. Таким образом, в самом характере движения личинок чернотелок заложены предпосылки для перехода от разрыхления почвы при помощи конечностей к рытью всем передним отделом тела при сокращении продольной вентральной мускулатуры — тип, характерный для С-образных личинок.

Эволюция в таком направлении, сопровождающаяся укорочением и расширением тела, характерна для представителей подсемейства *Pimeliinae*. Особенно хорошо это выражено у личинок *Stalagmoptera confusa*.

Передвижение в почве личинки по тому принципу, по которому в ней передвигаются проволочники, при увеличении площади поперечного сечения личинки становится затруднительным и требует перехода к движению по другому принципу — рыхления не при вытягивании тела, а при сокращениях, как у С-образных личинок.

КОНЦЕВЫЕ PEDES SPURII ИЗОПОД

Оценивая функциональное и адаптивное значение церков личинок жуков, обитающих в почве, интересно сравнить варьирование их строения с варьированием аналогичных образований у других членистоногих, обитающих в сходных условиях. У изопод с переходом к рытью в почве наблюдаются изменения структуры последней пары конечностей, аналогичные тем, которые происходят с церками обитающих в почве личинок.

У морских *Idotheidae* шестая пара ложных ножек (*pedes spurii*) сохраняет брюшное положение. У *Asellus* выступающая за пределы брюшного щитка пара задних конечностей кажется занимающей спинное положение.

Из числа наземных *Isopoda-Aërospirantia* (сем. *Oniscidae*) примитивная двуветвистая структура последней пары ложных ножек сохраняется только у обитающих на побережьях многих океанов и морей представителей *Ligia*, которые рассматриваются как наиболее низкоорганизованные, наиболее связанные с гигрофильными условиями формы наземных равноногих. Судя по рисункам VI пары ложных ножек, эти конечности у *Ligia oceanica* и особенно у *Ligia italica* (рис. 4.8) несомненно имеют не локомоторную, а чувствующую функцию.

Такое строение и функция брюшных концевых придатков становятся понятны, если учесть, что встречаются *Ligia* среди крупных камней и передвигаются в ходах, образовавшихся в промежутках между ними. Условия передвижения сходны с передвижением в галечниках личинок *Chlaenius* и других форм личинок жужелиц, обитающих в сходных условиях и имеющих длинные чувствующие концевые придатки брюшка.

У обитающих под камнями, под корой, в почве и тому подобных местах *Porcellio*, *Oniscus* и т. д. сильно развита только наружная часть VI *pedes spurii*, приобретающая двучленистую структуру, дистальная часть которой образует выдающееся вверх и назад ланцетовидное острие. Герштекер, говоря об этих образованиях, отмечает, что судить об их функциях чрезвычайно трудно. Учитывая условия передвижения и прокладки ходов в субстратах, в которых обитают представители родов *Porcellio* и *Oniscus* (*s. l.*), назначение их модифицированных VI ложных ножек легко установить: их функция опорная, эти структуры функционально могут быть сравнены с опорными урогомфами личинок *Carabus* или шелконов *Coqumbitini*. Опорная функция таких «грифельков» у *Hemilepistus* (*Porcellio*) *elegans* особенно легко обнаруживается.

«Пустынные мокрицы» *Hemilepistus elegans* в Средней Азии широко распространены на суглинистых почвах с зарослями солянок и с довольно близким стоянием грунтовых вод. Они роют глубокие норы, добываясь до влажного и непрогретаемого слоя почвы (Фаусек, 1906). Численность «мокриц» бывает настолько велика, что их роющей деятельности почвоведы придают ведущее значение в процессах почвообразования в заселенных ими местностях (Димо, 1945).

При наблюдениях за передвижениями мокрицы вверх и вниз по ходу удалось заметить, что, упираясь в одну стенку грудными ногами, в противоположную стенку она упирается задним концом брюшка с заостренными ланцетовидными ложными ножками.

Локомоторная функция в условиях прокладки ходов в почве или на ее поверхности под камнями объясняет особенности изменения структуры VI пары ложных ножек у наземных изопод.

Параллелизм характера изменения придатков конца брюшка у наземных изопод и у обитающих в сходных субстратах насекомых показывает, что различные опорные об-

разования, направленные вверх или назад и вверх на последних сегментах тела, являются функционально важными органами, независимо возникающими на базе различных морфологических структур (выросты стигмального поля у личинок *Tipula selene*, урогомфы у личинок *Carabus*, своеобразные грифельки на конечном членике у жуков-стафилинид, «ложные ножки» Oniscoidea и т.д.). Эти опорные отростки есть одно из основных приспособлений к прокладыванию хода в твердом субстрате, которое требует преодоления большого сопротивления среды. Это приспособление, судя по его распространенности в разных группах, механически наиболее просто и выгодно.

Эволюция изменения VI пары «ложных ножек» у Oniscoidea в связи с переходом от передвижению по полостям к активному рытью в почве (в плотном лёссе, в случае *Hemilepistes elegans*), связана со сменой функций от чувствующей к опорной, такой же, какая характерна для придатков брюшка личинок жуков. VI пара *pedes spurii* наземных Oniscoidea может быть с таким же основанием сравниваема с церками насекомых, с каким их антеннулы гомологизируются с антеннами насекомых. Они занимают такое же положение, расположены на предшествующем тельсону сегменте и способны к выполнению тех же функций, которые выполняются церками и их производными у обитающих в таких же условиях насекомых, приобретая общее сходство с ними.

ГЛАВА V

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ПОЧВЕННЫХ НАСЕКОМЫХ К ЗАЩИТЕ ОТ ВЫСЫХАНИЯ

ВЛАЖНОСТЬ ПОЧВЕННОГО ВОЗДУХА

«Дыхание всегда происходит в водной среде». Этот в большинстве случаев справедливый физиологический парадокс создает для существования наземных животных чрезвычайно трудно разрешимые противоречия. Условия газообмена требуют наличия тонких дыхательных покровов, легко высыхающих на воздухе. Угроза гибели от высыхания требует развития покровов, защищающих организм от потери влаги. Поэтому наиболее приспособлены к условиям существования на суше те группы животных, у которых наибольшего совершенства достигли органы защиты от высыхания и развились внутренние дыхательные полости. Таковы высшие позвоночные, а среди членистоногих — насекомые.

Однако совершенство приспособлений к защите от высыхания (являющееся основным критерием степени совершенства приспособленности к наземному образу жизни) и в пределах этих групп выражено у различных представителей неодинаково, причем даже формы, наиболее защищенные от потери влаги, находятся под постоянным контролирующим влиянием этого фактора.

Интенсивность потери влаги организмом за счет испарения зависит от относительной влажности окружающего воздуха. Чем ближе относительная влажность воздуха к насыщению водяными парами, тем меньше испарение воды животными.

Это положение справедливо для постоянной температуры. Следует иметь в виду, что скорость испарения зависит не только от относительной влажности воздуха, но и от температуры. При одинаковой относительной влажности воздуха испарение повышается с повышением температуры, так как при более высоких температурах требуется большее количество влаги для насыщения ею единицы объема воздуха. Скорость испарения находится в прямо пропорциональной зависимости именно от этой последней величины, от дефицита влажности. Как показал Бэкстон (Buxton, 1932), при количественных исследованиях влияния влажности воздуха на насекомых удобнее пользоваться показателями не относительной влажности воздуха, а именно дефицита влаги (величина, приводимая в современных психрометрических таблицах, например, изд. Гидрометиздатом, 1940).

Влажность воздуха, наряду с температурой, является одним из основных абиотических факторов среды, влияющих на все проявления жизнедеятельности насекомых: на их активность, плодовитость, продолжительность жизни, поведение и т.д. Чем ближе относительная влажность воздуха к 100%, к точке насыщения, тем менее угроза гибели от высыхания, тем менее ясно могут быть выражены у организма приспособления к защите от высыхания.

Условия увлажнения в почве очень сложны. Почва — трехфазная система, в которой промежутки между отдельными твердыми частицами и их агрегатами заполнены водой и воздухом. Соотношение объема воды и воздуха в почве изменяется в зависимости от количества и сроков выпадения осадков, от температуры, от испарения с поверхности, от транспирационной деятельности растений и т.д.

Влажность почвенного воздуха была исследована нашим известным ученым А.Ф. Лебедевым, проводившим в 1910–1911 гг. в Одессе чрезвычайно обстоятельное и до сих пор едва ли не единственное исследование в этом направлении.

Полевые наблюдения при помощи специально модифицированных гигрографов Ришара, калиброванных по психрометру Ассмана, проведенные в летнее и осеннее вре-

Таблица 5.1. Зависимость влажности почвенного воздуха от максимальной гигроскопичности и влажности почвы
(по А.Ф. Лебедев, 1936)

		Почва и ее максимальная гигроскопичность в %															
		Чернозем, 5,12%			Чернозем, 7,35%			Подзол, 3,18%			Лёсс, 7,9%			Песок, 0,41%			
Влажность почвы	Относительная влажность почвенного воздуха	Влажность почвы		Относительная влажность почвенного воздуха		Влажность почвы		Относительная влажность почвенного воздуха		Влажность почвы		Относительная влажность почвенного воздуха		Влажность почвы		Относительная влажность почвенного воздуха	
		Влажность почвы	Относительная влажность почвенного воздуха	Влажность почвы	Относительная влажность почвенного воздуха	Влажность почвы	Относительная влажность почвенного воздуха	Влажность почвы	Относительная влажность почвенного воздуха	Влажность почвы	Относительная влажность почвенного воздуха	Влажность почвы	Относительная влажность почвенного воздуха	Влажность почвы	Относительная влажность почвенного воздуха		
13.4	100	15.3	100	12.5	100	16.2	100	16.2	100	8.2	100	8.2	100	8.2	100	8.2	100
8.2	100	11.4	100	8.5	100	13.0	100	13.0	100	5.8	100	5.8	100	5.8	100	5.8	100
6.2	100	8.1	100	5.1	100	9.4	100	9.4	100	2.2	100	2.2	100	2.2	100	2.2	100
4.9	94	7.1	94	3.3	100	8.2	100	8.2	100	1.3	100	1.3	100	1.3	100	1.3	100
4.6	89	5.6	68	2.2	73	7.8	96	7.8	96	0.6	100	0.6	100	0.6	100	0.6	100
4.1	68	4.4	49	-	-	6.5	75	6.5	75	0.3	69	0.3	69	0.3	69	0.3	69

Таблица 5.2. Зависимость относительной влажности воздуха в почве от температуры

t° c	17	35	50	60
RH% воздуха в почве	81	86	92	98

мя, показали, что на глубинах свыше 10 см относительная влажность воздуха даже в самые сухие месяцы не спускалась ниже 100%, т.е. в условиях даже юга степной зоны воздух в почве всегда бывает насыщен водяными парами. В более поверхностных горизонтах относительная влажность воздуха была несколько ниже, падая до 96–97% на глубине 10 см.

Специальные исследования в лабораторных условиях, проведенные Лебедевым, показали, что пока в почве запас воды превышает максимальную гигроскопичность, относительная влажность воздуха в ней не спускается ниже 100% (табл. 5.1.).

При влажности почвы ниже максимальной гигроскопичности относительная влажность воздуха в ней меньше, чем 100%, и бывает тем выше, чем выше температура. Так, например, при максимальной гигроскопичности чернозема 5.62% и влажности его 4% относительная влажность воздуха в почве изменяется следующим образом (табл. 5.2.).

Наблюдения и опыты Лебедева показали, что воздух в почве насыщен водяными парами и что лишь в ксерофитных условиях аридного климата влажность воздуха снижается, и то только в самых верхних горизонтах почвы. Только в почвах под ксерофитными растительными формациями склонов южной экспозиции влажность верхних горизонтов была ниже максимальной гигроскопичности. В табл. 5.3. сведены результаты тех определений влажности почвы, проводившихся четыре раза в течение летнего периода, которые дали минимальные величины влажности. Из таблицы видно, что только

Таблица 5.3. Влажность почв различных местообитаний Ферганского хребта (август, 1945 г., Кара-Алма).

Растительность	Максимальная гигроскопичность почвы (%) на глубине от 0–10 до 40–50 см	Влажность верхних горизонтов почвы (%)				
		0–10 см	10–20 см	20–30 см	30–40 см	40–50 см
Заросли <i>Hordeum bulbosum</i> (сухой южный склон)	6.5–7.1	2.3	4.0	5.3	4.3	3.0
Заросли <i>Inula grandis</i> (сухой южный склон)	6.4–7.5	5.7	5.7	6.2	6.2	6.1
Заросли <i>Polygonum bucharicum</i> (мезофитн. северный склон)	8.6–7.8	25.3	25.1	21.0	18.9	17.2
Яблонево-кленовый лес <i>Pometto-aceretum</i> (мезофитн. вост. и ЮЗ склоны)	10.1–5.5	25.2	25.9	18.8	20.8	20.8
Заросли <i>Serratula</i> (плато, высота 1800 м)	7.8–6.4	14.8	14.7	–	12.8	11.2

в почвах сухих южных склонов, сильно прогреваемых солнцем, с резко выраженным ксероморфным характером, влажность воздуха в почве падала ниже 100%, на участках же с мезофитной растительностью, в таких резко континентальных условиях, как в Ю. Киргизии, воздух в почве и на глубине до 10 см оставался насыщенным водяными парами.

В неаридных условиях даже на очень небольшой глубине в почве воздух оказывается всегда насыщенным водяными парами и в наиболее сухие периоды года. Но даже в наиболее сухих условиях, в песчаной пустыне на известной глубине песок оказывается насыщенным водяными парами.

Интересные наблюдения, проведенные в Репетеке, показали, что движение барханов происходит закономерно (Орлов, 1928). Полгода бархан движется на юго-восток, полгода — на северо-запад. При этом движется лишь верхняя часть бархана, нижняя же остается неподвижной. Летом в Репетеке дождя не бывает и песчаная масса не может получить влаги за счет осадков. В то же время оказывается, что в передвинувшейся части бархана сверху находится слой сыпучего песка толщиной 30–40 см, а под ним простирается слой мощностью около метра, имеющий влажность порядка максимальной гигроскопичности (около 2% для этих песков). Ниже на глубине около 1.5 м снова слой сухого песка с влажностью около 1%, иногда сыпучего.

Вода в сыпучих песках образуется на месте за счет конденсации атмосферной влаги. Температура почвы днем, а следовательно и упругость водяного пара, тем выше, чем ближе слой к поверхности. Пар движется в направлении меньшего давления, вглубь почвы, где и происходит его конденсация при попадании в более холодные слои, когда достигается насыщение им почвенного воздуха¹. С «подповерхностным» слоем связаны корневые системы растений, растущих в пустынных условиях, в нем находят необходимую влагу и вся пустынная энтомофауна, на день зарывающаяся в песок.

Власов (1932) установил, что в пустыне в жаркий сухой период года при влажности воздуха 15%, в песке уже на глубине 8 см влажность воздуха близка к насыщению (98%), причем это относится даже к норам грызунов, микроклимат которых в пустыне благоприятен для таких влаголюбивых насекомых, как москиты (Петрищева, 1946).

Таким образом, в почвах самых сухих местностей на известной глубине воздух насыщен водяными парами, в них поддерживается режим, препятствующий высыханию находящихся в этом слое организмов. Даже в самых верхних горизонтах почвы влажность воздуха выше, чем на открытом воздухе — только при полном иссушении влажность воздуха в почве уравнивается с атмосферной.

УХОД В ПОЧВУ КАК ЗАЩИТА ОТ ВЫСЫХАНИЯ

В отношении угрозы гибели от высыхания, от потери воды организмы, обитающие в почве, находятся в более благоприятных условиях, чем живущие открыто. Благодаря меньшей потере влаги в почве в сравнении с открытой атмосферой многие открыто живущие насекомые с целью защиты от высыхания уходят в сухой период года или на сухое время дня в почву. Многие насекомые в зависимости от влажности атмосферного воздуха переходят к обитанию в почве или над ее уровнем.

Так, например, в 1934–1935 гг. мною был разобран комплекс корневых тлей, вредящих каучуконосным растениям в плантационных условиях на Украине (Гиляров, 1938). В этом комплексе наиболее важным вредителем оказалась тля *Xerophilaphis scorzonerae*. В отсутствие муравьев, принуждающих тлю селиться обязательно на корнях, эта тля

¹ Роде (1946) дает несколько иное объяснение возобновлению запаса воды в почве.

держится вблизи корневой шейки. Весь облик *X. scorzonerae* показывает, что она не типичная корневая тля, о чем свидетельствует прежде всего ее зеленоватая окраска. Настоящие корневые тли, в том числе и встречающиеся на корнях каучуконосов, аполлоциклические *Trifidaphis phaseoli* и *Trama troglodytes* — белые или желтоватые, лишенные пигментации. Оказалось, что при повышенной влажности, после сильных дождей, тли *X. scorzonerae* переходят на основания и нижнюю поверхность листьев, и даже на верхнюю сторону листьев в центральной части розетки. Простые эксперименты подтвердили обусловленность переходов тли на надземные части растения условиями влажности воздуха.

Болл (Ball, 1915) сделал сходные наблюдения над переходом к подземному образу жизни под влиянием сухости воздуха нимф некоторых Cercopidae и Membracidae, развивающихся в пенистых выделениях, защищающих их от высыхания и, может быть, от врагов. Распространены они преимущественно во влажных местностях, и лишь очень немногие виды (но представители почти всех родов) встречаются и в аридных местностях. Обычно в таких условиях их развитие протекает либо в начале лета, до наступления сухого периода, либо в горах, либо в особо влажных местах (*Clastoptera*). Болл обнаружил *Aphrophora permutata* в Колорадо на подземных частях Compositae, тогда как близкие виды — обитатели надземных частей растений. *Vanduzee vestita* (Membracidae) обитает колониями на *Amorpha canescens*. Во влажной долине Миссисипи это насекомое заселяет верхние части растения, а на сухих южных склонах Колорадо держится на подземных частях стебля и на корнях. Аналогично ведет себя и *Camphylenchia curvata*.

Поведение перечисленных Rhynchota, переход их к обитанию в почве при падении влажности воздуха показывает, что в пределах конкретного биотопа обитание в почве связано с меньшими потерями влаги, чем обитание на открытых субстратах. Переход к обитанию в почве путем вертикальной миграции по органам кормового растения (у тли *X. scorzonerae*) не связан с прекращением питания. В сухих местностях многие более влаголюбивые насекомые, питающиеся на поверхности почвы, проводят сухой период дня, зарывшись в почву, в неактивном состоянии, выходя на поверхность лишь в часы с более низкой температурой, когда влажность воздуха повышается, и меньше угроза гибели от высыхания.

Таково, например, поведение жуков июньского хруща (*Amphimallon solstitiale*), обусловленность поведения которого режимом влажности особенно резко проявляется в Средней Азии. В этих условиях распространение июньского хруща приурочено к берегам водоемов как естественных, так и особенно искусственных. В условиях орошаемого хозяйства этот хрущ концентрируется в основном по берегам магистральных арыков, в почве которых особенно много личинок июньского хруща. В период лета жуки весь день проводят в почве, в которую зарываются на 5–20 см (самки глубже, чем самцы), и только с наступлением сумерек жуки выходят на поверхность.

В условиях лесостепи на полевых землях (Полтавская обл.) песчаный медляк (*Opatrum sabulosum*) предохраняется от высыхания и перегрева, забираясь в жаркие часы дня под остатки сухих листьев, под стелящиеся по земле листья сорняков и тому подобные укрытия. В более сухих условиях крайнего юга степной полосы Украины (Скадовск) песчаный медляк закапывается в почву, так как названные укрытия недостаточно предохраняют от потери влаги. Наоборот, на влажных торфяниках Минска песчаный медляк, по наблюдениям на опытном поле Института болотного хозяйства, активен даже в часы наибольшей инсоляции.

Количество примеров, когда насекомые для предохранения от высыхания зарываются в почву, можно значительно умножить. Даже такие ксерофильные элементы на-

шей степной фауны, как жуки чернотелки рода *Blaps* (*B. lethifera* и *B. halophila*), как показали опыты Старка (1940), активны только в том случае, если относительная влажность приземного слоя воздуха порядка 80–100%. С падением же влажности ниже 50% жуки забираются под укрытия или зарываются в землю.

Благодаря малой потере влаги и слабой угрозе гибели от высыхания в почве, в ней протекают неподвижные, не принимающие пищи стадии большинства насекомых, не имеющих специальных приспособлений к защите от высыхания. Так, например, в почве развиваются яйца более примитивных представителей большинства групп наземных насекомых. В ней происходит развитие яиц всех групп аптеригот (*Protura*, *Collembola*, *Thysanura*). Среди *Hemimetabola* развитие яиц в почве характерно для *Grylloblattoidea*, *Orthoptera-Saltatoria*, *Dermaptera*, *Isoptera*, *Embiodoptera*, *Cicadidae* среди *Rhynchota*.

Среди *Holometabola* развитие в почве яиц характерно для *Mecoptera*, многих низших чешуекрылых (*Hepialidae*, некоторых *Pyralididae* и *Noctuidae*), большого количества жуков (наземных *Adephaga*, низших *Polyphaga*, низших представителей таких групп, как долгоносики, пластинчатоусые и т.п.), из двукрылых — наземных *Nematocera* и низших *Brachycera* — *Orthorrhapha*, для многих перепончатокрылых.

В почве яйца не только не высыхают, но у многих насекомых даже набухают, как это отмечалось Керенским (Керенский, 1930) для кузьки и Космачевским (1943) для ряда других пластинчатоусых (майский и июльский хрущи).

Отсутствие угрозы гибели от высыхания делает почву очень благоприятной средой для окукливания насекомых с полным превращением, особенно для имеющих незащищенную куколку — *pupa libera* (большинство жуков), а также для многих форм, имеющих покрытую куколку, но не делающих себе защитных коконов.

Окукливание в почве характерно для многих бабочек, даже принадлежащих к числу форм, гусеницы которых развиваются на наземных частях растений (*Noctuidae*, *Sphingidae*, а также представители многих семейств «*Microlepidoptera*»).

Окукливание в почве коррелирует с ночным или сумеречным образом жизни взрослой стадии, связанным с определенной гигрофильностью. Из бабочек, принадлежащих к старым группам «*Strepuscularia*» и «*Nocturna*», не в почве окукливаются только формы, окукливание которых происходит в других насыщенных влагой укрытиях, как, например, *Psychidae* (под чехликами из паутины с включениями различных растительных частиц), в коконах (*Bombycidae*) или в тканях растений, внутри которых обитала и питалась гусеница (*Sesiidae*, *Cossidae*).

Окукливаются в почве в большинстве случаев и личинки *Diptera-Nematocera*, в том числе и многие обитающие в личиночной стадии в воде (*Tipuloidea*).

Будучи извлеченными из почвы, куколки (особенно непокрытые) окукливающихся в ней насекомых быстро погибают; на этом основаны многочисленные рекомендации вспашек в период окукливания как приема уничтожения тех или иных окукливающихся в почве вредителей (сводку см. у Щеголева, 1938).

Приведенные примеры показывают, что многие наземные не обитающие в почве насекомые в критические с точки зрения угрозы от высыхания сезоны или часы суток уходят в почву; в почве же протекают стадии, на которых насекомое не может активно восполнить запасы влаги в организме.

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ К ВЫСЫХАНИЮ

Насыщенность воздуха почвы водяными парами позволяет ожидать у обитателей почвы отсутствия специальных, ярко выраженных приспособлений к защите от высыхания. Действительно, почвенные животные чувствительны к высыханию почти в такой же степени, как и водные организмы.

Мелкие почвенные энхитреиды, извлеченные из почвы и положенные в сухую открытую чашку Коха, погибают от высыхания при комнатной температуре через 10–15 минут. Гибель имеющих более крупные размеры дождевых червей в открытых плоских сосудах происходит уже по прошествии 12–24 часов, а при удалении ваткой застывающей на их поверхности слизи и скорее, через 4–5 часов, хотя многие из них способны терять очень много влаги, не утрачивая жизнеспособности. Так, например, *Allolobophora chloroticus* способна при высыхании потерять около 70% своего исходного веса, до 83% запаса влаги (Hall, 1922). Быстрая потеря влаги дождевыми червями отмечалась и в опытах Ментона и Рамзая (Manton and Ramsay, 1937), пропускавших над червем ток сухого воздуха со скоростью 7 м/сек, при 30 °С. За 15 минут убыль в весе при этих условиях достигала 18%. В таком же опыте с первичнотрахейным *Peripatopsis* эти авторы получили потерю 39% исходного веса. В комнатных условиях за 3.5 часа потеря в весе у *Peripatopsis* также достигла значительной величины — 33%.

Многоножки р. *Geophilus* из подмосковных почв погибают в открытых плоских сосудах при комнатной температуре через 2–3 часа. Гибель диплопод *Julus* при таких же условиях происходит через 12–15 часов. Шелфорд (Schelford, 1913) приводит результаты опытов с многоножкой *Fontaria* (являющейся одним из основных почвообразователей в лесах С. Америки), у которых гибель в сухом воздухе при влажности около 30% наступает через 30 часов. Очень быстро погибают на открытом воздухе и мокрицы. В сухой атмосфере гибель мокриц *Ligidium gracilis* происходит при 20 °С менее чем через 2 часа, а при 30 °С за 0.5 часа (Miller, 1938). Жуки *Pterostichus*, тесно связанные с почвой, погибают через 22 часа при содержании в атмосфере с относительной влажностью воздуха 30% (Shelford, 1913).

В короткий срок погибают от высыхания и обитающие в почве личинки Holometabola. Так, например, по наблюдениям 1934 г. на Устимовской опытной станции по каучуконосам, в инсектарии гибель обитающих в почве личинок жуков наступала через 2–5 (*Agriotes gurgistanus*, *A. sputator*, *Selatosomus latus*) — 24–96 (*Pentodon idiota*) часов (Гиляров, 1937). Скорость гибели от высыхания почвенных насекомых варьирует у разных видов в зависимости от размеров. Как правило, более крупные личинки выживают дольше, чем более мелкие. Это относится как к насекомым, принадлежащим к одному виду, так и к разным видам. Так, например, в условиях содержания в открытых больших сосудах при температуре в комнате 18–23 °С (влажность воздуха не контролировалась), гибель личинок пластинчатоусых наступала через разные сроки (табл. 5.4).

Более быстрая гибель от высыхания более мелких форм в группах со сходным строением тела позволяет предполагать, что потеря воды личинками происходит не только через трахейную систему, но и через всю поверхность тела.

Таблица 5.4. Зависимость выживаемости личинок пластинчатоусых жуков от величины

Название личинок и возраст	Длина в мм	Срок гибели 50% личинок (в часах)	Количество личинок в опыте
<i>Anisoplia segetum</i> (I г.)	10–13	4	6
<i>Anisoplia segetum</i> (II г.)	19–23	30	10
<i>Amphimallon solstitiale</i> (II г.)	18–22	24	6
<i>Amphimallon solstitiale</i> (III г.)	30–36	38	12
<i>Pentodon idiota</i> (IV г.)	44–52	96	6
<i>Oryctes nasicornis</i> (?)	68–74	132–144	2

Таблица 5.5. Значения влажности воздуха, оптимальные для выживания почвенных насекомых

Исследованные насекомые	Оптимальная относительная влажность воздуха в %	Температура	Автор
Почвенные обитатели			
Thysanura			
<i>Campodea staphylinus</i>	100	комнатная	Собств.
Collembola			
<i>Onychiurus armatus</i>	100	комнатная	Собств.
<i>Isotoma viridis</i>	100	25	Davies, 1928
<i>Tomocerus vulgaris</i>	100	25	» »
<i>Entomobrya multifasciata</i>	100	25	» »
<i>Dicyrtomina minuta</i>	100	25	» »
Coleoptera (личинки)			
<i>Harpalus</i> sp.	100	18–23	Собств.
<i>Amara</i> sp.	100	18–23	» »
Staphylinidae sp.	100	18–23	» »
<i>Agriotes</i> sp.	100	18–23	» »
<i>Corymbites tessellatus</i>	100	?	Subklew, 1934
<i>Aphodius</i> sp.	100	18–23	Собств.
<i>Serica brunnea</i>	100	?	Fidler, 1936
<i>Amphimallon solstitiale</i>	100	?	Fidler, 1936
Diptera (личинки)			
<i>Tipula paludosa</i>	100	18–23	Собств.
Обитатели сухого зерна			
Coleoptera			
<i>Callosobruchus chinensis</i>	76	30.4	Ludwig, 1945
<i>C. maculatus</i>	44	30.0	» »
<i>Tribolium confusum</i>	25	27	» »

Более точные исследования выживания почвенных личинок в насыщенной и ненасыщенной водяными парами атмосфере проводились преимущественно с личинками *Agriotes lineatus* и *A. obscurus*. Для опыта брались только личинки старшего возраста, не короче 18 мм. Проводился опыт в гигростатах с плотно закрывающимися крышками, на дне которых помещались перенасыщенные растворы солей, над поверхностью которых в замкнутых сосудах создается определенная, более или менее постоянная относительная влажность воздуха при тех колебаниях температуры в лаборатории, какие имели место в течение опыта (18–23 °C). Описание принципов устройства и действия этих простых гигростатов приводится у Кожанчикова (1937). Проволочники находились в половинках малых чашек Коха с небольшим количеством песка на дне (слой песка примерно равнялся толщине тела личинок), сверху затянутых прорывленной бронзовой сеткой. В каждой чашке помещалось по 10 личинок. Чашки с проволочниками устанавливались в гигростаты непосредственно над поверхностью увлажненной соли (пересыщенного раствора). В течение опыта проволочники ежедневно взвешивались. При гибели свыше 50% личинок в варианте, учет по варианту прекращался. Опыт продолжался в течение 10 дней при комнатной температуре (17–21°). Результаты показали, что скорость высыхания личинок зависит от степени насыщения воздуха, и в условиях дефицита влаги в воздухе личинки погибают, теряя почти весь запас влаги (по Subklew, 1934, общее содержание воды у личинок около

59%). Без учета веса опыты проводились и с личинками жужелиц *Harpalus* и *Amara*, а также с личинками стафилинид, с личинками *Aphodius* sp. и *Tipula paludosa*, а также с *Onychiurus* и *Campodea* из аптеригот.

При сопоставлении выживания почвенных насекомых при различных влажностях выяснилось, что оптимальные для них условия — 100% влажность воздуха. Данные об оптимальной для выживания почвенных насекомых влажности приводятся в табл. 5.5., в которую для сравнения включены и некоторые обитатели более сухих, чем почва, субстратов. Показано, что обитающие в почве насекомые приспособлены к обитанию в насыщенной влагой атмосфере.

Быстрота, с которой теряют воду почвенные насекомые в ненасыщенной влагой атмосфере, делает их чувствительными к дефициту влаги. На примере личинок *Agriotes* Лангенбух (Langenbuch, 1932) установил, что относительная влажность воздуха 92% уже для них губельна. Потери влаги взрослыми личинками в опытах этого автора за 1 час при относительной влажности 55% достигали 18.5% исходного веса, а при влажности 47–25.5%, причем последняя потеря для 80% личинок оказалась губельной.

Мелланби (Mellanby, 1934) считал, что потеря влаги насекомыми совершается практически только через трахейную систему; он проводил опыты над насекомыми, обитающими в очень сухих биотопах, имеющими наиболее ярко выраженные приспособления к защите от высыхания. В отношении насекомых, обитающих во влажных субстратах, это положение Мелланби, обычно распространяемое на всех насекомых, не подтверждается. Так, например, Дэвис (Davies, 1928) показал, что бестрахейные ногохвостки, например *Isotoma viridis*, погибают при относительной влажности воздуха ниже 30% через 30 минут, тогда как в насыщенной влагой атмосфере живут до 8 часов. Имеющие же развитые трахеи и дыхальцевый аппарат *Sminthurus viridis* сохраняют жизнеспособность даже в совсем сухой атмосфере в течение 5–10 часов. *I. viridis* является типичной подстилочной формой, обитающей в насыщенной влагой атмосфере, тогда как *S. viridis* — форма, переходящая к открытому образу жизни, часто встречающаяся на листьях, например люцерны, вредителем которой она является в Австралии.

Пример ногохвосток показывает значение трахейного дыхания как приспособления к защите от высыхания. Именно как приспособление к защите от потерь влаги при дыхании, параллельно с развитием водонепроницаемых покровов, рассматривается возникновение трахейной системы в филогенетических построениях Снодграсса (Snodgrass, 1938) и Ламера (Lamiere, 1922). Эти же данные показывают, что покровы почвенных насекомых могут быть проницаемыми для испарения воды. Быстро погибают от высыхания и водные личинки стрекоз, имеющие замкнутую трахейную систему. От быстрой потери влаги погибают и извлеченные из воды личинки плавунцов (Blunck, 1924).

Для опытов по изучению испарения воды через кутикулу удобны личинки долгоножек. Личинка *Tipula paludosa* с перевязанными задним концом, несущим дыхальца и анус, и передним, несущим ротовое отверстие, теряет влагу. При температуре 23.5° и относительной влажности воздуха 52–56% потеря веса личинки выразилась следующими величинами: вес в начале опыта — 820 мг (100%), через 1 час — 789 мг (96%), через 3 часа — 738 мг (91%), через 8 часов — 667 мг, 81%.

ПРОНИЦАЕМОСТЬ КУТИКУЛЫ ПОЧВЕННЫХ ЛИЧИНОК НАСЕКОМЫХ

Приведенные данные показывают, что у почвенных (и у водных) насекомых кутикула проницаема для воды, через нее происходит испарение. Интересно, что даже у обладающих наиболее плотными покровами почвенных личинок — у личинок шелкунов — кутикула проницаема для воды.

Первые наблюдения над проницаемостью кутикулы у личинок *Agriotes* были сделаны Лангенбухом, установившим, что эти личинки чувствительны к солям калия в почвенном растворе.

Работниками по прикладной энтомологии и ранее отмечалось некоторое положительное действие удобрения почвы каинитом на снижение вреда, наносимого проволочниками. При исследовании действия высоких доз каинита на личинок *Agriotes* было установлено, что из составных частей каинита наиболее сильное действие оказывает хлористый калий (Langenbuch, 1933). Соли натрия ($NaCl$) и магнезия ($MgSO_4$), содержащиеся в каините, по опытам Лангенбуха, значительно слабее действуют на проволочников, чем хлористый калий (Langenbuch, Subklew, 1934).

Продолжая эти опыты, Субклеву (Subklew, 1934)² предположил, что личинки *Agriotes* пойкилоосмотичны, что кутикула их проницаема для воды. Это положение он подтвердил опытами с личинками, у которых ротовое и анальное отверстия были заткнуты смесью воска с парафином, что исключало возможность заглатывания или выведения жидкости. Оказалось, что в гипотонических растворах личинки прибавляли в весе, в гипертонических — теряли, что указывает на проницаемость их кутикулы (изотоническим раствором для личинок *Agriotes*, по Субклеву, является 2%)³.

Субклеву отмечает также проницаемость кутикулы личинок *Agriotes* для лиотропных ионов, оказывающих при повышенных концентрациях отравляющее действие на личинок. При этом действие испытанных катионов располагалось в ряд $K^{1+} > NH_4^{1+} > Na^{1+} > Ca^{2+} > Mg^{2+}$, а из испытанных анионов наиболее резкое действие оказывал Cl^{1-} , а наименьшее — SO_4^{2-} ($Cl^{1-} > CO_3^{2-} > NO_3^{1-} > J^{1-} > Br^{1-} > SO_4^{2-}$). Субклеву считает, что стойкость личинок к солям зависит от высаливающей белки способности ионов, выражаемой рядами Гофмейстера. Однако нужно учесть, что в рядах Гофмейстера расположение катионов иное: $Na^{1+} > K^{1+} > NH_4^{1+} > Mg^{2+} > Ca^{2+}$. Установленный же Субклевым ряд оказался, по его же данным (1936), справедливым и для почвенных личинок пластинчатой *Melolontha*, что указывает на его широкую значимость для почвенных личинок насекомых. Чрезвычайно интересно то, что полученные Субклевым ряды отвечают рядам, получаемым при определении скорости проникновения ионов сквозь покровы водных пойкилоосмотичных животных (сопоставление, не проводившееся ни Субклевым, ни другими исследователями).

Так, например, по скорости обмена через покровы голотурии *Caudina chilensis* (Koizumi, 1932) катионы представляет ряд $K^{1+} > Na^{1+} > Ca^{2+} > Mg^{2+}$, а анионы — $Cl^{1-} > SO_4^{2-}$, т.е. в точности отвечающие рядам, полученным для личинок *Agriotes* и *Melolontha*. Зернов (1934) указывает этот же ряд для многих морских беспозвоночных. Шлипер (Schlieper, 1935) в своей сводке, посвященной вопросам осморегуляции, обсуждая результаты опытов Койзуми, также отмечает, что его лиотропный ряд известен по опытам с проницаемостью для многочисленных водных объектов.

Это показывает, что почвенные личинки насекомых по характеру проницаемости покровов имеют черты, общие с водными организмами.

Позже проницаемость для солей мышьяка кутикулы личинок шелкунов *Pheletes* была показана Вудвортом (Woodworth, 1938), пришедшим к выводу, что при применении против этих проволочников приманок, отравленных солями мышьяка, личинки не заглатывают отравленной приманки, отрывая попавшую в ротовую полость отраву. Отравление личинок в приманках, содержащих соли мышьяка, является след-

² На основании своих опытов 1934/35 г. я прихожу к такому же выводу о нецелесообразности отравленных кишечными ядами приманок в борьбе с проволочниками, исходя из других предпосылок (Гиляров, 1938).

³ Потеря веса личинок *Agriotes* в растворе сахарозы пропорциональна рF раствора.

ствием всасывания этих солей через покровы. В результате автор приходит к практически важным выводам о нецелесообразности применения отравленных приманок против проволочников⁴, что представляет интерес для общей физиологии насекомых.

Наиболее точные данные по проницаемости кутикулы личинок *Agriotes* для воды были получены Ивенсом (Evans, 1943), изучившим влияние различных концентраций раствора сахарозы на анестезированных личинок. Ивенс установил, что осмотическое давление гемолимфы этих личинок эквивалентно примерно 0.3 М сахарозы. Сосущая сила (pF) в таких растворах равна 0.6%, что соответствует дефициту относительной влажности 0.6%, т.е. относительной влажности воздуха около 99.4%. При относительных влажностях воздуха ниже этой величины личинки испаряют влагу, причем скорость испарения у проволочников, благодаря высокой проницаемости кутикулы, значительно выше, чем у ранее исследованных непочвенных насекомых⁵.

Высокая проницаемость кутикулы и чувствительность личинок щелкунов, обитающих в почве, к уже очень небольшим дефицитам влажности показывает, что мощное развитие кутикулы проволочников не может рассматриваться как приспособление к защите от высыхания.

Все приведенные материалы показывают, что обычная насыщенность почвенного воздуха водяными парами делает ненужным наличие высоко непроницаемых покровов; развитие покровов в направлении их утолщения и усиления хитинизации, рассчитанное на увеличение механической прочности, связанной с условиями движения этих личинок в почве (см. выше), не сопровождалось уменьшением их проницаемости.

Обитание в почве, как и обитание в солоноватой и даже в пресной воде, не требует обязательного наличия непроницаемых для воды покровов. Уигглсуортс (Wigglesworth, 1945) опубликовал данные своих исследований по проницаемости кутикулы для испарения у различных насекомых. По данным его определений обитатели почвы отличаются более высокой проницаемостью кутикулы, в сравнении с формами, обитающими открыто или в сухих субстратах. Это положение иллюстрируется табл. 5.6.

В качестве величины, характеризующей водопроницаемость, взята температура, при которой испарение в сухом воздухе равно 5 мг воды на 1 см² поверхности в течение часа. Чем ниже эта температура, тем проницаемость кутикулы выше.

Интересно, что еще ранее, исследуя удельную электропроводность гемолимфы некоторых из объектов, изученных Уигглсуортсом, Субклев нашел следующие величины (Subklew, 1934): *Agriotes* — 58×10^{-4} , *Euxoa segetum* — 61×10^{-4} , *Tipula* — 76×10^{-4} , *Tenebrio molitor* — 118×10^{-4} .

Сопоставляя данные обоих авторов, можно прийти к выводу, что концентрация гемолимфы почвенных насекомых тем ниже, чем выше проницаемость их покровов.

Устойчивость открыто живущих наземных насекомых против потери влаги определяется непроницаемостью кутикулы, самого ее наружного тонкого слоя толщиной около 1 м, так называемой эпикутикулы (Уигглсуортс, 1937). Эпикутикула содержит жирные кислоты и холестеринобразные вещества, почему может называться липоидной. На черном таракане наглядно выявляется значение эпикутикулы для предохранения насекомого от потери влаги за счет испарения. С повышением температуры интенсивность испарения влаги тараканом повышается. До 30 °С это повышение идет постепенно, при 30 °С интенсивность испарения резко скачкообразно возрастает. Это связано с изменением состояния липоидной оболочки, ее плавлением и разрывами.

Как показали исследования Бимента (Beament, 1945), у исследованных им насекомых имеется восковой слой, служащий защитой от испарения. Значение эпикути-

⁴ Открытые дыхальца характерны и для Onychophora.

Таблица 5.6. Зависимость проницаемости кутикулы для испарения от среды обитания личинок насекомых (по Wigglesworth, 1945)

Название насекомого	Среда обитания	Температура (в °С), при которой испарение в сухом воздухе равно 5 мг/1 см ² /час
Diptera		
Личинка <i>Bibio marci</i> (Bibionidae)	Почва	<5
Личинка <i>Tipula paludosa</i> (Tipulidae)	«	23.0
Lepidoptera		
Личинка <i>Euxoa segetum</i> (Noctuidae)	«	19.0
Coleoptera		
Личинка <i>Pterostichus madidus</i> (Carabidae)	«	<10
Личинка <i>Agriotes</i> sp. (Elateridae)	«	<10
Личинка <i>Aphodius fimetarius</i>	Почва (навоз)	15.5
(Scarabaeidae)	Почва	25.5
Личинка <i>Phyllopertha horticola</i>		
(Scarabaeidae)		
Lepidoptera		
Личинка <i>Pieris brassicae</i> (Pieridae)	Открыто	46.5
Личинка <i>P. rapae</i> (Pieridae)	на листьях	48.0
	крестоцветных	
Личинка <i>Ephestia kuehuella</i> (Pyralididae)	Зерно	57.5
Coleoptera		
Личинка <i>Tenebrio molitor</i> (Tenebrionidae)	Зерно	58.5
Hemiptera		
Нимфа <i>Rhodnius prolixus</i> (Triatomidae)		64.5
Hymenoptera		
Личинка <i>Nematus ribesii</i> (Tenthredinidae)		43.5

Примечание. Для ведущих более или менее открытый образ жизни имагинальных стадий перечисленных насекомых (в том числе и для развивающихся в почве) этот показатель колеблется в пределах от 40 до 54.

кулы иллюстрируется так называемым эффектом Цахера. Этим термином в практике прикладной энтомологии означает гибель мелких обитающих в сухом зерне амбарных вредителей от применения опыливания неядовитыми нейтральными порошками (мелом и т.п.) (Шороховы, 1938). Гибель эта происходит от высыхания за счет испарения через покровы, происходящего вследствие нарушения целостности липоидного слоя эпикутикулы. Уиггслуорс пытается доказать, что повышенная чувствительность к высыханию и проницаемость кутикулы у живущих в почве насекомых объясняется тем, что они, прокладывая в почве ходы, ранят свои покровы о твердые минеральные частицы.

Это положение он подтверждает тем, что, например, личинки *Agriotes*, слинявшие без контакта с почвой в пробирках с влажной ватой, при 30 °С испаряли около 2 мг воды через каждый см² поверхности в течение 1 часа, а личинки из почвы при таких же условиях — 13 мг. При 40 °С соответственные величины были 5 мг и 29.2 мг. Скорость испарения у различных взятых из почвы особей *Agriotes* была пропорциональна, по данным Уиггслуорса, количеству царапин на кутикуле, образовавшихся при продвижении личинок в почве.

Однако сопоставление данных о скорости потери воды личинками *Agriotes* с непопращенной кутикулой (слинявшими в вате) со скоростями, полученными для других насекомых, показывают, что все-таки и при этих условиях проницаемость кутикулы у личинок *Agriotes* выше.

Данные самого Уигтлуорса, показывают, что свести чувствительность к высыханию и проницаемость кутикулы только к чисто случайным, травматическим изменениям нельзя; налицо отсутствие адаптации к обитанию в сухой атмосфере у обитающих в почве личинок *Agriotes*.

Куколки жуков, окукливающихся в почве, очень чувствительны к высыханию, однако для них исключена возможность повреждения эпикутикулы, так как они находятся в особой изготовленной личинкой земляной колыбельке и часто покоятся на экзувии (например у *Carabus*). Довольно быстро теряют влагу, сморщиваются и высыхают при извлечении из почвы и корневые тли (*Forda*, *Trifidaphis*) несмотря на наличие воскового налета и неподвижный образ жизни, исключая возможность его повреждения при движениях в почве.

Отсутствие необходимости в развитых специальных приспособлениях к защите от высыхания находит свое выражение и в характере дыхалец почвенных насекомых. Дыхальца у развивающихся в почве личинок, даже если имеется замыкающий их аппарат, всегда сообщаются с внешней средой.

У почвенных личинок с развитым замыкательным аппаратом стигм, как, например, личинок майского хруща и других пластинчатоусых среди жуков (Boas, 1893) или у *Tipula* среди длинноусых двукрылых (Wardle, 1926), наряду с щелевидными замыкающимися отверстиями (у личинок майского хруща — вокруг центральной сильно хитинизированной части, так называемой буллы, у личинок *Tipula* — в центральной пробке) имеются ситовидные мелко пористые периферические пластинки. Через мелкие отверстия диффузия газов совершается с такой же скоростью, как и без перегородки, как это хорошо известно для устьиц листьев высших растений.

У личинок *Diptera-Cyclorhapha*, обитающих в почве (или в других влажных субстратах) замыкательный аппарат вообще отсутствует. Наконец, у трахейных форм почвенных *Collembola* дыхальца открыты, без замыкающего аппарата⁴.

Открытая трахейная система и проницаемость кутикулы почвенных насекомых для воды — показатели приспособленности к существованию только во влажной среде, в атмосфере с высоким содержанием паров воды.

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ К ЗАЩИТЕ ОТ ВЫСЫХАНИЯ ПОЧВЕННЫХ НАСЕКОМЫХ

При общем разборе условий увлажнения воздуха в почве уже указывалось, что воздух в почве обычно насыщен водяными парами, содержание которых падает лишь в поверхностных горизонтах в аридных условиях и в жаркие периоды года, при потере гигроскопической влаги.

Некоторое снижение давления паров воды в почвенном воздухе при уменьшении влажности почвы происходит и вследствие того, что при этом повышается концентрация солей в почвенном растворе. Имеет значение для некоторого снижения упругости водяного пара в почвенном воздухе и сорбционная способность глинистых частиц.

Во всяком случае, в верхних горизонтах почвы бывает, что влажность воздуха падает ниже критических для почвенных насекомых, например проволочников, величин (ниже 98–99%). Поэтому для находящихся в верхних горизонтах почвы почвенных насекомых иногда создается некоторая угроза гибели от высыхания.

Приспособления к защите от высыхания у насекомых очень разнообразны и условно могут быть сведены к следующим категориям: 1) морфологические приспособления; 2) физиологические приспособления; 3) экологические приспособления.

К морфологическим приспособлениям можно отнести структуру покровов, наличие непроницаемой эпикутикулы, уменьшающее испарение строение дыхательных органов.

К физиологическим — связывание воды в организме гидрофильными коллоидами, ведущее к уменьшению потери влаги, реабсорбцию влаги нижними отделами мальпигиевых сосудов, уменьшающую расход влаги, и т.д. К ним же следует отнести приспособления к возобновлению расходуемого запаса воды в организме. Возобновление запаса влаги может происходить за счет влаги, содержащейся в пище, в том числе иногда и гигроскопической (у *Tenebrio*), за счет воды, выделяющейся при метаболизме пищи и запасных питательных веществ, а также абсорбции воды из окружающей среды.

Наконец, к экологическим приспособлениям можно отнести все элементы поведения, обеспечивающего насекомым пребывание в условиях, наиболее благоприятных с точки зрения защиты от высыхания.

В условиях обитания в почве, в которой воздух на известной глубине насыщен водяными парами, экологические приспособления имеют наибольшее значение. Обитающие в почве чувствительные к высыханию подвижные животные при падении влажности воздуха в почве ниже оптимума всегда могут найти благоприятные для себя условия увлажнения, мигрируя в более глубокие влажные горизонты почвы. Такая вертикальная миграция вглубь является наиболее простым приспособлением к защите от высыхания почвенных животных. В сухих местностях, на сухой период лета вертикальные миграции вглубь совершаются многими почвенными животными. Общее распределение почвенных животных по горизонтам в сухие и влажные периоды отражает эти миграции. Раскопки, проводившиеся мною в различных почвенно-климатических условиях, дали следующие результаты (табл. 5.7)

Приведенные цифры показывают, что в сухой период года часть почвенных животных (хотя далеко не все) мигрирует в более глубокие слои почвы, уходя из верхнего слоя 0–10 см, в котором держится все население почвы во влажные периоды года.

Лабораторное исследование гигротаксиса личинок, обитающих в почве, и открыто живущих насекомых показало различие их реакций на влажность воздуха. За последние годы зоологами было проведено довольно много определений предпочитаемой влажности воздуха для различных насекомых — саранчи, комара, таракана, хрущака, причем при всех этих определениях оказалось, что испытанные насекомые избегают насыщенной влагой атмосферы.

С другой стороны, такие организмы, как мокрицы (*Porcellio*), экологически очень близкие к почвенным животным, обладающие слабой способностью противостоять высыханию, избегают сухого воздуха и собираются в пространстве, насыщенном водяными парами. Такое поведение имеет явно адаптивный к условиям существования характер для насекомых с несовершенными органами защиты от высыхания. Ярко выраженный положительный гигротропизм почвенных насекомых является экологическим приспособлением, компенсирующим проницаемость покровов в условиях обитания в почве.

В 1943 г. Лисом (Lees, 1943) были опубликованы данные опытов по выбору влажности воздуха проволочниками *Agriotes*. Сконструированные Лисом несложные, удобные для опыта альтернативные камеры, построенные по принципу гигростатов с солями, позволяют сравнивать попарно различные степени насыщения воздуха парами воды. Показано, что личинки шелкоунов выбирают самую высокую влажность воздуха, предпочитая 100% RH любым другим. Проволочники заметно реагируют на разность относительной влажности воздуха в 0.5% RH, причем особенно четко выражена реакция при влажностях, близких к насыщению, т.е. при величинах, обычных в естественной обстановке. Лис установил, что органами, воспринимающими различия влажности воздуха, являются антенны, ниже-челюстные и ниже-губные щупики, что было им доказано опытами с ампутацией. Рецепторы влажности функционируют у личинок *Agriotes* по принципу эвапориметров, а не гигрометров, поэтому

Таблица 5.7. Вертикальное распределение почвенных насекомых

Глубина (см)	Устимовка, Полтавской обл., 1935 г., пахотная черноземная почва		сезоны		к-во насекомых	% от общ. числа	к-во насекомых	% от общ. числа
	к-во насекомых	% от общ. числа	влажный (3-5/V)	сухой (25/VII)				
0-10	92	77.9	28	29.8	112		69.1	
10-20	23	19.5	36	38.3	34		21.0	
20-30	2	1.9	16	17.0	-		-	
30-40	-	-	14	14.9	9		5.5	
40-50	1	0.9	-	-	3		1.9	
50-60	-	-	-	-	4		2.5	
Итого:	118	100	94	100	162		100	
Михнево, Московской обл., 1940 г., серая лесная почва на лужайке леса								
сезоны								
	влажный (21/VI)		сухой (5/VIII)					
0-12	502	77.4	37.0	42.0				
12-25	145	22.3	462.0	52.4				
25-40	2	0.3	50.0	5.6				
Кара-Алма Джалабадской обл. 1945 г. бурозем, орехово-плодовый лес								
	влажный (12/VII)		сухой (2/VIII)					
0-10	208 *	75.6 *	79.0	44.0				
10-20			35.0	19.5				
20-30	62**	22.5**	31.0	17.3				
30-40			25.0	14.0				
40-50	5***	2.9***	8.0	4.7				
50-60			1.0	0.5				
Итого	275	100	179	100				

* в слое 0-20 см; ** в слое 20-40 см; *** в слое 40-60 см

интенсивность реакции должна быть пропорциональна дефициту влажности, что и отражается на поведении личинок.

ГЛУБИНЫ ЛЕТНИХ МИГРАЦИЙ ПОЧВЕННЫХ НАСЕКОМЫХ В ЗОНАЛЬНОМ РАЗРЕЗЕ

Характерной реакцией большинства почвенных беспозвоночных, в том числе и личинок шелкунов, на дефицит влажности в верхних горизонтах, является миграция в более глубокие слои, воздух в которых насыщен водяными парами. Вертикальная миграция вглубь обычно является достаточно надежным приспособлением к защите от высыхания.

В верхних горизонтах почвы временный дефицит влажности почвенного воздуха, даже в периоды высокого увлажнения, возникает при прогреве почвы; при повышении температуры насыщение воздуха водяными парами происходит за счет испарения как почвой, так и находящимися в ней организмами.

Миграция в горизонты почвы с малой амплитудой колебания суточных температур обеспечивает чувствительным к высыханию почвенным животным постоянное нахождение в атмосфере, близкой к насыщению водяными парами.

Глубина, на которую уходят обитающие в почве насекомые на сухой период лета, варьирует в зависимости от местности и характера почвы. Так, например, в Средней Азии личинки богарного шелкуна (*Pleonomus tereticollis*), несмотря на свое распространение в сухой зоне и приуроченность в ее пределах к ксерофитным стадиям, к сухим богарным землям, очень чувствительны к дефициту влаги в окружающем их воздухе, и, будучи извлечены из почвы, в короткий срок погибают.

По своей фенологии личинки богарного шелкуна являются как бы эфемероидами. Только весной, когда верхний слой почвы влажен и пышно развивается эфемерная и эфемероидная растительность, личинки поднимаются в верхние горизонты почвы, где активно питаются подземными частями различных растений (конец февраля–май). При высыхании верхних горизонтов почвы и выгорании растительности эти личинки мигрируют в более глубокие горизонты почвы, на глубину до 2 м, где нет резких колебаний температуры, и относительная влажность воздуха не ниже 100%. На этой глубине личинки передвигаются мало и, по-видимому, не питаются, существуя за счет веществ, накопленных в период активного питания. Вскрытия личинок, собранных на полях, показали, что у всех полость тела переполнена чрезвычайно мощно развитыми лопастями жирового тела. На такую же глубину в этой зоне в период засухи уходят и многие другие почвенные насекомые, например личинки усача *Prionus turkestanicus*.

Таким образом, вертикальные миграции являются приспособлением к пребыванию в насыщенной водяными парами среде даже в аридных условиях.

В степной зоне (окрестности Скадовска), по моим наблюдениям в 1931 г., на обрабатываемых землях почвенные насекомые глубже 40–50 см не спускались и в сухое время года (личинки *Melanotus*, *Agriotes gurgistanus* и др., лич. *Anisoplia*)⁵.

В черноземах южной лесостепи (Полтавская обл.), по наблюдениям 1934–1935 гг., даже в условиях сильной засухи, личинки шелкунов глубже 30 см не мигрировали (*Agriotes gurgistanus*, *A. sputator*). В лесной зоне на серых лесных почвах и подзолах почвенные насекомые держатся в течение всего вегетационного периода преимущественно в пределах горизонта A_1 и даже в самое сухое время года не уходят глубже 15–20 см. На торфяниках в Белоруссии, по-видимому, вообще не происходит летней миграции почвенных насекомых вглубь почвы глубже 10 см.

⁵ В близких условиях Великого Анадола Высоцкий (1899) отмечал наличие ходов земляных червей *Dendrobaena mariupolienis* на глубине до 8 м (!).

Все эти данные относятся преимущественно к обрабатываемым землям, занятым пропашными культурами (каучуконосы. На необрабатываемых землях глубина миграции значительно меньше, так как почва сильнее иссушается. Такая же связь между глубиной летних миграций и условиями увлажнения известна и для других чувствительных к высыханию почвенных беспозвоночных. Например, в Средней Азии дождевые черви в летний период уходят на глубину нескольких метров (Димо, 1938), а на Рионской низменности они не встречаются глубже 10–20 см (Кобахидзе, 1941). У дождевых червей летняя миграция вглубь почвы сопровождается прекращением активности. Уйдя вглубь почвы, червь свертывается в клубок, опорожняет свой кишечник, цементируя своими экскрементами стенки полости, в которой находится, и сухой период года проводит в неподвижном состоянии.

Интересно, что миграция вглубь и прекращение активности наблюдаются и в условиях, в которых угрозы от высыхания нет. Так, например, в 1945 г. в Ферганском хребте в орехово-плодовых лесах, в сухой их разности (яблонево-кленовой), в июле–августе свернувшиеся в клубки черви р. *Eophila* находились на глубине 40–60 см, а отдельные особи — на глубине до 110 см.

По берегам очень влажного и тенистого сая (ручей в ущелье) в условиях, в которых активны были даже амфибионтные изоподы, в местах, где на глубине около 20 см в пробах выступала вода, найденные черви *Eophila* были свернуты в клубки на глубине около 10 см. По-видимому, у дождевых червей *Eophila* миграция вглубь и прекращение активности на сухой период года закреплены определенным наследственным ритмом, и только глубина миграции определяется внешними условиями. Свертывание червей в клубки на глубине 30–50 см в летние месяцы наблюдалось мною и в Московской обл. в условиях достаточного увлажнения.

ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ В СУХОЕ ВРЕМЯ ГОДА И ГЕОТАКСИС

В аридных условиях, где неблагоприятные условия увлажнения верхних горизонтов почвы наступают ежегодно в определенные периоды, вертикальные миграции почвенных насекомых приобретают характер наследственно закрепленного сезонного ритма и не могут быть сняты изменением условий увлажнения.

На поливных землях Средней Азии резко изменяется режим влажности почвы, допускающий существование в ней таких гигрофильных видов, как проволочники *Agriotes* и личинки июньского хруща, и пребывание их в течение всего вегетационного периода в верхнем 20-см слое. Тем не менее личинки *Pleonomus*, обитающие на сухих богарных землях, и на поливных землях мигрируют в начале июня вглубь. В горизонтах, куда мигрируют личинки *Pleonomus*, на поливных землях создаются неблагоприятные условия аэрации, что и является одной из основных причин быстрого снижения численности *Pleonomus* после орошения.

Миграции почвенных насекомых вглубь почвы как приспособление к защите от высыхания, наблюдаются и при увлажнении верхнего горизонта почвы до уровня значительно выше максимальной гигроскопичности. При этом воздух в почве должен быть насыщен водяными парами. Но это строго справедливо только для постоянной температуры; при быстром повышении температуры в верхних горизонтах почвы и при увлажнении, близком к насыщению, может временно возникать дефицит влажности почвенного воздуха.

Миграция вглубь почвы, в горизонты с незначительными колебаниями температуры и постоянной насыщенностью водяными парами почвенного воздуха снижает угрозу гибели от высыхания, но в других отношениях создает для почвенных беспозвоночных менее благоприятные условия, в отношении питания. Дождевые черви и проволочники *Pleonomus* могут служить примерами такого случая.

Миграции вглубь при подсыхании верхних горизонтов почвы являются наиболее примитивным приспособлением к защите от высыхания, характерным для всех низших обитателей почвы. Мигрируя вниз, избегают высыхания почвенные нематоды, олигохеты, многоножки (*Diplopoda*, *Symphyla*, геофилиды), почвенные клещи и низшие насекомые.

На ярко выраженном положительном гигротаксисе и коррелирующем с ним положительном геотаксисе основаны методы «автоматического» извлечения из почвы мелких беспозвоночных, предложенные Берлезе и развитые Тульгреном и другими исследователями почвенной фауны (Гиляров, 1941).

Для большинства почвенных насекомых при снижении влажности почвы ниже их оптимума характерно движение вглубь. Положительная геотактическая реакция проявляется даже в тех случаях, когда подсушивание ведется снизу, особенно если оно идет более или менее быстро. На этом основано действие эклектора Берлезе, в котором помещенная на сито проба почвы или подстилки нагревалась и подсушивалась от керосиновой лампы снизу. Тем не менее, и в приборе Берлезе мелкие животные при подсушивании пробы почвы, передвигаясь вниз, проваливаются сквозь ячейки сита и по стенкам подставленной под него воронки скатываются в сосуд с фиксирующей жидкостью.

В новых модификациях прибора Берлезе источник нагревания помещается не под, а над образцом почвы, причем это вызывается не тем, что подсушивание почвы снизу ведет к движению мелких животных вверх, а лишь тем, что, мигрируя вниз из более верхних слоев, мелкие животные попадают в уже иссушенные горизонты и погибают, не успев пробраться сквозь сухой слой почвы.

Самый принцип извлечения из почвы мелких членистоногих показывает, что в условиях дефицита влажности в почве основным раздражителем, определяющим направление движения, является положительный геотаксис. Роль геотаксиса как фактора вертикальной миграции почвенных личинок в зависимости от влажности почвы хорошо выявляется в результате следующих опытов: при помещении личинок *Agriotes sputator*, *Agriotes gurgistanus*, *Pentodon idiota*, *Anisoplia austriaca*, *Amphimallon solstitialis* и *Omophlus proteus* в сосуды с воздушно-сухой равномерно перемешанной почвой они неизменно мигрируют вниз. В сухой почве при дефиците влажности и при отсутствии вертикального градиента влажности почвенные личинки мигрируют вниз. При наличии же вертикального градиента влажности большинство почвенных личинок насекомых мигрирует в слой с высокой влажностью почвы (Принц, Бобинская, 1936).

Опыты по выяснению предпочитаемой влажности почвы были проведены Кемпбелом (Campbell, 1937) с личинками шелкуна *Limonius californicus*. Опыты проводились в разборных цилиндрах из шести секций, каждая из которых наполнялась супесчаной почвой определенной влажности, благодаря чему в трубке устанавливался определенный градиент влажности почвы. При градиенте влажности в цилиндрах 4–8–12–16–20–24% и вертикальном их положении (наиболее сухой слой наверху) из пущенных в верхний слой 140 проволочников 81.8% ушли вглубь, в слой с влажностью выше 12%. При таком же положении цилиндров с равномерно увлажненной почвой (12–15%), служивших контролем, на соответствующую глубину ушло лишь 34.8% личинок. В цилиндрах, в которых наиболее сухая почва (4%) находилась посередине, а сверху и снизу влажность повышалась до 16% (оптимум) при помещении личинок в сухую почву (в центре сухого слоя) в более влажные горизонты вверх мигрировало 5.1% личинок, а вниз — 85.5%. На основании целого ряда подобных опытов Кемпбел приходит к выводу, что, чем суше почва, тем интенсивнее движение проволочников в более влажные горизонты, причем направление этого движения регулируется силой тяжести.

Лис, применяя альтернативные камеры, в которых проволочникам предоставлялся выбор между двумя вариантами влажности почвы, пришел к выводу, что передвижение проволочников из сухой почвы (10% от полной влагоемкости) во влажную (65%) совершается независимо от того, располагается увлажненный слой ниже сухого или в одной с ним плоскости. Варианта, в котором бы влажный горизонт был выше, в опытах Лиса не было, что обесценивает это его заключение. Лис показал, что движение проволочников в сухой почве происходит очень активно, а с повышением влажности и, особенно при контакте с водой, у них наступает акинезис. Лис считает, что именно этой различной активностью при разных влажностях объясняется тот факт, что при возможности выбора проволочники оказываются в более увлажненных слоях почвы.

Точка зрения Лиса не может объяснить активных вертикальных миграций личинок шелкунов (и других обитателей почвы) вверх после сильных дождей или весной, когда почва оказывается насыщенной влагой. Акинезис (оцепенение) наступает, по-видимому во влажной почве при отсутствии градиента температуры и аэрации. При наличии же таких градиентов и во влажной почве происходит передвижение личинок. Однако интенсивность движения в сухой почве значительно выше.

Влияние геотаксиса на гигротактическое движение личинок иллюстрируется данными следующего простого опыта. В ящик насыпали слой воздушно-сухой почвы толщиной 10 см, которая разравнивалась, но не утрамбовывалась, после чего на поверхность этой почвы выбрасывалось 20 личинок *Agriotes*, которые немедленно засыпались 10-см слоем той же почвы (суглинистый подзол), но увлажненной до 20% от воздушно-сухого веса. В другом варианте опыта распределение слоев было обратным. Через сутки в нижнем увлажненном слое найдено 100% проволочников, в верхнем увлажненном слое — 73.5%, и в сухом нижнем слое — 26.5%. В первом варианте погибло 4, во втором — 6 личинок, не учитывавшихся при вычислении процентов.

Миграция вглубь почвы, в горизонты, насыщенные водяными парами, разобранная мною преимущественно на примере личинок *Agriotes*, является одним из наиболее простых приспособлений к защите от высыхания.

Следует учесть, что потеря влаги за счет испарения происходит у пойкилотермных животных даже в насыщенной водяными парами атмосфере (Ludwig, 1945). Поэтому становится понятным, что почвенные насекомые, и в частности проволочники, мигрируют не только в слои почвы с влажностью, при которой воздух насыщен водяными парами, но выбирают более увлажненные горизонты, в которых не только минимальна трата воды, но возможно и восполнение ее запаса. Этим объясняется, что миграции в глубокие горизонты почвы в сухой период года выражены четче у сапрофагов, чем у фитофагов (Гиляров, 1947).

НАСЫЩЕНИЕ ПОЛОСТИ ВОКРУГ ТЕЛА ИСПАРЕНИЯМИ НАСЕКОМОГО

Исследуя поведение личинок *Phyllopertha horticola* и *Melolontha*, Риттерхауз (Ritterhaus, 1927) и Швердтфегер (Schwerdtfeger, 1939) установили, что, передвигаясь в рыхлой почве, личинки расширяют полость вокруг своего тела и уплотняют ее стенки.

Выше способ передвижения С-образных личинок — приспособление к движению именно в рыхлой почве, и уплотнение стенок имеет значение, как приспособление для создания вокруг своего тела камеры, воздух в которой насыщен водяными парами.

Показано, что даже в сухой почве относительная влажность воздуха в полости вокруг тела личинки темного хруща порядка 100% (Fidler, 1936). Воздух в полости насыщается испарениями тела самой личинки, если почва вокруг сухая; диффузия паров воды замедляется благодаря плотным стенкам «пещерки». Характерную особенность личинок хрущей — строить себе «пещерки» отметил и Космачевский (1943), изучавший эко-

логию майского и некоторых среднеазиатских хрушей.

Сооружение земляной колыбельки характерно для очень многих групп Holometabola, личинки которых развиваются в надземном ярусе и уходят в почву для окукливания. Значение земляной колыбельки как приспособления к защите от высыхания хорошо иллюстрируется на примере окукливающихся в почве личинок одуванчикового долгоносика *Ceuthorrhynchus punctiger*. Эта личинка развивается внутри цветочной корзинки одуванчиков и ко времени созревания семян и раскрытия корзинки успевает достигнуть своих окончательных размеров, выпадает из корзинки и зарывается в землю, где и окукливается на небольшой глубине (4–5 см). Специальные опыты показали, что фактором, вызывающим реакцию выпадения личинки из корзинки, является связанное с ее раскрытием снижение относительной влажности воздуха, неблагоприятное для этих личинок. Таким образом, стадия куколки (и предшествующий ей препупальный период) протекает у личинок долгоносика в верхнем горизонте почвы, в котором возможно падение влажности воздуха ниже 100%. Личинки избегают гибели от высыхания благодаря сооружению плотной земляной колыбельки, стенки которой скрепляются выделениями и экскрементами и уплотняются вращательными движениями.

В 1941 г. в Михневе, при массовом размножении этого долгоносика на одуванчике, был поставлен следующий опыт⁶. Выросшие, готовые к окукливанию в почве личинки одуванчикового долгоносика были выпущены в кристаллизаторы с небольшим слоем просеянной земли (суглинка или песка). С учетом длительности препупального периода через 2 недели из просеянной земли были извлечены земляные колыбельки долгоносика, выделяющиеся на фоне просеянной почвы, как более крупные комки, представляющие собой прочные структурные отдельности. Эти колыбельки с куколками (или препупами) были помещены в инсектарии в различные условия (в открытых чашках и присыпанной землей). Во всех вариантах опыта они содержались в затененной части, защищенной от прямых солнечных лучей. Во многих случаях куколки в момент проверки успели закончить свое развитие и превратились в жуков. При вскрытии колыбельки и помещении куколки в условия, препятствующие потере влаги, удавалось поддерживать нормальное развитие насекомого. Колыбельки, изготовленные из песка, по-видимому более проницаемы для паров воды, чем колыбельки, сооруженные из суглинистой почвы. Таким образом, изготовление плотной земляной колыбельки является приспособлением к защите от высыхания, которую можно рассматривать как основную функцию колыбельки. Кроме того, плотная колыбелька служит и приспособлением к защите от хищников, обитающих в почве.

Атмосфера внутри колыбельки или кокона, как и в камере личинки пластинчатого, насыщается парами воды, испаряемой куколкой, благодаря чему снижается дальнейшая потеря влаги.

Людвиг и Андерсон показали, что при воспитании извлеченных из коконов куколок *Tropaea luna* (Saturniidae) вес бабочек падает соответственно снижению влажности воздуха (Ludwig and Anderson, 1942) (табл. 5.8).

Пропорционально потере веса куколки сокращалось и количество откладываемых бабочкой яиц, причем немного снижался средний вес каждого яйца, но содержание воды в яйцах, откладываемых бабочками, выведенными при различных влажностях воздуха, не изменялось. Это может служить косвенным показателем того, что в условиях дефицита влажности расход влаги куколкой при высыхании частично покрывается за счет метаболической влаги, получаемой при использовании запасных питательных веществ, в первую очередь жира, нормально используемых развивающимися яйцами.

⁶ В проведении опыта мне помогали студенты-практиканты Ю.А. Писарев и З.В. Чадаева.

Таблица 5.8. Изменения веса куколок *Tropaea luna* при разной влажности воздуха (по Ludwig and Anderson, 1942)

Относительная влажность воздуха (%)	Вес куколки в % от исходного веса	Среднее число яиц в кладке
100	95.4	187
74	86.6	171
56	82.6	123
27	72.8	88
0	70.6	42

Земляные колыбельки разной степени совершенства характерны для большинства Holometabola, окукливающихся в поверхностных горизонтах почвы. Экологически равнозначны таким колыбелькам различные наземные коконы.

Между окукливанием в почве без сооружения коконов и сооружением коконов на открытом воздухе можно проследить все экологические ступени перехода. Так, например, у бабочек стадия куколки протекает либо довольно глубоко в почве (Sphingidae, Noctuidae), либо в поверхностном ее горизонте, но тогда обычно в тщательно сделанном, высланном паутинкой чехлике (*Loxostege*, *Crambus*, *Bradyrhoa*), либо, наконец, в чехлике, находящемся на поверхности почвы, гигроскопичном и конденсирующем влагу росы (многие Psychidae) и в плотных замкнутых коконах, лишенных непосредственного контакта с почвой (Bombycidae, Saturniidae). И лишь у *Rhopalocera* куколки находятся в незащищенных от солнца, от высыхания местах.

Можно констатировать общую корреляцию между способностью противостоять высыханию у куколок и взрослых Lepidoptera. Окукливающиеся в почве формы во взрослой стадии ведут ночной или сумеречный образ жизни. То же относится и к коконопрядам. Дневные *Rhopalocera* окукливаются открыто.

В пределах семейства Noctuidae (как правило, ночные окукливающиеся в почве формы) *Plusia gamma* является одним из исключений — летает днем. Первое поколение этой совки окукливается не в почве, а на ее поверхности (Щеголев и др., 1938).

Кеннеди (Kennedy, 1928) пыталась установить соответствие между энергией метаболизма насекомых и интенсивностью энергии среды, отмечая, что более активные современные формы обитают в более жарких странах, в более сухих местообитаниях и активны на свету днем. Обитание в почве коррелирует с более низкой интенсивностью метаболизма, о чем косвенно может свидетельствовать и длительность развития многих обитающих в почве насекомых (личинки щелкунов до 9 лет, хрущей до 5 лет, нимфы некоторых цикад до 17 лет).

На примере куколок бабочек мы сталкиваемся с переходами от тех случаев, когда насекомое создает себе замедляющую высыхание окружающую атмосферу (за счет насыщения парами полости кокона) к компенсации расхода влаги за счет повышения интенсивности метаболизма.

Если первый из таких случаев можно рассматривать как эколого-физиологическое приспособление (например, у *Tropaea luna*), то второй (например, у *Vanessa*) является примером физиологического приспособления.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ К ЗАЩИТЕ ОТ ВЫСЫХАНИЯ

Бэкстон (Buxton, 1932) выделяет две категории физиологических приспособлений к получению влаги: а) абсорбцией из воздуха, б) использованием метаболической влаги. Оба приспособления имеют место у личинок *Tenebrio*.

Абсорбция влаги из воздуха зарегистрирована лишь для немногих организмов: для колорадского картофельного жука (*Leptinotarsa decemlineata*), для кузнечика *Chortophaga viridifasciata*, для *Tenebrio molitor* (Buxton, 1932).

Голодающие личинки *Tenebrio*, по Бэкстону, прибавляют в весе при относительной влажности воздуха выше 90% при температуре 30 °С, причем повышается содержание воды в организме. Механизм гигроскопичности *Tenebrio* не установлен; Бэкстон считает, что прибавку в весе нельзя относить за счет оксидации жиров, так как содержание жира у личинки составляет всего 15%.

Обитание в почве позволяет абсорбировать воду не только из воздуха, но и из почвы. Благодаря проницаемости кутикулы почвенных насекомых, этот способ возобновления запаса влаги в организме в периоды высокого увлажнения имеет большое значение и требует наличия развитого механизма для выведения избытка влаги из организма. Этим, повидимому, объясняется то, что у почвенных насекомых, как и у водных, мальпигиевы сосуды длинные и развитые. Длинные, многократно изгибающиеся мальпигиевы сосуды характерны для личинок шелкоунов, пластинчатоусых и типулид.

Антон (Anhton, 1910) установил, что у личинок типулид *Stenophora* выделительную функцию несет и задняя кишка. Интересно, что и у индийских дождевых червей кишечник в условиях переувлажнения принимает на себя функции выделительных органов (Bahl, 1945).

Одной из функций мальпигиевых сосудов у насекомых является реабсорбция воды, приводящая к уменьшению ее расхода. Штаммер (Stammer, 1935), исследовавший строение и функцию выделительной системы у ряда жуков, пришел к выводу, что у некоторых личинок жуков эта функция мальпигиевых сосудов отсутствует. Анализируя группы, в которых эта функция, по Штаммеру, не имеет места, интересно отметить, что это личинки развивающиеся либо в воде (*Dytiscidae*, *Hydrophilidae* и т.д.), либо в почве (*Sarabidae*, *Staphylinidae*, *Lamellicornia*, «*Palpicornia*»). Это также косвенно показывает, что обитание в почве по высокой обеспеченности водой приближается к условиям водного существования.

Космачевский (1943) показал, что отложенные в почву яйца пластинчатоусых набухают, подчеркивая, что набухание яиц хрущей происходит только при контакте с почвой, влажность которой выше двойной максимальной гигроскопичности. Без контакта с влагой, даже в насыщенной парами атмосфере, набухание и развитие яиц хрущей не происходит, т.е. экология развития яиц хрущей очень напоминает экологию прорастания семян в почве.

Восстановление расходуемой организмом влаги у многих насекомых частично возможно и за счет использования воды, образующейся в результате метаболизма. Наиболее четко это было показано Бэкстоном для личинок *Tenebrio*, которые при содержании в сухой атмосфере без пищи теряли в весе, сохраняя долгое время постоянное процентное содержание воды. В условиях дефицита влаги у стадий, не принимающих пищу (куколка), или в условиях, исключающих возможность приема влажной пищи, образование воды в организме происходит при использовании питательных веществ, в первую очередь накопленных в жировом теле, используемом нормально на образование половых продуктов.

Покрытие расхода воды куколками открыто окукливающихся бабочек *Rhopaloscega* за счет окисления запасных питательных веществ отмечалось еще в середине прошлого века Блазиусом (Blasius, 1866). Этот автор нашел, что у куколок *Vanessa* в период их развития процентное содержание воды не только не падает, но даже повышается, тогда как общий вес падает почти вдвое, что и дало ему основание для такого заключения.

Приведенные выше данные опытов с куколками сатурнид показывают, что развитие куколок происходит даже в условиях полного дефицита влажности. Это косвенно доказывает, что коконы, даже такие плотные, как у сатурнид, не представляют абсолютной защиты от высыхания (окукливающиеся в почве формы при воспитании куколок в открытой атмосфере обычно погибают). Все же находящийся у поверхности почвы кокон *T. luna* чрезвычайно гигроскопичен, впитывает в этих условиях много влаги и его основное значение — предохранение куколки от потери влаги.

Для почвенных и окукливающихся в почве насекомых жировой метаболизм, связанный с образованием большого количества влаги (в условиях ее дефицита), имеет особенное значение и в условиях дефицита кислорода, так как только жировой метаболизм обеспечивает внутреннюю мобилизацию кислорода. В коконах же и куколочных колыбельках создаются обычно условия дефицита кислорода.

* * *

Морфологических приспособлений к защите от высыхания у почвенных насекомых, как правило, не наблюдается.

Для очень многих личинок, как уже указывалось, характерны прозрачные бесцветные тонкие покровы (личинки долгоносиков, усачей, пластинчатоусых, грибных комариков и т.п.) и высокая проницаемость покровов. То же можно сказать и о низших насекомых (например *Onychiurus*, *Campodea*, *Japyx* и т.д.), обитающих в почве. Характерна отмечавшаяся выше проницаемость покровов для испарения у форм с механически очень плотным и прочным хитиновым панцирем (личинки Elateridae, личинки *Tipula*).

Возможность нахождения в почве условий, исключающих угрозу высыхания, приводит часто к редукции защитных от высыхания образований у форм, переходящих от открытого к почвенному образу жизни. Примером могут служить слизни и другие Gastropoda.

У большинства жуков надкрылья имеют функцию не только механической защиты, но и защиты от высыхания. В полость под надкрыльями открываются дыхальца, часть брюшка, прикрытая надкрыльями, бывает обычно мягкой, прозрачной, слабо хитинизированной. У обитателей сухих местностей, при редукции крыльев происходит срастание надкрылий, образующих сплошной покров над брюшком (например у чернотелок *Pimelia*). У жуков-стафилинид редукция надкрылий несомненно связана с приуроченностью жуков этого семейства к обеспеченным влагой местообитаниям. В частности, стафилиниды обычно тесно связаны с почвой. Особенно резко связь с почвой проявляется у стафилинид, обитающих в более сухих районах.

Непроницаемые плотные покровы у личинок, например у Tenebrionidae, развиваются у форм, обитающих в самом поверхностном слое или переходящих к открытому образу жизни. В частности, для таких выходящих на поверхность почвы личинок чернотелок характерна более интенсивная склеротизация и защитная пигментация покровов; спинная поверхность у них бывает более темной, чем брюшная (например, у личинок *Opatrum sabulosum* спинная сторона темносерая, а брюшная светлая, тогда как почвенные личинки *Blaps* равномерно пигментированы сверху, и снизу).

Анализ режима влажности в почве показывает всю условность применения термина «ксерофил» к почвенным насекомым. Почвенные насекомые, даже обитающие в типично ксерофитных условиях, находят или создают вокруг себя атмосферу, насыщенную водяными парами, исключающую гибель от высыхания.

Особенности условий увлажнения в непосредственных местообитаниях почвенных насекомых показывают, что для экологической характеристики вида важно знать

не только климатические условия его ареала и микроклимат его стадий, но и условия, создающиеся в местах непосредственного контакта организма со средой.

Способ оценки влажности почвы по процентному содержанию влаги (абсолютная влажность) или в процентном выражении от полной влагоемкости, применяемый почвоведом и агрономами, совершенно недостаточен для характеристики условий существования животных в почве, необходимой при экологических работах. Установление условий насыщения воздуха в почве влагой требует знания целого ряда констант, меняющихся в зависимости от механического и структурного состава почвы. Поэтому условия увлажнения в различных по механическому составу почвах при одинаковом проценте влажности могут быть совершенно различны.

Разработка доступной методики установления экологически важных показателей влажности должна быть одной из основных ближайших задач почвенной экологии.

ГЛАВА VI

УСЛОВИЯ ДЫХАНИЯ В ПОЧВЕ И ОСОБЕННОСТИ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ К НИМ НАСЕКОМЫХ

ОСОБЕННОСТИ УСЛОВИИ ДЫХАНИЯ В ПОЧВЕ

Особенности условий дыхания в почве, специфика газового режима почвы не привлекали внимания зоологов-экологов. В одной из последних очень обширных сводок по оценке значения кислорода как экологического фактора Ледебур (Ledebur, 1941) подробно останавливается на анализе условий дыхания и снабжения кислородом в море, в пресных водоемах, в илу болот, особенностей дыхания паразитов во внутренностях других животных, но им совершенно не освещаются условия дыхания в почве. Работ, специально посвященных анализу условий дыхания животных в почве, вообще не существует.

Оценивая условия дыхания в почве, следует, прежде всего учитывать объем почвенного воздуха, аэрацию почвы. Максимальный объем воздуха в почве зависит от ее скважности, фактический же объем корректируется степенью влажности почвы. Скважностью почвы называется та часть ее объема, которая не занята твердой фазой, т.е. суммарный объем промежутков между твердыми частицами и их агрегатами. Чем легче почвы по механическому составу и чем они структурнее, тем выше бывает и скважность, тем пропорционально больше и аэрация почвы. Плотность сложения почвы оказывает влияние на скважность почвы, на суммарный объем пор между частицами. Если условно принять форму частиц почвы за сферическую, то при максимально плотном сложении почвы объем почвенного воздуха равнялся бы 26% объема почвы, а при рыхлом, свободном сложении — 47%.

Воздух в почве занимает весь объем пор при воздушно-сухом ее состоянии, при максимальном же насыщении влагой, при полной влагоемкости поры заполнены водой. При всех других влажностях лишь часть объема пор занята воздухом.

Определяя объем воздуха в почве в естественных условиях, Рэссель (1931) получил следующие цифры (табл. 6.1.). Эти цифры (примерно соответствующие и теоретическим вычислениям) дают представление об общей емкости воздуха в почве.

Раман (Ramann, 1911) указывает, что в почвах клеверных лугов объем воздуха составляет 39%, на луговых почвах, заросших тимopheевкой, — 34%, тогда как под полевыми культурами содержание воздуха в почве в среднем не менее 14% (10–18%).

Таблица 6.1. Объем воздуха в почве при разной влажности

почва	Обем в %				
	удельный вес	твердой фазы	пор	при нормальной влажности	после засухи
тяжелый суглинок (4.3 % органического вещества)	2.36	65.9	34.1	10.9	17.1
пастбищная почва (13 % органического вещества)	2.22	52.7	47.3	7.3	25.0

Количество воздуха в почве нечерноземной полосы на целинных землях колеблется в пределах 2–12%, на культурных землях опытного поля отмечено содержание воздуха от 220 см³ (трехлетние клевера, поздние пары) до 300–350 см³ (черный пар, картофель, яровые хлеба) на 1 л пахотного горизонта почвы (Дояренко, 1915). В лиственном лесу воздух занимает 24–31% объема почвы, а в верхнем слое легкой почвы соснового леса на долю воздуха приходится 37–78% объема (Volz, 1935),

Воздух в почве по содержанию кислорода мало отличается от атмосферного. Еще Буссенго определил содержание O₂ в воздухе почвы равным 19–20%. После работ Буссенго долгое время не появлялось работ по исследованию газов почвы, что дало право академику В.И. Вернадскому (1913) заявить, что «для нас, через столетие почти после работ Буссенго, являются полной *terra incognita* газы почвы в их естественном состоянии...».

Рэссель, давая сводку определений содержания кислорода в почвенном воздухе по исследованиям Ротамстедской станции, отмечает, что содержание его составляет более 20.3%, тогда как для атмосферного воздуха содержание кислорода равно 20.96%. Процентный объем азота в почвенном воздухе (79) не отличается от его содержания в атмосфере. Несколько меньшее содержание кислорода в почвенном воздухе находим мы в многолетних определениях Дояренко (1915), нашедшего, что содержание кислорода в почве под паром составляет 18–19%, а на лугу всего 11.5–16.3%. Высокое содержание кислорода в почвенном воздухе, несмотря на сравнительно небольшой объем, занимаемый газообразной фазой почвы, и обилие потребляющих кислород почвенных организмов, в первую очередь микроорганизмов¹, определяется тем, что в почве происходит постоянное возобновление запаса кислорода за счет притока его из атмосферы.

Скорость обмена газов между воздухом почвы и атмосферой зависит от воздухопроницаемости почвы. Воздухопроницаемость же почвы зависит, с одной стороны, от механического (и гранулометрического) состава почвы и плотности ее сложения, а с другой стороны — от ее влажности.

Исследуя скорость движения воздуха сквозь слой почвы, Аммон нашел, что при температуре 5° и давлении 40 мм навеска 757 г почвы в рыхлом состоянии, занимая объем 982 см³, пропустила 357 л воздуха за час, уплотненная до объема 770 см³ — 72 л, а утрамбованная, занимающая объем 742 см³ — всего 2 л. При тех же условиях через трубку высотой 0.5 м, объемом 982 см³, наполненную почвой с разным гранулометрическим составом просачивалось 420 л воздуха при величине частиц 1–2 мм, 123.7 л — при 0.5–1 мм, 30.9 л — при 0.25–0.5 мм и 1.6 л — в бесструктурной глине.

Влияние влажности почвы на ее воздухопроницаемость показано в работе Дояренко (1925) (табл. 6.2)

Скандинавский почвовед Ромелл вычислил, что на глубине 20 см (т.е. у нижней границы слоя, обычно наиболее населенного организмами) воздух полностью возобновляется в течение часа. При прекращении возобновления воздуха в почве содержание в нем CO₂ удваивается уже через 90 минут. Таким образом, если учесть объем почвенного воздуха, содержание в нем кислорода и скорость его возобновления в верхних слоях почвы, находим, что общий запас кислорода для дыхания организмов, обитающих в почве, равен в среднем 20–30 л на 1 м³ почвы в час. Возобновление кислорода в почве происходит вследствие действия многих факторов. Влияние оказывают изменения атмосферного дав-

¹ В.Р. Вильямс отмечает, что на 1 га в почве обитает три тысячи миллиардов микроорганизмов (3 · 10¹⁶). Определяя выделение углекислоты на пшеничном поле, чешский исследователь Стокклаза определил точное выделение CO₂ микроорганизмами равным 75 кг/га и корнями пшеницы — 60 кг/га (Stoklaza, 1926).

Таблица 6.2. Воздухопроницаемость почв разного гранулометрического состава при различной влажности

Размер частиц в мм	Влажность в % от полной влагоемкости					
	сухая	20.2	38.4	62.3	84.8	100
> 0.25	43.4	10.2	-	-	-	-
0.25-0.5	85.3	45.2	14.1	-	-	-
0.5-1.0	97.2	95.4	98.2	94.1	99.1	60.1
1.0-2.0	96.4	93.8	94.8	100	95.6	55.2
2	100	100	96.4	98.5	100	74.2

ления — так как барометрическое давление в почве свободно передается. Имеет значение и изменение объема воздуха при изменениях температуры, что особенно важно, если учесть, что колебания температуры на поверхности земли максимальны именно у поверхности почвы (Гейгер, 1931). Ночью, при охлаждении земной поверхности почва всасывает атмосферный воздух, днем же происходит более интенсивное выделение воздуха из почвы при ее нагревании. Эти закономерные, определяемые суточным ходом температуры изменения объема почвенного воздуха называются «дыханием почвы» (Домрачева, 1938). Дояренко (1915, 1925) расценивает именно этот фактор как наиболее важный для регулярного возобновления содержания кислорода в почвенном воздухе.

Большое влияние оказывает и ветер, так как движение массы воздуха в направлении, параллельном поверхности почвы, ведет к снижению давления над открывающимися на поверхности скважинами и капиллярами. Поэтому косвенное влияние на обмен воздуха в почве оказывает и растительный покров. Наконец, обмен воздуха происходит и под влиянием проникновения в почву воды.

Однако все эти факторы недостаточны для объяснения возобновления запаса воздуха в почве. Кроме того, обновление воздуха в почве в результате тех или иных различий барометрического давления не может объяснить постоянно повышенного в сравнении с атмосферой содержания углекислоты в почвенном воздухе.

Дояренко (1915) находил от 0.3 до 2.7% углекислоты в почвенном воздухе паровых земель и 1.6–2.1% в почве лугов в подзолистых суглинках Московской обл. Рэссель (1932) указывал, что содержание CO_2 в воздухе пахотного горизонта Ротэмстедской станции составляет 0.15–0.65%, а в тропических почвах Индии достигает 1–5%, тогда как в атмосфере содержание CO_2 равно всего 0.03%. С глубиной содержание CO_2 в почвенном воздухе возрастает, что, объясняется, вероятно, стеканием углекислоты в глубокие горизонты почвы.

Основным фактором возобновления воздуха в почве является диффузия. Диаметры почвенных пор очень малы, а диффузия газа через мелкие отверстия происходит с такою же скоростью, как и через крупные.

Скорость диффузии отдельных газов в газовой смеси пропорциональна градиенту парциального давления газа (или пара), что выражается следующей формулой:

$$dp/dx = RT \cdot dc/dx,$$

где dp/dx — скорость диффузии в направлении x , R — константа Клапейрона, T — абсолютная температура, c — концентрация газа (Ребиндер, 1937).

Именно тем, что возобновление запаса воздуха в почве происходит в основном благодаря диффузии, скорость которой пропорциональна парциальному давлению, можно объяснить, что почвенный воздух насыщен водяными парами, несмотря на пронизанность почвы порами, открывающимися на поверхность.

Поступление в почву из атмосферы O_2 вместо израсходованного происходит во много раз быстрее, чем выделение из почвенного воздуха в атмосферу CO_2 и водяных паров, хотя коэффициент диффузии для углекислоты и выше, чем для кислорода, как показал Бор. Диффузия водяных паров из почвенных пор особенно замедлена в сравнении с углекислотой в связи с тем, что у паров при температуре ниже критической не весь объем свободен для движения молекул, а лишь часть его, а часть как бы занята самими молекулами (так называемый «коволом») (Ребиндер, 1936). Кроме того, всякий дефицит влажности воздуха в почве немедленно покрывается за счет испарения влаги, находящейся в гравитационном или пленочном состоянии.

Приведенная общая характеристика основных особенностей почвенного воздуха показывает, что обитающие в верхних слоях почвы организмы могут дышать воздухом, практически не отличающимся от атмосферного по содержанию кислорода, насыщенным водяными парами и отличающимся повышенным содержанием углекислоты.

Возможность дыхания атмосферным кислородом при сведенной к минимуму потере воды за счет испарения делает условия дыхания в почве как бы промежуточными между теми, которые существуют в воде, и теми, в которых существуют дышащие воздухом сухопутные формы, обитающие на поверхности почвы.

Дыхательные процессы в воде и воздухе в некоторых отношениях существенно отличны. В воздухе, как и вообще в газовой среде, диффузия значительно быстрее. Если в воздухе кислород занимает 21% объема, то в литре воды его растворено лишь 5–10 cm^3 . Количество CO_2 в чистой воде незначительно, как и в атмосфере, но в стоячей воде содержание растворенного CO_2 достигает 30 cm^3 на 1 л. Зато освобождение дыхательной поверхности от углекислоты в воздухе идет только за счет диффузии и в замкнутом пространстве содержание ее не может уменьшаться, а в воде выделение и большого количества CO_2 не меняет ее содержания, так как свободная углекислота связывается в виде карбонатов и бикарбонатов (Carter, 1931). Поэтому, а также вследствие высокой растворимости CO_2 в воде (500 cm^3 в 1 л, Гендерсон, 1924), дыхание животных не вызывает насыщения ее углекислотой даже в мелких водоемах.

Таким образом, условия снабжения дыхательных органов кислородом значительно благоприятнее в воздушной среде, освобождение же дыхательной поверхности от углекислоты проще и быстрее совершается в воде.

Как правило, процесс газообмена между поверхностью дыхательных органов и средой обычно всегда происходит через жидкость; известен физиологический парадокс, что «дыхание всегда происходит в воде». У дышащих воздухом животных обычно либо дыхательная поверхность смачивается жидкостью, диффундирующей через тонкие наружные стенки клеток, либо же для смачивания имеются специальные приспособления (например, железы у сухопутных моллюсков и наземных равноногих ракообразных, кожные железы у амфибий и т.д.).

Слой влаги, покрывающий поверхность дыхательных органов наземных животных, отделяющий ее от возобновляемого воздуха, очень тонок, но все же значительно больше, чем в воде, где необновляемый слой жидкости, примыкающий к дыхательной поверхности, представлен лишь одним слоем молекул.

Процессом, наиболее тормозящим газообмен в органах воздушного дыхания, является диффузия газов через пленку жидкости, покрывающую их поверхность, зависящая от разности парциального давления газов в ткани дыхательного органа и в окружающей среде. Толщина пленки, покрывающей дыхательную поверхность, бывает тем больше, чем выше дефицит влажности в соприкасающейся с нею атмосфере, чем выше испаряющая сила среды.

Таблица 6.3. Условия дыхания в воде, в почве и на ее поверхности

Элемент сравнения	вода	почва	Открытая атмосфера
Содержание O ₂ в см ³ /л	до 5	20-30	200
Содержание CO ₂ в см ³ /л	до 30	0.3-0.5	0.3
Дыхательная среда	вода	воздух	воздух
Дефицит влаги	отсутствует	практически отсутствует ^{*)}	всегда имеется
Потеря влаги дыхательной поверхностью	отсутствует	незначительна	велика
Наружные органы дыхания	возможны	возможны	невозможны
Длительное кожное дыхание	возможно	возможно	невозможно
Создание потока среды у дыхательной поверхности	необходимо	нет	нет
Выделяемая углекислота	растворяется	растворяется и диффундирует	диффундирует

^{*)} за исключением крайне аридных условий

В насыщенном водяными парами воздухе (что имеет место и в почве) толщина такого слоя может быть минимальной, специальные приспособления для смачивания могут даже отсутствовать. В таких условиях, где дыхательная поверхность находится на близком расстоянии от среды, постоянно насыщенного кислородом, как, например поверхность кожи кожнодышащих наземных форм или поверхность наружных жабер активнодвигающихся водных животных, возобновление дыхательной среды происходит легко. В замкнутых же органах воздушного дыхания, потребность в которых возникает при дыхании в ненасыщенной водяными парами атмосфере, парциальное давление O₂ в дыхательной полости бывает ниже, а CO₂ выше, чем в окружающем воздухе (например в альвеолах человека 14% O₂ и 5–6% CO₂)² (ср. Winterstein, 1911).

Сопоставление условий дыхания в воде, в почве и в открытой атмосфере на поверхности почвы дает следующие результаты (табл.6.3.).

Приведенные сопоставления показывают, что условия дыхания в почве в ряде отношений приближаются к водным, в других же — к типично воздушным.

Запас кислорода в почве сравнительно с атмосферой незначителен, хотя и много превышает содержание его в воде. Дояренко (1925), указывает, что существующего в почвах пахотных земель запаса кислорода хватило бы лишь на 8–12 дней для дыхания только корневых систем растений, но в почве обычно происходит интенсивный газообмен с атмосферой. Диффузия кислорода из атмосферы в почву происходит быстрее, чем в воду. По-видимому, на почву, в которой имеются незаполненные водою ходы и в которой происходит поглощение кислорода обитающими в ней организмами, вполне распространены закономерности возобновления кислорода из атмосферы, установленные Крогом (Коштойнц, 1940) для трахей насекомых. Сквозность почвы можно рассматривать как гигантскую модель трахейной системы, осуществляющую возобновление запаса кислорода возле потребляющих его организмов по такому же принципу.

² Снижение скорости диффузии кислорода через пленку жидкости, покрывающую поверхность дыхательных органов, вследствие его меньшего парциального давления в дыхательной полости в сравнении с атмосферой, часто компенсируется развитием дыхательного пигмента, насыщающегося кислородом при более низких концентрациях (Carter, 1931).

КОЖНОЕ ДЫХАНИЕ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Картер (Carter, 1931) справедливо отмечает, что всякий эпителий, соприкасающийся со средой, может рассматриваться до некоторой степени как орган дыхания.

Дыхательная функция покровов тела имеет значение у водных форм; развитие приспособлений к защите от высыхания у наземных животных приводит к образованию специализированных органов дыхания, представляющих собою внутренние полости разной степени совершенства.

Насыщенность водяными парами воздуха почвы, а также подстилки влажных тропических лесов³ обеспечивает возможность кожного дыхания в ней многих водных форм.

Большое содержание кислорода в почвенном воздухе в сравнении с водой иногда обеспечивает компенсацию кожным дыханием даже в случаях, когда водные животные в родной стихии дышат не только покровами тела, но и специализированными органами (жабрами). Для многих примитивных групп наземных беспозвоночных, для форм, обитающих в почве и в экологически сходных средах, характерно именно кожное дыхание.

Дышат всею поверхностью тела наиболее низко организованные из многоклеточных обитателей суши — *Prorhynchus* и *Euporobothria* (Rhabdocoela), предпочитающие влажную землю — воде. Наземные планарии (Triclada) часто бывают неспособны к жизни в воде. Таковы, например, бразильские *Geoplana*, живущие в почвах и подстилке незатопляемых водой частей леса. Исключительно кожное дыхание характерно и для почвенных немертин (р. *Geonemertes*, например *G. agricola* на Бермудских островах). Для почвенных плоских червей и немертин характерна редукция ресничного покрова на спинной поверхности, функцией которого у водных форм, по Картеру, является создание тока воды возле поверхности тела для обеспечения постоянного притока обновленной воды.

Отсутствуют специализированные органы дыхания у нематод и у олигохет, у которых дыхательную функцию несет вся поверхность кожи. Кожное дыхание наиболее эффективно именно в почве. При обитании на открытой поверхности эффективность кожного дыхания меньше, так как проникаемая для газов кожа должна быть покрыта более толстым слоем слизи (обычно густой), предохраняющей от высыхания и замедляющей газообмен⁴.

Из водной среды, благодаря меньшей концентрации растворенного кислорода, диффузия его через слой слизи, даже значительно более тонкий, замедлена. В почве же, при отсутствии значительной траты влаги за счет испарения, такой слой может быть очень тонким, а условия диффузии кислорода благоприятны для газообмена.

Поэтому именно среди обитателей почвы встречаются наиболее крупные из наземных беспозвоночных, дышащих только кожей, лишенных специальных органов дыхания. Таковы, в первую очередь, земляные черви, особенно тропические *Megascolecidae*, *Aclitellidae*, достигающие в длину 1.5 м (Карножицкий, 1890).

У олигохет при отсутствии специализированных органов дыхания развита циркуляционная система, и кровь содержит дыхательные пигменты (растворенный гемоглобин), способствующие повышению эффективности газообмена.

³ Подстилка рассматривается почвоведом как верхний слой почвы (A0) и в лесной подстилке воздух насыщен водяными парами (по Вильямсу, 1939).

⁴ Густота слизи не оказывает существенного влияния на скорость газообмена, так как в гелях диффузия газов совершается с такою же скоростью, как и в жидкостях.

Отсутствие угрозы высыхания при обитании в почве (и в сходных по условиям увлажнения субстратах) делает возможным существование в ней животных, имеющих сравнительно легко проницаемые покровы. Проницаемость покровов для воды, определяющая высокую чувствительность почвенных животных к высыханию, определяет и их проницаемость для газов. Благодаря этому почвенные животные способны в той или иной степени к кожному дыханию. Существование за счет только кожного дыхания возможно лишь для сравнительно мелких форм, так как при увеличении размеров поверхность увеличивается пропорционально квадрату, а масса пропорционально кубу линейных измерений. Предельные размеры, при которых возможно существование за счет только кожного дыхания, варьируют в разных группах животных и зависят от формы тела, от проницаемости покровов, от активности организма и биохимической активности его тканей и т.д.

Для типично наземных групп членистоногих, для многоножек и насекомых (подтип трахейных) характерно дыхание при помощи трахей. Однако наиболее примитивные и мелкие формы насекомых, обитающие в почве и в экологически сходных субстратах, лишены трахей и дышат всей поверхностью тела. Кожное дыхание характерно для *Protura* и некоторых *Collembola* — наиболее примитивных насекомых, совершенно лишенных трахейной системы⁵. Для всех более крупных и высоко развитых насекомых характерно наличие трахейной системы.

Трахейная система эмбриологически развивается как более или менее мощные врастания клеток из эктодермы, заключающие между собою довольно значительные полости.

Филогенетически трахейная система развивается, по-видимому, как средство увеличения поверхности участков покровов, имеющих дыхательную функцию, при общей эволюции покровов в направлении защитной функции, в основном в связи с переходом к обитанию в условиях, в которых реальна угроза гибели от высыхания. Трахейная система независимо возникает в различных группах наземных членистоногих; различные степени совершенства трахейной системы особенно легко проследить на клещах (*Acarina*), у которых можно найти все переходы от беспорядочно расположенных случайно возникающих ямок и трубчатых углублений, до точно фиксированной системы с постоянным положением стигм (например у панцирных клещей — *Oribatidae*). Отсутствие черт гомологии в строении трахейной системы различных групп наземных членистоногих отмечает в своем критическом обзоре и Риппер (Ripper, 1931), считающий, что трахейная система насекомых гомологична только трахейной системе губоногих многоножек.

Трахейную систему насекомых можно рассматривать в филогенетическом разрезе как производное покровов, имевших у предков современных трахейных насекомых и дыхательную функцию.

Я уже упоминал, что для наиболее примитивных групп современных насекомых *Protura* и *Collembola-Onychiuridae* — характерно совершенное отсутствие трахейной системы, т.е. что они дышат исключительно поверхностью кожи. Это показывает, что в принципе хитиновые кутикулярные покровы насекомых могут выполнять дыхательную функцию.

Возможность газообмена через кутикулу известна и для водных апнейстических форм личинок насекомых, имеющих замкнутую лишнюю функционирующую дыхательную трахейную систему (например, у личинок *Odonata-Zygoptera*, у многих *Trichoptera*, у *Antocha* из типулоидных личинок и др.). Известно кожное дыхание и для личинок

⁵ Отсутствует трахейная система и у мелких многоножек (*Paupoda*).

поденок. Однако в отношении насекомых, имеющих развитую открытую трахейную систему, о роли кожного дыхания имеется очень мало данных, особенно в отношении наземных форм.

КОЖНОЕ ДЫХАНИЕ ПОЧВЕННЫХ НАСЕКОМЫХ И ЕГО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВО

Точное установление способности к кожному дыханию наземных насекомых, имеющих и развитую трахейную систему, может дать дополнительные материалы для экологического понимания происхождения трахейной системы.

В текущем столетии вопрос о значении покровов насекомых в процессе газообмена у насекомых четко поставил Крог. На основании своих классических опытов по изучению состава трахейного воздуха он пришел к выводу о том, что поступление кислорода происходит через трахеи, но что выделение углекислоты происходит другими путями, так как в трахейном воздухе содержание углекислоты всегда ниже, чем дефицит кислорода. Это положение Крог считал доказанным своими опытами с личинками *Dytiscus*, у которых при погружении в воду не происходит накопления углекислоты в трахеях (Krogh, 1920).

Однако Будденброк и Роп (Buddenbrock und Rohr, 1922) оспаривают это положение, отмечая, что и под водой CO_2 может выделяться через трахеи, поскольку у личинки плавунца стигмы открыты. Эти же авторы пытались определить значение кожного дыхания у палочника *Carausius morosus*, но их опыты с изоляцией многочисленных дыхалец вызывают справедливую критику многих исследователей (Fraenkel and Herford, 1937), признанную и самим Будденброком (Buddenbrock, 1939).

Некоторые данные о возможности газообмена через покровы у насекомых приводит в небольшой статье Торп (Thorpe, 1928). Он проводил свои опыты преимущественно с водными и паразитическими мелкими апнейстическими и бестрахейными формами личинок, помещая их в капле воды под покровным стеклом. Газообмен Торп пытался установить без количественной оценки, применяя только качественные реакции. Выделение CO_2 он определял, применяя чувствительный индикатор (ортохлорфенол-индофенол с порогом изменения цвета при pH около 6.0–6.2), по сдвигу реакции в сторону кислотности в местах соприкосновения с поверхностью насекомого.

Изменения реакции индикатора, по его наблюдениям, происходят одинаково интенсивно как возле дыхалец, так и возле лишенных дыхалец участков поверхности. У жуков некоторое выделение CO_2 Торп констатировал только возле межсклеритных перепонок. Эти опыты не дают представления о путях поступления кислорода, выделение же CO_2 может происходить и за счет анаэробных процессов.

Возможность кожного дыхания почвенных личинок насекомых и существенного его значения для многих из них не вызывали сомнений, поскольку у многих обитающих в почве даже крупных личинок (например пластинчатоусых, долгоносиков, усачей из жуков, мицетрофилид, теревид и долихоподид из двукрылых и т. д.) покровы тонкие, прозрачные, мягкие, по общему виду напоминающие покровы живущих в почве *Thysanura* или *Collembola*.

Наблюдения над быстротой гибели от высыхания почвенных личинок привели меня к выводу о проницаемости их покровов для воды и нашли свое подтверждение в опытах Иванса (Evans, 1943), показавшего, что даже мощный хитиновый панцирь личинок шелкунов рода *Agriotes* проницаем для испарения, и Уигглсуорса (Wigglesworth, 1943, 1945), подтвердившего эти данные.

Я предположил, что если покровы почвенных личинок легко проницаемы для воды, то они должны быть проницаемы и для газов, что газообмен у них совершается не толь-

ко через трахейную систему, но и через покровы. Опыты были проведены на личинках *Tipula paludosa*. Данные по проницаемости их покровов для воды, показывают, что кожистые покровы почвенных личинок *Tipula*, непрозрачные из-за своей сравнительно большой толщины, менее проницаемы, чем у многих живущих в почве личинок. Будучи типично наземными, никогда не встречающимися в воде формами, личинки *T. paludosa* имеют метапневмическую хорошо развитую дыхательную систему. Единственная пара дыхалец, диаметром 0.5–0.8 мм каждое, открывается на несколько сильнее хитинизированной спинной площадке последнего сегмента (стигмальное поле), окруженной стигмальными выростами. От дыхалец отходят два мощных трахейных ствола.

В своих опытах я стремился достичь полного исключения дыхалец. Концевое положение несущего дыхальца стигмального поля, а также прочность и эластичность кожистых покровов почвенных личинок *Tipula* позволяли «выключить» дыхальца перевязкой шелковинкой заднего конца тела непосредственно перед дыхальцем. Из 12 взрослых личинок с перетянутыми шелковинкой основаниями трахейных стволов 4 было помещено в чашку Коха, выстланную влажной ватой, 4 — в сосуд с аэрируемой сменявшейся водой, и 4 — в сосуд с кипяченой водой (без доступа личинок к поверхности). В сосуде с кипяченой водой личинки погибли уже через 3 часа, в сосуде с аэрируемой водой три личинки жили свыше суток, а во влажной вате свыше 4 суток.

В 1946 г. были поставлены более точные опыты с количественным учетом потребления кислорода. Именно потребление кислорода может характеризовать наличие дыхания, так как не исключена возможность, что почвенные личинки способны выносить условия анаэробнозиса. Как известно, скорость диффузии углекислоты через хитин выше, чем кислорода (Dewitz, 1890). Данные Крога показывают, что углекислота в 35 раз быстрее диффундирует через соединительнотканые перегородки, чем кислород. Потребление кислорода личинками учитывалось в аппарате Варбурга при температуре 25 °С.

Контрольные измерения интенсивности дыхания (с отсчетами через каждые 30 минут), проводившиеся в течение 4 часов, показали, что на протяжении этого периода интенсивность потребления кислорода остается очень постоянной, с отклонениями, не превышавшими 2–3%. В опытах в течение 2 часов определялось нормальное потребление кислорода личинкой. После этого у личинки производилась изоляция дыхалец, после чего снова продолжалось определение потребления O_2 .

Для изоляции дыхальца замазывались густой мазью из смеси каучука с вазелином (1 часть каучука сварена в 4 частях вазелина), после чего на последний сегмент надевали тонкий сплошной бесшовный резиновый колпачок, а поверх резины проводилась тугая, до отказа, перетяжка прочной ниткой. Таким образом, сообщению полости трахейной системы с окружающим воздухом препятствовали слой вазелиновой мази, плотно прилегающий к дыхальцам и стенкам тела резиновый колпачок и перетяжка оснований трахейных стволов, т.е. изоляция была абсолютная.

Поверхность покровов личинки была вычислена по предложенной Уигглсуорсом (Wigglesworth, 1945) формуле: $S=kW^{2/3}$, где S — поверхность в mm^2 , k — коэффициент, принятый мною для личинок *Tipula* равным 8, что соответствует поверхности вытянувшейся личинки, а W — вес личинки в мг. Поскольку форма и площадь поверхности

⁶ В 1946 г. появилась работа Моррисона, в которой приводятся данные определений потребления кислорода у некоторых беспозвоночных тоже при 25° С. Эти цифры (в $mm^3 g^{-1} час^{-1}$) следующие: дождевой червь — 220; эпиперипатус — 230; тысяченожка — 460; стоножка — 560; жук-пилольщик — 350 (Morrison, 1946). Сравнивая эти цифры с данными нашего опыта, можно заключить, что у личинок долгоножки нормальное потребление кислорода близко к потреблению типичными геобионтами — земляными червями и перипатадами.

Таблица 6.4. Интенсивность кожного дыхания почвенных личинок *Tipulidae*

вес личинок (мг)	поверхность покровов (мм ²)	вариант опыта	потребление O ₂ в мм ³ /г/час	потребление O ₂ в мм ³ /г живого веса/час	количество O ₂ в мм ³ /1 см поверхности/час	потребление O ₂ в % к контролю
90	160	контроль	17.68	196	-	100
		кожное дыхание	18.72	208	11.7	105.9
78	148	контроль	23.92	306	-	100
		кожное дыхание	8.32	106	5.6	34.8
270	332	контроль	79.04	292	-	100
		кожное дыхание	58.24	215	17.5	73.7
280	344	кожное дыхание	58.24	208	-	100
		кожное дыхание	36.40	130	10.6	62.7
450	472	контроль	78.26	176	-	100
		кожное дыхание	29.12	65	6.4	37.3
610	568	кожное дыхание	125.8	206	-	100
		кожное дыхание	59.3	97	10.4	47.1
700	632	контроль	46.8	67	-	100
		кожное дыхание	43.7	62	6.9	93.4
410	472	кожное дыхание	97.4	237	-	100
		кожное дыхание	35.4	86	75	36.3

у личинки *Tipula* произвольно изменяется в зависимости от сокращений обильной и дифференцированной мускулатуры, показания, приведенные к единице поверхности, и ее определения ориентировочны. Результаты опыта показаны в таблице 6.4.

Личинки *Tipula* способны к дыханию при выключении дыхалец, причем потребление кислорода через кожу при выключенных дыхальцах колеблется у различных особей в пределах от 35 до 100% от нормально потребляемого количества.

Интенсивность как дыхания вообще, так и кожного дыхания сильно варьирует у разных особей, и определенной зависимости между интенсивностью кожного дыхания и массой или поверхностью личинки установить не удастся⁶.

Для установления удельного значения трахейного дыхания через дыхальца в общем дыхательном балансе личинок *Tipula*, я поставил опыт с выключением кожного дыхания и сохранением дыхания через стигмы. Достигалось это следующим образом. Прозрачная каучуковая трубка с внутренним диаметром, лишь немного превышающим

Таблица 6.5. Интенсивность дыхания личинок *Tipula* через дыхальца

Вес личинок (мг)	Вариант опыта	Потребление O ₂ в мм ³ /г/час	Потребление O ₂ в % от контроля
470	контроль	87.26	100.0
	дыхание	18.80	21.6
265	контроль	49.14	100.0
	дыхание	27.06	55.1

Таблица 6.6. Кожное дыхание личинок *Tipula* через 3 суток после изоляции дыхалец.

Потребление O ₂ в мм ³ /г	Потребление O ₂ в % от контроля
29.1	36.8
29.1	49.8
58.2	75.3

толщину тела личинки, наполнялась каучуково-вазелиновой мазью. После этого в трубку впускалась личинка. Когда личинка влезала в трубку настолько, что снаружи оставался только несущий дыхальца последний сегмент брюшка, трубка перед головным концом личинки перешнуровывалась, перетягивалась и крепко завязывалась ниткой, после чего лишний конец трубки отрезался. Таким образом, почти вся поверхность тела личинки (кроме последнего сегмента) оказывается изолированной от соприкосновения с воздухом, а дыхальца свободно выставлены наружу и дыхание через них не нарушено.

Измерения интенсивности дыхания личинок только через дыхальца (с выключенным кожным дыханием) дали следующие результаты (табл. 6.5.).

Эти цифры показывают, что поступление кислорода через дыхальца далеко не покрывает нормального его потребления личинкой.

Подопытные личинки были перенесены в термостат с температурой 11 °С, где были помещены в сосуды с влажным воздухом. Личинки, дышавшие только через дыхальца уже через двое суток погибли. Личинки с закупоренными дыхальцами, содержащиеся в тех же условиях (также без пищи), жили свыше 14 суток; на четырнадцатые сутки погибла лишь одна из подопытных личинок.

Исследование интенсивности их кожного дыхания через трое суток после изоляции дыхалец и перетяжки трахейных стволов дало следующие результаты (табл. 6.6.).

Контролем к этому опыту служат данные определений интенсивности дыхания тех же личинок, до изоляции дыхалец. Интенсивность дыхания одной из личинок даже несколько возросла в сравнении с первыми часами после изоляции дыхалец, у двух других несколько снизилась.

Допустить наличие кишечного дыхания у личинок *Tipula* нет оснований, т.к. задний отдел кишечника у них обычно заполнен массой экскрементов.

Несомненно, дыхательную функцию, помимо всей поверхности тела, несут расположенные по краям анального отверстия анальные лопасти — гомологи кровеносных жабер, имеющие у почвенных личинок этого рода в основном локомоторное значение.

Продолжительность жизни личинок *Tipula* при одном лишь кожном дыхании и быстрота гибели личинок при дыхании только через дыхальца, а также большее потребление кислорода через покровы, показывают, что нормально газообмен осуществляется через оба эти пути, причем кожное дыхание у личинок *Tipula* имеет преимущественное значение.

Из насекомых, обладающих развитой трахейной системой и функционирующими дыхальцами, кожное дыхание отмечалось для водных форм, например для личинок плавунцов (Weber, 1933) и водолюбов (Raffy, 1931). Однако в отношении личинок плавунцов Круг отметил только выделение через покровы углекислоты, а в опытах Раффи с личинками водолюба выяснилось, что потребление кислорода из насыщенной кислородом воды не превышает 20% потребности.

Недавно появилось исследование, посвященное дыханию водных личинок листогрызцов — радужниц *Donacia proxima*, *D. cincticornis* (Hoffmann, 1940). Считалось, что

Таблица 6.7. Потребление O₂ личинками *Corymbites sjaelandicus* до и после изоляции дыхалец

№№	До изоляции		После изоляции	
	I отсчет	II отсчет	I отсчет	II отсчет
1	41	38	17	8
2	23	22	6	4
3	14	9	4	3

личинки *Donacia* дышат воздухом из полостей водных растений, откуда они его получают, протыкая ткани несущими дыхальце хвостовыми отверстиями (Deibel, 1911; Varley, 1939). Гофман же экспериментально показал, что личинки *Donacia* могут жить в воде с 4–4.6% кислорода в погруженном состоянии и при отсутствии растений в течение трех недель, причем дыхание у них кожное.

Кожное воздушное дыхание почвенных форм обеспечивает значительно большее потребление O₂ (до 100% нормы), что связано с большим содержанием в воздухе кислорода.

Опыты с наложением лигатур на основания трахейных стволов амфибнейстической личинки *Calliphora erythrocephala*, формы, экологически примыкающей к типично почвенным формам (развиваются в разлагающихся влажных остатках), показали, что поглощение ею кислорода при перевязках трахей и нервного узла составляет около 25% нормы (Fraenkel and Herford, 1937).

Личинки *Tipula*, обитающие в почве, способны к кожному дыханию, несмотря на наличие развитой трахейной системы⁷. Это положение, по-видимому, может быть распространено и на другие группы почвенных личинок насекомых, поскольку у них проницаемость покровов не ниже, а у большинства даже выше, чем у личинок *Tipula*.

Я пытался провести эксперименты по кожному дыханию с личинками шелкоуна *Corymbites sjaelandicus*. Эта личинка была выбрана мною как одна из наших наиболее крупных почвенных личинок Elateridae. У личинок шелкоунов 9 пар дыхалец: одна на среднегруди, 8 пар на первых брюшных сегментах. Изоляция дыхалец производилась нанесением на них капелек густой каучуково-вазелиновой мази, диаметр которых значительно превышал длину дыхальца. Для предупреждения возможности стирания мази с дыхалец, передняя пара ног личинки ампутировалась и личинка закреплялась на энтомологической булавке, пропущенной под первым тергитом, одним из средних тергитов и через спинную часть последнего сегмента. Булавка своими концами закреплена как тетива лука в дужке из упругого бристольского картона. Такая фиксация положения личинки предотвращала возможность стирания при движениях или о стенки сосуда вазелиновой мази, наносившейся на дыхальца под бинокулярном. После опыта целостность капелек мази, изолирующих дыхальца, проверялась также под бинокулярном. Во всех случаях личинки теряли много гемолимфы и становились мало активными. Полученные данные (табл. 6.7) свидетельствуют о том, что и у личинок шелкоунов, имеющих сильно хитинизированные покровы, имеет место газообмен через всю поверхность тела.

⁷ Возможность газообмена через кутикулу дает новое объяснение факту развития куколок мучного хрущака (*Tenebrio molitor*) с закупоренными лаком дыхальцами в течение всего кукольного периода в опытах Каспан и Janda (1933). Авторы, исходя из широко распространенных воззрений на кутикулу, как практически непроницаемое образование, считали этот опыт доказательством способности куколок *Tenebrio* к анаэробному биозису.

ДЫХАНИЕ ПОЧВЕННЫХ ЛИЧИНОК НАСЕКОМЫХ ПРИ ЗАТОПЛЕНИИ

В пользу того, что газообмен у личинок шелкунов действительно может осуществляться через покровы, говорят и многие косвенные данные.

В 1936 г. вышла работа Лейна и Джонса (Lane, Jones, 1936), посвященная вопросу борьбы с проволочниками методом затопления на поливных землях в штате Вашингтон. Предварительные лабораторные опыты по влиянию погружения в воду личинок *Limonius californicus* и *L. canus* показали, что личинки этих шелкунов способны в течение длительного времени оставаться под водой, не теряя жизнеспособности. Выживание личинок зависит от температуры: чем ниже температура, тем дольше выживают личинки под водой. Проволочники могут переносить пребывание под водой, свыше года, при низких температурах (10–15 °С). Такое длительное пребывание личинок шелкунов в воде ранее не отмечалось в литературе. Камерон (Cameron, 1913) отмечал, что личинки *Agriotes lineatus* могут сохранять жизнеспособность в воде в течение 6–8 дней, а Стрикленд (Strickland, 1927) приводил результаты опытов, при которых личинки *Ludius aereipehnis* оставались живыми после пятидневного пребывания в воде.

В насыщенной водою почве смертность личинок наступает гораздо скорее, чем в воде. Предполагалось, что возможная причина этого — недостаток кислорода и накопление углекислоты при высоких температурах в насыщенной почве (Lane, Jones, 1936). Авторы принимали как очевидный факт, что личинки шелкунов могут дышать в воде, причем несомненно, что в этих условиях дыхание могло осуществляться через кожу. По-видимому, при низких температурах большее содержание кислорода в воде обеспечивает возможность дыхания личинок, тогда как при более высоких возрастающая потребность личинок в кислороде не может удовлетворяться за счет меньшего содержания O_2 , растворенного в воде.

В 1936 г. вышла работа Криштала по заселенности беспозвоночными речных террас Днепра. Автор отмечает, что почвенные личинки некоторых насекомых, в том числе и личинки шелкунов *Agriotes* и *Athous*, легко выносящие затопление сроком до 40 дней при температурах 2–10 °С во время весенних паводков, при летних паводках 1933 г., когда температура воды достигала 17–20 °С, в массе погибали.

Был поставлен вопрос о возможности мер борьбы с почвенными вредителями в Средней Азии путем применения летнего полива и затопления полей люцерны и паров поливной водою в течение нескольких дней. Лейн и Джонс в условиях полевого опыта фиксировали снижение численности проволочников на 75–100% при летних поливах с затоплением на 7–20 дней и лишь незначительное уменьшение плотности залегания этих личинок при сплошном затоплении в течение 210 дней в холодный период (октябрь–май).

Учитывая длительность выживания личинок в воде, я сделал допущение, что они способны к дыханию в воде. Это предположение было мною проверено погружением личинок в водопроводную и в обедненную кислородом долго кипятившуюся воду. Опыты проводились в июле с личинками старших возрастов *Agriotes*, собранными в Мос-

Таблица 6.8. Состояние личинок *Agriotes*, погруженных в воду при комнатной температуре

Вариант опыта	количество живых личинок в сосуде				
	до опыта	через 1 сут.	через 2 сут.	через 3 сут.	через 4 сут.
водопроводная вода	10	9	8	10	9
кипяченая вода	10	0	0	0	0

Таблица 6.9. Состояние личинок *Agriotes*, погруженных в воду и насыщенную водой почву

среда	количество живых личинок в сосуде			
	до опыта	через 2 сут.	через 4 сут.	через 6 сут.
вода	10	10	8	8
песок + вода	10	7	6	3
глина + вода	10	2	0	0

ковской обл. из-под поврежденных растений кок-сагыза. В каждом варианте проволочники помещались в воду в сосудах с площадью основания около 50 см², с уровнем воды 12 см, по 10 штук на сосуд. Четыре сосуда содержали водопроводную, четыре прокипяченную воду, причем температура воды в обоих вариантах была одинакова (комнатная). Через каждые сутки состояние насекомых в одном из сосудов проверялось путем извлечения личинок из воды и помещения их на фильтровальную бумагу на поверхность влажного песка в открытых чашках Коха (табл. 6.8.).

Вывод из этого опыта таков, что личинки *Agriotes* способны дышать и пребывая под водой, и очень чувствительны к дефициту в ней кислорода.

Для выяснения вопроса о том, почему личинки погибают в затопленной почве скорее, чем в воде, были проведены следующие опыты: проволочники помещались по 10 штук в банки, в которые в одном варианте наливалась вода на 12 см, в другом варианте — насыпался мокрый песок слоем 6 см, после чего до уровня 12 см банка наполнялась водой; в третьем варианте банки наполнялись до 6 см мокрой глиной и доливались водой до такого же уровня. Чтобы исключить фактор дыхания почвенных микроорганизмов, в опыте использована почва, бедная органическим веществом, которая предварительно была прокипячена, после чего просушена и залита водопроводной водой. Результаты показаны в табл. 6.9.

В почве с водой, особенно при малом объеме промежутков между частицами почвы, замедлено возобновление воды возле лежащего насекомого. Кроме того, у животного, находящегося в насыщенной водою почве, используемая для дыхания поверхность тела меньше, так как часть площади покровов находится в соприкосновении с твердыми частями почвы. Я полагаю, что именно этими моментами следует объяснить отмеченное Лейном и Джонсом явление более скорой гибели личинок от задыхания в насыщенной водою почве в сравнении с чистой водою.

Приведенные данные в своей совокупности могут служить косвенным доказательством того, что даже личинки шелконов обладают способностью к кожному дыханию, дающей возможность личинке дышать не только атмосферным, но до некоторой степени и растворенным в воде воздухом.

Потребление кислорода через кутикулу при погружении в воду отмечалось Френкелем и Герфордом (Fraenkel and Herford, 1938) для такого ксерофильного деривата почвенной фауны, как личинка *Tenebrio molitor*, поглощавшая из насыщенной кислородом воды до 20% количества O₂, нормально расходуемого при воздушном дыхании.

Способность выносить длительное затопление отмечалась и для других почвенных беспозвоночных, в частности для дождевых червей, Дарвином (1882), а в новейшее время Беклемишевым и Четыркиной (1935), Кришталем (1936), Балем (Bahl, 1945) и др.

Приведенные материалы позволяют объяснить, почему среди почвенных насекомых распространена способность к кожному дыханию. Практическое отсутствие угрозы гибели от высыхания в почве создало предпосылки для отбора форм с проницаемы-

ми покровами, для отсутствия эволюции в направлении выработки непроницаемости покровов для испарения.

Наличие же периодов затопления почвы (после сильных осадков, талых вод и т.д.) способствовало устранению форм, неспособных выносить более или менее длительное пребывание в воде, и отбору и сохранению особей, способных к дыханию не только атмосферным, но и растворенным в воде кислородом, т.е. особей, способных к кожному дыханию, благодаря чему закреплялся и признак проницаемости кутикулы у почвенных форм. Поэтому у обитающих в почве форм и стадий насекомых, даже в тех случаях, когда по механическим условиям передвижения в почве формируется прочный сильно хитинизированный экзоскелет (личинки чернотелок и шелкоунов), покровы сохраняют проницаемость, способны служить поверхностью газообмена.

Кожное дыхание у почвенных насекомых в воздухе эффективнее, чем в воде, даже насыщенной воздухом. К этому выводу можно прийти и на основании изложенных выше опытов по сравнению продолжительности жизни личинок *Tipula* с изолированными дыхальцами в воде и в воздухе. О большей же (в два раза) интенсивности диффузии кислорода через покровы личинки *Calliphora erythrocephala* в воздухе, чем в насыщенной им воде, свидетельствуют и данные измерений, сделанных Френкелем и Герфордом. По-видимому, только при идеальном возобновлении насыщенной кислородом воды диффузия O_2 через кутикулу в воде может достичь такой же скорости, как в воздухе.

Заключение Винтерштейна (Winterstein, 1911) о том, что условия дыхания благоприятнее в воде, чем на воздухе, вследствие затрудненной диффузии газов через покрывающий дыхательную поверхность слой жидкости (у наземных форм) справедливо, по-видимому, только для животных, имеющих влажную дыхательную поверхность, как, например, покровы у дождевых червей. У почвенных же насекомых диффузия совершается через практически сухую тонкую кутикулу.

Наружный слой — эпикутикула не смачивается, как правило, водой; добиться смачивания таких типично кожнотышащих почвенных форм, как, например, бестражейные ногохвостки *Ohychiurus*, чрезвычайно трудно из-за затрудняющего смачивание воскового налёта.

Благодаря несмачиваемости или плохой смачиваемости покровов у почвенных насекомых возможно бывает при погружении в воду дыхание газообразным свободным кислородом — адсорбированный несмачиваемой поверхностью пузырек может функционировать как «физическая жабра», как слой воздуха на брюшке водных клопов.

Особенно велико значение как вспомогательных приспособлений к дыханию под водою тех пузырьков воздуха, которые оказываются соединенными с отверстиями стигм, что может иллюстрироваться данными моего опыта с личинками *Tipula paludosa*.

Аналогичный опыт я проводил еще зимою 1937 г. с погружаемыми в воду личинками *Tenebrio molitor*. В одном варианте кисточкой удалялись приставшие к поверхности пузырьки воздуха по мере их появления, в другом — нет. Продолжительность жизни личинок, у которых пузырьки воздуха не удалялись с поверхности, была значительно выше, чем у личинок, у которых пузырьки снимались. Моррисон (Morrison, 1946) также отмечает, что слой воздуха вокруг несмачиваемого тела эпиперипатуса может служить физической жаброй при затоплении обитаемых им влажных биотопов, и приписывает бородавкам покровов перипатусов функцию удерживания слоя воздуха.

Отсутствие угрозы гибели от высыхания в почве создает предпосылки для перехода и обитанию в почве водных форм с развитой способностью к кожному дыханию. Условия существования в почве создают предпосылки и для утраты приспособлений к защите от высыхания наземных форм, переходящих к обитанию в почве. Хорошие примеры этому являют наземные моллюски. Для Gastropoda-Pulmonata характерным обра-

зованием, используемым как приспособление к защите от высыхания, является раковина. Переход к обитанию в почве ведет к редукции раковины (*Testacella*, *Agriolimax*, *Arion*).

Уигглсуортс (Wigglesworth, 1931, 1945) рассматривает проницаемость кутикулы почвенных личинок *Holometabola* как наследственно не закрепившееся явление, объясняя ее механическим повреждением восковой эпикутикулы. Такая трактовка явлений проницаемости кутикулы не вяжется с несомненной способностью почвенных насекомых к кожному дыханию, способностью к дыханию в воде, признаком, имеющим огромное приспособительное значение в условиях обитания в почве.

Приведенные данные о кожном дыхании почвенных насекомых показывают, что проницаемость их кутикулы уместнее рассматривать как адаптивный признак, чем как следствие механических повреждений эпикутикулы. Это несколько не исключает возможности повышения проницаемости покровов при нарушении эпикутикулы.

КОЖНОЕ ДЫХАНИЕ ПОЧВЕННЫХ НАСЕКОМЫХ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ТРАХЕЙНОЙ СИСТЕМЫ

Способность почвенных насекомых к кожному дыханию позволяет понять происхождение трахейной системы как деривата способных к газообмену покровов в процессе перехода от водного образа жизни к наземному.

Примитивная форма дыхания — кожное дыхание при образовании непроницаемого хитинового покрова становится невозможной, дыхательную функцию принимают на себя только отдельные участки. В случае обитания во влажной среде дыхательные участки могут представлять собою постоянные или втягивающиеся выпячивания, как, например, на ногах у *Colobognatha* из многоножек (K&Kenthal, 1928), выпячиваемые мешочки у *Thysanura* или, может быть, даже плейроподии некоторых личинок *Carabidae* (Oertel, 1926). Наличие таких выпячиваемых мешочков у *Colobognatha* коррелирует со слабым и примитивным развитием трахейной системы. Однако низкая влажность воздуха исключает функционирование выпяченных участков дыхательных поверхностей. Условия передвижения в почве также неблагоприятны для прогрессивного развития таких наружных органов воздушного дыхания.

Естественный путь эволюции дыхательных поверхностей по пути приспособления к дефициту влаги — вдавливание их внутрь. Такое смещение дыхательных поверхностей вовнутрь характерно для всех открыто живущих дышащих воздухом групп животных.

Характерный пример этого рода дают мокрицы. У водных форм дыхательной поверхностью служит эпителий преобразованных в жабры плеоподиев. У наземных же форм происходит погружение дыхательной поверхности вовнутрь и образование так называемого белого тела (у *Armadillidium*). Аналогично образование выпячиваний покровов у наземной полихеты *Lycastis*, о которых Гармс пишет, что «они производят впечатление трахей» (Harms, 1934). Такая трактовка вопроса о происхождении трахейной системы экологически и функционально обоснована и согласуется и с современными морфологическими представлениями о трахейной системе.

Теория возникновения трахей из нефридиальных органов аннелид, выдвинутая Бюкли и развитая Лангом и другими авторами, предполагает мало вероятную смену функций. Гипотезы о происхождении трахей из кожных желез и гипотезы, развиваемые Фершлойсом, экологически неправдоподобны. Однако не исключена возможность приуроченности углубляющейся дыхательной поверхности к уже существовавшим углублениям, тем более, что многочисленные сегментарные выделительные органы с переходом к наземному образу жизни должны утрачивать свою первичную функцию в связи с необходимостью перестройки организма на экономичное расходование влаги.

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ К УХУДШЕНИЮ УСЛОВИЙ АЭРАЦИИ В ПОЧВЕ

До сих пор мы разбирали условия дыхания в почве при нормальных условиях аэрации, когда между твердыми частицами почвы имеются соединяющиеся друг с другом, незаполненные водой поры. В этих случаях происходит возобновление почвенного воздуха за счет поступления кислорода из атмосферы.

При отсутствии возобновления воздуха, например на пшеничном поле, запаса его в почве только для непосредственных потребностей в дыхании корней пшеницы (без учета потребностей почвенной фауны и микрофлоры) хватило бы, по вычислениям Дояренко (1925) на 12 дней.

Некрасов (1925) показал, что распыление верхних горизонтов почвы при неправильных обработках паровых земель ведет к заполнению промежутков между твердыми частицами неподвижной капиллярной влагой и к ослаблению «дыхания» почвы. В результате содержание кислорода в почвенном воздухе может снижаться до 2%. При этом резко повышается содержание углекислоты в почвенном воздухе, количество которой больше на тяжелых почвах и возрастает с глубиной.

Таким образом, в результате закупорки водяными пробками промежутков между твердыми отдельностями почвы после осадков или талых вод, в глубже расположенных слоях могут создаваться анаэробные условия⁸.

Недостаток кислорода является, по-видимому, основным фактором, лимитирующим проникновение животных вглубь почвы (Гиляров, 1947).

Обитающие в почве животные при ухудшении аэрации активно поднимаются к поверхности почвы; изменение соотношения содержания воды и воздуха в порах почвы является одним из основных факторов вертикальных миграций почвенного населения. Даже такие типичные геобионты, как земляные черви, при дефиците кислорода при затоплении почвы могут подниматься и вылезать на ее поверхность. Однако менее подвижные или неподвижные формы должны мириться с временно наступающими анаэробными условиями. В таких условиях оказываются прежде всего неподвижные стадии насекомых, в частности куколки.

Наиболее примитивным типом куколки у *Holometabola*, который можно рассматривать как исходный для других, является свободная куколка (*pupa libera*); развитие которой в большинстве случаев протекает в почве, в среде, воздух в которой обычно насыщен водяными парами (Гиляров, 1944; Кожанчиков, 1946), что снижает угрозу гибели от высыхания. Окукливаясь в почве, большинство личинок насекомых, имеющих свободную куколку, сооружает плотную колыбельку для предохранения от высыхания. Вокруг тела личинки остается лишь небольшая полость, стенка которой уплотняется движениями личинки и нередко цементируется ее выделениями (подробные описания приготовления «колыбельки» личинками различных жуков приводятся у Фабра, 1904). Значение колыбельки заключается в том, что даже в наиболее сухое время, если почва в слое, где окуклилась личинка, начнет терять почвенную влагу, небольшой объем воздуха в колыбельке легко насыщается за счет испарения небольшого количества воды из куколки. Затрудненная диффузия паров через уплотненные сцементированные стенки колыбельки предохраняет насекомое от дальнейшей потери воды.

Однако плотность стенок колыбельки затрудняет и диффузию сквозь них газов, благодаря чему внутри полости колыбельки, особенно в периоды дефицита воздуха в

⁸ Еще П.А. Костычев (1886), один из основоположников современного почвоведения, правильно объяснил неполноту разложения органических остатков в болотной почве отсутствием почвенной фауны вследствие анаэробных условий. Постоянно анаэробные условия в почве делают невозможным существование животных.

почве и падения содержания в нем кислорода, создаются анаэробные условия или, во всяком случае, ухудшаются условия оксидоза. То же относится и к куколкам, развивающимся в плотных коконах.

Поэтому естественно, что характерной чертой развития именно куколок является аноксидоз. Уже Вейнланд (Weinland, 1906) объяснял низкий дыхательный коэффициент куколок *Calliphora* (менее 0.6) неполным окислением жира, который он считает основным источником метаболизма куколки. В опытах с куколками *Vanessa io* (Schwan, 1940), с почвенными куколками японского хруща (*Popillia japonica*) Людвиг (1931) и др. показали, что в стадии куколки наблюдается резкое падение величины дыхательного коэффициента, снижается потребление кислорода, что указывает на аноксидотический характер метаболизма, а также на преимущественное использование жира, как энергетического материала.

Как приспособление к аноксидотическому метаболизму куколичной стадии, Кожанчиков (1946) трактует обособленное от трахей положение клеток жирового тела, в отличие от срастающихся с трахейной системой жировых элементов *Nemimetabola*, например, у прямокрылых (Ларченко, 1937).

Преобладание жирового метаболизма как приспособление куколки к условиям анаэробизиса рассматривается Кожанчиковым. Однако, с моей точки зрения, жировой метаболизм имеет и другое, не менее существенное значение, являясь источником влаги для насекомых в стадии куколки, когда исключено возобновление запаса влаги для насекомого извне. В соответствии с этой функцией жирового тела стоят и данные Линдсея (Lindsay, 1939), отметившего, что у *Lepisma* в условиях пребывания в сухой атмосфере возрастает значение дыхательного коэффициента.

Условия анаэробизиса могут временно создаваться и для тех личиночных форм, которые зимуют на значительной глубине, как, например, личинки пластинчатоусых. Данных о стойкости к анаэробным условиям почвенных личинок имеется немного.

Показательны опыты Фидлера (Fidler, 1936), нашего, что личинки темного хрущика (*Serica brunnea*) при температуре 5 °С жили 5–8 дней в атмосфере углекислоты. Такие температуры обычны в горизонтах, где личинки зимуют, причем и при 4 °С они не утрачивают активности. Они способны к анаэробизису без наступления диапаузы. Связанный с диапаузой и зимовкой аноксидоз характерен для куколок чешуекрылых (Кожанчиков, 1946).

Повидимому, большинство почвенных насекомых способно к временному перенесению анаэробных условий и переносит повышенное содержание углекислоты (Portier, Rorthay, 1926).

В моих опытах личинки *Agriotes*, помещавшиеся в колбы с CO₂, жили свыше суток, но почти полностью утрачивали подвижность, восстанавливая ее только после перенесения на воздух. Методика опыта следующая. Личинки привязывались к спице, воткнутой в резиновую пробку, плотно пригоняемую к горлышку колбы. Колба под водой наполнялась углекислотой, после чего плотно затыкалась пробкой так, что спица с привязанными к ней личинками оказывалась введенной в атмосферу углекислоты. По истечении 30 часов все 6 личинок оказались живыми, но активность их восстановилась не сразу. Температура при проведении опыта была 15–17 °С. Наличие на дне колбы воды обеспечивало замедленную потерю влаги.

В отношении личиночного ионьского хруща Кожанчиков (1946) приводит данные о сохранении жизнеспособности в условиях отсутствия кислорода (асфиксии) при 20 °С — около суток, а при 2 °С — свыше недели (методика создания условий асфиксии автором не описывается).

Способность к анаэробнозису Кожанчиков связывает с интенсивностью газообмена, коррелирующей с условиями насыщения дыхательной среды кислородом. Способность к перенесению недостатка кислорода падает с повышением температуры, губительность затопления для почвенных насекомых при высокой температуре и их стойкость к нему при низкой температуре объясняется как этим обстоятельством, так и тем, что с повышением температуры в воде падает содержание кислорода.

Обилие жирового тела у почвенных личинок насекомых, повидимому, помогает им переносить временные периоды дефицита кислорода и даже анаэробнозиса за счет аноксисбиотического метаболизма. Явление аноксисбиозиса у насекомых изучалось у личинок желудочного овода, у таракана и личинок мотыля и обзор данных, полученных для этих объектов, имеется в руководстве Будденброка (Buddenbrock, 1939) и в сводке Ледебура (1941).

ПРИСПОСОБЛЕНИЕ ТИПУЛОИДНЫХ ЛИЧИНОК К ВОДНОМУ ДЫХАНИЮ⁹

Водные личинки типулоидных эволюционировали в направлении приспособления к водному дыханию.

Приспособления к дыханию воздухом у поверхностной пленки с развитием водного дыхания постепенно утрачивают свое значение, и у типулоидных личинок, обитающих в воде, мы сталкиваемся с различными степенями редукции циркумстигмальных выростов. Так, например, у *Gnophomyia pilipes* имеется всего 5 циркумстигмальных лучей (спинной лишь один), у *Poecilostola punctata* развитых лучей только 4 (спинной редуцирован). У *Elephantomyia*, у Eriopterini только две пары выростов, а у Pediciini всего одна пара инфрастигмальных выростов. У Limnophilini, у которых преимущественное значение имеет водное дыхание, циркумстигмальные выросты неясные.

Эволюция личинок Tipuloidea в направлении приспособления к дыханию в воде, утрата преобладающего значения дыхания кислородом воздуха у поверхностной пленки ведут к редукции циркумстигмальных выростов и к приобретению остающимися новой функции — органов водного дыхания, функционирующих аналогично анальным жабрам. Такие отношения имеют место уже у *Pedicia*. Крайнюю степень эволюции в этом направлении представляет описанная Александром (Alexander, 1920) единственная среди типулоидных апнейстическая личиночная форма — *Antocha saxicola*. Задний конец тела *A. saxicola* по общему очертанию удивительно напоминает *Pedicia*. Однако у *Antocha* уподобление инфрастигмальных выростов анальным жабрам зашло еще дальше, чем у *Pedicia*. У личинки *A. saxicola* замкнутая трахейная система, стигм нет, газообмен совершается при помощи трахейно-кровенных жабер, к которым следует отнести не только анальные мешки, но и инфрастигмальные выросты.

В связи с преимущественным значением водного дыхания, у водных форм типулид ведущую роль приобретают анальные жаберы, достигающие часто очень мощного развития. Путем глубоких продольных перетяжек количество жаберных мешков достигает нередко вместо двух пар шести и даже восьми пар (многие Tipulinae). У таких форм как *Longurio* и *Aeschnasoma* две пары анальных жабер гребенчато-ветвистые, каждая жабра разделяется примерно на 6 ответвляющихся мешков. У Pediciini при сохранении исходного числа анальных жабер (4) увеличение дыхательной поверхности происходит за счет возрастания их длины и за счет включения в жаберный аппарат инфрастигмальных выростов.

⁹ Из главы X.

ГЛАВА VII УСЛОВИЯ И ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ПОЧВЕННЫХ НАСЕКОМЫХ

ХАРАКТЕР ПИТАНИЯ НИЗШИХ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Обилие органического вещества, создаваемого высшими наземными растениями, накапливающегося в почве и на ее поверхности и подвергающегося распаду под влиянием ферментативной деятельности микрофлоры, являлось, по видимому, основной предпосылкой для перехода к обитанию в почве многих обитателей бентоса.

Наиболее древним типом питания почвенных животных была, вероятно, сапрофагия. Большинство морских животных, приспособившихся к переживанию отлива на суше на безводных участках, питается гниющими водорослями, под которыми они находят и защиту, и необходимую влажность (Simroth, 1891).

Органические вещества, синтезированные высшими наземными растениями, при разрушении ферментативным аппаратом микроорганизмов и превращенные в более простые соединения, становятся доступными перевариванию низшими наземными беспозвоночными.

Понятие сапрофагии — понятие недостаточно четкое. Под сапрофагией я буду подразумевать питание разлагающимися остатками высших растений (и животных) в отличие от фитофагии (питание живыми тканями высших растений) и зоофагии (живыми животными). При таком широком определении термина «сапрофагия» не уточняется, происходит ли питание непосредственно за счет субстанции разлагающегося растения, либо за счет развивающихся на ней микроорганизмов и синтезированных ими веществ. При этом трудно выделить и питание почвенными микроскопическими автотрофами, например водорослями. Такая широкая трактовка термина «сапрофагия», содержащая в сущности отрицательную характеристику (питание неживыми частями животных и высших растений), наиболее соответствует нашему очень несовершенному знанию сущности питания большинства сапрофагов. Лишь в сравнительно редких случаях мы можем говорить о превалирующем значении в питании животного микроорганизмов над разлагающимся субстратом (например, в случае питания личинки *Drosophila* дрожжами на питательной среде). В подавляющем же большинстве случаев мы не в состоянии выделить те или иные вещества, преимущественно потребляемые организмом, питающимся разлагающимися остатками.

Такая концепция сапрофагии в применении к обитателям почвы соответствует и широкому экологическому (но не химическому) пониманию термина гумус, данному Ваксманом (1937), предлагающим обозначить этим термином «все растительные и животные остатки, вносимые на (или в) почву и подвергающиеся здесь распаду». В применении к обитателям почвы, питающимся разлагающимися остатками, в энтомологической литературе имеется термин «геофаг», предложенный Гандлиршем - термин, с моей точки зрения, мало удачный.

Для низших (не хищных) почвенных беспозвоночных характерна именно сапрофагия; растительноядность распространена значительно реже, причем, как правило, растительноядные формы относятся к числу более высокоорганизованных представителей. Сапрофагами являются многие наземные планарии, причем, например, *Rhynchodesmus terrestris* связана по видимому с грибами. Среди нематод низшие обитающие в почве группы бесстiletных форм, как правило, сапрофаги и только высшие, обладающие высоко дифференцированными ротовыми аппаратами (колющий стилет), питаются соками живых растений (Филиппев, 1934). Среди почвенных олигохет

Lumbricidae являются общеизвестными сапрофагами. Энхитреиды — также типичные сапрофаги, способствующие, по Стоклаза (1926), накоплению в почве гумуса, и питающиеся разлагающимися органическими остатками. Еген (1920) также считает энхитреид сапрофагами, имеющими большое значение для гумусообразования. Описанные в литературе случаи нахождения энхитреид в поврежденных корнях растений следует признать вторичным явлением, заселением уже отмирающих гнилых частей корня.

Для обитающих в почве изопод характерно питание преимущественно разлагающимися мягкими и сочными растительными остатками (Sorauer, 1925). Лишь немногие формы способны питаться сочными живыми частями растений (*Porcellio* питается всходами огурцов в теплицах, *Hemilepistus* в полупустынях Средней Азии — солянками, по Димо, 1944 и т. д.). Обитающие в почве многоножки Clhiloroda — хищники, но для *Geophilus* отмечена сапрофагия, нахождение в гнилых корнях. Diplopoda питаются гниющими веществами, и иногда переходят к питанию остатками животных, живыми животными и к питанию нежными частями растений, преимущественно культурных (Sorauer, 1925). Небольшая группа диплопод выделяется Ферхеффом в группу фитофагов (*Brachydesmus attemsi*, *Strongylosoma pallipes* и др.). Сапрофагами являются и Symphyla, хотя в литературе имеются указания на повреждения подземных частей нежных тепличных растений *Scolopendrella immaculata*.

Огромное большинство свободноживущих почвенных не хищных клещей — также сапрофаги, питающиеся как продуктами разложения растительных остатков, так и развивающимися на них плесенями (Oribatoidea).¹ Сапрофагов встречаем мы и среди низших насекомых, обитающих в почве (Collembola, Thysanura) (Sorauer, 1925; Беккер, 1947).

Таким образом, среди всех низших групп беспозвоночных, обитающих в почве, мы сталкиваемся преимущественно с сапрофагами, что, по видимому, может служить указанием на архаичность этого характера питания. В почве, особенно богатых гумусом, благодаря обилию и диспергированности разлагающихся растительных остатков предпосылки для сапрофагии особенно благоприятны.

Эволюция высших насекомых, особенно наземных их групп, была тесно связана, по-видимому, с расцветом цветковых растений и с приспособлением к питанию живыми тканями растений. Среди ведущих открытый образ жизни наземных насекомых огромное количество фитофагов, связанных с высшими растениями.

Интересно, что с архегонеатами связано лишь немного более десятка видов насекомых (Simroth, 1891); мхами также питается мало видов, подавляющее же большинство высших растительноядных насекомых связано с цветковыми растениями. Палеонтологическими данными доказано, что дифференциация главнейших современных групп насекомых совпадает с расцветом флоры цветковых в меловую эпоху.

СПОСОБНОСТЬ К САПРОФАГИИ МНОГОЯДНЫХ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ ЛИЧИНОК

Основная тенденция к эволюции высших насекомых — разделение функций в течение онтогенеза. Для взрослой стадии характерно приспособление к размножению и активному расселению, к полету, а для личинок — к питанию. Для личиночных форм очень многих видов насекомых характерен скрытый образ жизни и, в частности, обитание в почве. Большая, по сравнению с взрослой стадией, примитивность личинок Holometabola и высокая приспособленность их к условиям существования делает интересным вопрос о характере питания обитающих в почве личинок.

¹ Питание в основном плесневыми грибами отмечалось и для тироглифоидных *Tyroglyphus farinae* и *Tyrophagus putrescentiae*, известных как вредители зерна (Гиляров, 1941).

Насколько распространена сапрофагия среди обитающих в почве личинок насекомых? В частности представляется интересным вопрос о том, насколько способны к питанию разлагающимися органическими веществами развивающиеся в почве личинки в тех группах насекомых, эволюция которых тесно связана с эволюцией растительного мира, в группах преимущественно растительноядных почвенных насекомых, например в таких, как семейства пластинчатоусых или щелкунов среди жуков. Поскольку очень многие питающиеся подземными частями растений группы почвенных насекомых являются опасными вредителями сельскохозяйственных культур, изучение характера их питания представляет большой практический интерес, так как характером питания в значительной степени определяется степень вредоносности почвенных насекомых.

Полевые наблюдения по повреждаемости каучуконосов почвенными вредителями (многоядные личинки жуков-щелкунов, чернотелок, пыльцеедов и пластинчатоусых) и специальные опыты позволили выявить зависимость интенсивности повреждений растений почвенными вредителями от влажности почвы и содержания гумуса, установить факультативную способность к сапрофагии у личинок этих типично растительноядных групп насекомых. Основные наблюдения в этом направлении проводились мною в 1934–1935 гг. на плантациях каучуконосов в Полтавской обл. Фауна почвенных вредителей распространенных на пахотных землях включает личинок *Agriotes sputator*, *A. gurgistarius* (Elateridae), *Opatrum sabulosum* (Tenebrionidae), *Omophlus proteus*, *Podonta daghestanica* (Alleculidae), *Anisoplia austriaca*, реже *A. segetum*, *Amphimallon solstitialis* и *Peniodon idiota* (Scarabaeidae). При одинаковой численности в дождливом 1933 г. почвенные вредители уничтожили всего около 10% растений тау-сагыза, в крайне засушливом 1934 г. — до 70% растений, а в относительно среднем по осадкам 1935 г. — 40%. Более сильный вред от почвенных вредителей в засушливых условиях отмечался нередко и прежде, но это явление не находило правильного объяснения. Полевые наблюдения и полевые опыты с каучуконосами, явственно свидетельствовали, что в условиях большей сухости почвы возрастает количество поврежденных почвенными вредителями растений, т.к. повышается интенсивность питания почвенных вредителей сочными подземными частями растений.

Все личинки, относящиеся к почвенным вредителям, по характеру своего питания вполне заслуживают термина «пантофаги» — всеядные. Они могут питаться подземными частями различных видов растений (полифагия в узком смысле слова). Однако многие авторы отмечают у них хищничество и каннибализм как в природных, так и в лабораторных условиях (Огиевский, 1909). Кроме того, почвенные вредители способны и к питанию разлагающимися органическими остатками - перегноем почвы (в экологическом понимании этого термина).

Именно способность к сапрофагии является одним из основных моментов, определяющих зависимость интенсивности питания многих видов почвенных вредителей живыми растениями от влажности почвы, так как питание сочными живыми растениями видов, способных к сапрофагии, часто вызывается не столько потребностью в пище, сколько потребностью во влаге. Для разных видов личинок, относимых к почвенным вредителям, соотношение роли сапрофагии и фитофагии в питании неодинаково. Это находит свое отражение в степени вредоносности и, как будет показано ниже, в распределении личинок по стадиям.

В отношении вредных видов проволочников, в частности *Agriotes lineatum* *A. obscurus*, также имеются указания о способности их к сапрофагии. Некоторые авторы указывают на их преимущественную (Subklew, 1934) или даже облигатную растительноядность (Evans and Gaugh, 1942), другие считают их факультативными сапрофагами (Flachs, 1929), а некоторые даже указывают на их преимущественную склонность к питанию разлагающимися остатками (Langenbuch, 1932).

Естественно, что интенсивность питания живыми растениями форм, способных к сапрофагии, в большей мере, чем у облигатных фитофагов зависит от увлажнения почвы и богатства ее органическими остатками, так как подсыхание почвы создает для сапрофагов неблагоприятные условия и режима влажности, и кормового режима.

В опытах мною была проверена способность к сапрофагии почвенных вредителей, типичных для полевых почв на мощных черноземах. Все виды почвенных вредителей, над которыми проводились наблюдения в течение почти двух с половиной летних месяцев, жили в сосудах с почвой, увлажненной до 60–70% от полной влагоемкости, при полном отсутствии растительной пищи. По истечении этого срока личинки кукурузного навозника, ионьского хруща, кузьки, *Agriotes sputator*, *A. gurgistanus*, *Omophlus proteus* и *Podonta daghestanica* не отличались по внешнему виду и активности от личинок, живущих в полевых условиях. Эти наблюдения давали основание для заключения о способности почвенных вредителей в течение длительного периода обходиться без растительной пищи и их способности к питанию содержащимися в почве органическими остатками.

Показано, что личинки кукурузного навозника, как и других пластинчатоусых, заглатывают почву, усваивая находящиеся в ней органические вещества, т. е. питание личинок пластинчатоусых может происходить аналогично питанию дождевых червей. В свете этого справедливым кажется вскользь сделанное И.И. Мечниковым замечание о том, что личинки хлебного жука-кузьки (*Anisoplia austriaca*) играют такую же роль в переработке почвы на юге нашей черноземной зоны, как дождевые черви в более влажных районах.

Иначе происходит питание проволочников. Наблюдения над различными видами почвенных личинок щелкунов (Лангенбух, 1932, Гиляров, 1937, Вудвортс, 1938) показали, что проволочники не заглатывают твердых частиц пищи, питаясь только растворенными или мелко диспергированными веществами. Повреждая корни, например каучуконосов, и прогрызая в них ходы, они не заглатывают отгрызаемых частиц, а лишь выжимают из них соки своими мощными мандибулами. Поэтому повреждения проволочниками никогда не имеют ровных краев, а всегда имеют рваные края. В кишечнике проволочников, изъятых из влажного субстрата, жидкое содержимое имеет окраску пищи. Так, например, в моих опытах с личинками *Agriotes gurgistanus* у личинок, содержащихся в течение недели внутри клубня картофеля, жидкое содержание кишечника было бесцветным, у личинок из песка с зелеными проростками злаков — зеленоватое, а у личинок из влажной черноземной почвы — черным. В опытах показана также зависимость характера питания личинок *A. gurgistanus* от почвенных условий, усиление потребления сочной растительной пищи при снижении содержания в почве органического вещества. Аналогичны результаты работ Лангенбуха (1932), экспериментировавшего с личинками *Agriotes lineatus* и *A. obscurus*, ставившиеся под сомнение некоторыми позднейшими исследователями (Evans and Gaugh, 1942), но подтвержденные новыми опытами Лиса (1945). Лангенбух приходит к выводу, что личинки упомянутых видов щелкунов питаются органическим веществом почвы, «пока ее влажность обеспечивает возможность их потребления». Стрикленд (Strickland, 1939) отмечает, что удавалось довести до взрослого состояния лишь наполовину выросших личинок щелкуна (*Ludius aereipennis*), воспитывая их в богатой гумусом почве при полном отсутствии живой растительной пищи.

Переход почвенных вредителей к питанию живыми растениями часто определяется потребностью во влаге. Такие общеизвестные сапрофаги, как личинка *Oryctes nasicornis*, при недостатке влаги в почве переходит к питанию живыми растениями. А при достаточной влажности почвы и содержании в ней перегноя многие вредные по-

чвенные личинки не трогают растений. Личинки *Anisoplia austriaca* в поливаемых садках с черноземом не поедали всходов тау-сагыза, а в садках с подсыхающей почвой наблюдались многочисленные повреждения (Гиляров, 1935).

Из всех приведенных данных можно сделать вывод о том, что виды почвенных вредителей, над которыми я проводил наблюдения, способны не только к питанию живой растительной пищей, но и к питанию диспергированными в почве органическими остатками. Этот последний способ питания для многих видов, распространенных на полевых землях, является доминирующим, причем характер питания в большей мере определяется влажностью почвы и содержанием в ней перегноя. Это предположение было мною проверено специальным вегетационным опытом с применением всходов тау-сагыза в качестве индикатора растительной пищи личинок. Сравнивалась интенсивность питания растительной пищей личинок кукурузного навозника, июньского хруща и степного шелкокуна в следующих вариантах: 1) влажная богатая перегноем почва, 2) сухая богатая перегноем почва, 3) влажная бедная перегноем почва и 4) сухая бедная перегноем почва. В качестве богатой перегноем почвы был взят чернозем (содержание гумуса около 9%), в качестве бедной — смесь из 5 объемных частей промытого речного песка и 1 части того же чернозема. Почву в сосудах засадили проростками тау-сагыза (по 20 проростков в сосуд).

В половине сосудов поддерживали постоянную влажность на 40% от полной влагоемкости, в другой половине — на 80%. В сосуды поместили по 2 личинки *Pentodon idiota* третьего года, 2 личинки *Amphimallon solstitiale* второго года и 2 взрослых личинки *Agriotes gurgistanus* (по 5 повторностей). Сравнительные размеры повреждений вредителями растений тау-сагыза в различных вариантах приведены в таблице 7.1.

Из таблицы видно, что во всех случаях количество уничтоженных личинками растений было ниже всего на богатой перегноем и влажной почве и больше на бедной и сухой почве. Таким образом, полевые наблюдения, и лабораторные и вегетационные опыты показывают, что обитающие на богатых перегноем землях растительноядные личинки жуков, даже известные как вредители возделываемых растений, способны в какой-то мере к питанию и органическими веществами, содержащимися в черноземной почве.

В литературе имеются указания, что широкой способностью к сапрофагии обладают и некоторые растительноядные личинки Diptera, известные как опасные вредители.

Таблица 7.1. Интенсивность питания почвенных вредителей в зависимости от влажности почвы и богатства ее перегноем

Вредитель	Условное название почвы	Влажность почвы (от полной влагоемкости)					
		80 %			40 %		
		общее число растений в 5 сосудах		% гибели тау-сагыза от вредителей	общее число растений в 5 сосудах		% гибели тау-сагыза от вредителей
до опыта	после опыта	до опыта	после опыта				
<i>Pentodon idiota</i>	чернозем	68	68	11.8	59	29	59.8
	песок	44	31	29.5	71	32	54.1
<i>Amphimallon solstitiale</i>	чернозем	70	49	30.0	56	30	46.4
	песок	59	19	68.8	55	16	70.9
<i>Agriotes gurgistanus</i>	чернозем	65	63	3.0	49	45	8.2
	песок	68	64	5.8	52	43	17.3

Так, например, Ренни (Rennie, 1917) удавалось воспитывать личинок *Tipula paludosa* в богатой перегноем почве при полном отсутствии живых растений. Имеются указания, что и олигофаги, обитающие в почве, способны к питанию разлагающимися остатками (устное сообщение Зражевского о личинке свекловичного долгоносика). Таким образом, развитие в почве личиночной стадии связано с выработкой у личинок способности к экологически примитивному характеру питания, характерному для связанных с почвой низших наземных беспозвоночных — к сапрофагии.

В различных группах почвенных насекомых морфологические адаптации кишечного тракта к сапрофагии выражены неодинаково. Так, у личинок шелкоунов кишечник представляет собою простую прямую трубку. Вскрытия личинок *Agriotes* и *Selatosomus* показали, что после приема пищи у них отдельные участки кишечника пузыреобразно раздуваются, причем может образовываться и одно или несколько пузыревидных вздутий в различных отделах средней кишки, границы которой с передней кишкой неясны. У *Tenebrionidae* (*Blaps*) средняя кишка расширена, а задняя образует петлевидный изгиб, благодаря чему увеличивается поверхность и протяженность кишечного тракта. Наиболее характерны особенности строения кишечника у личинок *Scarabaeidae*. Для них характерно наличие сильно расширенного отдела задней кишки (так называемой бродильной камеры) и большого количества слепых пилорических выростов средней кишки. В бродильной камере, судя по работе Вернера (Werner, 1929), происходит разложение клетчатки деятельностью микроорганизмов. Количество слепых выростов меньше у растительноядных *Melolonthini* (лишь два ряда) и больше у бронзовок, а особенно у *Dynastini* (*Pentodon*). Наиболее сложное для личинок пластинчатых строение кишечника описано у *Pentodon* и *Oryctes*. Таким образом, у способных к сапрофагии личинок жуков различных семейств мы встречаемся с самыми различными случаями строения пищеварительного тракта — от прямой, равной длине тела трубки (*Agriotes*), до сложного и дифференцированного пищеварительного аппарата (*Pentodon*). Определенных корреляций между характером питания и строением кишечника может не быть даже у представителей одного и того же семейства, как это показано для хищных и растительноядных жуужелиц.

Сапрофагия, по видимому, возможна при самой различной степени сложности строения кишечника и должна рассматриваться прежде всего как экологическое приспособление. В некоторых случаях на однотипно организованных насекомых (личинки *Tipulidae*) можно, однако, четко проследить изменения и усложнения строения кишечного тракта, коррелирующее с изменением челюстного аппарата, определяемого переходом к новому характеру питания,— от хищничества к фито- и сапрофагии).

КОРРЕЛЯЦИЯ СПОСОБНОСТИ К САПРОФАГИИ С ДРУГИМИ ЭКОЛОГИЧЕСКИМИ ОСОБЕННОСТЯМИ

Степень способности к сапрофагии объясняет ряд экологических особенностей вредных личинок, обитающих в почве, важных и для решения многих практических вопросов. В частности, степень сапрофагии определяет отношение почвенных вредителей к обработке почвы (Гиляров, 1937).

В частности учеты зараженности вредителями старопахотных черноземных и дерново-темноцветных почв показали, что личинки *Selatosomus latus*, *Amphimallon solstitiale*, *Asida lutosa* и *Tentyria nomas* и земляных усачей *Dorcadion equestre*, *D. pedestre*, *D. fulvus* численно преобладали на необрабатываемой земле, тогда как *Agriotes sputator*, *A. gurgistanus*, *Omphalus proteus* и *Podonta daghestanica* и *Anisoplia ausiriaca* были более многочисленны на пахоте.

В литературе имеются указания на то, что личинки *Selatosomus* предпочитают твердые почвы, а *Agriotes* — рыхлые и первые более многочисленны на необрабатываемых землях, а вторые — на пахотных (Пономаренко, 1935), но без каких-либо объяснений этих различий. Неодинаковое отношение растительноядных личинок к обработкам почвы находит объяснение в характере их питания. Способность к сапрофагии выражена у различных видов почвенных вредителей в неодинаковой степени. Большинство их может быть и фитофагами, и сапрофагами, но у каждого вида имеется выраженная тенденция к тому или иному типу питания. Так, например, *Selatosomus latus*, преимущественный фитофаг, в сухих почвах Крыма охотно забирается в свежий коровий навоз. Растительноядные виды находят более благоприятные условия на необрабатываемых землях, на которых они практически всегда находят пищу. На обрабатываемых землях дефицит растительной пищи во время обработок создает неблагоприятные условия для преимущественно растительноядных видов, а для облигатных фитофагов — даже гибельные. Последним моментом объясняется, вероятно, то, что в степной зоне количество личинок *Dorcadion* (облигатных фитофагов), обильных на старых залежах, быстро снижается при распаивании и на старопашотных землях личинки полевых усачей практически отсутствуют, несмотря на их способность к питанию корнями злаков. Наоборот, преимущественные сапрофаги находят на обрабатываемых землях даже более благоприятные условия, так как влажность почвы (непрерывное условие сапрофагии) там выше, чем на необрабатываемых землях, где почва иссушена густым травяным покровом. Разумеется, это положение справедливо только для почв, более или менее богатых разлагающимися веществами; на бедных песчаных и подзолистых землях, где возможность сапрофагии ограничена, отсутствие растительности сказывается и на преимущественных сапрофагах. Последнее положение было подробно проиллюстрировано в работе, посвященной сравнению почвенной фауны темноцветной и подзолистой почвы преимущественно на низших группах почвенных беспозвоночных (Гиляров, 1942).

Часто мне приходилось встречать личинок *Agriotes* вбуравливающих в уже загнивающие корни растений, тогда как *Selatosomus* питаются только здоровыми растениями. Личинки *Opatrum sabulosum* и пыльцеедов, как и личинки *Agriotes*, очень часто наблюдались в гнилых корнях каучуконосов вместе с кивсяками и энхитреидами. В сухой период лета личинки *Selatosomus latus* остаются у поверхности почвы, восстанавливая расход влаги в своем теле за счет сочных корней растений, тогда как личинки *Agriotes* мигрируют вглубь, в более влажные слои почвы.

По видимому, в самых различных местностях личинки, имеющие строение, сходное с личинками *Selatosomus* обладающие раздвоенным 9-м брюшным сегментом, хорошо развитыми урогомфами. т.е. приспособлениями к активному прокладыванию ходов в твердой почве, связаны с необрабатываемыми землями и очень вредоносны, тогда как личинки с коническим, нераздвоенным хвостовым концом, менее опасные для возделываемых растений, преобладают на старопашотных землях, которые периодически держатся под паром. Например, во многих местностях под Москвой на необрабатываемых землях преобладают личинки *Athous*, а на обрабатываемых — *Agriotes lineatus* и *A. obscurus*, способность которых к сапрофагии указывалась в литературе неоднократно.

В своей работе по сравнению фауны на обрабатываемых и необрабатываемых землях в Ротамстедо Бекль (Buckle, 1923) приходит к выводу только об ее тождестве в отношении видового состава. Однако приводимые им в таблицах цифры показывают, что в комплексе личинок щелкунов на обрабатываемых землях численно заметно преобладают личинки *Agriotes*, а на необрабатываемых — *Athous*. На торфяниках в Белоруссии на необрабатываемых участках более многочисленны личинки *Corymbites*

tesselatus, а на обрабатываемых — *A. lineatus*. По моим наблюдениям вредоносность *Corymbites* выше, чем *Agriotes*.

В Средней Азии необрабатываемые неполивные сероземы, на которых условия для сапрофагии неблагоприятны, заселены личинками *Pleonomus tereticollis*, чрезвычайно опасными для богарных культур. На поливных землях Средней Азии наиболее распространенным и обычным видом является почти совершенно безвредный *Agriotes meticulosus* (ср. Родд и др., 1933). Большаков (1935), исследовавший распределение личинок в пятнах выпада растений на плантациях тау-сагыза, обнаружил, что личинки *A. meticulosus* остаются в середине пятна, питаются разлагающимися остатками, в то время как *Pleonomus* и *Amphimallon* мигрируют к краям пятна, к живым растениям, уничтожение которых вредителями влечет за собою увеличение размеров пятен выпада на посевах.

Согласно Лейну (Lane, 1935), на тихоокеанском северо-западе США наиболее экономически важные проволочники *L. noxius*, *L. inflatus*, *L. aereipennis*, похожие на наших *Selatosomus*, ограничены в своем распространении сухими местностями. Несколько видов *Agriotes*, распространенных на Тихоокеанском побережье не зарегистрированы как вредители, а единственный вредный представитель этого рода — *A. mancus*, вредит только на старопахотных землях более влажных восточных районов Новой Англии (Hawkins, 1936). По видимому, у обитающих в почве личинок шелкунов существует определенная корреляция между характером питания (и следовательно, степенью вредоносности) и местообитаниями и связанными с ними способом передвижения и строением тела. Сказанное о личинках *Agriotes* относится и к распространенным на старопахотных черноземах личинкам пыльцеедов *Omophlus*, *Podonta* и чернотелок *Opatrum sabulosum*, которые, как уже упоминалось, часто встречались именно в разлагающихся корнях растений, особенно тау-сагыза.

Такие же корреляции между характером питания и местообитаниями характерны и для вредных личинок пластинчатоусых. Личинка *Amphimallon solstitiale* предпочитает необрабатываемые земли и более растительной, чем у *Anisoplia austriaca*, встречающейся почти исключительно на пахотных землях. При плотности залегания в почве личинок *A. solstitiale*, равной 0.5 на 1 м², на Украине наблюдалась гибель до 30% тау-сагыза, а в Средней Азии (Каунчи, 1936) при плотности две личинки — полная гибель посева более стойкого к повреждениям кок-сагыза, тогда как гибель от личинок кузьки, даже при плотности 4–5 личинок на 1 м², была единичной. Характер питания личинок определяет характер их местообитаний и поведение взрослой стадии в период яйцекладки, чем объясняется, например, то, почему самки июньского хруща откладывают свои яйца на задерненных участках, и избегают лишенных растительности, что наблюдал Водолагин (1935), тогда как кузька предпочитает для яйцекладки хорошо вспаханные пары (Васильев, 1914).

Таким образом, среди развивающихся в почве растительной личинок-полифагов более выраженной способностью к сапрофагии обладают формы, обитающие на богатых перегноем пахотных землях, чем обитающие на землях необрабатываемых. Эти факты интересны и с теоретической стороны, так как показывают, что на обрабатываемых землях идет отбор определенных форм, а с практической стороны они позволяют дифференцировать системы мероприятий в отношении различных видов почвенных вредителей и установить пределы их вредоносности. Решение вопроса о направлении естественного отбора на обрабатываемых человеком землях, о формировании биоценозов культурных полей дает возможность предвидеть изменения, которые являются следствием включения нового фактора - деятельности человека. Такие изменения в комплексах растительной насекомых вообще и обитающих в почве в частности я и постараюсь рассмотреть в следующем разделе.

НАПРАВЛЕНИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА СРЕДИ РАСТИТЕЛЬНЫХ И НАСЕКОМЫХ ПРИ ИЗМЕНЕНИЯХ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ОБРАБАТЫВАЕМЫХ ЗЕМЛЯХ

Естественный отбор, выживание особей наиболее совершенно приспособляющихся к данным условиям существования — мощные факторы эволюционного процесса. Они определяют и численное соотношение различных видов организмов в конкретном местообитании, а также структуру биоценоза в конкретном биотопе. Основным показателем биологического прогресса вида в данных условиях существования, как это неоднократно подчеркивал А.Н. Северцов, является «прежде всего, увеличение числа его особей». Таким образом, направление естественного отбора в данных конкретных условиях находит свое первичное выражение в структуре биоценоза, дающей представление об итогах борьбы за существование между разными видами организмов на данном участке «арены жизни». Закономерности естественного отбора могут быть прослежены в экологических исследованиях, при изучении формирования биоценозов.

Дарвин в третьей главе «Происхождения видов» черпает материалы для доказательства естественного отбора именно из известных случаев закономерного формирования определенных комплексов организмов, приспособленных к определенным условиям существования. Основные признаки, по которым происходит естественный отбор, особенно легко выявить, изучая изменение биоценозов при резких изменениях каких-либо жизненно важных факторов среды.

Одними из основных связей, определяющих численные соотношения различных форм в конкретном биоценозе являются трофические. Исходными звеньями всех «цепей питания», всех трофических связей являются автотрофные растения. Поэтому изменения растительного покрова неизбежно влекут за собою коренные изменения во всей структуре биоценоза, по которым можно судить о направлениях, по которым идет естественный отбор. Чем резче и быстрее происходит смена растительного покрова, тем резче и глубже вызываемые ею изменения всего биоценоза, начинающиеся в первую очередь с растительных форм.

Наиболее резкими и широко распространенными, постоянно повторяющимися и хорошо нам знакомыми изменениями растительного покрова являются те, которые производятся сельскохозяйственной деятельностью человека. На более или менее обширных площадях создаются сплошные массивы культивируемого вида растений, создается более выровненный растительный покров, чем в любой естественной растительной формации.

Насколько закономерны комплексы организмов, в частности животных их компонентов, на обрабатываемых и засеваемых человеком землях? Можно ли считать обрабатываемые земли биотопами, а комплексы заселяющих их организмов биоценозами? Многие буржуазные экологи, вслед за Шелфордом (Shelford, 1914), отрицают возможность и целесообразность изучения закономерностей изменения численности организмов на территориях, подвергающихся воздействию человека, где естественные законы природы сменяются законами, навязанными разумом и трудом человека. С этой позицией нельзя согласиться.

Экология, выросшая в значительной мере на базе прикладной зоологии, не имеет никаких оснований отказываться от материалов сельскохозяйственной практики. Можно напомнить, что Мебиус (1877), введший в науку термин «биоценоз», писал, что «биоценоз изменяется, если число входящих в него видов или особей падает или увеличивается под влиянием человека или другой какой-либо причины, или если какой-нибудь вид выпадает или входит в сообщество»². Широко пользовался данными сельскохозяйственной практики и Дарвин в главах о естественном отборе.

² Цитирую по Буковскому (1935).

Можно напомнить, что наиболее убедительные примеры естественного отбора приводятся ботаниками именно на основании наблюдений на обрабатываемых землях. Изучение принципов естественного отбора на обрабатываемых землях позволяет представить, в каких направлениях будет протекать эволюция биоценозов на нашей планете, и у каких форм имеются шансы на биологический прогресс, при учете все возрастающего воздействия человека на всю земную кору и весь органический мир, позволившего В.И. Вернадскому говорить «о начавшемся переходе биосферы в ноосферу».

На посевах культурных растений борьба за существование для всех организмов, кроме возделываемых, не только не ослабляется, но в ряде случаев сильно обостряется, так как деятельность человека вводит дополнительные факторы отбора. Поэтому несомненно, что посевы культурных растений представляют собой безусловные биоценозы — по терминологии Фридерикса (1932) — вторичные, по Бей-Биенко (1939) — искусственные), обладающие признаками сложившихся биоценозов. Основными из этих признаков является высокая однородность растительного покрова и его мезофитность, характерная для подавляющего большинства культурных растений.

Проверка применимости основных критериев понятия биоценоза к посевам культурных растений была сделана Г.Я. Бей-Биенко на примере комплексов насекомых, обитающих на пшеничных полях. Им было показано на достаточно убедительном материале, что контингент насекомых на посевах пшеницы в разных географических пунктах Заволжья отличается постоянством состава и географической повторяемостью.

Мною было проведено сравнение форм насекомых, в массе размножающихся на злаковых полях, в Палеарктике и в Неарктике. Критерием высокой численности в моем анализе служила регистрация насекомого в качестве экономически важного вредителя. Наносимый вредителем экономически ощутимый вред подразумевает его высокую численность (табл. 7.2).

Это сравнение (Гиляров, 1943) показало, что на разных континентах, в разных зоогеографических областях на посевах зерновых формируются одинаковые комплексы растительоядных насекомых, за счет разных, но экологически сходных видов, вступающих в аналогичные отношения с возделываемым растением. Условия для биологического прогресса, для повышения численности на посевах создаются для экологически сходных, викарирующих видов. Сходные изменения растительного покрова одного из важнейших компонентов биоценозов, ведут к конвергентным изменениям биоценозов, к преимущественному размножению определенных форм и закономерному течению естественного отбора.

Материалы по комплексам вредителей различных полевых культур представляют большой интерес для изучения закономерностей отбора, так как, во-первых, регистрация насекомого в качестве экономически важного вредителя является основательным критерием его массовости, а во-вторых, степень изученности вредных насекомых достаточно велика, и позволяет учесть основные признаки, по которым идет естественный отбор среди растительоядных насекомых на площадях, занятых посевами культурных растений.

Характерной чертой современного полеводства является наличие севооборотов, при которых, как правило, ежегодно на более или менее значительных площадях меняется видовой состав и характер растительного покрова (в соответствии с видом возделываемого в каждом данном году растения). Таким образом, в условиях севооборотов могут выживать только виды, способные выносить резкие изменения растительного покрова. В пределах ареала своего распространения каждый вид занимает определенные местообитания, отвечающие определенным требованиям вида. Амплитуды колебания жизненных факторов, позволяющие постоянное существо-

Таблица 7.2. Вредители отдельных органов растений на разных континентах

Повреждаемые органы или местонахождение вредителей	Палеарктика (СССР)	Неарктика (США)
Прорастающие зерна и корешки в сухих районах степной зоны	<i>Blaps</i> spp.	<i>Eleodes</i> spp.
Корни в более сухих районах	<i>Selatosomus</i> spp.	<i>Ludius</i> spp.
Корни во влажных районах	<i>Agriotes lineatus</i> <i>A. obscurus</i>	<i>Agriotes mancus</i>
Всходы озими	<i>Euxoa segetum</i>	<i>Porosagrotis orthogonia</i>
Внутри стебля	<i>Meromyza saltatrix</i>	<i>Meromyza americana</i>
Внутри соломины, подпиливает основание соломины	<i>Cephus pigmaeus</i>	<i>Cepus cinctus</i>
Колосок	<i>Cantarinia tritici</i>	<i>Thecodiplosis masellana</i>
Надземные органы (высасывают соки)	<i>Eurygaster integriceps</i>	<i>Blossus leucopterus</i>

вание вида в занимаемых им стациях, определяются степенью экологической пластичности.

Приспособление популяции вида к изменениям условий среды происходит в результате приспособительных реакций особей на протяжении всего онтогенеза и отбора форм, более приспособленных к существованию в изменившихся условиях. Однако колебания условий среды, особенно у границ ареала вида, могут превышать пределы, допускаемые экологической пластичностью входящих в нее компонентов. В таком случае, при отсутствии возможности смены местообитания данная популяция обречена на гибель, и ее ниша в биоценозе может оказаться занятой популяцией другого вида.

Поэтому расселение, наряду с размножением, является основной функцией видовой жизни организма. Чем ниже экологическая пластичность вида, чем уже его экологический стандарт, тем большее значение для его существования в изменившихся условиях среды приобретает функция расселения. Данные практики сельскохозяйственной энтомологии дают хорошие иллюстрации этого положения.

Поскольку на обрабатываемых землях ежегодно резко меняется состав и характер растительного покрова, комплексы растительоядных насекомых обрабатываемых земель, формируются за счет видов, способных не только к питанию возделываемыми растениями, но и способных переносить резкие изменения растительного покрова в конкретном местообитании каждой популяции.

Среди растительоядных насекомых, способных питаться и размножаться в массовых количествах на полевых землях, т. е., являющихся экономически важными вредителями, имеются как виды с широкой экологической пластичностью в отношении выбора кормовых растений (полифаги, многоядные вредители), так и виды с узким экологическим стандартом в отношении кормовых растений (олигофаги, специализированные вредители).

Анализ биологических особенностей представителей этих групп насекомых, показывает, что степень стенофагии находится в связи со способностью к расселению и с длительностью жизненного цикла.

Большинству крылатых насекомых свойственно разделение в онтогенезе функций питания и расселения. Первая характерна в основном для личиночных стадий, а вторая, при активном расселении — для взрослой. Лишь в сравнительно редких случаях функция расселения выполняется молодыми стадиями, например личинками у *Meloë* у

Coccidae. В этих случаях преобладает пассивный способ расселения, а все течение онтогенеза носит регрессивный характер. Из фитофагов пассивно расселяющимися формами являются преимущественно обитатели деревьев, а в условиях травянистого растительного покрова пассивное расселение — редкое явление.

Для подавляющего большинства насекомых, и в том числе вредящих полевым культурам, характерна низкая миграционная способность личиночных (и нимфальных) стадий, особенно в сравнении со взрослой, часто способной к наиболее совершенному способу передвижения на суше — к полету.

Если продолжительность личиночной стадии бывает более года или развитие личинки захватывает два вегетационных периода, в условиях севооборотов способны выживать только формы, способные переносить резкие смены кормовых растений, т.е. полифаги с высокой экологической пластичностью в отношении выбора пищи.

Таковы, например, проволочники — широко распространенные в условиях обрабатываемых земель Европейской части Союза личинки *Agriotes* и *Selatosomus* с продолжительностью цикла развития порядка 5 лет. Проволочники известны как вредители всех без исключения полевых культур в нашей стране, что уже указывает на их исключительную многоядность. Ясно выраженной многоядностью обладают и личинки пластинчатоусых, длительность цикла которых равняется 2 годам (*Anisoplia*), 3 годам (*Amphimallon solstitiale*), 4 годам (*Pentodon idiota*) и даже 4–5 годам (*Melolontha hippocastani*). Исключительная многоядность свойственна и распространенным в южной лесостепи и степи Украины личинкам пыльцеедов *Omophlus* и *Podonta*, имеющим 2-летнюю генерацию. Полифагами являются и личинки чернотелок, например *Blaps*, развивающиеся в течение 16 месяцев, известные как вредители многих видов полевых культур на юге степной зоны.

Личинки долгоножки *Tipula paludosa*, вредящие разнообразным культурам в западных областях страны, выходят из яиц в августе–сентябре, питаются подземными частями растений до поздней осени, зимуют и следующей весной возобновляют питание, окукливаясь в июле — августе. Таким образом, развитие этих обычных, широко распространенных вредителей, хотя и продолжается меньше года, но захватывает два вегетационных периода.

Широкий набор кормовых растений известен и для так называемого серого долгоносика (*Tanymecus palliatus*), имеющего 2-летнюю генерацию и вредящего различным возделываемым двудольным. Можно привести много аналогичных примеров того, что вредные насекомые, широко распространенные на обрабатываемых землях с личиночной стадией, захватывающей несколько вегетационных периодов, представлены видами с явно выраженной полифагией. Это находит себе простое объяснение: неспособные мигрировать на дальние расстояния олигофаги при резких и коренных изменениях растительного покрова погибают, а выживают лишь личинки-полифаги.

Широкая степень полифагии характерна и для вредителей с циклом развития меньше года, которые неспособны к миграции на соседние поля. Такова, например, корневая тля (*Trifidaphis phaseoli*), не дающая в лесостепи Украины крылатых особей (анолоциклическая форма), вредящая большинству сорных и культурных двудольных (Мордвилко, 1923, 1925).

Виды насекомых с узким экологическим стандартом в отношении кормовых растений, при отсутствии хорошо развитой способности к расселению или, если периодичность расселяющейся стадии реже, чем смены растительного покрова в севообороте, погибают и, во всяком случае, не могут в массе размножиться и иметь экономическое значение. В условиях севооборотов, включающих чистые пары, т.е. поля, лишенные растительности в течение вегетационного периода, среди форм с пониженной способ-

ностью к расселению и многолетним циклом развития отбираются такие, которые способны в течение длительного периода к питанию органическими остатками или, во всяком случае, к длительному отсутствию растительной пищи, как это было показано на примере почвенных вредителей.

Таким образом, способность вида к расселению является свойством, которое компенсирует недостаточную широкую пластичность в условиях изменяющейся среды. Приведенный анализ показывает, что в изменяющихся условиях среды (даже при одном варьирующем факторе) отбор происходит не по одному, а по целому комплексу признаков, связанных с изменяющимся фактором прямыми (степень кормовой специализации и изменение растительного покрова), и косвенными связями (способность к расселению, длительность цикла развития).

Правильность выводов о возмещающем значении функции расселения для выживания популяций вида при изменениях условий существования, превышающих степень их пластичности в отношении изменяющегося фактора, я проверил на примере формирования нового вторичного биоценоза. В течение 13 лет мною прослеживался процесс формирования энтомоценоза каучуконосных плантаций. Формирование комплекса вредных насекомых на полях кок-сагыза шло за счет многоядных форм и видов, связанных с язычковыми сложноцветными, главным образом рода *Taraxacum*. Из олигофагов, питающихся сложноцветными, в массе размножаются на полевых землях только виды, обладающие высокой способностью к расселению, например, мухи *Ensitia sonchi*, жуки *Olibrus bicolor*, клопы

Nysius ericae, тли *Xerophylaphis scorzonerae* и др., наносившие в ряде мест существенный вред плантациям каучуконосов. Олигофаги, мало способные к расселению, не летающие или слабо летающие во взрослой стадии, даже при высокой приспособленности к питанию одуванчиками и кок-сагызом в том числе, не размножались в массе на его посевах, хотя и были отмечены как вредители. Таковы, например, долгоносики *Alophus triguttatus* и *Pseudocleonus cinereus*, в известной степени скрытнохоботник *Centhorrhynchus punctiger*. Численность этих насекомых повышалась только при многолетнем культивировании повреждаемых растений в пределах данного полевого массива. Я рассматривал лишь одну сторону влияния производимых человеком изменений растительного покрова на ход естественного отбора среди растительноядных насекомых — влияние кормового фактора. Этот фактор, безусловно, является важнейшим и для элиминации стенотрофов в ряде случаев, но не единственным.

Иногда основное влияние на судьбу популяции вида при изменениях растительного покрова может оказать не изменение пищевых ресурсов, а изменение микроклимата. Известно, что микроклиматические условия, в особенности режим температуры и влажности, влияют на миграции насекомых и распределение их по стадиям. Поэтому интересно было сопоставить данные о распределении шелкоунов по различным культурам с результатами определения температуры и влажности приземного слоя воздуха, слоя, в котором пребывают шелкоуны в период яйцекладки. Показано, что на участках со злаками амплитуда колебаний температуры и влажности были меньше, чем на других участках с менее густым или более низким травостоем. Под злаковой растительностью, по данным Гейгера (1931), температурный минимум ночью наблюдается не на поверхности почвы, а на высоте около 50 см. Кроме того, у поверхности почвы под густым растительным покровом наблюдается резкое снижение силы ветра по отношению к силе ветра над растениями. Нельзя игнорировать также то, что в густой злаковой растительности создается затененность поверхности почвы. Все эти моменты благоприятны для чувствительных к высыханию жуков-шелкоунов. Известно, например, что при дефиците влажности у шелкоунов *Agriotes* прекращается яйцекладка (Langenbuch, 1932). Даль-

нейшие исследования показали, что шелкоуны концентрируются на тех культурах, где в наиболее жаркие часы температура приземного слоя воздуха минимальна, а влажность максимальна, т.е. колебания температуры и влажности сглажены. На выбор шелкоунами задерненных участков указывали Ярославцев (1929), и Cohen (1942), причем последний подтвердил высказанное мною положение о преимущественном значении постоянного режима температуры и влажности при этом выборе.

ВЛИЯНИЕ СЕВООБОРОТА НА ЧИСЛЕННОСТЬ СПОСОБНЫХ К САПРОФАГИИ ПОЛИФАГОВ, ОБИТАЮЩИХ В ПОЧВЕ, И ПУТИ ЭТОГО ВЛИЯНИЯ

Данные наблюдений доказывают, что яйцекладка шелкоунов имеет место в основном на злаковых полях. Григорьева (1940) сообщила о результатах своих учетов первых стадий *Agriotes obscurus*, при которых она нашла, что отрождение молоди у этого вида идет наиболее интенсивно на яровой пшенице и клевере. Работая на очень сильно зараженных участках в Череповецком районе, она смогла применить метод промывок для учета численности личинок первых возрастов.

Если по возрасту личинок, преобладавших на клеверищах, произвести вычисление времени их отрождения из яиц, оказывается, что основная масса личинок вышла из яиц в первый год вегетации клевера, т.е. в год, когда клевер был в подсева, под покровом злаков. Эти результаты согласуются с данными о локализации жуков-шелкоунов в период яйцекладки именно на злаковых полях и позволяют расшифровать причины повышения численности личинок шелкоунов на клеверищах (и вообще на многолетних травах), наблюдаемых в полевых севооборотах.

Основная масса яиц откладывается шелкоунами на полях с зерновыми культурами. Если к злакам был подсеян клевер, то в зависимости от срока использования участка, 2–3 года почва на этом поле не подвергается обработке. Первая обработка производится, когда проволочники, вышедшие из яиц на злаковом поле, достигают 2–3 лет. Для таких крупных личинок обработки почвы, как показали наши работы, не представляют опасности. Поэтому под культурами, высеваемыми сразу после многолетних трав, отмечается повышенная численность проволочников старших возрастов.

Когда злаки высеваются без подсева клевера, после уборки урожая зерновой культуры поле подвергается лущению стерни и зяблевой вспашке. При этом слабые малоподвижные личинки первого года с очень нежными покровами, погибают. Стремясь уйти от высыхания, они устремляются вглубь, где встречаются с подвергнутым уже иссушению поверхностным горизонтом, в котором в массе и погибают.³ Высокая чувствительность личинок именно первых возрастов ко всяким неблагоприятным воздействиям среды сказывается и в возрастном составе популяции проволочников (Salt, Hollick, 1942).

Таким образом, зерновые являются теми культурами, на которых происходит новое заселение поля личинками *Agriotes*, а на сменяющих зерновые клеверах создаются в полевом севообороте благоприятные условия для выживания личинок. Существующее в русской научной литературе название *Agriotes* — «злаковый шелкоун» (Якобсон, 1927) хорошо отражает отношение взрослой стадии вредителя к зерновым культурам. Интересно, что личинки шелкоунов *Ludius aereipennis* именно в первый год жизни нуждаются в питании корешками злаков, в дальнейшем становясь полифагами и сапрофагами (Strickland, 1939). Все приведенные материалы показывают, что повышение численности проволочников на клеверищах связано со специфическим экологическим режимом

³ В сухих районах Заволжья глубокая вспашка в жаркий период года («на перегар») способствует снижению численности всей популяции личинок, даже старших возрастов, погибающих в быстро высыхающих обернутых пластах (Сахаров, 1937).

участков с зерновыми и с отсутствием обработок почвы на клеверных полях. Это повышение численности проволочников связано с тем общим подъемом биологической активности почв, который характерен для травопольного клина в полевом севообороте, на котором повышается общая численность всей почвенной фауны, способствующей улучшению структуры почвы.

Резюмируя изложенные в этом разделе данные, можно отметить следующие главные положения. Особенности почвы как среды, в которой диспергировано органическое вещество (главным образом растительные остатки на разных стадиях биохимического разрушения), способствуют широкому распространению сапрофагии среди обитателей почвы.

Сапрофагия, характерная для представителей низших групп почвенных беспозвоночных, сохраняет свое значение даже в тех группах почвенных насекомых, которым свойственна высокая степень растительноядности (вредные виды). Факультативная сапрофагия особенно характерна для населения богатых гумусом почв.

Способность к сапрофагии определяет выживание и направление естественного отбора среди почвенных насекомых с многолетним циклом развития на обрабатываемых землях, ведущего к формированию вторичных биоценозов.

Влияние смен растительного покрова в севооборотах на выживание насекомых определяется степенью подвижности взрослой стадии и ее отношением к режиму, создающемуся на различных клиньях севооборота.

ГЛАВА VIII

РОЛЬ ПОЧВЫ В ФИЛОГЕНЕЗЕ НАЗЕМНЫХ ГРУПП ЖИВОТНЫХ

ПЕРЕХОД К НАЗЕМНОМУ ОБРАЗУ ЖИЗНИ ГРУПП БЕСПОЗВОНОЧНЫХ, ПРЕДСТАВЛЕННЫХ В ОСНОВНОМ ВОДНЫМИ ФОРМАМИ

Вопросы филогенеза животных решались обычно на материалах морфологических дисциплин (сравнительная анатомия, палеонтология, эмбриология), на основе которых и сложились современные воззрения на эволюцию главнейших групп животных. Однако вопрос об изменении условий существования, под влиянием которых протекала эволюция той или иной группы, в литературе почти не освещался.

Соответствие филогенетических схем, построенных на основании одних лишь морфологических материалов, объясняется тем, что строение организма неразрывно связано с условиями его существования и его изменения отражают изменения жизненно необходимых условий. Привлечение сравнительно-экологического метода к решению вопросов филогенеза, выяснение возможных изменений условий существования организмов в процессе эволюции может оказать большую помощь в освещении путей эволюционного процесса и внести существенные коррективы в представления, сложившиеся на основе морфологического изучения.

По вопросу о месте возникновения жизни на Земле имеются две теории. По теории академика Опарина (1937, 1945) жизнь возникла в океане. По теории академика Вильямса (1939) местом возникновения жизни были верхние горизонты выветривающейся суши, с момента возникновения жизни ставшие первичной почвой. Так считает и академик Берг (1947). Академик Холодный (1945) до некоторой степени сближает обе точки зрения, относя возникновение жизни ко времени пересыхания первичных водоемов и превращения их дна в первичную почву. Какой бы из точек зрения на условия возникновения жизни ни придерживаться, в отношении животного мира несомненно и общепринято, что основные признаки животных сформировались в водной среде и что наземные формы происходят от водных.

Если жизнь зародилась на суше в мелкоземных продуктах выветривания, в рухляке в период его становления почвой, как это предполагает и аргументирует Вильямс, мы должны принять, что организмы, бывшие предками животных, перешли к водному образу жизни, и уже от них произошли все современные, в том числе и наземные, формы. Ведущая роль среды в процессе перехода от водного к наземному образу жизни, оценка основных условий существования, связанных с этим переходом, в литературе почти не освещалась. Выделение почвы, как специфической среды обитания, облегчает понимание путей перехода животных от водного образа жизни к наземному в процессе исторического развития главнейших современных наземных групп. Этот процесс происходит и на наших глазах в ряде групп типично водных обитателей. Разобранные выше особенности почвенного воздуха как среды, в которой минимальна угроза гибели за счет быстрой потери влаги через испарение, почти не привлекали внимания зоологов, вообще мало интересовавшихся почвой как специфическим местообитанием.

Вполне оправдываются и в настоящее время слова одного из последователей В.В. Докучаева, отметившего, что «до сих пор мало обращается внимания на значение насыщенного влагой воздуха почв для биологии. Все длительно живущие в почве организмы и части организмов приближаются по своему строению к водным организмам и беззащитны против влияния сильного испарения. Это касается в первую очередь корней растений...» (Ramann, 1911). Рэссел (1931) писал, что «известно, что на глубине 2—

8 дюймов и ниже поверхности почвы биологические условия варьируют меньше, чем на самой поверхности: температура бывает более ровной, а воздух почти всегда близок к насыщению влагой; не наблюдается заметной разницы в степени влажности, которая... влияет на распределение наземных животных».

Доказанная Лебедевым (1912, 1936) и подчеркиваемая Вильямсом насыщенность воздуха в почве водяными парами, снижающая угрозу гибели от высыхания, константность температурных условий в почве, варьирование содержания кислорода и углекислоты, возможность вертикальных миграций в почве и, наконец, присутствие в ней пленочной и капельной воды — признаки, сближающие условия существования в почве с условиями существования в воде. Возможность же дыхания кислородом воздуха и ~~условия~~ влияние силы тяжести для мелких форм,двигающихся с использованием существующей в почве скажности — черты, сближающие условия существования в почве с условиями типично наземными. Трехфазность же почвы представляет совершенно особые условия для передвижения в ней, специфические для почвы, до некоторой степени сходные с которыми создаются и в тканях наземных растений.

Особенности водно-воздушного режима почв позволяют выделять почву (и подстилку, рассматриваемую почвоведом как верхний горизонт почвы — A_0), как среду, по своим главнейшим экологическим особенностям промежуточную между водной и воздушной средами. Этим определяется тот интерес, который представляет для зоологов-эволюционистов почва, как среда, через которую мыслим переход от водного образа жизни к наземному, переход, не требующий спонтанного появления особенностей, основным образом меняющих организацию.

В 1891 г. вышла интересная книга Зимрота (Simroth, 1891), в которой автор высказывает много гипотез о происхождении различных групп наземных животных. Многие из развиваемых этим автором построений чересчур гипотетичны (и даже фантастичны), чем в значительной степени и объясняется то, что его книга предана почти полностью забвению. Для нас она представляет тот интерес, что в ней автор старается проследить не только последовательные изменения организации в процессе эволюции, но и

условия среды, в которых эти изменения могли протекать. Отмечая, что первые наземные организмы должны были встречаться в местах, где затруднено высыхание, Зимрот пишет, что «Из ила дорога, исключая высыхание, ведет в почву. *Limicolae* становятся *terricolae*... *Terricolae* в своих щелях пользуются влажной, равномерно насыщенной атмосферой». Он различает и другие группы животных, требовательных к высокой влажности воздуха: *humicolae* — обитатели разлагающихся остатков, *muscicolae* — обитатели низкого мха, *tubicolae* — обитатели трубок, чехликов и ходов, *giragiae* — обитатели самых берегов водоемов. Все это те условия, в которых мыслимо выживание водных организмов в периоды отсутствия воды. Гессе (Hesse, 1924), анализируя местообитания различных наземных животных и степень их требовательности к влажности воздуха, условно выделял две группы — «животных влажного воздуха» и «животных сухого воздуха». Повторяя многие положения Зимрота, Гессе, однако, не выделяет почву как специфическую среду с постоянно благоприятными условиями существования для животных, чувствительных к высыханию. В новейшее время Реми (Remy, 19v32), короткой заметке о детритофауне лесов отметил, что в ней имеется много космополитических примитивных форм, которые по своей организации, могли дать начало новым группам организмов. Именно в этой примитивности многих обитающих в почве форм коренится существенное различие между почвенной и пещерной фаунами. Обитатели пещер — узко специализированные формы, тогда как обитатели почвы часто принадлежат к наиболее примитивным группам наземных животных. Этой примитивности, отсутствия узкой специализации обитателей почвы недоучел Пирс (Pearse, 1936) в сво-

ей оценке почвы, как возможной среды перехода от водного образа жизни к наземному, расценивавший обитание в почве, как единую экологическую категорию с пещерным образом жизни, «ведущее к тупику эволюции».

При анализе условий существования низших представителей наземных групп животных, особенно тех групп, в которых имеются и водные формы и обитатели суши, обращает на себя внимание то, что низшие наземные представители во всех группах — почвенные или очень тесно связанные с почвою формы (Гиляров, 1944, 1948). Это особенно четко выявляется, если выделить почву из общей категории наземных местообитаний в особый специфический тип местообитаний, противопоставляя почву как среду и водной среде, и открытым поверхностям суши. Проведя такое разделение, рассмотрим распределение по местообитаниям главнейших групп животных.

Почвенные Protozoa. В отношении простейших важно отметить, что среди них нет настоящих наземных групп — все простейшие либо типично водные формы, обитающие в активном состоянии в водоемах, хотя бы таких незначительных по объему как капли воды в трещинах коры деревьев, либо же почвенные обитатели. В почве простейшие могут находиться либо в каплях почвенной влаги, либо в состоянии, адсорбированном к почвенным частицам в пленках воды. В 1 г почвы содержится до полутора миллионов простейших, прилипших к поверхности почвенных частиц (Вильяме, 1939). Специфических почвенных форм простейших, таких, которые бы не встречались в пресных водах, в почве не встречается (кроме *Amoeba terricola*).

С точки зрения близости биотических условий в почве и в воде большой интерес представляет находение Бродским (1927, 1928, 1930, 1937) в пустыне Каракум обильной и специфической фауны живых и субфоссильных раковинных корненожек, представленных отклонившимися от морских родичей формами. Эти фораминиферы, встречающиеся на довольно большой глубине, являются реликтами фауны моря, прежде бывшего на месте пустыни. Эти корненожки в сущности не столько обитатели почвы, сколько обитатели почвенных вод, и влажный песок с живущими в нем корненожками относится Зерновым (1934) к разряду крайне специфических «погребенных водоемов».

Turbellaria. Огромное большинство свободноживущих плоских червей — водные обитатели, у многих из которых сохранился еще примитивный ресничный эктодермальный эпителий, имеющий как частично локомоторную функцию, так и функцию вспомогательного дыхательного аппарата. Его основная роль — создание постоянного тока воды вдоль поверхности тела животного для обеспечения непрерывного притока воды, обогащенной растворенным в ней кислородом. Среди турбеллярий мы встречаемся с формами, переходящими к наземному образу жизни как в отряде *Rhabdocoela*, так и в отряде *Triclada*. Для не водных турбеллярий характерно обитание именно в почве и мертвой подстилке. Из *Rhabdocoela* многие формы (*Prorhynchus*, *Euporobothria*) обитают во влажной почве охотнее, чем в воде (по Вейдовскому, 1895). Реми находил *Prorhynchus* в подстилке букowego леса. У *P. hytfrophilus* Вейдовский отмечает особенно сильное развитие слизевых желез, причем у него отмечена и редукция ресничного покрова на спинной стороне. Обитающая в почве *Prorhynchus stagnalis* рассматривалась, как самая активная и быстрая турбеллярия. У подстилочной рабдоцелиды *Carcharadopharynx arcanus* отмечено изменение наружного слоя эктодермы, расцениваемое как провизорный кутикулярный слой, как приспособление к жизни в воздушной среде (Reisinger, 1924). В почвах средней Европы зарегистрировано около 30 видов *Rhabdocoela*, в том числе *Archivortex*, *Aderioplea*, *Geocentrophora*, *Prorhynchus* и другие, питающиеся преимущественно почвенными нематодами.

Если среди *Rhabdocoela* обитание в почве является только факультативным образом существования, то наземные планарии (*Triclada*) представляют собою настоящих

наземных животных, часто неспособных к жизни в воде. Эти планарии обитают в почве и в сходных по режиму влажности условиях (под камнями, под стволами деревьев). Сухие периоды года наземные планарии переживают в сгустках слизи, выделяемой их многочисленными железами. Европейские наземные (почвенные и подстилочные) планарии — *Rhynodesmus terrestris* и *Microplana humicola*. В тропиках, например в Бразилии, в сухих частях леса вдали от болот распространены почвенные планарии *Geoplana* (например *G. maxihilliani* и *G. marginata*). Лишенная органов зрения и беспигментная бразильская *G. subterranea* — хищник, охотящийся за земляными червями (Cuenot, 1911). Почвенные планарии являются самыми крупными наземными животными, не имеющими дифференцированных органов дыхания и кровообращения. Длина тела некоторых тропических *Geoplana* превышает 30–40 см, и по своему общему облику они похожи на крупных слизней. Во влажных тропических лесах планарии рода *Bipalia* поднимаются даже на деревья.

Немертины. Большинство представителей этой группы червей являются обитателями моря, лишь немногие формы — пресноводные или наземные (Паркер и Гасвелл, 1904). Переходя от водного образа жизни к наземному, немертины в тропических странах становятся обитателями почвы, заселяющими влажные земли, но расположенные иногда и далеко от берега моря. *Geonemertes agricola* живет вблизи моря, но уходит и довольно высоко от зоны прилива, а *arboricola* на Сейшельских островах поселяются даже под корой деревьев, поднимаясь на высоту до 14 м над поверхностью почвы. Для почвенных немертин, как и для планарии, характерно выделение большого количества слизи, а для некоторых форм отмечена и редукция ресничного покрова (для *G. chalicophdra*). Большинство почвенных немертин имеет цилиндрическую форму и длину тела, не превышающую 7–8 см, т. е. они напоминают по внешнему облику земляных червей. Некоторые почвенные немертины (*G. agricola* и *G. chalicophora*) не выносят затопления пресной водой, т. е., приспособившись к относительному дефициту влаги, не способны к существованию в резко гипотонической водной среде.

Нематоды. Свободноживущие «нематоды живут везде: в морской и пресной воде, во влажной почве» (Филипьев, 1929, 1934). Впрочем, нематоды могут встречаться и в почвах очень сухих зон, например в пустынях. Оценивая филогенетические связи различных групп нематод, Филипьев (1934) отмечает, что первоначальной средой их обитания следует признать море. В море встречается наибольшее количество видов, причем представляющих почти все отряды свободноживущих нематод. Морские формы наиболее полно организованные, т. е., по представлениям гельминтологов, наиболее примитивные. Благодаря обитанию в изотонической среде — кутикула их легко проницаема. От морских форм, через солоновато-водные можно проследить переход нематод к обитанию в пресных водах. Пресноводные нематоды имеют менее проницаемую кутикулу, а наземные нематоды (т. е. почвенные) произошли, по Филипьеву, от пресноводных, характеризуясь еще меньшей проницаемостью кутикулы. Наиболее приспособлены к жизни в почве *Anguillulidae* и *Plectidae*. Совершенство кутикулярного панциря, изолирующего от внешней среды, у *Anguillulata* позволяет рассматривать эту группу как родоначальника паразитических форм и многих вторично-водных нематод, которых можно отнести к разряду гомеоосмотических животных. Возникновение самых основных признаков организации нематод — круглую форму тела и наличие толстой кутикулы, Филипьев рассматривает, как результат рюющего образа жизни в дне водоемов. «Развитие плотного панциря следует поставить в связь с обитанием очень многих нематод среди зерен песка, где в противном случае они могли бы быть размолоты при движении воды». Этот кутикулярный панцирь, даже у почвенных *Anguillulata*, наиболее приспособленных к обитанию вне воды, в активных стадиях является проницае-

мым для диффузии дыхательных газов и для испарения. Поэтому почва и сходные субстраты представляют единственные типы среды, которые позволяют нематодам свободное существование при дыхании кислородом воздуха.

Annelida. Polychaeta. Среди полихет подавляющее большинство — обитатели моря. Однако среди них имеются немногочисленные пресноводные жители, а сравнительно недавно были найдены и описаны полихеты, перешедшие к наземному образу жизни, дышавшие воздухом и обитающие в почвах мангровых зарослей Зондских островов. Таковы полихеты *Lycastis vivax* и *Nereis vitabunda*, характеризующиеся мощным развитием кутикулы, особенно выраженной на голове, где она образует подобие головной капсулы Chilopoda. Эти формы и в своем развитии утрачивают связь с водой, укрепляя свои яйца на спинных циррусах параподий. Дальше других полихет вглубь суши проникает *Lycastopsis amboinensis*, живущая, как и встречающиеся вместе с нею *Peripatus* и многоножки, в подстилке, под опавшими листьями и лежащими на земле стволами деревьев. Гармс (Harms, 1934) отмечает, что и по общему облику эти полихеты похожи на хилопод и характеризуются примитивной зачаточной членистостью параподий, при помощи которых передвигаются эти nereиды. Движения их напоминают движения сколопендры по поверхности субстрата, но в почве *Lycastis* движется как земляной червь. Таким образом, и в типично водной группе полихет переход к наземному образу жизни совершается через почву. У наземных полихет, как у наземных немертин и турбеллярий, наряду с утолщением эпителия развиты железы, выделяющие слизь. Дышат наземные полихеты всей поверхностью тела, причем у них Гармс отмечает зачатки возникновения трахеоподобных трубчатых углублений покровов.

Интересные наблюдения над переходом к обитанию в почве морских полихет сделал Эрзог (Herzog, 1936), нашедший, что в Провансе *Nereis diversicolor* обитает в сухих местах, прорывая в почве ходы, «напоминая своим образом жизни скорее дождевого червя, чем полихету». О встречаемости в почве полихет имеются и более старые указания.

Oligochaeta. Олигохеты делятся на две естественные экологические группы «Limicolaе», включающие преимущественно пресноводные формы и «Terricolae» — земляных червей. Oligochaeta-Limicolae — примитивнее, чем Terricolae (эти группы соответствуют и распространенному у систематиков делению олигохет на Microdrili и Megadrili). Хотя большинство Limicolae живет в пресных водоемах, в этой группе имеются почвенные формы, обитающие в богатых разлагающимися остатками, хорошо аэрируемых почвах, преимущественно в верхних ее слоях. Наиболее обычными представителями обитающих в почве Limicolae являются Enchytraeidae, численность которых на 1 м² выражается нередко тысячами и десятками тысяч.

Интересен случай приспособления типично водной олигохеты Tubifex к обитанию в почве. Исследования, проведенные через 8 лет после осушки озера Федерзее (Harms, 1934), показали, что в почве сохранились и продолжали размножаться трубочники, причем в организации их произошли некоторые изменения, выражающиеся прежде всего в утолщении кутикулы. Этот случай приспособления к воздушному дыханию и обитанию в почве такого типичного обитателя бентоса, каким является *Tubifex*, хорошо иллюстрирует возможности перехода водных беспозвоночных к наземному образу жизни через почву и темпы изменения организации животных при изменении условий существования.

Группа Terricolae включает в основном почвенные формы, в умеренном и холодном поясах северного полушария Lumbricidae, в тропиках Glossoscolecidae и Megascolecidae, включающие гигантских *Megascolides australis* и др., среди которых встречаются и некоторые вторично-водные представители. Наземные Terricolae — обитатели почвы и

сходных субстратов (разлагающаяся древесина и т.п.). Однако, например, в роде *Pheretima* (Megascolecidae), огромное большинство представителей которого — типично почвенные формы, имеются формы (*Ph. moultoni*), которые перешли к открытому образу жизни, правда в биотопах, в которых насыщенность воздуха водяными парами близка к полной. *Ph. moultoni* на острове Борнео ползает по стволам и листьям деревьев, т.е. встречается в условиях открытого образа жизни. Приспособленность к существованию на поверхности субстрата сказывается и в том, что *Ph. moultoni* утратила округлость поперечного сечения и по форме дорзовентрально сплющенного тела несколько напоминает голого слизня. В то же время опыты индусского физиолога Баля (Bahl, 1945) показали, что типично почвенные представители *Pheretima*, распространенные в Индии, еще сохранили черты приспособленности к обитанию в воде. Земляные черви этого рода характеризуются экономным выделением мочевой жидкости только через нефридии, сохраняющие воду (опорожнение кожных пузырьков нефридиев происходит один раз в 3 дня, экскременты сухие). В воде, где в условиях опыта черви *Ph. posthuma* без пищи жили около трех недель, они оказывались способными к осморегуляции. При этом осморегулирующим органом является кишка, через которую выделяется вода в количестве, достигающем почти половины объема тела в сутки. Таким образом, и для группы Oligochaeta в целом можно почву рассматривать как среду перехода от водного образа жизни к наземному. От обитания в почве они переходят и к обитанию на открытой поверхности, к наземному образу жизни.

Arthropoda. Crustacea. Для класса ракообразных характерно существование в водной среде, преимущественно в море. Некоторые авторы, исходя из самых общих особенностей строения ракообразных, выводят их из наземных форм, считая, что редукция кровеносной системы и ресничного покрова, развитие экзоскелета, положение членистых конечностей на брюшной стороне тела, поперечная полосатость мускулатуры и другие признаки членистоногих возникли как приспособления к наземному образу жизни, и что обитание ракообразных в водной среде имеет вторичный характер. Такая парадоксальная точка зрения развивалась некоторыми зоологами — Зимротом (1891), Фоксоном (Foxon, 1935), исходившим из близкой аргументации. Но даже если принять происхождение ракообразных от наземных членистоногих (гипотеза совершенно неубедительная), бесспорно, что подавляющее большинство ракообразных — представители водной, преимущественно морской фауны, и лишь единичные представители переходят к наземному образу жизни, причем тесная связь современных наземных форм с водными и вторичность приспособлений к наземному обитанию не вызывают сомнений. Из Entomostraca только два представителя отмечены для суши, *Moraria* и *Canthocamptus* (Naupactidae, Copepoda), причем оба найдены в почве (France, 1922). Среди Malacostraca формы, переходящие к наземному образу жизни, известны для многих групп. Наиболее совершенны приспособления к наземному образу жизни, к дыханию воздухом в отряде равноногих, в котором большинство — морские формы, немногие пресноводны и лишь одно надсемейство Oniscoidea представлено наземными формами.

Среди Oniscoidea имеются амфибиотические представители (Ligiidae, Trichoniscidae и др.) дышащие при помощи листообразно измененных радиально складчатых эндоподитов плеоподиев. Этот тип дыхания сохраняется и у типично наземных мокриц, у которых можно говорить о функционирующих кровеносных жабрах, увлажняемых выделениями плеоподных желез. Большинство таких мокриц сохраняет способность к дыханию в воде. Известны приспособления Oniscidae, при помощи которых осуществляется капиллярное поднятие к жаберным листкам воды, получаемой от влажной почвы или других увлажненных субстратов. Такие приспособления отсутствуют у амфи-

биотических форм и у форм, наиболее приспособленных к воздушному дыханию, например *Armadillidium*, имеющих так называемый трахеальный орган. От амфибиотических *Ligia*, обитающих между камнями в зоне прилива, легко провести ряд к обитателям местообитаний, в которых воздух насыщен парами воды, и «через все переходы к таким формам, которые живут в сообществе с вполне ксерофильными животными» (Miller, 1938). Днем мокрицы ведут скрытый образ жизни, прячась под камнями, стволами упавших деревьев, зарывшись в землю, то есть, они тесно связаны с почвой. Для питания большинства мокриц характерна сапрофагия.

Несомненно, одним из наиболее ксерофильных элементов среди мокриц является пустынная мокрица *Hemilepistus elegans*, широко распространенная в Голодной степи. Эта мокрица изучалась как серьезный фактор почвообразовательного процесса в засоленных лёссовых почвах среднеазиатских пустынь нашим известным почвоведом Н.А. Димо (1945). Пустынные мокрицы, питаясь по ночам листьями различных солянок, скрываются днем, когда угроза гибели от высыхания особенно велика, в своих норках. Норки пустынной мокрицы вертикальные, глубокие, уходящие на глубину 80–100 см. Отверстие норки, как это наблюдал еще Фаусек (1906), мокрицы закрывают словно пробкой спинной стороной своего тела. Спинные щитки пустынной мокрицы вооружены зубчатыми гребешками, к которым всегда прилипает почва, образуя сплошные плотные земляные панцири. Расположенные на брюшной стороне дыхательные органы мокрицы соприкасаются с воздухом замкнутой полости норки, дно которой достигает слоев почвы с влажностью, превышающей максимальную гигроскопичность, чем обеспечивается дыхание обогащенным водяными парами воздухом. Фаусек считал, что значение слоя почвы, присохшего к телу мокрицы, маскировочное, но вероятнее предположить и его изолирующее значение. Почва, прилипшая к щиткам, затрудняет испарение. Таким образом, обитая в ксерофитной местности, пустынная мокрица остается гигрофилом, связанным с условиями высокой насыщенности воздуха водяными парами. На легких почвах мокрицы в Средней Азии не встречаются, что связано и с невозможностью рытья глубоких норок маленького диаметра в почвах с более рыхлым сложением.

Следовательно, даже наиболее ксерофильные из Oniscoidea нуждаются в богатом влагой воздухе и тесно связаны с почвой как со средой, обеспечивающей минимальные потери влаги от испарения. Такие выводы хорошо согласуются с данными лабораторных опытов над калифорнийскими наземными мокрицами, показавшими, что виды, встречающиеся в наиболее сухих местностях, требуют полной насыщенности воздуха водяными парами и не выносят даже небольшого дефицита влаги в течение длительного периода времени. И в наиболее ксерофитных условиях микроклимат, в котором находятся большую часть времени мокрицы, характеризуется насыщенностью воздуха водяными парами. Некоторое ограниченное время мокрицы способны пребывать и в ненасыщенной водяными парами среде. Длительность такого пребывания коррелирует со степенью приспособленности к воздушному дыханию и к защите от потери влаги. При 30 °С и в сухом воздухе (дефицит влажности 31.5 мм) *Armadillidium vulgare* выживали 390 минут, *Porcellio scaber* — 330 мин. *Ligidium gracilis* — 33 мин. (Miller, 1938). *L. gracilis* дышит поверхностью нежных жаберных листочков, тогда как *Porcellio* имеет трахейное дыхание, а у *Armadillidium* трахейное дыхание достигает наибольшей высоты, становясь главным источником снабжения тканей кислородом (специальные опыты показали, что экстирпация трахейного органа у *Armadillidium* губительна для животного). Между степенью совершенства органов воздушного дыхания и степенью ксерофитности местности, в которой обитают мокрицы, имеется прямая корреляция, но места, в которых они проводят большую часть времени (почва, включая и полости между повер-

хностью мелкозема и лежащими на нем камнями), повсеместно характеризуются постоянной насыщенностью водяными парами.

Среди Amphipoda наземное существование известно для представителей рода *Orchestia*. «Отдельные виды встречаются вдали от воды под камнями и в рыхлой земле, вместе с наземными изоподами (*Orchestia bottae*)», т. е. и для амфипод средой перехода к жизни на суше является почва. В различных группах, Decapoda имеются представители, оставляющие воду. Среди Paguridae наземный образ жизни известен для *Coenobita rubescens*, который прокладывает ходы в почве, иногда на глубину до 1 м, и вредит плантациям какао (Sorauer, 1925).

Адаптации многих ракообразных к обитанию в мангровых зарослях разбираются в литературе. Пальмовый краб — *Birgus latro* лазает даже по деревьям, но размножение его происходит в норах в земле, на дне которых скапливается вода, хотя еще Боррадейль показал, что взрослые *Birgus* задыхаются в воде. Живущие в норах в почве крабы Gecarcinidae амфибиотичны, проходят стадию зюла в воде (*Ocyrode*, *Uca* и др.). На островах Малайского архипелага в некоторых местах почва прорыта большим количеством ходов, проделанных *Uca*, выходящими из почвы только изредка. Многие десятиногие раки из Macruga, например американский *Cambarus*, вредящий плантациям хлопчатника, живут в норах на полях. Эти раки гибнут, будучи погруженными в воду, так же, как и тасманийский *Engaeus*, обитающий в ходах в почве. Таким образом, и в отношении ракообразных, переходящих к наземному образу жизни, четко сказывается роль почвы как переходной среды, в которой возможно воздушное дыхание при минимальной угрозе гибели от высыхания.

МЕСТООБИТАНИЯ ОНЫХОФОРА И МЫРИПОДА

Onychophora. Выделяемые теперь в самостоятельный тип Onychophora сочетают в себе признаки членистоногих и аннелид. Ранее Onychophora относились то к членистоногим (класс Protracheata), то к червям, и по современным представлениям они не могут рассматриваться как исходная группа, давшая начало наземным членистоногим (Федотов, 1933, Snodgrass, 1938); Несомненно, однако, наличие большого количества примитивных признаков в этом типе животных, сходных с признаками примитивных наземных членистоногих.

Onychophora — типично наземные животные. Несмотря на наземный образ жизни (конечно, в широком смысле слова) и приспособленность к дыханию кислородом атмосферного воздуха при помощи изолированных друг от друга пучков трахей, количество которых, например у *Peripatus edwardsi*, достигает в среднем 75 на каждом сегменте, Onychophora исключительно чувствительны к высыханию: за 15 минут нахождения в токе сухого воздуха со скоростью 7 м/сек. *Peripatopsis* теряет 39% веса, тогда как даже дождевой червь теряет при этих условиях только 18%. Поэтому первичнотрахейные обитают в таких местах, где минимальна потеря влаги за счет испарения: в трещинах почвы, в подстилке влажных лесов, под камнями, под стволами деревьев, в гниющей древесине и т.д. При передвижении в почве они ощупывают ходы своими усиками, преодолевая препятствия сильными сокращениями кольцевой мускулатуры, т. е. по такому же принципу, как и дождевые черви. Глаза служат для восприятия световых раздражений, позволяя отрицательно фототактичным перипатусам избегать появления на поверхности почвы днем в условиях, способствующих гибели от высыхания.

После нахождения ископаемых Articulata — Xenusion и Aysheia происхождение Onychophora от водных форм получило палеонтологическое доказательство, принимаемое Ламером (Lameere, 1922), Федотовым, 1933 и др. Таким образом, класс наиболее низко организованных наземных животных состоит из представителей, обитающих в

почве или в экологически сходных субстратах, и происшедших, вероятно, от водных форм.

Myriapoda. В подтипе Tracheata многоножки представляют собою группу более примитивную, чем насекомые. Низшие представители многоножек — Symphyla являются типично почвенными обитателями. Paucipoda также типичные обитатели верхних горизонтов почвы и подстилки. Среди Diplopoda преобладают почвенные формы (или обитатели сходных по физическим условиям сред), встречающиеся под камнями, в расщелинах скал, под корой деревьев и т.п.). Лишь во влажных тропических лесах встречаются Diplopoda, менее связанные с почвой, обитающие на деревьях. Chilopoda, группа многоножек, наиболее близкая по многим признакам к насекомым, чрезвычайно тесно связана с почвой. Сохраняющие наиболее примитивные черты Geophilomorpha — типичные обитатели почвы. Lithobiomorpha и Scolopendromorpha также тесно связаны с почвой формы (хотя степень их связи и меньше, чем у Geophilomorpha), они выходят обычно на поверхность только в ночные часы, при повышении влажности воздуха. Наиболее приспособлены к открытому обитанию Scutigerae, характеризующиеся многими чертами конвергенции с насекомыми (уменьшение числа сегментов тела, их плотное слияние, удлинение конечностей и расчленение лапки, прогрессивное развитие органов чувств — фасеточных глаз, усиков и т. д.). Scutigera, обитая под камнями, часто выходит и на поверхность почвы. Таким образом, в целом группа многоножек, наиболее примитивная в подтипе трахейных, является также связанной в основном с обитанием в почве, лишь в отдельных ветвях дающая формы, менее связанные с почвой и сходными субстратами (ср. Гиляров, 1948).

ОБИТАНИЕ В ПОЧВЕ НАСЕКОМЫХ

Обитание в почве характерно для низших групп насекомых. В почве, в подстилке, в гнилых пнях обитают Protura. В таких же условиях встречается и большинство Diplura (Campodeidae, Japygidae, встречаются также во мху). Лишь небольшое количество представителей Apterygota способно к более или менее длительному существованию вне почвы и других укрытий. Таковы, например, питающиеся листьями *Sminthurus viridis* среди Collembola или выходящие иногда на поверхность почвы *Machilis* среди Thysanura. У *Machilis*, как приспособление к открытому образу жизни развиваются даже фасеточные глаза.

Среди наземных насекомых с неполным превращением низшие группы включают насекомых, большинство которых тесно связано с почвой или с субстратами, близкими к почве по физическим свойствам. Таковы таракановые (Blattoidea), обитающие в лесной подстилке, под камнями и т.д. В таких же условиях обитает и представляющая особый отряд Grylloblattoidea *Grylloblatta campodeiformis*, «бегающая под камнями, как многоножка». У насекомых наиболее древние и прочные экологические связи находят свое отражение в выборе мест размножения, мест откладки яиц. Постоянство инстинктов яйцекладки было использовано Мордвилко (1923, 1936, 1929, 1936) для воссоздания истории некоторых групп тлей, установления первичных их связей с кормовыми растениями. При определении кормовых связей растительноядных насекомых с полным превращением основными кормовыми растениями считаются те, на которых происходит питание личинок (Щеголев, 1940). С этой точки зрения интересно, что большинство Orthoptera в период размножения связано с почвой.

Среди Grylloidea низшие формы (Gryllidae) откладывают яйца в почву и в течение постэмбрионального развития нередко зарываются в землю, примером чему могут служить повреждения полевым сверчком корней свеклы. Многие Grylloidea вторично перешли к почти постоянному обитанию в почве (*Gryllotalpa*, *Brachytrypes*, *Cylindrochaeta*,

Cylindroryctes и др.) Уокер (Walker, 1932) отмечает, что сверчки вообще в значительной степени обитатели почвы.

У *Locustoidea* откладка яиц у более примитивных форм также производится в почве. Некоторые кузнечиковые на всех стадиях развития держатся в почве. Таков калифорнийский *Stenopelmatus irregularis*, выходящий из почвы только по ночам, и индийский *Schizodactylus*, вредящий иногда корням растений. Саранчевые (*Acridoidea*) представляют собой наиболее ксерофильную группу прямокрылых, наиболее освобожденную от связи с почвой. Но и у них яйца всегда развиваются в почве, причем развитие начинается только в период, когда влажность почвы в слое, в котором отложены кубышки, поднимается выше мертвого запаса.

Преимущественно почвенными формами являются и эмбии (*Embioptera*), являющиеся очень влаголюбивыми организмами, хотя и распространены в ксерофитных условиях. В конце сухого лета 1946 г. на южных склонах со сланцевой почвой в районе Ялты я наблюдал уход *Haploembia taurica* на глубину около метра, в слой почвы, насыщенный водяными парами. То же относится и к термитам.

Большинство ухверток держится в трещинах почвы, под камнями и т. д. В отряде *Hemimetabola* среди *Rhynchota*, наиболее приспособившихся к открытому образу жизни, тесная связь с почвой на ранних стадиях развития обнаруживается у *Cicadidae*, семейства, кладущегося обычно в основу подотряда *Homoptera*. Личинки (нимфы) *Cicadidae* развиваются в почве, часто на значительной глубине. Среди тлей обитание в почве свойственнее более примитивным группам (*Pemphiginae*, *Lachninae*). То же наблюдается и у кокцид.

У *Holometabola* связь с почвой также характерна для более примитивных форм многих отрядов. Особенно тесно связана с почвой личиночная, в основном питающаяся стадия. Взрослая стадия *Holometabola*, приспособившаяся к активному расселению путем полета, всегда в большей или меньшей степени приспособлена к открытому образу жизни. Приспособленность всего онтогенеза к открытому обитанию в воздушной среде отстает в процессе эволюции от приспособленности к этим условиям взрослой стадии. Поэтому именно условия среды, в которой протекает личиночная стадия (обычно более длительная, чем взрослая), являются основным моментом, определяющим экологическую характеристику вида.

Среди жуков преимущественно почвенными являются личиночные стадии *Adephaga* (не водных) и более примитивных *Polyphaga* — *Staphylinidae*, *Pselaphidae*, бразильские *Gnostidae*, *Scydmaenidae*, *Silphidae*, *Sphaeriidae*, *Corylophidae*, *Scaphidiidae* (переходят из почвы и в плодовые тела грибов), *Histeridae* и др. Даже в таких специализированных семействах, как например *Curculionidae*, для более примитивных форм характерно развитие в почве. В почве развиваются *Curculionidae-Adelognathi* (*Brachyderini*, *Tanymecini*, *Otiorrhynchini*), и более примитивные из *Curculionidae-Phanerognathi* (*Cleonini*), откладывающие яйца в почву или на ее поверхность. Для более же специализированных *Curculionidae-Phanerognathi* (*Hylobiini*, скрытнохоботники, семееды и т.д.) характерно развитие личинки в тканях кормового растения, в полостях между тесно соприкасающимися частями растения (*Apion apricans*, *Ceuthorrhynchus punctiger*) или даже открытое обитание на листьях растения (*Phytonorrtus*, *Cionus*).

Распределение местообитаний личинок 101 семейства жуков (по системе, принятой Лэффю, 1923) показано в таблице 8.1.

В таблице 67 цифры в скобках относятся к представителям тех семейств, для которых не только данное местообитание является типичным. Например, в сем. *Ghrysomelidae* для личинок *Sagrinae* типично обитание в почве, для *Donaciinae* — в воде, для *Cassidinae* — на поверхности листьев. Непрерывность естественного эколо-

Таблица 8.1. Типичные местообитания личинок главнейших семейств жуков

Подотряд	Местообитания						
	почва (включая A_0)	мертвая и гнилая древесина, детрит и пр.	внутри живых растительных тканей	на поверхности листьев, открытые местообитания	на животных	в воде	неизвестно
Adephaga	2	2	-	-	-	5	-
Polyphaga							
Staphylinoidea	9	3	1	-	1	-	2
Scarabaeoidea	1	3 (+1)	(1)	-	-	-	-
Clavicornia	6	8 (+3)	2 (+4)	1	-	3	5
Serricornia	6	8 (+3)	(1)	-	-	(1)	2
Heteromera	5	7 (+4)	1 (+2)	-	(1)	-	5
Phytophaga	(2)	-	4	(1)	-	(1)	-
Rhynchophora	2	2 (+1)	2 (+1)	(1)	-	-	1
Итого:	30 (+4)	33 (+12)	10 (+9)	1 (+2)	1 (+1)	8 (+2)	15

гического ряда переходов личинок от обитания в почве к открытому обитанию на поверхности листьев у Chrysomelidae может иллюстрироваться такими группами, как Criocerini и Scyrtoccephalini, у которых личинки, хотя и обитают на поверхности листьев, защищены от высыхания чехликами из экскрементов.

Если даже учесть несомненную искусственность группировок «Clavicornia» и «Serricornia», наглядно проявляется общая тенденция: в низших группах преобладают формы, обитающие в личиночной стадии в почве в близких субстратах (детрит, мертвая и гнилая древесина и т. п.), и только представители отдельных высших групп переходят к открытому обитанию. Вторичный переход к обитанию в воде наблюдается преимущественно в тех группах, в которых личинки связаны в основном с почвой. Так, например, среди Adephaga плавунцы и близкие семейства водных жуков несомненно произошли от жужелиц; незащищенность от высыхания личинок, приуроченность к среде, насыщенной водяными парами, через увлажненные обитания (как, например, у *Chlaenius*, *Elaphrus*) делает такой переход вполне возможным. Экологическим доказательством происхождения Dytiscidae от почвенных форм может служить окукливание их в прибрежной почве.

Таковы же соотношения и у Chrysomelidae. Уклонившаяся ветвь Donaciinae, у которых личинки развиваются в воде¹, теснее всего связана с Sagraeae примитивной группой листогрызов, у которых личинки живут в почве, питаются корнями. Эти примеры вторичных переходов от обитания в почве к обитанию в воде облегчают понимание происхождения водных групп насекомых (см. ниже) и подтверждают изложенную выше трактовку почвы как среды, приближающейся по некоторым своим экологическим особенностям к условиям водоемов.

Сходные связи с почвой менее специализированных групп наблюдаются в отряде Lepidoptera, который в целом можно считать более зависящим от состава растительно-

¹ Правда, *Donacia*, как и все листогрызы, тесно связана с растениями, дыша даже кислородом воздуха воздушноносных клеток водных растений.

ти. Полное освобождение всех стадий от насыщенной влагой атмосферы характерно только для *Rhopalocera* — дневных бабочек. Для гусениц многих *Heterocera* характерно развитие в ограниченных полостях, уменьшающих испарение — в чехликах (*Psychidae*, *Coleophaga*, многие *Pyralidae*), в ходах тканей растений (*Cossidae*, *Sesiidae*), в почве (многие *Noctuidae*). Среди *Heterocera* большинство проходит стадию куколки либо в почве (*Noctuidae*, *Geometridae*, *Sphingidae* и др.), либо в плотных коконах или ходах, исключающих угрозу гибели от высыхания. Окукливание в почве характерно и для многих гусениц, питающихся открыто на растениях (бражники, пяденицы, высшие дольки).

Личинки *Neuroptera* в более примитивных группах тесно связаны с почвой (*Ithonidae*). В других семействах наблюдаются переходы к открытому существованию через такие промежуточные типы обитаний, как, например, в ямках у поверхности почвы (*Mutgmesoleonidae*, *Nemopteridae*), в трещинах коры (*Dilaridae*) и т.д. Многочисленны переходы и к вторично водному образу жизни: у *Osmyidae* — личинка амфибиотична, у *Sisyridae* и *Nemerobiidae* — водная, как и у близких *Megaloptera* (*Sialidae*).

Группа *Hymenoptera* в целом, по-видимому, связана с почвой вторично. Низшие сидячебрюхие перепончатокрылые в личиночной стадии — фитобионты, либо ведут скрытый образ жизни, проделывая ходы в тканях растений (*Cephidae*, *Siricidae*) или питаются животными, обитающими в ходах (*Oryssidae*), либо переходят к открытому обитанию на растениях (большинство *Tenthredinidae*). Открытый образ жизни личинок пилильщиков, очевидно, вторичен, что доказывается хотя бы тем, что и в случае открытого существования личинок, яйца откладываются внутрь тканей растения.

Для стебельчатобрюхих характерно развитие личинок во влажной среде. У паразитических форм — в тканях живых организмов (*Cynipoidea* и часть *Chalcidoidea* — в растительных тканях, большинство *Chalcidoidea*, *Sephoidea*, *Ichneumonoidea* — в животных), у *Vespoidea*, *Apoidea* и *Formicoidea* — в специальных камерах и гнездах, сооружаемых взрослыми особями, у *Chrysoidea* — в чужих гнездах. Многие формы (*Sphecoidea* и ряд представителей вышеназванных семейств) развиваются в почве. Хотя в целом для отряда связь с почвой, по-видимому, является вторичной, интересно, что во многих группах в почве обитают наиболее примитивные формы. Так, например, среди муравьев наиболее примитивные жалоносные *Ponerinae*, имеющие подвижных личинок и лишь зачатки колоннального образа жизни, живут в почве в очень простых гнездах.

Среди более примитивных *Diptera* (подотряд *Nematocera*) менее специализированные перипнеустические личинки *Bibionidae* развиваются преимущественно в почве. В почве, в детрите и грибах развиваются также перипнеустические мицетофилиды. Большинство метапнеустических личинок *Nematocera* — вторично-водные или вторично-почвенные формы. Почвенные (или вторично-водные) личинки, как правило, и у низших *Brachycera*-*Orthorrhapha* (*Stratiomyidae*, *Leptidae*, *Tabanidae*, *Asilidae*,

Therevidae); имеются и формы, перешедшие к паразитизму. Для *Cyclorrhapha* трудно наметить определенные связи с той или иной средой, так как для них характерно развитие личинок непосредственно в служащем пищей субстрате.

Таким образом, для главнейших отрядов *Holometabola* (*Coleoptera*, *Neuroptera*, *Lepidoptera*, *Hymenoptera*, *Diptera*) намечается тенденция развития более примитивных групп в почве.

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ЛИЧИНОК И ПЕРИОДЫ АКТИВНОСТИ ВЗРОСЛОЙ СТАДИИ

Для *Pterygota* характерно разделение функций в онтогенезе; в типичных случаях взрослая стадия приспособилась к расселению путем полета. Следовательно, для этой стадии всех *Pterygota* характерна булшая приспособленность к условиям дефицита

влаги (большего или меньшего, но постоянного в условиях открытой атмосферы) в сравнении с ведущими скрытый образ жизни личиночными стадиями. Для форм более примитивных, менее приспособленных к дефициту влаги, обычно более характерен ночной образ жизни. Еще Зимрот отметил, что приспособление к недостаточной влажности шло параллельно с развитием светобоязни, указывая, что, например, наземные, обитающие днем в норах, в земле и в укрытиях ракообразные — *Gecarcinidae* (*Birgus*, *Coenobita*), мокрицы — фотофобны и выходят для питания на поверхность только по ночам, тогда как близкие им водные формы — дневные. Он обратил внимание и на то, что низшие насекомые и низшие представители в высших группах также активны преимущественно по ночам. Кеннеди (1928), предполагая, что низшие формы насекомых должны иметь более низкую энергию метаболизма, отвечающую меньшей «интенсивности энергии» среды, пыталась разбить по суточной периодичности активности отряды современных насекомых. Хотя общая тенденция такого рода и намечается, группирование насекомых в схеме Кеннеди носит искусственный характер (например, отнесение всех жуков к группе тенелюбивых форм или всех трипсов — к ночным животным). Более четкие корреляции дает сопоставление условий обитания личинок и периода суточной активности взрослой стадии насекомых; как правило, скрытый образ жизни личинок связан в известной степени с преимущественно ночным образом жизни взрослых стадий: оба признака - приспособления к защите от чрезмерной потери влаги. Однако такие корреляции часто бывают нарушены. Стадии, ведущие скрытый образ жизни в почве, выходят на поверхность обычно только в ночные часы или реже днем при повышенной влажности воздуха (в пасмурную погоду, после сильных дождей). Так ведут себя многие *Apterygota*, личинки жужелиц и даже щелкунов и хрущей. Я наблюдал в Ферганском хребте на берегу реки Кара-Алма после захода солнца переползание с места на место по поверхности почвы такого типичного обитателя почвы как личинка июньского хруща. Дивергентное развитие молодых и взрослых стадий в значительной степени нарушает эти корреляции. Они еще довольно четко проявляются у *Hemimetabola* (уховертки, многие тараканы, медведки, цикады, эмбии, термиты), у которых при скрытом образе жизни личинок (нимф) имаго ведет обычно ночной образ жизни. У *Holometabola* эти связи часто бывают сильно нарушены специфическими вторичными адаптациями одной или обеих стадий. Но и у *Holometabola* эти тенденции довольно ясны. Так, для жуков, живущих в личиночной стадии в почве, в общем характерен преимущественно ночной образ жизни (большинство *Carabidae*, *Staphylinidae*, *Silphidae*, очень многие *Elateridae*, *Tenebrionidae*, *Scarabaeidae* и др.). Для жуков-листогрызов, личинки которых живут открыто, характерен дневной образ жизни (*Cassidini*, *Chrysomelini*). Из долгоносиков преимущественная ночная активность характерна для развивающихся в почве *Adelognathi* (*Otiorrhynchus*, *Sciaphobus*, *Polydrosus*, *Tanytrecus* и др.), вероятно для многих *Cleonini*, тогда как высшим представителям долгоносиков свойственен дневной образ жизни.

Среди чешуекрылых у *Rhopalocera*, гусеницы которых живут и окукливаются открыто, бабочки летают днем и ранее даже выделялись в группу «*Diurna*». Для гусениц тех бабочек, которые летают ночью и вечером, характерно окукливание в почве, в растительных тканях или в коконах и обитание в почве, внутри растительных тканей, в чехликах или в сырых местах. В сем. *Noctuidae* у *Agrotini* бабочки летают ночью, а их гусеницы живут в верхнем горизонте почвы, тогда как бабочки высших представителей совок *Phytometrini* (например, *P. gamma*) и *Melicleiptriini* (например *Chloridea dipsacea*) летают днем, а гусеницы их ведут открытый образ жизни, причем у совки-гаммы даже окукливание может происходить не в почве.

Для Diptera-Nematocera, развивающихся в личиночной стадии в почве (или воде), характерна активность (лёт) в часы с повышенной влажностью воздуха (сумерки, ночь, пасмурная погода).

Такие корреляции между средой обитания молодых стадий и условиями появления на поверхности почвы взрослой стадии (более полные у Apterygota, частично сохраняющиеся и у примитивных групп Pterygota) показывают, что экологически наиболее вероятен первичный ночной образ жизни имаго насекомых.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ПРОИСХОЖДЕНИЯ НАСЕКОМЫХ

Приведенные данные позволяют восстановить экологические условия происхождения насекомых. Переход мелких аннелидообразных водных животных к обитанию в почве и подстилке, в щелях между камнями и т.п. послужил предпосылкой к выработке признаков многоножкообразных. Возможность именно такого направления эволюции доказывается примером современных наземных полихет Малайского архипелага. Изменение условий существования привело у них к утрате дыхательной функции наружных складок тела (спинных ветвей параподий), к усилению значения кожного дыхания и при усилении защитной функции покровов — к образованию зачаточной трахейной системы при приобретении и многих других черт сходства с многоножками. Таким же путем возможно представить себе и происхождение предков многоножек — «Protomyriapoda».

В этих условиях от таких первичных мириапод («Protomyriapoda») в результате олигомеризации, стабилизации числа сегментов и тегматизации со специализацией передних сегментов туловища в направлении приспособления к двигательной функции, произошли и обитавшие в тех же условиях «Protohexapoda». В пользу вероятности происхождения насекомых от многоножкообразных предков свидетельствует и гомология эмбриональных конечностей брюшка насекомых с конечностями мириапод, разобранные Грабером (1891). В ряде групп современных многоножек (Symphyla, Schizotarsia, Glomeridae) мы встречаемся с тенденцией к эволюции в направлении олигомеризации (Догель, 1947).

Повышение прочности покровов (первично, вероятно, связанное с механическими функциями) способствовало защите организма от быстрой потери влаги; с развитием непроницаемости дыхательная функция перешла от всей поверхности покровов к специализировавшимся эктодермальным впяченным участкам, давшим начало трахеям.

Специализация органов дыхания, обеспечивающая возможность развития непроницаемых покровов, с необходимостью вызывается и при постепенном увеличении размеров тела, часто происходящем в течение эволюционного процесса. Возможно, что такое увеличение размеров являлось и одним из моментов, обуславливавших необходимость выхода конечных стадий некоторых «Protohexapoda» на поверхность при обитании мелких молодых стадий в скважинах почвы и подстилки — в среде, в которой обитали первичные Protohexapoda. Возможность таких выходов обеспечивалась непроницаемостью покровов, развитие которой коррелировало с увеличением их механической прочности, связанной с обитанием вне воды и с развитием специализированных органов дыхания.

Возрастающая специализация к определенным условиям существования и требования улучшения условий расселения вида привели к выработке приспособлений для расселения по поверхности почвы. Сначала такие расселительные передвижения по поверхности почвы происходили при выходах на поверхность, облегчавших и взаимное нахождение полов для спаривания. Преимущество расселительных передвижений при таких кратковременных выходах на поверхность и при сохранении такого же типа

движения (ползание) как и в скважинах почвы, заключалось в том, что в таких условиях упрощается передвижение на большие расстояния.

От расселительных кратковременных переползаний предки современных высших насекомых перешли, вероятно, к движению прыжками. Быстрота движения многоногих членистоногих по поверхности твердого субстрата связана с олигомеризацией и бульшей интеграцией туловищных сегментов. Различные решения этого способа расселительных и защитных передвижений наблюдаются в таких группах, как *Collembola*, *Machilidae*, *Lepismatidae*, а также у прямокрылых.

Такой способ передвижения, осложнявшийся пассивным переносом порывами ветра, привел к элементарным формам полета. Увеличению парусности способствовали выросты тела. Такими выростами у предков насекомых, возможно, были паранотальные выросты, первичной функцией которых является защита от высыхания. Такие выступающие за границы боковой стенки тела выросты тергитов мы встречаем у *Machilis*², выходящих на поверхность камней, у многих личинок жуков (*Carabus*, *Silpha*). Аналогичную функцию имеют выросты спинных щитков у наземных равноногих ракообразных, таковы же крылообразные выросты некоторых орибатойдных панцирных клещей.

Функция защиты от высыхания паранотальных выростов *Machilis* явственно следует из следующего простого опыта. Известно, что *Machilis* долго могут сидеть на сухих камнях на солнце. Я прикреплял пойманных махилисов при помощи энтомологических булавок к деревянной щепочке брюшной поверхностью кверху и помещал щепочку на нагреваемой солнцем поверхности камня, на котором обычно сидят утром эти насекомые. Через 12–15 минут при таком положении махилисы погибали.

Дальнейшая эволюция таких исходных для *Pterygota* форм протекала в направлении приспособления взрослой стадии к наиболее совершенному типу активного расселения к полету, к открытому обитанию на поверхности почвы. Так мыслима эволюция от первично бескрылых форм к крылатым насекомым. Предки крылатых насекомых проходили камподеовидные молодые стадии в почве и только во взрослой стадии выходили на поверхность для спаривания и расселения.

С выработкой приспособлений взрослой стадии к полету, к обитанию на поверхности почвы мыслимы два пути эволюции онтогенеза. В одном случае мы имеем тенденцию к уподоблению образа жизни всех активных стадий: выход из яйца на более поздней стадии морфологической дифференцировки, приспособление молодых стадий к открытому обитанию в тех же условиях, что и взрослые особи — путь *Nemimetabola*.

Приспособительная эволюция первичных *Nemimetabola* привела к широкой дивергенции взрослых стадий, приспособленных к открытому образу жизни, и повлекла за собой экологическую радиацию молодых стадий, утративших в большом количестве случаев непосредственную связь с почвой и оставивших скрытый образ жизни. Ветвь «*Protohemimetabola*», продолжавшая вести в основном скрытый образ жизни, дала начало *Isoptera*, *Embiodoptera* и, вероятно, *Psocoptera* и *Zoraptera*. Основное же направление большинства ветвей *Nemimetabola* — переход к открытому образу жизни и фитофагии, еще слабо выражающийся у *Blattoidea* и у *Dermaptera*, яснее в группах *Orthoptera* и достигающий своего наиболее четкого выражения у *Rhynchota*.

Для этих форм характерно приближение образа жизни молодых стадий к открытому образу жизни взрослой стадии, связанной с обитанием в условиях дефицита влаги,

² Гипотезу о происхождении крыльев из паранотальных выростов развивал Гандлирш, а толкование значения прыжков *Machilidae* и их «*plegae*» для понимания происхождения полета, сходное с моим — итальянский энтомолог Грассе. Шванвич (1946) высказывает несколько иную гипотезу происхождения активного полета. Разбор этой теории выходит за рамки моей темы.

и потому — эмбрионализация ранних стадий при увеличении запаса желтка в яйце и выход из яйца более дифференцированной стадии (нимфа).

В другом же случае мы имеем тенденцию к возрастной дивергенции. К выходу на поверхность почвы приспособлялась только расселяющаяся взрослая стадия, тогда как молодые, питающиеся, продолжали вести скрытый образ жизни, свойственный «Protohexapoda». Этот путь — путь Holometabola.

Таким образом, первичной для молодых стадий как для Holometabola, так и для Nemimetabola можно признать камподеовидную (тизануроидную) шестиногую форму.

Допущение, что предки насекомых обитали и развивались в почве и подстилке, в расщелинах скал, под камнями и подобных местообитаниях, характеризующихся насыщенным влагой воздухом, позволяет понять и пути, приведшие к возникновению групп насекомых с водными личинками. Личинки, обитавшие первоначально в прибрежной почве и между камнями на берегу, легко могли вторично перейти к амфибиотическому и водному образу жизни. На ранних этапах эволюции насекомых с неполным превращением от форм, обитавших в прибрежных почвах и щебне, отделились ветви, молодые стадии которых перешли (вторично) к водному образу жизни и дали начало современным поденкам, стрекозам и веснянкам. При таком экологически вполне приемлемом пути филогенеза амфибиотических поденок (а также стрекоз и веснянок) вполне понятным становится наличие у личинок этих групп трахейной системы. Пример случая такого перехода в настоящее время может представить личинка *Osmylus chrysops*. Эта тизануроидная личинка живет между камнями вблизи воды или в ней, но не имеет жабер и дышит двумя парами развитых дыхалец.

Общая организация «наяд» (термин Комстока, 1918), т.е. личинок стрекоз, поденок и веснянок, при исключении признаков адаптации к водной среде, ближе к организации примитивных развивавшихся в почве «Protopterygota», чем, например, нимф у Orthoptera или личинок Rhynchota.

Понятие первичной водности личинок, как это формулируют Гандлирш (1927), Ламмер (1900) или Мартынов (1938), делает возникновение трахейной системы физиологически и экологически совершенно необоснованным. Возникновение трахей возможно только при воздушном дыхании, когда вследствие возрастания плотности покровов или из-за уменьшения величины отношения поверхности к объему кожное дыхание не может удовлетворять потребностям газообмена. Такое независимое конвергентное возникновение трахей имеет место в различных группах членистоногих: у Oniscoidea, у пауков, у клещей, у многоножек и насекомых, а также у Onychophora. У насекомых именно в группе Arterygota мы встречаемся с изолированными трахейными пучками, напоминающими то, что мы имеем у Onychophora и в группе многоножек, среди которых у Chilopoda уже осуществляется тенденция к образованию целостной трахейной системы.

Эволюция в направлении приспособления личиночной стадии к скрытому образу жизни (при эволюции взрослой стадии в направлении приспособления к открытому образу жизни и к активному расселению и полету) привела к сохранению первичных черт строения личинок и даже и к выходу из яйца на более ранней стадии развития, чем у исходных форм (благодаря нахождению личинок в субстратах, обеспеченных пищей). Этот путь эволюции — путь Holometabola, легко согласующийся с точкой зрения Ежикова и Берлеза на эмбриональный характер личинок.

Адаптация молодых и взрослых стадий к различным образам жизни привела к необходимости выработки промежуточной «стадии перестройки» — куколки.

Наименьшие отклонения от молодых форм Protohexapoda представляют собой камподеовидные личинки, имеющие церки (олигоподные личинки Ежикова — Берлеза —

Иммса, характерные для низших групп жуков). От этого типа личинок могут быть выведены и безногие личинки, и специализированные личинки. Увеличение яйцепродукции и выход личинок на еще более ранней стадии (связанной с обеспеченностью личинки пищей) мог привести к формированию многоногих (полиподных) личинок с функционирующими ложными ножками, развивающимися на месте зачатков эмбриональных конечностей.

Эволюция взрослых стадий *Holometabola* в направлении приспособления к открытому образу жизни характерна для различных ветвей *Holometabola* и может быть прослежена и в семействе жуков, и в комплексе нейроптеродных, и в комплексе перепончатокрылых, и в выделяемых Мартыновым ветвях *Mecoptera* — *Diptera* и *Trichoptera* — *Lepidoptera*. Эволюция идет в направлении приспособления к дневной активности, т.е. меньшей зависимости от фактора влажности, большей энергии обмена веществ.

Личиночные стадии высших семейств во многих случаях также приспособились к открытому образу жизни, а во многих группах наблюдаются и вторичные переходы в воду, особенно в более примитивных семействах. При такой постановке вопроса, с одной стороны, исчезает непроходимая пропасть между личинкой и нимфой, об отсутствии которой говорят и данные Генсона (Henson, 1946), с другой же стороны, ясной становится причина приобретения нимфой черт взрослого насекомого (имагинизации), ее более высокий в сравнении с личинкой уровень организации. При такой концепции экологической обусловленности двух типов развития следует, что стадия куколки — стадия, самостоятельно развившаяся у *Holometabola*, но по общему уровню морфологической дифференциации сравнимая с нимфальными стадиями насекомых с неполным превращением.

Таким образом, моя гипотеза экологических путей эволюции насекомых согласуется с новейшими филогенетико-физиологическими взглядами

Кожанчикова (1946), и с основными положениями Ежикова (1929) — с точками зрения, противоположными на первый взгляд. Наличие примерно одинакового количества нимфальных возрастов у насекомых с неполным и личиночных — у насекомых с полным превращением отражает, по-видимому лишь общие закономерности условий роста при наличии плотных хитинизированных покровов. С сильным уплотнением покровов (например, у личинок шелкоунов или чернотелок) количество линек может превысить 10–12. Значительное увеличение числа линек наблюдается и у нимф цикад и связано с длительностью их цикла развития.

Возобновление воздуха в трахейной системе, как показал еще Крог, возможно только при воздушном дыхании; только скорость диффузии газов может обеспечить газообмен через трахеи; диффузия по узким трубкам газов, растворенных в воде — процесс слишком медленный: наполненные водой трахеи не могли функционировать. Сторонники гипотезы происхождения насекомых от предков, обитавших в воде, упускают из виду, что группы насекомых, в которых наиболее совершенны приспособления к водному образу жизни, приспособлялись к нему в течение очень длительного времени и потому имеют менее ясно выраженные признаки происхождения от наземных форм.

Такие группы как поденки, стрекозы или веснянки должны рассматриваться как группы, перешедшие к водному образу жизни в очень отдаленную эпоху, и именно потому теперь их личинки так хорошо приспособлены к обитанию в воде. Развитие трахейных жабер — результат длительной эволюции и указывает на большую древность этих групп, но тот факт, что их жабры связаны с совершенной, хотя и специфически изменившейся трахейной системой, свидетельствует о происхождении от наземных форм, о вторичности перехода к водному образу жизни уже после формирования трахейной системы у наземных форм.

Предположить происхождение примитивной метамерной трахейной системы у *Machilis* и *Jarux* от замкнутой трахейной системы типа водных *Nemimetabola* немислимо. Замкнутая трахейная система у водных личинок произошла от метапнеустической, которая в свою очередь легко выводится от амфи- и перипнеустической систем в связи с вторичным приспособлением к обитанию в воде. При редукции трахейной системы (например, у *Lesaniinae* из хоботных) она приобретает совершенно модифицированную и упрощенную структуру, но отнюдь не примитивного метамерного типа.

Среди энтомологов, особенно палеонтологов, широко распространены взгляды на происхождение насекомых от водных форм и, в частности, на происхождение насекомых от трилобитов. Австрийский палеоэнтомолог Гандлирш, выдвинувший и развивший эту гипотезу и догматически сформулировавший ее в ряде распространенных руководств по энтомологии (Schroder, 1925), зоологии, палеонтологии и в многочисленных статьях, способствовал ее широкому распространению. И в новейшее время в работах буржуазных ученых можно встретить возвраты к трилобитной теории, о чем свидетельствует обзор Бирштейна (1948). К взглядам Гандлирша примыкал и Мартынов (1938). Гандлирш развил свою точку зрения, исходя из ряда черт формального сходства трилобитов и насекомых — одинакового числа сегментов у насекомых и некоторых трилобитов, некоторого сходства паранотальных выростов *Palaeodictyoptera* с *pleurae* трилобитов и наличия у трилобитов р. *Neolenus* образований, напоминающих церки.³ (Число сегментов у насекомых совпадает и с числом сегментов, например, у *Oniscidae*, имеющих и выросты спинных щитков, и уроподии, напоминающие церки).

Все эти черты — признаки чисто внешнего сходства, и вся «трилобитная теория» базируется на создании гипотетических «реконструкций» фантастических первичных насекомых «*Protentomon*». Несостоятельность взглядов Гандлирша и надуманная искусственность его построений с морфологических точек зрения показана Снодграсом (1938), Имсом (1937) и другими. Федотов (1925) показал еще ранее, что из всех современных членистоногих только *Chelicerata* могут быть непосредственно связаны с трилобитами.

Экологическая несообразность гипотезы, по которой от водных трилобитообразных предков непосредственно могли возникнуть летающие по воздуху формы, казалась бы слишком очевидной для того, чтобы следовало ее опровергать, особенно в свете разбираемых выше эколого-физиологических условий перехода от водного образа жизни к наземному.

Однако следствия из построений Гандлирша прочно укоренились в представлениях многих эволюционистов. Северцов (1934), допуская и возможность происхождения насекомых через многоножек непосредственно от аннелид, склоняется к тому, что в числе предков насекомых были ракообразные. У Зенкевича (1946), взгляды которого на происхождение наземных беспозвоночных очень приближаются к развиваемой здесь концепции, мы встречаемся, например, с такими формулировками, что многоножки возникли путем перехода от обитания в гидроэдафоне (в грунте водоемов) в аэроэдафон (т.е. в почву), тогда как насекомые произошли от водных форм через обитание в литорали. Таким образом, разрывается связь между путями эволюции многоножек и насекомых и оставляется место для заключения о первичной водности насекомых.

Приводимые мною выше экологические данные и заключения говорят в пользу исходной наземности насекомых как класса и о происхождении насекомых от многоножкообразных предков. Эти данные создают экологическую базу реально возможных пу-

³ Наличие у трилобитов образований, по строению сходных с церками, отмечает и Штермер (1944), но этот автор не сомневается в конвергентности этих образований в обеих группах.

тей эволюции в направлении формирования класса насекомых, совпадающих с современными эволюционными схемами таких авторитетных морфологов как Федотов (1925, 1933, 1935, 1938), Иванов (1944, 1945), Снодграсс (1938), Штермер (Stormer, 1944) и др.

Если учесть, что свыше 40 лет назад Осборн (Osborn, 1908) говорил, что «в настоящее время не возникает сомнений в происхождении водных форм насекомых от обитавших на суше», что «первичные насекомые были обитателями суши», интересно, какие аргументы могли быть выдвинуты против этой концепции.

Критикуя гипотезы происхождения насекомых от многоножек, Гандлирш отмечает, что все группы многоножек настолько специализированы, что выводить от них современных насекомых невозможно. Такая точка зрения характерна для чрезвычайно формальных и метафизических построений Гандлирша.

Конечно, ни одна из современных групп многоножек не может рассматриваться как предок древних примитивных форм насекомых. Нельзя вывести насекомых от хилопод, как это делал Брауэр (Холодковский, 1925), несмотря на наличие многих признаков, сближающих эти группы (расположение полового отверстия на заднем конце тела, опистогонеатность, характер строения сегментов и т.д.) и, несомненно, большую примитивность хилопод. Такому выведению препятствуют хотя бы особенности строения специализированного ротового аппарата хилопод, который нельзя полностью гомологизировать с ротовым аппаратом насекомых. Точка зрения на Symphyla как на предков насекомых (Imms, 1937) встречает такое непреодолимое затруднение, как переднее положение полового отверстия (прогонеатность) этих многоножек. Вывести формы опистогонеатные от прогонеатных невозможно. Поэтому нельзя выводить из Symphyla насекомых, хотя многие черты организации Symphyla и Apterygota очень сходны. Точно так же выведение насекомых от диплопод⁴ (гипотеза Гарстанга, разделяемая де Биром, основанная на том, что у них из яйца выходит шестиногая личинка) встречает непреодолимые трудности в их прогонеатности, в двойной природе сегментов и т.д.

Однако вообще методологически неправильно выводить одну ныне живущую группу из другой. Наши данные по ископаемым многоножкам очень бедны, причем даже палеозойские ископаемые представлены специализированными близкими к современным формам (Diploroda известны с девона). Наличие общих черт строения с насекомыми у разных групп многоножек при общей примитивности их структуры в сравнении с насекомыми позволяет выводить насекомых из вымершей группы «Protomyriapoda», обладавших совокупностью примитивных признаков, характерных для современных многоножек и низших насекомых.

В частности, такое различие, как положение генитального отверстия, лежащее в основе современной систематики крупных групп многоножек, в историческом аспекте не может встречать особых затруднений, так как, по видимому, у примитивных многоножек (Protomyriapoda) положение генитального отверстия варьировало (Snodgrass, 1938). Опистогонеатность насекомых, видимо вторична, согласно Снодграссу. В пользу такой трактовки говорит и указание Лейцингера на метамерную множественность закладки половых желез у эмбриона палочника. С другой стороны, исследования Тигса (Tiegs, 1943) показывают, что и у Symphyla на ранних стадиях развития гонад имеется тенденция к возникновению опистогонеатности.

Эволюция насекомых от исходной неспециализированной группы многоножек — гипотеза, доказываемая на морфологических материалах многими энтомологами и принимаемая в нашей основной учебной литературе (Беккер, 1938; 1940; Догель, 1947;

⁴ Нужно отметить, что не у всех выходящих из яиц диплопод 3 пары ног, как требуется по этой гипотезе. У *Pachytilus* их много пар (Дирш, 1937)

Холодковский, 1925, и др.), в свете приведенных выше соображений приобретает и экологическую обоснованность.

Второе возражение Гандлирша направлено на невозможность вывести Pterygota от Apterygota. Он пишет (Schroder, 1925), что «каждая группа аптеригот в одних отношениях имеет древний характер, в других же высоко специализирована», выдвигая эти признаки специализации (энтотрофность *Camptodea*, уменьшение числа сегментов у *Collembola* и т.д.) в качестве аргументов против возможности происхождения высших насекомых от Apterygota и делая допущение, что, несомненно близкие к птериготам *Thysanura-Ectotrophi* — вторично редуцированные формы. Так рассуждая, Гандлирш впадает в ту же методологическую ошибку. Справедливо доказывая невозможность выведения предков (давно вымерших) крылатых насекомых от ныне существующих Apterygota, он полагает, что доказывает принципиальную невозможность выведения более высоко организованных высших насекомых от несомненно более примитивных групп Apterygota.

Более уклоняющиеся формы аптеригот, такие как *Protura* или *Collembola*, возможно даже могут быть с большими основаниями выделены из класса насекомых в самостоятельные систематические группы. Однако общая их связь с единым подтипом трахейных (многоножки и насекомые), несомненна. *Protura* и *Collembola* являются, возможно, формами, ближе связанными с многоножками (сходство многих структур, таких, как например, постантенный орган у *Symphyla* и *Collembola*, отсутствующий у других групп), но развившихся в том же общем направлении, что и ветви *Hexapoda*, приведшие к Pterygota. При любой трактовке систематического положения аптеригот в их организации мы можем обнаружить черты, свойственные примитивным насекомым. Строение хотя бы метамерной трахейной системы и нервной системы Apterygota указывает на примитивность, а не на вторичное упрощение этих форм, причем морфологические пути эволюции от Apterygota к Pterygota довольно легко могут быть начертаны и обрисовывались как старыми авторами (Vicqner, 1904 и др.), так и современными (Снодграсс, 1936; Иммс, 1934).

Выдвигаемая теория о происхождении насекомых от трилобитов строится Гандлиршем на произвольных допущениях. За исходную форму насекомых Гандлирш принимает гипотетического «Protentomon», крупное насекомое с развитыми крыльями и паранотальными выростами переднегруди, гомомонными крыльями, считая, что такие крылатые формы непосредственно произошли от водных трилобитов и что бескрылые Apterygota — вторично редуцированные формы.

Если для пути эволюции от аннелид через многоножек к насекомым сперва бескрылым, а затем крылатым мы легко можем себе представить экологическую обстановку, последовательную смену сред и условий обитания, набросанную выше, то для обоснования возможности перехода водных трилобитообразных животных к полёту не может быть предложено ни экологической, ни физиологической предпосылки. Впрочем, трилобитная теория происхождения насекомых и с морфологических позиций не выдерживает критики (Sturmer, 1944, Snodgrass, 1936, Imms, 1934).

Гандлирш строил свои выводы на основании главным образом палеонтологических материалов, используя для «реконструкции» (вернее же для «конструкции») своего «протентомона» ряд признаков гигантских ископаемых насекомых — Palaeodictyoptera. Это — специализированные формы с уже очень развитыми крыльями, как и «Protentomon», и не могут считаться примитивными исходными формами. Такие крылья могли возникнуть только в итоге длительной эволюции. В свете развиваемой мною точки зрения на пути эволюции насекомых, Palaeodictyoptera — слепая вымершая ветвь. Такая точка зрения вполне согласуется и с известным эмпирическим обобщением Долло-Де-

пере об увеличении роста в течение эволюции ряда групп животных. Палеонтологи, разделявшие точку зрения Гандлирша, должны были видеть в современных насекомых измельчавшие формы, так как *Palaeodictyoptera* — самые крупные из известных насекомых (до 1 м в размахе крыльев).

А.В. Мартынов (1937), высказавший интересные соображения об эволюции онтогенеза насекомых в своей работе о крыльях термитов, по выводам значительно превосходящей название, высказывается в том же духе, что и Гандлирш, разделяя его гипотезу. Он пишет (с. 140–141), что «мы можем говорить о первичности водного образа жизни молодых фаз предков всех Holometabola, поскольку мы считаем, что ствол насекомых в конце концов выделился из каких-то архаических членистоногих, близких к первобытным ракообразным и трилобитам и, следовательно, морским». Теория Гандлирша возникла в результате переоценки палеонтологических материалов.

Вполне естественно, что наиболее древние сохранившиеся остатки насекомых принадлежали преимущественно водным (амфибиотичным) видам. Именно в воде, на дне полисапробных водоемов, в условиях анаэробнозиса происходит сохранение органических остатков на материках, благодаря чему именно формы, обитавшие в воде или вблизи воды на поверхности почвы, представлены в ископаемом состоянии наиболее полно.

В почве же, в условиях аэробнозиса происходит быстрое разложение всех органических остатков, их минерализация и полная утрата строения. Особенности почвы как среды, в которой быстро разрушается структура всяких органических остатков, были наглядно иллюстрированы наблюдениями и опытами Костычева (1886).

Кроме того, следует учесть, что в дыхательном балансе обитавших в почве предков насекомых до развития трахейной системы большую роль должна была играть диффузия газов через проницаемые покровы, т.е. покровы должны были быть тонкими и мягкими по эколого-физиологическим условиям обитания. Отсутствие развитого наружного скелета также уменьшает возможность сохранения в ископаемом состоянии примитивных форм, что отмечал еще Дарвин. Сохраняющиеся же остатки принадлежат уже высокоспециализированным группам с мощными хитиновыми покровами.

Поэтому, если стать на выдвигаемую мною точку зрения о происхождении насекомых от тесно связанных именно с почвой многоножкообразных предков, практически нет никакого вероятия когда-либо найти в ископаемом состоянии еще неспециализированных предков насекомых, формы, переходные между многоножками и насекомыми. В период, когда происходил выход на сушу предков насекомых, микробиологическая активность почвы должна была быть уже высока: все низшие формы наземных беспозвоночных — сапрофаги, способные питаться растительными тканями, только подвергшимся микробиологическому распаду, так как ферментативный аппарат низших наземных беспозвоночных не обеспечивает возможности питания живыми высшими наземными растениями.

Палеонтологический метод в применении к решению вопроса о происхождении насекомых несостоятелен, и рассмотрение уже высокоспециализированных палеозойских насекомых как примитивных предков современных низших групп насекомых может привести только к таким запутывающим вопросы эволюции насекомых точкам зрения, как теория Гандлирша.

Несомненно, что современные обитающие в почве *Apterygota* — очень древние формы. Доказывается это целым рядом косвенных данных, в частности зоогеографических. Одна из наиболее широко распространенных почвенных *Collembola* — *Onychiurus armatus*, распространена во всех странах земного шара с умеренным климатом. *O. armatus* — форма, чрезвычайно чувствительная к высыханию, живущая исклю-

чительно в почве и в сходных субстратах (растительный детрит и т.п.) и не обладающая приспособлениями к расселению. Исследования почвенной фауны девственных лесов в удаленных от человеческих поселений горных местностях Новой Зеландии показали, что и в них наряду с местными видами рода *Onychiurus* встречается *O. armatus* (Salmon, 1941, 1942). Характер этой ногохвостки и отсутствие вероятности ее занесения и расселения в этих условиях в новейшие времена приводят к решительному отрицанию такой гипотезы. По биологическим особенностям, распространению и местонахождениям в Новой Зеландии этот вид должен быть признан для нее автохтонным. Если учесть, что в Новой Зеландии имеются и эндемичные виды этого рода, мы можем заключить, что род *Onychiurus* во всяком случае существует со второй половины мезозоя, а возможно, что и вид *O. armatus* имеет древность, уходящую вглубь этой эры. При этом за такой длинный срок он либо не подвергся изменениям, либо развивался в разных зоогеографических областях и в различных почвенных условиях в одном и том же направлении. Оба заключения показывают (особенно если учесть примитивность организации *O. armatus*), что условия обитания в почве способствуют сохранению несомненно древних примитивных форм и что *O. armatus* — древняя форма.

Палеонтологическая древность *Collembola* восходит к девону, что также свидетельствует о возникновении насекомых в начале палеозоя. Правда, девонские *Collembola* описаны по очень незначительным остаткам челюстного аппарата, по единственному экземпляру, что не исключает возможности и каких-либо ошибок.

Учитывая все указанные моменты, нельзя считать, что *Collembola* с их примитивными древними чертами организации — пример вторичной дегенерации среди насекомых. И с чисто морфологической точки зрения (Беклемишев, 1944), и с позиций современных морфо-эволюционных воззрений в свете моих эволюционно-экологических построений, приведенных выше, современные *Apterygota* должны быть признаны хотя и специализированными группами, но сохранившими, тем не менее, общие примитивные признаки, которыми должны были обладать предки современных высших насекомых,

В пользу первичности водного образа жизни личинок *Holometabola* А. В. Мартынов приводит существование у них церков, рассматривая церки как основной орган плавания. Однако наличие церков во всех примитивных группах насекомых, обитающих на суше, гомономность расчленения церков, их чувствующая функция и сходство их структуры с антеннами заставляет признать двигательную функцию церков у водных форм такой же вторичной, как и у почвенных.

Приняв происхождение *Ephemeroptera* от «*Protopterygota*» с личинками, дышавшими воздухом и обитавшими в прибрежной почве, между камней и т. д., черты наиболее примитивной организации личинок поденок следует искать у форм, не свободно плавающих, а живущих в условиях лимноэдафона, имеющих две хвостовые чувствующие нити (церки) без срединной хвостовой нити. Развитие срединной нити у личинок, имеющих три хвостовых нити, совершается обычно позже, что тоже свидетельствует о вторичности форм с тремя хвостовыми нитями.

В пользу первичности именно почвенного образа жизни косвенно свидетельствуют и выводы Уокера (Walker, 1932), изучавшего эволюцию положения челюстного аппарата насекомых. На основании морфолого-филогенетических исследований Уокер приходит к выводу о большей примитивности прогнатического типа. С другой же стороны, он справедливо отмечает, что прогнатический тип коррелятивно связан с уплощенной формой головной капсулы, характерной для обитателей шелей и форм, пробурывающих ходы в твердых веществах. Отсюда можно заключить, что более примитивная структура головы экологически связана с обитанием в такой среде как почва.

Таким образом, выделение почвы (и сходных по физическим свойствам субстратов) в качестве специфической среды, и противопоставление ее открытым местообитаниям на суше и водной среде, и анализ условий существования в почве дает возможность подвести экологический базис под филогенетические построения. Уместно напомнить, что значение экологического метода для решения филогенетических вопросов подчеркивалось еще Дорном, так писавшим в письме К.М. Бэру: «Большая заброшенность изучения образа жизни животных должна парализовать каждый последовательный шаг вперед на методически правильном пути генеалогического исследования» (Дорн, 1936).

Попытка такого экологического подхода к построению филогенеза насекомых с полным превращением была сделана Ламером (Lameere, 1900), который исходил из неверных представлений о том, что молодые стадии предков насекомых с полным превращением, происходящих, по его мнению, от водных форм, прошли стадию обитания внутри растений, в результате чего глаза их подвергались упрощению, церки редуцировались и пр. Точка зрения Ламера, с морфологической точки зрения критикуемая Мартыновым (1937), не находит подтверждений и в данных сравнительной экологии. Во всех ветвях животного мира более примитивными типами питания являются сапрофагия и зоофагия. Растительность вырабатывается лишь на высших этапах эволюции. Для низших групп наземных беспозвоночных характерна именно сапрофагия. Это, повидимому, относится и к *Holometabola* — среди представителей личинок низших групп *Holometabola* мы находим преимущественно хищников и сапрофагов.

Степень полноты перехода к наземному образу жизни, к освобождению от необходимости обитания в насыщенной водяными парами среде развивается коррелятивно с развитием степени способности к фитофагии.

В удаленных от водоемов частях суши растения, абсорбирующие своими корнями влагу из глубоких горизонтов почвы, являются в большинстве случаев основными, если не единственными возможными источниками влаги для насекомых. Разбор условий питания вредных почвенных личинок жуков и питания живыми растениями как средства защиты почвенных насекомых от гибели от высыхания может иллюстрировать возмещающее значение фитофагии в условиях дефицита влаги. Поэтому не случайна высокая положительная корреляция между степенью совершенства «наземности» и характером питания насекомых — наиболее освободившиеся от связи с водой и с влажной почвой формы либо очень активные фитофаги, либо же хищники, живущие непосредственно за счет активных фитофагов.

Предположение о первичной почвенности личинок *Holometabola* согласуется и с особенностями их общей структуры, и с приведенными выше данными сравнительной их экологии. Скрытый образ жизни молодых стадий как причина полного превращения, выдвинутая Ламером, с моей точки зрения, расценен им правильно, но допущение, что средой их обитания были растения, маловероятно. В связи с этим, а также из-за допущения первичной водности личинок, теория Ламера и Мартынова имеет натянутый и несколько туманный характер.

Филогенетические обобщения строятся преимущественно на морфологических материалах, без учета конкретно возможных условий среды, в которых и под непосредственным воздействием которых протекала эволюция данной группы. Правильность многих филогенетических схем морфологов объясняется тем, что строение организмов обычно ясно отображает и условия их существования. Использование только морфологических материалов приводит, как это подчеркивал Воскобойников (1928, 1931), к идеалистическим представлениям об эволюции общих планов строения, к построению схем, лишенных функционального и экологического содержания.

Таковы были, например, известные схемы происхождения конечностей позвоночных Гегенбаура (кстати, введшего в зоологию термин *Pterygota*), блестяще опровергнутые А.Н. Северцовым. Таковы же и «реконструкции» «Protentomon» Гандлирша. Подобные схемы должны корректироваться, с одной стороны, функциональным анализом, с другой же стороны анализом условий среды, в которых могли происходить изменения структуры, отражающие течение эволюционного процесса.

В применении к филогении насекомых можно сделать попытку вскрыть экологические закономерности эволюции, приведшие к формированию этой группы, путем сравнительного анализа условий существования. К этой проблеме, применительно к происхождению наземного образа жизни вообще, подходил Гармс, отметивший, что во влажных тропиках с более постоянными условиями среды на суше вероятнее возможность такого перехода, чем в умеренном климате. Однако если говорить о поверхности почвы, то даже в тропиках эти условия слишком изменчивы, если не в сезонном, то в суточном аспекте. Анализ реальных условий перехода от водного образа к наземному в описанных им случаях обнаруживает широкое использование почвы литоральными организмами. Почва является средой, в которой колебания температуры и влажности сглажены и дефицит влажности минимален — обстоятельство, на которое не обратил внимания Гармс.

Значение насыщенности воздуха влагой, как условия перехода к наземному образу жизни, отмечал и Гессе, вводя понятия «животные влажного воздуха» и «сухого воздуха», относя к первым наземных планарий, дождевых червей и перипатид, а ко вторым — многоножек, насекомых и пауков. Условия же насыщения воздуха влагой им не анализировались (отмечается лишь большая влажность воздуха по ночам, у берегов рек и т.д.). Это деление по крупным систематическим группам весьма условно, и отнесение к животным «сухого воздуха» всех многоножек или низших насекомых представляется в корне неправильным.

Представление об эволюции организмов, т.е. не абстрактных схем, а живых существ, обитавших в конкретно представляемой обстановке, может складываться только при синтезе сравнительно морфологического, сравнительно физиологического и сравнительно экологического методов при учете влияния изменений условий существования на эволюцию.

Представление о роли почвы (в широком смысле слова, отвечающем современным представлениям, сложившимся в почвоведении, включая в понятие почвы и подстилку A_0 и скелетированные не мелкоземные образования), как среды перехода от водного образа жизни к наземному интересовало меня в основном с точки зрения подхода к решению вопроса о происхождении насекомых.

Оценку роли почвы закончу кратким обзором других групп наземных животных.

ПУТИ ПЕРЕХОДА К НАЗЕМНОМУ ОБРАЗУ ЖИЗНИ ПАУКООБРАЗНЫХ И МОЛЛЮСКОВ

Среди *Arachnoidea* низшие формы обитают, хотя часто и в сухих местностях, но под камнями, в трещинах скал и почвы (*Scorpioidea*), в подстилке (*Pseudoscorpionidea*). *Solpugoidea* также связаны с почвой. Многие *Araneina-Tetraneumones* являются постоянными обитателями почвы и подстилки, из *Dipneumones* низшие формы (тарантулы, *Lycosa* и др.) роют норы в почве, и лишь высшие представители переходят к постоянно открытому образу жизни, хотя обычно в затененных местах. В подклассе клещей (*Acarina*), специфической группе упростившихся и вторично широко эволюирующих в различных направлениях *Arachnomorpha*, низшие группы представлены именно почвенными формами (*Palaeoacaridae* и др.), как мне сообщил А.Б. Ланге, работающий с А.А. Захватанным.

Для типа моллюсков переход к наземному образу жизни мыслится иным путем — не через почву, а через открытую поверхность берега литорали. Класс брюхоногих, в котором имеется большое количество наземных форм, характеризуется наличием раковины, выработавшейся, вероятно, как и мощный хитиновый производственный панцирь ракообразных, для защиты от механических повреждений в зоне прибойя. Эта раковина послужила естественной защитой тела от высыхания при выходе на поверхность почвы. Проникновение в почву брюхоногих наглядно демонстрирует ненужность приспособлений к защите от высыхания при обитании в этой среде. Так, например, обитающие в почве Азорских островов червеобразно вытянутые моллюски сем. Testacellidae, хищничающие за счет дождевых червей, имеют рудиментарную раковину на заднем конце тела. Представители Daudebardiae в ранних возрастах имеют обычный для брюхоногих облик, похожи на *Hyalina*, а во взрослом состоянии приобретают червеобразную форму и тело, незащищенное раковиной. На Азорах же распространена в почве голая *Plutonia*. В Мексике в почве встречается также голая *Stebalia*.

В нашей фауне обычны вредящие полевым культурам в нечерноземной зоне голые слизни *Agrilolimax*, имеющие зачаточную рудиментарную раковину в складке мантии, и *Arion*, вовсе утративший раковину. Эти слизни обитают в почве, питаются корнями растений, лишь во влажную погоду выходя и на ее поверхность.

Переходы к существованию в почве в сухой период года наблюдаются и у многих форм моллюсков, обладающих раковиной, особенно вытянутой. На красноцветных почвах южного берега Крыма наблюдалось зарывание в почву улиток *Xerophila substriata* и *Buliminus cylindricus* (Гиляров, 1947).

РОЛЬ ПОЧВЫ В ФИЛОГЕНЕЗЕ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Возникает вопрос, имело ли место использование почвы как промежуточной среды в эволюции позвоночных. Постоянное обитание в почве таких крупных форм, как позвоночные связано с резкими изменениями организации. Такие случаи служат избыточными примерами узкой специализации (например, крот среди млекопитающих, безногие среди амфибий и т.д.). Однако значение почвы как среды, в которой организмы, чувствительные к дефициту влаги, могут находить надежную защиту от высыхания, очень велико и в эволюции позвоночных. Временное более или менее длительное пребывание на суше рыб связано с зарыванием в почву. Так, например, вьюн проводит сухой летний период, зарывшись в грунт пересыхающего водоема⁵

Известная лабиринтовая рыба *Anabas scandens*, имеющая измененные приспособленные к длительному пребыванию вне воды жаберные полости, может переползает в мокрой траве на большие расстояния из водоема в водоем, закапываясь при неблагоприятных условиях в землю, в которой очень длительный период сохраняет жизнеспособность. За частую встречаемость в почве при раскопках анабас получил свое название «земляная» рыба («underground fish»). Зарывшись в высыхающий ил или в землю, проводят сухой период и двоякодышащие. Необходимость экономии расхода влаги во время таких «летов» у *Dipnoi* приводит к прекращению выделительных процессов и накоплению мочевины в теле (Флоркэн, 1947).

Для земноводных, уходящих на длительный срок и на более или менее значительные расстояния от водоемов, характерна тесная связь с почвой. Зарываются в землю

⁵ На затопляемых участках суши и в пересыхающих водоемах различия между дном и почвой становятся условными. Одна и та же лошадь, в зависимости от сезона и погоды. Меняет свой характер, становясь то наземным, то водным местообитанием.

после нереста и зимуют в ней тритоны (*Molge cristatus*), в земле проводят сухой период года жабы, *Pelobates*. Некоторые *Urodela* откладывают в почву свои яйца (цейлонские *Ichthyophis*, *Amphiuma*). Освободившаяся от связи с водой (как во взрослом состоянии, так и в стадии яйца) уклоняющаяся группа амфибий — гимнофионы (*Apoda*) тесно связана с почвой на протяжении всего онтогенеза (*Hypogeophis*).

У рептилий, эмбриональное развитие которых происходит вне воды и приспособлено к этим условиям (зародышевые оболочки), развитие яиц протекает именно в почве, включая подстилку и и сходные по физическим свойствам субстраты.

По признаку зависимости развития и водного режима эмбриона яйцекладущих животных от поступления воды из окружающей среды принято различать яйца клейдоичные, содержащие все (кроме кислорода) необходимые для развития вещества, включая воду, и неклеидоичные, черпающие воду (а у многих морских беспозвоночных и соли) из внешней среды (Needham, 1931). Неклеидоичный тип характерен для яиц, развивающихся в воде, а клейдоичный — для яиц, развивающихся на суше. Яйца всех амфибий, в том числе и развивающихся в почве, неклеидоичны. Среди рептилий яйца гаттерий, *Squamata* и некоторых черепах также неклеидоичны и увеличиваются в весе за время инкубации за счет абсорбируемой из почвы воды. Для развития таких яиц требуется определенная влажность почвы, во всяком случае, превышающая «мертвый запас» в ней воды и обеспечивающая постоянный приток воды в яйцо извне и исключаящая высыхание. И, наконец, у некоторых черепах (например у пустынной *Testudo horsfieldi*) и у крокодилов (*Alligator sinensis*) яйца, хотя и развиваются в почве, клейдоичны (во всяком случае потенциально) и способны к развитию без поступления воды извне.

У высших *Sauropsida* — у птиц яйца типично клейдоичные, не требующие для своего развития поступления воды извне, защищенные от высыхания скорлупой и оболочками. Яйца птиц могут развиваться в условиях дефицита влаги (открыто).⁶

Таким образом, для развития яиц в филогенезе позвоночных явственно намечается смена сред, в которых протекает инкубация: вода — почва — воздух, причем почва представляет собой промежуточную среду, в которой могут развиваться и неклеидоичные яйца.

Эволюция яиц позвоночных в направлении освобождения от зависимости от поступления влаги извне осуществлялась при откладке яиц в почву, при последовательном завоевании все более сухих местообитаний, при переходе от откладки яиц во влажную почву, в почву, влажность которой не превышает в период инкубации мертвого запаса. Переход к развитию вне почвы или в воздушно-сухой почве связан с развитием белковых оболочек яйца, основное значение которых — снабжение зародыша водой.

Параллельно с освобождением яйца от зависимости от поступления воды извне и с развитием его устойчивости к высыханию в условиях дефицита влаги меняется и энергетическая база в яйце. Если у амфибий за время эмбрионального развития сжигается около 25% белка, то у *Sauropsida* потребляется лишь 3%. В энергетическом балансе развивающихся яиц амфибий белковый метаболизм составляет 71%, а жировой 20%, тогда как у высших *Sauropsida* — у птиц лишь 6% энергии получается за счет белков и 80% за счет жира. Неклеидоические яйца черепахи *Chelydra serpentina serpentina* по энергетическому балансу приближаются к яйцам амфибий: на окисление жиров у них затрачивается в 4 раза меньше кислорода, чем на окисление белковых веществ.

Сергеев (1943) считал, что преимущественно жировой метаболизм в яйцах *Sauropsida*, при котором окончательными продуктами окисления являются углекисло-

⁶ Развитие яиц ряда *Ratitae* и *Galliformes* в почве, подстилке и сходных субстратах расценивается как вторичное явление (Кашкаров и Станчинский, 1929).

Таблица 8.2. Смена сред обитания в онтогенезе и филогенезе яйцекладущих позвоночных

Стадия	амфибии					рептилии			птицы
	рыбы	хвостатые	бесхвостые	гимнофионы	гагтерии	чешуйчатые	черепахи	крокодилы	
яйцо	вода	вода (почва)	вода (почва)	почва	почва	почва	почва	почва	воздух (почва)
взрослые	вода (почва)	вода (почва) (воздух)	вода (почва) (воздух)	почва	воздух	воздух	воздух	воздух	воздух
Тип яйца			неклеидоичные						клеидоичные
Основной энергетический материал			белки	→					жиры

та и вода, следует рассматривать как адаптацию к условиям затрудненного выведения продуктов белкового обмена, определяемого наземным (вневодным) развитием яиц. Однако задача обезвреживания продуктов белкового распада решается у наземных позвоночных путем приобретения урикоптерического обмена с синтезом слабо диффундирующей мочевой кислоты (вместо характерной для водных позвоночных мочевины), как это имеет место и в случаях затрудненного выведения экскретов у беспозвоночных.

С моей точки зрения, жировой метаболизм в яйцах наземных позвоночных имеет гораздо более существенное значение как приспособление неподвижной стадии к дополнительному получению влаги в условиях ее дефицита⁷ (Гиляров, 1948). При сжигании жиров выделяется много метаболической воды, используемой организмом в условиях ее недостатка (ср. функциональное значение жировых горбов у верблюдов).

В развитии перехода позвоночных от водного образа жизни к наземному мы можем наметить такие же смены среды для наиболее уязвимой с точки зрения угрозы высыхания эмбриональной стадии, как те, которые я выделяю для многих групп беспозвоночных: вода — почва — воздух.

Схематически последовательность смены сред обитания в филогенезе и онтогенезе позвоночных может быть представлена следующим образом (табл. 8.2)

Выделяя почву в качестве особой среды, мы видим, что и для позвоночных она является промежуточной средой, использованной в процессе перехода от водного образа жизни к наземному. Крупные размеры позвоночных не позволяют обитать в почве в течение всего онтогенеза тем формам, которые лишены специальных приспособлений, связанных с условиями передвижения и другими специфическими особенностями этой среды. Однако специализировавшиеся в этом направлении амфибии-гимнофионы, несмотря на крайне несовершенную защищенность от высыхания, оказались полностью освобожденными от непосредственной связи с водой (*Hypogophis*).

⁷ Аналогична роль обильного жирового тела и в куколках *Insecta-Holometabola*.

СХЕМА СМЕНЫ СРЕД ОБИТАНИЯ В ФИЛОГЕНЕЗЕ НАСЕКОМЫХ

В завершение обзора последовательной смены сред обитания в процессе эволюции приводится схема, иллюстрирующая пути перехода от водного образа жизни к наземному для ствола первичноротых, ведущего к классу насекомых.

На рисунке 8.1 изображена схема вероятных филогенетических отношений важнейших групп ствола первичноротых, приводящего к насекомым, в экологическом аспекте: на ней приведены разобранные группы, в которых наблюдается выход из водной среды, переход к воздушному дыханию, к развитию вне почвы. Сплошные линии на этой схеме представляют собой примерные филогенетические соотношения, принимаемые в новейших филогенетических построениях Федотова, Снодграсса, Штермера и других авторов. Пунктирные линии показывают экологические пути в случаях перехода из обычной среды обитания в новую среду. Почва на этой схеме выделена в особую среду и принимается в широком смысле слова.

На этой схеме Pterygota выведены мною в воздушную среду. Однако это справедливо лишь для взрослой стадии подавляющего большинства птеригот. Молодые стадии, как и большинство Arterygota, продолжают оставаться связанными с местообитаниями, в которых отсутствует угроза гибели от высыхания. Лишь немногие группы выработали способность развития на всех стадиях в условиях дефицита влаги в воздухе.

Следующая схема (рис. 8.2.) изображает схему смены местообитаний в ходе эволюции для главнейших отрядов Insecta-Nemimetabola. Основная среда — в которой протекают молодые стадии, поскольку взрослые стадии всех Pterygota можно рассматривать как приспособленных к обитанию в воздушной среде. У Nemimetabola соотношения условий существования нимфальных и взрослой стадий теснее и дают более четкую экологическую характеристику вида, чем Holometabola, у которых взрослая и личиночная стадии оказываются приспособленными к разным условиям среды и входят иногда даже в различные биоценозы. Поэтому на моей схеме я отвожу отдельную ветвь Holometabola. Такое отведение единого ствола Holometabola, развившихся независимо от Nemimetabola, делает и Кожанчиков (1946). Однако в моей схеме выведение Holometabola от общего ствола и противопоставление их Nemimetabola имеет только познавательное, схематическое значение. Я вполне допускаю, что полное превращение

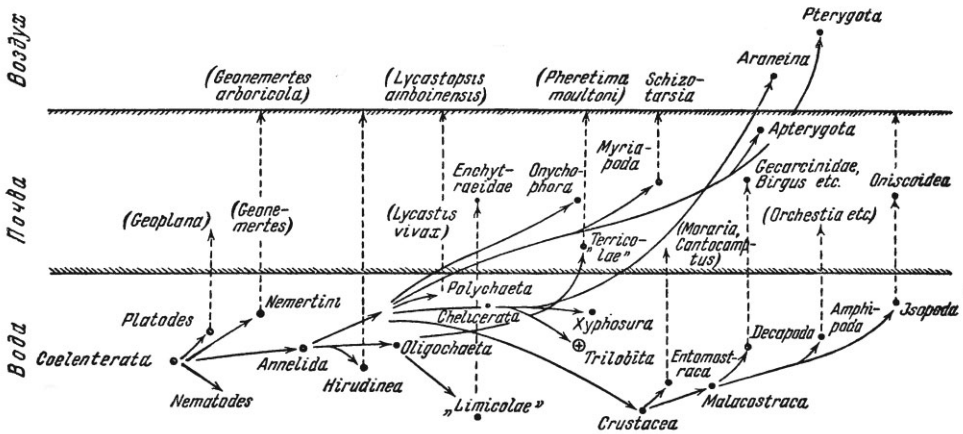


Рис. 8.1. Схема экологических путей эволюции ветви первичноротых, ведущей к насекомым.

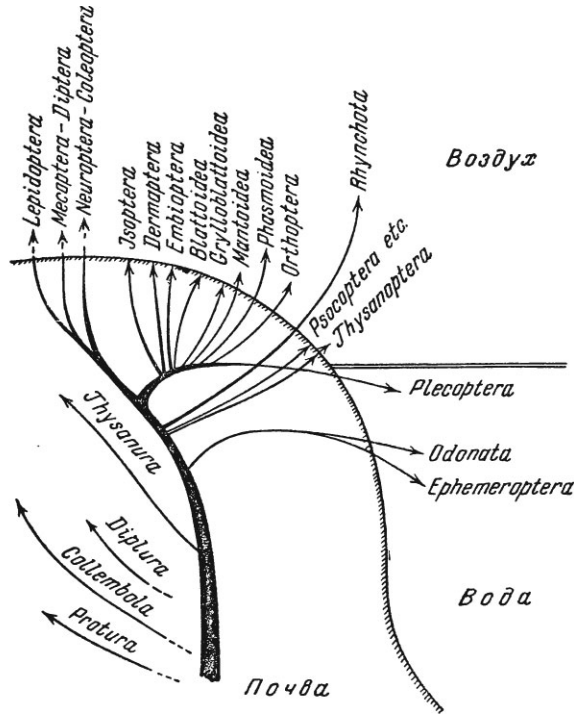


Рис. 8.2 . Схема экологической эволюции главнейших отрядов насекомых.

могло возникать независимо в различных ветвях Pterygota, но установление связей различных отрядов насекомых не входит в задачи моей работы, которые я в настоящей главе ограничиваю разбором экологически возможных путей происхождения высших беспозвоночных — насекомых.

ОСВОБОЖДЕНИЕ ВСЕХ СТАДИЙ ОНТОГЕНЕЗА НАСЕКОМЫХ ОТ СВЯЗИ С ПОЧВОЙ

Говоря о приспособленности высших насекомых к существованию в воздушной среде, мы обычно подразумеваем взрослую стадию. Освобождение всех стадий онтогенеза насекомых от обитания в среде, насыщенной водяными парами, является скорее исключением, чем правилом.

Известно, что около 95% насекомых в тот или иной период своей жизни связаны с почвой. Среди остальных большинство развивается хотя бы в одной из начальных стадий (яйцо или личинка) в тканях растений или животных.

Открытое прохождение всех стадий свойственно только немногим группам, компенсирующим расход влаги за счет потребляемых соков растений в активных стадиях (и защищенным от высыхания в неподвижных). Таковы многие клопы, тли и червецы, высасывающие соки из растений. Таковы из жуков листогрызы подсемейства Cassidinae (щитоноски), долгоносики *Phytonomus*. К такой же экологической группе активных днем на солнце насекомых относятся живущие за счет сочных тлей божьи коровки. И, наконец, таковы же гусеницы большинства Rhopalocera. Все эти формы, наиболее приспособившиеся во всех стадиях развития к дефициту относительной влажности воздуха,

предъявляют высокие требования к влажности корма, благодаря чему связаны обычно с мезофитными или даже с гигрофитными (многие *Phytonomus*) биотопами.

Как одна из основных особенностей, обеспечивающих переход яйцекладущих животных к наземному образу жизни, может рассматриваться клейдоичность яиц, т. е. снабженность их всеми необходимыми для развития зародыша веществами, кроме кислорода, включая и воду. Однако, давая схему эволюции клейдоических яиц, Нидгем (1931) в эту схему не включает насекомых, оговариваясь, что «хотя яйцо насекомых и может рассматриваться как наземное и урикоотелическое, есть указание, что оно разрешает проблему снабжения водой, будучи мелким и поэтому способным использовать преимущества влажных условий микроклимата. Таким образом, оно напоминает яйца черепах, которые получают свою воду другими путями». Законно не включая насекомых как класс в число групп, имеющих клейдоические яйца, Нидгем допускает ошибку, считая яйца всех насекомых получающими воду извне. Насекомые являются группой, в разных ветвях которой вырабатывается независимыми путями клейдоичность.

В отношении режима влажности следует различать три возможных категории яиц: 1) яйца, нуждающиеся для своего развития в поступлении влаги извне (неклейдоический тип); 2) яйца, обеспеченные водою, не воспринимающие влаги извне (клеядоические). К этим двум категориям Нидгема следует добавить еще одну 3) яйца, обеспеченные водою, но заметно теряющие ее в сухой атмосфере — тип, переходный от неклеядоического к клейдоическому.

У многих насекомых, особенно у тех, яйца которых развиваются в почве, для развития яиц требуется определенная влажность, обычно выше, иногда даже значительно выше мертвого запаса (т. е. примерно двойной максимальной гигроскопичности). Так, например, в группе ортоптероидных у саранчевых яйца откладываются в почву и требуют дополнительного снабжения влагой. Яйцекладка у многих видов происходит летом в сухой период. Яйца начинают вскоре после откладки развиваться, но затем развитие прекращается, наступает эмбриональная диапауза. Прекращение диапаузы происходит после зимовки, весной, когда почва увлажняется. В искусственных условиях прекращения диапаузы можно добиться увлажнением почвы, в которой находятся яйца (Бей-Биенко, 1937). Наряду с категорией яиц, вполне подходящей под характеристику Нидгема, среди ортоптероидных мы встречаемся и с такими типично клейдоическими яйцами как у палочника *Carausius morosus*. В сухом помещении на открытой половине чашки Петри яйца развивались без всякого контакта с влажными предметами — в условиях, исключаящих приток влаги извне.

В отряде жуков встречаются яйца, нуждающиеся в почвенной влаге, например, у кузьки или хрущей. Объем яйца и его вес у этих пластинчатоусых увеличиваются после откладки за счет впитываемой из почвы воды (Васильев, 1914, Космачевский, 1944, и др.). При этом отмечено, что яйца хрущей требуют контактной влаги и не воспринимают влаги из воздуха. Однако личинки кукурузного навозника выводятся в закрытых чашках Петри на слое влажной ваты. Но в пробирке, заткнутой влажной ваткой и поставленной в закрытый стакан с водой яйца погибали. В то же время среди жуков имеются такие как щитоноски, кладки которых развиваются на сухом стекле при комнатной влажности воздуха. Возможно, что для щитоносок следует говорить не о клейдоичных яйцах, а о клейдоичных кладках, так как кучки яиц у щитоносок склеиваются застывающей стекловидной массой.

Клейдоичны и яйца некоторых клопов. Например, *Nysius ericae* выводились из яиц, лежавших на сухом часовом стекле в сухом лабораторном помещении. Повидимому, клейдоичны яйца златоглазки. В сухой атмосфере способны развиваться и яйца некоторых амбарных вредителей. Опыты Теленги (1948), показывают возможность раз-

вития яиц хилокорусов (Coccinellidae) при относительной влажности воздуха 55%. При опытах в полигигростатах, например при температуре 25 °С, яйца сатурнии *Platysamia cercopia* способны развиваться при относительной влажности воздуха от 100% до 0. Однако процент вылупившихся личинок при 100% влажности был 84.4%, а со снижением влажности воздуха до 0 процент вылупления падал до 7%. Это показывает, что *P. cercopia* имеет клейдоичные яйца. Вес яиц при разной влажности воздуха ниже 100%, снижается, причем интенсивность снижения веса яиц находится в зависимости от влажности (Ludwig and Anderson, 1943). Таким образом, яйца типа *Platysamia*, как и откладывающих яйца на листья люцернового листового долгоносика *Phytonomus* или хилокорусов, являются как бы переходным типом от типично неклеидоичных яиц, как у саранчи и хрушей, к типично клейдоичным, как у палочника *Carausius morosus*.

Образно выражаясь, можно сказать, что по совершенству эмбриональных приспособлений к обитанию на суше в классе насекомых имеются представители, стоящие и на уровне рептилий, и на уровне птиц. У многих насекомых с полным превращением, у которых яйца открыто развиваются на листьях растений и личинки живут открыто, в почве или в сходных субстратах протекает стадия куколки — вторая консервативная по отношению к условиям увлажнения стадия Holometabola. Такие соотношения имеют место у многих представителей различных отрядов. Среди жуков таковы листогрызы *Chrysomela* и *Leptinotarsa*, среди бабочек — все листогрызущие совки (*Barathra*, *Polia*) и шипоногие совки (*Chloridea*, *Melicleiptria*), среди перепончатокрылых — пилильщики *Athalia* (впрочем, у пилильщиков и яйца откладываются внутрь тканей) и т.д.

Освобождение куколочной стадии от развития в почве или в сходных по режиму влажности субстратах шло по двум направлениям — по пути повышения непроницаемости покровов (морфо-физиологические приспособления), достигшей своего наибольшего развития у некоторых короткоусых двукрылых, дневных бабочек и некоторых жуков (кокцинеллиды), и по пути создания защитных коконов вокруг тела куколки (многие бабочки, перепончатокрылые, некоторые жуки — *Phytonomus* или *Cionus*).

От развития личиночных стадий растительноядных насекомых в почве экологическим прост переход их к развитию внутри растительных тканей. По физико-механическим условиям обитание внутри растения чрезвычайно близко к условиям существования в почве. Внутри растительных тканей могут быть использованы те же принципы передвижения, что и в почве (что можно проследить на личинках шелкоунов, развивающихся в тканях растения С-образных личинках и т.п.). При обитании в растительных тканях не нужны приспособления к защите от высыхания, как и в почве. По своему экологическому уровню формы, развивающиеся в растительных тканях, не выше, чем обитающие в почве, и столь же чувствительны к дефициту влажности воздуха. Но переход к обитанию внутри растительных тканей является все-таки уже отрывом от почвы — переходом к обитанию в надпочвенном ярусе и с такой точки зрения тоже может рассматриваться как новый шаг к наземному образу жизни. Переход к обитанию в растительных тканях от обитания в почве можно представить себе идущим двумя путями:

1) Почва → разлагающиеся растительные ткани → мертвая древесина → живые ткани растения;

2) Почва (питание корнями) → обитание и питание внутри корней → обитание в стебле и других надземных органах.

ГЛАВА 10 (частично) ПЕРЕХОД ЛИЧИНОК ТИПУЛИД ОТ ВОДНОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ К НАЗЕМНОМУ

Справедливость развитой в главе VIII гипотезы о роли почвы в переходе от водного образа жизни к наземному подтверждается анализом путей вторичного перехода к наземному образу жизни вторично-водных групп личинок насекомых. Характерным примером такого перехода является вторичный переход к наземному образу жизни личинок Tipulidae.

Личинки долгоножек представляют интересный материал для изучения закономерностей адаптивной эволюции, являясь примером довольно четко ограниченной систематической группы животных, приспособившихся к существованию в очень разнообразных условиях, но сохраняющих сходный тип строения. Типулоидные в личиночной стадии дают все переходы от наземного до водного образа жизни.

Среди личинок долгоножек встречаются как формы, обитающие в воде, так и формы, вторично перешедшие к обитанию на суше. Даже в пределах одного рода *Tipula* имеются как виды, живущие в воде или грунте самой границы дна водоема и берега (*Tipula maxima*, *T. variipennis*, *T. lunata* и др.), так и виды, живущие в лесной подстилке (*T. selene*, *T. caesia* и др.), в почве лугов и полей (*T. paludosa*, *T. oleracea* и др.), в разлагающемся дереве (*T. flavolineata*) и т.д.

Еще разнообразнее личиночные адаптации в пределах всего надсемейства Tipuloidea, в котором можно встретить как формы типичные водные, неспособные к дыханию атмосферным воздухом, с редуцированными дыхальцами (род *Antocha*), так и формы, ведущие наземный образ жизни, обитающие открыто на растениях, листьями которых они питаются (например личинка *Cylindrotoma splendens*). Среди немногих насекомых, приспособившихся к жизни в морской воде, зарегистрировано три вида личинок долгоножек.

Особый интерес представляет анализ адаптивных черт личинок типулид, обитающих в почве, для освещения тех изменений, которые претерпели эти насекомые в процессе перехода от водного образа жизни к наземному. Этот переход следует назвать вторичным. Вторично-водный характер личинок Tipulidae как и всех водных насекомых, особенно Holometabola, не вызывает сомнения благодаря наличию у них развитой трахейной системы, служащей для дыхания атмосферным воздухом. Локализация же единственной пары дыхалец на заднем сегменте служит показателем приспособления к обитанию в водной среде, давая основание считать наземных личинок долгоножек вторично-наземными, поскольку метапнейстическая трахейная система характерна именно для водных (из свободноживущих) личинок насекомых (например Culicidae из двукрылых, Dytiscidae, Hydrophlidae и др. из жуков и др.).

Александр (Alexander, 1920) дает схему филогенетических соотношений различных групп долгоножек, выводя на основании систематических данных современных типулид из более примитивных форм с водными личинками, имеющими хорошо дифференцированную и обособленную головную капсулу. Сравнение строения трахейной системы и головной капсулы у *Pedicia rivosa* и *Tipula flavolineata* приводит к выводу о происхождении современных типулид от водных форм, обитавших в хорошо аэрируемых водоемах, в которых дыхание осуществлялось как атмосферным воздухом, так и кислородом, растворенным в воде (Wardle, 1926, Wardle and Taylor, 1926). Таким образом, и данные систематики, и сравнение таких устойчивых структур, как головные капсулы личинок, говорят в пользу заключения о происхождении всех современных типулид от форм с вторично-водными личинками.

Исходная форма типулоидных обитала в личиночной стадии в хорошо аэрируемых водоемах. Воздушное дыхание осуществлялось висящей у поверхностной пленки воды личинкой при посредстве находящейся на заднем конце тела пары дыхалец (как у современных водных Limnobiidae и у Culicidae). Удерживание у поверхности воды осуществлялось при помощи венчика волосков, расположенных на выростах стенки тела вокруг дыхалец. Втягивание этих выростов приводило к отрыванию личинки от поверхностной пленки, совершавшемуся личинкой для поисков пищи на дне. У таких личинок атмосферное дыхание дополнялось поглощением растворенного в воде кислорода всей поверхностью тела, и развившимися дополнительными органами водного дыхания — выростами прямой кишки, ставшими анальными жабрами.

Переход к преобладающей роли бентического образа жизни, имеющего особенное значение при хищничестве, привел к прогрессивному развитию дыхания при помощи анальных кровеносно-трахейных жабер и к коррелятивному прогрессивному развитию брюшных стволов трахейной системы, к тому ее типу, какой имеется у *Pedicia*. Жизнь в водоемах, богатых органическим веществом, с малым содержанием кислорода, привела к совершенствованию органов воздушного дыхания, стигмального аппарата и связанных с ним спинных трахейных стволов. Коррелятивно падало значение водного дыхания и редуцировались кровеносно-трахейные жаберы. Такая схема, согласующаяся и с филогенетическими построениями Александера, вполне может быть развита и далее для объяснения происхождения наземных форм личинок Tipulidae в свете нашей гипотезы о возможности перехода от водного образа жизни к наземному именно с использованием почвы.

Мы можем себе представить, что обитание на дне богатых органическим веществом и бедных кислородом водоемов привело личинок типулид к преимущественному заселению мелких участков водоемов, где облегчается подъем к поверхности для возобновления запасов кислорода. Полисапробность таких водоемов могла способствовать преобладающему развитию сапрофагии, развитию способности рыться в илу в поисках подходящей пищи.

При пересыхании таких мелких участков водоемов личинки, спасаясь от высыхания, закапываются в грунт. Приспособленность к рытью в илу облегчала и миграции через грунт береговой полосы в почву и подстилку — в среду, где возможно воздушное дыхание при минимальных потерях влаги. Из почвы же уже значительно легче представить себе переход и к другим условиям наземного существования, например в гниющих стволах (как *Stenophora*, *T. flavolineata*) или даже к открытому обитанию на высших растениях (как *Cylindrotoma*).

Переход личинок предков типулид в почву со дна водоема можно себе представить и в результате вынужденного приспособления, связанного с пересыханием водоема¹, и в результате активного расширения среды обитания, связанного скорее всего с поисками новых источников пищи. С такой точки зрения анализ основных черт организации обитающих в почве личинок типулид, сравнение их приспособлений к среде с приспособлениями форм, обитающих в воде, представляет тот интерес, что позволяет проследить те изменения, которые связаны с переходом к наземному образу жизни. Особенно резкие изменения в связи с переходом к наземному образу жизни должны были претерпеть покровы, органы дыхания и органы движения. В связи с переходом к преимущественной сапро- и фитофагии почвенных личинок типулид у них резко отличается от водных хищных форм и строение всей пищеварительной системы.

¹ Вынужденный переход к наземному образу жизни многих морских тропических форм, обитающих в зоне прилива, описан для Малайского архипелага (Harms, 1934).

Литература, посвященная различным вопросам организации и биологии личинок типулид, мною была использована с почти исчерпывающей полнотой.

Своей задачей я не ставил ни монографического, ни сколько-нибудь полного описания личинок типулид, а лишь описание признаков, адаптивных к условиям среды, вскрытие путей возникновения адаптаций к новым условиям существования, при переходе от водного образа жизни к наземному. Эти вопросы не освещались и не ставились исследователями, работавшими по изучению личинок долгоножек.

Я не ставлю своей задачей выяснение происхождения всей группы Tipulidae. Несомненно, что связь ее с водной средой вторична, это доказывается наличием у личинок развитой и функционирующей трахейной системы. Метапнейстичность личинок показывает, что все современные типулиды происходят от форм с вторично-водными, хотя и дышавшими атмосферным воздухом личинками.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ТИПУЛОИДНЫХ С ВОДНЫМИ И НАЗЕМНЫМИ ЛИЧИНКАМИ

Среди современных личинок типулоидных двукрылых, несмотря на явные черты сильной специализации, более примитивными являются водные личинки типа *Pedicia*; их головная капсула и трахейная система являются более примитивными. Такие, например, признаки, как твердость и компактность верхней и нижней поверхности головной капсулы личинок *Pedicia*, мягкость очертаний ее задних вырезков, раздельность верхней губы и наличника — сближают их с более примитивными личинками Rhyphidae и Ptychopteridae (Wardle, Taylor, 1926), от которых строение ротовых аппаратов личинок *Tipula* значительно отклонилось.

Можно добавить, что за ббльшую примитивность личинок этой группы говорит и наличие у них более полной сегментации (9 брюшных сегментов у *Pedicia*, 8 — у *Tipula*), большего количества брюшных ганглиев в нервной цепочке (5), двойных в ней комиссур, простота строения пищеварительного тракта и т.п. Уордл, однако, подчеркивает, что личинки типа *Pedicia* специализированы настолько, что из них вывести другие типы строения ротовых аппаратов и трахейных систем личинок типулоидных нельзя. Тем не менее и головные капсулы, и трахейные системы как *Pedicia*, так и высших типулоидных могут быть выведены из общей гипотетической предковой формы, к которой, однако, более приближаются *Pediciini*, т.е. водные формы.

Ход эволюции личинок Tipuloidea можно себе представить следующим образом. Исходные формы обитали в мелких, бедных кислородом и богатых разлагающимися остатками водоемах, дыша кислородом воздуха и питаясь, роаясь в илу и песке дна. В связи с таким типом дыхания у личинок выработались характерные приспособления к защите отверстий дыхалец от воды — стигмальное поле окружено выростами, снабженными несмачиваемыми волосками, образующими защитную мембрану, при помощи которой задний конец тела личинки оказывается подвешенным к поверхностной пленке воды. При такой функции все выпячивающиеся выступы анального поля несут сходную функцию и потому сходны друг с другом. Такой тип строения стигмального поля у исследованной мною водной формы *Tipula*. Такое же соотношение у некоторых других водных типулид: у *T. gigantea*, у *T. variipennis*, у *T. lateralis*.

Дыхание у погружающихся в воду личинок такого типа осуществляется при помощи анальных жабер — мешковидно разросшихся выростов стенок анального отверстия, достигающих особенно сильного развития у *T. lateralis*. Рытье в илу или почве облегчается наличием рядов щетинок, идущих по окружности сегментов (*T. variipennis*), а ползание на поверхности субстрата — при помощи ползательных выступов (ложных ножек), как у исследованной мною формы из горных ручьев Ферганы.

Преобладающее значение воздушного дыхания и добывание пищи при рытье в илу были предпосылкой возможности для перехода личинок в почву. Переход к обитанию в почве, обеспечивающий возможность использовать для питания как разлагающиеся остатки, так и богатые питательными веществами подземные части высших растений, для личинок, роющихся в илу дна водоема, представлял сравнительно мало затруднений с точки зрения условий передвижения на небольшие расстояния в этой новой среде. Насыщенность почвенного воздуха водяными парами делала незначительной угрозу гибели от высыхания (особенно при наличии сочной растительной пищи) и то же время обеспечивала возможность непрерывного дыхания атмосферным кислородом.

В связи с таким изменением условий дыхания отпала необходимость в приспособлении к дыханию в воде. Утратили свою функцию, связанную с дыханием у поверхностной пленки, циркумстигмальные выросты, утратили и функцию органов водного дыхания анальные жабры.

Это привело к редукции венчика несмачиваемых волосков на циркумстигмальных выростах жаберных мешков. Служившие органами дыхания в воде выросты последнего сегмента при переходе к жизни в такой плотной среде, как почва, стали служить основными органами опоры, поскольку основные органы опоры по механическим условиям движения в почве развиваются на последних сегментах у личинок насекомых, активно прокладывающих в ней ходы. В связи с этой функцией особенное развитие получают спинные отростки, что у таких форм, как *T. paludosa* или *T. oleracea* (очень к ней близкая), выражено сравнительно слабо. Основная функция опоры при этом падает на обращенную назад поверхность этих отростков. Имеющиеся на них сильно хитинизированные пятна (места прикрепления мышц, втягивающих отростки) сильно разрастаются, приобретая новую механическую функцию.

Распрямление под давлением полостной жидкости супрастигмальных выростов и анальных лопастей создает заклинивание заднего конца тела при прокладке хода. Коррелятивно с изменением последнего сегмента идут приспособительные к активному прокладыванию ходов изменения и в других частях тела. Происходит слияние наличника и верхней губы, происходит утолщение покровов, развиваются несущие опорную функцию серповидные щетинки на грудных и передних брюшных сегментах, но общее число щетинок уменьшается в сравнении с роющимися в илу водными формами. Уже у личинок *T. paludosa* намечается тенденция к концентрации опорной функции в заднем сегменте — щетинки на последнем (несущем опорные выросты стигмального поля) и прилегающих брюшных сегментах развиты слабее, чем на передних.

С дальнейшим развитием хвостовых выростов в направлении приспособления к опорной функции (почвенная *Tipula* sp. из Ферганского хребта) происходит редукция опорных щетинок на остальных сегментах, т.е. эволюция двигательного аппарата у личинок *Tipula* идет принципиально в том же направлении, что и у личинок Elateridae и Tenebrionidae, обитающих в почве. Покровы, испытывающие большое трение при прокладывании в почве ходов, становятся сильнее хитинизированными, чем у водных форм.

В связи с высоким сопротивлением среды и «гидравлическим» способом передвижения у личинок *Tipula*, обитающих в почве, происходят и характерные приспособления к циркуляции полостной жидкости (пронизанное отверстиями жировое тело, свободные соединения трахейных стволов с кишечником и т.д.).

Переход наземных типулоидных личинок к образу жизни, исключаящему необходимость в прокладке ходов в твердом субстрате, ведет к редукции циркумстигмальных выростов, утрачивающих и свою первичную (вспомогательные дыхательные органы) и вторичную (органы опоры) функцию.

Такое соотношение наблюдается у видов, обитающих в мягкой гниющей древесине, питающихся ею, почти не нуждающихся для добывания пищи в передвижении. Так, например, личинка *T. flavolineata*, обитающая в пропитанных водой гнилых пнях березы, дуба, осины и других древесных пород, имеет очень слабо развитые мясистые выросты стигмального поля. Лопаста анального поля вытягиваться не могут.

В связи со скрытым образом жизни в достаточно влажной среде и со слабой способностью и потребностью в передвижениях личинка имеет менее хитинизированные, чем у ее почвенных родичей, покровы, позволившие Уордлю (Wardle, 1926) изучить ее трахейную систему, почти не прибегая к препаровке.

Еще дальше редукция циркумстигмального аппарата пошла у обитающих также в гниющей древесине личинок *Stenophora*. Судя по описанию, данному Антоном (Anthon, 1910), строение *Stenophora angustipennis* в принципе очень близко к строению *Tipula*, причем, как выше было указано, у нее пищеварительный аппарат более приспособлен к сапрофагии. Гербиг (Gerbig, 1913) указывает, что найденная им в гнилой березе личинка *Stenophora flavicornis* по внешнему виду напоминает больше личинок усачей, чем типулид. Задний конец тела личинки не имеет типичной для типулид формы. Спинные и боковые лучи отсутствуют, инфрастигмальные представлены двумя небольшими отросточками с чувствующими щетинками, служащими для защиты дыхалец. Таким образом, переход к малоподвижному образу жизни у неводных личинок типулид ведет к редукции циркумстигмальных выростов, ранее приобретших с утратой дыхательной функции — локомоторную.

Утрата функции и редукция выростов стигмального поля имеет место и у открыто живущих наземных групп типулид (некоторые представители подсем. *Cylindrotomini*).

Cylindrotoma splendens (Cameron, 1918) открыто живет и питается на верхней поверхности листьев лютикового *Trautvetteria grandis* (на о-ве Ванкувер).

Эта личинка имеет зеленую покровительственную окраску. Передвижения по листьям совершаются при помощи мандибул и брюшных ложных ножек, представляющих собою брюшные полые парные выступы покровов на последних сегментах тела. Эти ложные ножки выпячиваются под давлением полостной жидкости. На грудных сегментах ложных ножек нет, но их функцию несут поперечные складки, расположенные на нижней стороне каждого сегмента и видимые при сокращениях тела; принимают участие в движении и две пары маленьких бугорков на этой складке.

На примере личинок *C. splendens*, как и на других безногих личинках, переходящих от движения в твердом субстрате к движению на поверхности твердого субстрата (например *Phytonomus* из долгоносиков), можно проследить возникновение зачатков парных конечностей из поперечных складок кожи. Интересно, что и возникновение парных конечностей у предков членистоногих, по новым работам, также предполагается из поперечных складок (Зенкевич, 1944).

Несмотря на начавшуюся дифференцировку некоторых брюшных выростов, движение *C. splendens* совершается, как и движение обитающих в почве типулид, путем последовательных изменений расстояния между передним и задним концами тела. Однако это изменение совершается не изменением объема тела (единственно возможный в почве способ), а, как у и других аналогично двигающихся по поверхности твердого субстрата форм (гусеницы пядениц, пиявки и пр.), путем дугообразных изгибаний тела. Сначала отделяется от субстрата анальный сегмент, затем пара за парой, начиная с заднего конца, отделяются ложные ножки, причем тело начинает выгибаться дугой вверх и задний конец его подтягивается, затем отрываются грудные бугорки и мандибулы, а анальный сегмент и задние ложные ножки снова фиксируют свое положение. Передний конец тела выбрасывается вперед, его положение снова фиксируется мандибулами, и начинается новая фаза изгибания.

Такой способ движения делает излишней локомоторную функцию расположенных на спинной стороне циркумстигмальных выростов, в связи с чем они подвергаются редукции. Хвостовые отростки (гомологи инфрастигмальных отростков *Tipula*) развиты и, повидимому, несут чувствующую функцию. Лопастеобразные парные циркуманальные выросты гомодинамичны с ложными ножками остальных брюшных сегментов и являются одним из основных органов движения, благодаря чему развиты не слабее, чем у почвенных личинок рода *Tipula*.

Таким образом, переход от жизни в воде к жизни в почве и на ее поверхности ведет к изменению условий дыхания и передвижения, что связано со сменой функции последнего сегмента. Последний сегмент, несущий у водных форм только дыхательную функцию и не принимающий участия в движении (у *Pedicia* он поднимается при ползании), с переходом к жизни в почве становится основным органом опоры и дифференцируется в этом направлении, особенно его циркумстигмальные выросты. Дальнейший переход к открытому наземному образу жизни, изменение условий движения приводят к редукции циркумстигмальных выростов и к выработке новых приспособлений к движению.

Представить себе эволюцию личинок типулид в обратном направлении, от почвенных форм с дифференцированными циркумстигмальными выростами (*T. selene* и др.) к водным с однообразно построенными выростами стигмального поля крайне трудно. Нельзя себе представить и целесообразность возникновения метапнейстической формы трахейной системы типулид без перехода исходных форм к жизни в воде. Сравнение организации различных групп личинок типулид позволяет легко нарисовать себе последовательный путь их эволюции от вторично-водных, но дышащих и воздухом, к почвенным наземным. Такой путь эволюции, связанный с коренными изменениями среды обитания, допускает гораздо более постепенные (хотя и довольно глубокие) изменения организации, чем непосредственный переход из воды на поверхность суши. Именно при такой последовательности перехода исторически объяснимыми и оправданными становятся многие адаптивные признаки организации, которые не могут быть объяснены иначе (специализация и редукция циркумстигмальных выростов).

Интересно, что именно такая смена местообитания: вода — почва имеет место в онтогенезе некоторых личинок типулид. Так, например, в работе Александера (Alexander, 1920) приводится описание цикла развития *Eriocera longicornis*. Развитие личинки этой долгоножки (как и у *Tipula paludosa*) захватывает два вегетационных периода. Выходящая из яиц в середине лета личинка живет в воде как типично водная форма. Осенью личинка, не достигшая еще окончательных своих размеров, мигрирует из водоема в почву береговой полосы, зимует в ней и в следующем году продолжает свое развитие как почвенная форма. Таким образом, в онтогенезе этой личинки происходит такая же смена среды обитания, какую мы можем предположить для объяснения происхождения почвенных форм личинок типулид. К сожалению, мне неизвестно, какие морфологические изменения претерпевает эта личинка в процессе своего роста.

В пользу происхождения почвенных личинок *Tipula* от вторично-водных форм говорят и некоторые их физиологические особенности. Так, личинка *T. paludosa* является типично почвенной формой, никогда не встречающейся в естественных условиях в воде.

Я помещал личинок в мелкий сосуд с водой (чашку Петри). При этом личинки поднимают сверху к поверхности воды задний конец своего тела, звездообразно расправляя циркумстигмальные выросты и выставляя на поверхность дыхальца, как это делают и водные формы. Одновременно личинка сильно выпячивает анальные лопасти, увеличивая таким образом поверхность соприкосновения покровов с водою. Погруженные в воду (при температуре 16–18 °С) личинки чувствовали себя хорошо, жадно поглощали брошенные в воду крошки хлеба. При погружении хвостового конца тела ли-

чинок наблюдалось и удерживание пузырька воздуха между сближенными циркумстигмальными выростами. Это показывает, что, несмотря на обитание личинок *T. paludosa* в почве и приобретение придатками заднего сегмента новых (локомоторных) функций, у них сохранились в некоторой степени и прежние функции (связанные с дыханием).

Опыты над личинками *T. paludosa* показывают и значение уносимого личинками пузырька воздуха как приспособления для дыхания под водой. В два кристаллизатора было помещено по 6 взрослых личинок *T. paludosa*. В одном из кристаллизаторов личинки, погружившиеся на дно, не допускались к поверхности, а в другом, кроме того, пузырек воздуха возле дыхалец удаляли кисточкой. Через несколько минут после удаления пузырька у отверстий дыхалец снова появлялось по пузырьку, которые, увеличиваясь в размерах, через несколько времени вновь сливались в один, достигавший вскоре первоначальных размеров. Такие пузырьки вновь удалялись, причем эту операцию приходилось повторять 4–5 раз, а в одном случае — 9 раз. Личинки, у которых пузырьки воздуха не удалялись, были активны под водой свыше 2 часов, а личинки с удаляемыми пузырьками уже через 35–60 минут становились неподвижными.

Опыты с личинками *T. paludosa*, изложенные в главе 6, показывают и значение кожного дыхания. Пример типулид показывает, что в тех случаях, когда дыхание животного совершается при помощи всей поверхности кожи, возможен переход от обитания в воде к обитанию в почве, что в почве условия кожного дыхания благоприятны. Приведенные простые опыты с *T. paludosa* говорят в пользу происхождения ее от формы с обитавшими в воде личинками.

* * *

Приведенный краткий разбор адаптаций различных форм личинок Tipuloidea к конкретным условиям обитания показывает те пути, по которым мог происходить переход личинок от водного образа жизни к наземному, и те конкретные изменения организации, которыми сопровождался этот переход. Этот разбор показывает, что обитавшие в мелких водоемах и дышавшие у поверхности их метапнейстические личинки могут быть рассматриваемы как исходные формы для происхождения как наземных, так и типично водных современных личиночных форм долгоножек.

Разбор условий вторичного перехода водных личинок долгоножек к наземному образу жизни иллюстрирует значение почвы как промежуточной среды в этом процессе. Правомочно предположение, что и эволюция предков трахеат протекала с широким использованием почвы (включая, конечно, и подстилку) как среды перехода от водного образа жизни к наземному.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выделение почвы как возможной среды перехода от водного образа жизни к наземному, промежуточный, с экологической точки зрения, ее характер может основываться на трех группах доказательств:

I. Характеристика условий существования в почве, сравнение почвы как среды с местообитаниями на открытой поверхности суши и в воде.

II. Характеристика группового состава населения воды, почвы и открытой поверхности суши.

III. Характеристика эколого-физиологических особенностей обитателей разных сред.

Основной особенностью почвы как среды с интересующей нас точки зрения является ее трехфазность, обеспечивающая возможность воздушного дыхания при минимальной потере влаги.

С водной средой почву сближают условия температурного режима, вертикальный градиент содержания кислорода, возможность передвижения в трех измерениях, наличие содержащих соли растворов и т.д. Кроме того, в некоторых случаях вообще трудно провести разграничение между почвой и пересыхающими водоемами. После таяния снега и после сильных дождей поры почвы наполняются водой, и в верхних слоях может происходить размножение таких типично водных организмов как водоросли, зооспоры которых свободно расселяются, используя скважность почвы. В такие периоды почва особенно напоминает дно мелких пресных водоемов. И, наоборот, дно пересыхающих мелких водоемов во второй половине лета оказывается по многим признакам сходным с почвой.

Основная масса населения почвы включает переходящих к воздушному дыханию представителей тех групп беспозвоночных, в которых большинство обитает в воде¹, или более примитивные группы наземных животных.

По своим физиологическим особенностям многие дышащие воздухом почвообитающие представители наземных групп беспозвоночных приближаются к водным обитателям. Таковы, например, личинки жуков семейств шелкунов и пластинчатоусых. Сходство физиологических особенностей этих типично наземных (в широком смысле слова) насекомых с водными формами при несомненно неводном непосредственном их происхождении указывает на черты экологического сходства почвы и воды, сходства как сред обитания.

Такие особенности следующие:

1. Проницаемость покровов, определяющая чувствительность к высыханию.
2. Связанная с проницаемостью покровов пойкилоسمотичность и проницаемость покровов для ионов, располагающихся в порядке их способности проникать через покровы в одинаковые ряды.
3. Способность к кожному дыханию и связанная с этим способность к временному дыханию в воде.
4. Активный выбор рН среды.
5. Ориентация в пространстве при поисках пищи по градиенту растворенных почвенной водой веществ.

Изучение хемотаксисов почвенных личинок шелкунов, проводившееся в 1933 г. в Украинском институте каучуконосов Хорват и мною в 1934 г. с использованием оль-

¹ Мелкие водные организмы (простейшие, коловратки) могут существовать в почве и при отсутствии способности к воздушному дыханию.

фактометров «Мак-Инду» дало отрицательные результаты даже в тех случаях, когда ольфактометр загружался веществами, заведомо привлекательными для проволочников и применяемыми как приманки в борьбе с ними (картофель, дынные корки и т.д.). Неудача этих опытов и полное отсутствие реакции проволочников на запахи, тогда как в естественных условиях при определенной влажности почвы проволочники идут на приманки (Добровольский, 1935, Гиляров, 1939), находят свое объяснение в том, что, будучи нечувствительными к запахам в воздухе, личинки щелкунов (*Agriotes*), в почве ориентируются по концентрации растворенных в почвенном растворе питательных веществ. Специальные исследования показали, что некоторые химические вещества, содержащиеся в приманке в растворе привлекают личинок (например, аспарагин), не вызывая реакции кусания, другие — только кусательную реакцию (казеин), третьи (сахара) обе реакции (Thorpe at al., 1945).

Таким образом, по принципу ориентации в поисках пищи почвенные животные могут быть сходными с водными.

6. По таким признакам, как холодостойкость, благодаря большей выравненности температурных условий в почве, многие почвенные обитатели, особенно мигрирующие в глубокие горизонты (личинки хрущей), занимают как бы промежуточное положение между наземными и водными. На рисунке 1. приведен график, приводимый Калабуховым (1948), иллюстрирующий сезонные изменения холодостойкости насекомых.

Водные насекомые — не холодостойки, и у них в течение всего года степень устойчивости к низким температурам практически неизменна. У наземных, зимующих вне почвы, холодостойкость высокая и меняется в сезонном аспекте, достигая максимума в зимние месяцы. Уходящие на зимовку вглубь почвы, где температурные условия более постоянны, личинки японского хруща менее холодостойки и менее заметно изменяют степень морозостойкости в течение зимы, чем насекомые, зимующие вне почвы.

7. Целый ряд других признаков (способность к сапрофагии и т.д.) также сближает физиологическую характеристику почвенных беспозвоночных с таковой у водных. Однако рассмотренные представители почвенного населения (личинки хрущей и щелкунов) по типу дыхания и по общему характеру ближе к наземным, чем к водным организмам, и если, не выделять почву в качестве специфической среды, если различать, как это обычно принято, только наземное и водное обитание, почвенные насекомые относятся к наземным формам.

В этом двойственном, промежуточном характере почвы, как среды, я усматриваю наиболее важную черту ее специфики, позволяющую рассматривать почву как среду перехода от водного образа жизни к наземному.

Переход от почвенного обитания к открытому обитанию на ее поверхности гораздо

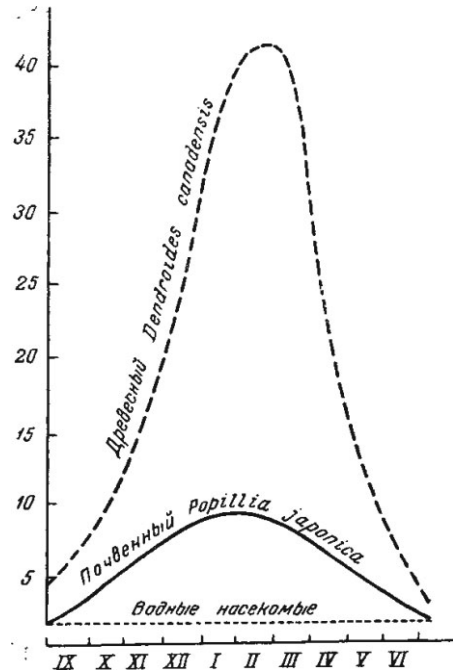


Рис. 1. Сезонное изменение холодостойкости водных, почвенных и зимующих вне почвы наземных насекомых (по Раупе, 1927).

менее резок, чем от обитания в воде к обитанию на воздухе. Обитание в подстилке, в густой траве, под пологом леса и т. д. связывает условия существования в почве с условиями открытого существования на ее поверхности всеми переходами.

Специфика условий передвижения в почве, бросающаяся в глаза при первом знакомстве, резко затрудняющая возможность движения в ней в сравнении с водой и поверхностью суши, проявляется только при крупных размерах животных. Так, например, в случае млекопитающих переход к обитанию в почве (крот и т.п.) требует резко выраженных черт специализации. То же характерно и для крупных членистоногих. Переход к обитанию в почве часто сопровождается редукцией конечностей при активном прокладывании хода более крупными организмами. Но для мелких форм в почве возможно передвижение по скважинам и пустотам без необходимости преодолевать высокое сопротивление субстрата. Передвижение по ходам в почве даже более крупных, но имеющих удлинненное червеобразное тело организмов, отнюдь не определяет редукции конечностей (многоножки).

Предками насекомых должны были быть именно мелкие дышащие через покровы формы.

Обитание же в почве и подстилке, например полихет, вовсе не ведет к редукции конечностей (у *Lycastis amboinensis*), а наоборот, приводит к элементам расчленения параподий на членики. Поскольку можно говорить о возникновении конечностей из поперечных складок тела, как это показывает Зенкевич (1944) для параподий аннелид, можно предположить, что конечности могли возникнуть и у форм, происшедших от рывшихся в почве безногих предков.

Гомологизация конечностей членистоногих с параподиями аннелид встречается в последнее время жесткую критику (Фохон, 1936). Случаи вторичного образования конечностеобразных выростов мы сплошь и рядом наблюдаем на примерах личинок насекомых, утративших конечности. Так, например, у безногих личинок долгоносиков, переходящих к открытому образу жизни, на брюшной поверхности дифференцируются бугорки, несколько напоминающие конечности перипатид. У личинок некоторых двукрылых с переходом к обитанию в крупных полостях развиваются придатки, похожие на конечности. Таковы, например, личинки, похожие на *Liponeura*, встречающиеся вместе с личинками *Chlaenius* на галечном берегу р. Кара-Алма в Ферганском хребте.

Почва — среда более неоднородная по экологическим условиям, чем вода. При переходе из воды к обитанию в почве организм оказывается подверженным не только тем физическим факторам, которые влияют и в воде², но и изменяющемуся жизненно-существенному фактору влажности. Поэтому переход к обитанию в почве для водных организмов — переход в более сложную среду.

Даже высокая степень приспособленности к обитанию в почве не исключает возможности выходов на поверхность и возможность выработки приспособлений к обитанию в условиях дефицита влаги. Так, например, очень чувствительные к высыханию личинки щелкунов *Agriotes*, типичные почвенные обитатели, иногда выходят по ночам на поверхность почвы. Не менее приспособленные к жизни в почве личинки песчаного медляка выходят на поверхность и днем, причем они менее чувствительны к высыханию и даже приобрели некоторые признаки приспособления именно к выходам на поверхность (темная защитная окраска спинной поверхности). Хорошо известны случаи

² Нельзя считать почву и средой, в которой полностью отсутствует такой фактор, как свет. В самых верхних слоях почвы свет проникает на известную глубину, что доказывается хотя бы развитием в почве автотрофных водорослей, в некоторых случаях очень многочисленных, даже в условиях Средней Азии на так называемых «такырах» (Большев и Евдокимова, 1944).

выхода почвенных личинок долгоножек из почвы на поверхность. Выше упоминалось о передвижениях по поверхности почвы личинок июньского хруща. Следовательно, даже далеко зашедшая специализация в направлении приспособления к обитанию в почве и передвижению в ней не исключает предпосылок к выходу организмов на поверхность. Для мелких обитателей ходов и трещин почвы такие выходы во влажную погоду обычны. Поэтому второй этап смены сред — переход от обитания в почве к обитанию на ее поверхности не встречает особых затруднений.

В предшествующих главах были разобраны основные особенности почвы как среды обитания и выяснены как специфические черты условий существования в почве, так и те, которые сближают условия существования в ней с обитанием в воде и на суше.

Приведенные данные показывают, что наиболее специфические приспособления к обитанию в почве — приспособления к передвижению. При этом своеобразность условий передвижения в почве проявляется только для более крупных организмов, для мелких же условия передвижения в почве могут не отличаться от условий передвижения по поверхности твердого субстрата.

Переход водных организмов к постоянному (или временному) существованию в почве может на первых этапах не сопровождаться какими-либо специальными приспособлениями. Это доказывается многочисленными случаями выходов из воды водных обитателей. Временные выходы из воды возможны не только в почву, но и на ее поверхность. Выходы водных обитателей на сушу бывают как вынужденными (пересыхание внутренних водоемов, отливы и т.д.), так и результатами активных миграций (в поисках пищи, при ухудшении кислородного режима). Для водных животных, лишенных приспособлений к защите от высыхания, такие выходы на поверхность почвы могут быть лишь кратковременными и обязательно должны сменяться либо возвращением в водную стихию, либо зарыванием в почву (включая прибрежный детрит), в которой условия увлажнения препятствуют быстрой потере влаги. Удаление от берегов водоемов организмов с несовершенной системой органов защиты от высыхания возможно только при очень тесной связи с почвой.

Точно так же для многих наземных животных, обладающих более совершенной системой органов защиты от высыхания, переход к обитанию в крайних аридных условиях в пустыне возможен только при условии тесной связи с почвой при зарывании в землю на периоды суток и года, критические в смысле угрозы гибели от высыхания.

Начальные этапы перехода от водного образа жизни к наземному, связанные с временным существованием в почве водных организмов, имеют характер приспособлений к специфическим узким условиям существования. Таковы условия обитания, например, в мелких пересыхающих водоемах или в зоне приливов. Эти приспособления к пересыханию водоемов носят характер идиоадаптаций или даже «узкой специализации» в понимании А.Н. Северцова. Вместе с тем, эти приспособления послужили у предков трахеат основой для крупного ароморфоза — перехода к совершенному воздушному дыханию, обеспечившему освоение новой среды и расселение на новых обширных территориях.

Приспособления к воздушному дыханию на первых этапах связаны с редукцией специальных органов водного дыхания и с повышением дыхательной функции покровов (момент примитивизации), послужившим основой для новой дифференциации различных участков покровов в направлении защитной от высыхания и дыхательной функций.

Дальнейшая эволюция в этом направлении, протекавшая по пути приспособления к все более сухим условиям местообитаний, привела к образованию трахейной системы, которое можно рассматривать как ароморфоз (повышение жизнедеятельности за

счет улучшения снабжения внутренних органов кислородом), позволивший высшим трахейным широко расселиться по всему земному шару, идиоадаптационно приспособиваясь на базе этого ароморфоза к различным условиям существования.

Таким образом, ничего принципиально нового мы не имеем в тех процессах, которые ведут к ароморфозам. Некоторые, даже незначительные изменения организации приобретают в известных условиях среды иногда исключительно большое значение, сразу открывая перед организмом огромные возможности расширения сферы деятельности.

Изменения, ведущие к скачку, к общему подъему организации и жизнедеятельности (всегда, однако, применительно к конкретным условиям существования) в своем историческом осуществлении должны возникать путем последовательных приспособлений к изменениям и усложнениям условий среды. При существовании в различных условиях могут оказаться полезными одни и те же приспособления (например гомонная расчлененность тела и в воде, и в почве, и на ее поверхности), а с другой стороны, каждый орган мультифункционален и второстепенные функции в одной среде могут быть или стать главными в другой (принцип смены функций).

Ароморфозы, способствующие завоеванию новых сред, расширению условий существования организма, возникают на основе постепенно сменяющихся идиоадаптаций. Даже, например, такой типичный «ароморфоз» как приведшее к теплокровности разделение кругов кровообращения высших позвоночных является исторически обусловленным, легко прослеживаемым в сравнительных рядах идиоадаптивных изменений. Разделение токов артериальной и венозной крови в эволюции наземных позвоночных явилось следствием возникновения добавочных к жаберному способам дыхания (наблюдаемых у двудышащих, например у цератода), связанных с адаптацией к узким условиям существования в пересыхающих водоемах и с вытекающим отсюда прекращением активности в сухой период года.

Таким образом, идиоадаптации и даже черты узкой специализации служат предпосылкой к ароморфозу. С точки зрения повышения жизнедеятельности, разделение кругов кровообращения было бы выгодно и при водном дыхании. Однако при водном дыхании у позвоночных такого разделения круга кровообращения на большой и малый нет, так как нет исторических предпосылок для этого разделения. Проталкивание тока крови через две системы капилляров (жаберных и соматических) при двухкамерном сердце менее выгодно, чем параллельное проталкивание через жаберные и соматические, как через легочные и соматические у *Tetrapoda*. Но поскольку исторических предпосылок к этому при водном жаберном дыхании нет, совершенство снабжения кислородом достигается совершенствованием органов водного дыхания и единственного круга кровообращения.

Образование двух кругов кровообращения может быть понято только в историческом аспекте, как следствие приспособления водных позвоночных к частичному добавочному дыханию кислородом воздуха. На первых ступенях приспособление существовавшей кровеносной системы к новому способу дыхания не только не повышает, но даже снижает энергию жизнедеятельности (у амфибий в сравнении с рыбами), и лишь дальнейшее приспособление обеспечило повышение жизнедеятельности на новом принципе, базирующееся на идиоадаптивных изменениях организации.

Ароморфные изменения организации можно понять, лишь воссоздавая возможные реальные пути эволюции группы, анализируя те условия среды и приспособления к ним, на основе которых они могли возникнуть, т.е. пользуясь историческим методом в биологии (Тимирязев, 1922).

Возникновение трахейной системы насекомых, ароморфоза, обеспечивающего высокую активность группы, может быть понято, лишь как результат постепенных при-

способлений форм с кожным дыханием к все более и более сухим условиям. Необходимая последовательность таких приспособлений могла осуществляться только при переходе от водного образа жизни (при котором не могут возникнуть трахеи, но возможно кожное дыхание) сначала к обитанию в почве (а также в подстилке и сходных субстратах с воздухом, насыщенным водяными парами), где возможно постоянное кожное воздушное дыхание, а лишь затем, и открыто - на ее поверхности.

Непосредственный переход от обитания в воде к открытому обитанию на суше не может обеспечить выработки трахейной системы. Так, например, выходящие на поверхность суши крабы, имеющие прочные плотные покровы, дышат воздухом при помощи своих органов водного дыхания, адаптивно изменяющихся применительно к новым условиям, что и ограничивает возможности расселения на суше этой группы. Распространенное представление о том, что приобретение прочной кутикулы, защищающей тело от высыхания, позволило членистоногим выйти из водной сферы в воздушную, характеризует лишь второй этап перехода (из почвы и сходных местообитаний) на открытую поверхность. Первый же этап (переход из воды в почву и другие места с воздухом, насыщенным водяными парами) обеспечивался именно проницаемостью кутикулы, способностью к кожному дыханию.

Коренное изменение дыхательной системы предков трахеат, характерный ароморфоз, явился следствием постепенных приспособительных, идиоадаптивных, по терминологии А. Н. Северцова, изменений организации, сопровождавших последовательный переход из воды к обитанию сперва в почве, в подстилке и под укрытиями, а затем и открыто на суше.

Ароморфоз как качественное изменение уровня организации мыслим лишь на основе накапливающихся идиоадаптаций. Ароморфоз, позволяющий организму расширить среду своего обитания, является тем скачком, тем революционным моментом, который завершает медленные эволюционные «идеоадаптивные» приспособления организмов к изменяющейся среде.

Смена периодов ароморфоза и идиоадаптаций в филогенетическом развитии организма очень явственно вытекает из определений соотношений между ароморфозами и идиоадаптациями, данных А.Н. Северцовым, хотя он и не указывает, что идиоадаптации являются основой для ароморфоза. Координация различных приспособлений к изменяющимся условиям среды, к разным сторонам условий существования и представляет собою ароморфное изменение, организации. Ароморфоз—наиболее совершенный способ адаптации к сложным и меняющимся условиям.

М.С.Гиляров

ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ПРИСПОСОБЛЕНИЙ
ЧЛЕНИСТОНОГИХ
К ЖИЗНИ НА СУШЕ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

М.С. ГИЛЯРОВ

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРИСПОСОБЛЕНИЙ
ЧЛЕНИСТОНОГИХК ЖИЗНИ НА СУШЕ**

Москва

Наука 1970

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, в 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 решения (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 состояние¹.

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 «деталью» 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; Neegard, 1945), ракообразных (Crampton, 1928), от Symphyla (Tiegs, Manton, 1947) и других многоножек (de Beer, 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.

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

¹ Левое крыло триптиха — «Сад земных радостей». Музей Прадо.

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 ненамного 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 хелицероных такие ряды в общих чертах намечаются в комплексе разных отрядов паукообразных и даже в пределах более мелких таксонов (например, у клещей). А хелицероные 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 *Palaeophonus*) 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 трак-

товки 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 выяснить 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 адаптаций 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 понятию, 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 опровержения «теории олигомеризации» В. А. Догеля (1954) 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 каждом 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 переходе 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.

ГЛАВА I

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 горами 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 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.

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 (Ocier, 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 (Hackman, 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 существует¹. 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. 1.1., 2), мелких диплопод кистехвостов (*Polyxenus lagurus* L. — рис. 1.15., 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

¹ Наиболее пригодна для гистохимического выявления хитина реакция Хотчкисса (Hotchkiss, 1948), применявшаяся у нас Ю.Б. Бызовой (1960).

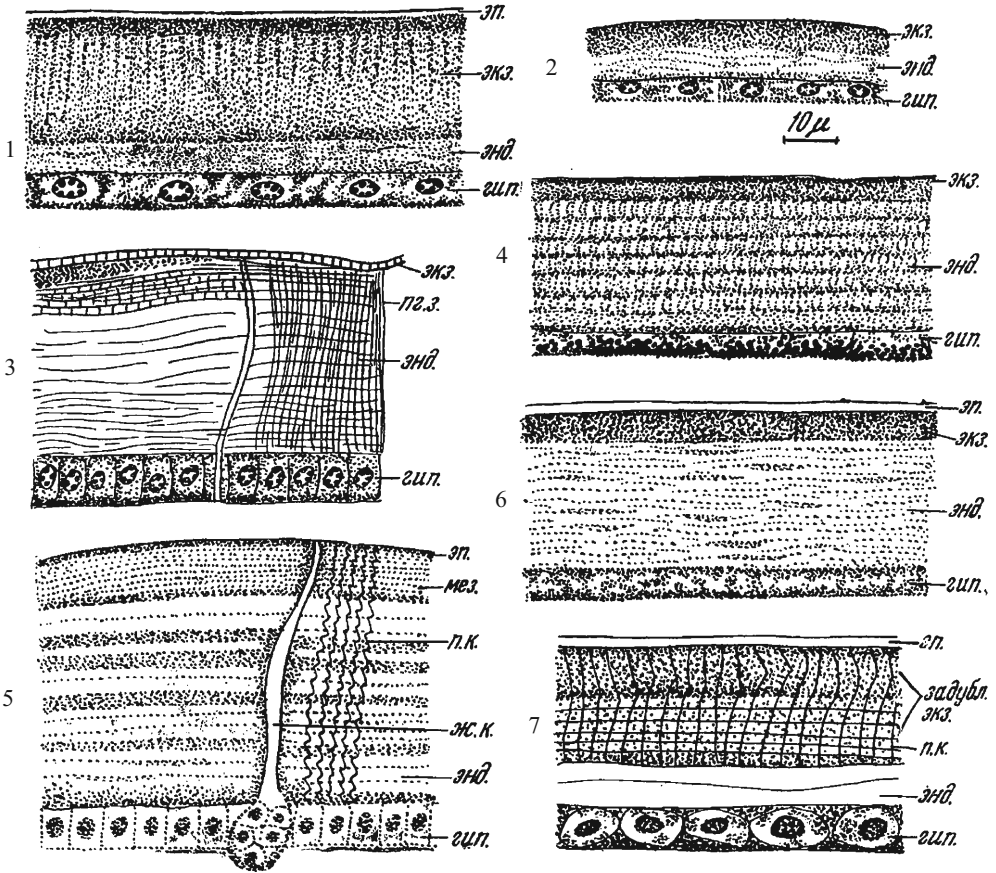


Рис. 1.1. Строение кутикулы разных членистоногих: 1 — личинка мучного хрущака (*Tenebrio molitor*); 2 — *Cyclops* sp.; 3 — речной рак *Astacus*; 4 — мокрица *Armadillidium* sp.; 5 — мечехвост *Limulus*; 6 — скорпион *Euscorpis*, 7 — домовый паук *Tegenaria domestica*); гип. — гиподерма; ж.к. — железистые клетки; задубл. экз. — задубленная экзокутикула; мез. — мезокутикула; пиг.з. — пигментная зона; п.к. — поровые каналцы; экз. — экзокутикула; энд. — эндокутикула; эп. — эпикутикула (по Гилярову и Семеновой, 1963).

ракообразных (Decapoda), дифференцируется на слои, характеризующиеся различными составом, строением и сложением (рис. 1.1., 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 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., 1, 7), дифференци-

руется «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—1957; 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 разнобоем 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., 1), предложенный Уиггелсворсом (Wigglesworth, 1931). У насекомых этот слой характеризуется постоянным отсутствием в нем хитина.

Самый наружный слой в дифференцированной кутикуле высших ракообразных и структурно (рис. 1.1., 3), и химически (содержит хитин) и функционально отличается от эпикутикулы насекомых. Поэтому обозначение внешнего слоя кутикулы ракообразных термином «эпикутикула», как это делают Драш (Drach, 1935), Деннель (Dennell, 1947), Кришнан (Krishnan, 1951, 1954), Кришнакумаран (Krishnakumaran, 1958) и другие гистологи, приводит только к недоразумениям. Хотя по положению в многослойной кутикуле рака-богомолы *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 Лауэр (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 (Kennough, 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 (Pantin, 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, положение 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 Кюнельта (Kühnelt, 1928) применяют метод дифференциальной окраски. Окрашивая срезы по Маллори, Уиггелсуорс (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 склеротизированных форм. Невосприимчивость окраски связана 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 эпикуткуллой*, но при этом их следует рассматривать как образования *аналогичные* (конвергентные или параллельные), *но не как гомологичные*. Гомология в этом случае ограничивается только потенцией гиподермы к выделению дифференцированной в данном направлении кутикулы.

Последнее время (Richards, 1951) принято деление кутикулы насекомых на два слоя — тонкую наружную эпикуткулу, 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 новые и новые слои эндокутикулы, толщиной от 0,2 м до 10 м. Наружный слой прокутикулы (непосредственно подстилающий эпикуткулу) — 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.

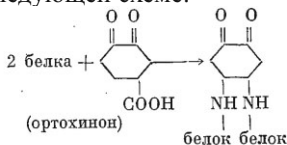
Между эндо- и экзокутикулой теперь принято выделять и так называемую мезокутикулу. Мезокутикула по сравнению с экзокутикулой менее модифицирована, она сохраняет свойственную эндокутикуле пластинчатую структуру и поровые канальцы и, становясь плотной, не теряет гибкости (в отличие от более хрупкой экзокутикулы). 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, Семенова, 1963) мы избегали выделения мезокутикулы, сохраняя терминологию Уигглсуорса, подразумевая 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 разделения на дифференцированные слои (рис. 1.21., 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 (Ргуог, 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 гидроксильзации фенил-аланина, вероятно, образуются такие сильные дубители, как гидрохинон и пирогаллол, выявленные в кутикуле.

Хакмен и Тодд (Hackman, 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-дигидроксибензойная) 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 каждому дыханию (например, рачки-циклопы) или способны к каждому дыханию в условиях эксперимента, как, например, личинки мухи *Calliphora erythrocephala* с перешнурованными концами тела, несущими дыхальца (Fraenkel, 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, придающий листкам необходимую прочность, препятствующую их спаданию, по, разумеется, обеспечивающий проницаемость для дыхательных газов (у *Chionolcetus*, у *Paralithodes*). Даже склеротизированные и импрегнированные известью покровы мокриц и в норме и в эксперименте (Edney, 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 азано-

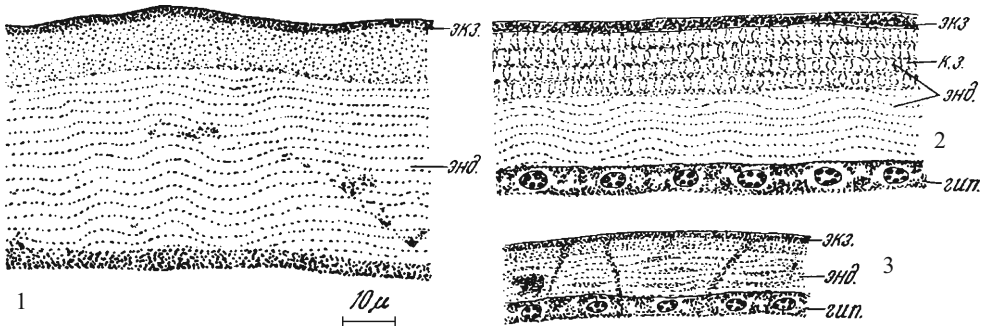


Рис. 1.2. Строение кутикулы ракообразных: 1 — *Leander adspersus* (Decapoda); 2 — *Idothea baltica* (Isopoda); 3 — *Ligidium hypnorum* (Isopoda); гип.— гиподерма; к.з. — кальцинированная зона; экс. — экзокутикула; энд. — эндокутикула.

вым 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 Лэуэр (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. 1.2.), так и такие, у которых развит мощный склеротизованный панцирь, укрепленный включениями извести (у Decapoda, у Stomatopoda, у большинства Isopoda и других — рис. 1.1., 3, 4; рис. 1.2.). У ракообразных можно проследить разную степень развития кутикулы как в сравнительных рядах форм, так часто и в пределах одной особи 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-Anostraca). 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 кожном дыхании, наблюдается и на дыхательных поверхностях других ракообразных; таковы жабры крабов *Chionolcetus 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 бульшую механическую прочность и меньшую проницаемость, связана с высокой дифференцировкой слоев кутикулы и с отложением в ней солей кальция — CaCO_3 , $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ и (в небольших количествах) магния (MgCO_3).

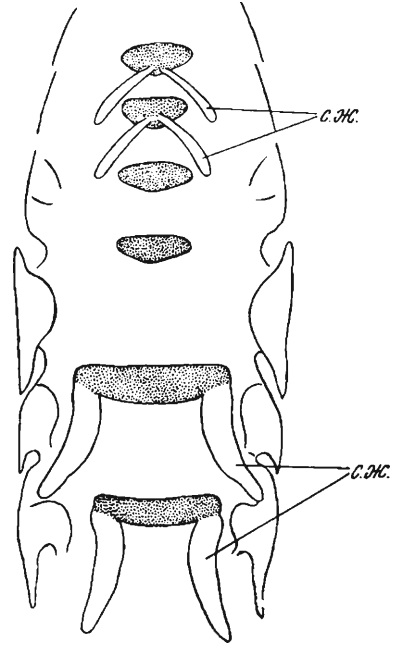
Планктонные формы высших ракообразных, имеющие локализованные дыхательные поверхности, но все же в общем тонкие покровы, характеризуются склеритами, на срезах в принципе похожими на покровы дыхательных поверхностей, но несколько более толстыми. Таковы, например, покровы креветок р. *Leander*. Кришнакумаран (Krishnakumaran, 1958), исследовавший покровы креветки *Penaeus indicus* M. Edw., выявил те же два слоя (но этот автор называет «эпиккутикулой» 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 слои. 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-богомла (*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, миллинова 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-

Рис. 1.3. Брюшная поверхность бокоплава *Synurella ambulans* (сегменты III—VIII). Пунктировкой выделены тонкопоровые дыхательные участки; с.ж. — стеральные жабры (по Храбм, 1948).



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-богомла, 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 м 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 исследова-

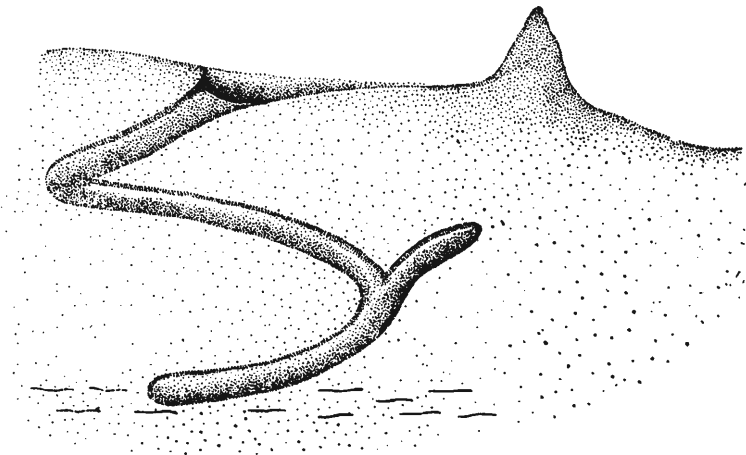


Рис. 1.4. Нора *Osypoda aegyptiaca* (по Magnus, 1960).

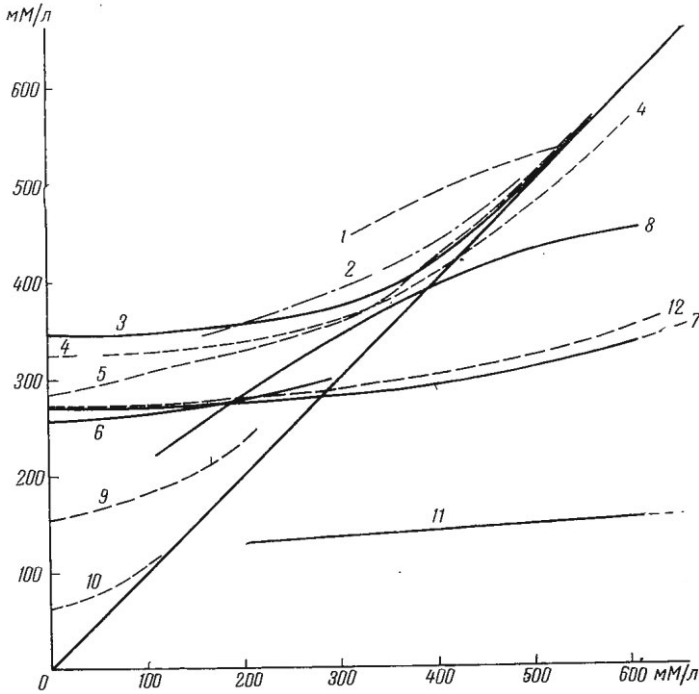


Рис. 1.5. Зависимость между концентрацией солей в воде (абсцисса) и в жидкостях тела (ордината) у ракообразных из солоноватых вод (по Beadle, 1943).

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*.

тель, 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», и не имеет признаков задубления, кальцификации или импрегнации липидами, хотя и дает положительную миллонову реакцию, как и пигментный слой взрослых раков-богомолов. Окрашиваемый по Маллори красный наружный слой очень тонкий. Но уже на второй послелинчатой 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 кожнотышащих 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 ambutans*, есть особые проницаемые стернальные поля (рис. 1.3.) (Hrabm, 1948).

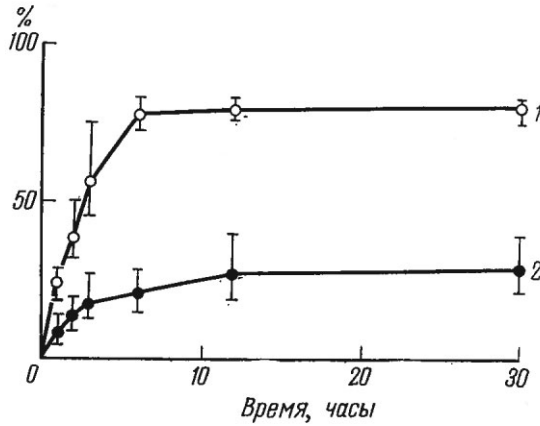


Рис. 1.6. Потеря воды (%) водяным осликом (*Asellus aquaticus*) в сухой атмосфере (1) и при 100% относительной влажности (2) (по Lagerspetz, Lehtonen, 1961).

Это позволяет некоторым десятиногим ракам обитать вне воды; например, наземные, живущие в супралиторали Красного моря катадромные 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 *Ocyropa aegyptiaca* Gerst. на песчаных берегах обитают в норках, доходящих до грунтовой воды (рис. 1.4.), в которых влажность воздуха близка к насыщенной, выходя из норок 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. 1.5.). 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, Mattila, 1961).

Интересны особенности покровов равноногих ракообразных (Isopoda), среди которых надсемейство мокриц (Oniscoidea) приспособилось к жизни на

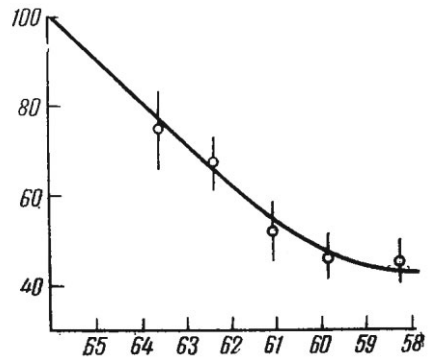


Рис. 1.7. Зависимость скорости потери воды (в % — ордината) от процентного содержания воды в теле мокрицы (абсцисса) (по Bursell, 1955).

Таблица 1.1. 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±2.4
<i>Oniscus asellus</i>	Влажные	6.3±4.0
<i>Porcellio vulgare</i>	Умеренно сухие	2.7±1.0
<i>Armadillidium vulgare</i>	Сухие	1.4±0.5

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. 1.2., 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*) погибло в течение двух часов (рис. 1.6.), 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, 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. 1.2., 3).

Из наземных форм у живущих во влажной лесной подстилке *Trachelipus rathkei* Brandt кутикула тонкая, экзокутикула нерезко отграничена от эндокутикулы, которая слабо кальцинирована. У *Cylisticus*, 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

Таблица 1.2. Скорость испарения (в мг мм² час⁻¹) 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±0.0058	0.128±0.0048	0.82
	Блокированные	0.081 ±0.0051	0.113±0.0043	1.40
<i>Oniscus asellus</i>	Неблокированные	0.075±0.0030	0.064±0.0030	0.88
	Блокированные	0.039±0.0024	0.052±0.0025	1.36
<i>Porcellio scaber</i>	Неблокированные	0.084±0.0029	0.070±0.0028	0.85
	Блокированные	0.029±0.0019	0.053±0.0031	1.69
<i>Armadillidium vulgare</i>	Неблокированные	0.086±0.0033	0.077±0.0032	0.90
	Блокированные	0.022±0.0018	0.036±0.0029	1.64

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

Таблица 1.3. 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>Porcelio scaber</i>	5±0.3
<i>Armadillidium vulgare</i>	4.5±0.3

части). А у *Armadillidium officinale*, живущих на сухих известняках южного берега Крыма, эндокутикула очень толстая и сильно кальцинированная, тогда как экзокутикула относительно тонкая (рис. 1.1., 4). У среднеазиатских пустынных мокриц *Hemilepistus elegans* Uлjan. 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.

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 залепляли изоляционной массой (Spencer, Edney, 1954). Данные о потере в весе приведены в табл. 1.1.

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. 1.7.).

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

Данные табл. 1.2. 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

Таблица 1.4. 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
<i>Oniscus asellus</i>	4.5±0.3	атмосфере выживает 2-4 часа (Perttunen, 1961)
<i>Porcelio scaber</i>	10.1 ±0.8	
<i>Armadillidium vulgare</i>	12.3±1.2	

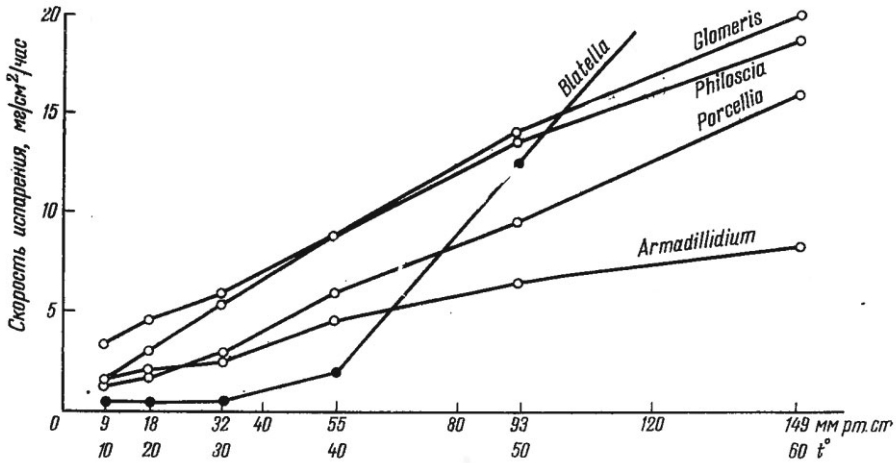


Рис. 1.8. Зависимость скорости испарения у трех видов мокриц от температуры и дефицита насыщения воздуха влагой (для сравнения приведены данные по диплопode *Glomeris* и таракану *Blattella*) (по Edney, 1951).

в насыщенном влагой воздухе дольше выживают при изоляции дыхательных брюшных ножек, чем виды с плотной толстой кальцинированной кутикулой (табл. 1.3.). В сухом воздухе при нормально функционирующих дыхательных органах соотношение иное (табл. 1.4.).

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

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 см⁻² час⁻¹), 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. 1.8.).

Даже обитающие в пустынях мокрицы *Hemilepistus* очень чувствительны к высыханию, и транспирация через их покровы при температуре около 26° достигала 5.4 мг см⁻² час⁻¹, т.е. 7.6% исходного веса, на открытой поверхности. В норке же потеря веса трупов мокриц составила только 1.1 мг см⁻² час⁻¹, 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 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° — 445±22, а в межлиночный период — 144±15 мм³ г⁻¹ живого веса час⁻¹.

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. 1.1., 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 м («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 м, 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 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 хелицерных; он привел к редукции антенн (Hadzi, 1965) и определил дальнейшую эволюцию этой происходящей от трилобитообразных группы, широко освоившей наземные местообитания.

Кутикула скорпионов (*Scorpionoidea*)

Скорпионы (*Scorpiones*) представляют группу наземных хелицерных, 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 *Euryptera* (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 зуриптеридами 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. 1.1.6).

У скорпионов хорошо выделяются в кутикуле как эндо- и экзокутикула (прокутикулярные слои), так и эпикутикула, достигающая у этих членистоногих значительной

толщины (у *Euscorpium italicum* Herbst — 4 м, у *Palaemnaeus swammerdami* — 5 м, у *Buthus quinquestriatus* — 4 м).

Протеолипидный комплекс эпикутикулы скорпионов отличен от кутикулина 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 невоспринимающего 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 высыханию.

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 (120 м) 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 2 м, 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 *Euscorpium italicum*, сходны с описаниями Кришнана, сделанными на других видах.

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

Таблица 1.5. Скорость потери влаги разными видами скорпионов (мг см⁻² час⁻¹)

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 exitialis</i> Pocock	0.510	33
<i>P. imperator</i> (C.L. Koch)	1.250	23

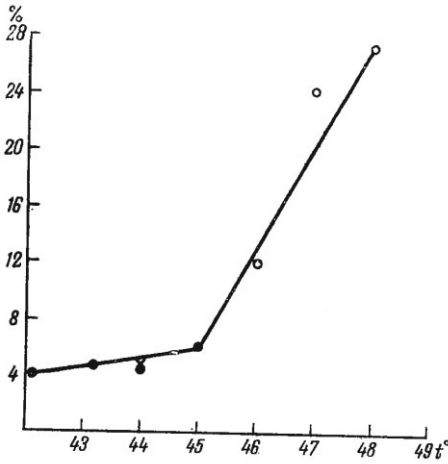


Рис. 1.9. Потеря воды скорпионом *Buthus minax* за сутки (в %) при температурах, близких к летальной (по Cloudsley-Thompson, 1962).

рафинов, 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 окрашивается, а еще незадубленная бесцветная экзокутикула становится красной (Kennaugh, 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.

Исследование кутикулы свежеслинявших скорпионов *Buthus tamulus* (Krishnakumaran, 1962) показало, что наружный слой кутикулы (толщиной 3.5 μ) окрашивается по Маллори в красный цвет, а внутренний (8 μ) — в голубой. Самая поверхностная часть наружного слоя окрашивается голубоватым цветом. Кришнакумаран считает, что окрашиваемая красным гомогенная 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 па-

Дифференцированная кутикула скорпионов предохраняет их от потери влаги. В табл. 1.5. приведены данные, полученные на ряде африканских скорпионов (Cloudsley-Thompson, 1962).

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. 1.9.), 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. 1.10.).

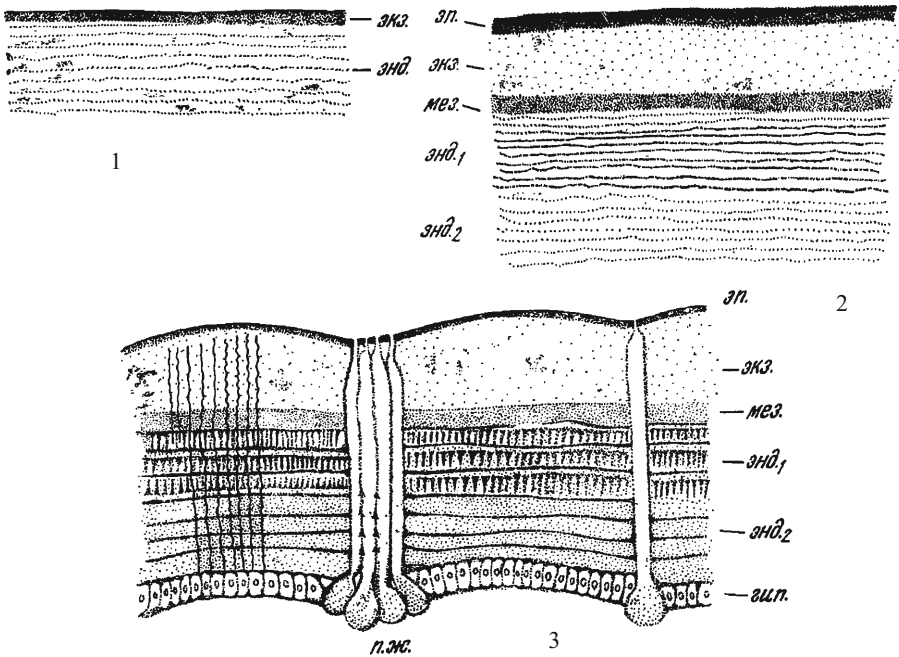


Рис. 1.10. Кутикула *Thelyphonus*: 1 — на сочленовных мембранах; 2 — на стернитах; 3 — на тергитах; гип.— гиподерма; мез.— мезокутикула; п.ж. — покровные железы; экз. — экзокутикула; энд. — эндокутикула; экндх — уплотненный слой эндокутикулы, экндг — недифференцированный слой эндокутикулы, эп.— эпикутикула (по Krishnakumaran, 1962).

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).

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 раздуваться при приеме пищи (Гиляров, 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. 1.11, 1).

Слой, достигающий на переднегрудки 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* — яркobelым (Pavan, 1954).

Совершенно специфична кутикула рицинулей (рис. 1.11, 2), недавно изученная у нимф и личинок *Cryptocellus lampei*, нимф *Ricinoides sjostedti*, нимф и взрослых *R. afzelii*

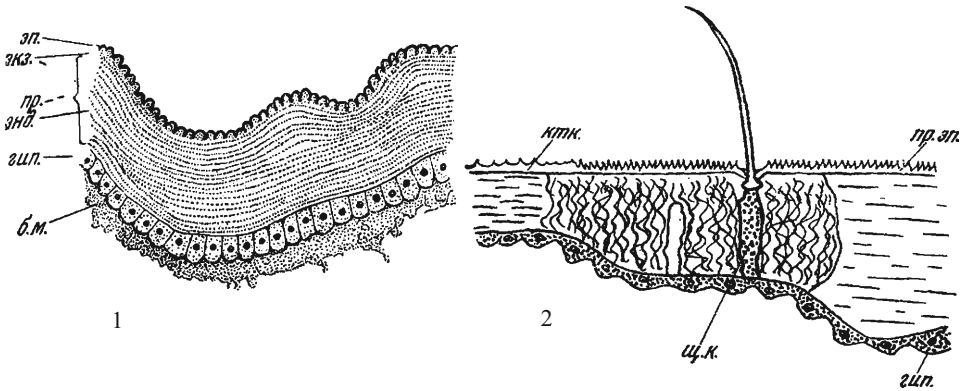


Рис. 1.11. Схема строения кутикулы: 1 — брюшка сольпуги *Galeodes* (по Krishnakumaran, 1962); 2 — *Ricinulei* (по Kennaugh, 1968); б.м. — базальная мембрана; гип. — гиподерма; пр. — прокутикула; экз. — экзокутикула; энд. — эндокутикула; эп. — эпикутикула; щ.к. — канал щетинки; пр.эл. — преломляющая эпикутикула; ктк. — кутикулиновый слой.

(Kennaugh, 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 ричинулей является и то, что в брюшке, особенно у нимф, есть обширные области импрегнированной, но незадубленной кутикулы, более толстой, чем задубленная экзокутикула головогруди. 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 1.1, 7). Эпикутикула у пауков, развитие которой определяет степень непроницаемости покровов для испарения, на головогруди и конечностях толще, чем на брюшке. На спинной поверхности головогруди 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. 1.12.).

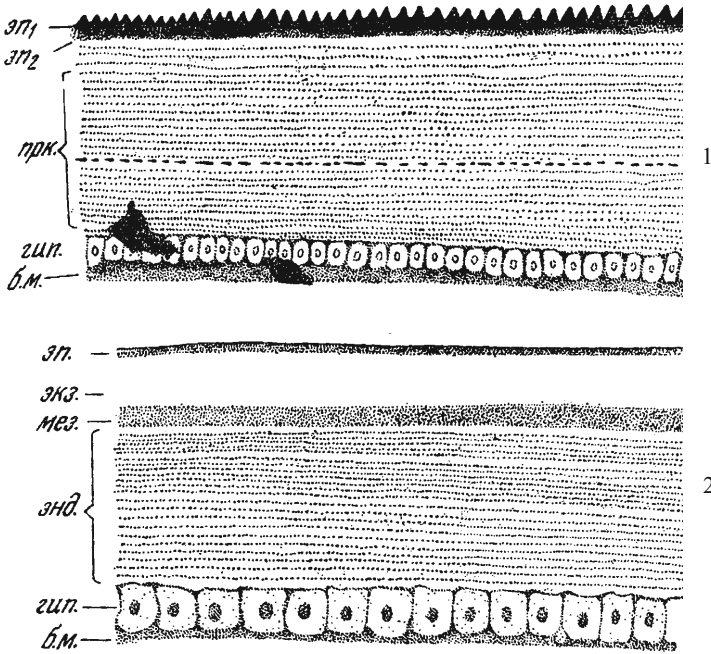


Рис. 1.12. Кутикула паука *Argiope*: 1 — на брюшке; 2 — на головогруд; б.м. — базальная мембрана; гип. — гиподерма; мез. — мезокутикула; прк. — прокутикула (= эндокутикула); экз. — экзокутикула; энд. — эндокутикула; эп. — эпикутикула; эп₁ — липопротеиновый слой эпикутикулы; эп₂ — кутикулиновый слой пиктикулы.

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 ($\text{мг см}^{-2} \text{час}^{-1}$) при обработке покровов порошком алюминия или нейтральным порошком — неозилом (опыты Davies, Edney, 1952).

t°	Контроль	Опудривание 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 °С 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, Edney, 1952). Известно, что повышенное содержание углекислоты в атмосфере приводит к открыванию легочных дыхалец. Пауков *L. amentata* помещали в атмосферу, содержащую 10% CO₂. 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 хелицеровым 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, 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 (Кьһнелт, 1955; Nemenz, 1955).

Прокутикулярный слой у пауков довольно типичен. Эндокутикула имеет характерную пластинчатую структуру и окрашивается, по Маллори, в голубой цвет; на брюшке слой 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. 1.1, 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 хелицеровых. 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 как 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

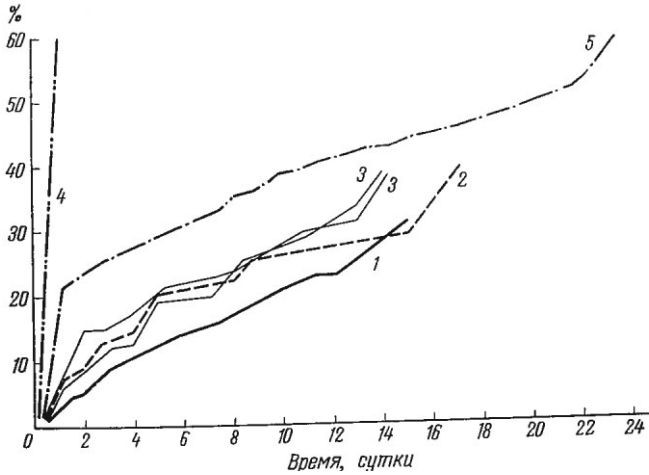


Рис. 1.13. Потеря воды пауками за счет испарения (в %): 1 — *Agelena*; 2 — *Tegenaria*, 3 — кресто-вик *Aranea*; 4 — водяной паук-серебрянка *Argyroneta*, 5 — *Theridion* (по Nemenz, 1954, сокраще-но).

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 выключению 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 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 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, Fontaine, 1937). На рис. 1.13. 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), *Teegenaria derhami* Scop, водонепроницаемой эпикутикулы доказывается и измерениями скорости транспирации мертвых пауков при разных температурах. При повышении температуры до 40–42 °С 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, Семенова, 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 тетранихоидные 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.

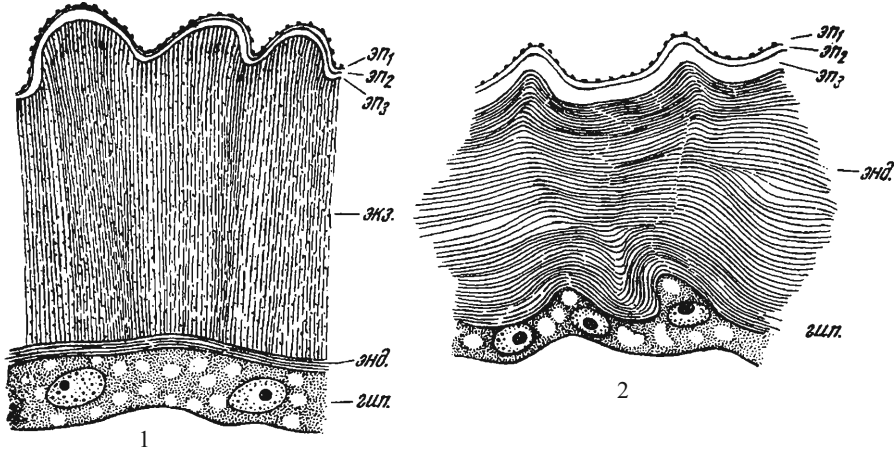


Рис. 1.14. Покровы аргасовых клещей (Argasidae): 1 — растяжимый участок идиосомы; 2 — сочленовная мембрана; гип. — гиподерма; экз. — экзокутикула; энд. — эндокутикула; эп₁ — цементный, эп₂ — восково-липидный, эп₃ — кутикулиновый слой эпикутикулы (по Балашову, 1963).

У *Tetranychus telarius* (L.) при трехцветной окраске по Массону (модификация окраски по Маллори) выявляется следующее строение кутикулы (Gibbs, 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 неправомочно 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 м) 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 слоем (тектокутикулой), то у паутинового 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 паутиных 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 на-

Таблица 1.6. Критические температуры эпикутикулы аргасовых (—6) и иксодовых (7–9) клещей

№	Виды клещей	t° C	Автор
1	<i>Alveonasmus lahorensis</i> Neum.	61	Балашов, Филиппова, 1964
2	<i>Argas persicus</i> Oken	52	То же
3	<i>A. persicus</i> Oken	60	Lees, 1947
4	<i>A. vespertilionis</i> Latr.	54	Балашов, Филиппова, 1964
5	<i>Ornithodoros papillipes</i> Bir.	50	То же
6	<i>O. capensis</i> Neum.	42	То же
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

правлении, 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 фуксифильность позволяют рассматривать ее как «мезокутикулу» в понимании Ричардса (Richards, 1958). На щитках прокутикула тверже, и ее дистальный слой становится бесструктурным, янтарно-желтым, неокрашивающимся кислыми красками. А в сочленовых мембранах прокутикулярный слой имеет типичный эндокутикулярный характер.

Эпикутикула у гамазовых клещей имеет толщину около 1 м 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. 1.14.) и у *Alveonasmus 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 мнению Балашова, из кутикулинового, воскового (с высокой температурой плавления) и защищающего эпикутикулу цементного слоев; выделяемый Лизом (Lees, 1947) в эпикутикуле *Ornithodoros moubata* Morg. 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 жи-

вотным-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 транспирация. У иксодовых и особенно аргасовых клещей эти температуры очень высоки (табл. 1.6.).

В пределах каждой систематической группы наблюдается определенная корреляция между высотой критической температуры и экологической характеристикой. В табл. 6 из Argasidae самые ксеробийонтные *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.).

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 — *Pselaphognatha (Polyxenus lagurus* L. — рис. 1.15., 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 CaCO_3 слое кутикулы диплопод после декальцинации становятся явственными микроскопические структуры, сходные с теми, которые наблюдаются в соответствующем слое кутикулы ракообразных (рис. 1.15, 2).

Степень кальцинации покровов неодинакова у разных форм и связана с водным режимом окружающей среды. Живущие во влажном мху кавказских лесов *Gervaisia* sp. по

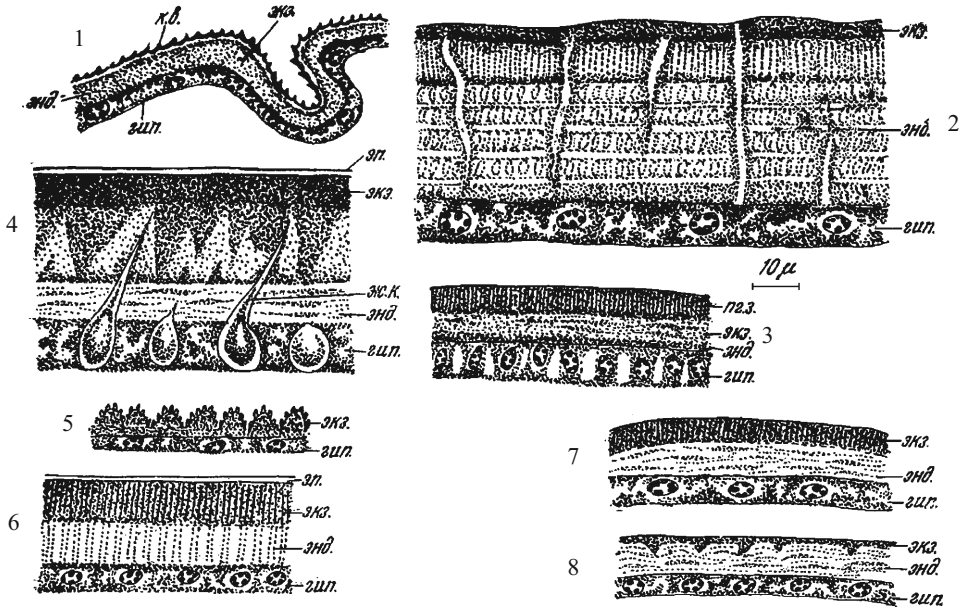


Рис. 1.15. Строение кутикулы многоножек и энтогнатных насекомых. 1 — *Polyxenus lagurus*; 2 — *Pachyiulus* sp.; 3 — *Geophilus* sp.; 4 — *Scolopendra cingulata*; 5 — *Onychiurus armatus*, 6 — *Sminthurus viridis*, 7 — *Campodea staphylinus*; 8 — *Japyx ghilarovi*, гип. — гиподерма; ж.к. — железистые клетки; к.в. — кутикулярные волоски; п.з. — пигментная зона; экз. — экзокутикула; энд. — эндокутикула; эп. — эпикутикула (по Гилярову, Семеновой, 1963).

строению кутикулы напоминают обитающих в сходных по влажности условиях мокриц *Ligidium hypnorum* (рис. 1.2, 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* Гулиика имеют покровы, в которых не удалось выявить известковых включений (Гиляров, Семенова, 1963). У большинства исследованных последними авторами представителей диплопод (*Glomeris*, *Polyzonium*, *Strongylosoma*, *Pachyiulus* и др.) покровы сильно кальцинированные (рис. 1.15, 2). Из других исследователей сильную кальцинацию кутикулы диплопод отмечал Блоуэр (Blower, 1951) для *Schyzophyllum sabulosum* и

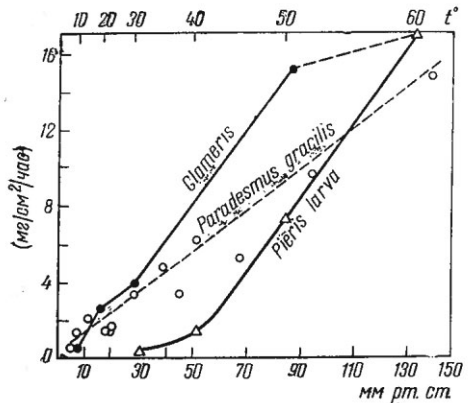


Рис. 1.16. Зависимость скорости транспирации диплопод (ордината) от температуры и дефицита влажности (для сравнения приведены данные по гусенице белянки (из Cloudsley-Thompson, 1952)).

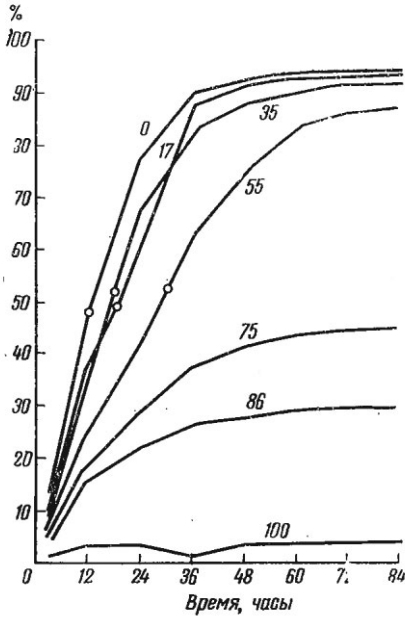


Рис. 1.17. Потеря воды (в %) кивсяками *Cyldroiulus silvarum* при разной относительной влажности (цифры на кривых) воздуха (по Saudray, 1961).

1951) и *Paradesmus* (Cloudsley-Thompson, 1950), данные опытов приведены на рис. 1.16. Эдни 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 задубления кутикулы.

Опыты Содрэ (Saudray, 1961) по динамике потери влаги кивсяками *Tachypodoiulus niger* Leach и *Cyldroiulus 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. 1.17.). 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 Лоуэр (Lower, 1964), основываясь на приведенных выше данных Блоуэра (1951), считает возможным говорить об эпикутикуле «Mugiapoda» 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 ис-

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 кутикулиновому 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,

следованиям Блоуэра, имеются липоидные включения во всех модифицированных 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).²

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 proximus* и *Escaryus retusidens* Folkra. 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. 1.15, 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 эндокутикулы значительно сильнее проявляется. Экзокутикула же

² 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).

дает ярко выраженные миллонову и ксантопротеиновую реакции, что свидетельствует о наличии в ней фенольных группировок.

У *Lithobius* на склеритах кутикула толще, чем в сочленовных мембранах. На склеритах явственно 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 Л.М. Семенова (1961) обнаружила и у *Lithobius*, и у *Monotarsobius* тонкую эпикутикулу, совершенно невыраженную на сочленовных мембранах. У типичных *Scolopendromorpha* (рис. 1.15., 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 сколопендроидов, 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 *Scutigera* (*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 толща 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

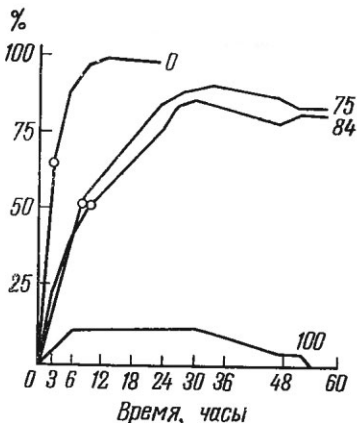


Рис. 1.18. Потеря воды (в %) при 20° костьяками *Lithobius forficatus* при разной относительной влажности воздуха (цифры на кривых) (по Joly, 1964).

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 условия дефицита влаги скутигеры 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 скутигеры (*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 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. 1.18.), 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. 1.19.). 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* доказывается 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 энтотрофных шестиногих (*Hexapoda-Entotrophi*), включающего также *Protura* и *Diplura*.

Во всяком случае *Collembola* представляют собою достаточно четкое отграниченную от других насекомых группу, характеризующуюся древностью своего особле-

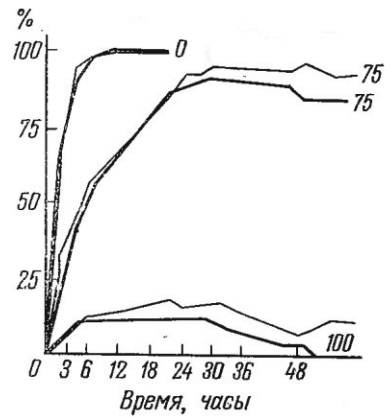


Рис. 1.19. Потеря воды (в %) косянками *Lithobius forficatus* с неповрежденными покровами (жирные линии) и после повреждения покровов порошком алюминия (тонкие линии) при разной относительной влажности воздуха (цифры на кривых) при 20° (по Joly, 1964).

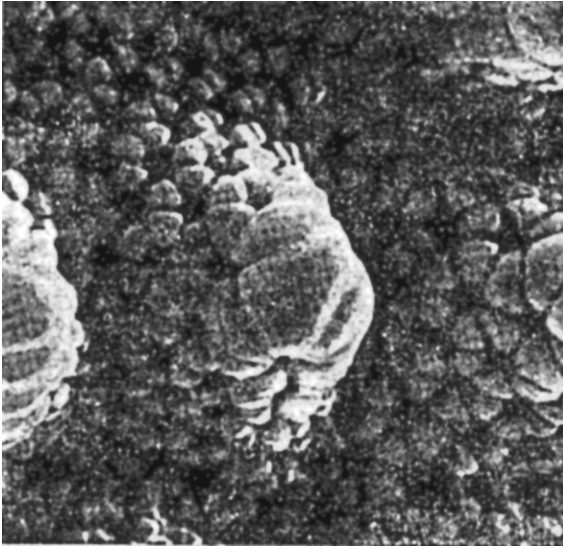


Рис. 1.20. Поверхность кутикулы *Onychiurus*, снятая через электронный микроскоп Стереоскан. Видны эпикуткулярные колпачки (из Hale, Smith, 1966).

ляют эуэдафические формы, т.е. постоянно обитающие в почве (такие, как *Onychiurus*), гемизэдафические, 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*) (Bockemuhl, 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. 1.15, 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 эпикуткулярного покрова у *Onychiuridae* 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 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. 1.20), 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 эпикуттикула может развиваться не только как приспособление к защите от высыхания, но при островном ее расположении выполнять противоположную функцию.

ния (ископаемые известны с девона). Современные ногохвостки дифференцировались на ряд хорошо различающихся друг от друга таксонов низшего порядка, характеризирующихся 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 Краусе — Гизина (Gisin, 1943), по которой среди *Collembola* выделя-

У подстилочных «гемиадафических» 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. 1.15, 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, Семенова, 1963), имеющая толщину порядка 0,5 μ , 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 «эпинеустана», 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 μ ; в них развивается и сильнее склеротизованный слой экзокутикулы. В самых тонких местах (вентральный тубус) толщина кутикулы всего 0,5 μ , 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 строению эпикутикулы высших насекомых. На вентральном тубусе эпикутикула состоит только из кутикулинового слоя толщиной около 20 μ ; по-видимому, у коллембол вообще покровы вентрального тубуса обладают водопроницаемостью и через них может всасываться вода при контакте с влажным субстратом (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. 1.15, 7). Поэтому они очень чувствительны к сухости (Friedel, 1928).

У *Jarux* (рис. 1.15, 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, 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 (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 — *Stenolepisma lineata* F. У нее, как и у всех тизанур, поверхность покрыта 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 *Stenolepisma 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 *S. 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 пластинчатости 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 μ .

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 наилучшее 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 Кюнельта (Kühnelt, 1928), Уигглсуорта (Wigglesworth, 1957 и др.) и его последователей.

У наземных насекомых в кутикуле различают эпикутикулу, редко бывающую толще 1 μ ; 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-

ре), 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, 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 по-

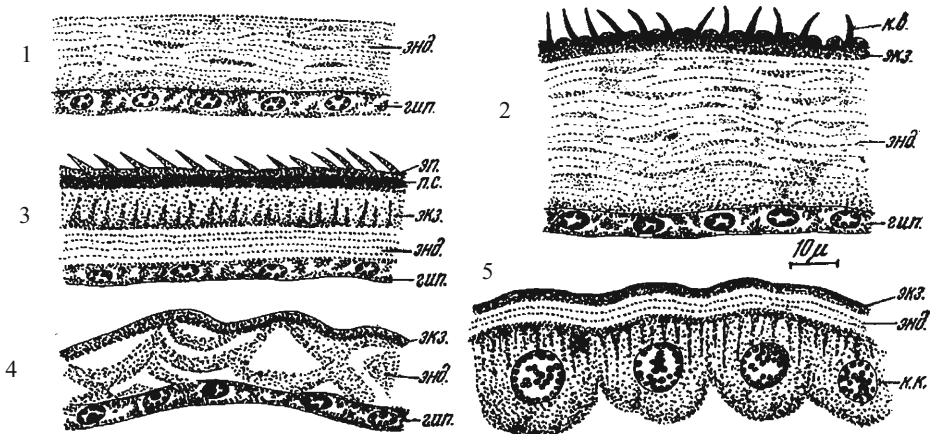


Рис. 1.21. Строение кутикулы личинок высших насекомых. 1 — *Chironomus plumosus*; 2 — *Tipula paludosa*, 3 — *Acheta domesticus* (1 возраст, через сутки после выхода из яйца); 4 — то же, перед выходом из яйца; 5 — *Tenebrio molitor*, задняя кишка; гип. — гиподерма; к.в. — кутикулярные волоски; к.к. — клетки гиподермы задней кишки, п.с. — пигментный слой; экз. — экзокутикула; энд. — эндокутикула; эп. — эпикутикула (по Гилярову, Семеновой, 1963).

ловины сухой массы. Содержание хитина, вопреки установившемуся в широких кругах зоологов мнению, в кутикуле насекомых невелико — по анализам Лафона (Lafon, 1943), в среднем около 1/3, тогда как на белковые соединения падает около 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 прилегающей сверху и с подстилающей снизу. Толщина каждой пластинки бывает всего 0.2 μ , а в некоторых случаях достигает 10 μ .

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 слой 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 2/3 толщины скелета у насекомых с сильно склеротизованными покровами, но у мягких насекомых, например у тлей, ее толщина бывает всего порядка 10 μ .

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.

Таблица 1.7. 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

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 среде (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 большой 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. 1.21., 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. 1.7.).

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-} (Ghilarov, Semenova, 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, шелкунов р. *Selatosomus*, 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 сочленовых 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 мккР, 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 шелкунов 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 (Гиляров, 1949).

Катионы в порядке убывающей способности проникать через покровы образуют лиотропный ряд: $\text{K}^+ > \text{NH}_4^+ > \text{Na}^+ > \text{Ca}^{2+} > \text{Mg}^{2+}$, а анионы: $\text{Cl}^- > \text{CO}_3^{2-} > \text{NO}_3^- > \text{J}^- > \text{Br}^- > \text{SO}_4^{2-}$.

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 $54\text{--}74 \cdot 10^{-3}$ 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 внутренние 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 засолена; 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, 1). Сравнение строения кутикулы личинок насекомых, развивающихся в почве в резко отличающихся по условиям увлажнения гипсовой и глинисто-такырной пустыни Кызылдум и в почве орошенных участков этой пустыни, проведенное Семеновой (1964), показало, что у обитателей сухих земель (личинки чернотелки *Ocnera* sp., шелкоу *Pleonomus tereticollis*, хруща *Cyriopertha massageta*, долгоносика *Derocnemis solskyi* и др.) эпикутикула развита и на склеритах, и на сочленовных мембранах.

А у заселяющих орошаемые земли личинок шелкоу *Agriotes meticulosus* Мйн., пластинчатогоусого *Pentodon gibbus* Ball., долгоносиков *Sitona* и других эпикутикула развита на склеритах и не выражена в сочленениях.

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

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

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

Нет эпикутикулы и у живущих в основании стеблей болотных растений полуводных личинок *Herbomyia scirpicola* H. Mam., у живущей в клеточном соке таволги личинки *Dasyneura pustulans* Rybs. 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, Семенова, 1965); их кутикула сходна с тонкой кутикулой водных беспозвоночных, у которых развита только эндокутикула.

Сплошная эпикутикула характерна для открытоживущих личинок насекомых с полным превращением, например для гусениц пядениц, бражников, совок и других (Семенова, 1960; Lower, 1957; 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 эпикутикулы. Это особенно ярко выражено у апнейстических 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 апнейстических личинок либо на всей поверхности тела, либо на поверхности дыхательных выростов, служащих жабрами, эпикутикулы нет.

У личинок мотыля *Chironomus plumosus* (рис. 1.21, 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 (Naas, 1957; и др.).

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

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

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

У личинок поденок *Heptagenia* эпикутикулы 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, 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 большей 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 подеенок не менее половины поступающего кислорода диффундирует через жабры, а остальная 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 эпикутикулой.

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 листков 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 Семеновой и Родионовой (1961) были проведены с живыми апнейстическими личинками при 20° (±2°) и относительной влажности воздуха 5.5 и 76.5±0.2% (табл. 1.8.).

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

Таблица 1.8. Потеря воды (в мг г⁻¹ час⁻¹) 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

Таблица 1.9. Потеря воды (в мг см⁻² час⁻¹) водными насекомыми при 20 °С

№	Вид	Стадия развития	Средняя скорость потери воды
1	<i>Tipula sp.</i>	Личинка	11.5
2	<i>Limnophilus sp.</i>	Личинка	11.0
3	<i>Sialis lutaria</i>	Личинка	6.4
4	<i>Coenagrion puella</i>	Личинка	4.2
5	<i>Anax imperator</i>	Личинка	0.9
6	<i>Notonecta obliqua</i>	Имаго	2.9
7	<i>Corixa punctata</i>	Имаго	2.1
8	<i>Agabus bipustulatus</i>	Имаго	0.9
9	<i>Hydrobius fuscipes</i>	Имаго	0.3

Иную методику применил Холдгейт (Holdgate, 1956). Этот исследователь определял потерю в весе личинками, убитыми сероводородом и затем помещенными в эксикатор с P₂O₅. Величины потери влаги этот исследователь приводит не на единицу массы, а на единицу поверхности. Полученные им данные сведены в табл. 1.9.

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 личинок 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.

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.

Такие данные получены при изучении скорости транспирации через кутикулу у разных насекомых, убитых HCN или H₂S (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. 1.22), показывают, что апнейстические 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

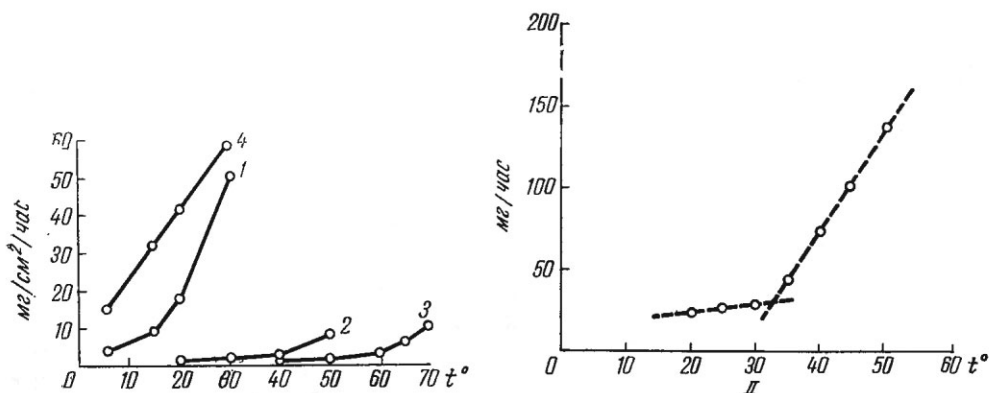


Рис. 1.22. Сравнительная скорость транспирации при разных температурах: I — водной личинки *Sialis* (1); наземных: личинки *Nematius* (2) и нимфы *Rhodnius* (3); желатинового блока (4) (по Shaw, 1955); II — таракана *Blatella germanica* (по Ramsay, 1935).

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. 1.10). Общая толщина и плотность экзо-

Таблица 1.10. Скорость транспирации некоторых членистоногих.

t, °C	Дефицит влажности, мм рт. ст.	Животное	Потеря воды, мг см ⁻² час ⁻¹
Насекомые			
20	17.5	<i>Tenebrio</i>	0.013
30	31.8	<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

кутикулярного 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. 1.23 (Fuzeau-Braesch, 1963).

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

Так, у обитающих в сухих почвах пустынь личинок чернотелок р. *Ocnera* и шелконов *Pleonotus 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

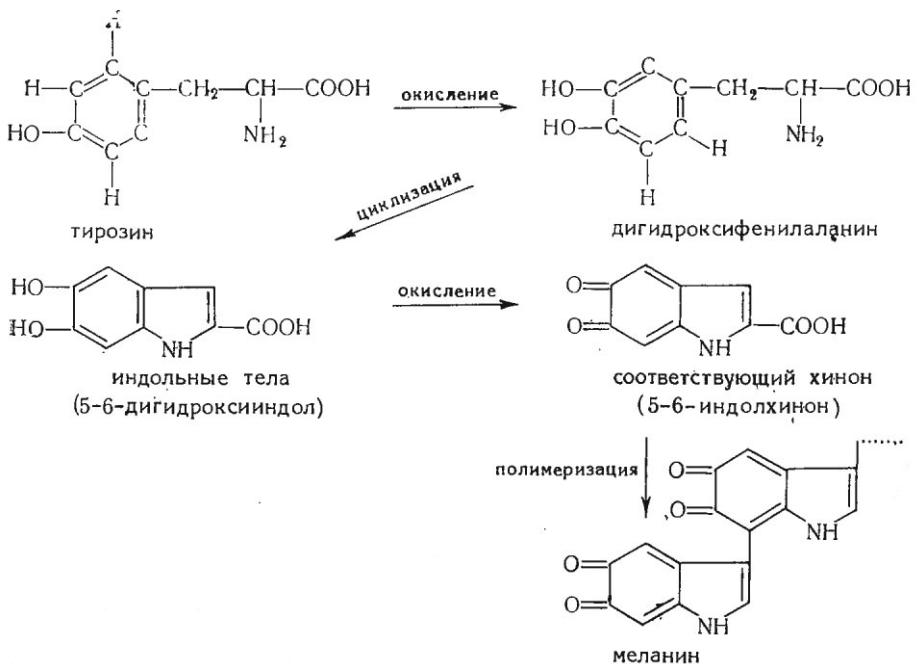


Рис. 1.23. Образование меланина в покровах насекомых (по Fuzeau-Braesch, 1963).

формы крупными ядрами у вершины, с зернистыми включениями в дистальном слое плазмы, как это наблюдается перед линькой.

Кутикула резко утолщается (у *Cyphogenia gibba* Мйн. — 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 субэлитральной 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 эпикутикулы. 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 эпикутикулу, она очень чувствительна к высыханию. Именно эта стадия характеризуется отсутствием экзокутикулы (мезокутикулы, по терминологии Лауэра), а с завершением склеротизации, несмотря на то, что эпикутикула 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 эпикутикула, но и прокутикулярные слои, в частности экзокутикула, имеют большое значение для сохранения влаги от потерь 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 эпикутикулы (1 μ), подстилаемой тонкой эндокутикулой (5–7 μ). Воскового слоя в эпикутикуле *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 (мезоэкзокутикула) — 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 покровах их проницаемость для испарения ниже. Кроме того,

у *Epicoccis* глубже эндокутикулы располагается липоидный кутикулярный слой, не имеющий аналогов у других насекомых. Эпикутикула 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 эпикутикулярного слоя как барьера, предохраняющего наземных насекомых от потери влаги путем испарения через покровы, и велика, эпикутикула во многих случаях у ксеробионтов является не единственным барьером, всякая сильно склеротизованная кутикула менее проницаема. Известно также, что при подсыхании покровов дальнейшая транспирация снижается.

Единой точки зрения на природу барьерной функции эпикутикулы в настоящее время нет. Так, например, Ричардс на основе опытов с изолированной кутикулой личинки *Sarcophaga* приходит к выводу, что в гетерогенной эпикутикуле 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 эпикутикулы, а два другие — в более глубоких слоях. Прокуютикулярные слои, по мнению этого исследователя, не представляют препятствия для проникновения водъг 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, Roughston, 1960).

В целом у наземных насекомых кутикула очень непроницаема для воды в основном, как это показывают работы Бимента (Beamont, 1961) и других исследователей, за счет самого наружного слоя. Лауэр (Lower, 1964) отмечает, что на поверхности склеротизованных покровов у наземных насекомых поверх эпикутикулы отлагаются защищающие ее покровы (восковой и цементный), называемые им «амфион», предохраняющие более глубокие слои эпикутикулы. 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 задублированной эпикутикуле. Именно нарушение состояния слоя ориентированных молекул приводит при нагревании к скачку проницаемости у форм с выраженной эпикутикулой.

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 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} (Treharne, 1954). Хотя наиболее интенсивно натрий проникает в организм личинки через анальные папиллы, опыты с их исключением 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, 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* Buttlер, 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 определен интерес представляет и сравнение кутикулы насекомого до оставления яйца и после вылупления. Так, у *Acheta domesticus* (рис. 1.21, 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. 1.21, 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 лвынок 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 (Protracheata), но в последнее время большинство зоологов выделяет в особый тип — *Onychophora*, хотя такие авторитеты, как Тигс и Мэнтон (Tiegs, Manton, 1958), подчеркивают близость онихофор к многоножкам. Онихофоры — наземные, но очень влаголюбивые и чувствительные к высыханию животные (Manton, 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, 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 микропапилл, 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, задубляющие 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 спадающиеся 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 липидоудерживающая 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 скорпионов, 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 Onychophora (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 негомологичны 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 потенциалов 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 потенциалов. 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 Лоуэра (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 кальцинацию кутикулы, этот автор считает примитивным, предполагая, что все членистоногие, не имеющие сферктов 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 (Кузнецов, 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 Бызовой, 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 прокрашивается 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, Locke, 1966), причем отмечено при применении аминокислот, меченных тритием, что они диффундируют через всю толщу кутикулы. Особенно заметно диффундирует тирозин (Hackman, 1955), имеющий особую склонность ассоциироваться с хитином.

Предшественник хитина — ацетат, меченный C^{14} , введенный в гемолимфу гусеницы *Calpodex 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 источается (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-ацетилглюкозамина 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, 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

изолированном брюшке (Bennet-Clark, 1962), тогда как нарастание пластинок эндокутикулы регулируется эндокринным аппаратом переднего отдела тела (связано с деятельностью переднегрудных желез, по: Condulis, 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 Уигглсуортс (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 онихофор³. 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.

³ Ср. исследования Локке, Павана и Робсон, приведенные выше.

ГЛАВА II

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 мм³ (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 (O₂ и CO₂) 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. Колози», 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, немертины, 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, воз-

никают 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 $S/V \sim R^2/R^3$.

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 га-

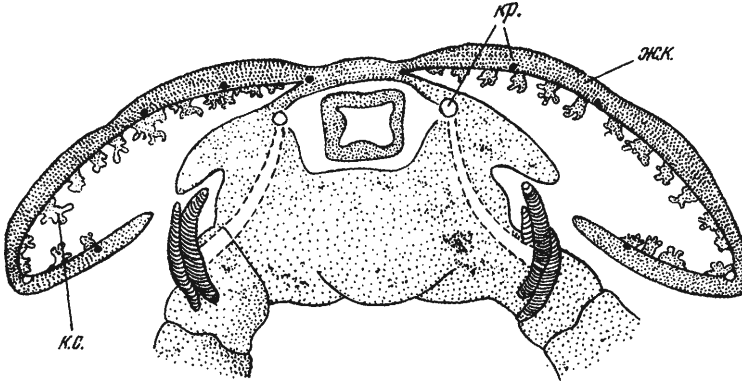


Рис. 2.1. Поперечный разрез через тело *Birgus latro*: ж.к. — жаберная крышка; кр. — кровеносные сосуды, к.с. — кожные складки.

зообмена). 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. 2.1). Стенки жаберной полости у *B. latro* функционируют как легкое.

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. 2.2). Поскольку плеоподии загибаются назад и прилегают к брюшной поверхности тела, экзоподит служит как бы крышеч-

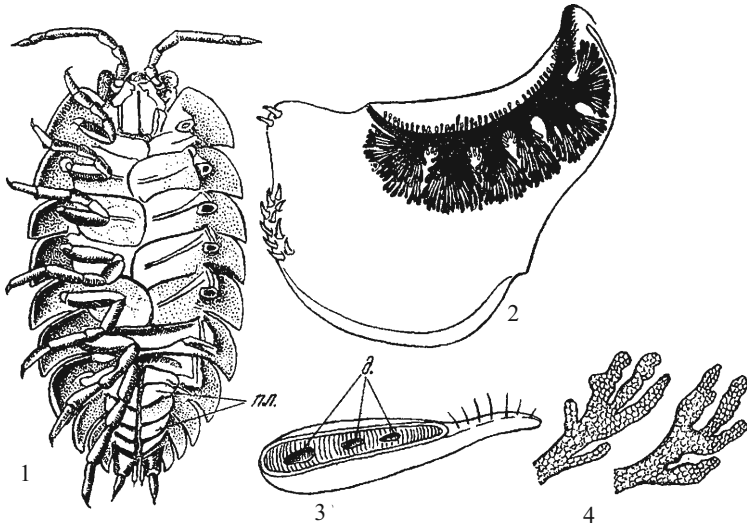


Рис. 2.2. Мокрицы: 1 — *Porcellio scaber* L. (вид снизу); 2 — плеподий *Armadillidium* с трахеями (зачернены); 3 — дыхальца в I плеподии; 4 — окончания трахейного органа; п.п. — плеподии; д. — дыхальца.

кой для эндоподита. Обычно экзоподит какой-либо пары плеподиев (первой у Anthuridea, третьей у Asellidae и т. д.) разрастается настолько, что служит общей крышечкой для всех плеподий. Приспособления плеподий к выполнению дыхательной функции выражаются в незначительной толщине их кутикулы (Kaestner, 1959) и в том, что кутикула их состоит только из слоя, соответствующего по своей структуре и консистенции легко проницаемой эндокутикуле (Семенова, 1962). Реже происходит увеличение поверхности плеподий за счет складчатости (у Sphaeromidae), ветвистых выростов (у *Bathynomus*) или расщепления ветвей (многие Epcaridea).

Обычно так специализируется строение только эндоподитов плеподий, причем всех пар. Плеподии 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 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 уроподий (последней пары брюшных конечностей) между ними образуется капиллярный проток, доходящий до основания плеподий. Через такую трубочку мокрицы всасывают капли росы и капиллярную влагу почвы. Кроме того, всякая капля воды, попадающая на тергиты туловищных сегментов, передается по системе щелевидных капилляров на поверхность покровов к основаниям плеподий (у *Oniscus*, *Porcellio*, *Armadillidium* и

др.). Такого рода приспособлений нет у форм, обитающих в очень влажных местах (Ligidiidae, 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 механических 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 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. 2.3). 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 *Gigantostaca*. 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 крышечкой гомологизировать с жаберной конечностью *Limulus*, а легочные пластинки — с жаберными лепестками. Возражения, выдвинутые против «мечехвостной теории» происхождения легких у наземных хелицеровых, легко устранимы (Иванов, 1965).

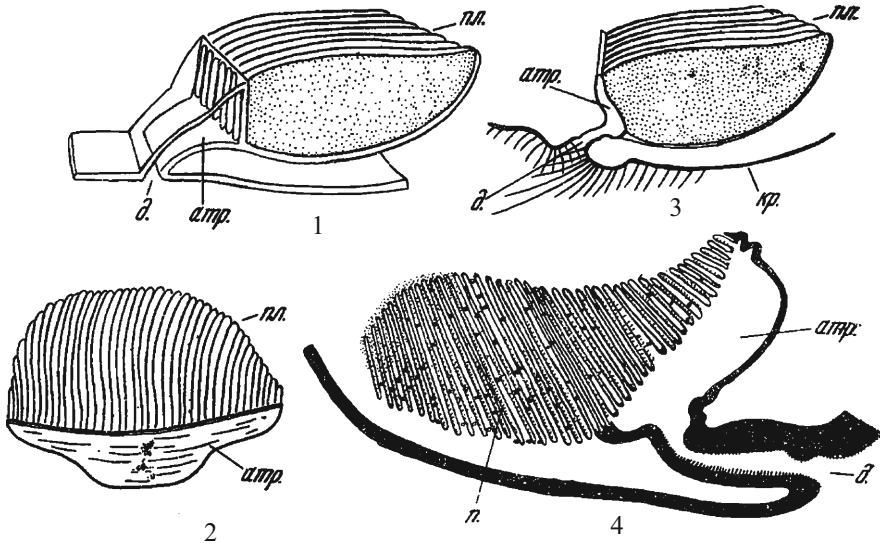


Рис. 2.3. Строение легкого паука *Eurytelma* (1-3) и *Uropygi* (4): 1 — общая схема; 2 — дорсальный вид; 3 — вертикальный разрез легкого и крышечки; атр. — атриум; д. — дыхальца; п. — пластинки (1-3 — по Snodgrass, 1952; 4 — Grassi, 1949).

Таким образом, у дышащих легкими наземных хелицеровых, как и у наземных *Isopoda*, органами воздушного дыхания остаются преобразованные жаберы 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 жаберные листки на воздухе спадают. 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 конвульсивных 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 антиглотоксичной 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 схизомиды) и *Amblypygi* (*Phryniidae*), имеющие в качестве органов дыхания по две пары легких. С влажными тропиками в основном связано и распространение дышащих только легкими четырех легочных пауков: *Liphistiomorphae* (два рода на юго-востоке Азии) обитают в норках в почве или в пещерах, *Mugalomorphae* — тоже в основном тропические или подстилочные лесные обитатели субтропиков, сходны по местообитаниям и *Palaescibellatae*. Но в общем потеря воды путем испарения с поверхности легких у пауков невелика. Через небольшое отверстие легочной стигмы из насыщенной 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 (Onychophora, 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. 2.4.)¹ и Palaeacarida из хелицерных, Paucipoda и первым возрастам геофилид из 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 эксперимен-

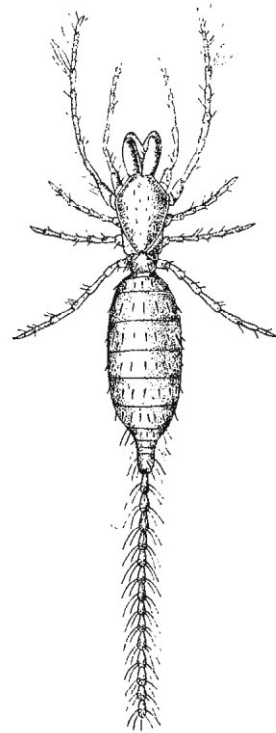


Рис. 2.4. Кожнодышащее паукообразное *Koenenia mirabilis* Hans. из Palpigradi (по: Hansen, Sörensen, 1897).

¹ У *Prokoenenia* имеется три пары мешковидных впячиваний на брюшной стороне тела, так называемых легких (Savory, 1964).

Таблица 2.1. Потребление кислорода (в мм³ мм² час⁻¹) мокрицами в сухой 50%-й смеси воздуха с кислородом после предварительного помещения их в ток сухого воздуха при 25 °С 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

тальна доказано для личинок *Tipula* (Гиляров, 1947), *Calliphora* (Fraenkel, 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, 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 кожного 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. 2.1.).

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, *Sisyra* среди сетчатокрылых, вислокрылок и др.). Экспериментально доказано, что у водных личинок, дышащих кислородом 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 втягивания 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-Erntia* 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 околоротовых шупалец. 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 *Onychophora* (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, 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 (Morrison, 1946). Количество отверстий трахей (дыхалец) очень велико — у *Peripatopsis moseleyi* около 50 на каждом членике, три диаметре 10 м каждое, т.е. испарение через всегда открытые дыхальца может иметь основное значение.

Трахеи 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 *Aysheaia*, 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.

ПРИНЦИПЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ТРАХЕЙ

Трахеи 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.

Трахеи 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 сообщаемых с атмосферой дыхалец до мест потребления O_2 тканями достаточно для поддержания жизнедеятельности. Скорость диффузии газа в газовой смеси пропорциональна парциальному давлению газа:

$$dp/dx = RT \cdot dc/dx,$$

где 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 со-

держание 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. 2.2) 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 четырех легочных пауков, прежде объе-

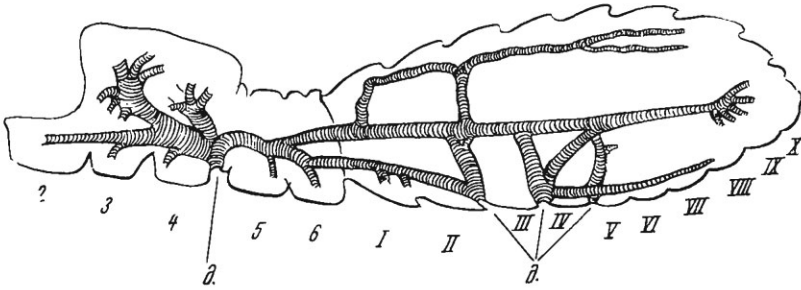


Рис. 2.5. Трахейная система сольпуги *Galeodes*: 2–6 — сегменты просомы; I–X — сегменты опистосомы; д. — дыхальце.

динящихся в Araneina — Tetrapneumones), 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 головогрудь, 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)².

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 желобчато 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. 2.5).

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 сколо-

² Такое вентиляционное устройство отдела функционирует аналогично атриуму трахейных камер диплопод.

пендр, 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 головогруды дорсально от тазиков III пары ног на треугольных склеротизованных 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. 2.6). 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 (*Tetrarhynchos*) 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 сме-

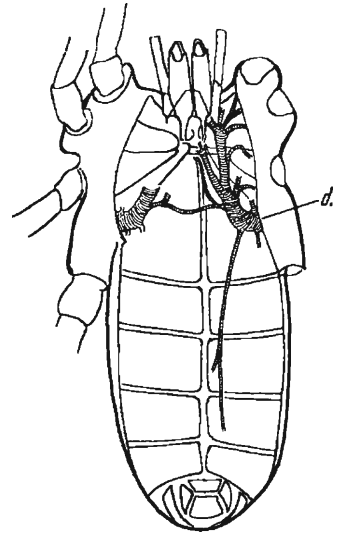


Рис. 2.6. Трахейная система сенокосца *Trogulus tricarinatus*: d. — дыхальце (по Ripper, 1931).

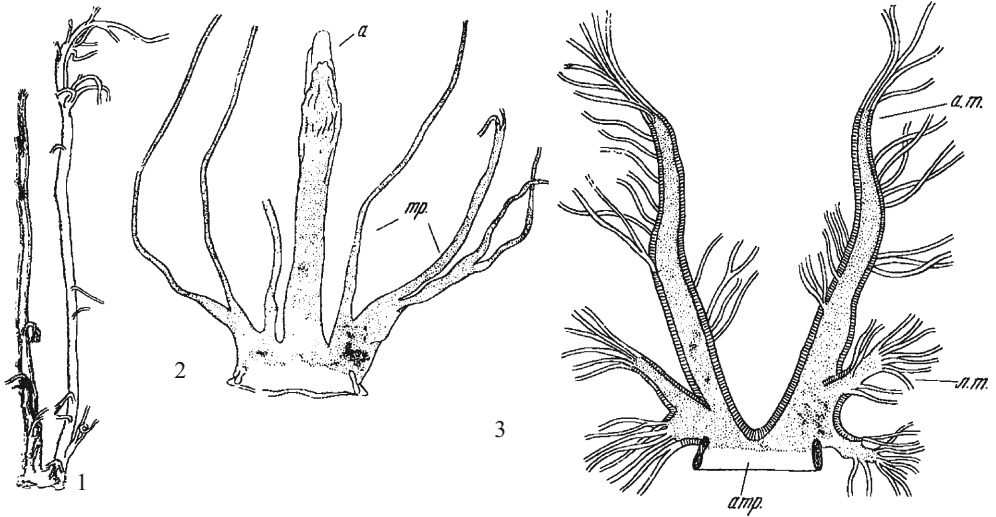


Рис. 2.7. Аподемальные трахейные стволы пауков: 1 — задние *Miagrammops*, 2 — аподема (а.) и трахейные стволы (тр.) *Loxosceles*; 3 — трахеи *Attus floricoia* L.; а.м.— аподемальные трахеи; л.м.— латеральные; а.тп.— атриум (по Purcell, 1909; Snodgrass, 1952).

щающихся 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.

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. 2.7).

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. 2.8). Это *Caponiidae*, *Telemidae*, имеющие только одну пару трахей *Symphytognathidae*.

У *Caponia* 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 Неменца (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 головогрудь трахеи, наоборот, важны для газообмена именно трахеи.

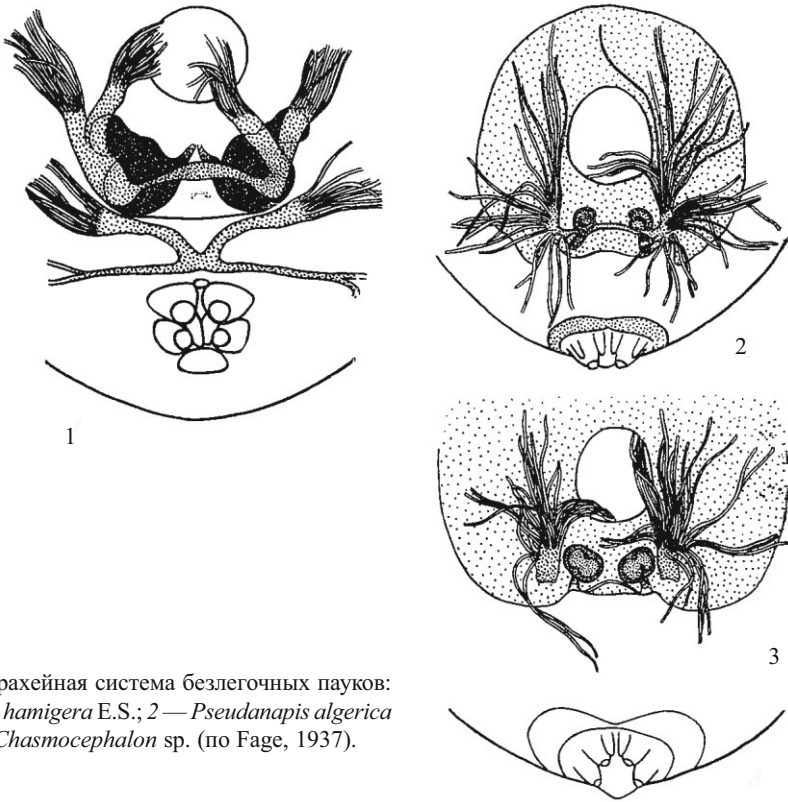


Рис. 2.8. Трахейная система безлегочных пауков: 1 — *Anapis hamigera* E.S.; 2 — *Pseudanapis algerica* E.S.; 3 — *Chasmocephalon* sp. (по Fage, 1937).

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 тенициальная 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 систе-

мы, 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 вращающая погруженной части зачатка конечности, а трахеи образуются в онтогенезе позже и независимо, когда зачаток конечности уже исчезает и закладка трахеи 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 исключительное 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- и 4-й парами (Mesostigmata), между 2- 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, невозможна 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 тенидальной 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

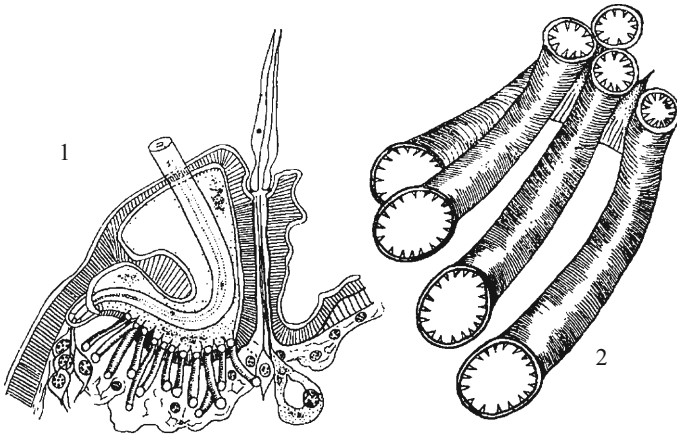


Рис. 2.9. Трахеи, связанные с трихоботриальным органом орибатид: 1 — разрез трихоботриального органа; 2 — участок с трахеями (по Tarman, 1959).

членистоногих. В частности, у *Oribatei* они связаны с основанием органов чувств — трихоботрий, функция которых также требует проницаемых участков покровов (рис. 2.9).

* * *

Если у наземных хелицероных 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 загибаются 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. Шагренированная выстилка трахейных стволов продолжается и в ветви. Некоторые авторы (Richards, 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. 2.10).

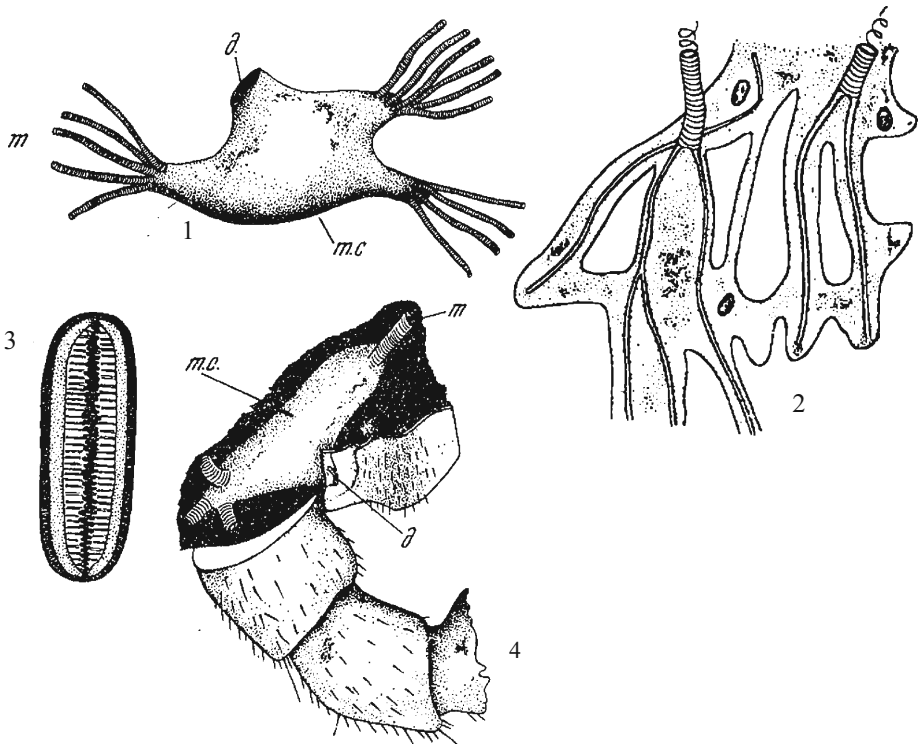


Рис. 2.10. Трахейная система диплопод: 1 — трахейная сумка кивсяка *Julus*; 2 — окончание трахеол в синцитии; 3 — дыхальце с фильтрующим аппаратом; 4 — дыхальце и трахейная сумка у основания конечности *Glomeris* (стернальная область вскрыта); *d.* — дыхальце; *m.e.* — трахейная сумка; *m.* — трахея (Seifert, 1961).

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 *Opisthospermtophora* 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.

Трахеальные сумки диплопод имеют либо сильно склеротизованные стенки [у кивсяков (рис. 2.10, 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 тендиями. 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. 2.10, 2).

У *Opisthandria* (и у *Pselaphognatha*) мешковидные трахейные сумки переходят в многочисленные диффузионные трахеи, которые далее древовидно ветвятся. В толстых стволах этих форм спиральные тендии 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 структурной 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 пронизываемыми 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 *Mutillaroda* 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.

ТРАХЕЙНАЯ СИСТЕМА ГУБОНОГИХ МНОГОНОЖЕК

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 филоге-

нетические 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 (Росок, по: Attems, 1926) и подтверждено ревизией внутренней организации губоногих, проведенной Кауфманом (1961).

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

У *Scutigera* трахейная система явно негомологична таковой остальных групп губоногих. У скутигер дыхальца (называемые обычно «stomata») 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. 2.11). 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 диффе-

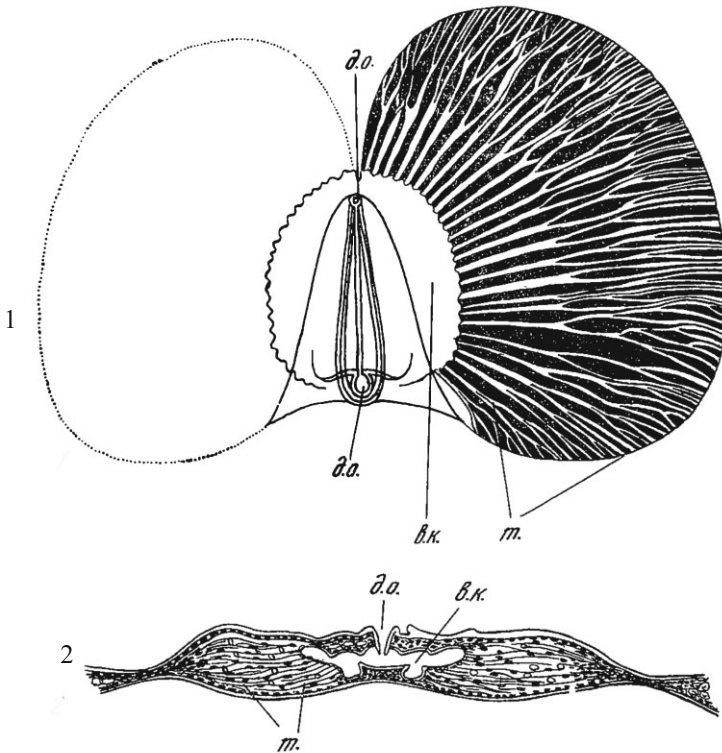


Рис. 2.11. Трахейная система мухоловки (*Scutigera*): 1 — трахейная система VI сегмента (со спинной стороны); 2 — трахейная система IV сегмента в разрезе; д.о. — дыхательное отверстие воздушной камеры; в.к. — полость воздушной камеры; т. — трахеи.

ренцировки тонких участков покровов, сохранявших дыхательную функцию при прогрессивной склеротизации других участков поверхности тела.

Кауфман (1960) отмечает большую примитивность дыхательной системы геофилломорфных многоножек, у которых на каждом несущем ноги сегменте туловища (кроме последнего) имеется по паре дыхалец (рис. 2.12).

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 тенидиальной 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: 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

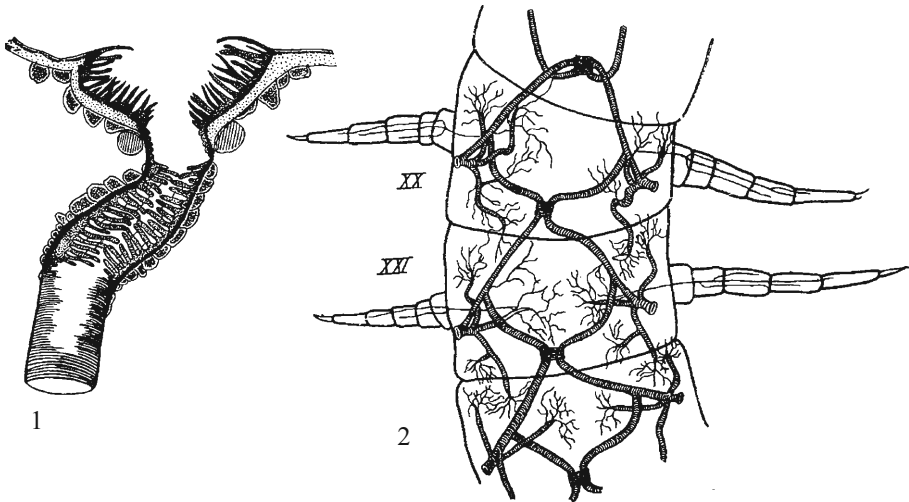


Рис. 2.12. (35) *Geophilus proximus* C. L. Koch: 1 — продольный разрез дыхальца; 2 — схема расположения трахей в туловищных сегментах XX, XXI — порядковые номера сегментов туловища (по Кауфману, 1960).

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 тенидий (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 костянок (*Lithobiomorpha*).

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

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

У костянок в головном отделе ветви трахей образуют хиазмы. Закладывается трахейная система у костянок 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 *Sturtopidae*), приводит к формированию атриальной камеры, сходной с таковой у геофилид, и к образованию структуры трахеосомитов, напоминающей такую литобид.

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 заканчива-

ются 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 *Anamorpha* и *Erimorpha* следует признать искусственным. Тасманийские *Craspedostigmus*, выделяемые в отряд *Craspedostigmophora*, характеризуются таким строением трахейной системы, при котором от атриума отходит множество пучков самостоятельных трахей. Этот тип Прунеско (*Prunesco*, 1965) считает наиболее примитивным. Этот же исследователь показывает, что *Craspedostigmophora* 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, 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 группам 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 *Scutigero-morpha* характеризуются и примитивными, и прогрессивными чертами. Именно поэтому многие авторы (*Prunesco*, 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 трахейной³ системы у геофилов и костянок, зависимость степени ее развития от условий газообмена при раз-

³ В пользу этой гипотезы свидетельствует поздняя закладка трахей у протур.

ных 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 Aserentomida не имеют трахейной системы и характеризуются кожным дыханием. У видов подотряда Eosentomida есть трахейная система, открывающаяся парными стигмами, расположенными на тергитах средне- и заднегруды (рис. 2.13, 1). Стигмы соединяются с продольными трахейными стволами, идущими от среднегрудного дыхальца в средне- и переднегрудь и в голову, а от заднегрудного — к заднегруды 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 Aserentomida. Несомненно только, что предки трахейных форм были кожнодышащими и что трахейная система, столь своеобразно развивавшаяся у этих форм, выработалась на базе кожного дыхания³.

Большинство ногохвосток — Arthropleona — не имеет трахейной системы (за исключением, возможно, только близкой к Arthropleona Actalebtes neptuni Giard). Развита же трахея у Symphypleona-Smithuridae (рис. 2.13, 2), единственной группы ногохвосток, характеризующейся многими признаками приспособлений к открытому образу жизни (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 стволов. Ветви трахей проходят в голову, брюшко, подходят к конечностям (у *Sminthurus*). У *Bourletiella 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 цельнобрюхих 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 Нехарода и Муриарода как приспособление к жизни на открытой поверхности почвы и растений при более низкой, чем в почве или подстилке, относительной влажности воздуха.

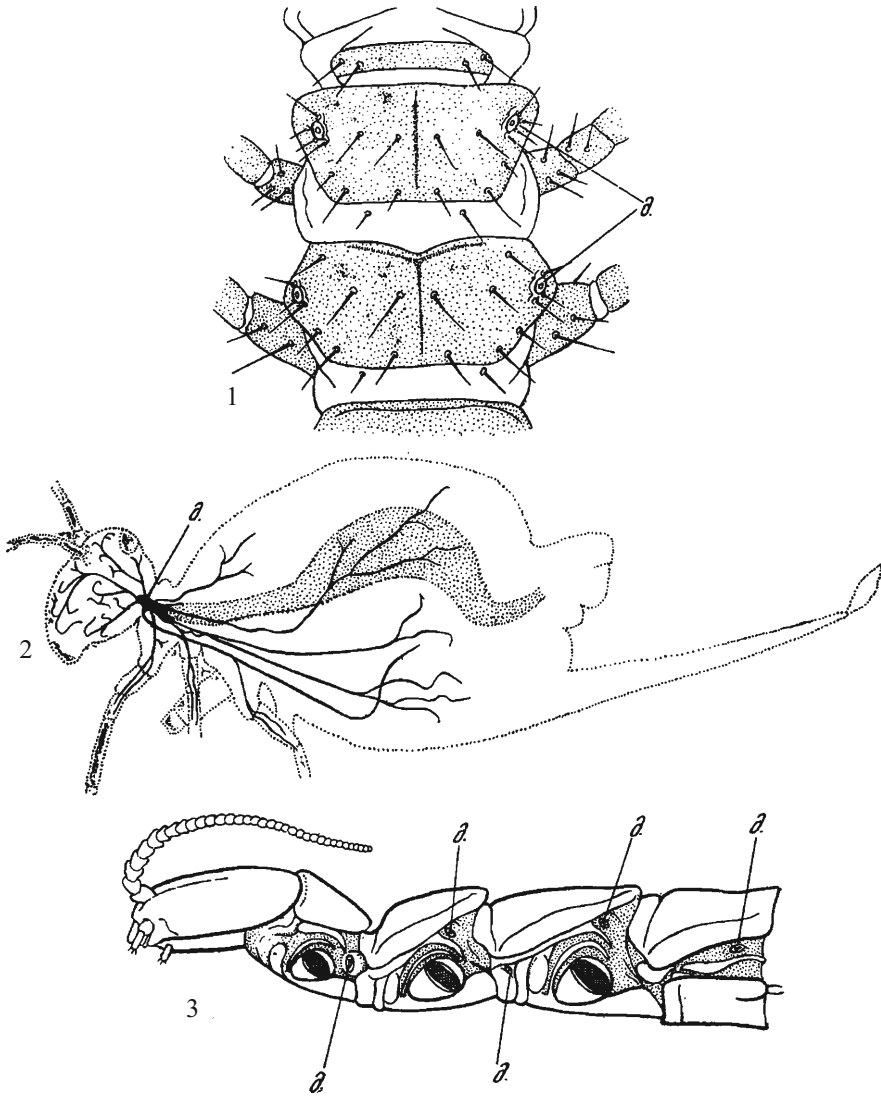


Рис. 2.13. Расположение дыхалец (d.) у низших насекомых: 1 — средне- и заднегрудной сегменты бесжужкового *Eosentomon armatum* Stach (по Ionescu); 2 — трахейная система ногохвостки *Sminthurus* (зачернена), кишечник выделен пунктиром; 3 — грудные и первый брюшной сегменты вилохвостки *Japyx* (из Snodgrass).

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

У *Camptodea* ведущее значение имеет, по-видимому, кожное дыхание (Marten, 1939). Дыхальца трахейной системы у *Camptodea* 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 среднегруди дает трахеи, снабжающие грудной отдел, а от III пары, находящейся на заднегруди, ветви доходят до 10-го членика брюшка. Ни в ноги, ни в церки *Camptodea* ветви трахей не заходят. Трахеи камподей не выстланы тенидиальной нитью, а дыхальца не имеют замыкательного аппарата.

У *Jaryugidae* и *Projaryugidae*, кроме грудных дыхалец, имеется то пара дыхалец на первых 7 сегментах брюшка. У *Jaryux* бывают трахейные комиссуры, во всяком случае между 8-9-м сегментами брюшка, а у *Projaryugidae* — в переднегруди и в брюшке. У *Jaryugidae* имеются на грудном отделе 4 пары дыхалец (рис. 2.13., 3), из них 3-я пара находится в передней части заднегруди, впереди от 4-й пары. У *Projaryugidae* — 10 пар дыхалец (3 грудных и 7 брюшных), а у *Anajaryux* — всего 9 пар дыхалец. Строение трахейной системы *Diplura* отличается широким варьированием; число грудных дыхалец у *Jaryux* является уникальным. По-видимому, нет основания гомологизировать трахейную систему вилхвосток с таковой высших отрядов насекомых.

Снодграсс отмечает, что положение 3 первых пар грудных сильно развитых дыхалец над основаниями тазиков у *Jaryux* 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 заднегруди, занимает положение, гомодинамное брюшным, да и по развитию они сходны. Это позволяет рассматривать 4-ю пару дыхалец *Jaryugidae* как сместившуюся на грудной отдел переднюю пару брюшных дыхалец. В этом случае облегчается гомологизация трахейной системы в пределах *Diplura* (3 передние пары грудных дыхалец *Jaryugidae* — гомологи грудных дыхалец *Camptodeidae*). Однако несомненна специфика трахейной системы вилхвосток. Об этом свидетельствует и тот факт, что у *Camptodea* по выходе из яйца трахейной системы и дыхалец еще нет — они развиваются позднее; у *Jaryux* 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 переднее и среднегрудью, у заднего края среднегруди на 2–8-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 заднегруди 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* Shaov из нижнего мезозоя очень близок к современным *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-морфологических 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 (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 (изопнейстический, 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 вячиваний, 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 пластинчатоусых. 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 представляют 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 голопнейстических (гетеропнейстических) личинок *Bibionidae*. Следующая степень специализации — формирование перипнейстической 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 (амфипнейстические 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 (метапнейстические 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 *Elephagoceridae* и *Simuliidae* их замкнутая трахейная система, вероятно, происходит от пери- или гемипнейстической, а у *Chaoborus* = *Corethra* или у *Antocha* из типулоидных — от метапнейстической.

Несомненна вторичность всех водных личиночных форм с апнейстической трахейной системой, в том числе и поденок. В 1877 г. Пальмен (Palmen) 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 (Lancere, 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 T-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 *Mucetophilidae* старших возрастов гемипнейстическая трахейная система, а у личинки первого возраста — метапнейстическая, у личинок амфипнейстических *Psychodidae* личинки первого возраста тоже метапнейстические. Однако все сравнительно-морфологические данные говорят против допущения развития полипнейстических систем от монопнейстических; по-видимому, метапнейстическая 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.

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 образуящимися 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 замыкательного аппарата (хотя их перитремы часто образуют сложные фильтрующие приспособления, предохраняющие трахейные стволы от засорения, как, например, у личинок шелконов и личинок пластинчатоусых).

Переход к жизни в сухой открытой атмосфере приводит к выработке замыкающего аппарата дыхалец⁴, 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 на-

⁴ Испарение у многих приспособившихся к жизни на суше насекомых происходит практически только через дыхальца (рис. 2.14).

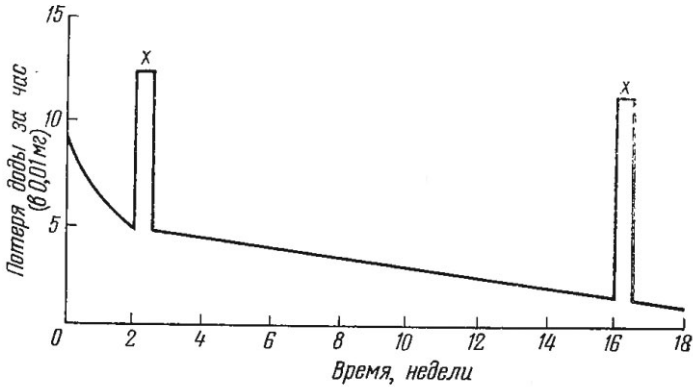


Рис. 2.14. Скорость потери воды *Tribolium confusum* при голодании. X сроки, отмеченные крестиком, насекомое открывало дыхальца (по: Mellanby, 1935).

правлении 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 «изопнейстического» типа.

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, костянок, 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 членистономого, 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 различны.

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

Для скутигер характерна иридирующая лиловая окраска, свойственная и многим литобиям. У *Lithobiidae* трахеи тоже в сущности выполняют функции легких. Наблюдения Кауфмана (1961a) за окислением восстановленного индиго, впрыснутого костянке, 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 развитом 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 тендиальной 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 *Opisthandria*, высших насекомых. Развитие тенидиальной 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 тенидиальную 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 *Protura*, *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.

Трахей 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 апнейстических 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, вислокрылок), 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 Protura — 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 ложноскорипионов, 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 личи-

нок, 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. 2.11.). 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 (Mellanby, 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 срастаются друг с другом, образуя выпуклый щит, плотно прилегающий к сильно склеротизованным плеуритам 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 таблице 2.2.

Они показывают значение субэлитральной полости для живущих в условиях резко-го 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 жужелиц (*Anthia*, *Zabrus*), усачей (*Dorcadion*), долгоносиков (*Liparus*, *Otiorrhynchus*), листогрызов (*Timarcha*), пластинчатоусых (*Lethrus*).

Эти приспособления закономерно ведут к конвергентному изменению гомологичных структур, выполнявших 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.

Таблица 2.2. Потеря влаги жуками-чернотелками (Tenebrionidae) (20–22 °С) при ненарушенной субэлитральной полости и при удалении части надкрылья (по Дизер)

В и д	Потеря влаги, мг г ⁻¹ час ⁻¹		Повышение потери влаги после операции, %
	неоперирован- ные 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>Ocrtera 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

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



ГЛАВА III

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 выде-

лительные 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 выключаются 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, высшие 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 — мочевины, называются уреотелическими. Среди позвоночных уреотеличны рыбообразные и земноводные, то есть группа *Anamnia*, 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 высокоорганизованных 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 акулых 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 мочева 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.

Мочева 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.

Мочева кислота — основной катаболит и высших наземных насекомых. Урикотелия (преобладание в экскретах мочево кислоты) может рассматриваться как приспособление хода белкового обмена, направленное на сохранение в организме влаги, что адаптивно при дефиците влажности в окружающей среде (см. рис. 3.5.).

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 мочево кислоты позволяет животным, например насекомым, экономнее расходовать влагу, так как трудно растворимая мочева 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 мочево кислоты (а также гуанина) в воде делает возможным накопление этих катаболитов в специальных клетках — экскреторах — и выключение таким путем продуктов азотного катаболизма из общего процесса обмена. Кроме того, следует учесть, что относительное количество атомов водорода в мочево 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 мочева кислота. Дальнейший перевод мочево кислоты в мочевину и аммиак требует затраты воды. Все это показывает, что при урикотелии совершеннее утилизация белковых молекул для получения метаболической воды (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.

АММОНОТЕЛИЯ 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 мочевину.

У позвоночных этот переход осуществляется в так называемом орнитиновом цикле Кребса (Krebs, Henseleit, по: Gilmour, 1961).

Приводимая на рис. 3.1. 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 аспаргатом образует гуанидиновую группу аргинина, а затем аргинин расщепляется на орнитин и мочевину. Таким образом, орнитин, цитруллин и аргинин выступают в процессе синтеза мочевины как катализаторы.

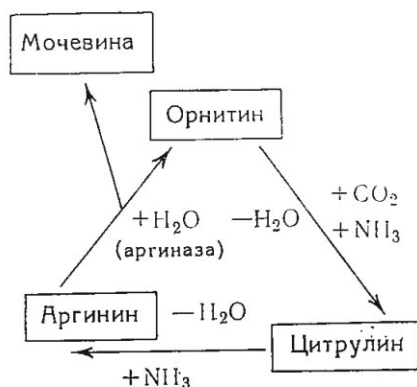


Рис. 3.1. Орнитиновый цикл и синтез мочевины (по Gilmour, 1961, схематизировано).

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 мочевины. 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, Nevill, по: Gilmour, 1961). У плавунца были выявлены аргинин и орнитин, но не удалось найти цитруллин (Szorenyi 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 (Je•evska et al., 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, 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 (Laverack, 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. 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.

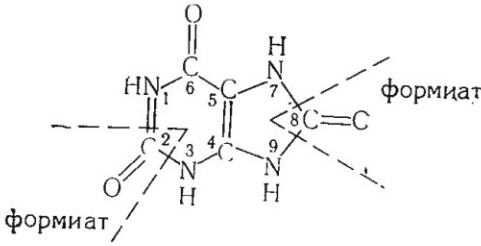


Рис. 3.2. Включение меченого углерода в мочевины (по: McEnroe, Forgash, 1957).

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, меченого C^{14} , привело к включению меченого углерода в карбонильные группы мочевины в положении 2 и 8 (рис. 3.2.). 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 в (McEnroe, Forgash, 1957). Включение C^{14} из формата в положение в 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

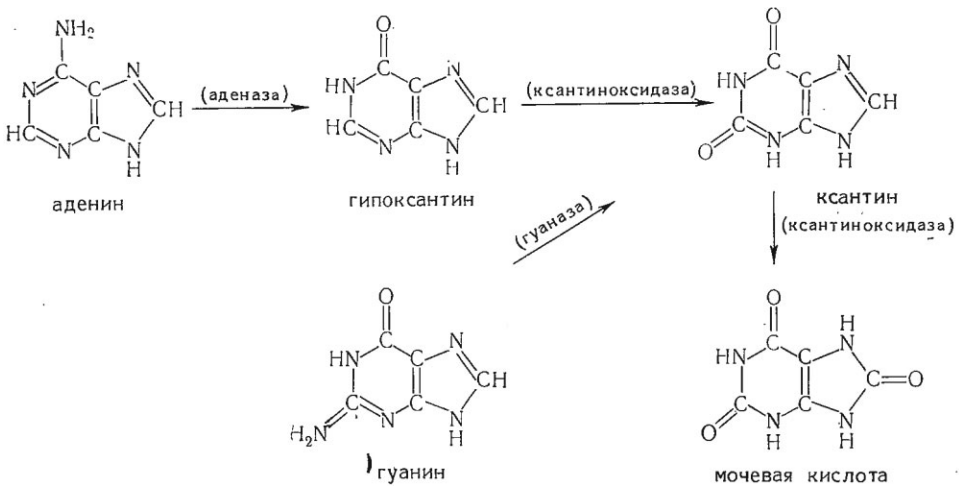


Рис. 3.3. Образование мочевой кислоты при пуриновом обмене (по Florkin, Duchvteau, 1943).

(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 мочевиной и не теми предшественниками, которые известны для мочевой кислоты у птиц (Anderson, Patton, 1955). Это показывает на различие путей образования мочевой кислоты, как катаболита у разных групп урикоделичных 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 дезаминирования, дефосфориллирования, гидратации и дегидратации пуринового ядра (рис. 3.3.) превращаются в мочевую кислоту, представляющую последнюю стадию катаболизма, характеризующуюся еще сохранением пуринового ядра (Florkin, Duchateau, 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 аллантиоин, мочевина и даже аммиак (рис. 3.4.).

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 теряются в конечных продуктах белкового обмена. Только косвенный путь исследования энзиматической системы пуриколиза 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,

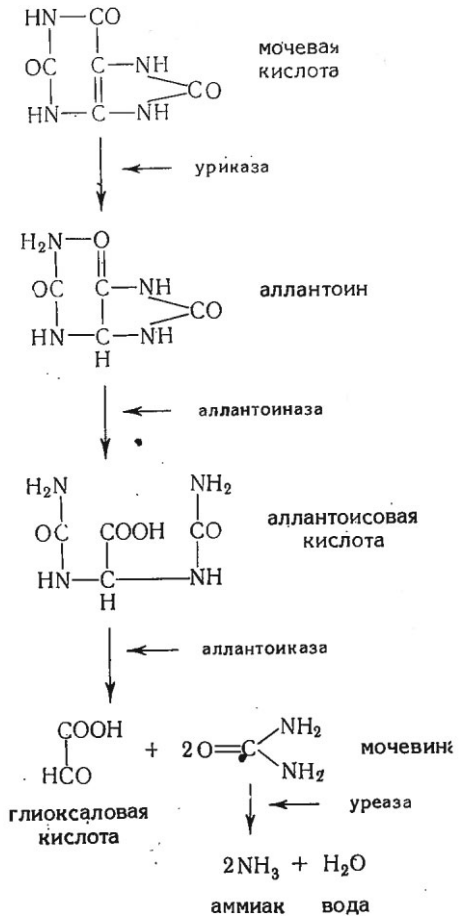


Рис. 3.4. Пути распада мочевой кислоты.

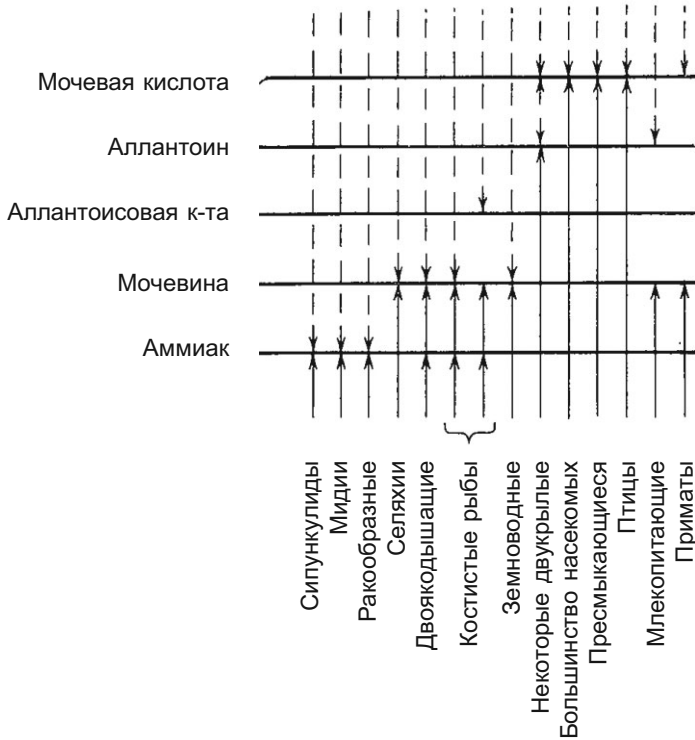


Рис. 3.5. Катаболиты при белковом (сплошные линии) и нуклеотидном (пунктир) обменах у разных групп животных (по Florkin, Duchvteau, 1943).

гуаназы превращает путем дезаминирования гуанин в ксантин, а ксантиноксидаза окисляет гипоксантин в ксантин, а ксантин — в мочевую кислоту (рис. 3.3.).

У таких экономно расходующих воду при выделении животных, как птицы и многие наземные насекомые, распад пуринов на этом заканчивается (рис. 3.5.).

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 уреотелических и аммонотелических животных может подвергаться последующему распаду до мочевины и аммиака; таким образом, катаболиты распада пуринов уподобляются катаболитам белкового обмена. Схема на рис. 3.5. позволяет представить течение этого процесса (по Florkin, Duchvteau, 1943).

У форм, характеризующихся четко выраженным урикоотелическим обменом, нет уриказы — фермента, разрушающего мочевую кислоту, что известно, например, для птиц (Коштыянец, 1950).

У насекомых в типичных случаях тоже нет ни уриказы, ни продолжающих начатый ею распад мочевой кислоты аллантаиназы, аллантаоиказы 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 мочеваая кислота — единственный катаболит (Brown, 1938), т.е. можно заключить, что та стадия, на которой в организм извне не поступает вода, характеризуется урикателией, тогда как живущие в жидкой почти водной среде личинки уреотеличны и даже аммонотеличны, а у имаго, восполняющих расход влаги путем питья, тоже происходит уриколиз.

Если у личинки *Lucilia* содержание мочевоы кислоты в 100 экз. составляет 0,5–6 мг (в зависимости от диеты), причем она не выделяется (выделяются только аммиак и аллантаин), то на стадии куколки за четыре дня содержание мочевоы кислоты возрастает до 26–27 мг; с меконием из организма вышедшей из пупария мухи выводится 24 мг мочевоы кислоты и 2–3 мг аллантаина.

Разз (Razet, 1953–1956) нашел уриказу в мальпигиевых сосудах у сверчка (*Gryllus*) из прямокрылых, у жужелиц (*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 мочевоы кислоты в критических условиях). Аллантаин, образующийся при деградации мочевоы кислоты под воздействием уриказы, обнаружен в выводимых экскретах личинки мясной мухи *Lucilia sericata*, накапливающей в тканях мочевоую кислоту (Brown, 1938).

Аллантаин найден и в экскретах водяных клопов (Poisson, Razet, 1953), а аллантаисовая кислота — в экскретах гусениц бабочек и личинок перепончатокрылых (Razet, 1964). В меконии бабочек аллантаисовая кислота; составляет до 25%. Аллантаиназа есть у плавунца (*Dytiscus*), хотя вопрос о наличии у него уриказы неясен (Florkin, Duchvteau, 1943). Аллантаин, впрыснутый насекомым, быстро разрушается, что показывает на распространенность у них аллантаиназы (Razet, 1956). Аллантаиказа и уреазы у насекомых с достоверностью не отмечены.

По-видимому, насекомые в отношении хода белкового и пуринового распадов 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 мочевоы 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 адаптаций к водному образу жизни. Выделение аммиака у многих аммонотелических беспозвоночных происходит как в результате полного расщепления белковых молекул, так и вследствие уриколиза мочевоы кислоты нуклеотидного происхождения (Maloef, 1938).

Выделяют аммиак в качестве основного катаболита личинки (нимфы) стрекоз. По опытам с нимфами *Aeschna cyanea* Mull (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 нимф стрекоз результат пуринового обмена (кстати, у нимф стрекоз уриказа не обнаружена — Florkin, Duchvteau, 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 вислоккрылок *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 имеющихся 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 (10–0% 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 мицетомных симбионтов тлей — детоксикация усвояемого ими аммиака. Правда, не исключено, что микроорганизмы мицетомов тлей используют и пурины, переводя их сначала в аммиак, в дальнейшем идущий на построение белков этих микроорганизмов (ср. Гл. 4, разд. «Накопление продуктов экскреции в клетках и тканях»).

Состав пищи тоже влияет на состав экскретов. Так, в опытах с кормлением хлопкового долгоносика (*Anthonomus grandis* Boh.) на искусственной среде бутонами хлопчатника и его коробочками варьировало соотношение разных форм азота в общем балансе катаболитов. Из табл. 3.1. видно, что спектр катаболитов у насекомых, в частно-

Таблица 3.1. Процентное соотношение азота, выведенного в виде разных соединений жуками хлопкового долгоносика (по Mitlin et al., 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 кислот	24.3	28.5
Креатинин	3.6	5.4	Другие	14.9	5.7

сти 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» — Peschen, 1939), то для паукообразных это основной катаболит. Гуанин был обнаружен в экскрементах пауков более 100 лет тому назад (Gogup-Bezanez, Will, 1849), но бесспорное его определение с помощью фермента — гуаназы — было проведено сравнительно недавно (Vajrojara, 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 мочева 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 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, 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, Moyle, 1950, Edney, 1958; Kuenen, 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. 3.6.)¹. Нет уратных клеток и у *Asellus*.

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 (Maloev, 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 косянки (*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 ⁻¹) за сутки	Авторы
Косянка (<i>Lithobius</i>)	2.2	Bennett, Manton, 1963
Мокрица (<i>Onisopus</i>)	0.3	Dresel, Moyle, 1950

Хотя, косянки и мокрицы обитают в сходных по режиму влажности условиях, следует учесть, что пищевой их режим отличен: мокрицы — сапрофаги, питающиеся бедной белками пищей, а косянки — активные хищники, потребляющие белковую пищу.

Беннет и Мэнтон, исследовав соотношение выделяемых азотсодержащих веществ в экскрементах косянки, 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 косянки 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

¹ У наземных растительноядных крабов *Cardisoma guanthumi* Latr. в крови при голодании содержание аммиака не меняется, но происходит накопление мочевины и мочевой кислоты (Нопе, 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.

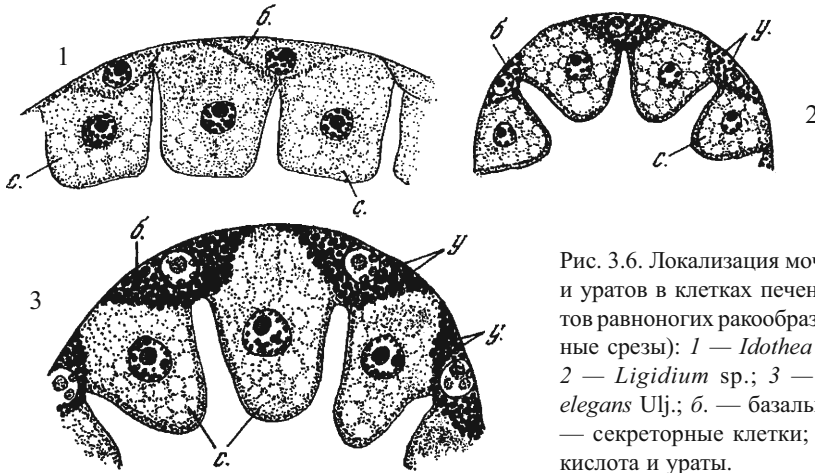


Рис. 3.6. Локализация мочевой кислоты и уратов в клетках печеночных выростов равноногих ракообразных (поперечные срезы): 1 — *Idothea baltica* (Pall.); 2 — *Ligidium* sp.; 3 — *Hemilepistus elegans* Ulj.; б. — базальные клетки; с. — секреторные клетки; у. — мочевая кислота и ураты.

собственных тканей (ее выделение при голодании возрастает), а не белков пищи, заключили на основе многочисленных анализов Ванг и Ву (Wang, 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 уриказы (иногда в малых количествах) имеется у многоножек (*s.l.*). Распад нуклеопротеидов, по исследованиям 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 Murgaroda нуклеотидный и белковый обмены идут независимо, давая каждый свои катаболиты. Например, обнаружение в антеннальных железах аммонотелического краба *Maja squinado* следов мочевой кислоты (Voivin, 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 нерастворимых 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» (*Onychophora*) очень влаголюбивы, тесно связаны с почвой, хотя и имеют урикотелический тип обмена. У них мочевая кислота выводится при сбрасывании перитрофической мембраны (Manton, 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, адаптивно 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. 3.5.). Однако приведенные материалы убедительно показывают, что совершенно прав Флоркэн, когда подчеркивает, что в настоящее время биохимики 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 (Flogkin, 1963). Биохимические процессы явно обратимы, как это показывают выше 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, Aruga, 1950), у палочника *Carausius morosus* (Ramsay, 1958) и кровососущего клопа *Rhodnius prolixus* Stel (Harrington, 1961), т.е. у насекомых, питающихся самой различной пищей.

Но в общем исследовании, 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 et al., 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 et al., 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} (Treharne, 1958). А в экскрементах содержащихся на голодной диете хлопковых долгоносиков, именно серии 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. 3.2.).

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 жужелиц *Lebia*

Таблица 3.2. Процентное содержание аминокислот в медвяной росе тли (*Neomyzus circumflexus* Buck.) и в шелке гусениц тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) (по: Auclair, 1963; 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		} 1.7	Метионин-сульфоксид	1.5
Аспарагин	26.7	-		Пролин	0.7
Аспарагиновая кислота	8.9	} 5.5	Серин	3.1	16.0
Валин	1.1	} 3.2	Тирозин	4.5	0.5
Гистидин	4.5	0.73	Треонин	1.7	3.0
Глицин	0.4	33.6	Триптофан	3.9	0.5
Глутамин	13.4	-	Фенилаланин	1.5	1.1
			Цистеиновая кислота	0.2	-

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 *Phytonomus*, 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.

ГЛАВА IV

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, 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 — мочевая 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.

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; Kuenen, 1959) и накопление мочевой кислоты в тканях (Dresel, Moyle, 1950).

У единственного современного представителя водных хелицероных — 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 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, Гасвелл, 1914). Утрачивают они свое значение и у некоторых групп паукообразных, у которых открываются в разных местах (рис. 4.1.). 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 (Вонй, 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 Scutigermorpha служат выделительными органами (Fahlander, 1938).

Действительно, структура сегментальных органов членистоногих (ракообразных, хелицероных и многоножек) и даже онихофор довольно однотипна. Эпителий целомии-

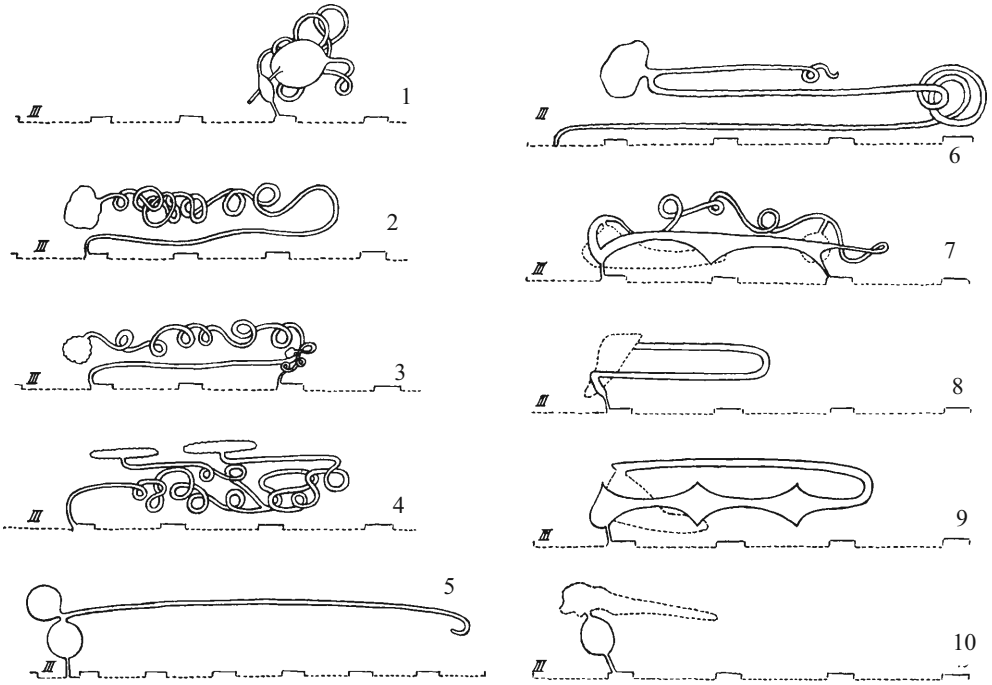


Рис. 4.1. Схема расположения и строения коксальных желез разных групп наземных хелицеро-вых. 1 — Scorpiones; 2, 3 — Amblypigi; 4 — Uropygi; 5 — Palpigradi; 6 — Solifuga; 7 — Mygalomorphae; 8 — Dysderidae; 9 — Lycosidae, Agelenidae, Thomisidae; 10 — Argyopidae, Pholcidae. Пунктиром выделены сегменты, начиная с III (слева направо).

ческих 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, 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; Philiptschenko, 1907), но выделения через эти железы продуктов азотного катаболизма не наблюдается, ими выводятся только впрыснутые краски. У коллембол известны так называемые «нижнегубные почки» (ла-

биальные 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 целомодуктов, оказываются связанными с жизнью в почве или во влажных условиях. Таковы олигохеты, не оставляющие почву и сходные субстраты, таковы онихофоры (несмотря на урикопелический обмен), таковы мокрицы и, наконец, очень влаголюбивы из паукообразных сеннокосцы, 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 кишечнополостных 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 (Stefanski, 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 мегаскоlecиды *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 отверстия (Bahl, 1945).

Известно, что и у онихофор (*Peripatopsis*) много мочевой кислоты выводится через кишечник при сбрасывании перитрофической мембраны (Manton, 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 (Borradaile 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, слущивается 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 μ (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 тетраниховых клещей, имеющих разобщенные средний и задний отделы кишечника, задняя кишка выполняет экскреторную функцию (Беккер, 1956), выводя гуанин (McEnroe, 1961). У хилопод, например у *Scolopendra subspinipes* (Leach), в стенках средней кишки тоже обнаружена мочевая кислота (Wang, 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, слущиваясь, 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 (обзор: Feustel, 1958).

У *Podura aquatica* выделение гранул мочевого кислоты эпителием кишечника было установлено и при применении электронного микроскопирования (Noble-Nesbitt, 1963).

У щетинохвосток и ухверток задняя кишка служит местом выделения мочевого кислоты, так как у них развитые мальпигиевы сосуды не содержат мочевого 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 мочевого 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 Филипченко (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. *Ctenophora* = *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 условиях 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. 4.2). 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 оце-

нить 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 хелицеровых 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 хелицеровых, 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 хелицеровых.

Представители отряда Uropugi 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 Uropugi, хотя их коксальные железы, имеющие сложное строение (каждая с двумя целомическими мешочками — рис. 4.1, 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 Uropugi, 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. 4.1, 2, 3).

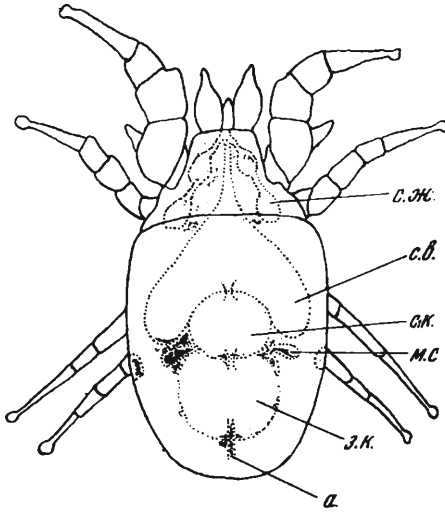


Рис. 4.2. Пищеварительная система мучного клеща *Acarus siro* L. (= *Tyroglyphus farinae* L.) (выделена пунктиром): а. — анус; з.к. — задняя кишка; м.с. — «мальпигиевы сосуды»; с.в. — слепые выросты средней кишки; с.ж. — слюнные железы; с.к. — задний отдел средней кишки (по Hughes, 1950).

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 освоившимися от постоянного обитания в укрытиях и приспособленными к перенесению дефицита влаги могут считаться настоящие пауки (*Araneina*). 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 м.

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. Собирающего канала нет у представителей ни одного семейства, а лабиринт функционирует у более влаголюбивых *Dysderidae*, но рудиментарен у *Theridiidae*, *Argiopidae* и других сухоустойчивых форм (рис. 4.1).

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, голову, 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. 4.3).

В приведенном ряду форм наземных хелицерных прослеживается изменение относительного 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, выводящей 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

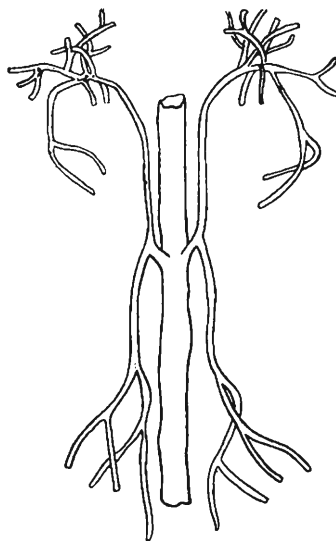


Рис. 4.3. Участок кишечника с впадающими в него Т-образными мальпигиевыми сосудами у *Ricinuloides feae* Hansen.

днем на открытых поверхностях. Но все сенокосцы — жадные потребители капельной влаги, охотно пьют и без доступа к воде погибают.

Кроме того, у сенокосцев, как и у всех наземных хелицеровых, 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 целомодуктов) 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 colon и клоака в равной степени осуществляют выделительную функцию, у *Rhizoglyphus* (Беккер, 1956) выделение происходит в colon, а у Tetranychidae в экскреторном отделе кишечника вообще нет дифференцировки на colon 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 целомодуктов.

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; по: Wheeler, 1893).

У хилопод мальпигиевы сосуды, как правило, связаны с задней кишкой. Это показано для геофилид *Pachymerium ferrugineum* С.Л. Кох Зографом (1882), для *Cryptops* — Бальбьяни (по: Wang, 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 Ву) 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 Ву 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, 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, вливающуюся 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 энтогатных 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 камподеид в области границы средней и задней кишки имеются папиллы (16); у прояпигид 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 эктогатных 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 (Cholodkowsky, 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.

Число мальпигиевых сосудов (табл. 4.1) в пределах определенной таксономической группы насекомых бывает настолько постоянным, что были даже предложения делить насекомых на подклассы по этому признаку: *Oligonephria* — группы с числом сосудов не выше восьми, *Polynephria* — остальные (Kolbe, Brauer). Однако искусственность такого деления, если слепо следовать этому признаку, очевидна на примере пере-

Таблица 4.1. Мальпигиевы сосуды у представителей разных отрядов эктогнатных 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 (Mantoidea)	около 100
Прямокрылые (Orthoptera)	30–300
Кожистокрылые (Dermaptera)	8–20
Эмбии (Embiae)	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

пончатокрылых, 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 «Polynephgia», как таракан. У черного таракана изменение числа трубочек в онтогенезе (рис. 4.4) было исследовано Хенсоном (Henson, 1944).

При вылуплении 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 (крапивни-

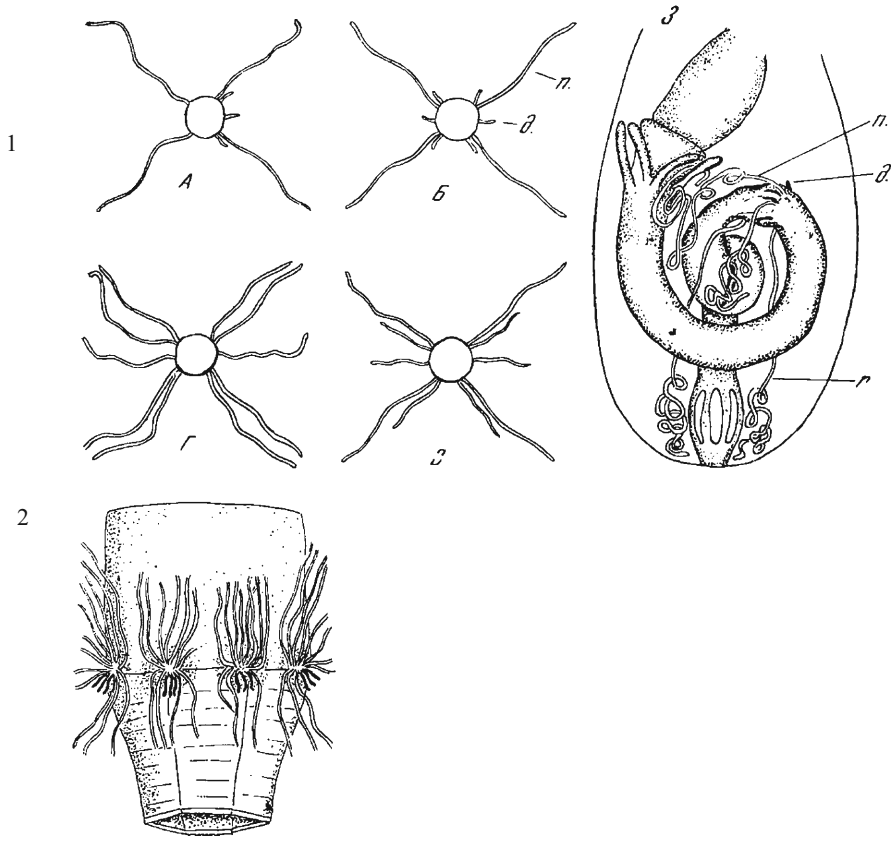


Рис. 4.4. Мальпигиевы сосуды черного таракана (*Blatta orientalis* L.): 1 — последовательные этапы увеличения числа трубочек у личинки I возраста (А-Е); 2 — основания мальпигиевых трубочек нимфы (вид сверху); новые трубочки зачернены; 3 — кишечник, первичные и дополнительные мальпигиевы трубочки у вышедшей из яйца личинки (по Henson, 1944); *n.* — первичные трубочки; *д.* — дополнительные боковые трубочки.

ца) 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 растворенные 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 (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 Уиггльсуорсом (Wigglesworth, 1931).

В дистальной части сосуда происходит поступление из гемолимфы растворимых уратов (например, калия или аммония) и воды. Ураты, реагируя с углекислотой, в результате реакции замещения дают растворимую двууглекислую соль и воду (диффундирующие через стенки сосуда в гемолимфу) и выпадающие труднорастворимые кристаллики мочевой кислоты (рис. 4.5).

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 непереваренных остатков пищи осуществляется в заднем отделе кишечника. Действительно, у многих наземных насекомых (у щетинохвосток, ухверток, 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 (рис. 4.6).

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. 4.5), 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 рода *Pterostichus vulgaris* показали, что у них в начале задней кишки содержимое пищеварительного тракта пред-

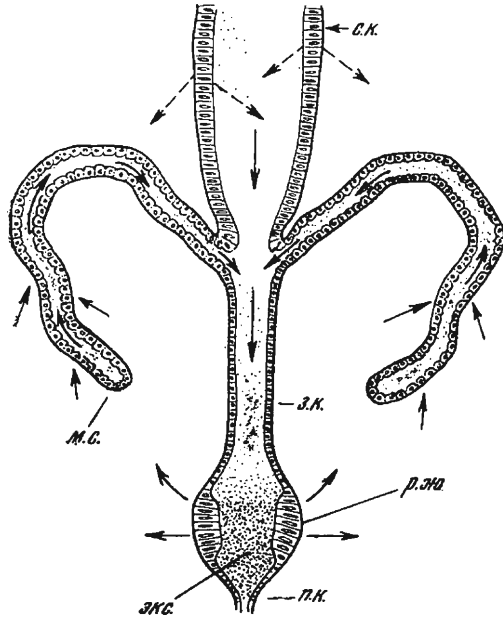


Рис. 4.5. Схема циркуляции воды в системе: «мальпигиевы сосуды — кишечник» (обозначена стрелками): з.к. — задняя кишка; м.к. — мальпигиевы сосуды; п.к. — прямая кишка; р.ж. — ректальные железы; с.к. — средняя кишка; экс. — экскременты (по Wigglesworth, 1932).

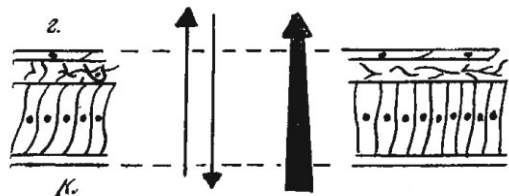


Рис. 4.6. Схема движения воды в заднем отделе кишечника саранчи: тонкие стрелки — диффузия, жирная — активная передача воды; г. — гемодель; к. — просвет кишки (по Phillips, 1964).

ставляет 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).

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, 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 (Treharne, 1954), аналогично вилочке *Gnaphipus*. 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.

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 кашицу, 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. 4.7).

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 развивающихся 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 («Polynephria») 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, ба-

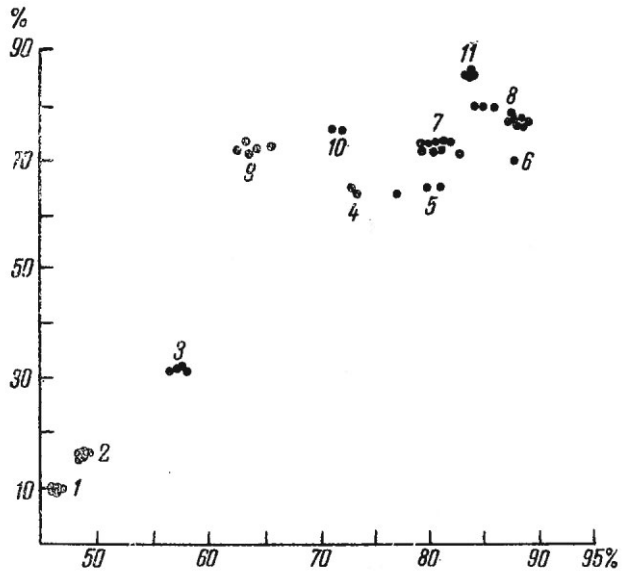


Рис. 4.7. Зависимость между содержанием воды в теле насекомых разных видов (абсцисса) и содержанием воды в пище (ордината) (по: Friederichs, 1930): 1 — *Sitophilus gratiarius* 2 — *Sitophilus oryzae*; 3 — *Cyllene robiniae*; 4 — *Phyllophaga* sp. (larva); 5 — *Cimbex americana* (larva); 6 — *Telea polyphemus* (larva); 7 — *Chorisagrotis auxiliaris* (larva); 8 — *Cirphis unipunctata* (larva); 9 — *Leptinotarsa decemlineata*; 10 — *Vanessa antiopa* (larva); 11 — *Pieris rapae*.

бочки, 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. 4.9, 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 всасывающим эпителием этого отдела кишечника. Так например, у гусениц крапивницы мальпигиевы сосуды прободают мышечную оболочку, прилегая к кишечному эпителию, а затем, изгибаясь, заканчиваются в мышечной оболочке, так что образуется сложное сплетение. У жуков-кожеедов (*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. 4.8) (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.

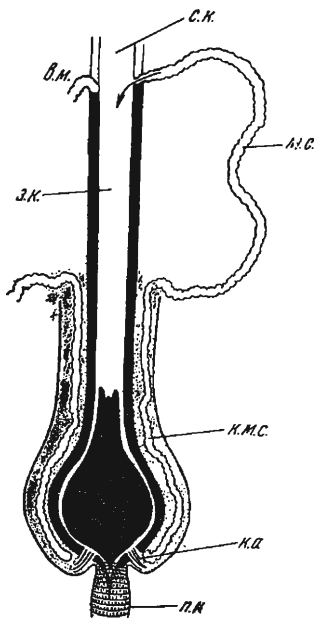


Рис. 4.8. Криптонефридальная система кокцинеллид: з.к. — задняя кишка; к.а. — основной криптонефридальный аппарат; к.м.с. — криптонефридальная часть мальпигиевого сосуда; м.с. — его свободная часть; в.м. — впадение мальпигиева сосуда в заднюю кишку; п.к. — прямая кишка; с.к. — средняя кишка (по Pradhan, 1942).

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 (Vuzova, 1958). У пустынных и степных чернотелок (личинок и жуков) мальпигиевы сосуды бывают обычно наполнены коричневыми экскретами в своей средней части. Вбли-

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 (Vuzova, 1958). У пустынных и степных чернотелок (личинок и жуков) мальпигиевы сосуды бывают обычно наполнены коричневыми экскретами в своей средней части. Вбли-

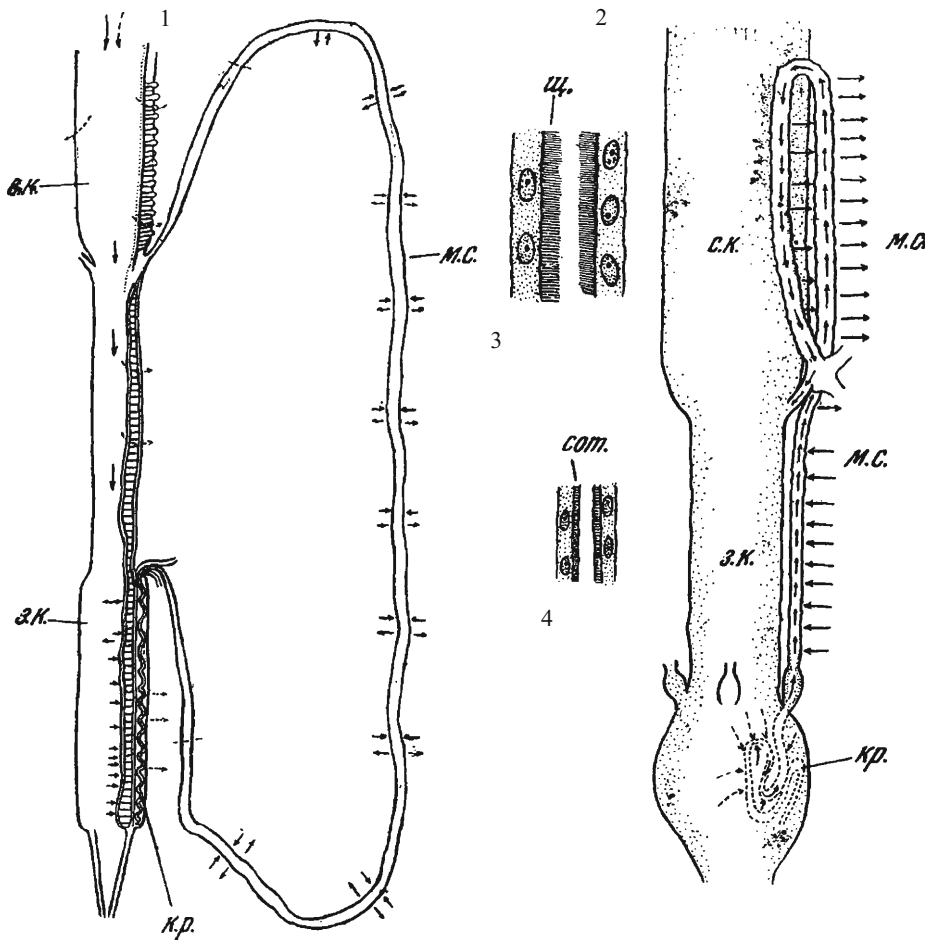


Рис. 4.9. Схема циркуляции воды в криптонефридальном мальпигиевом сосуде: 1 — у *Blaps* (по Byzova, 1958); 2 — у гусениц *Corcyra*; 3–4 — разрез мальпигиева сосуда вблизи криптонефридия (по Srivastava, 1962); м.с. — свободная часть мальпигиева сосуда; кр. — криптонефридий; з.к. — задняя кишка; с.к. — средняя кишка; сот. — сотовидное строение мальпигиева сосуда; щ. — щетковидное.

зи 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 криптонефридия трубочек *Rhodnius*.

Благодаря криптонефрии образуется замкнутая циркуляционная система: свободная часть мальпигиева сосуда > кишечник > криптонефридий > свободная часть мальпигиевой трубочки, по которой постоянно циркулирует жидкость (рис. 4.9, 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 криптонефридия 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 криптонефридия 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 криптонефридия 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 криптонефридиальной системы мальпигиевых сосудов скорость движения в них жидкости заметно не изменяется даже при повышении осмотического давления гемолимфы и общем уменьшении ее количества.

Таким образом, у обитателей наиболее сухих мест в аридных зонах криптонефридиальная 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. 4.10, 1–6). Однако ее нет (рис. 4.10, 7) у Adepnaga, 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 (Rolbe, 1901).

Криптонефрия наблюдается у тех групп жуков, представители которых развиваются в сухих субстратах или в открытой атмосфере (Heteromera — чернотелки, пыльцееды и др.; Phytophaga — листоеды, долгоносики и др.).

Адаптивный характер криптонефрии хорошо выявляется при исследовании тех групп насекомых, у которых большинство представителей характеризуется криптонефридиальной 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 щитовки — Cassidinae — на всех стадиях развития). Однако у радужниц (*Donacia*), в личиночной стадии перешедших к жизни в воде, криптонефридий не развивается.

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 родов *Paraponyx*, *Nymphula*, *Cataclysta*, *Acentropus* криптонефрии нет, мальпигиевые сосуды свободно заканчиваются в полости тела.

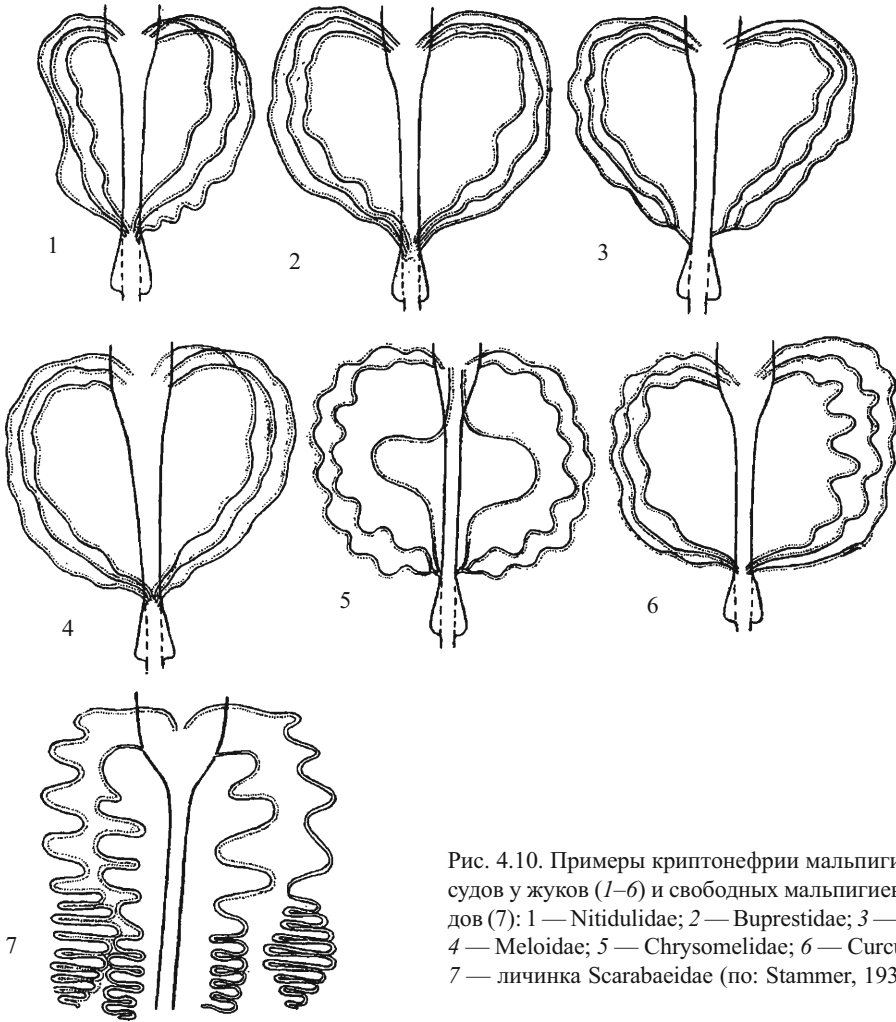


Рис. 4.10. Примеры криптонефрии мальпигиевых сосудов у жуков (1–6) и свободных мальпигиевых сосудов (7): 1 — Nitidulidae; 2 — Buprestidae; 3 — Cleridae; 4 — Meloidae; 5 — Chrysomelidae; 6 — Curculionidae; 7 — личинка Scarabaeidae (по: Stammer, 1935).

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 (*Myrmeleo*), 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. 4.11).

Если условно оценить криптонефрию в процентах, получаются соотношения, приведенные в табл. 4.2.

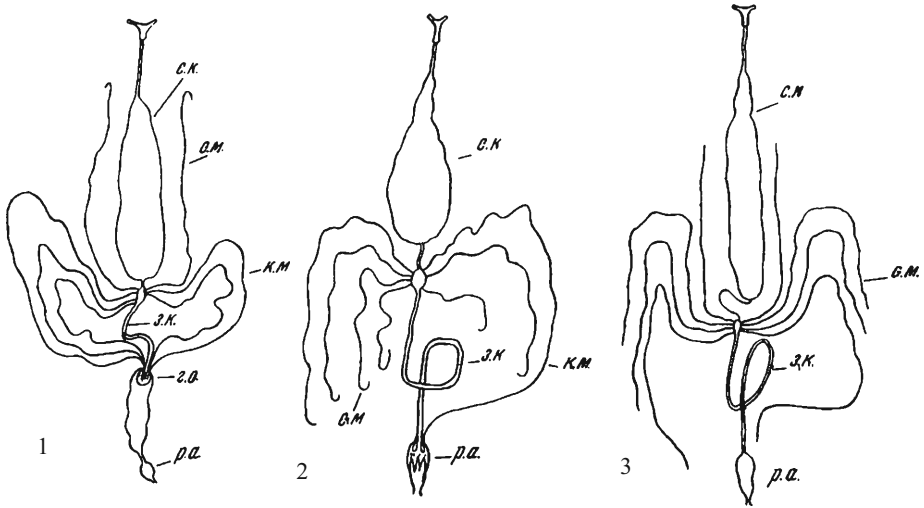


Рис. 4.11. Кишечный тракт и мальпигиевы сосуды сетчатокрылых: 1 — *Osmylus*; 2 — *Sisyra*; 3 — *Neurothrus*; г.о. — грушевидный орган; з.к. — задняя кишка; к.м. — криптонефрические мальпигиевы сосуды; р.а. — ректальная ампула; с.к. — средняя кишка; с.м. — свободные мальпигиевы сосуды (по Gaumont, 1967, 1968).

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. 4.12.

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 криптонефридальный сосуд — (рис. 4.11, 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. 4.11, 3), свидетельствует о том, что утра-

Таблица 4.2. Мальпигиевы сосуды личинок сетчатокрылых, ведущих различный образ жизни

Образ жизни	Число сосудов	Род	Процент криптонефрических сосудов
Наземный	8	Myrmeleo, Chrysopa	75
Амфибиотический	7	Osmylus	71
Водный	8	Sisyra	25
Водный	8	Neurothrus	0

та криптонефрии 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 хрущака соли, меченные радиоактивным натрием, поступают из полости тела в мальпигиевы сосуды, выводятся по ним в заднюю кишку и реабсорбируются в прямой кишке (Patton, 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, Strenzke, 1957). В пределах одного вида развитие анальных папилл меняется в зависимости от содержания солей в окружающей 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 пере-

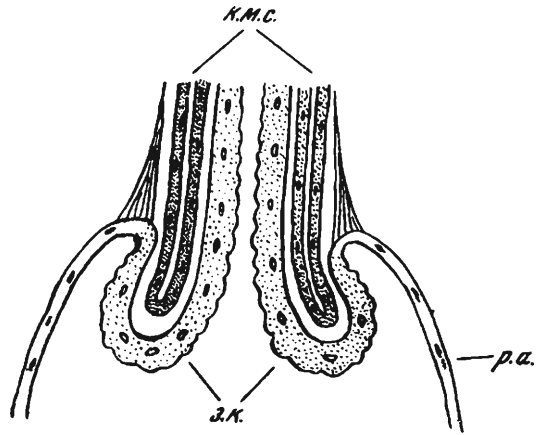


Рис. 4.12. Грушевидный орган (вершина) у наземных сетчатокрылых: з.к. — задняя кишка; к.м.с. — криптонефридиальная часть мальпигиева сосуда; р.а. — ректальная ампула.

варенной 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 крипто-нефрических 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 — экскрет (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 *Sisyra*. 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 (Гиляров, 1966).

В некоторых случаях происходят изменения функции выделительных органов.

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 стадий, 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. 3.6), что не наблюдается у морских

изопод. Эти выросты, по-видимому, могут рассматриваться в какой-то мере как аналоги «мальпигиевых сосудов».

У паукообразных нередко происходит не только выведение, но и отложение гуанина в тканях. Так, еще Милло (Millot, 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, Araneidae, Linophyidae, 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, Wu, 1948.). Кроме того, экскреторную функцию выполняют и другие 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. 4.13.). 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 мальпигиевые сосуды.

У Thysanura, Blattoidea, Dermaptera, у которых мочевая кислота выводится не мальпигиевыми сосудами, а стенками кишечника, в жировом теле накапливается много сфе-

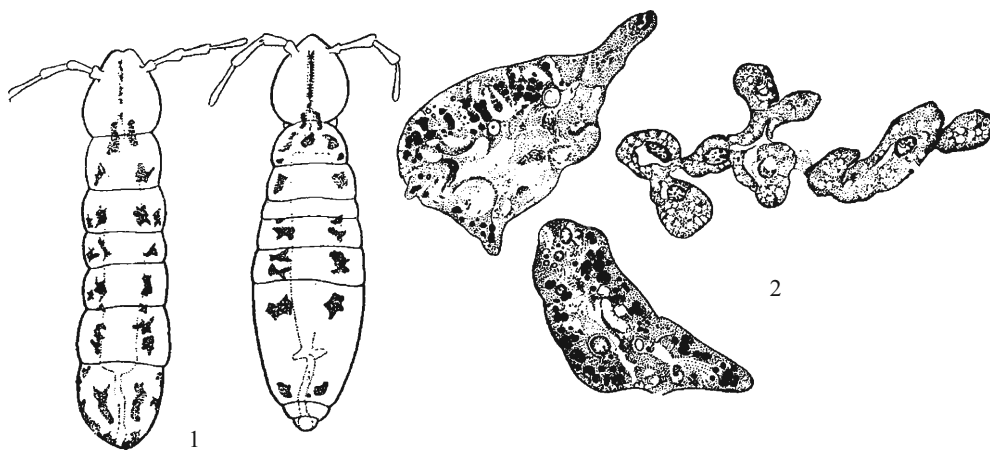


Рис. 4.13. Скопления уратов у Collembola: 1 — общий вид; 2 — включения уратов в «уратных» клетках (по: Feustel, 1958).

рокристаллов уратов (Wigglesworth, 1932; Srivastava, Gupta, 1961) (рис. 4.14). У таких насекомых в жировом теле обычно дифференцируются особые «уратные» клетки, как их назвал Ю.А. Филипченко (Philipstchenko, 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 явственно различимых париетального и висцерального листков, экскреторную функцию выполняет в основном париетальный.

Уже давно показано (Паллади, 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, 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 клетки оказались битком набитыми кристаллами уратов, занимающими весь объем цитоплазмы (рис. 4.14.). 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 гиросиназу (Ludwig, Gallacher, 1966); у апосимбионтных насекомых утрачивается и способность к синтезу ряда аминокислот, включая тирозин (Henry, 1962).

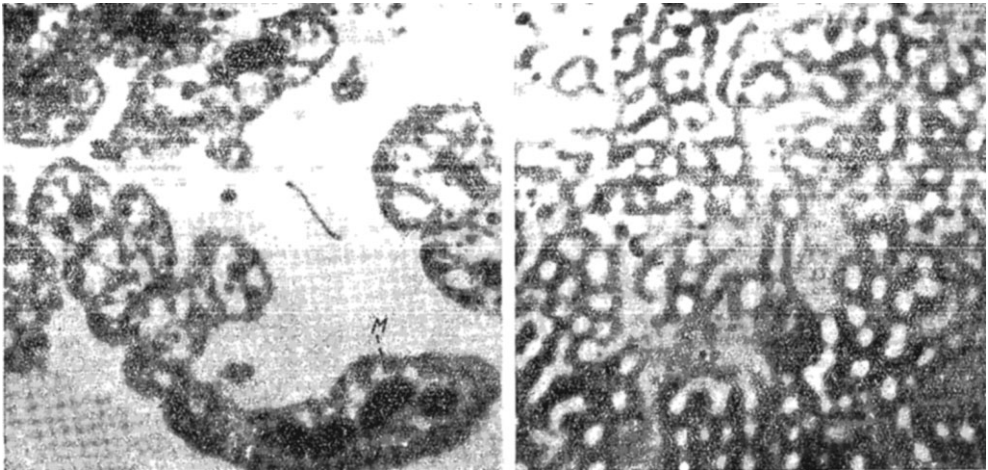


Рис. 4.14. Разрез через жировое тело таракана *Periplaneta americana*: слева — нормальная нимфа, видны мицетоциты (м.) с симбионтами; справа — нимфа без симбионтов.

Приведенные данные показывают, насколько сложнее механизмы биохимической регулировки (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 катаболитом, 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. 4.15.

Птеридины сравнительно легко можно получить из пуринов. При скармливании 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 катаболитов, экономящих расход влаги, не единственна, но в ряде случаев она доказана.

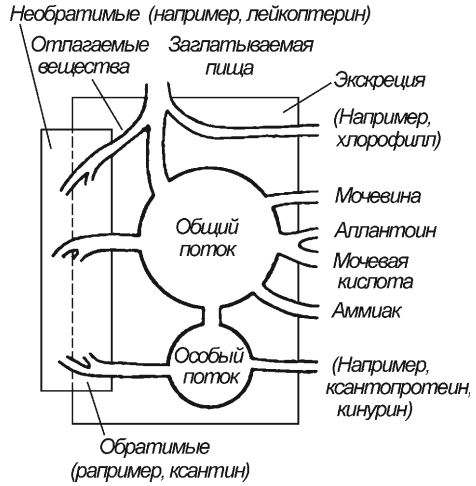


Рис. 4.15. Образование птеридинов в общем балансе азотного обмена у насекомых (по Harmsen, 1966).

ГЛАВА V

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, боконервные и двустворчатые 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 *Eunice* 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, акулловые рыбы и др.). Внутреннее осеменение наиболее надежно, но обеспечивает оплодотворение лишь сравнительно небольшого числа яйцеклеток, продуцируемых женскими или гермафродитными особями.

Для открыто живущих 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 груп-

пах 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 низших аннелид, т.е. животных, обладающих наружным оплодотворением и лишенных совокупительных органов. Чрезвычайное разнообразие совокупительных приспособлений у членистоногих показывает, что они возникли независимо в различных стволах этого подтипа»¹.

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 (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 средами. Почва — трехфазная система, и воздух в ней насыщен водяным паром; дефицит влажности воздуха в почве невелик и ограничивается поверхностным горизонтом, возникая только при изменениях температуры, причем быстро компенсируется за счет подвижных форм влаги, поднимающейся из более глубоких, всегда насыщенных 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 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, питаясь 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 (*Plasmiodiophora 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 становятся неактивными в периоды затопления почвы и переходят к активности только после исчезновения свободно-подвижной: 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

¹ В.Н. Беклемишев рассматривал Annelidea и Arthropoda не как типы, а как подтипы типа «Articulata» как это делал Кювье.

форм) исключает возможность движения сперматозоидов вследствие насыщенности 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 полихет².

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 имеет 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. Она слагается из двух этапов, причем носит «промежу-

² В учебной литературе распространена неверная упрощенная трактовка развития дождевого червя, которое рассматривается, как непрямое (Натали, 1951; Абрикосов и др., 1949).

точный» характер, будучи наружным на первом и внутренним на втором этапе. Сходный характер имеет и псевдофертилизация, описанная у некоторых энхитреид, перешедших к партеногенетическому размножению, у которых, однако, яйца развиваются только после спаривания, не имеющего следствием слияние гамет (Christensen, O'Connor, 1959). Спаривание известно и для ряда морских полихет, причем их «псевдокопуляция» может рассматриваться как вторичное усложнение поведения, повышающее вероятность оплодотворения яиц (Свешников, 1959), как вторичное усложнение исходно простого наружного осеменения³.

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 *Limulus* в период размножения выползают из мелководья на прибрежный, смачиваемый во время приливов песок.

Откладка неоплодотворенных яиц самками происходит в неглубоких вырытах в песке ямках; осеменение отложенных яиц производится самцами, прикрепляющимися к спинному щитку самок (Way, 1957).

Оплодотворение низших наземных Chelicerata — скорпионов (*Scorpiones*) (группы, несомненно близкой к *Xiphosura*), долго оставалось не известным, несмотря на хорошую изученность других сторон их биологии и детальные описания их половой системы. Скорпионы обитают на поверхности почвы. Представления о них как о ксеробионтах ошибочны и слагаются на основании характеристики ландшафтов, где встречаются некоторые виды, и без 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 *Euscorpium 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 (Grassl, 1949) приводятся описания «игр» спаривающихся скорпионов, наблюдавшихся еще Ж.А. Фабром, а в начале XIX в. — Маккару. Однако самый процесс оплодотворения был не известен, и такие знатоки скорпионов, как Ж. Милло и М. Вашон (в упомянутом руководстве Грассэ), считали наиболее вероятной копуляцию с непосредственным введением заключенных в сперматофор сперматозоидов в генитальное отверстие самки с помощью зачаточного, совокупительного органа⁴. 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 *Euscorpium italicum* (Angermann, 1955, 1957; Schaller, 1955).

³ Среди морских животных спаривание и сперматофорное осеменение, повышающее вероятность оплодотворения яиц, особенно важны, как это подчеркивал Сведмарк (Swedmark, 1959), для интерстициально обитающих в морском песке форм, например, некоторых брюхохоресничных (*Dactilopodalia*), архиянелид (*Protodrilus*) и моллюсков (*Microhedyle*). Несомненно, что ряд низших наземных беспозвоночных, обитающих в почве, произошел именно от интерстициальных бентических форм (Гиляров, 1949; Кьхнелт, 1958), что позволяет понять первичность сперматофорного осеменения низших почвенных артропод.

⁴ Ошибочное указание на «копуляцию» у скорпионов, обычное в работах до 50-х гг., к сожалению, повторено А.Б. Ланге в III томе «Жизни животных» (М., изд-во «Просвещение», 1969, стр. 37).

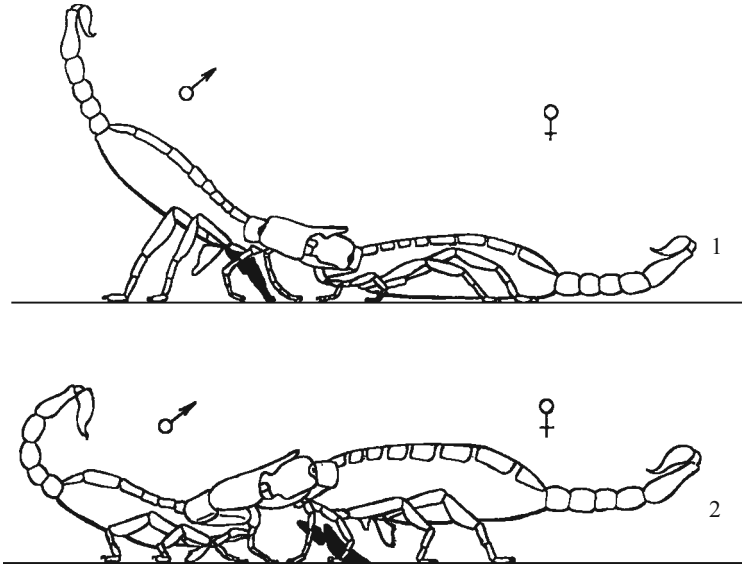


Рис. 5.1. (60) Спаривание скорпионов *Euscorpius italicus*: 1 — самец откладывает на землю сперматофор; 2 — самец тащит самку на сперматофор (зачернен) (по: Angermann, 1955).

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. 5.1, 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. 5.1, 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 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

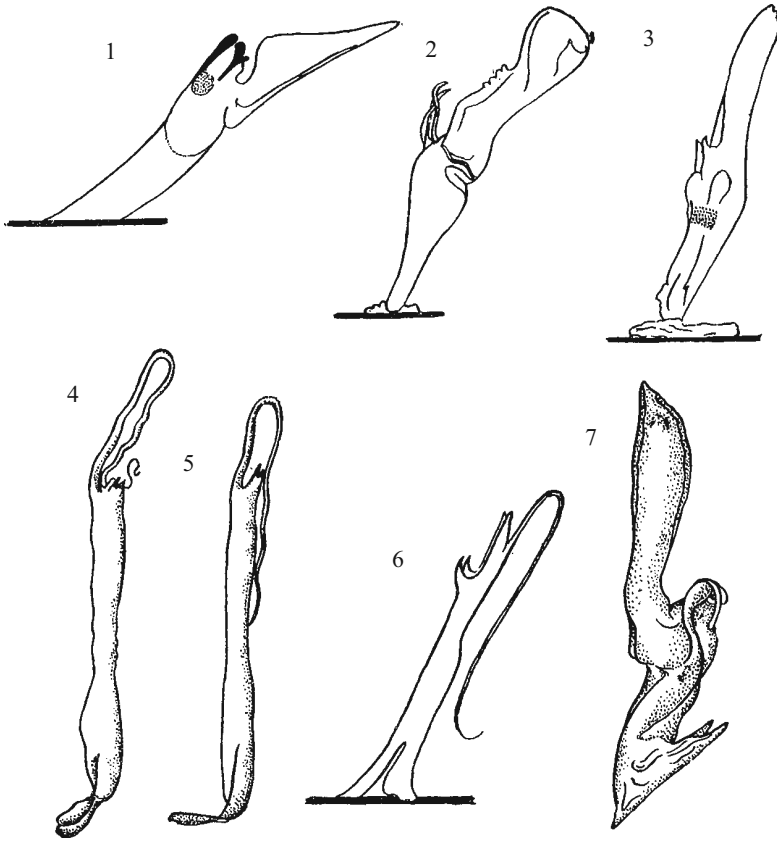


Рис. 5.2. Строение сперматофоров разных видов скорпионов: 1 — *Euscorpium italicum*; 2 — *Bothriurus bonartensis*; 3 — *Opisthophthalmus latimanus*; 4 — *Leiurus quinquestriatus*; 5 — *Buthotus judaicus*; 6 — *Tithyus* sp.; 7 — *Nebo hierichonticus*.

Opisthophthalmus latimanus (Alexander, 1956, 1959). На Ближнем Востоке сперматофоры и ход оплодотворения были изучены у *Leiurus quinquestriatus*, *Buthotus judaicus*, *Nebo hierichonticus* и *Orthochirus innesi* (Shulov, 1956; Shulov et Amitai, 1958a, в; 1960). В Южной Америке спаривание скорпионов *Bothriurus bonariensis* изучали в Уругвае (Zolessi, 1956), а *Tithyus* sp. — в Бразилии (Вьскхерл, 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 *Tithyus*, 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. 5.2). 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

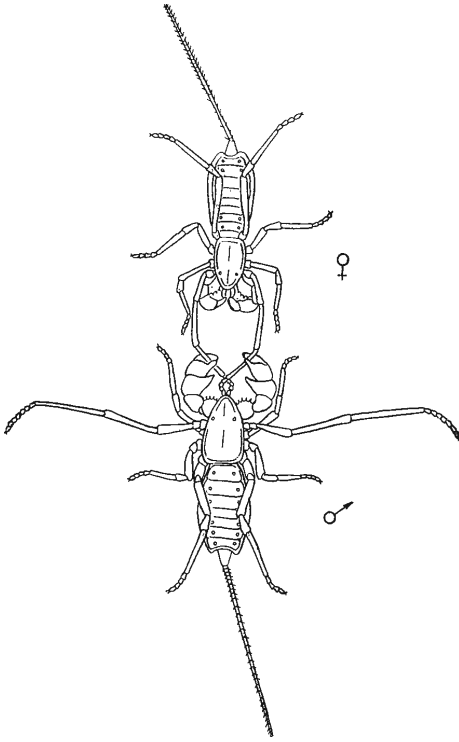


Рис. 5.3. Телифоны (*Thelyphonus sepiaris*) в период размножения (по: Graveley, 1915).

в свете наблюдений над скорпионами позволяют заключить, что и у жгутоногих оплодотворение наружно-внутреннее, 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. 5.3.).

Процесс осеменения был прослежен у телифонид лишь недавно на *Thelyphonus caudatus* 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 Угоруги семейства Schizomidae (*Trithyreus sturmi*), 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 субстрат сложно устроенный сперматофор, напоминающий сперматофор скорпионов (рис. 5.4). 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 Amblyurugi (нередко объединявшихся с Угоруги в единый отряд Pedipalpi), осеменение прослежено на *Sarax sarawkensis*, распространенном на о-ве. Малакка (Klingel, 1962). При спаривании этих форм нет тесного контакта между партнерами. Начала 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 осязательным» ногами (рис. 5.5). 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* и *Admetus barbadensis* (Alexander, 1902).

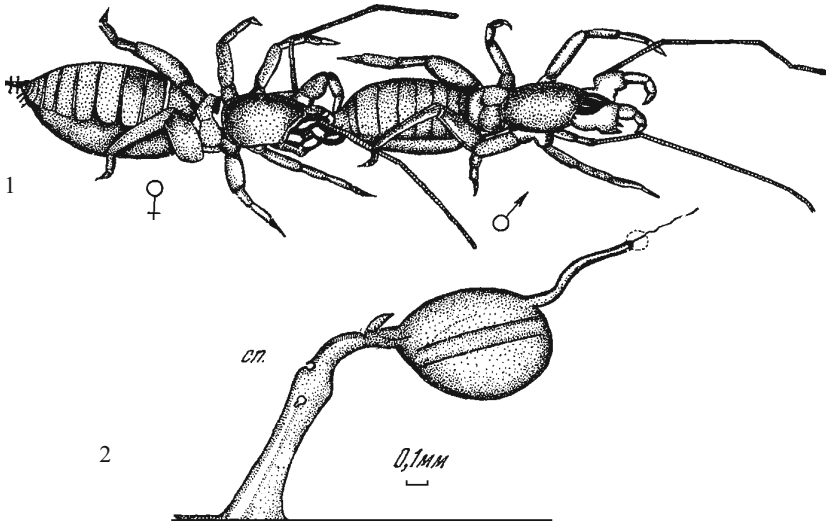


Рис. 5.4. Спаривание жгутоногого *Trithyreus sturmi*: 1 — самка держится хелицерами за хвостовой бугорок самца, откладывающего на субстрат сперматофор; 2 — *сп.* — сперматофор, вид сбоку (по: Sturm, 1958).

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) и *Chelififer* (рис. 5.6) (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* откладывает сперматофор обычно в ночное время (когда менее опасно высыхание), stalkивая находящиеся рядом старые. Сперматофоры у *Chthonius* представляют незащищенные капли спермы на стебельке. Сходно проходит откладка сперматофоров и у *Neobisium* (рис. 5.7), но у этого рода самцы не всегда разрушают свои старые сперматофоры. У этих обитающих в лесной подстилке ложноскорпионов откладка сперматофоров происходит и в отсутствие самки.

Несколько aberrantный характер имеет оплодотворение у американского вида *Serianus* sp.

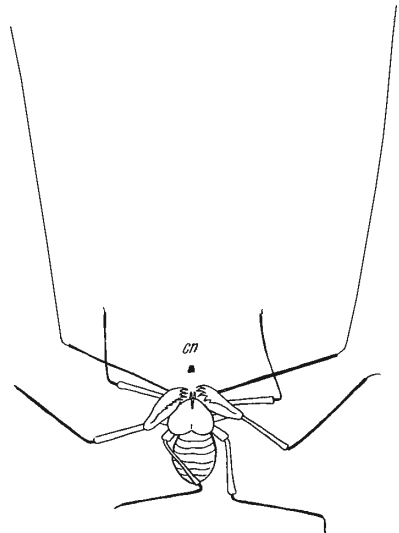


Рис. 5.5. Самец *Sarax sarawakensis* и отложенный им сперматофор (*сн.*) (по: Klingel, 1962).

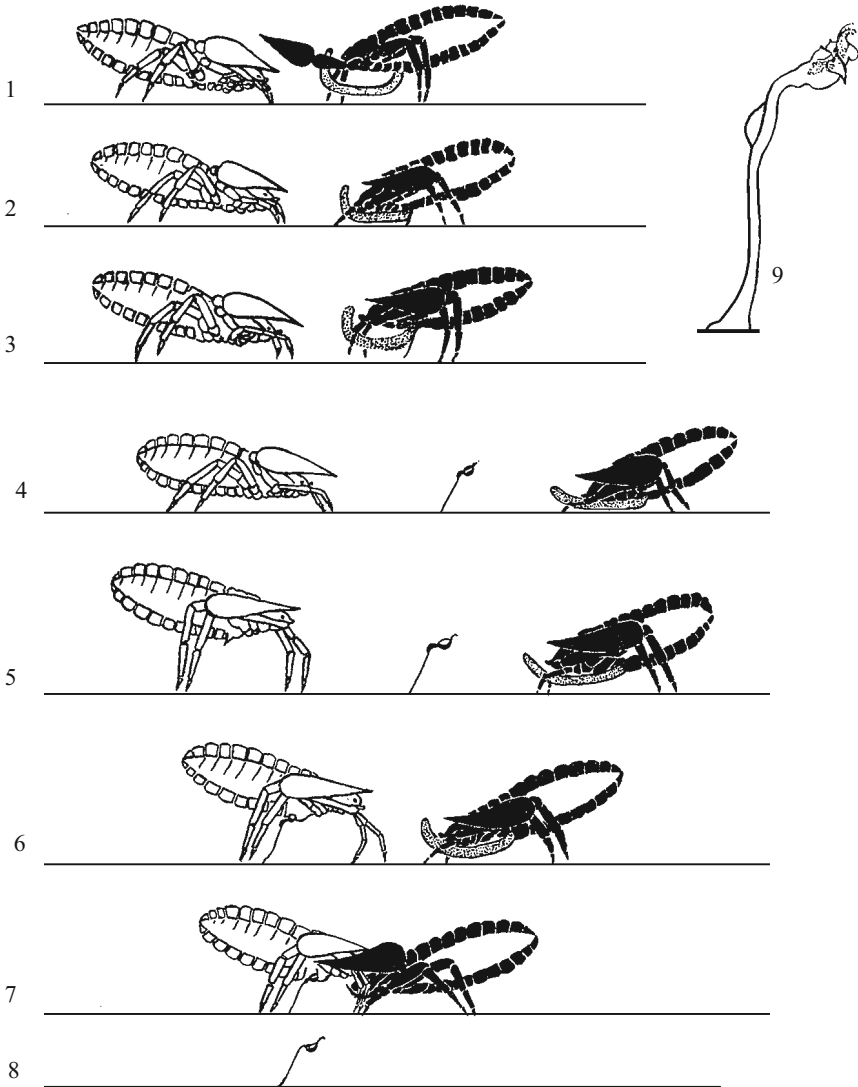


Рис. 5.6. Сперматофорное оплодотворение ложноскорпиона *Chelifer cancroides* (самец зачернен, самка белая): 1–3 — самец, встретившись с самкой, откладывает сперматофор; 4 — отходит от сперматофора; 5 — вибрирует конечностями; 6 — самка приближается к сперматофору, садясь на него гонопором; 7 — самец схватывает самку и тащит на себя; 8 — опорожненный сперматофор остается на субстрате; 9 — строение сперматофора (по: Vachon, 1938).

(Olpriidae) (рис. 5.8). 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 движется по ходу, и при прохождении ее полового отверстия над капсулой сперматофора оболоч-

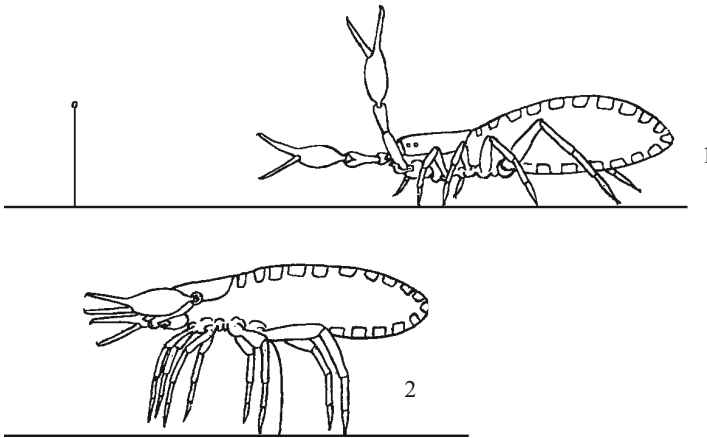


Рис. 5.7. Самка *Neobisium* приближается к сперматофору (1) и захватывает его гонопором (2) (по: Weygoldt, 1966).

ка 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, кистехвостов и чешуйниц. 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 за педипальпы самки и сперва тянет на себя или за собой, затем откладывает сперматофор и тащит на него самку, которая его подбирает гонопором (рис. 5.9). У *Chernes* отложенный сперматофор, если его сразу не подхватит самка, быстро падает.

Сходно протекает спаривание у обитающего в норах *Lasiochernes pilosus* и у обитающих под корой *Dendrochernes cyrtius*. У *Dynocheirus timidus* в принципе поведение сходно, отличаясь в деталях контакта педипальп самца с туловищем и конечностями самки (Weygoldt, 1966b). У *Dactylochelifer latreillei*, обитающих на сухих песчаных дюнах, самец подходит к неподвижной самке и после ряда токующих движений, пятясь, откладывает сперматофор, навстречу которому начинает двигаться самка; тогда самец хватается за педипальпы и тащит на сперматофор (рис. 5.10.). Таким образом, поведение при спаривании — признак, характерный для разных систематических групп ложноскорпионов, 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 осемене-

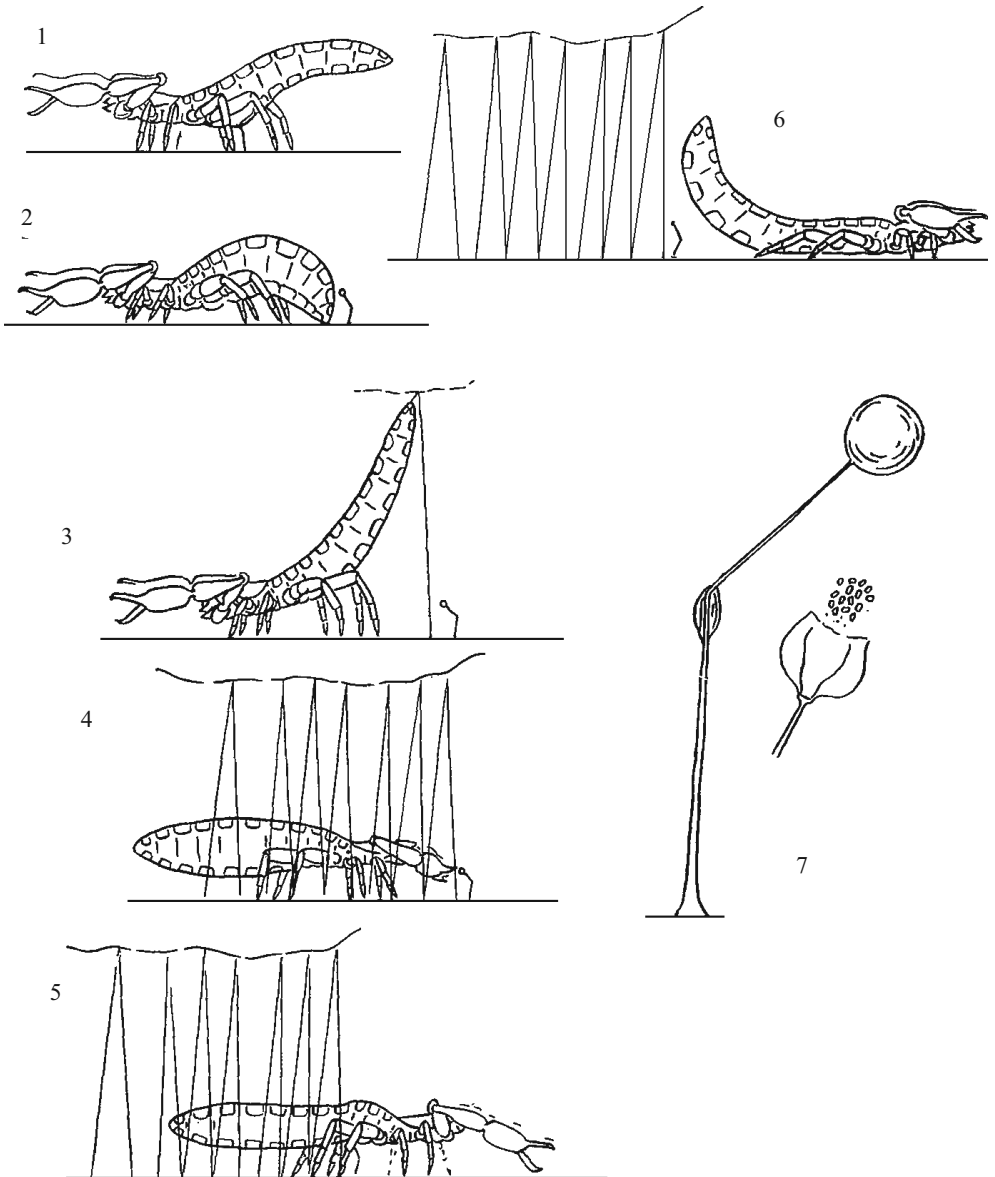


Рис. 5.8. Оплодотворение у *Serianus*: 1, 2 — откладка самцом сперматофора; 3 — самец начинает плести вокруг сперматофора паутиный навес; 4, 5, 6 — самка, встретив навес, проходит под ним и захватывает сперматофор; 7 — строение сперматофора (по: Weygoldt, 1966).

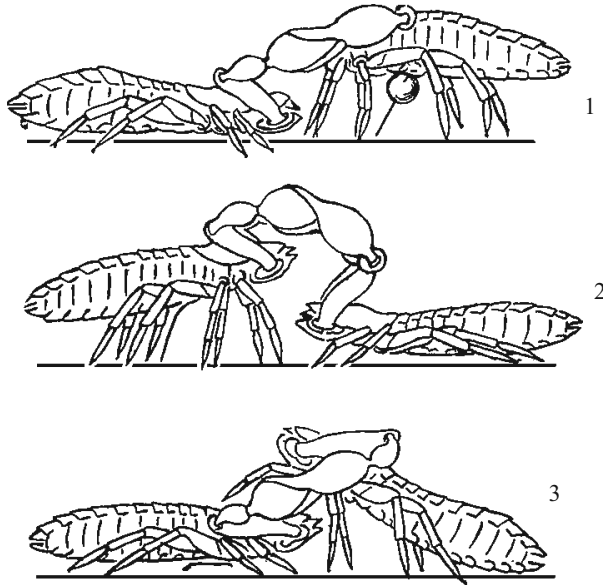


Рис. 5.9. Осеменение *Chernes cimicoides*: 1 — самец (справа) откладывает сперматофор; 2 — самец отходит назад и тащит самку на сперматофор; 3 — самка подбирает сперматофор (по: Weygoldt, 1966).

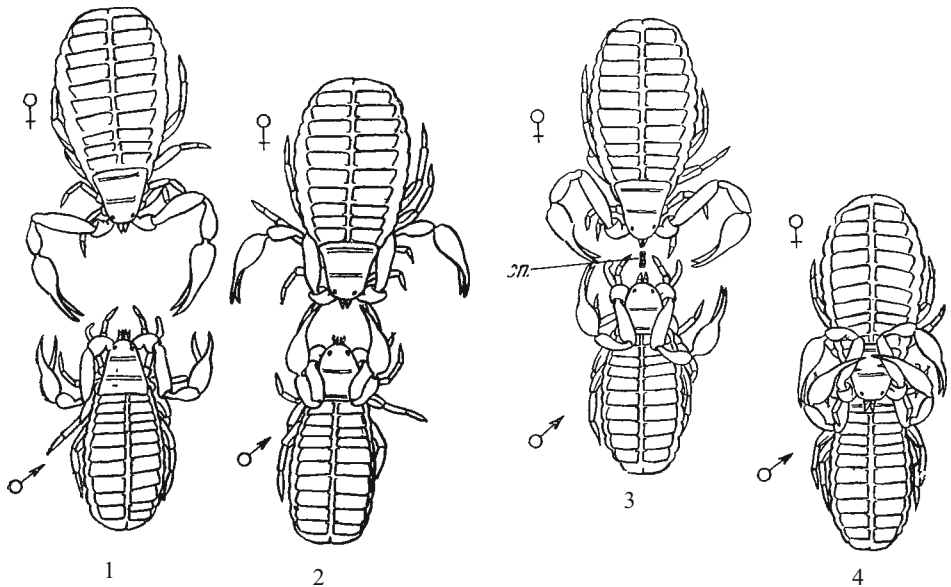


Рис. 5.10. Поведение *Dactylochelifer cancrroides* (1–4) при сперматофорном оплодотворении; сп. — сперматофор.

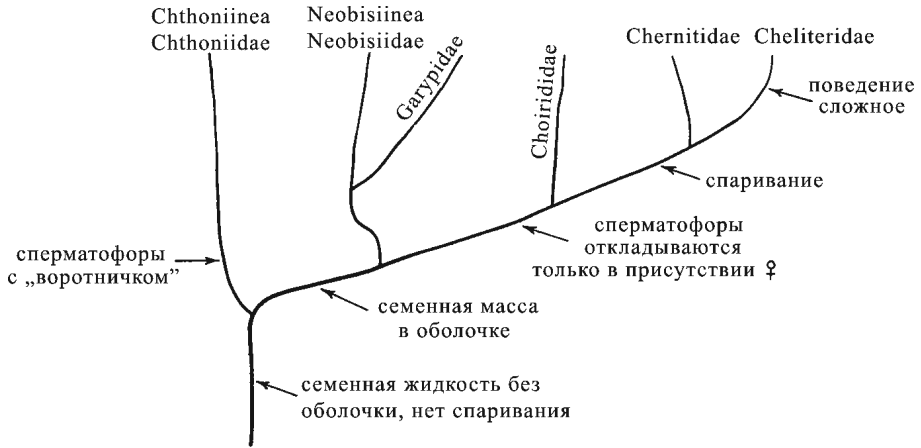


Рис. 5.11. Филогенетические отношения и способы осеменения Pseudoscorpiones.

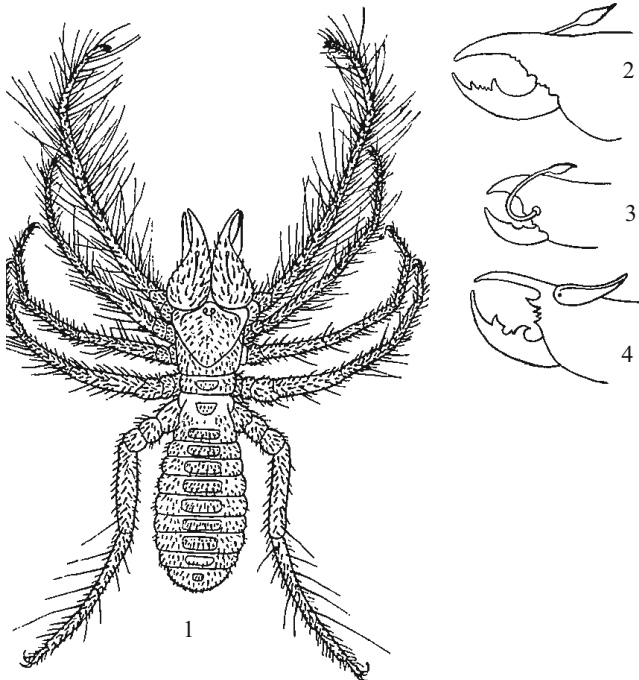


Рис. 5.12. Сольпуги. 1 — общий вид *Galeodes*; 2–4 — хелицеры самцов сольпуг: 2 — *Galeodes*; 3 — *Hexisopus*, 4 — *Daesia* (из Savory, 1964).

ния у ложноскорпионов (рис. 5.11). Более, примитивным группам ложноскорпионов 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* 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. 5.12), связанным с переносом сперматофора. Эти старые наблюдения (Heymons, 1902) долгое время никто не повторял, но недавно они были подтверждены на *Galeodes sulfuripes* на Ближнем Востоке (Amitai, Levy, Shulov, 1962) и на очень крупном виде *Galeodes granti* в Судане (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 самки⁵.

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. 5.13) показывает, что этот аппарат может служить только для переноса сперматофоров, но не жидкой спермы.

Внутреннее оплодотворение настоящих пауков (*Araneina*) легко понять, как дальнейшую

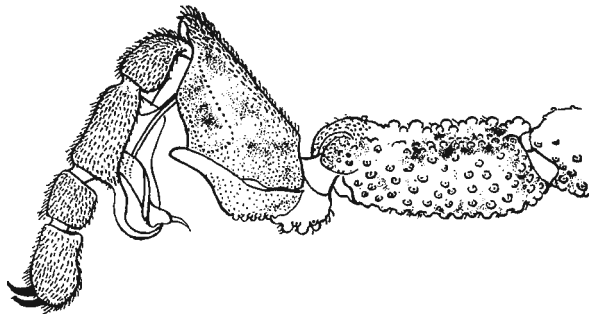


Рис. 5.13. Гоноподий самца *Ricinoides feae* Hans. (по: Grasse, 1949).

⁵ По наблюдениям Мумы (Мума, 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.

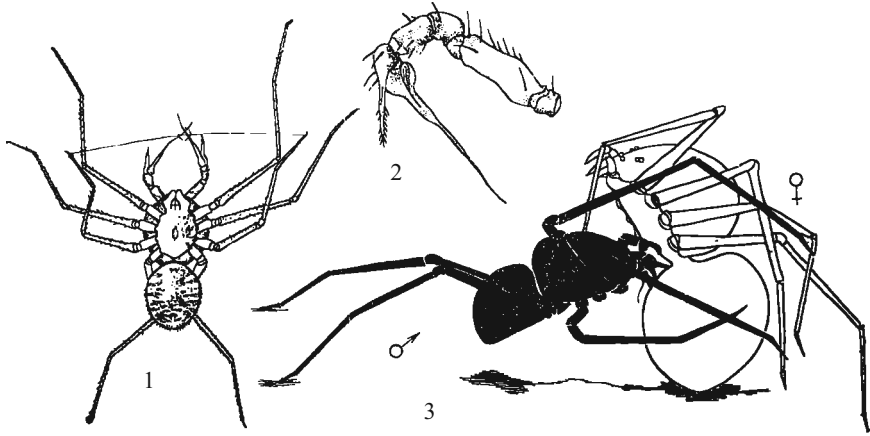


Рис. 5.14. Оплодотворение паука *Scytodes*: 1 — самец наполняет спермой резервуар; 2 — педипальпа самца с резервуаром для спермы; 3 — спаривание (по: Schaller, 1962).

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 ризинулей, 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 придаток, внутри которого находится спирально извивающийся резервуар для семенной жидкости (рис. 5.14, 2). Во время размножения самец обычно откладывает каплю семенной жидкости на паутину (рис. 5.14, 1), в которой живет, или на специально сплетаемый горизонтальный паутинный гамак. Придаток с резервуаром погружается в каплю спермы, отлагаемую на нижней стороне гамака, просачивающуюся через паутину или другим каким-либо способом (Иванов, 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. 5.14, 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 педипальпа непосредственно из полового отверстия (Gerhardt, 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, 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 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 происшедшее от наружно-внутреннего.*

Сходные выводы о происхождении способов оплодотворения у пауков независимо были сделаны у нас (Гиляров, 1958) и в Южной Африке (Alexander, Ever, 1957; Alexander, 1958).

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 «penis» щетинохвосток и предположившими его функционирование во время копуляции, тогда как оказалось, что у тизанур нет ни внутреннего оплодотворения, ни копуляции. Прямая копуляция у сенокосцев с ведением спермы в гонопор самки с помощью совокупительного органа наблюдалась у ряда видов *Nuncia* и *Aglidia* (Forster, 1954), *Platybunus* (Jilhavэ, 1956) и других, однако последний исследователь не считает возможным делать вывод о том, что у всех сенокосцев внутреннее осеменение, так как у многих видов penis несоразмерно короток. Поэтому нельзя окончательно считать, что у всех *Opiliones* внутреннее оплодотворение, хотя это и очень вероятно. Александер считает,

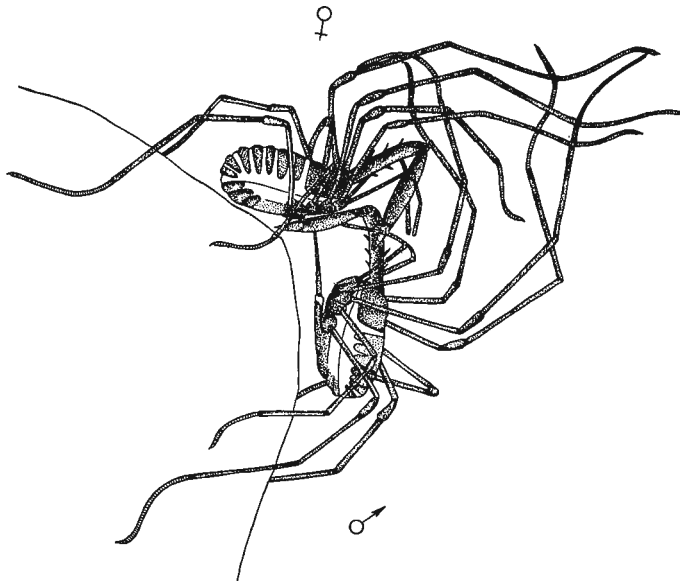


Рис. 5.15. Копуляция сенокосцев *Ischyropsalis strandi* (по: Juberthie, 1964).

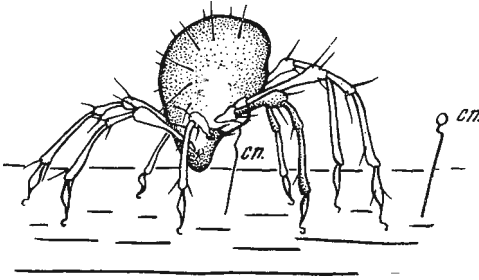


Рис. 5.16. Самец *Damaeus geniculatus* (Oribatei), откладывающий стебельчатые сперматофоры (cn.) (по: Pauly, 1956).

основываясь на анатомических данных, считает клещей естественным таксоном. Последняя 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 хелицеро-вых, 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. 5.16) 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. Откладывающая сперматофор, самец прикасается к субстрату генитальной пластинкой, а затем поднимает задний конец тела. При соприкосновении с суб-

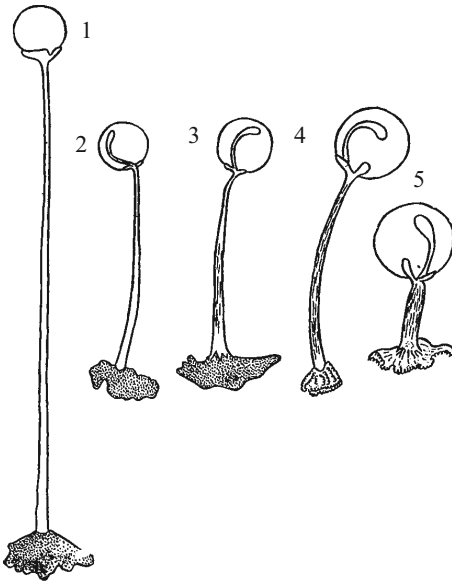


Рис. 5.17. Сперматофоры тромбикулоидных клещей: 1 — *Trombicula* sp.; 2 — *Acamatacarus yosanoi*; 3 — *Trombicula daliensis*; 4 — *Trombicula* sp.; 5 — *Euschongastria indica* (по: Wen-Tin-whan, 1960).

стратом 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, пробегая 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.

Сходно протекает оплодотворение и у тромбикулид (*Trombicula*, *Acomatacarus*, *Euschyngastria*, *Hannemania* и др.), имеющих сперматофоры такого же типа (рис. 5.17), 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 капелькам 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*, у которого самцы много мельче самок и ранее были описаны как *C. nova* (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 колленно-голленные сочленения задних ног, после чего, по-видимому, происходит активный перенос спермы к генитальному отверстию самки — в этом случае сперматофор на стебельке не образуется (рис. 5.18.).

У Trombidiiformes 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 (Hydrachnellae), сведения о размножении которых встречались еще в литературе прошлого века, но недавно были уточнены и дополнены (Bottger, 1962, 1965, 1966).

Euthyas truncata и *Hydrophantes ruber* способны к активности в слое влажных листьев, при подсыхании болотных луж. Самцы откладывают на субстрат при встрече с самкой стебельчатые сперматофоры, которые самка затем, вероятно, подбирает. У *Arrenurus globator* 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. 5.19).

У *Piona notata* самец хватается 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* (рис. 5.20) самец прикладывает брюшной стороной к брюшной стороне самки (гонопор к гонопору) и оплодотворение типично внутреннее. Последний пример позволяет понять происхождение внутреннего оплодотворения сенокосцев.

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.

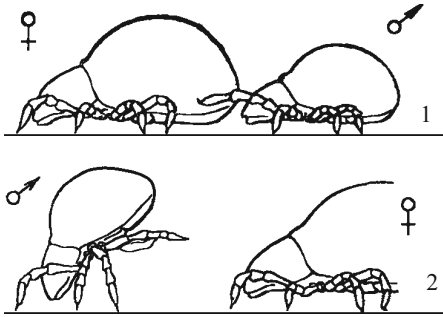


Рис. 5.18. Поведение *Collohmannia gigantea* при размножении (1–2) (по: Schuster, 1962).

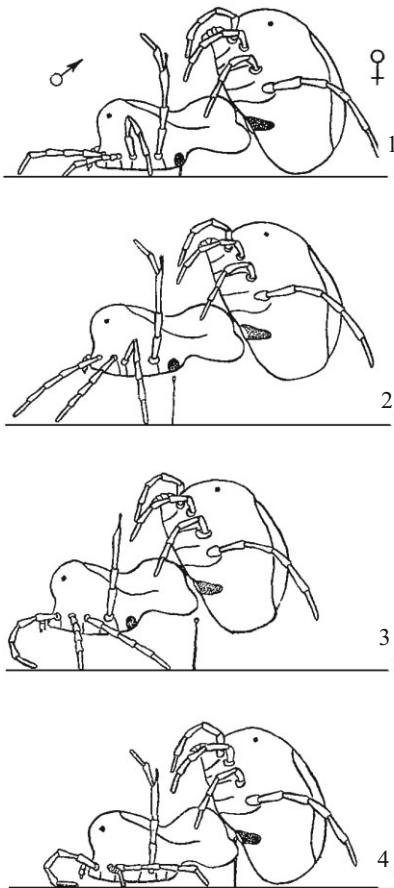


Рис. 5.19. Осеменение *Arrenurus globator*: (1–4) (по: Bottger, 1962).

Стебельчатые сперматофоры с голой каплей спермы, свойственные почвенным клещам (и некоторым ложно-скорпионам) при соприкосновении с водой быстро лопаются (Weygoldt, 1966). Поэтому вторичный переход к жизни в воде водных клещей при исходном сперматофорном наружно-внутреннем осеменении их тромбiculoидных предков требовал максимального сокращения пребывания семенной жидкости вне гонодуктов. Следовательно, в данном случае изменения типа оплодотворения были связаны с 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* носят находящегося в оцепенении личинки самки 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. Лопастей копулятивного аппарата служат для

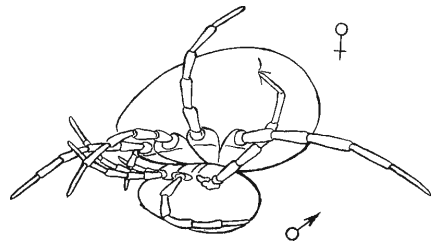


Рис. 5.20. Спаривание клещей *Eulais* (по: Bottger, 1962).

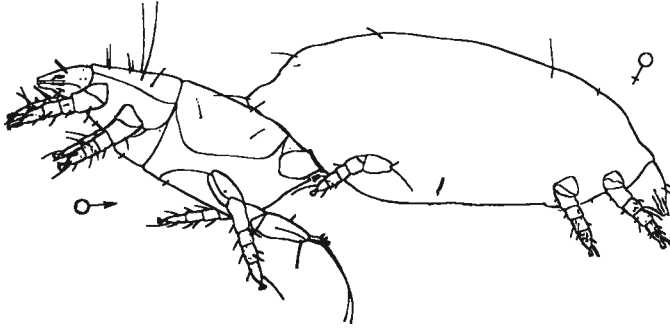


Рис. 5.21. Спаривание *Tarsonemus pallidus* (по: Karl, 1965).

удерживания покоящейся личинки (рис. 5.21). 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 гамазоидных 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 гамазоидных (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, вейгайайд, гемогамазид 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-Мьхсам, 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. У 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 наземных частях растений паутиных клещиков (Tetranychidae). 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 («MYRIAPODA»)

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, менее близкой к насекомым.

Интересный способ оплодотворения был описан недавно для амфимиктических популяций⁶, обитающих в почве, гнилой древесине и сходных влажных субстратах мелких кистевиков (*Polyxenus lagurus*) (Schomann, 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. 5.22) не защищенной оболочками семенной жидкости (диаметр капли — 65 м). 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, 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 поликсенусов 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 паутиновые 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*) при спаривании гонопоры спаривающихся особей, находящиеся у обоих полов на коксах II пары ходильных ног, удалены

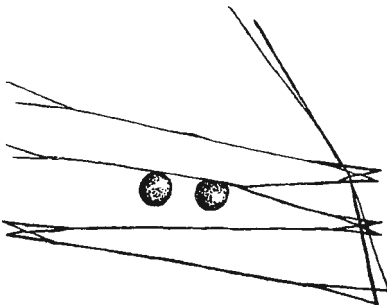


Рис. 5.22. Капли спермы на паутинке кистевика *Polyxenus lagurus*.

⁶ На севере ареала, например в Финляндии (как это часто бывает у наземных членистоногих), эти кистевики представлены только партеногенетическими самками.

друг от друга почти на 2 см. Телоподии самца служат только для раздвигания вульв самки; капли выделяемой из гонопор самца 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 — 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 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 утратившее физиологический смысл «рудиментарное действие», соответствующее передаче капле спермы у *Spaerotherium* (Sphaeriidae).

У способных к несколько более открытому образу жизни диплопод из группы Proterandria перенос спермы осуществляется с помощью специально преобразованных конечностей — гоноподий. У многоножек *Strongylosoma* и *Polydesmus* самец, приближая гоноподии седьмого сегмента (рис. 5.23) к отверстиям семенных протоков на третьем сегменте, заполняет семенной жидкостью полость между телоподитами гоноподиев. Затем с помощью гоноподиев самец вводит сперму в семеприемники вульв самки (Seifert, 1932).

У кивсяков (Juliformes) две пары гоноподиев на седьмом сегменте. У Nematophora 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 пределах этой группы выработалось у разных представителей сходно, но независимо — во всех случаях оно осуществляется конечностями, не связанными с половым отверстием. 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 высших диплоид.

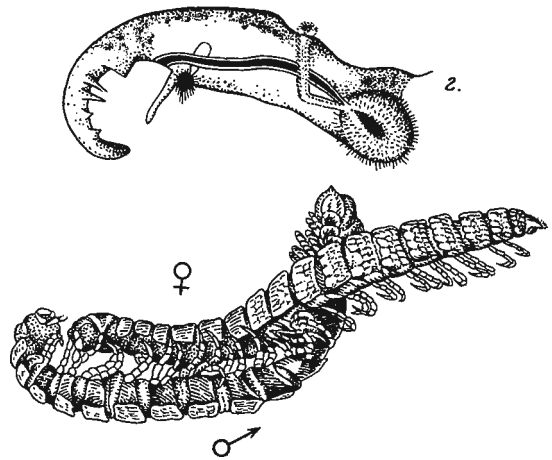


Рис. 5.23. Спаривание многосвязов *Polydesmus*: z. — гоноподия самца многосвяза.

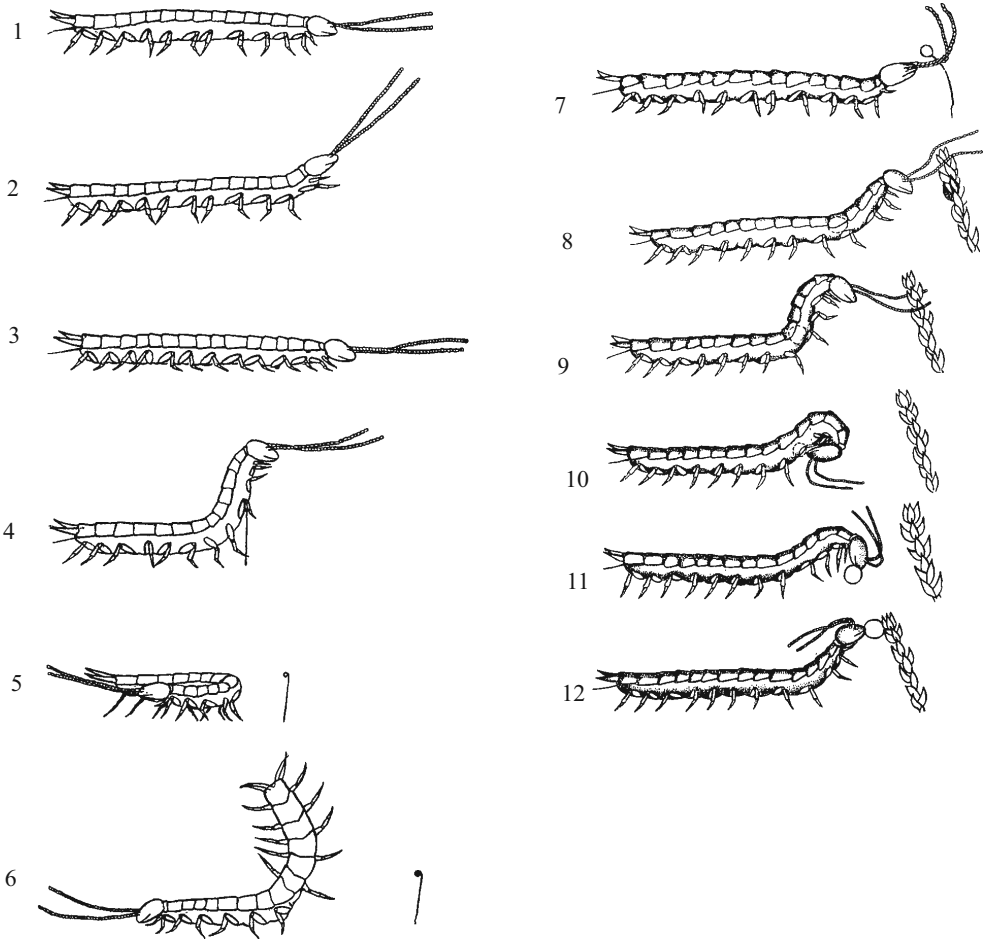


Рис. 5.24. Осеменение *Scutigereella*: 1–6 — самец откладывает сперматофор; 7 — самка схватывает сперматофор челюстями, в полости которых поступает сперма; 8, 9 — самка выбирает место для яйцекладки; 10 — самка берет яйцо из своего гонопора; 11, 12 — переносит его в челюстях на субстрат (в это время происходит оплодотворение яйцеклетки) (по: Juberthie-Jureau, 1963).

Для *Symphyla* способ осеменения стал известен лишь недавно (Juberthie-Jureau, 1963). Самцы *Scutigereella silvatica* и в отсутствие самок откладывают на субстрат сперматофоры, состоящие из ножки длиной 1.5 мм и сферической головки диаметром 0.2 мм (рис. 5.24), похожие на сперматофоры коллембол и орибатид и отличающиеся от сперматофоров губоногих многоножек.

Сперматофоры самцы откладывают и в отсутствие самок, как большинство почвенных орибатид и гамазид, 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 челюс-

тиями. 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. 5.24, 8–9), захватывает челюстями выходящее из гонопора яйцо (рис. 5.24, 10–11) и прикрепляет его к субстрату (рис. 5.24, 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; Palmen, Rantala, 1954), хотя копуляция никогда никем не наблюдалась. Однако в отношении геофилморф, 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 паутины, подобные паутине пауков (поперек ходов, которыми пользуется), и откладывает в центре каждой по сперматофору» (Griffits, 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*) размножение требует встречи самца и самки; после взаимного постукивания антеннами по задним концам тела спаривающихся

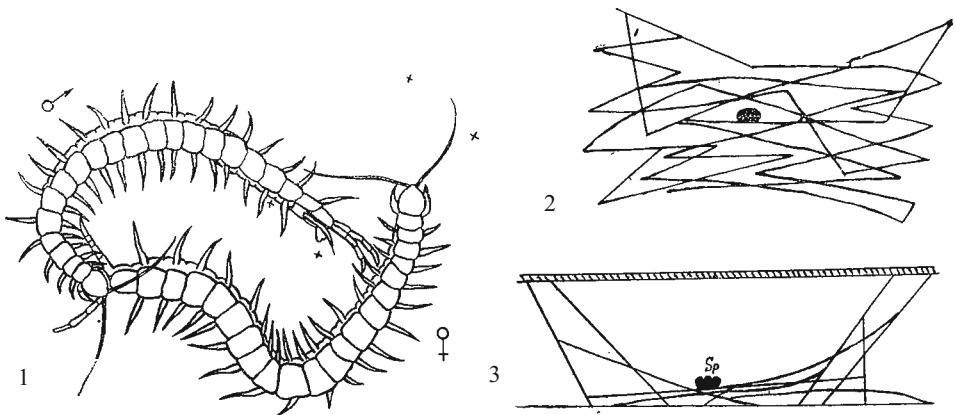


Рис. 5.25. Осеменение сколопендры (*Scolopendra*): 1 — самец при встрече с самкой плетет паутинку (между точками, отмеченными крестиком); 2 — сперма на паутинке (вид сверху); 3 — то же, вид сбоку (по: Klingel, 1957).

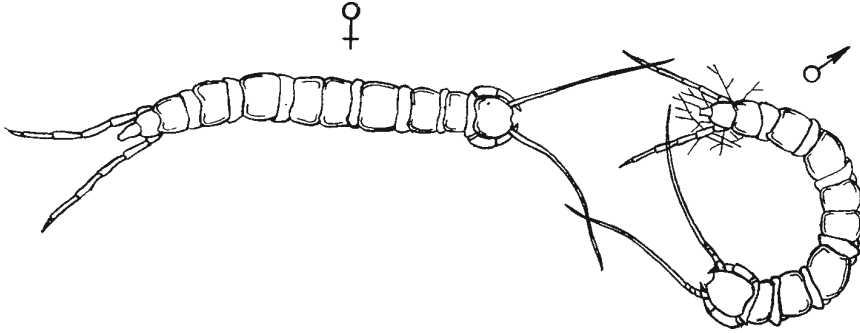


Рис. 5.26. Сперматофорное оплодотворение костянок *Lithobius*: самец отложил на выделенную паутинку сперматофор (ноги не нарисованы) (по: Klingel, 1959a).

особей (рис. 5.25., 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. 5.25, 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 изогнувшихся полукругом, образующих кольцо партнеров и сложное поведение, прослеженное Клингелем (Klingel, 1959a), обеспечивающее недолгое пребывание сперматофора во внешней среде (рис. 5.26).

У *Scutigeromorpha* (*Scutigera coleoptrata*), 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. 5.27), 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 связанные в основном с подстилкой костянки 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.

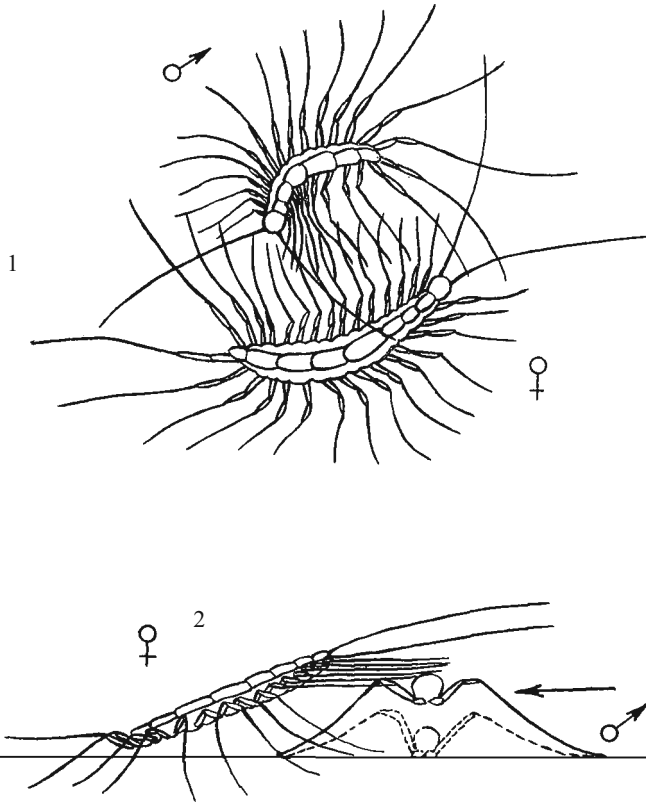


Рис. 5.27. Мухоловки-скутигеры (*Scutigera*) при размножении: 1 — вид сверху; 2 — вид сбоку.

А у наиболее освободившихся от связи с почвой скутигерид встреча полов происходит вне почвы, самец откладывает сперматофор не на паутинку, а 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.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ НАСЕКОМЫХ

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 членистоногих ногохвосток *Collembola-Arthropleona* имеет место типичное «наружно-внутреннее» (в развитом мною понимании) осеменение, происходящее без всякого спаривания⁷. 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)⁸ — поверхность субстрата (почвы или стенки полости почвы) может быть усеяна ими. Активное захватывание сперматофоров самками (рис. 5.28, 1) может происходить и в отсутствие самцов. Самцы же, хотя откладывают в присутствии самки несколько больше сперматофоров, регулярно откладывают их и без самок, т.е. у ногохвосток этой группы явно выраженное 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 (Mauger, 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 осянув самку, а затем толкают самку на отложенные сперматофоры, как показано на рис. 5.28, 2 (Schliwa, Schaller, 1963; Schliwa, 1965). Такое поведение не свойственно членистоногим ногохвосткам (что подтверждает вывод многих систематиков об обособленном положении рода *Podura* в системе коллембол), но напоминает поведение слитноногих ногохвосток.

У слитноногих ногохвосток (*Collembola-Symphyleona*) наблюдается спаривание; для сем. *Sminthuridae* характерен половой диморфизм: например, у самцов *Sminthurus*, развиты хватательные антенны, которыми, как это давно известно, самец хватается за антенны стоящую напротив самку (рис. 5.28, 3). Однако до последнего времени самый процесс оплодотворения *Sminthuridae* был неизвестен, и лишь недавно выяснилось, что и у них сперматофорное оплодотворение. Сперматофоры у сминтурид, например у *Sminthurus fuscus*, несут не голую каплю спермы, как у *Arthropleona*, а защищенную оболочкой, что понятно в связи с более открытым образом жизни. Хотя самцы сминтурид откладывают на субстрат сперматофоры в отсутствие самок, их половая продукция при наличии самок резко возрастает; обычно наблюдается ощупывание самки самцом

⁷ 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.

⁸ Сходная откладка сперматофоров описана для *Tomocerus vulgaris* (Schaller, 1953), для *Orchesella cincta* (Poggendorf, 1956) и других видов.

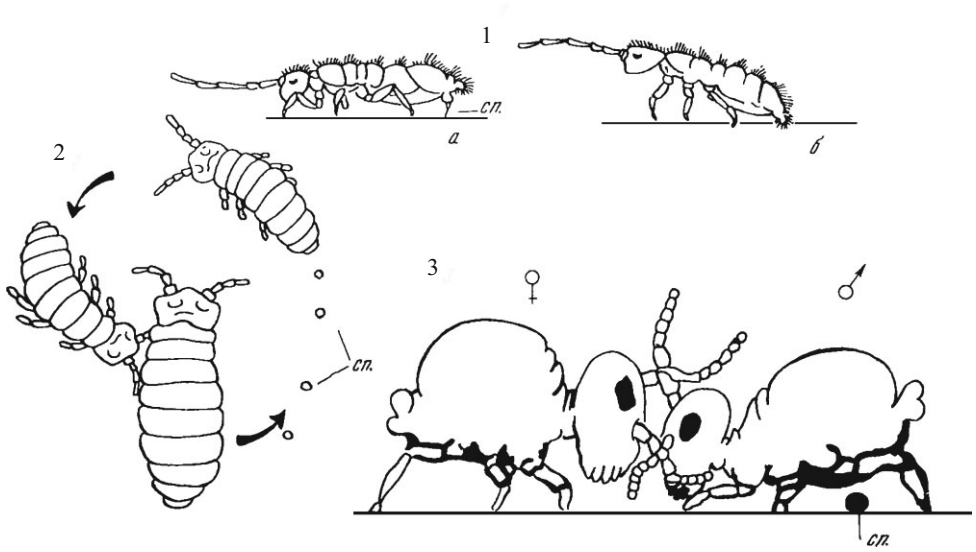


Рис. 5.28. Осеменение коллембол. 1 — *Orchesella* sp.: а — самец откладывает сперматофор, б — самка подбирает сперматофор (по Гилярову, 1958); 2 — поведение *Podura aquatica* при откладке сперматофоров (сп.) (по: Schliwa, 1965); 3 — самец ногохвостки *Sminthurides aquaticus*, схватив антеннами самку, откладывает сперматофор (по: Schaller, 1962).

перед откладкой стебельчатого сперматофора в период размножения (*Dicyrtomina*, *Sminthurus*, *Allacta* и др.). У некоторых видов (*Sminthurides 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. 5.28, 3).

Таким образом, в пределах систематически хорошо очерчиваемой группы Collembola ясно прослеживается переход от неизбежного наружно-внутреннего оплодотворения с рассеиванием сперматофоров по субстрату в отсутствие самок (у теснее связанных с почвой форм) к наружно-внутреннему избирательному оплодотворению при спаривании (у выходящих из почвы форм). Беспорядочное рассеивание сперматофоров, характерное для большинства ногохвосток, возможно только в среде, воздух в которой насыщен водяными парами (почва, гнилая древесина и другие сходные по физическим условиям субстраты).

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ ВИЛОХВОСТОК (DIPLURA)

Для вилохвосток, в частности для *Campodea remyi*, также зарегистрировано не прямое перенесение спермы. По наблюдениям Шаллера (Schaller, 1954), самцы откладывают капли семенной жидкости сферической формы на стебельках, похожие на сперматофоры оригатоидных клещей (рис. 5.17) и ногохвосток, но одетые в кожистую оболочку, 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 встречи с самкой. Прижимая брюшко к субстрату, самец выпускает клейкую каплю, а затем, поднимая брюшко, вытягивает стебелек сперматофора,

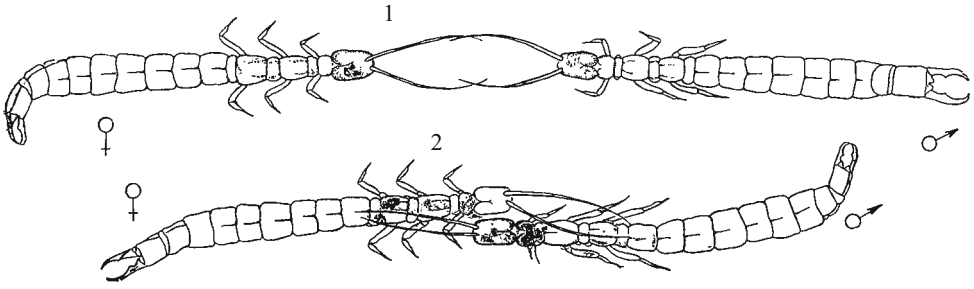


Рис. 5.29. Поведение вилохвосток *Dipljapyx humberi* в период размножения (по: Pages, 1967).

увенчиваемый капелькой семенной жидкости (сходно с самцами таких ногохвосток, как *Orchesella*).

Самцы охотно поедают встреченные сперматофоры, откладывая вместо них новые (как у орибатойдных клещей, поликсенид и ногохвосток). Самки в присутствии самцов или при наличии отложенных сперматофоров становятся очень подвижными, что и обеспечивает их встречу со сперматофором. Как и у низших ногохвосток, перенос спермы у вилохвостки осуществляется без контакта самца и самки (неизбирательное оплодотворение), но в период размножения наблюдаются скопления вилохвосток на небольшом пространстве, что повышает вероятность отыскания самками сперматофоров.

У япиксов, тоже типичных обитателей почвы, встречающихся в более теплых и сухих местностях, в период размножения происходит попарное сближение особей; их поведение в это время напоминает первые этапы поведения спаривающихся сколопендр, литобиев и других членистоногих с наружно-внутренним оплодотворением, откладывающих сперматофоры на субстрат в присутствии самки (рис. 5.29).

На основе наблюдений над *Dipljapyx humberi* Паже (Pages, 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 паутиных нитей. Типичное наружно-внутреннее оплодотворение характерно, 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 которых исследовано (о *Protuga* в этом отношении данных нет), характеризуются тем, что у них наружно-внутреннее оплодотворение, протекающее либо без непосредственной встречи обоих полов, либо при встрече, но, как правило, без особо тесного контакта. Положение энтогнатных насекомых в системе настолько обособлено, что многие авторы 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 у 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*, 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. 5.30, 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* оплодотворение происходит 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)⁹ наблюдал, что самец махилиса толкает самку на нить так, чтобы она сама сняла половыми придатками каплю с нити (рис. 5.30, 2).

Несколько иначе идет оплодотворение у чешуйниц (Lepismatoidea), исследованное Штурмом (Sturm, 1956). При спаривании чешуйниц *Lepisma saccharina* самец во время игры откладывает на стенку хода, в котором происходит спаривание, сперматофор, имеющий обратногогрушевидную форму, а кроме того, выделяет нити, идущие по дну и от стенки ко дну хода (рис. 5.31). 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.

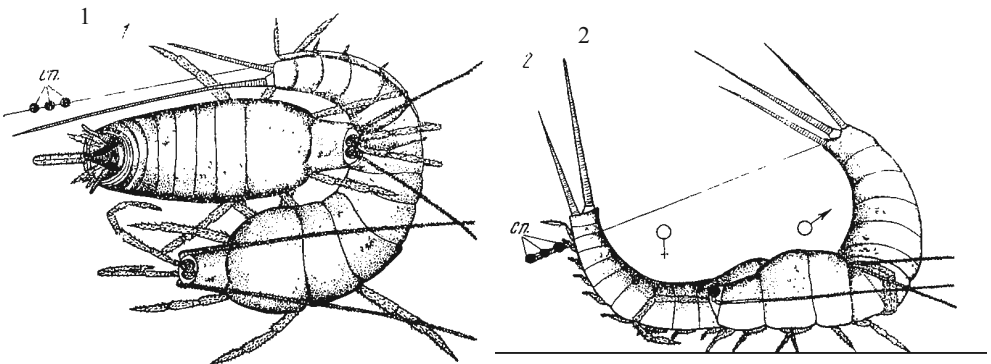


Рис. 5.30. Спаривание *Machilis*: 1 — при встрече с самкой самец прядет нить и откладывает на нее капли спермы; 2 — самка снимает половыми придатками капли спермы (cn) с нити.

⁹ Эти данные приводятся по изложению Шаллера (Schaller, 1962).

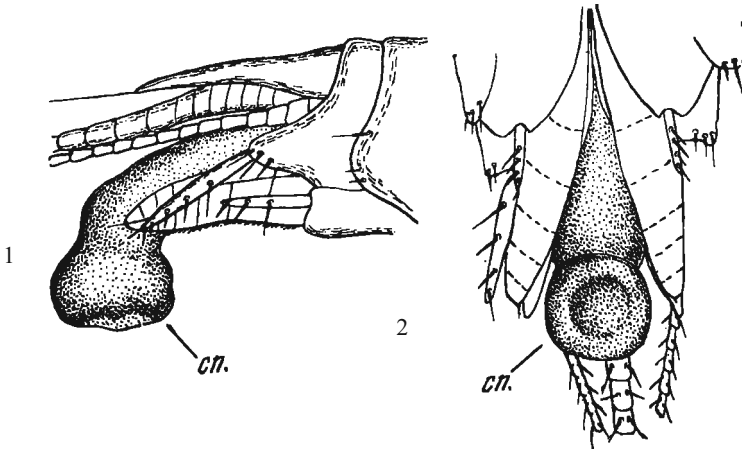


Рис. 5.31. Сперматофорное оплодотворение у чешуйницы (вид сверху): 1 — встреча полов; 2 — самец откладывает сперматофор (сп.) и протягивает паутинную нить (по: Sturm, 1956).

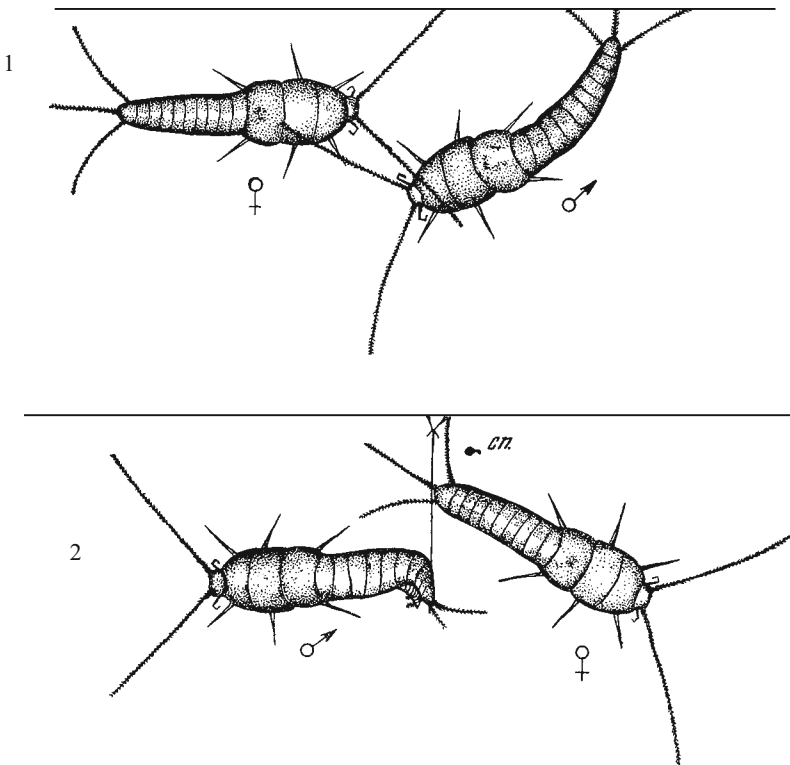


Рис. 5.32. Задний конец брюшка самки *Grassiella carioca* с захваченным ею сперматофором (сп.): 1 — вид сбоку; 2 — вид снизу (по: Wygodzinski, 1958).

Откладка самцами сперматофоров и захватывание их самками отмечались и у *Thermobia domestica* (Spencer, 1938; Sweetman, 1938). Выгодзинский (Wygodzinski, 1958) изучил сперматофоры у некоторых Nicoletidae, найдя, что у *Grassiella carioca* сперматофор крупнее, чем у *Lepisma* (1.2 мм), и имеет вид трубки с кожистыми стенками (рис. 5.32). 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 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 АРТЕРЫГОТА

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 сперматофора, 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 сперматофоров. 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 сперматофорного 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 сперматофоров ((Trombiculidae, Oribatidae, Collembola-Arthroploea).

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, обеспечиваю-

щим быстрейшее попадание отложенной спермы в половые протоки самки (скорпионы, ложноскорпионы, жугоногие, подуры и др.).

С переходом от жизни в почве и других влажных субстратах к жизни в воздушной среде наружно-внутреннее оплодотворение, особенно неизбирательное, 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-тарзономиды 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 высохли. 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 наблюдений над оплодотворением Apterygota к выводу, что «биология размножения указывает на явно уклоняющееся положение Apterygota в системе насекомых» (Schaller, 1952). К стати, 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 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 НЕМИМЕТАБОЛА

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). Сравни-

тельно недавно (Zabinski, 1933) было открыто, что у таракановых (*Periplaneta*, *Blatta*) имеются сперматофоры. У *Blatta* они грушевидные¹⁰, величиной с булавочную головку, но попадая между створками яйцеклада самки, они деформируются. Самец при спаривании подлезает под самку (у *Blattella germanica*), 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 сперматемой (Valcurone, 1957).

У близких к таракановым богомолы (Mantodea) при длительно продолжающейся копуляции самец откладывает у основания яйцеклада самки капсулеподобный 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 «флакон» (по терминологии Болдырева) — яйцевидный пузырек (рис. 5.33, 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.

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. 5.33). При поедании сперматофилакса сперма выдавливается из сперматофора в половые пути самки.

Интересно, что у Stenopelmatidae — 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 кузнечиковым. 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. 5.33, 3, 5).

У саранчовых Acridoidea наличие сперматофоров стало известно лишь в 20-х годах. Герхард (Gerhard, 1913) отмечал, что для Acrididae как и для Phasmodae и Blattidae, сперматофоры неизвестны, В.Ф. Болдырев (1915) считал, что нет основания отрицать

¹⁰ Обычная форма сперматофоров у чешуйниц!

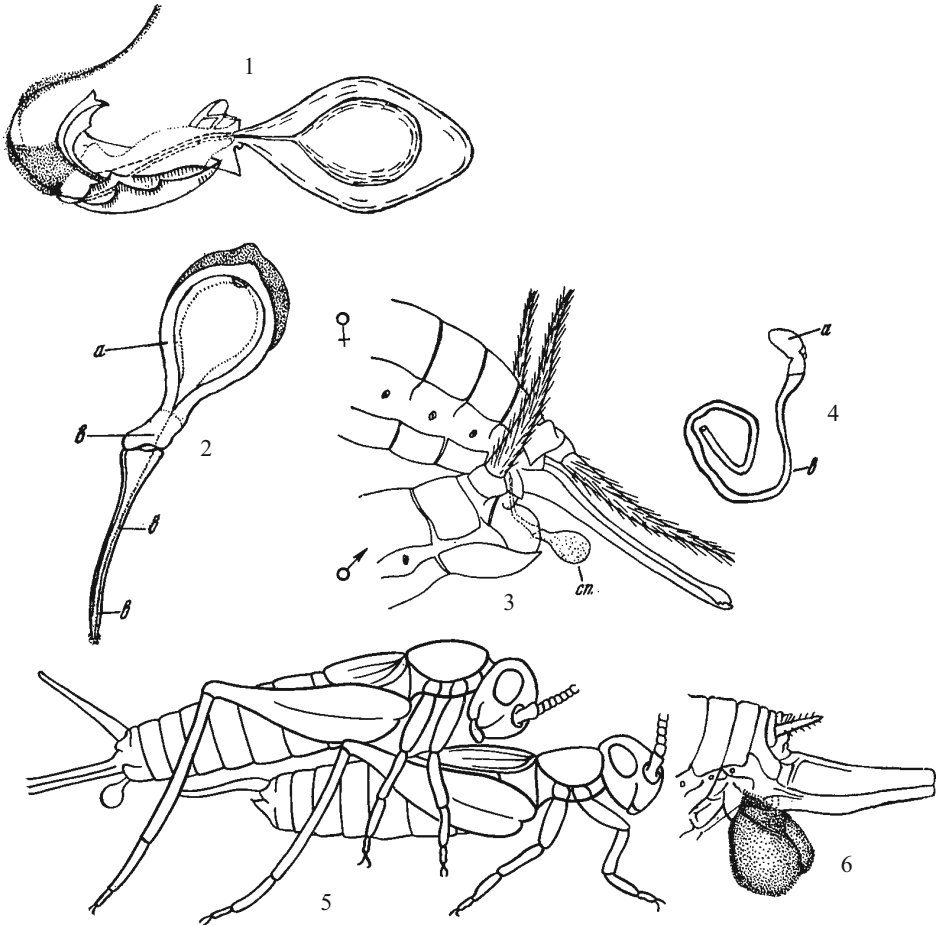


Рис. 5.33. Сперматофоры прямокрылых: 1 — сверчка *Gryllus campestris*; 2 — *Oecanthus*; 3 — положение задних концов брюшка самки и самца кузнечиков *Oecanthus* при спаривании (ср. — сперматофор, выведенный самцом); 4 — сперматофор азиатской саранчи; 5 — спаривание *Nemobius*; 6 — сперматофор *Isophya*.

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. 5.33, 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 трубчатым отделом и быстро опорожняются под давлением мышц копулятивного аппарата. У Acridinae и Oedipodinae при длительном спаривании в семеприемник вводится только трубчатая часть колбовидного сперматофо-

ра; 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 указывали 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 гонодукты 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 простым аппаратом, мало отличающимся от нимфального состояния (Schmitt, 1963).

Оплодотворение у эмбий (*Embioidea*) было поверхностно описано для *Embia rambouri* Фридериксом (Friederichs, 1934), подозревавшим наличие у них сперматофора. Специальное исследование, проведенное Стефани (Stefani, 1953), показало, что у них во время копуляции (брюшко самки сверху брюшка самца — рис. 5.34) 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 или, 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).

У термитов внутреннее оплодотворение без сперматофоров. Правда, у некоторых высших термитов (*Reticulitermes lucifugus*) Юччи описал сперматофоры, но такой знаток

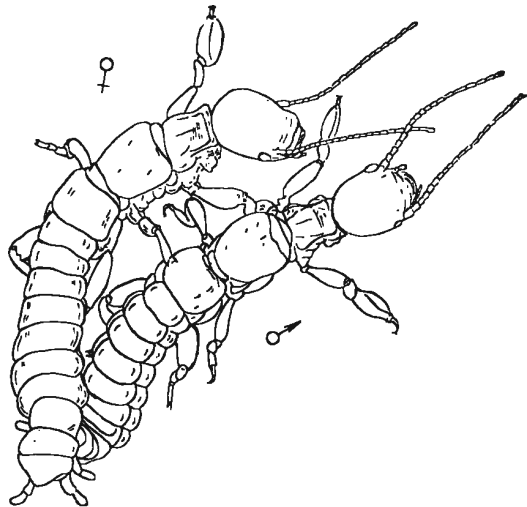


Рис. 5.34. Спаривание эмбий (по Stefani, 1953).

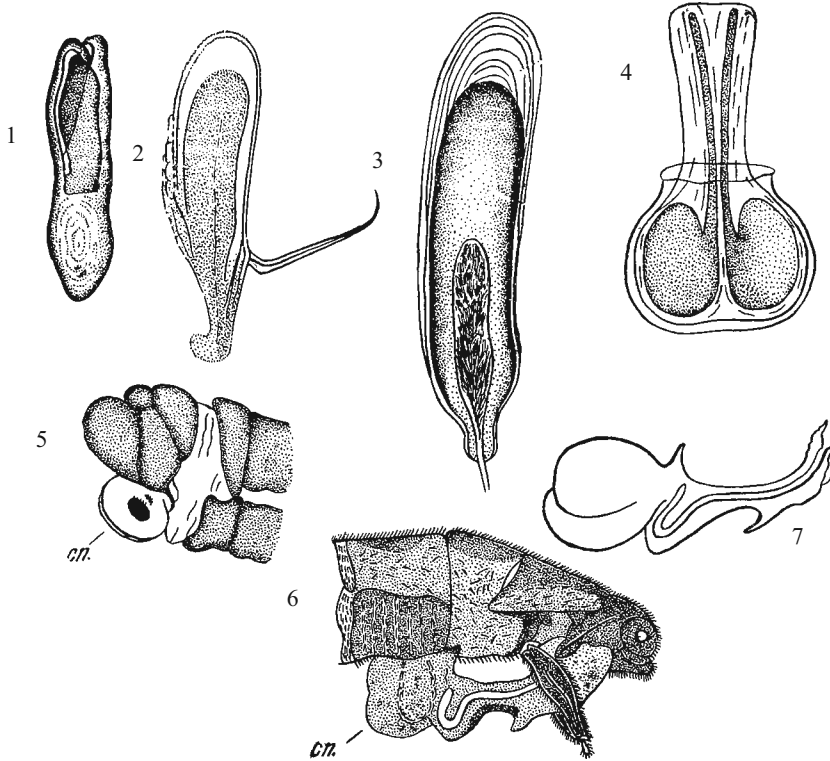


Рис. 5.35. Сперматофоры: 1 — клопа *Rhodnius* (по: Khalifa, 1950); 2 — трипса (по: Liskiewicz, 1960); 3 — ручейника *Anabolia* (по: Khalifa, 1949); 4 — вислокрылки *Sialis*; 5 — брюшко самки *Sialis* со сперматофором (сн.); 6 — то же, *Osmylus*; 7 — сперматофор *Osmylus* (по Гилярову, 1957).

этой группы, как Грассе, анализируя его данные, отрицает за указанными образованиями значение сперматофоров; во всяком случае и сам Юччи рассматривает их как вторичное образование (Jussia, 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 (Холодковский, 1927), у клопа *Rhodnius prolixus* (рис. 5.35, 1) (Khalifa, 1950).

У трипсов (Thysanoptera) сперматофоры были недавно обнаружены Лискевичем (Liskiewicz, 1960) у *Chirothrips* (рис. 5.35, 2).

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ ДРЕВНЕКРЫЛЫХ — ПОДЕНОК И СТРЕКОЗ (ЕРНЕМЕРОПТЕРА И ODONATA)

Оплодотворение у поденок в деталях плохо известно. Спаривание происходит в воздухе, оплодотворение внутреннее, причем выводные протоки самок и совокупитель-

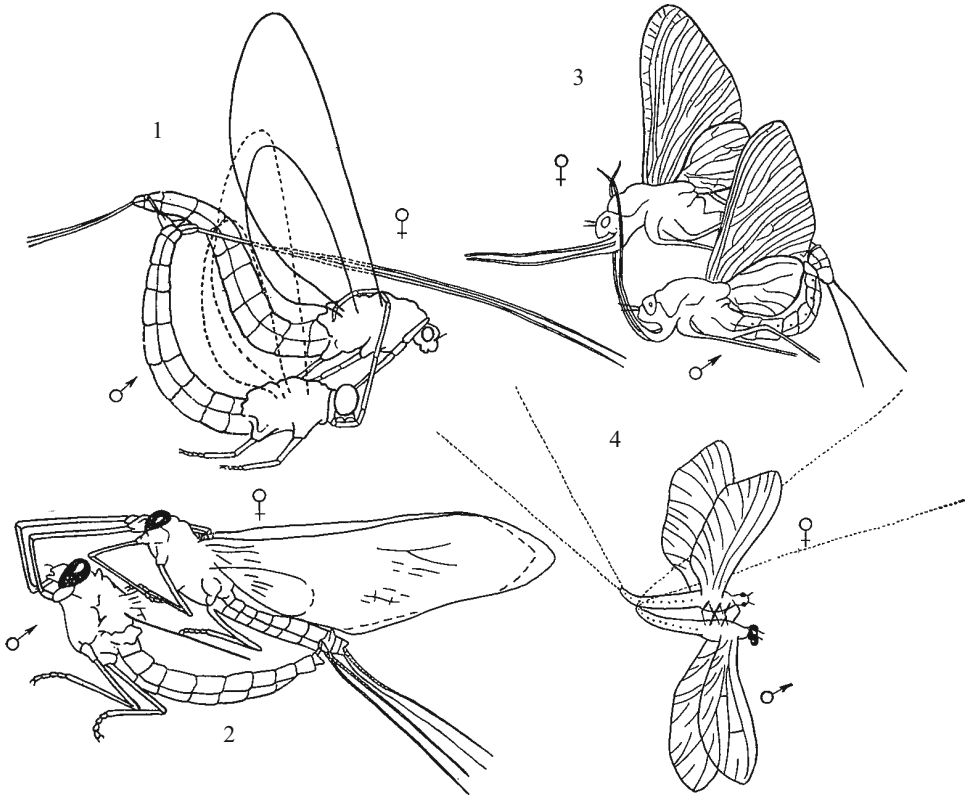


Рис. 5.36. Спаривание поденок: 1 — *Parameletus chelifer*; 2 — *Rhitrogena minus*; 3 — *Stenonema vicariuin*; 4 — *Cloeon dipterum* (по Brinck, 1957).

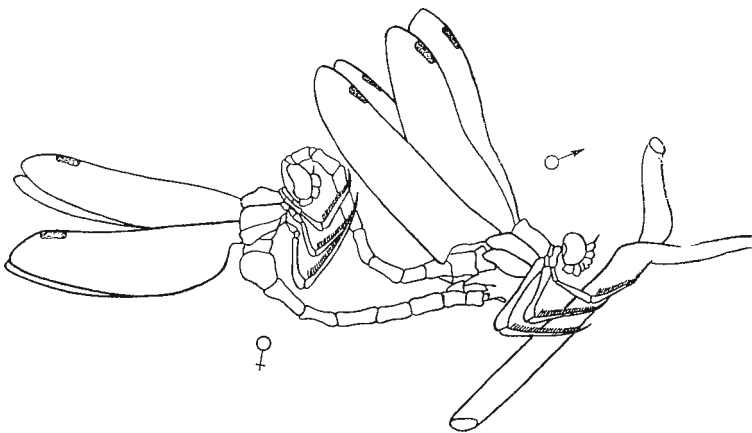


Рис. 5.37. Спаривание стрекоз *Aeschna cyanea* (Brinck, 1957).

ные 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. 5.36) 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 Реомюром. Спаривание происходит на лету. Перед оплодотворением самец вводит 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. 5.37).

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.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ НАСЕКОМЫХ С ПОЛНЫМ ПРЕВРАЩЕНИЕМ (HOLOMETABOLA)

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* (Du Bois, 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. 5.35, 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. 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 пиваков).

У верблюдок *Raphidia ophiopsis* (Raphidioptera) оплодотворение также сперматофорное. Сперва партнеры стоят друг против друга, похлопывая друг друга усиками.

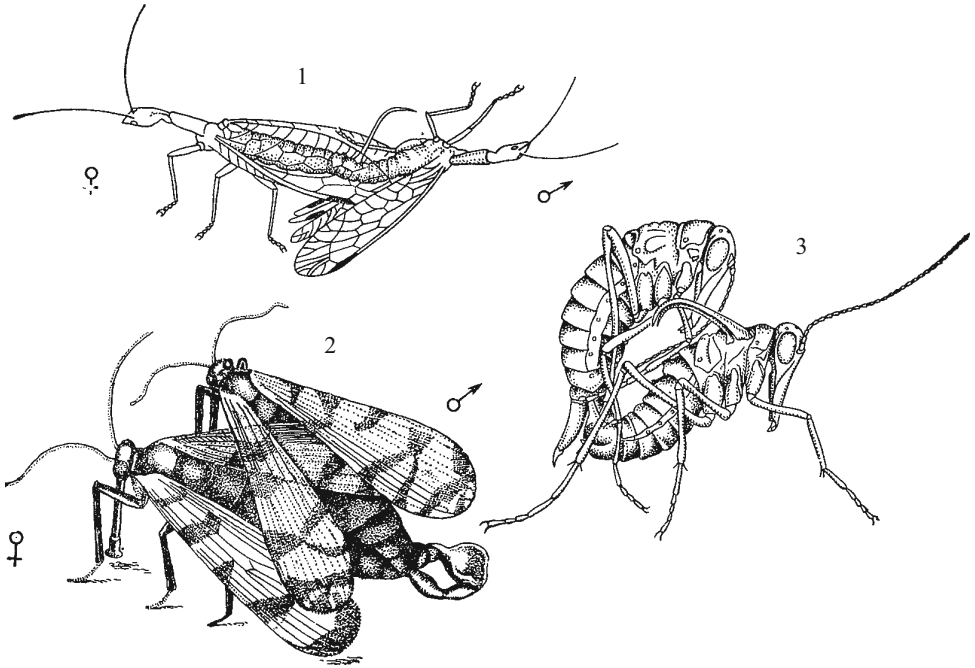


Рис. 5.38. Спаривание: 1 — верблюдонок *Raphidia* (по: Kastner, 1934); 2 — скорпионовых мух *Panorpa* (по Шиперовичу, 1925); 3 — *Boreus* (самец внизу).

Затем самка поворачивается на 180° и уходит, подняв яйцеклад; самец догоняет самку, обхватывает снизу ее генитальный сегмент и принимает положение, как на рис. 5.38, 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 верблюдонок, 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 вислокрылыми¹¹. У *Osmyridae* самцы мало подвижны, самки привлекаются пахучими железами самца, спокойно сидящего на каком-либо субстрате. Подлетая, самка ощупывает антеннами и пальцами пахучие железы самца. В это время самец схватывает ее, загибает сверху 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* в сперматофоре есть сперматофилакс, специально предназначенный для поедания самкой отдел, как описанный Болдыревым для кузнечиков. Настоящего совокупления у *Osmyridae* нет, спаривающиеся особи только касаются друг друга половыми отверстиями.

¹¹ Уизикам (Withicombe, 1924) считает, что у Coniopterygidae нет сперматофоров. Неизвестно, имеются ли сперматофоры у Ithonidae. Тильярд (Tillyard, 1922), описывая спаривание *Ithone fusca*, не указывает на наличие у них сперматофоров, но описанный им процесс спаривания не исключает этой возможности.

У *Sisyridae* при спаривании самец откладывает на брюшко самки возле ее полового отверстия сперматофор меньших размеров, чем у *Osmylus chrysops*. Остаток сперматофора самка *Sisyra* тоже съедает (Павловский, Лепнева, 1948).

У *Mantispidae* (*Mantispa perla*), осеменение тоже сперматофорное (Болдырев, 1915). 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 *Holometabola* 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 плавуна *Dytiscus marginalis* (Blunck, 1912), хрущей *Phyllopertha horticola*, *Amphimallon solstitialis*, *Anomala aenea* (Rittershaus, 1927), у *Melolontha* (Landa, 1961).

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*). 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 (*Mecoptera*). 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. 5.38, 2). В отряде ручейников (*Trichoptera*), как недавно показал Халифа (Khalifa, 1949), у представителей одних семейств они имеются (например, из *Sericostomatidae* — у *Sito nigricornis*, *Sericostoma personatum*; из *Molannidae* — у *Molanna angustata*; из *Limnophilidae* — у *Limnophilus politus*, *Anabolia nervosa* (рис. 5.35, 3), а у других отсутствуют, и сперма свободно вводится в половые протоки самки из ductus ejaculatorius самца (например, из *Polycentropidae* — у *Polycentropus flavomaculatus*, *Cyrnus trimaculatus*; из *Leptoceridae* — у *Mytacides nigra*, *M. azurea*, из *Psychomyidae* — у *Tinodes waeneri*), 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-Arthropleona*, 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 сокращение 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. 5.37).

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 моего тезиса (Гиляров, 1958), Александер (Ale-

Таблица 5.1. Положение спаривающихся особей в 4 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	+	+	+

xander, 1964) строит схему эволюции способов спаривания в разных ветвях ортоптероидов. Он отмечает, что в разных группах прямокрылых положение самки над самцом, является примитивным, и дает следующую схему (табл. 5.1.).

Сходные закономерности можно найти и для нейроптероидов (у вислокрылок и верблюдок отношения, соответственно, как у сверчков и медведок).

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 среде¹². Поэтому эволюция осеменения была тесно связана с эволюцией поведения, с эволюцией нервной системы.

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 (Megaloptera). Исключительное сходство в строении 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 самки¹³.

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-м вентритами (в так называемый орган Рибаса). 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 первичнотрахеальных, 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 кото-

¹² 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.

¹³ У некоторых бабочек добавочные железы самцов выделяют застывающую слизь, залепляющую половое отверстие самки снаружи. Получается похожее на наружный сперматофор образование, так называемая сфратма (у папилионид и у нимфалид).

рым 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 *Arterygota* 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 первичнотрахеальных как одного из наиболее примитивных типов наземных беспозвоночных. 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 более влаголюбивы, чем это обычно предполагается (Cuenot, 1949), фотофобны, очень чувствительны к высыханию (Manton, 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* (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 малочетинковых кольцецов, 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 первичнотрахеальных, 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, Лепнева, 1948). У креветок также наружное оплодотворение.

По видимому, не только развитием водных личинок, но и характером осеменения объясняется обязательная связь с водой таких прекрасо приспособленных к жизни на суше в постметаморфический период Decapoda-Anomura, 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 ракообразных, 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 хелицероных (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 (Araneina, 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, паутинные 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 аптеригот характерно типичное наружно-внутреннее осеменение, часто неизбирательное; лишь у выходящих на поверхность почвы Machiloidea 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 групп насекомых, связанных с сырыми местообитаниями (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 сперматофоры 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 развивается 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. 5.2. 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 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 — орибатида 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 «penis» первично играет роль органа откладки капель спермы на паутиновую нить (у Polyxenidae, Scolopendridae и Machilidae) или органа, облегчающего передачу спермы (сперматофоров) гоноподиям (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 Julioidea, 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 хелицеровых (Scorpiones, Pedipalpi, Pseudoscorpiones), многоножек (*Scutigera*) и низших насекомых (*Sminthurides*, Lepismatidae).

Таблица 5.2. 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 Pseudo- scorpiones	Trombicu- lidae Oribatidae	Symphyla Chilopoda Pselapho- gnatha	Collembola Campode- idae Lepismati- dae Nicoletiidae	-	-
Непрямое внутреннее (с переносом спермы или сперматофора самцом с помощью придатков, не связанных с половыми протоками)	Solifuga Araneina Ricinulei	Mesostig- mata Ixodidae	высшие Diplopoda	Machilidae	(Odonata)	
Прямое внутреннее с наружными сперматофорами	-	-	-	-	Blattoidea Orthoptera- Ensifera (Embiae)	Megaloptera Neuroptera- Planipennia
Прямое внутреннее с внутренними сперматофорами					Acridoidea Copeogna- tha Rhynchota (часть) Thysano- ptera	Lepidoptera Trichoptera (часть) Coleoptera (часть) Hymenoptera (часть) Diptera (Culcoidea)
Прямое внутреннее без сперматофоров					Rhynchota (большин- ство) Ephemero- ptera	Trichoptera (часть) Mecoptera, Coleoptera (большинство) Hymenoptera Diptera (большинство)

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, Locustoidea, 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. направляет эволюцию характер отношения организма со средой.

Выделяя у членистоногих наружное, наружно-внутреннее и внутреннее осеменение, 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-внутреннее¹⁴.

¹⁴ 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.

ГЛАВА VI

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ЯИЦ И ЯЙЦЕКЛАДОК К ЗАЩИТЕ ОТ ВЫСЫХАНИЯ

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

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 акаридоидные (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 различной 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 щитоносок (Cassidini) из жуков-листогрызов, 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 требовательных к высокой влажности окружающего воздуха, встречаются «свободные» куколки, которые находятся в субстратах с влажностью воздуха порядка 100%, обычно в уплотненных колыбельках, и покрытые куколки, которые встречаются либо в таких же условиях, либо же в плотных сплетенных коконах. Сравнительно редко стадия куколки протекает вне укрытий: у чешуекрылых Rhopalocera, 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, обеспечиваемые 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-жужелицы (Carabidae), 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 щелкунов (Elateridae) 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* порядка 31 атмосферы — яйца могут отнимать воду из почвы при минимальных показателях почвенной влажности (Doane, 1968). У пилильчиков (*Pontania*) также отмечено набухание яиц за счет всасывания воды (Иванова-Казас, 1961).

Это в большей или меньшей мере справедливо для всех крылатых насекомых, 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 троголиды (*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 Amblyropygi 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. 5.24, 12) в почвенных полосках, 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 изо рта жидкостью и носит с собой.

У геофилид (*Geophilomorpha*) яйца очень чувствительны к дефициту влаги и уже при 99% относительной влажности воздуха сморщиваются и погибают; самка обвивается вокруг комочка отложенных яиц, увлажняя их своими выделениями, содержащими и бактерицидные вещества. У литобид 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 и у *Scutigeridae*. 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 полусах которой находятся остатки первой, наружной оболочки. Внутренняя оболочка яйца после этого становится менее проницаемой, и дальнейшее развитие возможно даже при 98% относительной влажности воздуха. Насасывание воды яйцом коллембол связано, как и у многих многоножек, с функционированием так называемого дорсального органа эмбриона (Tiegs, 1942), деятельность которого спо-

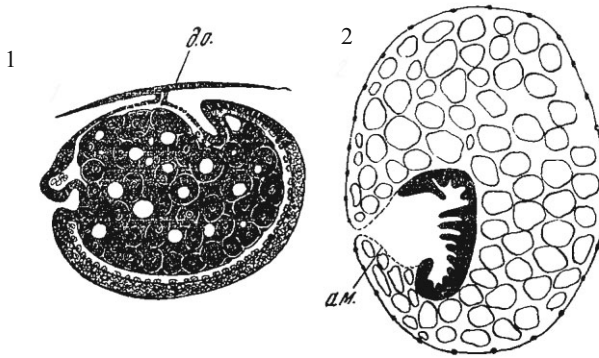


Рис. 6.1. Зародыши членистоногих. 1 — мокрицы *Oniscus*; 2 — чешуйницы *Lepisma*; д.о. — дорсальный орган; ам. — амнион (по Давыдову, 1914).

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 — у мокриц (рис. 6.1), у которых яйца, хотя всегда находятся на вентральной стороне материнского организма, так как 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* камподеиды (*Campodea*) 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 (Pages, 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 (*Campodea*), 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 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. 6.1, 2; рис. 6.2).

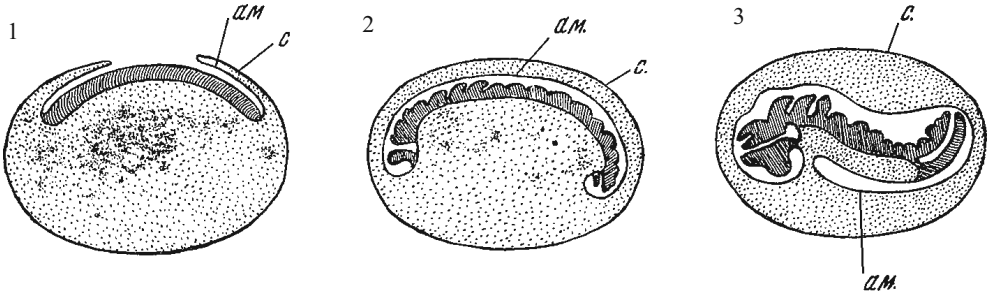


Рис. 6.2. Образование амниона (ам.) и серозы (с.) у чешуекрылых (по Давыдову, 1914). Желток выделен пунктировкой.

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 онтогенеза. Если яйца многоножек, коллембол и диплур, развивающиеся без амниона, могут существовать только в почве с постоянной насыщенностью воздуха влагой, 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 °С 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 крылатых насекомых, как указывалось выше, бывают типично неклеидоичными (студенистые яйца в «икре» ручейников и т.п.).

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 <значениях> влажности, кроме 100%, снижается, причем пропорционально дефициту влажности (Ludwig, Anderson, 1942), т.е. они могут считаться <...> 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.

Однако, как правило, яйца, даже характеризующиеся как клейдоичные, требуют для своего развития влажности окружающей атмосферы, близкой к насыщению или насыщенности. 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-щитососок (*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 (*Diaspinae*) — так же. У ложнощитовок (*Lecanipinae*) таким щитком служит само тело самки, у подушечниц (*Pulvinaria*) яйца защищены восковыми выделениями («овисак»), у тараканов и богомолов яйца развиваются в особых «оотеках», имеющих (особенно у богомолов) 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 оболочку, не только гомологичные оболочкам яиц других насекомых, в частности ортоптероидных, 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) различают семь слоев хориона, состоящих из задубленных протеинов, липопротеиновых комплексов и т. д., аналогичных тем, что находят в кутикуле. Известны клейдоичные яйца и у других наземных членистоногих. Например, у иксодовых 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, 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, урикотелия зародыща, снижающая зависимость развития яйца от влажности субстрата, несомненно представляет основную тенденцию 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 крылатых насекомых

такое поведение прослеживается, пожалуй, только у уховерток. Самки уховерток 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 насекомых 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 пилльщикова имеется и амнион, и сероза. У одиночных пчел (*Chalicodoma*), ос (*Ammophila*) и других сначала 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 проницаемыми покровами материнского организма. Неклеидоичность яиц сохраняется и у тех высших наземных членистоногих (насекомых), яйца которых требуют поступления воды извне. Аналогичные ряды прослеживаются и у рептилий (Гиляров, 1948 б).

Следующий этап — выработка «потенциальной клейдоичности», т.е. способности 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 (иксодовые 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 яйцевиворождению (*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. 6.3), через которую из стенки матки происходит снабжение эмбриона пита-

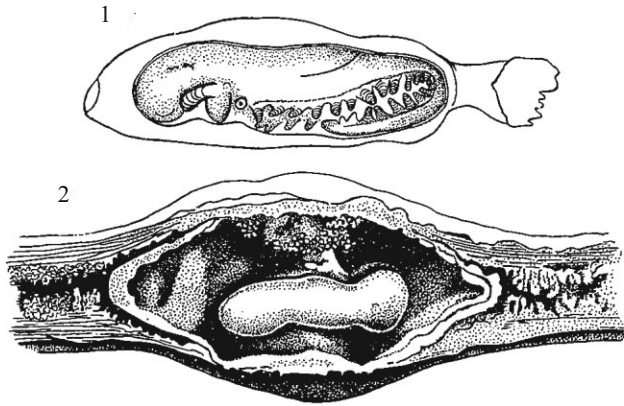


Рис. 6.3. Зародыши онихофор: 1 — *Peripatus novae-britanniae* с трофическим пузырем ; 2 — *P. trinitatis* в кармане матки. (по Grasse, 1949).

тельными 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. 6.4). При живородности, соответствующей уровню плацентарных млекопитающих, адаптации *Scorpionidae* к питанию эмбриона несколько напоминают то, что наблюдается у сумчатых.

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*, у видов *Chrysolina* и др.). В таких случаях условия среды можно считать неблагоприятными для ранних стадий развития, а живородность — адаптацией к исключению их влияния.

В тех же случаях, когда имагинальная 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 «*Pupipara*».

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

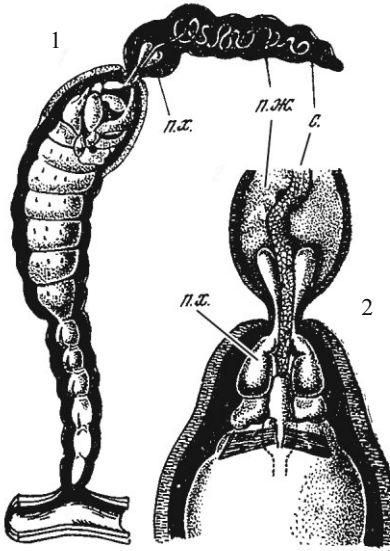


Рис. 6.4. Зародыши скорпиона *Ischnurus* в отростке матки. 1 — общий вид; 2 — передний конец; п.ж. — питательная жидкость; п.к. — пузыревидные отростки хелицер; с. — «соска» (по Vachon, 1953).

менения эмбриональных оболочек: смена функции серозы, становящейся из защитной оболочки — трофической и т.п. П. Каммерер (1924) недаром рассматривал живорождение как специфическую форму паразитизма.

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. Яйцезиворождение 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

ГЛАВА VII

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 или 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., немертины *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 уроподии, 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 симфил, диплопод, камподеид, япигид и тизанур тоже является отнимание воды от влажного субстрата¹. Известно всасывание воды коллемболами через вентральный тубус. В этих случаях поступление воды осуществляется преимущественно через определенные участки покровов, наиболее тонкие и лишенные липидосодержащей эпикутикулы.

Всасывание воды может происходить и через более значительные участки покровов — через межсегментные складки у *Geophilidae* и *Lithobiidae*, через всю поверхность покровов у личинок шелкунов р. *Agriotes* (Evans, 1944) и т.п.

¹ У онихофор на брюшной поверхности конечностей развиты выпячивающиеся (*Opisthopatus cincipes* Purc.) или невыпячивающиеся (*Peripatopsis*) коксальные мешочки, через поверхность которых происходит всасывание воды из влажной почвы, особенно интенсивное у *Opisthopatus* (Alexander a. Ewer, 1955).

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 некормленных 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 коллодием (не отражавшейся на поглощении воды из атмосферы).

Очень существенно то, что хотя у этих клещей хорошо развита эпикутикула, 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).

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. Бэксон (Vuxton, 1932) отмечал, что из насекомых пьют воду только мухи, пчелы и бабочки.

Но за последние годы было показано, что питье капельной 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 (Kuenen, 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 восстановиться за счет выпитой воды 15% (*Pandinus exitialis* 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 — *Palamnaeus longimanus* — ежедневно выпивает много воды (Schultze, 1927). Отмечено питье капель влаги скорпионами; они захватывают капли клешнями хелицер (Nemenz u. Griiber, 1967). Но большинство скорпионов не пьет. В отношении ложноскорпионов неоднократно отмечалось, что обитающие в сухих биотопах виды, например *Dactylochelifera 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 набрасывается 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 Неменца (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 Uropygi 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 насекомыми писал Леклерк (Leclercq, 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. 7.1, 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 растительноядные 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 chrysocephala* (Dobson, 1955) и др. Питье воды отмечено и для многих сосущих насекомых. А.А. Махотин (1945) отмечает, что личинки черепашки (*Eurygaster intergriceps*

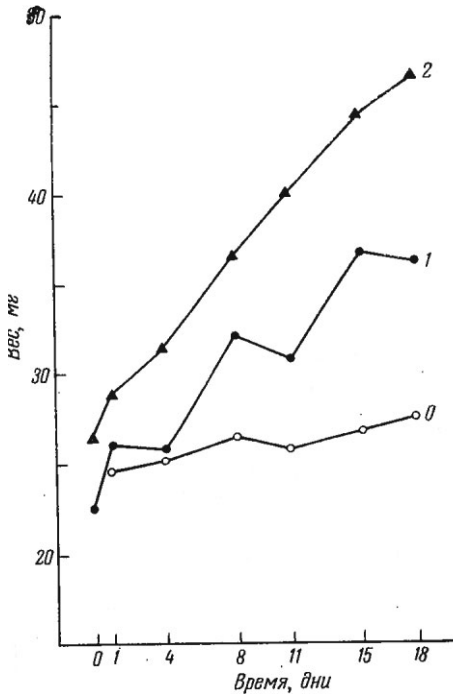


Рис. 7.1. Рост личинки *Tenebrio molitor* при 25°C: 0 — без доступа к воде; 1 — доступ к питью один раз в неделю; 2 — то же, два раза в неделю (по Mellanby a. French, 1958).

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)². Личинки мухи *Lucilia sericata* Meig. после диапаузы несколько обезвоживаются и, сталкиваясь при миграциях с капельной 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.

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 становятся пища — тела животных или высшие растения. Питание животной пищей, зоофагия, и в частности хищничество,

² Как и онихофоры (Alexander a. Ewer, 1955).

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 растений (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 *Scutigerebella immaculata* Newp. (Miles a. Cohen, 1935; Edwards, 1961; d'Aguilar et al., 1962) и коллемболы р. *Onychiurus* (Sorauer, 1925).

Преимущественное питание живыми тканями наземных 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 хелицеровых, включающей фитофагов) — это тетраниховые клещи. Среди энтогнатных 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 наземными 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 содержавшегося 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.

У тлей, развивающихся в галлах, сахар с экскрементами не выделяется, а переселенцы галловых тлей, например *Trifidaphis 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 Подмоскowie 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, обитающих 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.

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 100 г жира дает 110 г воды, а 100 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 kuenella* (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 на 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. *Gonopus*), 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 расходуемую 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 расходуемые 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).

Таблица 7.1. Содержание жира (% от сухого веса) у наземных ракообразных, многоножек (по Saudray, 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 mellonella</i>	43,6
	<i>Lucilia sp.</i>	до 30,0

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. 7.1).

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 париетальный 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. 7.2) по содержанию при разной влажности воздуха куколок сатурниид *Tropaea luna*, извлеченных из коконов (Ludwig a. Anderson, 1942).

По мере снижения веса куколки сокращается и количество откладываемых бабочкой яиц, причем немного снижается средний вес яйца, но содержание в яйцах воды не

Таблица 7.2. 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

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 °С) 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 жорки 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 шелкопрядов, достигает 7% у взрослых гусениц полынной 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 преобладающим значением, которое имеют жиры как источник энергии (и метаболической воды), а также с аноксобиотическим 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 сравни-

тельно 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 значительная степень пойкилотермии, благодаря которой оказывается возможным снижение затрат 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 «коволоума».

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 *Tachypodoiblus*, 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 наскальных 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 °C они переносили около 10 час. (Hinton, 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 являются 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, что приводит к гибели животного. Так, уже более полувека тому назад стало известно, что контактное увлажнение опасно для почвенных насекомых (Cameron, 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) или волоски (у личинки *Tipula*), что препятствует 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, метапнейстические 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-ладыши, 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 дос-

таточно 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 почв, 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 *Spheroцерidae*, 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 типулоидных (Hinton, 1954).

ГЛАВА VIII

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 стаций», 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 арид-

ных 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)¹. Еще Бэкстон (Buxton, 1924) отмечал, что в пустыне при очень низкой относительной влажности воздуха в открытой атмосфере (16%), 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 имеющих специальных приспособлений к защите от высыхания, проникают и в глубь аридных зон; в Средней Азии, например, встречаются такие гиганты среди япигид, как *Japyx dux* Skor.

Переходя к жизни в пустыне, многие распространенные в более влажных зонах открытоживущие насекомые находят благоприятные условия именно в почвенном ярусе. Так например, цикадки *Vanduzea 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 на Гиссарском хребте в Таджикистане гли *Disaphis lappae* Koch, поселяясь на высоте 1700–2000 м на склонах северной экспозиции, размещаются на надземных частях растения, 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.

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 *W. asiatica* Mam. 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 подушечни-

¹ Значение этих отмеченных мною положений (Гиляров, 1964) недавно подтвердил на основе северо-африканских материалов Дж. Фиори (Fiore, 1968 a,b).

ца — *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, доходящие 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 ahngerarius* 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 пластинчатоусых 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 паразитально 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 *Syntrophus 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, соорудив вокруг себя чехлик (например, многие Crambinae), инкрустируемый у живущей в сухих песках хондрилловой огневки (*Bradyrhoa 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 («джида»). 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 щелкуна *Pleonomus tereticollis* Мйн. Насекомые-фитофаги в не слишком сухих пустынях, таких, как Голодная степь, могут быть активны в почве и в летний период, так как корни, луковичи и другие подземные части многолетних растений обеспечивают их влагой.

Обычные же почвенные сапрофаги, питающиеся гниющими растительными остатками, могут быть активны только в течение короткого периода 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-Cyclorrhapha), 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 зарытый 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 цементированными 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 внутрирас-

Таблица 8.1. Период активности насекомых в степи (УССР) и в пустыне (Триполитания*)

Вид насекомого	Степь	Пустыня	Вид насекомого	Степь	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</i>	День	–
<i>P. giorgii</i> Koch.	–	Ночь	<i>clivorum</i> Ruzs.		
<i>Chrysomela gypsophilae</i> L.	День	–	<i>M. arenarius</i> Fabr.	–	Ночь
<i>Ch. gypsophilae lucidicornis</i> Kust.	–	Ночь			

* Данные по Триполитании приводятся по наблюдениям Фиори (Fiori, 1957)

тительный) образ жизни, а имагинальная стадия активна лишь в течение короткого периода 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 *Gonocephalum rusticum* 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 Вади Каам в Триполитании (см. табл. 8.1.).

И.К. Лопатин (1963) отмечает сдвиг активности на ночное время у многих листогрызцов 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 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 жужелицы *Graphopterus serratus luctiosus* Dej. (Fiori, 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 открытой атмосфере наблюдаются падения относительной влажности приземно-

го 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 (Vuxton, 1923), Ливии (Fiori, 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.), способными 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 высыханию (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 усовершенствующие 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 °С — Vuxton, 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 терморегу-

гуляция 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 (Delye, 1969). Были найдены следующие величины, характеризующие скорость потери влаги (в мг см⁻² час⁻¹) 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>Prionothea coronata</i> Ol.	0.47	0.61
Муравей <i>Messor aegyptiacus</i> Em.	1.56	3.84
Муравей <i>Cataglyphis bombycina</i> Rog.	1.44	3.18
Муравей <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 (Dйlye, 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 по-

лость 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 криптонефрия (см. гл. IV).

У пустынных чернотелок наблюдаются 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 криптонефридия. 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. Marcuzzi, 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 усваиваемым этими насекомыми. Пропускание через кишечник большого количества пищи, чем требуется для питания, производится для усвоения воды.

Еще более показательным питанием 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; *S. subterraneus* в пустыне Намиб встречается в скоплениях детрита.

Среди чернотелок, со времен классических исследований по водному режиму *Tenebrio molitor* (Buxton, 1932; Mellanby, 1932), известна 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-амфисбениды *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 добычанию 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 в аридных зонах наземных членистоногих, в частности насекомых, 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, кивсяжков), 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 целомодуцтов.

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 щитнями — 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 приспособления всего организма как целого. Например, несмотря на внутреннее осеменение *Isopoda*, невозможно их существование не во влажной среде вслед-

ствии 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 кокальцев 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).

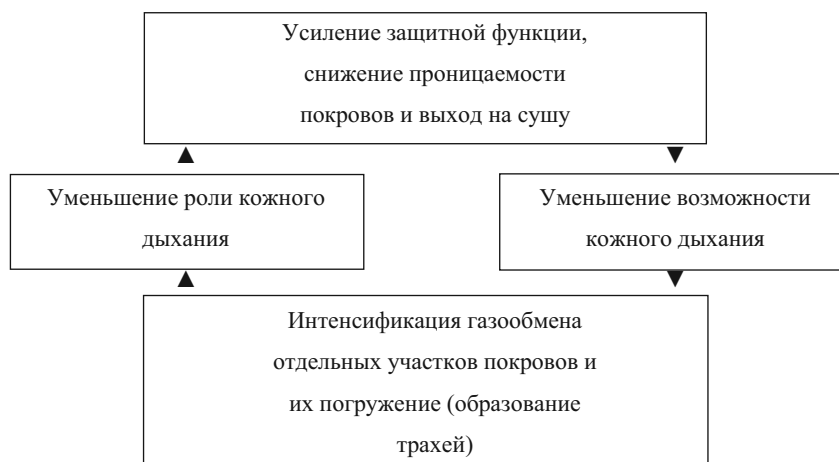
Эти закономерности направления филогенетического процесса выявляются при изучении не дивергентного развития в разных филогенетических ветвях, а, наоборот, при исследовании конвергенции и параллельного развития признаков у таксономически удаленных групп (классов, отделов) в пределах определенных типов.

Хотя изучение конвергенций (как и представления об ортогенезе) выпадало из поля зрения наших исследователей, как анализ конкретного 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 <положительной> 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 сис-

тем 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:



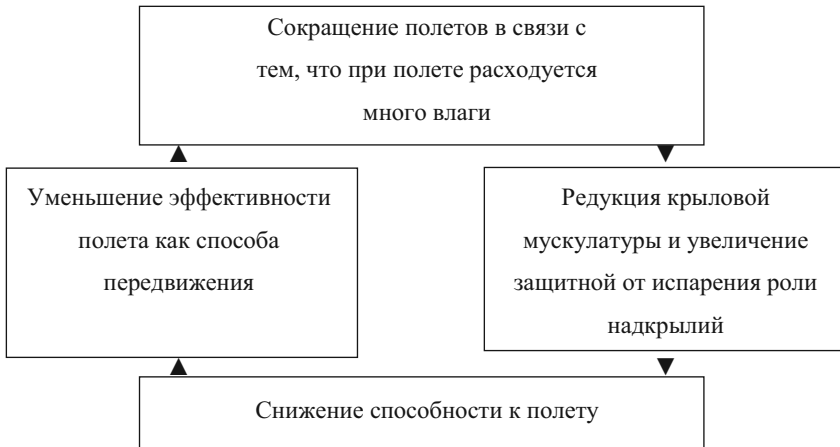
По такому единому пути идет процесс дифференциации покровов, осуществляющих адаптацию в направлении и защитной, и дыхательной функций у пауков, клещей, многоножек, коллембол, энтогнатных насекомых. Так реализуется процесс автоматической регуляции пути филогенетического развития.

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 сложном 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 <положительной> обратной связи.

Общая тенденция эволюции, регулируемой по принципу <положительной> обратной связи, приводит к конвергентному процессу редукции летных крыльев и к созданию субэлитральной полости под сросшимися надкрыльями у жуков, относящихся к

При обитании в аридных условиях:



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 (кутикула 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 разных 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 отправлений 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. Криволицким (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; Tiegs, 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, безосновочно 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 понятые ряды эволюционных преобразований могут быть и объектом, и критерием проверки тех общих закономерностей эволюционного процесса, которые удается 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.

ЛИТЕРАТУРА (к двум монографиям)

- 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. ж., 31: 329-346.
- Балашов Ю.С., 1960а. Дermalные железы *Hyalomma asiaticum* P. Sch. Et Schl. — Зоол. ж., 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. обозр., 42: 351-368.
- Балашов Ю.С., Филиппова Н.А., 1964. Водный баланс и критическая температура эпикутикулы у аргасовых клещей (Parasitiformes, Argasidae). — Энтомол. обозр., 43: 823-837.
- Баскина В.П., Фридман Г.М., 1928. Статистическое исследование животного населения двух сообществ Камской поймы. — Тр. Биол. НИИ при Пермском гос. ун-те, I, в. 2-3.
- 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., 1937. Саранчевые. — В кн.: В. Н. Щеголев и др. (ред.), «Насекомые, вредящие полевым культурам». СХГИЗ, М.—Л.
- Бей-Биенко Г.Я., 1939. О районировании сельскохозяйственных культур по комплексам вредителей. — Зап. ЛСХИ, нов. изд., 3.
- 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. — Ж. общей биол., 27: 5-21.
- Бей-Биенко Г.Я., Григорьева Т.Г., Четыркина И.А., 1937. Характеристика наземной и почвенной фауны в биоценозах Оренбургской степи близ пос. Саверовки Халиловск. р-на. — Итоги н.-иссл. работ ВИЗР за 1936, с. 78-82.
- 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 Hymenoptera 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 (Tyroglyphoidea). — Уч. зап. МГУ, зоология, 42.
- Беккер Э., 1947. Collembola и споровые растения. — Зоол. ж., 26, 1: 35-40.
- Беккер 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 Asarina. — Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова, 27: 151-162.
- Беккер Э.Г. и др., 1940. Курс зоологии, I, изд. 3-е. — Учпедгиз, М. — Л.
- Беклемишев В.Н., 1937. Класс ресничных червей (Turbellaria). — В кн. «Руководство по зоологии» (под ред. Л.А. Зенкевича), I. 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».
- Беклемишев В., Четыркина И., 1935. К биологии половодия. — В кн.: Вопр. экол. и биоцен. Сб. 2, с. 120-136.
- Белозеров В.Н., 1960. Строение покровов гамазовых клещей (Parasitiformes, Gamasoidea). — Энтомол. обозр., 39: 850-859.

- Берг Л.С., 1922. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Петроград.
- Берг Л.С., 1945. Жизнь и почвообразование на докембрийских материках. — Реф. работ учрежд. Отд. биол. наук АН СССР за 1941–1943 гг., с. 173-175.
- Берг Л.С., 1945. Соображения о происхождении морской, пресноводной и сухопутной флоры и фауны. — Реф. работ учрежд. Отд. биол. наук АН СССР за 1944 г., с. 116.
- Берг Л.С., 1947. То же. — Изв. Бюлл. МОИП, отд. биол., 62, 5: 14-33.
- Бирштейн Я.А., 1947. Новые взгляды на филогению членистоногих. — Успехи совр. биол., 25, 1: 143-149.
- Бобинская С.Г., 1940. Выяснение факторов, обуславливающих поведение взрослой формы шелкунов. — Итоги н.-иссл. работ ВИЗР за 1939 г., с. 15-16.
- Бобринский Н.А., Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А., 1946. География животных. — Изд. «Сов. наука». М.
- Богданов-Катков Н.Н., 1925. Огородные блохи. — Изд. 2-е. Л.
- Богоявленский С.Г., 1916. Серый долгоносик. — Отчет о деятельности энтомол. отдела микоэнтомол. оп. ст., Киев, с. 6-23.
- Болдырев В.Ф., 1915. Материалы к познанию строения сперматофоров и особенностей спаривания у Locustoidea и Grylloidea. — Тр. Русского энтомол. об-ва, 41, 6: 1-224.
- Болдырев В.Ф., 1926. Некоторые данные о сперматофорном оплодотворении у насекомых. — Русское энтомол. обозр., 21: 133-136.
- Болдырев В.Ф., 1929. Сперматофорное оплодотворение у азиатской саранчи. — Изв. по прикладной энтомол., 4: 189-218.
- Большаков А.Ф., 1946. О формах движения влаги в почвах степного типа. — Почвоведение, 7: 402-412.
- Большев Н.Н., Евдокимова Т.И., 1944. О природе корочек такыров. — Почвоведение, 7-8: 345-352.
- Брегетова Н.Г., 1956. Гамазовые клещи. Определители по фауне СССР, 61. — М.–Л., Изд-во АН СССР: 1-127.
- Бродский А.Л., Бродский К.А., 1927. Материалы к познанию фауны почв Ср. Азии. — Изв. Ин-та почвоведения и ботаники САГУ, в. 3.
- Бродский А.Л., 1928. К вопросу о почвенной протофауне Средней Азии. — Тр. III Всерос. съезда зоологов, анатомов и гистологов. Л.
- Бродский А.Л., 1937. Исследования по фауне почв. — Комитет наук Уз. ССР, Ташкент.
- Бродский А.Л., 1937. Достижения в области изучения почвенных животных в Узбекистане. — Соц. наука и техн., 10-11, Ташкент, с. 134-138.
- Буковский В., 1935. К критике основных понятий биоценологии. — Вопр. экологии и биоцен., сб. 2, с. 74.
- Бызова Ю.Б., 1960. Вторичная склеротизация покровов у чернотелок. — Зоол. ж., 39: 540-545.
- Вавилов Н.И., 1920. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов.
- Ваксман С.А., 1937. Гумус, происхождение, химический состав и значение его в природе. — СХГИЗ, М.
- Валиахмедов Б., 1962. Характеристика фауны почв сероземной зоны Таджикистана. — Зоол. ж., 41: 1783-1792.
- Васильев И.В., 1909. Люцерновый слоник. — Тр. Бюро прикл. энт. 8, № 2, СПб.
- Васильев И.В., 1914. Краткие сведения о хлебном жуке. — Тр. Бюро прикл. энтом. 7, № 2.
- Васнецов В.В., 1938. Экологические корреляции. — Зоол. ж. 17, 4: 561-581.
- Верещагин В.А., 1935. Изучение проволочников. — Сиб. НИИ зернового хозяйства. Итоги н.-иссл. работ в области агротехники и защиты растений. Омск, обл. изд.
- Верещагин В., 1936. Вредители зерновых культур ДВК. — Защита растений, 10, Л.
- Вернадский В.И., 1913. К вопросу о химическом составе почв. — Почвоведение, 2–3: 1-22.
- Вернадский В.И., 1926. Биосфера, I–II. — Л.
- Вернадский В.И., 1939. Проблемы биогеохимии. II. О коренном материально- энергетическом отличии живых и косных естественных тел биосферы. М.–Л., Изд. АН СССР.

- Виленский Д.Г., 1926. Бюллетени почвоведов, 5–7: 35–39.
- Вильямс В.Р., 1893. Опыт исследования в области механического анализа почв. — Изв. Петр. с.-х. акад., 16, 2–3: 1–121.
- Вильямс В.Р., 1935. Прочность и связность структуры почвы. — Почвоведение, 5–6: 746–754.
- Вильямс В.Р., 1939. Почвоведение. — СХГИЗ, М.–Л.
- Вильямс В.Р., 1946. Основы земледелия. — СХГИЗ, М.
- Владимирская Л.И., 1926. К биологии и морфологии нового вредителя зерновых злаков *Podonta daghestanica*. Ростово-Нахичеванская с.-х. оп. станция. Отд. энтомол., Бюлл. 205.
- Власов Я.П., 1932. О нахождении в окрестностях Ашхабада москитов в норах грызунов. — Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 3.
- Водолагин В.Д., 1934. Парование как мера борьбы с почвенными вредителями на плантациях каучуконосов. — Сов. каучук, 2, М.
- Водолагин В.Д., 1935. Вредители каучуконосов в Курской обл. — Вредители и болезни каучуконосных растений», I, М., ОНТИ.
- Волгин В. И., 1937. Видовой состав проволочников Смоленского района. — Итоги н.-иссл. работ ВИЗР за 1936. Л.
- 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.
- Высоцкий Г.Н., 1889. Гидрологические и геобиологические наблюдения в Великом Анадоле. — Почвоведение, 1.
- Гейгер Р., 1931. Климат приземного слоя воздуха. — М.–Л.
- Гендерсон Л.Ж., 1924. Среда жизни. — ГИЗ, М.–Л.
- Гиляров М.С., 1935. Энтомологическая оценка сроков посева тау-сагыза на Украине. — Сов. каучук, 2: 19–21.
- Гиляров М.С., 1936. Залежність будови апарату зябрового віка від форми голови в костистих риб. — Наукові записки Кипвського держ. універс., біол. збірн., 2, 2: 347–374.
- Гиляров М.С., 1937. Почвенные вредители и обработка почвы. — Защита растений, 14: 84–87.
- Гиляров М.С., 1937. Полевой метод оценки сравнительной привлекательности культур для живущих в почве вредителей. — Защита растений, 15: 56–60.
- Гиляров М.С., 1937. Факторы, определяющие вредоносность почвенных вредителей. — Защита растений, сб. 13: 41–53.
- Гиляров М.С., 1938. Корневые тли и муравьи как вредители каучуконосов. — Вредители и болезни каучуконос. растений», сб. II (под ред. Н.А. Емельяновой). М., ОНТИ, с. 49–67.
- Гиляров М.С., 1938. Формирование фауны вредителей кок-сагыза. — Природа, 7–8.
- Гиляров М.С., 1939. Приманочные междурядные посева как метод борьбы с выподами тау-сагыза от почвенных вредителей. — Защита растений, 18: 36–41.
- Гиляров М.С., 1939. Почвенная фауна и жизнь почвы. — Почвоведение, 6: 3–15.
- Гиляров М.С., 1939. Влияние почвенных условий на фауну почвенных вредителей. — Почвоведение, № 9: 121–138.
- Гиляров М.С., 1940. О причинах повышения численности проволочников на клеверищах. — Вестник техн. культуры, 3: 65–70.
- Гиляров М.С., 1941. Локализация шелконов *Agriotes lineatus* и *A. obscurus* в период яйцекладки на полях севооборотов. — Докл. АН СССР, 31, 7: 726–728.
- Гиляров М.С., 1941. Методы количественного учета почвенной фауны. — Почвоведение, 4: 48–77.
- Гиляров М.С., 1941. О питании амбарных клещей *Tyroglyphus farinae* L. и *Tyrophagus noxius* Zachv. — Докл. АН СССР, 30: 854–856.
- Гиляров М.С., 1942. Сравнительная заселенность почвенными животными темноцветной и подзолистой почв. — Почвоведение, 9–10: 3–19.
- Гиляров М.С., 1942. К энтомологической оценке севооборотов для кок-сагыза. — Докл. ВАСХ-НИЛ, 3.

- Гиляров М.С., 1942. О причинах дивергентной эволюции обитающих в почве личинок шелко-нов. Докл. АН СССР, 36, 8: 268-270.
- Гиляров М.С., 1943. Краткое руководство по борьбе с главнейшими вредителями кок-сагыза. — Башгосиздат, Уфа.
- Гиляров М.С., 1943. Параллелизм в формировании энтомоценозов злаковых полей в Восточной Европе и в Северной Америке. Докл. АН СССР, 38, 1: 49-51.
- Гиляров М.С., 1944. Почва как среда перехода беспозвоночных от водного образа жизни к наземному в процессе эволюции. — Зоол. ж., 23, 4.
- Гиляров М.С., 1944. Соотношение размеров и численности, почвенных беспозвоночных. — Докл. АН СССР, 43, 6: 283-285.
- Гиляров М.С., 1944. О функциональном значении симметрии организмов. — Зоол. ж., 23, 5: 213-215.
- Гиляров М.С., 1945. Основные особенности вредных насекомых, приспосабливающихся к полевым севооборотам. Докл. АН СССР, 47, 3: 217-220.
- Гиляров М.С., 1945. Влияние способа расселения на ход онтогенеза насекомых. — Ж. 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., 1947. Распределение гумуса, корневых систем и почвенных беспозвоночных в почвах орехово-плодовых лесов Ферганского хребта. — Докл. АН СССР, 55, 1.
- Гиляров М.С., 1947. Почвенная фауна буроземов орехово-плодовых лесов Ферганского хребта и ее значение для диагностики этих почв. — Вестник Моск. ун-та, 1: 97-102.
- Гиляров М.С., 1947. Почвенная фауна terra rossa южного берега Крыма. — Вестн. Моск. ун-та, 2: 106-117.
- Гиляров М.С., 1948. Смена условий обитания в эволюции губоногих многоножек. — Докл. АН СССР, 59, 5: 1681-1684.
- Гиляров М.С., 1948. Значение почвы как среды в филогенезе наземных позвоночных. — Докл. АН СССР, 60, 2: 293-296.
- Гиляров М.С., 1948. Эколого-физиологические причины выделения медвяной росы тлями. — Докл. АН СССР, 60, 3: 477-480.
- Гиляров М.С., 1948. Роль почвы в процессе перехода беспозвоночных от водного образа жизни к наземному. — Изв. АН СССР, сер. биол., 3: 323-331.
- 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. ж., 36: 1683-1697.
- Гиляров М.С., 1958. Эволюция способов оплодотворения наземных членистоногих. — Зоол. ж., 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 членистоно-

- гих. — Докл. на XI–XIV 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. ж., 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. ж., 45: 3-23.
- Гиляров М., Лукьянович Л., 1935. О нормах зараженности почвы вредителями. — Сов. каучук, 3: 18-22.
- 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.
- Главная геофизич. обсерватория. 1940. Психрометрические таблицы. 6-е изд. — Гидрометгиз. М.–Л.
- Головянко З., 1909. Образ жизни хрущей (*Melolontha hippocastani* и *M. melolontha*) в Хреновском бору Воронежской губ. — Тр. по опытному лесному делу, в. 21, СПб.
- Головянко З.С., 1925. О преданальных шипиках у личинок мраморного хруща. — Вестник науч. комитета НКЗ УССР, 12.
- Головянко З.С., 1936. Определитель наиболее обыкновенных личинок пластинчатоусых жуков. — Изд. АН СССР, М. —Л.
- Грезе М.С., 1936. Таблиці для визначення личинок вусачів. — Захист лісу, в. 14, Київ — Полт.
- Григорьева Т.Г., 1938. К методике учета почвенной фауны. — Защита растений, 17.
- Григорьева Т.Г., 1940. Динамика проволочников на фоне ротации культур. — Вестн. защиты раст., 4: 57-64.
- Давыдов К.Н., 1914. Курс эмбриологии беспозвоночных. Петербург–Киев, изд-во «Сотрудник».
- Дарвин Ч., 1936. Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей. — Собр. соч., 2, М.–Л., Биомедгиз.
- Дарвин Ч., 1939. Происхождение видов. — Соч. т. III, М.–Л.
- Дептере Ш., 1923. Превращения животного мира. — Изд. Сабашниковых. М.
- Джигарев Н.Г., 1925. О новом паразите итальянской саранчи. — Захист рослин, 1–2, Харків.
- Дизер Ю.Б., 1955. О физиологической роли надкрылий и субэлитральной полости у степных и пустынных чернотелок (*Tenebrionidae*). — Зоол. ж., 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.
- Дірш В.М., 1933. Шкідники каучукодайних рослин на Україні. Ж. біо-зоол. циклу ВУАН, 4 (8).
- Дирш В.М., 1937. Постэмбриональный рост *Pachyulus flavipes*. — Зоол. ж., 16, 2: 324-335.
- Добровольский Б.В., 1933. Повреждаемость каучуконосных культур вредителями зерновых злаков. — Сов. каучук, 1: 24-25.
- Добровольский Б.В., 1935. Условия применения концентрирующих приманок. — В кн.: Вред и болезни каучуконосных растений, сб. 1, М.
- Добровольский Б.В., 1939. Вредители тау-сагыза и вопросы борьбы с ними в условиях Ростовской обл. и Краснодарского края. — Тр. Ростовск. биол. об-ва, в. III, Ростов-на-Дону.
- Догель В.А., 1924. Количественный анализ фауны лугов в Петергофе. — Русск. зоол. ж., 4, в. 1–2: 117-154.
- Догель В.А., 1947. Явления полимеризации и олигомеризации. — Изв. АН СССР, сер. биол., 4.
- Догель В.А., 1939. Зоология беспозвоночных. — М. —Л.
- Догель В.А., 1954. Олигомеризация гомологичных органов. — ЛГУ.
- Догель В., Ефремов Г., 1921. Опыт количественного исследования населения почвы в еловом лесу. — Тр. Лен. об-ва ест., 65, 2: 97-110.

- Догель В.А., Зенкевич Л.А. (ред.), 1940. Руководство по зоологии, т. II. — Изд. АН СССР, М.—Л.
- Докучаев В.В., 1936. Русский чернозем. — ОГИЗ—СХГИЗ, М.—Л.
- Докучаев В.В., 1948. Учение о зонах природы. — Географиз, М.
- Долгов С.И., 1946. О формах и состояниях почвенной влаги. — Почвоведение, 7: 389-401.
- Домрачева Е.А., 1939. Физико-механический и химический анализ почвы. — СХГИЗ, Л.
- Дорн А., 1937. Принцип смены функций. — Биомедгиз.
- Дояренко А.Г., 1915. К изучению аэрации почвы. Изв. Моск. с.-х. ин-та за 1915 г., кн. 1–2, с. 1-45.
- Дояренко А.Г., 1925. Факторы воздушного режима почвы. — Н.-агр. ж., 3: 163-174.
- Дубинин В.Б., 1957. О новой системе надкласса Chelicerata. — Бюлл. МОИП, сер. биол., 62, вып. 3: 25-33.
- Дубинин В.Б., 1959. О филогенезе хелицероных животных подтипа Chelicerophora W. Dub. — Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова, вып. 27: 134-150.
- Дубянский В.А., Юго-восточные Кара-Кумы (по Лебедеву А.Ф., 1936).
- Дурново З.П., 1935. Проволочный червь *Corymbites sjaelandicus* Мьлл. как вредитель огородных культур. — Защита растений, 1.
- Ежиков И.И., 1929. Метаморфоз насекомых. — М.
- Емельянова Н., 1935. Экономическое значение почвенных вредителей каучуконосов и методы учета. — Сов. каучук, 3: 12-18.
- Емельянова Н.А., 1938. Вредители каучуконосов. — Пром. каучуконосы СССР, 2-е изд., СХГИЗ, М.
- 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.
- Захваткин А.А., 1931. Паразиты кубышек вредных саранчевых Средней Азии. — Ташкент.
- Зверезомб-Зубовский Е.В., 1928. Насекомые, вредящие сахарной свекле. — Киев, изд. ССУ.
- Зенкевич Л.А., 1944. Очерки по эволюции двигательного аппарата животных. — Ж. общ. биол., 4, 3: 129-171.
- Зернов С.А., 1934. Общая гидробиология. — М.—Л.
- Знаменский А.В., 1926. Насекомые, вредящие полеводству, ч. 1. — Тр. Полт. с.-х. оп. ст., отд. энтомол., 50.
- Знаменский А.В., 1927. Пособие для производства обследования энтомофауны почвы. — Киев.
- Знойко Д.В., 1929. Опыт краткого определителя личинок жуелиц. — Защита растен. от вред., 6, 3–4: 334-360.
- 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.
- Иванов П.П., 1944. Первичная и вторичная метамерия тела. — Ж. общ. биол. 6, 2: 61-95.
- Иванов П.П., 1945. Руководство по общей и сравнительной эмбриологии. — Учпедгиз, Л.
- Иванов С.П., 1931. Методы кількісного обліку наземної фауни. — Рад. селянин, Кіпв—Харків.
- Иванов С.П., 1937. Новые данные по биологии серого сквельничного долгоносика. — Основные выводы н.-иссл. работ ВНИС за 1936 г., Киев, с. 129-130.
- Иванов С.П. и др., 1937. Руководство к обследованию вредной энтомофауны почвы. — Киев—Полтава.
- Иванова-Казас О.М., 1961. Очерки по сравнительной эмбриологии перепончатокрылых. — Изд-во ЛГУ.
- Ильинский С.И., 1948. Определитель яйцекладок. — М.—Л.
- Калабухов Н.И., 1948. Спячка животных. — М.—Л.
- Каммерер П., 1924. Общая биология. — М.
- Карножицкий, 1890. Реферат «Образование гумуса под влиянием деятельности животных». — Материалы по изучению русских почв», в. 6 (А. Советов, В. Докучаев).
- Кауфман З.С., 1960. Трахейная система *Geophilus proximus* C. L. Koch. — Зоол. ж., 39: 1802-1810.

- Кауфман З.С., 1961а. Развитие трахейной системы *Lithobius forficatus* L. — Зоол. ж., 40: 503-511.
- Кауфман З.С., 1961б. Очерки по морфологии Chilopoda. — Автореф. канд.дис., ЛГУ: 1-15.
- Качинский Н.А., 1926. О влажности почв и методах ее изучения. — М.
- Качинский Н.А., 1932. Влажность почвы и методы ее определения. — Изд. Гидрометкомитета при СНК СССР.
- Кашкаров Д.Н., 1933. Среда и сообщество. — М.—Л.
- Кашкаров Д.Н., 1939. По поводу некоторых экологических терминов и понятий. — Вопр. экол. и биоценол., 7.
- Кашкаров Д.Н., 1945. Основы экологии животных. 2-е изд. — Учпедгиз, Л.
- Кашкаров Д., Станчинский В., 1929. Курс биологии позвоночных животных. — М.—Л. ГИЗ.
- Кин Б., 1937. Физические свойства почвы. — М.—Л.
- Кириченко А.Н., 1926. Материалы по экологии и биологии пруса. — Одесса.
- Кириянова Е.С., 1936. К вопросу о вертикальном и горизонтальном распределении беспозвоночных в почвах окрестностей Ташкента. — Тр. ЗИН АН СССР, 3.
- Кобахидзе Д., 1941. Дождевые черви в Колхидской низменности. — Сообщ. АН Груз. ССР, 2, 9: 837-843.
- Кобахидзе Д.Н., 1944. Адаптивное значение первой пары ног у медведки. — Доклады АН СССР, 42, 7: 332-334.
- 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.
- Кожанчиков И.В., 1937. Экспериментально-экологические методы исследования в энтомологии. — Изд. ВАСХНИЛ, Л.
- Кожанчиков И.В., 1946. К физиологии и биологическому значению куколки в цикле развития метаморфных насекомых. — Изв. АН СССР, отд. биол. наук, 2-3: 171-182.
- Кожанчиков И.В., 1946. Черты адаптации дыхания насекомых к условиям среды. Ж. общ. биол. 7, 1, 49-64.
- Конаков Н.Н., Онисимова З.Г., 1931. Опыт маршрутной характеристики стаций южной половины Богучарского уезда Воронежской губ. — Вор. СХИ; Об-во научн. смены. Тр. 1, в. 2, Воронеж.
- Кононова М.М., 1943. Применение микроскопического метода при изучении вопроса о происхождении гумусовых веществ. — Почвоведение, 6: 27-41.
- Кононова М.М., 1944. К изучению процесса новообразования гумусовых веществ. — Почвоведение, 10: 456-470.
- Коржув П.А., 1938. Осморегуляция у водных животных. — Успехи совр. биол. 9, 3: 466-493.
- Космачевский А.С., 1943. Вопросы экологии и ареалы некоторых видов пластинчатоусых жуков. — Доклады АН СССР, 40, 1: 45-48.
- Космачевский А.С., 1943. Влияние влажности почвы на личинок хрущей. — Доклады АН СССР, 40, 6: 285-288.
- Костычев П., 1886. Почвы черноземной области России, ч. 1. — СПб.
- Коштоянц Х.С., 1950. Основы сравнительной физиологии, 1. — М.—Л., Изд-во АН СССР: 1-522.
- Кравков С.П., 1937. Почвоведение. — Изд. 2-е, СХГИЗ, Л.
- Криволуцкий Д.А., 1967. Понятие «жизненная форма» в экологии животных. — Ж. общей биол. 28: 153-162.
- Кришталь О.П. 1936. Аналіз ентомофауни ґрунтів долини Дніпра. — Наукові записки Кіпвського державного університету 2, 2: 283-315.
- Криштофович А.Н., 1941. Палеоботаника. — Геолитиздат. М.—Л.
- Кузнецов Н.Я., 1915. Насекомые чешуекрылые 1. I. — Фауна России. Пг.
- 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.
- Кулагин Н.М., 1915. Предстоящая работа Моск. энтомол. об-ва. — Изв. и Тр. Моск. энт. об-ва, 1.
- Кулагин Н. М., 1922. Вредные насекомые и меры борьбы с ними. 1 — ГИЗ, Пг.
- Кулагин Н.М., 1927. Вредные насекомые и меры борьбы с ними. 2. — ГИЗ, М.—Л.
- Кулагин Н.М., 1934. Дзеянне вільгаці на развіццё насякомых. — Запіскі Беларускай Акадэміі Наук, кн. 3.
- Кульгасов М.В., 1938. Тау-сагыз и введение его в культуру. — Изд. АН СССР.
- Курдюмов Н.В., 1913. Главнейшие насекомые, вредящие зерновым злакам. — Полтава.
- Ларченко К.И., 1937. Цикл развития жирового тела лугового мотылька и озимой совки. — Энтомолог. обозр., 27, 1–2.
- Лебедев А.Ф., 1912. Роль парообразной воды в режиме почв и грунт. вод. — Тр. II южно-русс. мелиорат. съезда.
- Лебедев А.Ф., 1914. О мальпигиевых сосудах личинок рода *Phytonomus*, функционирующих как сериктерии. — Энтомолог. вестник, 2, Киев: 37-43.
- Лебедев А.Ф., 1928. Новая теория происхождения грунтовых вод. — Природа, 10.
- Лебедев А.Ф., 1936. Почвенные и грунтовые воды. 4-е изд. — Изд. Акад. Наук. СССР, М.—Л.
- Лебедев А.Ф., Лебедев Н.А., 1929. О движении воды в почве в парообразном состоянии. — Бюлл. почвовед, 1–3.
- Ливанов Н.А., 1955. Пути эволюции животного мира. — М., изд-во «Советская наука».
- Линдеман И.В., 1928. Жизнь свекловичного долгоносика. — Киев.
- Липин А.Н., 1926. Пресные воды и их жизнь. — ГИЗ, М.—Л.
- Личков Б.Л., 1945. Геологические периоды и эволюция живого вещества. — Ж. общ. биол., 6, 3: 157-169.
- 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.
- Любищев 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. ж., 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., 1929. Экологические предпосылки для зоогеографии пресно-водных бентотических животных. — Зоол. ж., 9, 3: 3-38.
- 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., 1937. Прения по докладу И.А. Рубцова. — Изв. АН СССР, сер. биол., 4: 1325-1326.
- Мартынов А.В., 1938. Очерки геологической истории отрядов насекомых. — Тр. ПИН АН СССР, 7, 4: 4-149.
- Маттсон С., 1934. Почвенные коллоиды. — М.—Л.
- Махотин А.А., 1936. К явлениям редуции в морфологии imagines зимней яденицы. Доклады АН СССР 2 (11), 9.
- Махотин А.А., 1940. О взаимоотношениях типов филогенетических изменений органов. — Сб. памяти А.Н. Северцова, 2, 1: 209-261.
- Махотин А.А., 1945. Поведение *Eurygaster integriceps* Put. при различных температурах в условиях опыта и в поле. — Докл. АН СССР, 47.
- Медведев С., 1928. Энтомофауна Асканийской целинной степи. Степн. заповедник Чапли-Аскания Нова. — Сб. статей. ГИЗ. М.—Л.

- Мельниченко А.И., 1935. О периодическом появлении *Collembola* на снегу. — Вопросы экологии и биоэкологии, сб. 2: 210-221.
- Меркульева А., 1937. Проволочники Череповецкого района. — Итоги н.-иссл. работ ВИЗР за 1936 г., ч. I.
- Метальников С., 1896. О поглощении солей железа пищеварительным каналом таракана. — Изв. Импер. АН (5), 4: 495.
- Мечников И.И., Замечания на сочинение Линдемана о хлебном жуке. — Сельск. хозяйство и лесоводство, 120, отд. 2.
- Минин Н.В., 1936. К вопросу о подразделении арены жизни. — Вопросы экол. и биоцен., вып. 3.
- Мишустин Е.Н., 1946. Географическая изменчивость почвенных бактерий. — Успехи совр. биол. 22, 3 (6): 387-412.
- Мончадский А.С., 1937. Эволюция личинок и ее связь с эволюцией взрослых комаров в пределах сем. *Culicidae*. — Изв. АН СССР, сер. биол., 4: 1329.
- Мордвилко А.К., 1923. Из истории некоторых групп тлей. — Изд. Петерб. Ст. защ. раст., 2-3.
- Мордвилко А.К., 1929. Кормовые растения тлей. — Тр. по прикл. энтомол. 14, 1: 1-100.
- Мордвилко А.К., 1929. Корневая тля хлопка, картофеля и др. культур. — Изв. ГИОА, 7, 3-4.
- 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.
- Невский В.П., 1929. Тли Средней Азии. — Изд. Уз. Стазра. Ташкент.
- Некрасов П.А., 1925. К изучению изменений пахотного слоя. — Научно-агр. ж., 2: 92-96.
- Овчинникова Н.А., 1960. Некоторые физиологические показатели, характеризующие личинок щелкунов (*Elateridae*, *Coleoptera*). — Ж. общей биол., 21: 41-47.
- Огиевский В., 1909. О жизни хруща в сосновом бору. — Тр. по лесн. опытн. делу, 16, СПб.
- Оглоблин Д.А., Колобова А.Н., 1927. Жуки-чернотелки и их личинки, вредящие полеводству. — Тр. Полтавской с.-х. оп. станции, энтомо. отдел, 15, 61. Полтава.
- Оленев Н.О., 1931. Паразитические клещи *Ixodoidea* фауны СССР. — Л., Изд-во АН СССР: 1-125.
- Опарин А.И., 1937. Возникновение жизни на земле. — Биомедгиз, М.-Л.
- Опарин А.И., 1945. Происхождение жизни на земле. — М.
- Орлов Б.П., 1928. К изучению экологических условий в юго-восточной части закаспийских Каракумов. — Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции 19, 4.
- Охотин В.В., 1933. Гранулометрическая классификация грунтов. — М.-Л.
- Павловский Е.Н., 1945. Колодцы канатов как биотопы пустынных ландшафтов в Иране. — Энтомолог. 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 энтомолог. об-ва, 38: CLIX.
- Петрищева П.А., 1946. Москиты в жарких пустынях Ср. Азии. — Ж. общ. биол. 7, 1: 65.
- Плавильщиков Н.Н., 1932. Жуки-дровосеки вредители древесины. — Гослестехиздат.
- Плавильщиков Н.Н., 1936. Жуки-дровосеки. 1. — Фауна СССР, 21, н. сер., 7, изд. АН СССР, М.-Л.
- Померанцев Б.И., 1932. К морфологии гениталий *Culicoides*. — Паразитол. сб. Зоол. ин-та, 3 (цит. по Шванвичу).
- Поспелов В., 1910. Постэмбриональное развитие и имагинальная диапауза у чешуекрылых. — Зап. Киевск. об-ва ест., 21: 163-411.

- Попов В.В., 1939. Семейство *Fideliidae* и морфологическая конвергенция среди пчелиных. — Докл. АН СССР, 22: 645-648.
- Поярков Э.Ф., 1913. Опыт теории куколки насекомых с полным превращением. — Тр. русск. энтом. об-ва, 41, 1: 1-51.
- Правдин Ф.Н., 1940. Роль вредных насекомых при введении в культуру тау-сагыза. — Вестн. техн. культур, 1.
- Принц Я.И., 1937. Влияние кислотности почвы на распределение в ней личинок хрущей. — Итоги н.-иссл. работ ВИЗР за 1936 г., ч. I.
- Принц Я.И., 1941. Влияние почвенных условий на развитие насекомых. — Природа, 1.
- Принц Я.И., Бобинская С.Г., 1936. Влияние влажности почвы на передвижение и питание проволочников. — Итоги н.-иссл. работ ВИЗР за 1935 г. Л., с. 50-52.
- Пятакова В.Л., 1928. Огородные блошки. — Тр. Млеевской садовоогородной опытной станции, в. II, энтом. отдел.
- Ребиндер П., 1936. Газы. — Физ. словарь, 1, ОНТИ, М., с. 654-659.
- Ребиндер П., 1937. Диффузия. — Физ. словарь 2, ОНТИ, М. с. 187-194.
- Рейхардт А.Н., 1941. Воздушный транспорт, насекомые и болезни. — Природа, 1: 42-55.
- Роде А.А., 1946. О сорбции водяных паров как источнике почвенно-грунтовой воды. — Почвоведение, 7: 420-428.
- Рубцов И.А., Интегральные климатические индексы для целей районирования и прогноза массовых размножений вредных насекомых. — Защита растений, 16: 3-21.
- Рыжов С.Н., 1937. Зависимость адсорбции от величины зерна адсорбента. — Тр. ВИУАА, 18.
- Рэссель Э.Д., 1931. Почвенные условия и жизнь растений. — СХГИЗ.
- Савченко Е.Н., 1928. Материалы к изучению проволочников Уманского р-на. — Сб. ССУ, 11 (19): 57-76, Киев.
- Сафронов Н., Легатов П., 1930. Проволочники ЦЧО. — Воронеж.
- Сахаров Л.Н., 1935. Устойчивость и агротехника в борьбе с вредителями. — Соц. зерн. хоз. I. Саратов. Госиздат.
- 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. ж., 38: 829-841.
- Северцов А.Н., 1934. Главные направления эволюционного процесса. 2-е изд. — М.—Л.
- Северцов А.Н., 1939. Морфологические закономерности эволюции. — Изд. АН СССР, М.—Л.
- Северцов С.А., 1941. Динамика популяций и приспособительная эволюция животных. — Изд. АН СССР, М.—Л.
- Сент-Илер К.К., 1938. Наблюдения над фауной почвы окрестностей гор. Воронежа. — Тр. ВГУ, 10, 3. Воронеж.
- Семенова Л.М., 1957. Изучение проницаемости покровов почвенных насекомых для солей методом меченых атомов на примере личинок *Tipula paludosa* Meig. (Diptera, Tipulidae). — Зоол. ж., 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 soc. entomologicae Iecho-Sloveniae, 58: 332-339.
- Семенова Л.М., 1960а. Особенности строения кутикулы почвенных насекомых в сравнении с водными и наземными как приспособление к условиям существования. — Ж. 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. ж., 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. ж., 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. — Ж. общей биол., 25: 311-318.
- Семенова Л.М., Родионова А.Н., 1961. Особенности кутикулы водных личинок насекомых в связи с условиями жизни. — Ж. общей биол., 22: 128-135.
- Сергеев А.М., 1943. Эволюция эмбриональных приспособлений рептилий. — М., изд-во «Советская наука».
- Силантьев А., 1891. К биологии короедов. — Лесной ежегодник, 4: 223-331.
- Силантьев И.М., 1931. Материалы для монографии р. *Tipula*. — Защита растений, 7, 1-3.
- Сиротин И.Ф., 1938. Определитель личинок главнейших видов долгоносиков. — Рамонская СОС, 35, Воронеж.
- Соснина М.Ф., 1960. Некоторые данные о строении кутикулы иксодовых клещей. — Тр. Об-ва естествоиспыт. при Казанском Гос. ун-те, 63: 88-95.
- Спенсер Г., 1870. Основания биологии, 1, 2. (перев. ред. А. Герда). — СПб.
- Старк В.Н., 1930. Методы изучения и обследования энтомофауны почв и лесных насаждений. — Защита растений, 6, 5-6.
- Старк В.Н., 1940. Выяснение причин различной энергии проявления реакции насекомых на раздражения. — Итоги н.-иссл. работ ВИЗР за 1939 г., с. 12-14.
- Сушкина Н.Н., 1942. Закономерности распространения азотобактера в почвах СССР. — Почвоведение, 9-10: 25-35.
- Теленга Н.А., 1948. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми. — Киев.
- Тимирязев К.А., 1922. Исторический метод в биологии. — М.
- Тихомиров Б.А., 1937. Об условиях обитания дождевых червей в тундровых почвах. — Природа, 5.
- Тупиков В., 1925. Материалы к изучению проволочного червя. — Сельское хозяйство, 5-6.
- Ушатинская Р.С., 1952. Направление некоторых физиологических процессов в теле насекомых в подготовительный к зимовке период. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1: 101-114.
- Фабр Ж.А., 1904. Инстинкт и нравы насекомых. — Пер. под ред. И. Шевырева. СПб.
- Фаусек В., 1905. Биологические исследования в Закаспийской области. — Зап. Импер. русск. геогр. об-ва по общей географии. 27, 2, СПб.
- 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., 1933. Происхождение беспозвоночных животных. — Вестник знания, 7-8: 239-245.
- Федотов Д.М., 1935. Очерк эволюции животного мира. — Тр. Палеонт. ин-та, 4.
- Федотов Д.М., 1936. Морфологические закономерности эволюции в применении к беспозвоночным. — Изв. АН СССР, ОМЕН, 5, с. 1015-1031.
- Федотов Д.М., 1938. Филогения беспозвоночных в СССР за 20 лет. — Зоол. ж., 17, 1: 3-30.
- Федотов Д.М., 1939. Явления редукции органов в онтогенезе зимней пяденицы. — Сб. памяти А.Н. Северцова, 2, 1: 123-208.
- Федотов Д.М., 1945. Постэмбриональное развитие и регресс чехлоноски. — Изв. АН СССР, отд. биол. наук, 6: 623-663.
- Федотов Д.М., 1946. Функциональные изменения имаго вредной черепашки в годичном цикле. — Изв. АН СССР, сер. биол., 4: 325-353.
- Федотов Д.М., 1966. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. — М., изд-во «Наука».

- Филиппченко Ю.А., 1905. К анатомии *Campodea staphylinus*. — Тр. СПб. об-ва естествоиспытателей» 35, 1: 1-17.
- Филиппьев И.Н., 1934. Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве. — М.—Л.
- Флоркэн М., 1947. Биохимическая эволюция. — М., ИЛ.
- Франсе Р., 1912. Новые исследования в области биологического почвоведения. — Почвоведение, 3: 43-49.
- Фридерикс К., 1932. Экологические основы прикладной зоологии. — М.—Л.
- Холодковский Н.А., 1891. Эмбриональное развитие пруссака. — Тр. СПб. об-ва естествоиспыт., 22.
- Холодковский Н., 1888. О ходах короедов. — Лесн. Ежегодник, 3: 181-197.
- Холодковский Н.А., 1910. О сперматофорах, в особенности у насекомых. — Тр. СПб. об-ва естествоиспыт., 41: 72-129.
- Холодковский Н., 1925. Курс энтомологии. 1. — ГИЗ.
- Холодковский Н., 1927. Курс энтомологии. 2. — ГИЗ.
- Холодковский Н.А., 1927. Курс энтомологии теоретической и прикладной, 1, М.—Л., ГИЗ.
- Холодный Н.Г., 1945. К проблеме возникновения и развития жизни на земле. — Успехи совр. биол., 19, 1.
- Частухин В.Я., 1945. Экологический анализ распада растительных остатков в словых лесах. — Почвоведение, 2: 102-114.
- Черепанов А.И., 1957. Жуки-щелкуны Западной Сибири. — Новосибирск, Изд-во АН СССР.
- Чернова О.А., 1940. Материалы по биологии и морфологии *Pleonomus tereticollis*. — Тр. Зоол. инст. АН СССР 6, 1-2: 138-149.
- Четвериков С.С., 1915. Основной фактор эволюции насекомых. — Изв. Моск. энтомол. об-ва, 1: 14-24.
- Четыркина И., 1926. Почвенно-зоологический профиль правого берега р. Камы. — Изв. биол. НИИ и Биол. ст. при Пермском ГУ, 5, 2: 61-92.
- Четыркина И., 1929. Распространение Lumbricidae по почвам Троицкого округа Уральской области. — Тр. биол. НИИ при Пермском ГУ, 2, 4, 1: 433-468.
- 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*, *Arterygota*) 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. — Энтомол. обзор., 36: 569-576.
- Шаров А.Г., 1957б. Сравнительно-онтогенетический метод и его значение. — Зоол. ж., 36: 64-84.
- Шаров А.Г., 1958. О системе первичнообескрылых насекомых. — Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова, вып. 27: 175-186.
- Шарп Д., 1910-1912. Насекомые. — СПб.
- Шванвич Б.Н., 1946. О соотношении отрядов высших насекомых в связи с происхождением полета. — Зоол. ж., 25, 6: 529-542.
- Шванвич Б.Н., 1949. Курс общей энтомологии. — М., изд-во «Советская наука».
- Шевырев И., 1889. Значение впадины у *Tomicus* и формы брюшка у *Scolytus*. — Тр. Русск. энтом. об-ва, 23: 21-22 (протоколы).
- Шевырев И., 1910. Загадка короедов. — СПб.
- Шимкевич В.М., 1908. Меторизис как эмбриологический принцип. — Изв. АН, СПб., сер. 4, 12: 947-1007.
- Шиперович В.Л., 1925. Биология и жизненный цикл *Panorpa communis* L. — Русск. энтомол. 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.

- Шороховы П. и С., 1938. Вредители запасов зерна. — М.—Л.
- Шулов А.С., Вейсман А.И., 1959. Наблюдения над гемолимфой и ядом скорпионов. — Зоол. ж., 38: 1018-1027.
- Щеголев В.Н., 1938. Агротехнические методы защиты полевых культур от вредных насекомых и от болезней. — Л.
- Щеголев В.Н. (ред.), 1940. Сельскохозяйственная энтомология. — М.—Л.
- Щеголев В.Н., Знаменский А.В., Бей-Биенко Г.Я., 1937. Насекомые, вредящие полевым культурам. — СХГИЗ, М.—Л.
- Элтон Ч., 1934. Экология животных. — Биомедгиз, М.—Л.
- Эстерберг Л.К., 1935. Фауна жуков-шелкунов Горьковского края. — Энтотомол. обозр., 1—2.
- Эстерберг Л.К., 1936. Заметки о фауне Coleoptera Ивановск. обл. — Уч. записки Горьк. гос. ун-та, 5.
- Эстерберг Л.К., 1936. Южные элементы энтомофауны (Coleoptera) Горьковск. и Кировск. краев. — Зап. Горьк. отд. МОИП при Горьк. гос. ун-те, вып. 1.
- Якобсон Г.Г., 1905. Жуки России и Западной Европы. — СПб.
- Якобсон Г.Г., 1927. Определитель жуков. — ГИЗ.
- Ярославцев Г.М., 1930. Влияние клеверного клина в севообороте на размножение вредителей 4, 2. Л.
- Ярославцев Г.М., 1934. Почвенные вредители. Определитель повреждений. (под ред. Н.Н. Троицкого, В. Н. Щеголева.)
- Ярославцев Г.М., 1936. Эколого-экономическое районирование проволочников. — Итоги н.-иссл. работ ВИЗР за 1935 г. Л.
- Яхонтов В.В., 1934. Листовой люцерновый слоник. — САОГИЗ. Ташкент.
- Яхонтов В.В., Давлетшина А.Г., Васенкова В.М., Коршин П.Н., 1962. Типичные и массовые насекомые Голодной Степи. — Ташкент, Изд-во АН Узб. ССР.
- Яцына Л.Т., 1948. «Селекция и семеноводство», 11.
- Aguilar J. d', Anglade P., Cherblanc G., Paitier G., 1962. Essais de protection des cultures de pommes de terre contre la Scutigerele. — 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 Ch.P., 1920. The crane-flies of New-York. — 11. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta., Mem. 38.
- Alexander R.D., 1964. The evolution of mating behaviour in Arthropods. — Symp. 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 Spermatophorenybertragung bei *Euscorpis italicus* (Hbst.). — Naturwissenschaften, 42: 303.
- Angermann H., 1957. Iber Verhalten, Spermatophorenbildung und Sinnesphysiologie von *Euscorpis italicus* Hbst. und verwandten Arten. — Z. Tierpsychol., 14: 276-302.
- Anthony S.J., 1910. The larva of *Ctenophora angustipennis* Loew. — J. Morphol., 19: 541-560.

- Attems C.G., 1926. Chilopoda. In: Еьkenthal, Hb.d. Zool., 4, I. Halfte: 239-402. Berlin-Leipzig.
- Auclair J.L., 1960. Teneur comparee en composés libres de l'hémolymphe et du miellat du puceron du pois. — Verhandl. XI. Intern. 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 Psocopteres. — Traite de Zool., P.-P. Grasse (Ed.). X, 2: 1301-1340.
- Bahl N.E., 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. Symp. Soc. Exper. Biol., VIII, Active Transport and Secretion: 94-117.
- Beament J.W.L., 1959. The waterproofing mechanism of Arthropods. I. — J. Exp. 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. Exp. Biol., 38: 277-290.
- Beament J.W.L., 1961. The water relations of insect cuticle. — Biol. Revs, 38, 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 Regenwaldern 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 a l'étude des tubes de Malpighi et de l'excretion chez les insectes. — Ann. sci. natur., 12-me Ser., 2: 871-947.
- Berlese A., 1909. Gli insetti, I. — Milano.
- 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. Uber die Gesetzmassigkeit in der Gewichtsabnahme der Lepidoptera. — Z. S. Zool. 16, 8: 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.
- Blunck H., 1924. — In: Korschelt E. Der Gelbrand. Leipzig.
- Boas J.E.V., 1893. Uber die Stigmen der *Melolontha*-Larve. — Zool. Anz. 16, 431: 389-391.
- Bockemuhl J., 1956. Die Apterygoten des Spitzberges bei Tubingen.— Zool. Jahrb. (Syst.), 84: 113-194.

- Bodenheimer Fr., 1923. Über die Tipuliden... — ZS. angew. Entom. 9, 1.
- Bodenheimer Fr., 1924. Beiträge zur Kenntnis von *Tipula oleracea*. — Zool. Jahrb. 48, 1–2: 129-155.
- 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. X Intern. Entomol. Congr. Montreal, 1956, 1: 509-516.
- Boivin A., 1929. Contribution a l'étude des corps puriques du «sang» des Crustacés decapodes. — Compt. Rend. Soc. biol., 102 : 688-690.
- Bone 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.
- Borner C., 1904. Zur Systematik der Hexapoden. — Zool. Anz. 27: 511.
- 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* Z. O. Viets 1964 (Hydrachnellae, Acari). — Z. Morph. u. Okol. 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.
- Boving A., Craighead F., 1930. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. — Entomologica Americana», II, 1–4.
- Brass P., 1914. Das 10 Abdominalsegment der Kaferlarven als Bewegungsorgan. Zool. Jahrb., Abt. f. Systematik 87, 1.
- Breitenbacher J.K., 1918. The relation of water to the behaviour of the potato beetle. — Publ. Carnegie Inst., 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 närdstend djurgrupper. — Entomol. tidskr., 78: 246-364.
- Brinck P., 1961. Die Entwicklung der Spermaübertragung der Odonaten — Verhandl. XI. Intern. Kongr. Entomol. Wien, 1960, I: 715-718.
- Brinck P., 1962. Begattungsorgane und Spermasübertragung bei den isogeninen Perlodiden. — Verhandl. XI. Intern. 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* Nig.). I. Uric acid, allantoin and uricase. — Biochem. J., XXXIII: 895-902; II. Ibid.: 903-912.
- Brown J.M., 1910. Some points in the anatomy of the larva of *Tipula maxima*. — Trans. Linn. Soc. London, Ser. 2, 11, 7: 125-139.
- Browning H.C., 1942. The integument and moult cycle of *Tegenaria arctica* (Araneae). — Proc. Roy. Soc. London, B, 131: 65-86.
- Browning N.O., 1954. Water balance in the tick *Ornithodoros moubata* Murray. — J. Exp. Biol., 31: 331-340.
- Bruntz L., 1904. Contribution a l'étude de l'excretion chez les Arthropodes. — Arch. Biol., 20: 217-422.
- Bucherl W., 1955–1956. Escorpiones e escorpionismo no Brasil. — Mem. Inst. Butantan, 27: 121-155.
- Buck J.B., 1962. Some physical aspects of insect respiration. — Annual Rev. Entomol., 7: 27-56.
- Buckle Ph., 1923. On the ecology of soil insects on agricultural land. — J. Ecol., 11, 1.
- Buddenbrock W., 1939. Grundriss. d. vergl. Physiologie. — Berlin.
- Buddenbrock W., Rohr G., 1922. Die Atmung von *Dixippus morosus*. — Z. S. f. allg. Physiol. 20: 111-160.
- Bulger J.W., 1928. Studies on elemental sulphur as a soil insecticide. — Ohio J. Sci., 28, 1.

- Bursell E., 1955. The transpiration of terrestrial Isopods. — J. Exp. 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, 96: 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. — Casop. Ceskosl. entomol. spol. 55: 209-219.
- Cameron A.E., 1913. The insect fauna of the soil. — J. Econ. Biol., 8, 3: 159-204.
- Cameron A.E., 1918. Life-history of the leaf-eating crane-fly *Cylindrotoma splendens*. — Ann. Ent. Soc. Amer. 11: 67-89.
- Campbell R.E., 1937. Temperature und moisture preferences of wireworms. — Ecology, 18, 4: 471-489.
- Campbell R.E., Stone M.W., 1932. The effect of sulphur on wireworms. — J. Econ. Ent., 26, 2: 967-970.
- Campbell R.E., Stone M.W., 1938. Flooding for the control of wireworms. J. Econ. Ent., 81, 2: 286-291.
- Canestrini G., 1891. Abbozzo del sistema acarologico. — Atti Ist. Veneto, Sez. 7, 2: 699-725.
- Carter G.S., 1931. Aquatic and aerial respiration in animals. — Biol. Reviews, 6, 1: 1-35.
- 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 Intern. Congr. Zool., 6: 429-445.
- Caulleury L., Mesnil F., 1901. Recherches sur l'*Hemioniscus balani* Buchh. — Bull. scient. Giard, 34: 325.
- Chapman T., 1896. On the phylogeny and evolution of the Lepidoptera from a pupal and oval standpoint. — Trans. Ent. Soc. Lond., pp. 567-587.
- Cholodkowsky N.A., 1884. Sur les vaisseaux de Malpighi chez les Lepidopteres. — C. r. Acad. sci. Paris, 95: 631-633.
- Cholodkowsky N.A., 1887. Sur la morphologie de l'appareil urinaire des Lepidopteres. — Arch. biol., III, 3.
- Chopard L., 1949. Ordre des Dictyopteres. — Dans: «Traite de zoologie», P. P. Grasse (Ed.), t. IX: 355-407.
- Christensen A., 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, 185, 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. — Intern. 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. — Turtox 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 M., 1942. Observation on the biology of *Agriotes obscurus*. — Ann. Appl. Biol., 29, 2: 181-196.
- 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., 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.
- Cotton R.T., St. George R.A., 1929. The meal-worms. — U.S. Dept. Agric. Techn., Bull. 95.
- 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.
- Cuenot L., 1911. La genese des especes animals. — Paris.
- Cuenot L., 1948. Les Onychophores. — Dans: Traité de zoologie, 8. P.-P. Grassi (Ed.), Paris, Masson et Co: 3-37.
- Cuvier G., 1805. Lecons d'anatomie comparee. — Paris.
- Dahl E., 1963. Main evolutionary lines among recent Crustacea. Phylogeny and evolution of Crustacea. — Mus. Comp. Zool., Spec. Publ.: 1-25.
- Dammermann K.W., 1925; 1937. Contribution to a study of the tropical soil and surface fauna. — Treubia 6: 107-119; 16: 121-147.
- Davey E.G., 1964. Reproduction in the insects. — Edinburgh. Oliver and Boyd. 108 pp.
- David E., 1936. Beitrage 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 W.M., 1928. The effects of variation in relative humidity on certain species of Collembola. — J. Exp. Biol., 6: 79-86.
- Davies M.E., Edney E.B., 1952. The evaporation of water from spiders. — J. Exp. Biol., 29: 571-582.
- Deal J.M., 1941. The temperature preferendum of certain insects. — J. Anim. Ecol., 10: 323-337.
- Deibel J., 1911. Beitr. z. Kenntnis von *Donacia* und *Macrolea* unter besonderer Berücksichtigung der Atmung. — Zool. Jahrb. Abt. f. Anat., 31: 107-160.
- Delaunay H., 1931. L'excretion azotée des invertébrés. — Biol. Revs, 6: 265-301.
- Delye G., 1968. Recherches sur l'écologie, la physiologie et l'éthologie des fourmis du Sahara. — These, Fac. des Sciences de l'Université d'Aix-Marseille: 1-155.
- Delye G., 1969. Perméabilité du tegument 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* Brül. — 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.
- Dewitz H., 1890. Einige Beobachtungen betreffend geschlossene Tracheensystem bei Insektenlarven. — Zool. Anz., 13: 500-504, 525-531.
- 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 (цит. по 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.
- Dowdy W., 1937. The hibernation of certain Arthropod fauna of the soil. — Proc. Missouri. Ac. Sci., 3, 4: 116-117.
- Drach P., 1935. Aperçu sur les modifications subies par le squelette, avant la mue, chez les Crustacés Decapodes. — C. r. Acad. sci. Paris, 201: 157-159.

- Dresel I.B., Moyle V., 1950. Nitrogenous excretions of Amphipods and Isopods. — J. Exp. Biol., 27: 210-225.
- Du Bois A.M., Geigy R., 1935. Beitrage zur Okologie, Fortpflanzungsbiologie und Metamorphose von *Sialis 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 kutikulare Transpiration des Insekten und ihre Abhangigkeit 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. X Intern. 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. Exp. 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.
- Elton Ch., 1943. Methods for taking censuses of the soil fauna by M. S. Ghilarov. — J. Anim. Ecol. 12, 2: 215-216.
- van Emden F.I., 1942. A key to the genera of larval Carabidae (Col.). — Trans. R. Ent. Soc. London, 92: 1-99.
- Evans A.C., 1943. Value of pF scale of soil moisture for expressing the soil moisture relations of wireworms. — Nature, 3844: 21-22.
- 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.
- Evans A.C., Gough H.C., 1942. Some notes on the biology of click-beetles. — Ann. Appl. Biol. 29, 3: 275-279.
- Fabre J.H., 1855. (цит. по A.B. Griffiths, 1892. Physiology of Invertebrata, L. Reeve and Co., London).
- Fage L., 1937. A propos de quelques nouvelles araignees apneumones. — Bull. Soc. zool. France, 62: 93-106.
- Fahlander K., 1938. Beitrage zur Anatomie und systematischen Einteilung der Chilopoden. — Zool. Bidrag, Uppsala, 17: 1-148.
- Falconer D.S., 1945. On the behavior of wireworms of the genus *Agriotes* (Coleoptera, Elateridae) in relation to temperature. — J. Exp. Biol. 21, 1-2: 17-38.
- Faussek V., 1887. Beitrage 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 uber die Exkretion bei Collembolen (Ein Beitrag zur Exkretion bei Arthropoden). — Z. wiss. Zool, 161: 210-238.
- Fidler J.H., 1936. An investigation into the relation between chafer larvae and physical factors of their soil habitat. — J. Anim. Ecol., 6, 2.
- 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 «Uadi Caam». — Boll. I. 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 Ghnbla (Tripolitania del Sud). Estr. da Studi Sassaresi, sez. III, Ann. Fac. Agrar., XVI, 2: 1-33.
- Flachs K., 1929. Experimentell-biologische Studien an Drahtwürmern. — Z. S. angew. Entom. 14, 3: 514-528.
- Florkin M., 1963. Biochemical evolution. ICSU Rev. World Sci., 5: 202-209.
- Florkin M., Duchateau G., 1943. Les formes du système enzymatique d'uricolylse et l'évolution du catabolisme purique chez les animaux. — Arch. Intern. Physiol., 53: 267-287.
- Forsslund K.H., 1944-1945. Studien über die Tierwelt des Nordschwedischen Waldbodens. — Meddelanden fran Stat. skogsforsoksanstalt. 34, 1: 1-265.
- Forster R.R., 1954. The New Zealand harvestmen (sub-order Laniatores). — Canterbury Mus. Bull., 2: 1-329.
- Fox H.M., 1952. Anal and oral intake of water by Crustacea. — J. Exp. Biol., 29: 583-599.
- Foxon G.E.H., 1935. Some functional considerations in the origin and evolution of Arthropoda. — Biol. Gener., 11, 2: 107-121.
- 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.V.B., 1938. The respiration of insect through the skin. — J. Exp. Biol. 16, 2: 266-280.
- France R., 1921. Das Edaphon. — Stuttgart.
- Frank H.R., 1937. Histologische Untersuchungen über die Verdauung bei Weberknechten. — Z. Morph. und Okol. Tiere, 33: 151-164.
- Frenzel G., 1936. Untersuchungen über die Tierwelt des Wiesenbodens. G. Fischer, Jena.
- Friedel H., 1928. Okologische und physiologische Untersuchungen an *Scutigera immaculata*. — Z. Morphol. und Oekol. 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 Naheres 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 tegument des insectes et ses curieuses adaptations. — Science Progres, 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 cryptonephridisme 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 cryptonephridisme chez les larves aquatique de Planipennes. — C. r. Acad. sci. Paris, 266: 2097-2099.
- Gerbig F., 1913. — Über Tipuliden-Larven mit besonderer Berücksichtigung der Respirationsorgane. — Zool. Jahrb. Abt. f. System., 86: 127-184.
- 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. Okologisch-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. X Intern. Congr. Entomol. Montreal, 1956, 1: 443-451.
- Ghilarov M.S., 1959. Adaptations of insects to soil dwelling. — Proc. XV Intern. Congr. Zool. London, 1958: 354-357.
- Ghilarov M.S., 1961. Evolution des modes d'insemination chez les insectes au cours de leur phylogenese. — Scientia, ser. 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. Oekologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet Basel. — Rev. Suisse zool., L: 131-224.
- Glaser 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. Exp. Med., 51: 59-81.
- Gorka A. v., 1914. Experimentelle und physiologische Beiträge zur Physiologie der malpighischen Gefäße der Kafer. — 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.
- Graber V., 1891. Über die morphologische Bedeutung der ventralen Abdominalanhänge der Insektenembryonen. — Morphol. Jahrb. (Nach Haase).
- Graveley F.N., 1915. Notes on the habits of Indian insects, myriapods and arachnids. — Rec. Indian Mus., XI: 483-539.
- Gray J., Lissmann H.W., 1938. Locomotory reflexes in the earthworm. — J. Exp. Biol., 16, 4: 506-521.
- Gray J., Lissmann H.W., 1938. An apparatus for measuring the propulsive forces of the locomotory muscles of the earthworm and other animals. — J. Exp. Biol., 16, 4.
- 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. Exp. 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 (Frankl. 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.
- Haas 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.
- Haase A., 1889. Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriapoden. — Morph. Jhb., 16.

- 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.
- Hadzi 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. ecol. et biol. sol, III: 343-354.
- Hamilton C.C., 1917. The behavior of some soil insects in gradients of evaporating power of air, carbon dioxide and ammonia. — Biol. Bull., 82: 159-182.
- Handlirsch A., 1925. Phylogenie.— In: Chr. Schröder Handbuch der Entomologie, III. Jena, G. Fischer.
- Handschin E., 1958. Die systematische Stellung von Collembolen. — Proc. X Intern. Congr. Entomol., Montreal, 1956, 1: 499-508.
- Hansen H.J., Sorensen 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.
- Harms J.W., 1934. Wandlungen des Artgefüges unter natürlichen und künstlichen Umweltbedingungen. — Leipzig.
- Harmsen R., 1966. The excretory role of pteridines in insects. — J. Exp. Biol., 45: 1-13.
- Harnisch O., 1954. Die physiologische Bedeutung der praanalen 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.
- Hawkins J.H., 1936. The bionomics and control of wireworms in Maine. — Maine Agric. Exp. Sta., Bull. 381.
- Hayes W.P., 1930. Morphology, taxonomy and biology of larval Scarabaeoidea. Illinois Biol. Monogr. 12: 85-203.
- 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.
- Henson H., The theoretical aspect of insect metamorphosis. — Biol. Reviews, 21, 1: 1-14.
- Herzog L., 1935. Notes faunistiques de Camargue. — Bull. Soc. Zool. de 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.
- Hesse R., 1924. Tiergeographie auf oekologischer Grundlage. — Jena.
- 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, 2: 176-183.
- Holdgate M.W., 1955. The wetting of insect cuticle by water. — J. Exp. Biol., 32: 591-617.
- Holdgate M.W., 1956. Transpiration through the cuticles of some aquatic insects. — J. Exp. Biol., 33: 107-118.
- Holdgate M.W., Seal M., 1956. The epicuticular wax layers of the pupa of *Tenebrio molitor* L. — J. Exp. Biol., 33: 82-106.
- Horne F.E., 1968. Nitrogen excretion in Crustacea. I. The herbivorous land crab *Cardisoma guanthumi* Latreille. — Comp. Biochem. and Physiol., 26: 687-695.
- Hrabe S., 1948. O dychaechi ustrojich blesivce *Synurella ambulans* (Amphipoda). — Sborn. Klubu prirodoved. v Brne, XXVIII. Zvl. ot.: 1-3.
- Hubbs C.L., 1944. Concepts of homology and analogy. — Amer. Naturalist, 78: 289-307.
- Hubert M., 1964. Contribution a l'etude du catabolisme azote des Myriapodes. XII Intern. Congr. Entomol. London, Programme: 34.
- Hubert M., 1968. Contribution a l'etude de l'excretion chez les Myriapodes (Progoneates et Opisthognates). — 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.
- Hyslop J.A., 1917. The phylogeny of the Elateridae based on larval characters. — Ann. Ent. Soc. Amer. 10: 241-263.
- Imms A.D., 1934. Textbook of entomology. 3rd ed. — London.
- Imms A.D., 1937. Recent advances in entomology. — London.
- 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. Romme. 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: 303-315.
- Jackson F.H., 1890. Studies in the morphology of the Lepidoptera. Pt. I. — Trans. Linn. Soc. Lond. 2-d Ser., 5, 4: 143-186.
- Jacot A.P., 1936. Soil structure and soil biology. — Ecology 17, 3: 359-379.
- Jacot A.P., 1940. The fauna of the soil. — Quart. Review Biol., 16, 1: 28-58.
- Jones E.W., Shirck F.H., 1942. The seasonal vertical distribution of wireworms. — J. Agric. Res., 66, 3: 125-142.
- Jeschikov J., 1936. Metamorphose, Cryptometabolie und direkte Entwicklung. — Zool. Anz., 114: 141-151.
- Jeřewska M.M., Poremska Z., Gorszkowski B., 1964. Wydalanie azotowe u zwierzat bezkregowych. — Postzpy biochem., 10: 381-389.
- Johannsen O.A., Butt F.H., 1942. Embryology of insects and myriapods. — McGraw-Hill Publ. Co.
- Joly R., 1962. Etudes experimentales de la resistance a 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. Hazelhoff). — Z. vergl. Physiol., 5: 179-186.
- Juberthie Chr., 1964. Recherches sur la biologie des Opilions. — Ann. speleol., XIX: 1-238.
- Juberthie-Jupeau L., 1956. Existence de spermatophores chez les Symphyles. — C. r. Acad. sci. Paris, 243: 1164-1166.
- Juberthie-Jupeau L., 1963. Recherches sur la reproduction et la mue chez les Symphyles. — Arch. zool. exper. et gen., 102: 1-172.
- Juberthie-Jupeau L., 1964. Reproduction et mue chez les Symphyles. — Rev. ecol. et biol. sol, 1: 21-40.
- Juberthie-Jupeau L., 1965. Pontes et premiers stades chez deux espèces du genre *Symphylella* (Symphyles, Scolopendrellidae). — Rev. ecol. et biol. sol, 2: 53-64.
- Jucci C., Springhetti A., 1952. Evolution of seminal vesicles in Isoptera. — Trans. IX Intern. Congr. Entomol., 1: 130-132. Amsterdam.
- Кдстнер А., 1929. Bau und Funktion der Fдchertracheen einiger Spinnen. — Z. Morphol. und Цkol. Tiere, 13: 463-558.
- Кдстнер А., 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 Okologie von Tarsonemiden. — Biol. Zbl., 84: 47-80.
- Kassianow W., 1914. Die Frage uber 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.
- Kennedy C.H., 1928. Evolutionary level in relation to geographic, seasonal and diurnal distribution of insects. — Ecology, 9, 4: 267-312.
- Kerensky J., 1930. Beobachtungen ьber die Entwicklung der Eier von *Anisoplia*. — Z. S. f. angew. Entom., 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., 1960. Spermatophore production in *Blatella germanica*. — Proc. Roy. Entomol. Soc. 25: 53-61.
- Kilby B.A., 1963. The biochemistry of the insect fat body. — Adv. Insect Physiol., I: 111-174.
- Kilby B.A., Nevill S., 1957. Amino-acid metabolism in locust tissue. — J. Exp. Biol., 34: 256-289.
- King K.M., Arnason A.P., Glen R., 1933. The wireworm problem in field crops of Western Canada. — Saskatoon Leaflet., Dept. Agric. Canada № 35. Sask.
- Kinkel H., 1955. Zur Biologie und Okologie des getupfelten Tausendfубes (*Blaniulus guttulatus* Gerv.). — Z. angew. Entomol., XXXVII, 4: 401-436.
- Kirby W., 1800. Some observations upon insects that prey upon timber. — Trans. Linn. Soc., 5, 26: 246-258.
- Klingel H., 1956. Indirekte Spermatophoreнbertragung bei Chilopoden (Hundertfьbler) beobachtet bei der «Spinnenassel» *Scutigera coleoptrata* Latzel. — Naturwissenschaften, 43: 311.
- Klingel H., 1957. Indirekte Spermatophoreнbertragung beim Scolopender (*Scolopendra cingulata* Latreille). — Naturwissenschaften, 44: 338.

- Klingel H., 1959a. Die Paarung des *Lithobius forficatus*. — Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. in Munster: 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 Dunen-Tenebrioniden der Namibwüste Südwest — Afrikas und Angolas. — Lunds Univ. Arsskr. n. f., Avd. 2, 58: 1-25.
- Koch H.J., 1938. The absorption of chloride ions by the anal papillae of Diptera larvae. — J. Exp. Biol., 15: 152-160.
- Koizumi T., 1932. Studies on the exchange and the equilibrium of water and electrolytes in a Holothurian *Caudina chilensis*. — Sci. Rep. Tohoku Univ., Ser. 4. Biol., 7: 259-311.
- Kolbe H.J., 1893. Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin.
- Komarek J., 1955. O nevhodnosti nazvu a skupiny Tracheata. — Rocenke Ceskosl., spolecnosti entomol., 52: 49-51.
- Kowalevsky A., 1890. Ein Beitrag zur Kenntnis der Excretionorgane. — Biol. Cbl., 9: 33-128.
- Kowalevsky A., 1892. Sur les organes excreteur des Arthropodes terrestres. — Congr. Intern. zool. Moscou, 2.
- Kramer P., 1877 (nach S. Thor, 1931. Einführung in das Studium der Acarina. — F. Dahl. 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. On 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.
- Kuonen D.J., 1959. Excretion and waterbalance in some land Isopods. — Entomol. exper. et appl., 2: 287-294.
- Kuhnelt W., 1928. Über den Bau des Insektskelettes. — Zool. Jahrb. (Anat.), 50: 219-278.
- Kuhnelt W., 1949. Über Vorkommen und Verteilung reduzierender Stoffe im Integument der Insekten. — Österreich. Zool. Z., II, 223-241.
- Kuhnelt W., 1950. Bodenbiologie, Wien, Verl. Herold.
- Kuhnelt W., 1955. Typen des Wasserhaushaltes der Tiere. — Sitzungsber. Osterreich. Akad., Wiss., Math.-naturwiss. Kl., Abt. 1, 164: 49-64.
- Kuhnelt W., 1958. Über die Herkunft der Bodentierwelt des Festlandes. — XV Intern. Congr. Zool., Sect. IV, paper 9.
- Kuhnelt W., 1960. Soil Biology. — London.
- Kukenthal W., 1930-1933. Handb. d. Zool.
- Lafon M., 1941. Sur la composition du tegument des Crustaces. — 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.), (II), 5: 113-146.
- Lafon M., 1948. Nouvelles recherches biochimiques et physiologiques sur le squelette tegumentaire des Crustacés. — Bull. Inst. Oceanogr. Monaco, 45: 1-28.
- Lagerspetz K., Lehtonen A., 1961. Humidity reactions of some aquatic isopods in the air. — Biol. Bull., 120: 38-43.
- Lagerspetz 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.
- Lai 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.
- Lameere A., 1900. La raison d'être de métamorphoses chez les insectes. — Ann. Soc. Ent. Belgique, 43: 619-636.
- Lameere A., 1922. L'évolution des Arthropodes. — Soc. Roy. des Sci. med. et nat. Bruxelles. Vol. jub., pp. 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. Intern. Kongr. Entomol. Wien, 1: 355-357.
- Lane M.C., 1933. Recent progress in the control of wireworms. — Proc. World's Grain Exhib. and Confer., 2. Ottawa.
- Lane M.C., Jones E.W., 1936. Flooding as a means of reducing wireworm infestation. — J. Econ. Ent., 10, 5: 842-850.
- Langenbuch R., 1932. Beiträge zur Kenntnis der Biologie von *Agriotes*. — Z. angew. Entomol., 19, 2: 278-300; 20, 2: 296-306.
- Langenbuch R., Subklew W., 1934. Zur Frage der Drahtwurmbekämpfung mit Kalisalzen. — Die Ernährung der Pflanze, 17.
- 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.
- Ledebrun J. v., 1941. Der Sauerstoff als ökologischer Faktor. — Erg. d. Biol., 16: 173-361.
- Lees A.D., 1943. On the behavior of wireworms of the genus *Agriotes*. I, II. — J. Exp. Biol., 20, 1: 43-60.
- 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. Exp. 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.
- Lefroy M., 1923. Manual of Entomology. — London.
- 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 Chelicerates. 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.
- Leisewitz W., 1906. Über chitinoſe Fortbewegungsapparate einiger Insektenlarven. — München.
- Lindsay E., Oxygen-dioxide exchange of a silverfish. — Austr. J. Expt. Biol., 17: 365-374.
- 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 mecanisme cytologique de l'elimination de matieres colorantes dans quelques organes excreteurs. — 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* Stel. — 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 *Calpodethlius* (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. expir. et gener., 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 hewitti*. — 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 Myrmeleonenlarven als Spinnndrüsen. — 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., 1945. The effect of atmospheric humidity on animal life. — Phys. Zool. 18, 2: 103-134.
- 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, 3: 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 I., 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.
- Mail G.A., 1930. Winter soil temperatures and their relation to subterranean insect survival. — *J. Agr. Res.*, 41, 8: 571-592.
- Mail G.A., 1932. pH and wireworm incidence. — *J. Econ. Ent.*, 26, 11: 836-840.
- Malek S.R.A., 1958. The appearance and histological structure of the cuticle of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.). — *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 Paupoda. — *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. Exp. Biol.*, 14, 4: 470-472.
- Marcus B.A., 1930. Untersuchungen über die Malpighischen Gefäße bei Käfern. — *Z. Morphol. und Ökol. Tiere*, 19, 4: 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., 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 symphyleoner Collembolen. — *Naturwissenschaften*, 43: 137-138.
- Mayer H., 1957. Zur Biologie und Ethologie einheimischer Collembolen. — *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 85: 501-570.
- McColloch J.W., Hayes W.P., 1923. Soil temperature and its influence on white grub activities. — *Ecology*, 4.
- 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 C¹⁴ formate in the ureide 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 experimentales sur les chenilles de *Galleria*. — *Arch. Zool. Exper.* (4), VIII: 489-588.
- Metcalf C., Flint W., 1928. Destructive and useful insects. — N.Y.-L.
- Metschnikoff E., 1874. Embryologie der doppelfüssigen Myriapoden (Chilognatha). — *Z. wiss. Zool.*, 24: 253-283.
- Metzger R., 1960. Kamelhalsfliegen. — *Die neue Brehm-Bucherei, Wittenberg-Lutherstadt*, 47 S.
- Miall L.C., 1893. Dicranota: a carnivorous Tipulid larva. — *Trans. Ent. Soc., London*.
- Miles H.W., Cohen M., 1935. The glasshouse Symphyliid 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 secreteurs des tubes de Malpighi des Araneides. — *Compt. rend. Assoc. Anat. Turin*, 20.
- Millot J., 1949. Ordre des Araneides. — *Dans Traite de zoologie*, 6, P.-P. Grasse (Ed.). Paris, Masson et Cie.
- Millot J., Fontaine M., 1937. La teneur d'eau des araneides. — *Bull. Soc. zool. France*, 62: 113-119.
- Millot J., Vachon M., 1949. Dans «Traite de Zoologie», VI. P.-P.-Grasse (Ed.). Paris.
- Mitchell R., 1957. The mating behaviour of Pionid water mites. *Airier. 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., Hedin 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. Exp. Biol.*, 35: 74-84.
- Mudlinger 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.
- Morris H.M., 1922-1927. The insect and other invertebrate fauna of arable land at Rothamsted. — *Ann. Appl. Biol.* 9, 14.
- Morrison P.R., 1946. Physiological observation on water loss and oxygen consumption in *Peripatus*. — *Biol. Bull. Woods Hole*, 91, 2: 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. Exp. Biol.*, 34: 425-446.
- Needham A.E., 1960. Properties of the connective tissue pigment of *Lithobius forficatus*. — *Comp. Biochem. and Physiol.* 1: 72-100.
- Needham A.E., 1962. Arginase activity in earthworms. — *Comp. 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. — *Osterr. Zool. Z.*, 5: 123-158.
- Nemenz H., 1955: Über den Bau der Kutikula und dessen Einflub auf die Wasserabgabe bei Spinnen. — *Sitzungsber. Osterr. 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.*, 189: 82-114.
- Nemenz H., Gruber J., 1967. Experimente und Beobachtungen an *Heterometrus longimanus petersii* (Thorell) (Scorpiones). — *Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien*, 107: 5-24.

- Newell A.G., 1918. The comparative morphology of the genitalia of insects. — Ann. Ent. Soc. Amer., 11, 2: 109-156.
- 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. Exp. Biol., 40: 681-700.
- Noirot M.Ch., Noirot-Timothee C., 1960. Mise en evidence d'ultrastructure absorbantes dans l'intestin posterieur 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. Memoire sur la composition chimique des parties cornées des insectes. — Mem.Soc. hist. natur. Paris, 1: 29-42.
- Oertel R., 1924. Biologische Studien uber *Carabus granulatus* L. — Zool. Jahrb., Abt. f. Georg. u. Biol., 48, 5/6: 299-366.
- Oldham J.H., 1925. On the larval stages of *Pedicia rivosa*. — Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh., 21, 2: 33-64.
- Oldham J.H., 1929. On the final larval instar of *Tipula*. — Ibid., 21, 5: 217-252.
- 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.
- Paclt J., 1956. Biologie der primar flugellosen Insekten. Jena. G. Fischer.
- Pages J., 1967. Donnees sur la biologie de *Dipljapyx humberti* (Grassi). — Rev. ecol. et biol. sol, IV: 187-281.
- Palmen E., Rantala M., 1954. On the life-history and ecology of *Pachymerium ferrugineum* (C.L. Koch). — Arch. Soc. zool. bot. Fennicae «Vanamo», 16, 3: 1-44.
- Palmen J.A., 1877. Zur Morphologie des Tracheensystems. — Helsingfors.
- Palmgren P., 1939. Okologische und physiologische Untersuchungen uber 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. Exp. Biol. 31: 218-227.
- Patten B.M., 1917. Reaction of whip-tail scorpions to light. — J. Exp. 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. Exp. Zool., 81: 437-451.
- Pauly F., 1952. Die «Copula» der Oribatiden. — Naturwissenschaften, 39: 572-573.
- Pauly F., 1956. Zur Biologie einiger Belbiden. — Zool. Pahrh. (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.
- Pavati M., 1954b. Studi sugli Scorpioni. I. Una nuova caratteristica tipica del tegumento degli Scorpioni. — Boll. zool., XXI: 283-291.
- Pavlovsky E.N., 1912. Scorpiotomische Mitteilungen. IV. — Zool. Jahrb. (Anat.), 48: 493.
- Payne N.M., 1928. Gold hardness in the Japanese beetle *Popillia japonica*. — Biol. Bull., 56: 163-179.
- Pearse A.S., 1936. The migration of animals from sea to land. — Durham, Duke Univ. Press.
- Perez J., 1911. Disques imaginaires des pattes chez le *Phytonomus*. — C. R. Soc. Biol., 171.
- Perttunen V., 1961. Reactions de *Ligia italica* F. a la lumiere et a l'humidite de l'air. — Vie et milieu, XII, 2: 219-259.
- Peschen K.E., 1939. Untersuchungen uber 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. Exp. 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 phenomenes de la digestion chez les insectes. — Мйм. Acad. Roy. Belg., XLI: 1-124.
- Plateau F., 1874. Recherches sur les phenomenes de la digestion et sur la structure de l'appareil digestif chez les Myriapodes de Belgique. — Mem. Acad. Roy. Belg., 41: 3-88.
- Plateau F., 1876. Recherches sur les phenomenes de la digestion et sur la structure de l'appareil digestif chez les Myriapodes. — Мйм. Acad. Sci. Belg., 42: 1-94.
- Poggendorf D., 1956. Über rhythmische sexuelle Activität und ihre Beziehungen zur Hautung und Haarbildung bei arthropoleoner Collembolen. — Naturwissenschaften, 43: 45.
- Poisson R., Razet P., 1953. (цит. по Gilmour 1961). C. r. Acad. sci. Paris, 237: 1362.
- Poll M., 1932. Note sur la fonction des tubes de Malpighi des Coleopteres. — 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 a l'étude de histophysiologie de l'appareil urinaire des larves de Мурмйльонидйс. — Мйм. 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.
- Portier P., Rorthays R., 1926. Sur la composition chimique de l'atmosphère interne de cocons de *Bombyx mori*. — C. R. Soc. Biol., 96: 1394-1395.
- Poulton E.B., 1890. The external morphology of the lepidopterous pupa. — Trans. Lin. Soc. Lond. Zool., 6, 5: 187-212.
- 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 a 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'Hydrophytes. — 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.
- Ramann E., 1911. Bodenkunde. 3 Aufl. — Berlin.
- Ramazzotto L.J., Ludwig D., 1967. Differences in composition of the fat body of normal and aposymbiotic cockroaches (*Periplaneta americana*). — Ann. Entom. Soc. Amer., 60: 227-230.
- Ramsay J.A., 1935. The evaporation of water from the cocroach. — J. Exp. 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. Exp. Biol., 35: 871-891.
- Razet P., 1956. (цит. по Gilmour, 1961). C. r. Acad. sci. Paris, 243: 185.
- Razet P., 1964. Le probleme d'acide urique chez les Arthropodes antennates. — XII Intern. Congr. Entomol. London, Progr. 33.
- Reisinger E., 1924. Die terricolen Rhabdocoelen. — Zool. Anz., 59: 128-143.

- Reinders D.E., 1933. Die Funktion der Corpora alba bei *Porcellio scaber*. — Z. vergl. Physiol., 20: 291-298.
- Remane, A. 1935. Gastrotricha. — 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 a l'etude d'appareil respiratoire et de la respiration chez quelques invertébrés. Nancy.
- Remo P., 1932. Sur la faune detricole des forets. — C. R. Ac. Sci. Paris, 194: 127-131.
- Rennie J., 1917. On the biology and economic significance of *Tipula paludosa*. — Ann. Appl. Biol., 3, 2-3: 116-136.
- 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: 303-369.
- Rittershaus K., 1927. Studien zur Morphologie und Biologie von *Phyllopertha horticola* L. und *Anomala aenea* Geer. — Z. Morph. u. Okol. Tiere, 8: 271-408.
- Robson E.A., 1964. The cuticle of *Peripatopsis moseleyi*. — Quart. J. Microsc. Sci., 105: 281-299.
- Rocco M.L., 1938. Le metabolisme des composés d'origine purique chez les insectes. — C. r. Acad. sci. Paris, 207: 1006-1008.
- Rommel L.G., 1935. An example of Myriapods as mull formers. — Ecology, 16, 1.
- Rommel L.G., 1935. Ecological problems of the humus layer in the forest. — Cornell Univ., Agr. Exp. Sta., Mem., 170.
- 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. Exp. Biol. 33: 29-44.
- Roots B. I., 1960. Some observations on the chloragogenous tissue of earthworms. — Comp. 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.
- Salmon J.T., 1941. The Collembolan fauna of New-Zealand. — Trans. Roy. Soc. N. Z., 70, 4: 282-431.
- Salmon J.T., 1942. A new species of *Onychiurus* from New-Zealand. — Trans. Roy. Soc. N. Z., 72: 158-159.
- Salt G., Hollick F.S.J., 1944. Studies of wireworm populations. — Ann. Appl. Biol., 31, 2: 52-64.
- Saudray Y., 1961. Recherches biologiques et physiologiques sur les Myriapodes Diplopodes. — Mem. Soc. Linnéenne Normandie (nouv. ser.), sect, zool., 2: 1-126.
- Savory T., 1946. Arachnida. — London-N. Y., Acad. Press: 1-287.
- Schaerffenberg B., 1942. Der Einfluss von Humusgehalt und Feuchtigkeit des Bodens auf die Frasstatigkeit der Elateridenlarven. — Anz. Schadlingsk., 18, 12: 133-136.
- 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 arthropleoner Collembolen. — Z. Morphol. und Zool. Tiere, 41: 265-277.
- Schaller F., 1954. Indirekte Spermatophorenbtragung bei *Campodea* (Apterygota, Diplura). — Naturwissenschaften, 41: 406-407.
- Schaller F., 1958. Weitere Beitrage zum Problem der indirekten Spermatophoren-Obertragung und Versuch eines Systems der Verhaltensphдnomene. Forsch. u. Fortschr., 32: 200-204.
- Schaller F., 1962. Die Unterwelt des Tierreiches. — Berlin, Gittingen, Heidelberg, Springer Verl.: 1-126.
- Schaller F., 1964. Das Paarungsverhalten der Bodenliere. — Rundschau, 17: 384-391.
- Schatz L., 1952. The development and differentiation of Arthropod procuticle: Staining. — Ann. Entomol. Soc. America, 45: 678-686.
- Schimkewitsch W., 1884. Etude sur l'anatomie de l'эpeire. — Ann. Sci. nat. zool., ser. G, XVII: 1.
- Schlieper C., 1935. Neuere Ergebnisse und Probleme aus dem Gebiet der Osmoregulation wasserlebender Tiere. — Biol. Reviews, 10, 3: 334-360.
- Schliwa W., 1965. Vergleichend-anatomisch-histologische Untersuchungen ьber die Spermatophorenbildung bei Collembolen. — Biol. Jahrb. (Anat.), 82 : 445-520.
- Schliwa W., Schaller F., 1963. Die Paarbildung des Springschwanzes *Podura aquatica*. — Naturwissenschaften, 50: 698.
- 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. XVI Intern. Congr. Zool., 6: 391-425.
- Schmidt-Nielsen K., Schmidt-Nielsen B., 1952. Water metabolism in mammals. — Physiol. Rev., 32: 135-166.
- Schumann K., Schaller F., 1954. Das Paarungsverhalten von *Polyxenus lagurus* L. — Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. Tьbingen, 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. ьber das Fortpflanzungsverhalten von Anystiden-Mannchen (Acari, Trombidiformes). — Naturwissenschaften, 53: 162.
- Schwan H., 1940. Beitrag zur Kenntnis der Atmung holometaboler Insekten wаhrend der Metamorphose. — Arkiv zool., 32, 9: 1-15.
- Schwerdtfeger F., 1939. Freilanduntersuchungen zur Biologie des Maikaferengerlings. — Verh. d. VII Int. Kongr. f. Entomol. 3, Weymar, S. 2240-2252.
- 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 Okol. Tiere, 25: 262-507.
- Seifert G., 1961. Die Tausendfussler (Diplopoda). — A. Ziemsen Verl., Wittenberg Lutherstadt: 1-76.
- Sellke K., 1936. Biologische und morphologische Studien an schдdlichen Wiesenschnaken. — Z. S. wiss. Zool. 148: 466-555.
- 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., 1066. Basic Arthropodan stock. — Pergamon Press.
- Shaw J., 1955. The permeability and structure of the cuticle in the aquatic larva of *Sialis lutaria*. — J. Exp. Biol., 32: 330-352.
- Shelford V.E., 1912. Ecological succession. V. — Biol. Bull., 23, 6: 331-367.
- Shelford V., 1913. The reaction of certain animals to gradient of evaporating power of the air. — Biol. Bull., 26: 79-120.
- Shirck F.H., Lanchester H.P., 1936. Wireworm-infestation trends. — U.S. Dept. Agric., Circ. 408: 1-9.

- Shulov A., 1956. Observations on the mating habits of scorpions. — Abstr. X Intern. Congr. Entomol. Montreal, Sect. 9: 1276.
- Shulov A., Amitai P., 1958a. On the mating habits of two species of scorpions, *Leiurus quinquestriatus* 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. Sekaci. — Fauna CSR, sv. 8. Praha: 1-272.
- Silvestri F., 1905. Metamorfosi e costumi della *Lebia scapularis*. — Redia, 2, 1: 68-84.
- 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., 1931. Morphology of the insect abdomen Pt. I. — Smithson. Misc. Coll. 85, 6.
- 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, 6.
- 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., 1925-1937. Handbuch d. Pflanzenkrankheiten 4-6. — 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. Exp. Biol 31: 491-496.
- Srivastava P.N., 1962. Physiology of excretion in the larva of *Corycyra 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. Widiogonki — Diplura. Klucze 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. Exp. Biol., 35: 85-95.
- Staddon B.W., 1959. Nitrogen excretion in nymphs of *Aeschna cyanea* (Mull.) (Odonata, Anisoptera). — J. Exp. 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. Exp. Biol., 40: 563-571.
- Staddon B.W., 1964. Water balance in *Corixa dentipes* (Thoms.) (Hemiptera-Heteroptera). — J. Exp. Biol., 41: 609-619.
- Stammer H.J., 1935. Bau und Bedeutung der Malpighischen Gefasse der Coleopteren. — Z. Morphol. und Okol. Tiere, 29: 196-217.
- Stefani R., 1953. Un particolare modo di accoppiamento negli Insetti Embiotteri. — Rendiconti Accad. Naz. Lincei, ser. XIII, XIV: 544-549.
- Stefanski W., 1922. Excretion chez les nematodes libres. — Arch. biol. Soc. sci. Varsovie. 1: 1-33.
- Stormer Leif, 1944. On the relationships and phylogeny of fossil and recent Arachnomorpha. — Oslo. Norske Videnskaps Akad., 1, 5.
- Strebel O., 1932. Beiträge zur Biologie, Ökologie und Physiologie einheimischer Collembolen. — Z. Morphol. und Okol. Tiere, 25: 31-151.
- Strenzke K., 1957. Terrestrische Chironomiden. XVII. *Thalassomithia thalassophila*. — Kieler Meeresforsch., XIII, 263-274.
- Strenzke K., 1958. Lebensformen und Phylogenie der terrestrischen Chironomiden. — XV Congr. Zool., Sect. IV, paper 2: 1-4.
- Strickland A.H., 1945. A survey of the Arthropod soil and litter fauna (Trinidad). — J. Anim. Ecol., 14, 1: 1-11.
- Strickland A.H., 1927. Wireworms of Alberta. — Alberta Agric. Exp. Sta., Edmonton.

- Strickland A.H., 1939. Life-cycle and food requirements of the Northern grain wireworm. — J. Econ. Ent., 32, 2: 322-329.
- Stschelkanowzef I.P., 1896. Respirationsorgane bei Pseudoscorpionen. — Zool. Anz., 19.
- Stschelkanowzef 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 Silberfischhens (*Lepisma saccharina* L.). — Verhandl. Dtsh. 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. *Agriotes lineatus* und *Agriotes obscurus*. — Z. S. angew. Ent., 21, 1: 96-122.
- Subklew W., 1934. Physiologisch-experimentelle Untersuchungen an einigen Elateriden. — Z. Morphol. und Okol. Tiere, 28: 184-228.
- Subklew W., 1934. Über Schadaufreten wenig bekannter Drahtwurmart. — Z. S. f. Pflanzenkrankh., 44: 227-231.
- Subklew W., 1934. Physiologische Unterschiede schadlicher Elateridenarten. — Arb. über Phys. und Entom., 1, 3: 218-224.
- Subklew W., 1934. Reizphysiologisches Verhalten der Larve von *Agriotes obscurus*. — Z. S. vergl. Physiol., 21, 2: 157-166.
- Subklew W., 1936. Beziehung zwischen der Lebensfähigkeit der Larven von *Melolontha* und dem Salzgehalte des Aussenmediums. — Z. S. Forst- u. Jagdwesen, S. 145-162.
- Subklew W., 1938. Zur Morphologie der Larve von *Melolontha*. — Arch. f. Naturgesch., 7: 270-304.
- Subklew W., 1938. Die Bekämpfung der Elateriden. — Z. S. angew. Ent., 24, 4.
- 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 akar. — Slov. Akad. Znanosti in Umetnosti, Ljubljana.
- Thorpe W.H., 1928. The elimination of carbon dioxide in Insects. — Science, 78, 1766: 433-434.
- Thorpe W.H., 1933. Tracheal and blood gills in aquatic insect larvae. — Nature, 131: 549.
- Thorpe W.H., Crombie A.C., Hill R., Darrah J.H., 1945. The food-finding of wireworms (*Agriotes* spp.). — Nature, 166, 3924: 46-47.
- 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 sécrétion. — Ann. Fac. Sci. Marseille, 16: 179-235.
- Treherne J.E., 1954. The exchange of labelled sodium in the larva of *Aedes aegypti* L. — J. Exp. Biol., 31: 386-401.
- Treherne J.E., 1958. The absorption of glucose from the alimentary canal of the locust *Schistocerca gregaria*. — J. Exp. Biol., 35: 297-306.
- Tuxen S.L., 1958. Relationships of Protura. — Proc. X Intern. Entomol. Congr. Montreal, 1956, I: 493-497.
- Tuxen S.L., 1964. The Protura. Paris, Hermann.

- Vachon M., 1938. Recherches anatomiques et biologiques sur la reproduction et le developpement des Pseudoscorpiones. — Ann. sci. nat. zool. ser. 11, I.
- Vachon M., 1953. The biology of scorpions. — Endeavour, 12: 80-89.
- Vachon M., 1963. Chelicerates. Zoologie 2, Les Arthropodes. — Encyclopedie de la Pleiade. 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'evolution et la classification des Oniscoidea (Isopodes terrestres). — Bull. biol. France et Belg., Suppl. XXX: 1-136.
- Varleo M.A., 1937. Aquatic insect larvae which obtain oxygen from the roots of plants. — Proc. Roy. Ent. Soc. Lond., 12: 55-60.
- Vejdovskv F., 1895. Zur vergl. Anatomie der Turbellarien. — Z. S. Wiss. Zool., 40, 1-2: 140-182.
- Veneziani A., 1903. Valore morfologica, fisiologica e filogenetica dei tubi malpighiani. — Ferrara, I: 1-90 (по Н.Я. Кузнецову, 1948).
- Verhoeff C., 1896. Zur Morphologie der Segmentanhänge bei Insekten und Myriapoden. — Z. Anz., 19, 511: 378-383; 512: 385-388.
- Verhoeff K.W., 1917. Zur Kenntnis der Atmung und der Atmungsorgane der Isopoda Oniscoidea. — Biol. Zbl., 37: 113-127.
- Verhoeff K.W., 1920. Über die Atmung der Landasseln. — Z. S. f. Wiss. Zool., 118.
- Verhoeff K.W., 1925. Chilopoda. — In Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. V.
- Volz P., 1934. Untersuchungen über Mikroschichtung der Fauna von Waldboden. — Zool. Jahrb. Abt. für System., Ökologie und Geographie d. Tiere, 66, 3/4: 155-290.
- Walker E.M., 1932. Prognatism and hypognatism in insects. — Canad. Ent., 64, 10: 223-229.
- Waloff N., 1941. The mechanisms of humidity reactions of terrestrial isopods. — J. Exp. 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.
- Wardle R.A., 1926. The respiratory system of contrasting types of crane-fly larvae. — Proc. Zool. Soc. Lond. Pt. I, p. 24.
- Wardle R.A., Taylor E.A., 1926. The head skeleton of crane-fly larvae. — Proc. Zool. Soc. Lond. Pt. I, pp. 1-23.
- 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 *Diataraxia 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. X Intern. Congr. Entomol., Montreal, 1956, I: 535-541.
- Weber R., 1933. Handbuch der Entomologie. — Leipzig.
- Weinland E., 1905. Über den anaeroben Abschnitt der intermediären chem. Prozesse in den Puppen von *Calliphora*. — Z. S. Biol., 47: 232-243.
- Wells G.C., 1944. Mechanism of burrowing in *Arenicola marina* L. — Nature, 3908: 396.
- 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 Wächerscorpione. Wittenberg, A. Ziemsen Verl.
- Weygoldt P., 1966b. Vergleichende Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie der Pseudoscorpione. — Z. Morphol. und Okol. 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. Exp. Biol., 8: 411-459.
- Wigglesworth V.B., 1931. The respiration of insects. — Biol. Reviews, 6: 181-220.
- 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.Exp.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 a. Co.
- Wigglesworth V.B., 1957. The physiology of insect cuticle. — Ann. Rev. Entomol., 2: 27-54.
- Wilcke U., 1954. Mediterrane Gastrotrichen. — 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 ichtologiques 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.
- Winterstein R., 1911. — Hb. d. vergl. Physiol.
- Withicombe C.L., 1921. On the life-history of *Boreus hyemalis*. — Trans. Entomol. Soc. London, pts III, IV: 312-318.
- Withicombe C.L., 1922. Notes on the biology of some British Neuroptera (Planipennia). — Trans. Entomol. Soc. London, pts. III, IV: 501-594.
- Withicombe 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.
- Woodworth C.E., 1938. The relation of wireworms to arsenicals. — J. Agr. Res., 57: 229-238.
- Wrede F., Treeck A., 1926. Beiträge zur Atmung der Insekten. I. — Mitt. über die Tracheenatmung bei Raupen. Pflüg. Arch., 211: 228-243.
- Wygodzinsky P., 1958. Beobachtungen an Spermatolophiden und Spermatophoren bei Nicoletiidae (Thysanura, Insecta). — Zool. Anz., 160: 380-387.
- Yonge C.M., 1932. On the nature and permeability of chitin. — I. — Proc. Roy. Soc. London, B, III: 218-239.
- Zabinski J., 1933. Copulation exterieure chez les Blattes. — Comp. rend. Soc. biol., 112: 596-598.
- Zolessi L.C. de, 1956. Observaciones sobre el compartamiento sexual de *Bothriurus bonariensis* (Koch.). — Bol. Fac. Agris. Mont. Uruguay, 35: 1-10.

СТАТЬИ

РОЛЬ ПОЧВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ В ФОРМИРОВАНИИ ГУМУСОВОГО СЛОЯ ПОЧВЫ*

Развитое В.В. Докучаевым представление о почве как об особом естественно-историческом теле положило начало развитию новой отрасли естествознания, науки о почве.

Со времен Докучаева почва рассматривается нашими передовыми учеными как «природное тело», возникающее на поверхности суши в результате сложной и многообразной взаимосвязи организмов со средой, в результате воздействия организмов на «кору выветривания». В дальнейшем развитии эти представления послужили В.Р. Вильямсу для развернутого обоснования положения о том, что основным свойством почвы является ее плодородие.

Академики В.Р. Вильямс и В.И. Вернадский особенно четко подчеркивали, что все свойства почвы зависят от деятельности населяющих ее организмов и рассматривали почву как характерный пример «биокосных тел». Специфика почвы, позволяющая выделить ее как особое естественно-историческое тело, зависимость ее свойств от населяющих ее различных групп организмов, должны, казалось бы, привлечь внимание биологов всех специальностей, и учение об организмах, населяющих почву, и об их взаимосвязях со средой должно было бы выделиться в самостоятельную отрасль современной биологии. Однако такая наука до сих пор не оформилась. Население почвы, его состав, численность, характер и периоды активности и т.д. остаются до сих пор для большинства местностей слабо изученными. Обзоры почвенного населения, особенно почвенных животных, страдают исключительной неполнотой в сравнении, например, с данными о населении водоемов.

Учение о населении водоемов давно выкристаллизовалось в самостоятельную биологическую дисциплину — гидробиологию, тогда как аналогичного оформившегося учения о населении почвы пока еще нет, хотя почвенные организмы и в круговороте веществ в природе, и в хозяйственной жизни человеческого общества играют не меньшую, а даже большую роль, чем водные обитатели.

Слабая изученность почвенной фауны и ее воздействия на почву объясняется многими причинами. Многообразны и причины задержки формирования «биологии почв» в самостоятельную дисциплину. Имеют значение и сложность условий существования в почве (четко выраженная полидисперсная трехфазность почвы), и трудности наблюдения и изучения почвенных животных, связанные с непрозрачностью и плотностью почвы, и, наконец, большая трудоемкость работ даже по сбору и количественному определению почвенной фауны. На полноте представлений о совокупном действии всех групп организмов, обитающих в почве, сказалось и блестящее, но несколько одностороннее развитие учения о почвенных микроорганизмах (почвенная микробиология), созданного в основном трудами русских ученых — С.Н. Виноградского, В.П. Омелянского, Н.Г. Холодного и др.

Успехи микробиологии в прошлом веке привели к тому, что разрушение органических остатков в почве стали объяснять исключительно деятельностью микроорганизмов, не считаясь с деятельностью животных.

Хотя данные о роли почвенных животных в почвообразовании еще не синтезированы, но теперь наша советская наука уже близка к синтезу знаний по почвенной биологии.

Изучение почвенных животных дает исключительно яркие материалы для характеристики взаимосвязей организмов со средой. Свойства почвы, свойства среды изменя-

* Гиляров М.С. Успехи современной биологии 1951, т. XXXI, вып. 2: 161-169

ются деятельностью населяющих ее организмов, особенности же почвенных организмов определяются специфическими условиями почвы как среды.

Современной наукой накоплен обширный материал, показывающий влияние деятельности животных на процессы почвообразования. Деятельностью животных в почве занимался и В.В. Докучаев, приглашавший зоологов в свои комплексные экспедиции, и особенно П.А. Костычев, отводивший большое место роли животных в распаде и гумификации органических остатков, и акад. Г.Н. Высоцкий, автор «геозоологических» исследований в Велико-Анадолу, и акад. Н.А. Димо, давший замечательные характеристики почвообразующей деятельности отдельных групп животных, и многие другие.

Среди зоологов прошлого века, интересовавшихся почвообразовательной деятельностью животных, следует отметить Ч. Дарвина и И.И. Мечникова.

Послереволюционный период характеризуется бурным расцветом почвенно-зоологических исследований. Работы по изучению численности почвенной фауны проводились зоологами Ленинградского (школа В.А. Догеля), Пермского (школа В.Н. Беклемишева), Ташкентского (школа А.Л. Бродского), Воронежского (школа К.К. Сент-Илера) и других университетов.

Обширные исследования почвенной фауны проводились в связи с изучением вредных почвообитающих насекомых. Особенной обстоятельностью отличаются данные, полученные ВНИИ защиты растений (Ленинград), ВНИИ каучуконосов (Москва), ВНИИ сахарной промышленности (Киев) и др. Широкую известность получили работы по живущим в почве вредителям многих опытных станций (Полтавская, Мироновская, Рамонская и др.) и других многочисленных исследовательских и производственных организаций нашей страны.

В зарубежной литературе последних десятилетий также имеются данные, характеризующие почвообразовательную деятельность различных животных. Однако, как справедливо отмечает Элтон (Elton, 1943), в американской и западноевропейской литературе до сих пор нет ни одного общего руководства, посвященного населению почвы. Разрозненные в различных работах по зоологии, экологии, сельскохозяйственной энтомологии, почвоведению и т.д., данные о почвообразовательной деятельности животных требуют своего обобщения. Работы в этом направлении у нас в Союзе начинаются, и в журнале «Почвоведение» выделился постоянный отдел «биология почв», освещающий новости в этой области знаний.

Представление о значении почвенных животных для процессов, протекающих в почве, может составить уже на основании ознакомления с их численностью. Сведения о численности почвенных животных, которыми располагали зоологи в прошлом и в начале этого столетия, были чрезвычайно скудными и заниженными. Поэтому не удивительно, что, например, Докучаев отводит деятельности животных лишь третье место в процессах почвообразования, упоминая о ней преимущественно в общих формулировках, а Вильямс (1939) в своем обобщающем труде разбирает роль бесхлорофильных низших организмов в процессах минерализации органических веществ, но не касается деятельности животных.

Совершенствование методов количественного учета почвенной фауны, связанное с потребностью определения численности залегающих в почве вредных насекомых (в целях прогнозов), привело к современным представлениям о степени заселенности почвы животными.

Численность более крупных беспозвоночных, таких, как дождевые черви и личинки жуков, измеряется многими десятками, а чаще и сотнями на 1 м² почвы. Численность мелких членистоногих, таких, как клещи и ногохвостки, измеряется в редких

случаях десятками тысяч, а чаще сотнями тысяч на 1 м². В лесных почвах их количество достигает иногда миллиона на 1 м². И, наконец, численность почвенных простейших в верхних слоях измеряется сотнями тысяч в каждом грамме почвы.

Такие цифры, полученные различными исследователями в разных местностях, в разных частях света, говорят сами за себя и показывают, что при учете свойств почвы с животными, как с агентами почвообразования, нельзя не считаться.

В процессе обмена веществ почвенных животных происходит расщепление сложных органических веществ, разложение органических остатков. Различные представители почвенной фауны способны к гидролизу не только легко усваиваемых углеводов, жиров и белков, но и значительно более стойких веществ, таких, как клетчатка, кератин, хитин. Различные органические вещества в результате обмена веществ превращаются в доступные для растения соединения (углекислота, вода, аммиак) или в легко минерализующиеся соединения (мочевина, мочева и гиппуровая кислоты, гуанин). В свободном состоянии выделяются и многие соли (хлориды и фосфаты калия, магния, натрия, кальция и т.д.). Таким образом, сама жизнедеятельность почвенных животных определяет процессы разложения органического вещества в выделенном Вильямсом «малом биологическом круговороте веществ».

Кроме того, велика косвенная роль животных в этом процессе. Почвенные животные прокладывают в почве ходы, чем способствуют увеличению скважности, повышению аэрации, что приводит к преобладающему значению аэробных процессов микробиологического распада, ведущих к более полной: минерализации органических остатков, чем при процессах анаэробных. Измельчение животными органических остатков приводит к увеличению их поверхности, что также ускоряет процесс микробиологического распада. Значение животных, как фактора ускорения распада растительных остатков в почве, было хорошо показано работами Костычева (1886) и Кононовой (1943). Большой интерес представляют наблюдения и опыты Костычева, показавшего, что в отсутствие животных разложение навески листьев происходило настолько медленно, что даже через четыре года было возможно различать структуру листа, а при заражении такой же навески личинками грибного комарика листья в течение месяца превращались «в аморфную массу, имеющую вид черного порошка и по внешнему виду совершенно сходную с черноземом». Эти наблюдения представляют интерес не только потому, что показывают роль животных в размельчении растительных остатков, но и иллюстрируют значение животных для их гумификации.

Более новые непосредственные количественные определения содержания гумуса в экскрементах различных почвенных животных и в растительных остатках, служивших им пищей, показывают, что в экскрементах происходит накопление гумусовых веществ. Так, например, имеются определения содержания гуминовых кислот в подвергавшейся двухлетнему разложению соломе в присутствии дождевых червей. В контроле гнилые остатки содержали 18%, а экскременты червей (черви переработали 75% почвы) — 52,3% (Meyer, 1943). Определения проводились по содержанию нерастворимых в ацетилбромиде гумусовых веществ. Аналогичные определения в других случаях показали, что даже при питании различных почвенных беспозвоночных (черви, мокрицы, личинки насекомых и т.д.) живой растительной пищей их экскременты содержат значительное количество гумусовых кислот (Franz u. Leitenberg, 1948).

Факты резкого обогащения экскрементов почвенных беспозвоночных гумусовыми кислотами легко объясняются с точки зрения учения Вильямса, рассматривающего эти вещества как продукты жизнедеятельности микроорганизмов. В кишечниках почвенных беспозвоночных в заглатываемых ими пищевых массах происходит усиленное размножение различных групп почвенных и симбиотических микроорганизмов. Извест-

но, что экскременты почвенных беспозвоночных инокулируют почву бактериями (данные Геймонса для дождевых червей, Стоклаза для гусениц, Калининко для нематод и др.). Поэтому и естественно, что в присутствии почвенных беспозвоночных происходит усиленное накопление гумуса в почве.

Развитие почвенно-биологических исследований с привлечением методов микроскопического изучения структурных отдельных почвы показывает, что в очень многих случаях зернистая структура почвы обязана своим происхождением деятельности почвенных беспозвоночных, как более крупных, так и более мелких, что мелкие органоминеральные структурные комочки представляют собой не что иное, как экскременты различных беспозвоночных (старые данные сведены у Гилярова, 1939, более новые см.: Кононова, 1943; Kubiena, 1943; Forsslund, 1945). Структурные отделности, образовавшиеся при прохождении пищи и минеральных частиц почвы через кишечники почвенных беспозвоночных, например дождевых червей, отличаются исключительной прочностью (ср. Пономарева, 1949).

Роль почвенных животных в создании зернистой структуры почвы была хорошо осознана еще Костычевым, который правильно объяснял отсутствием животных сохранение в болотных почвах растительных остатков, не утративших своего строения. Да и Докучаев, хотя и считал данные Дарвина о роли дождевых червей односторонне преувеличенными, склонялся к возможности признания чернозема «растительно-животной почвой». Г.Н. Высоцкий считал, что зернистая структура чернозема своим образованием обязана многократному прохождению через кишечники червей.

Прямые микроскопические исследования убеждают, что основная темноокрашенная органическая масса, например перегнойно-карбонатных почв — то, что химиками определяется как «гумус», — с морфологической точки зрения представляет экскременты почвенных беспозвоночных. Поэтому понятно и то, что в анаэробных условиях, как и во всяких иных условиях, препятствующих существованию животных, не образуется зернистой структуры почвы и что между распределением по горизонтам в почве гумуса и распределением в ней почвенных животных должны быть определенные корреляции.

Исходным энергетическим субстратом для образования гумуса могут быть только органические вещества, синтезированные автотрофами, преимущественно высшими растениями, так как и животные, и гетеротрофные микроорганизмы способны существовать лишь за счет готовых органических соединений.

Докучаев считал, что гумус образуется как за счет надземных частей растений, так и за счет их корней. Костычев, полемизируя с Докучаевым, предполагал, что гумус может образовываться только за счет корневых систем, так как нерастворенные органические вещества опада, которые могли бы служить источником образования гумуса, не проникают вглубь, отфильтровываясь в почве.

Странно, что Костычев, так близко подходивший к проблеме почвообразующей деятельности животных, не учел значения почвенной фауны как агента вовлечения в почву веществ растительного опада, полагая, что «накопление в почве органических веществ может зависеть только от растительных корней: просачивание и снос органических веществ в глубокие слои может иметь сравнительно с корнями ничтожное значение и притом чисто местное, а не всеобщее» (1937, стр. 144). Изучая только просачивание и механический снос органических остатков сквозь слой почвы, Костычев и пришел к таким выводам. Он недоучел той большой роли, которую играют животные как агенты вовлечения в более глубокие слои почвы органических веществ опада и подстилки. Почвенные животные, питаясь в подстилке и совершая сезонные и суточные миграции вглубь, производят огромную работу по вовлечению в почву органического вещества, как это было показано ранее (Гиляров, 1939).

Изучение вертикального распространения в почве почвенных животных, распределения корневых систем и содержания гумуса, проведенное в различных местностях, позволило выявить определенные закономерности. Наиболее богатые гумусом структурные и пронизанные ходами горизонты почвы наиболее богаты и корнями растений и фауной.

В горизонте A_1 (аккумулятивном) сосредоточена основная масса корней растений; он же является и наиболее заселенным животными. В этом горизонте происходит вовлечение в почву и разложение опада — процесс, в котором почвенные животные играют существенную роль.

Нижняя граница гумусного горизонта совпадает с нижней границей распространения основной массы корневых систем и с границей ухода вглубь основной массы почвенных беспозвоночных, с границей хорошо аэрируемых слоев почвы в сухой период года. Все эти границы взаимно обусловлены.

Накопление гумуса в почве связано как с развитием в ней корневых систем растений и с вовлечением в почву растительного опада животными, так и с разрушением этих материалов, служащих источником гумусообразования, протекающим при активном участии почвенной фауны.

Распределение корневых систем связано с мощностью гумусового горизонта — растения используют соли, выделяющиеся при минерализации органических остатков. Проникновение корней вглубь облегчается наличием ходов в почве, проделанных почвенными животными.

Было очень наглядно показано, что мелкие сапрофитные клещи и другие мелкие членистоногие, проедавая ход на месте отмерших, даже самых тонких корешков, и оставляя в образующихся полостях свои экскременты, обогащенные элементами минерального питания растений, способствуют проникновению по расчищенным таким образом корневым следам новых корешков растений (Jacot, 1936).

Высоцкий отмечал, что в сухих степных районах корни древесных пород достигают влажных горизонтов, только попадая в ходы, проложенные дождевыми червями, уходящими в этих условиях на большую глубину. Границы же вертикального распространения животных в почве связаны с границами высокого ее насыщения корневыми системами (для фитофагов) и гумусом (для сапрофагов) (Гиляров, 1947).

Таким образом, все звенья динамического комплекса почвы — корневые системы, почвенная фауна (и, конечно, микрофлора) и гумус — являются взаимосвязанными.

Во влажные периоды года, когда почва насыщена влагой, в глубоких горизонтах из-за недостатка воздуха невозможна деятельность ни почвенной фауны, ни аэробных микроорганизмов. В такие периоды все процессы распада и минерализации опада протекают преимущественно у самой поверхности почвы и в подстилке, где концентрируется и вся почвенная фауна.

По мере подсыхания и улучшения аэрации почвы процессы распада органического вещества, вовлекаемого в почву беспозвоночными, особенно червями, передвигаются вглубь, где продукты их минерализации усваиваются глубже лежащими корнями, и потому нижняя граница основной массы корней растений совпадает с границей аэрируемых слоев почвы.

Увеличение численности почвенной фауны, являющейся основным фактором, повышающим аэрацию почвы данного механического состава, способствуют и углублению гумусового горизонта.

Характер аккумулятивного горизонта в различных зональных типах почв связан с характером вертикальных миграций почвенных животных. В зоне высокого увлажнения, в подзолистых почвах в течение всего периода активной деятельности почвенного населения влажность почвы довольно высока. Поэтому мощность горизонта, в который вов-

лекается органическое вещество опада, незначительна, слой A_1 выражен слабо. Глубже того слоя, в который проникают почвенные животные (глубина определяется условиями аэрации в более сухое время года), вовлечение опада не происходит. В более глубокие слои только просачиваются органические вещества, в частности кислоты, вместе с нисходящим током воды. Под их влиянием и происходит оподзоливание горизонта A_2 .

Корневые системы растений в этих условиях также расположены очень поверхностно; известно, например, поверхностное распределение в почве корней такого характерного компонента тайги, как ель (Берг, 1947).

По мере перехода к более сухим условиям возрастает и глубина летних миграций почвенных беспозвоночных. Соответственно возрастает и мощность гумусированного горизонта серых лесных почв в зоне лиственных лесов.

В условиях степной зоны на черноземах в весенний период почвенное население активно у самой поверхности, где и происходит вовлечение в почву мертвого опада. С наступлением сухой погоды горизонты активности почвенных животных смещаются все глубже. На фоне этого постепенного общего ухода почвенной фауны вглубь (разные виды ведут себя неодинаково: сапрофаги уходят глубже, чем фитофаги, нередко остающиеся в поверхностных горизонтах почвы и восстанавливающие запасы влаги за счет сочной растительной пищи) наблюдаются перемежающиеся подъемы к поверхности и опускания, имеющие как суточный ритм, связанный с изменением температуры в почве и влажности приземного слоя воздуха, так и вызываемые погодными условиями (подъемы к поверхности после дождей). Соответственно этому в черноземах на значительную глубину (отвечающую глубине ухода на сухое время основной массы почвенных беспозвоночных) наблюдается значительная и лишь очень постепенно убывающая прокраска гумусом горизонта A , достигающего большой мощности.

Мощные черноземы, в которых толщина гумусового горизонта нередко около 2 м, обязаны своим происхождением роющей деятельностью степных грызунов, перемещающих почвы на такую глубину (исследования «кротовинных» черноземов А.Н. Панкова, 1921).

В каштановых почвах и особенно в сероземах мы встречаемся со следующей степенью углубления горизонта активной деятельности животных. В условиях пустынных сероземов очень короткий период активной деятельности почвенной фауны у поверхности почвы, при крайне незначительном количестве опада (быстро высыхающие надземные органы растений развеиваются ветром), сменяется уходом ее на большую глубину (например, личинок богарного шелкокуна или туркестанского корневого усача — на глубину до 2 м) и прекращением активности на весь летний период. Поэтому общее количество органических остатков, вовлекаемых в почву животными, невелико, но распределение их в толще почвы довольно равномерно. Соответственно этому и общее содержание в сероземах гумуса незначительно, но количество его убывает с глубиной очень постепенно. На большое значение животных в почвообразовании пустынь указывали С.С. Неуструев (1926) и Н.А. Димо (1916, 1938, 1945).

В специфических засоленных местах в степной зоне, на солончаках, где невозможно существование почвенных беспозвоночных вследствие высокой концентрации солей в почвенном растворе, в почве не выражен и аккумулятивный гумусовый горизонт (A_1). Такая почва лишена структуры («пухлые солончаки»). Живущие на солончаках насекомые обитают не в почве, а в вырытых в ней ходах и норах, избегая контакта с почвенным раствором (личинки жуков-стафилинид, жуков-скакунов, одиночные осы и т. д.).

Вывывание избытка солей из верхних горизонтов, превращение солончаков в солонцы ведет к возникновению и постепенному возрастанию аккумулятивного гумусового горизонта, нижняя граница которого определяется той глубиной, до которой мо-

гут в сухой период года проникать населяющие почву беспозвоночные, не вступая в контакт с содержащим большое количество солей почвенным раствором (Гиляров, 1949). Этим в значительной степени объясняется сходство окраски генетических горизонтов осолодевающих засоленных почв с подзолами.

Анализ взаимосвязи распределения в почве корневых систем, почвенных беспозвоночных, разрушающих органическое вещество корней и вовлекающих в почву опад, и характера распределения в толще почвы гумуса показывает, что эти закономерности значительно сложнее, чем полагал Костычев.

Костычев, исходя из совпадения характера распределения гумуса и корневых систем в почве, сделал упрощенный вывод, что источником образования гумуса является только органическое вещество подземных частей растений.

Докучаев, не вскрывая всего механизма вовлечения в почву опада, был ближе к правильным представлениям, когда делал вывод, что «всякая растительная почва, всякий чернозем всегда образовывались и будут образовываться на любой коренной породе одновременно двумя параллельными процессами: а) проникновением гумуса с поверхности и верхних почвенных горизонтов и б) насчет гниющих корней» (1936, стр. 442).

Однако установленные Костычевым эмпирические закономерности распределения в почве гумуса и корневых систем, хотя и вскрытые на основании лишь неполного анализа этих взаимосвязей, не утратили значения. Установленные, например, еще Докучаевым и Костычевым факты более глубокой прокраски гумусом более легких почв находят свое объяснение не только в более легком проникновении корней вглубь на более рыхлых почвах, но и в том, что в условиях лучшей аэрации и большей сухости легких почв почвенные беспозвоночные, вовлекающие в почву опад, в сухое время года могут и вынуждены уходить глубже, чем на более тяжелых почвах.

Деятельность почвенных животных, активно прорывающих ходы в почве, расчищающих корневые следы, способствующих созданию прочной структуры почв, повышая водопроницаемость и аэрацию почвы, приводит и к углублению почвенного горизонта.

Часто даже в почвах с очень мощным гумусовым горизонтом, например в буроземах орехово-плодовых лесов Ферганского хребта, приходится наблюдать проникновение дождевых червей в слой материнской породы. В местах такого проникновения в негумусированный лёсс вовлекаются темноокрашенные органические вещества, наблюдается углубление гумусового горизонта. Менее бросается в глаза, но такое же значение имеет и проникновение в глубь верхнего слоя материнской породы по корневым следам мелких членистоногих (клещи, ногохвостки-онихиуриды).

Однако такое углубление почвенного горизонта, вследствие деятельности почвенных животных (и корневых систем), не беспредельно. Ходы и полости, образующиеся в почве в результате деятельности животных, постоянно замываются и засыпаются при выпадении осадков, под влиянием силы тяжести и т. д. Разрушение ходов в верхних горизонтах (что особенно заметно на неправильно обрабатываемых землях, в результате распыления и заиления почвы) с неизбежностью вызывает ухудшение аэрации в глубже лежащих слоях и, как следствие, подъем почвенного населения к поверхности. В результате ходы на большой глубине перестают поддерживаться и временно снова исчезают. Таким образом, в почве происходит постоянная работа по созданию скважности, совершаемая животными, и постоянное разрушение создаваемых ими ходов.

Тот уровень интенсивности роющей деятельности животного мира почвы, который обеспечивает постоянное возобновление осыпающихся ходов, в значительной мере определяет глубину почвенного слоя.

Освещение всех этих глубоких изменений, которые совершаются в почве под влиянием деятельности животных, требует создания большой монографии.

Задача этой статьи — наметка путей и освещение достижений тех исследований, которые показывают, что основные хозяйственно важные и диагностические признаки почв — характер их верхних генетических горизонтов — являются биологически обусловленными, определяемыми сложной взаимосвязью со средой всех почвенных организмов, в том числе и почвенной фауны.

Детальное изучение почвенной фауны — мощного естественного фактора увеличения глубины почвенного слоя земной коры — должно стать одним из важных звеньев агробиологических исследований нашей эпохи.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л.С., 1947. Географические зоны СССР, 1, М.—Л.
- Вернадский В.И., 1939. Проблемы биогеохимии, 2. Изд-во АН СССР.
- Вильямс В.Р., 1939. Почвоведение. 4-е изд., СХГ. — 1941. Сочинения, 1, СХГ.
- Высоцкий Г.Н., 1889. Гидрологические и геобиологические наблюдения в Великом Анадоле. Почвоведение, 1.
- Гиляров М.С., 1939. Почвенная фауна и жизнь почвы. Почвоведение, 6. — 1947. Распределение гумуса, корневых систем и почвенных беспозвоночных. ДАН, 55, 1. — 1949. Почвенная фауна основных почвенных зон Крыма. Почвоведение, 10.
- Дарвин Ч., 1899. Образование растительного слоя деятельностью дождевых червей, СПб.
- Докучаев В.В., 1936. Русский чернозем, СХГ.
- Димо Н.А., 1916. Роль и значение термитов в жизни почв и грунтов Туркестана. Русск. почвовед., 7-10. — 1938. Земляные черви в почвах Средней Азии. Почвоведение, 4. — 1945. Мокрицы и их роль в почвообразовании пустынь. Почвоведение, 2.
- Калиненко В.О., 1934. Бактериозы и фитогельминтозы каучуконоса таусагыз, М., ОНТИ.
- Кононова М.М., 1943. Применение микроскопического метода при изучении вопроса о происхождении гумусовых веществ. Почвоведение, 6.
- Костычев П.А., 1886. Почвы черноземной области России, 1, СПб.
- Неуструев С.С., Никитин В.В., 1926. Почвы хлопковых районов Туркестана, М.
- Панков А.М., 1921. Землерои и их роль в почвообразовании. Вестн. опытно-дел. Ср.-Черноз. области, 5-6.
- Пономарева С.И., 1949. Влияние деятельности дождевых червей на создание устойчивой структуры почвы. Тр. юбил. сессии, посв. 100-летию В.В. Докучаева. Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Elton Ch., 1943. Methods for taking censuses of soil fauna by M.S. Gilyarov. J. Anim. Ecol., 12, 2.
- Forsslund Z.H., 1944-45. Meddelanden fran Statens skogsforsokanstalt, 34, 1.
- Franz H., Leitenberg L., 1948. Biologisch-chemische Untersuchungen uber Bodenbildung durch Bodentiere. Oesterr. zool. Zschr., 1, 5.
- Heymons R., 1914. Jahrbuch der wissenschaftlichen Botanik.
- Jacot A.P., 1936. Soil population. Sci. Monthly, 17, 3.
- Kubiena W., 1943. Beitrage zur Bodenentwicklungslehre. Bodenkunde u. Pflanzenernahrung, 29 (74).
- Meyer L., 1943. Experimenteller Beitrag zur makrobiologischen Wirkung auf Humus- und Bodenbildung. Bodenkunde u. Pflanzenernahrung, 29 (74).
- Stoklaza J., 1929. Die biochemischen Vorgange bei der Humusbildung. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 17.

СООТНОШЕНИЕ РАЗМЕРОВ И ЧИСЛЕННОСТИ ПОЧВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ*

Если сравнить число особей почвенных животных различных размеров на 1 м^2 , группируя их по размерам¹, то оказывается, что оно находится в обратной зависимости от размеров животных. Это положение наглядно иллюстрируется графиком (см. рис. 1), составленным на основании подсчетов, произведенных по материалам из различных местностей умеренного климата.

На абсциссе отложены логарифмы размеров животных (в микронах), а на ординате — логарифмы их средней численности на 1 м^2 в слое почвы глубиной около 25 см. В подсчет включены не только животные, но и бактерии, так как подавляющее большинство почвенных бактерий дейтеротрофно, как и животные².

График показывает, что по размерным классам в распределении представителей почвенной фауны, приходящихся на единицу площади, резко проявляется определенная закономерность: численно преобладают организмы наименьших размеров.

Такое соотношение между размерами почвенных животных и их численностью объясняется, по нашему мнению, следующими обстоятельствами.

Для поддержания своего существования обитающие в почве животные нуждаются в целом комплексе условий — в наличии пищи, обеспеченности влагой, в доступе кислорода и т.д. Отсутствие или резкий недостаток какого-либо из этих факторов вызывает гибель организма. Вероятность же одновременного наличия всех условий, необходимых для поддержания жизни, тем выше, чем в меньших количествах требуются эти условия. Поэтому чем мельче организм, тем более вероятно нахождение всех необходимых для него жизненных факторов, тем более вероятно его выживание.

В применении к почвенным животным³ это положение особенно справедливо, если учесть, что большинство их — сапрофаги (Stoklaza, 1926; Jacot, 1936; Гиляров, 1939), а

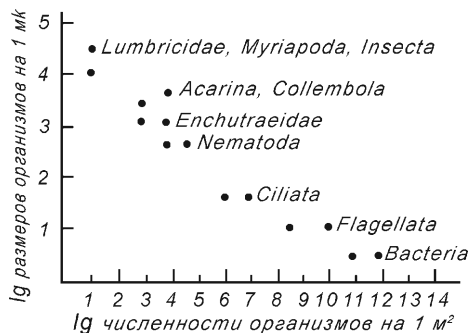


Рис. 1. Соотношение размеров и численности почвенных организмов

* Гиляров М.С. Доклады Академии Наук СССР, 1944, т. XLIII, № 6. (Представлено академиком И.И. Шмальгаузенем 10.X.1943).

¹ Независимо от систематического положения и характера питания.

² Более подробную библиографию по вопросам численности почвенной фауны см. в работах (Thompson, 1921; Morris, 1922, 1927; Jacot, 1936; Гиляров, 1939, 1941).

³ Почвенные биоценозы характеризуются постоянством состава (Friederichs, 1930), а численность входящих

вещества, служащие им пищей (так же, как и воздух и влага в почве), находятся в диспергированном состоянии.

Кроме этой основной причины указанной зависимости, имеются и другие. Так, смертность на ранних стадиях развития организма выше, чем на более поздних стадиях, следовательно выше и численность более мелких особей (младших возрастов) данного вида.

Продолжительность онтогенеза крупных форм, как правило, больше, чем мелких⁴, т.е. они в течение более продолжительного отрезка времени (до репродукционного периода) подвергаются воздействиям среды (испытывают «сопротивление среды», по выражению Чэпмен (Charman, 1931)), вследствие чего вероятность достижения окончательных размеров (и оставления потомства) для них ниже, чем для мелких.

В частных случаях отношений хищников и жертв («цепей питания» (Elton, 1927)) хищники должны быть сильнее (т. е., как правило, и крупнее) и менее многочисленны, чем жертвы («пирамида чисел» Элтона (Elton, 1927)).

Следует учесть, что более крупные организмы нуждаются не только в большем общем количестве пищи, но что при однотипном характере питания сравниваемых объектов существует и определенная зависимость между размерами организма и размерами используемых им пищевых отделностей⁵: если корм непропорционально мелок, не оправдывается расход затрачиваемой на захватывание пищи энергии.

Все эти соображения помогают понять, почему жизненное пространство (индивидуальный ареал, по терминологии С.А. Северцова (1941)) у более крупных организмов должно быть, как правило, обширнее, чем у более мелких.

Из графика видно также, что «биомасса» почвенных организмов различных естественных размерных групп представляет величины приблизительно одного порядка: величина произведения общего числа организмов данных размеров на их линейные размеры, возведенные в куб, колеблется в небольших пределах.

Это связано, по-видимому, с тем, что обитающие в почве организмы разных размеров занимают в ней различные «среды обитания». Так, например, для живущих в почве Protozoa средой обитания является не вся почва, как целое, а лишь капельки почвенной воды. Поэтому, например, в почве нет специфических «почвенных» видов простейших, не встречающихся в пресных водоемах (Waksman, 1927). И для живущих в водоемах, и для живущих в почве Protozoa «жизненное пространство» ограничивается каплей воды.

Для почвенных «Microarthropoda» — Acarina, Collembola и т. д. — средой обитания является не вся почва, а лишь существующие в ней полости, промежутки между твердыми отделностями, трещины, корневые следы (Jacot, 1936; Гиляров, 1941). И лишь для более крупных беспозвоночных, способных активно прокладывать ходы в почве, средой обитания является вся почва.

Таким образом, почвенный биоценоз разделяется на отдельные категории низшего порядка, характеризующиеся размерами входящих в него организмов.

Выявляемая закономерность соотношений между размерами и численностью животных компонентов проявляется особенно резко в почвенных биоценозах, но она имеет, несомненно, более общий характер и в основном справедлива для всех биоценозов.

⁴ Это положение справедливо как общая тенденция в отношении форм, близких по своей организации.

⁵ Это относится и к водоемам, используемым как источник влаги и т.д.

ЛИТЕРАТУРА

- Бродский А.Л., 1923. Тр. III всерос. съезда зоологов, стр. 135, Л.
- Гиляров М.С., 1939. Почвоведение, №6.
- Гиляров М.С., 1941. Почвоведение, №4.
- Гиляров М.С., 1942. Почвоведение, №10.
- Григорьева Т.Г., 1938. Защита растений, №17.
- Иванов С.П., 1931. Методи кількісного обліку наземної фауни, Київ–Харків.
- Северцов С.А., 1941. Динамика популяций и приспособительная эволюция животных. Изд. АН СССР.
- Сент-Илер К.К., 1938. Тр. Воронежск. гос. ун-та, 10.
- Bremer H., 1928. ZS. f. angew. Entomologie, 14.
- Champan R., 1931. Animal ecology, N.Y.–L.
- Cutler D.W., Crump L.M., 1920. Ann. Appl. Biol., 7.
- Elton Ch., 1927. Animal ecology, L.
- Friederichs K., 1930. Grundfr. u. Gesetzmässigk. d. land- u. forstwirtschaftl. Zool., I Theil.
- Hensen V., 1887. ZS. f. wiss. Zool., 28.
- Jacot A.P., 1936. Ecology, 17, №3.
- Ladell W.K., 1936. Ann. Appl. Biol., 23.
- Morris H., 1922. Ann. Appl. Biol, 9.
- Morris H., 1927. Ann. Appl. Biol, 14.
- Schaerffenberg B., 1939. ZS. f. ang. Entom., 26, 3.
- Stoklaza J., 1926. Hb.d. biophysik. u. biochem. Durchforschung d. Bodens, Berlin.
- Thompson M., 1921. Ann. Appl. Biol., 11.
- Waksman S., 1927. Principles of Soil Microbiology, Baltimore.

ЭВОЛЮЦИЯ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ И ТИПЫ ЛИЧИНОК НАСЕКОМЫХ*

Изменения организации животных в течение постэмбрионального развития бывают тем значительнее, чем существеннее различия условий существования в ранние периоды свободной жизни и во взрослом состоянии. Очень часто разные стадии специализированы для выполнения различных функций видовой жизни. Так, для многих морских организмов характерно приспособление личинок к выполнению расселительной функции, к которой неспособны или мало способны половозрелые стадии. Таковы различные паренхимулы губок, планулы коралловых полипов, трохофоры полихет, велигеры моллюсков, науплиусы и зоеи ракообразных, плутеусы и другие личинки иглокожих и т.д.

Для морских организмов можно считать установленным правилом, что бентические виды имеют расселительных пелагических личинок (ср. Yonge, 1948; Зенкевич, 1951).

Неодинаковый образ жизни пелагических планктонных личинок и неподвижных (или малоподвижных) и во всяком случае менее способных к расселению взрослых животных определяет резкие отличия организации на разных стадиях и ведет к развитию с перестройкой организации, с метаморфозом.

При более или менее сходном образе жизни на разных этапах онтогенеза, при сходных отношениях со средой ранних и поздних стадий постэмбриональное развитие проходит без резких перестроек организации, ее изменения происходят более или менее постепенно.

Среди представителей наиболее богатого видами класса наземных животных — насекомых наблюдается исключительное разнообразие как образа жизни, так и типов развития. У насекомых встречаются и случаи более или менее прямого развития, и случаи развития с превращениями различной степени сложности. Для тех групп насекомых, развитие которых совершается со сложным метаморфозом, характерно огромное разнообразие личиночных форм, приспособившихся к различным условиям существования, часто очень далеким от условий существования взрослых форм.

Для большинства представителей водных групп беспозвоночных, переходящих к наземному образу жизни, и для низших наземных членистоногих характерна утрата метаморфоза, эмбрионизация развития, переход к прямому развитию, к криптометаболии [в понимании, данном Ежиковым (1939)] или к анаморфозу (при котором происходит нарастание числа сегментов во время постэмбрионального развития).

Для Lumbricidae, например, характерно прямое развитие в период свободной жизни в почве, хотя редуцированная трохофорная стадия проходит в яйцевом коконе, а у наземных Pulmonata следы стадии велигера сохраняются при развитии под защитой скорлупы яйца (типичная криптометаболия). У Oniscoidea, Arachnoidea (кроме некоторых клещей) развитие прямое, а для представителей классов, объединяемых в группу Mугiaroda, характерны анаморфоз или эпиморфоз.

Всем низшим наземным членистоногим присуще большее или меньшее сходство условий существования ювенильных стадий и взрослых организмов, что и определяет общую тенденцию к выходу из яйца на таком уровне морфологической дифференцировки, который обеспечивает образ жизни (питание, передвижение и т.д.), в основном сходный с таковым взрослых форм.

* Гиляров М.С. Зоологический журнал, 1957, Т. 36, Вып.11, стр. 1683-1697

О происхождении полного превращения у насекомых высказывалось много предположений. Гипотеза Е. Пояркова, 1914, обосновывавшего значение стадии куколки с точки зрения морфогенеза имагинальных признаков, не давала объяснения причин возникновения метаморфоза, причин расхождения личиночных и имагинальных признаков.

Широкой известностью пользовалась гипотеза Берлезе (Berlese, 1913), развивавшаяся у нас И.И. Ежиковым (1929, 1939), а в Англии — Иммомсом (Imms, 1936), по которой личинка — перешедший к свободному образу жизни эмбрион. Эта гипотеза, исходя из которой в высшей степени специализированные личинки («циклопоидные», «протоподные» личинки наездников-яйцеедов или «полиподные» личинки, например, гусеницы бабочек) рассматриваются как морфологически более примитивные личиночные формы *Holometabola*, имеет сейчас уже лишь исторический интерес. Она не выдерживает большинства возражений, приведенных в свое время Крэмптоном (Crampton, 1931), позднее Гиляровым (1949) и особенно Хинтоном (Hinton, 1953, 1955), показавшим, что абдоминальные конечности у личинок *Holometabola* — вторичные образования, многократно конвергентно возникавшие, а не следы эмбриональной организации, как полагали Берлезе, Ежиков и Иммс.

Несомненную ценность гипотезы Берлезе представляет связанное с ее развитием установление черт отличия личинок насекомых с полным и неполным превращением и их анализ, хотя между этими типами развития можно проследить переходы (Henson, 1946).

Экологический подход к решению проблемы происхождения метаморфоза насекомых отражен в гипотезе Ламеера (Lamiere, 1900), развитой у нас А.В. Мартыновым (1938). К этой гипотезе близко примыкают и взгляды, изложенные в работах известного китайского энтомолога Чена (Chen, 1946, 1955)¹. Ламеер и Мартынов признавали средой возникновения класса насекомых водную, дальнейшую же их эволюцию и возникновение полного превращения переходом имаго к жизни в воздушной среде, а личинок — в тканях растений. Несостоятельность этих гипотез выявляется при исследовании сравнительных материалов: характерная черта организации насекомых (включая водных) — трахейная система — возникает только у наземных членистоногих и функционально оправдана лишь при воздушном дыхании (Osborn, 1908; Гиляров, 1949).

Совсем несостоятельна гипотеза Гандлирша (Handlirsch, 1928), выводившего насекомых непосредственно от водных трилобитов и при подборе материала для доказательства своих положений прибегшего к искажениям изображений ранних стадий развития *Palaeodictyoptera* (ср. Lemche, 1940; Carpenter, 1948).

Одними изменениями среды обитания в филогенезе, только действием различных условий существования на разные стадии развития нельзя объяснить происхождение полного превращения разных личиночных форм *Holometabola*. Достаточно вспомнить, что, например, у многих групп морских беспозвоночных, развивающихся со сложным метаморфозом, развитие протекает в одной и той же среде — в морской воде.

Уже такие наши выдающиеся морфологи, как И.И. Ежиков и А.В. Мартынов, для объяснения происхождения метаморфоза насекомых обращались к истории его возникновения, в сущности к филогенезу метаморфоза (Ежиков, 1939).

Пытаясь представить возможные изменения условий существования, связанные с выработкой особенностей наземных беспозвоночных, я уделил особое внимание пониманию

¹ Проф. Чен (in litt.), ознакомившись с моей работой (Гиляров, 1949), сообщил, что гипотеза о первичной водности личинок *Holometabola*, которой он придерживался, не имеет достаточных оснований и что правдоподобнее развитая мною гипотеза о почве, как среде обитания предков *Holometabola*.

почвы как специфической среды обитания, рассматривая ее как промежуточную в процессе перехода от водного образа жизни к наземному (Гиляров, 1949). Не останавливаясь подробнее на этой гипотезе, укажу только, что она дает для понимания эволюции онтогенеза насекомых.

Представители низших групп наземных членистоногих — паукообразных, многоножек, а также онихофор, как и представители водных групп членистоногих, переходящих к наземному образу жизни [*Mesocypripis terrestris* (Harding, 1953) из Ostracoda, многие Harpacticidae из Copepoda, *Orchestia* из Amphipoda, Oniscoidea из Isopoda], обитают в почве или чрезвычайно тесно с нею связаны в течение своего развития (что указывает на черты сходства условий в водной среде и в почве). Сходство условий жизни в воде и в почве находит отражение и в сходстве основных физиологических особенностей водных и почвенных беспозвоночных (Гиляров, 1949).

Для таких низших представителей наземных членистоногих (правильнее даже сказать — почвенных членистоногих) характерно постэмбриональное развитие без резких изменений организации.

Жизнь в почве и в самом ее поверхностном слое — в подстилке — характерна и для представителей низших групп насекомых — для первичнобескрылых (Protura, Collembola, Diplura, Thysanura). Постэмбриональное развитие Protura характеризуется анаморфозом (увеличением числа сегментов в постэмбриональный период). Collembola и Diplura претерпевают настолько небольшие изменения организации в постэмбриональный период, что их развитие вполне оправдывает название прямого (ср. Stach, 1955 — в отношении Collembola; Stach, 1955, Denis, 1949, Ionescu, 1955 — в отношении Diplura).

<Отряды Protura, Collembola и Diplura> настолько специфичны, что вполне заслуживают выделения в особые классы (на что указывали Imms, 1951; Гиляров, 1949; Шаров, 1953; в отношении Collembola — Handschin, 1956; в отношении Protura — Tuxen, 1956; в отношении Diplura — Ballet, 1956, и др.). Однако, даже учитывая своеобразие Collembola и признаки близости их к Symphyla (ср. Tiegs, 1940), Чен (1955), например, считает возможным оставление Collembola в классе Insecta, рассматривая их как неотенничную группу, близкую к Symphyla, от которой произошли и современные настоящие насекомые.

Какой бы точки зрения ни придерживаться по вопросу о положении названных отрядов, несмотря на специфичность всех Arterygota-Entotrophi, их бульшая примитивность по сравнению с другими группами насекомых несомненна.

Несколько больше изменения, которые претерпевают в течение развития Thysanura (Arterygota-Ectotrophi). Развитие Thysanura, хотя и приближается к прямому, отличается такими показателями, как изменение числа члеников усиков и церков. Такое развитие может быть названо ортоморфозом [отличающимся от паурометаболии отсутствием провизорных органов (Verhoeff, 1910; Denis, 1949)] или протометаболией, в понимании Шарова (1953). Во всяком случае, тип развития тизанур можно отличить от прямого развития Collembola и Diplura, хотя некоторые авторы объединяют по типу развития все эти три отряда в единую группу Epimetabola (Weber, 1933; Keler, 1955; Chen, 1955).

² В возникновении полета могли играть роль выросты покровов, первоначальная роль которых, как у многих мокриц, гломерид, личинок сифл и т.п., могла быть в основном защитной [более или менее сходные взгляды на возникновение полета в последнее время высказаны автором (1949), Ю.М. Залесским (1949) и Ченом (1946, 1955), поэтому здесь на этом вопросе останавливаться не буду].

Thysanura чаще, чем другие *Apterygota*, выходят на поверхность почвы, особенно во взрослом состоянии. Для анаморфных *Protura* (*Anametabola* по Chen, 1955), а также для низших *Collembola-Onychiuridae* и для *Diplura* характерно обитание в почве и других укрытиях как на ранних этапах постэмбрионального развития, так и во взрослом состоянии. Для *Protura*, *Onychiuridae*, *Japygidae* и *Campodeidae* характерны слабохитинизированные не пигментированные кожные покровы (и в личиночном и во взрослом состоянии), однотипный характер питания и вообще одинаковый образ жизни в течение всего постэмбрионального развития.

Сходный образ жизни был, по-видимому, свойственен и предкам других групп современных насекомых, развитие которых проходило без метаморфоза (как и у большинства низших наземных членистоногих). От постоянной жизни в почве предки высших насекомых, вероятно, переходили ко временным выходам на ее поверхность, как это свойственно тизанурам, особенно *Machiloidea*. Такие выходы в жизни вида особенно важны для взрослой стадии, так как облегчают встречу полов и расселение. От расселения путем ползания предки насекомых, возможно, перешли к передвижению прыжками, свойственному многим *Apterygota*, а затем к простейшим формам планирующего полета².

С выходом на поверхность взрослых насекомых, с прогрессивным приспособлением к жизни вне укрытий и передвижению путем полета стали возможными два пути эволюции онтогенезов насекомых, находящие свое современное отражение в двух основных типах постэмбрионального развития *Insecta-Pterygota* — в полном и неполном превращениях.

В последнее время типы постэмбрионального развития насекомых с неполным превращением стали подвергаться слишком дробной классификации, причем разные авторы по-разному называют способы развития одних и тех же систематических групп и по-разному группируют по типу развития разные систематические отряды. Во многих отношениях естественную группу *Nemimetabola* (термин, сохраняемый многими исследователями, например, Imms, 1951; Van-Emderi, 1957 и др.) ряд авторов, начиная с Вебера (Weber, 1933), называет *Heterometabola*, причем название *Nemimetabola* сохраняют только для стрекоз и веснянок (Obenberger, 1952; Chen, 1955; Keler, 1955); тип развития поденок обозначается как «прометаболия» — названием, сходным с «протометаболиз», — термином, позднее примененным А.Г. Шаровым к развитию тизанур. Поэтому, разбирая пути эволюции онтогенеза насекомых, я не буду применять терминов, которые, вследствие неоднозначного употребления, могут внести некоторую путаницу, а буду пользоваться старыми терминами — полное и неполное превращение, называя соответствующие группы *Holometabola* и *Nemimetabola*.

Переход взрослой стадии насекомых к обитанию на поверхности почвы, возникновение и развитие крыльев в филогенезе насекомых я рассматриваю как приспособление в первую очередь к активному расселению, выделяя расселение как существенную функцию видовой жизни каждого организма. Расселение (активное или пассивное) обеспечивает попадание особей данного вида в условия, благоприятные для существования, обеспечивает сохранение вида. При активном расселении организм преодолевает пространства, в которых вид не может продолжать свое существование. Вероятность попадания в благоприятные условия (нахождение условий, необходимых для оставления и развития потомства) тем больше, чем выше способность организма к активному движению, и связана с прогрессивным развитием локомоторных органов, органов чувств и систем органов, определяющих интенсивную жизнедеятельность. Таким образом, активное расселение связано с прогрессивной дифференцировкой организма, разделением функций, поэтому оно осуществляется обычно дефинитивными стадиями разви-

тия. Это определяет прогрессивное течение онтогенеза, являющееся предпосылкой эволюции по принципу ароморфоза (Гиляров, 1945). Взрослая стадия большинства насекомых специализируется именно в направлении выполнения функции активного расселения — весь облик имагинальной стадии типичных *Pterygota* — облик расселяющейся стадии.

Взрослая стадия у *Pterygota* выполняет две основные функции видовой жизни — активное расселение и размножение. Эти функции бываюи сближены во времени, но расселение имагинальной стадии всегда предшествует размножению. Удаление этих функций друг от друга во времени ведет к регрессивным изменениям организации в течение имагинальной жизни (особенно ярко это проявляется у самок термитов), а наблюдаемый иногда переход расселительной функции к личиночной стадии ведет к появлению черт регресса у имаго (Гиляров, 1945).

Именно выработка нового способа передвижения — полета, свойственного только взрослой стадии насекомых, привела и к изменениям хода индивидуального развития, к метаморфозу, степень полноты которого у разных *Pterygota* выражена неодинаково.

Размножение и расселение становятся в типичном случае основными (а нередко и единственными) функциями имагинальной стадии. Часто имаго не питается и даже не может питаться (поденки, многие бабочки, тигрулиды). Функция накопления необходимых для жизнедеятельности имаго пластических и энергетических веществ, функция питания переходит к ранним стадиям развития — к личинке; личинка и имаго приспосабливаются к выполнению различных функций видовой жизни. Именно далеко зашедшие приспособления к разным функциям личиночной и имагинальной стадий и являются биологической причиной метаморфоза насекомых (Гиляров, 1945). Часто эти функции осуществляются в разных средах, на что определенно указывал Снодграсс (Snodgrass, 1944), говоря, что «вид как целое получил преимущество благодаря двойному образу жизни, что способствует использованию двух сред в течение жизненного цикла — одной, соответствующей функциям молодежи, другой — функции взрослой стадии». Чен (1955) также считает, что различия в образе жизни личинок и имаго приводят к возникновению метаморфоза.

С выходом на поверхность почвы взрослых насекомых, с прогрессивным их приспособлением к жизни вне укрытий, в воздушной среде, и к полету стали возможны два пути эволюции. Один путь — прогрессивное обогащение яйца питательными материалами и выход личинок из яйца на более позднем этапе морфологической дифференцировки, что обеспечивает переход личинки к образу жизни, более или менее сходному с образом жизни имагинальной стадии — путь *Hemimetabola*. Второй путь — прогрессивное приспособление взрослой стадии к жизни в воздушной среде, к полету, к активному выбору мест и субстратов для яйцекладки при прогрессивном приспособлении личинок к обитанию в почве и в различных укрытиях или на субстратах, обеспечивающих организм легко доступной пищей. Обитание личинок в субстратах, обеспеченных пищей, защищенность ранних стадий от высыхания и т.д. обеспечили возможность выхода личинок из яиц на более раннем этапе дифференцировки, на таком же, как и у предков, в течение всего онтогенеза обитавших в почве. Приспособление имагинальной и личиночной стадий к разным условиям существования, выполнение ими различных функций приводит к такому значительному отличию личиночных форм от имагинальных, что развитие путем постепенных возрастных изменений становится невозможным. Переход от личиночной формы к взрослой стадии требует больших перестроек организации, сопровождающихся разрушением личиночных (провизорных) органов и новообразованием имагинальных, что осуществляется при прохождении особой стадии перестройки — стадии куколки. Это путь *Holometabola*.

Новые основные пути эволюции онтогенезов крылатых насекомых — полное и неполное превращения — возникли в результате специализации взрослой стадии к активному расселению, к выполнению функции, накладывающей глубокий отпечаток на всю организацию крылатых насекомых.

Экологический анализ смены сред обитания на разных этапах онтогенеза в течение исторического развития позволяет понять эти два пути формирования онтогенезов в историческом развитии насекомых.

Происхождение полного и неполного превращений у насекомых от более или менее прямого развития, свойственного связанным с жизнью в почве аптериготам (характерного и для всех низших групп наземных членистоногих и, вероятно, характеризовавшего онтогенез предков крылатых насекомых), объясняет отсутствие непроходимой пропасти между этими типами развития, о чем, в частности, свидетельствуют не только результаты сравнения разных онтогенезов, но и данные сравнительно-гистологических (Henson, 1946) и сравнительно-морфологических (Snodgrass, 1944) исследований.

Различия между «нимфами» (т.е. ювенильными стадиями насекомых с неполным превращением, включая и «наяд» личинок Odonata, Ephemeroptera и Plecoptera) и личинками насекомых с полным превращением детально разобраны И.И. Ежиковым (1929). Эти различия сводятся в основном к тому, что у личинок Hemimetabola (у нимф) организация имеет в общем имагинальный характер, в отличие от личинок Holometabola, у которых строение конечностей, глаз и т.д. более примитивно.

Как уже упоминалось, Берлезе, Ежиков и Иммс объясняли черты примитивности личинок Holometabola вылуплением их из яиц на более раннем, чем у предков, этапе морфологической дифференцировки, рассматривая личинку как перешедший к свободному образу жизни эмбрион. Снодграсс считает возможным рассматривать личинку Holometabola как стадию, соответствующую личинке Hemimetabola, полагая, что у личинок происходит подавление признаков взрослого насекомого (путем инвагинации зачатков крыльев, утраты фасеточных глаз) и сохранение ряда эмбриональных особенностей при выработке признаков, адаптивных к специфичным условиям существования. Эти исследователи рассматривают полное превращение как возникающее на базе неполного.

Излагаемая мною точка зрения (ср. Гиляров, 1949) позволяет рассматривать и полное и неполное превращения как возникшие на базе эпиморфоза Apterygota при переходе имагинальной стадии к жизни в воздушной среде и к полету. Исходя из этой точки зрения и близких к ней представлений А.А. Захваткина (1953), А.Г. Шаров (1953, 1957) подчеркивает значение сравнительно-онтогенетического метода для понимания филогении насекомых. К взгляду на независимое развитие полного и неполного превращений у насекомых склоняется и Б.Н. Шванвич (1949).

«Куколка безусловно имеет аспект неполовозрелого imago», — утверждает Снодграсс (Snodgrass, 1944), основываясь на данных Е. Пояркова (1914). Чен (1955) также считает куколку одной из двух «взрослых стадий Holometabola». И.И. Ежиков (1929), А.Г. Шаров (1957) и др. рассматривают куколку как результат слияния нескольких преимагинальных возрастов. Ван Эмден (Emden, 1957) считает, что куколка филогенетически развилась из последнего личиночного возраста. И.В. Кожанчиков (1946) полагает, что куколка не гомологична каким-либо стадиям развития других насекомых.

Ни какая-либо морфологическая трактовка, ни анализ физиологических особенностей не дают объяснения возникновения стадии куколки, понятие которое можно только в историко-экологическом аспекте, рассматривая его как следствие дивергентного развития различных стадий онтогенеза в связи с приобретением ими различных функций.

Это убедительно, хотя и косвенно, может быть доказано примерами приспособления различных возрастов Holometabola к разным условиям жизни. Так, у личинок Meloidae при

переходе личинки от малоподвижного обитания в субстрате, служащем пищей, к активному прокладыванию ходов и изготовлению куколочной колыбельки, требующему изменения организации, возникает неподвижная и непитающаяся стадия перестройки, аналогичная стадии куколки, так называемая «ложная куколка». Конвергентно с *Holometabola* стадия куколки развивается и у самцов таких насекомых с неполным превращением, у которых при регрессивном развитии неподвижно живущих ранних стадий (особенно у самок) самцы сохраняют способность к полету (например, у *Coccidea*, у *Aleurodidae*).

На фоне этих двух основных типов развития (полного и неполного превращений), при сохранении общего принципа хода онтогенеза наблюдается очень широкое разнообразие адаптаций как взрослой, так и личиночной стадий к самым разнообразным условиям существования. Интересно, что у насекомых с неполным превращением (у которых переход от личиночной стадии к взрослой более постепенен, чем у *Holometabola*), сближение личиночного и имагинального образа жизни, вторичная утрата крыльев приводит к вторичной выработке более или менее прямого развития, как это свойственно, например, целым отрядам, таким как *Anoplura* или *Grylloblattoidea*. Прямое развитие характерно также, например, для бескрылых форм *Phasmidae*, для самок эмбий (и для самцов бескрылых видов, таких, как *Haploembia solieri*), для рабочих особей термитов и т.п.

Однако, конечно, такое прямое развитие отлично от прямого развития, например, *Collembola*, так как оно протекает на уровне нимфальной организации.

Вторичное прямое развитие наблюдается при сходных условиях существования личинок и взрослой стадии *Hemimetabola* независимо от условий среды: в почве (термиты), в подстилке (гриллоблатты), на деревьях (палочники), на теле млекопитающих (вши). Наоборот, приспособление личиночных и взрослых форм к разным условиям и резкое разделение функций на разных этапах онтогенеза у *Hemimetabola* ведет к возрастной дифференцировке, к возрастному полиморфизму и может даже вызвать конвергентную с *Holometabola* выработку полного превращения, как в упомянутом случае у самцов кокцид. У самцов *Coccidae* не смена сред обитания, а именно приспособление к разным функциям на разных этапах онтогенеза (питание при неподвижном образе жизни у личинок, полет и афагия имаго) приводит к полному превращению (и личинки и *imagines* обитают в сущности в одной среде).

При отсутствии столь далеко зашедшей специализации к разным функциям, развитие *Hemimetabola* может сохранять признаки неполного превращения (отсутствие куколки) даже при обитании личинок и имаго в разных средах, что ведет к усложнению развития, но не к возникновению полного превращения. Примерами могут служить представители отрядов *Amphibiotica*, личинки которых вторично приспособились к жизни в воде, или *Cicadina*, личинки которых обитают в почве. В этих случаях личинки характеризуются наличием провизорных органов (например, трахейные жабры водных личинок) или своеобразным строением различных частей тела (маска личинок стрекоз, копательные ноги личинок цикад). Развитие таких форм связано не только с прогрессивным выявлением имагинальных признаков, но и с редукцией личиночных, адаптивных к среде, отличной от той, в которой обитает взрослая стадия.

У тех форм *Hemimetabola*, которые ведут сходный образ жизни в личиночной и имагинальной стадиях, постэмбриональное развитие характеризуется резким преобладанием прогрессивного развития различных систем органов без явных черт редукции личиночных органов. В этом случае наблюдается постепенное развитие, независимое от того, примитивны ли насекомые (как таракановые или эмбии) или ведут открытый, не связанный с почвой образ жизни и приспособились к очень специализированному способу питания (как, например, клопы).

У насекомых же с полным превращением, даже при сближении образа жизни личиночной и взрослой стадий, при утрате крыльев, а также при однотипном способе питания и передвижения личинок и имаго сохраняется развитие с прохождением стадии куколки.

Яркий пример вторичной возрастной конвергенции у *Holometabola* представляют бескрылые самки *Lampyris noctiluca*, имеющие в общих чертах такое же строение, как и личинки (Vogel, 1915). Однако переход от личинки к имаго совершается у светляков с прохождением стадии куколки. Даже у совсем неотенического типа самок *Lucinae* превращение личинки в имаго совершается при нормальной линьке коричневой личинки в белую куколку и во время зачаточной линьки при превращении белой куколки вновь в коричневую самку (Konigsberger, 1912, по Emden, 1957).

Мьеберг (Mjoberg, 1925) описал трилобитоподобную самку *Duliticola*, и есть основания предполагать, что многие подобные формы принимались энтомологами за личинок (Imms, 1951).

У таких форм даже при большой степени тождественности строения личинок и имаго переход из ювенильного во взрослое состояние совершается через стадию куколки. Аналогичные примеры дает развитие бабочек чехлоносок *Pachytelia unicolor*, регрессивное развитие которых было подробно изучено Д.М. Федотовым (1945, 1956). Самки гусеницеобразны и держатся в тех же коконах, в которых жили гусеницы, но между стадиями гусеницы и непитающейся взрослой самки есть явная стадия куколки. Наличие стадии куколки между очень сходными личинкой и имаго у *Holometabola* (у светляков, чехлоносок и т.д.) показывает вторичный характер такого сходства, развившегося на базе обычного для жуков и чешуекрылых резкого различия личиночной и имагинальной стадий, в результате вторичного приспособления к сходным условиям существования. Например, у многих *Staphylinidae* можно заметить отдельные черты конвергенции личинок и *imagines*, что позволяет «узнавать» в личинке облик будущего жука — явление, обычно не наблюдаемое у *Coleoptera*.

Случаи конвергенции личиночной и имагинальной стадий у жуков позволяют говорить и о дивергенции стадий у *Holometabola*.

Следствием именно исторически давней возрастной дивергенции и приспособления личиночной стадии к питанию и росту, а имагинальной — к размножению и расселению (при обитании в различных условиях) объясняется резкое различие строения личинок и имаго у *Holometabola*. Недаром в последнее время авторитетные ученые склоняются к мнению, что возрастной диморфизм у насекомых следует рассматривать как частный пример полиморфизма (Wigglesworth, по Gordon, 1955).

Holometabola в связи с древностью расхождения образа жизни ювенильных и дефинитивных стадий, приведшего к их дивергенции, почти не имеют общих признаков в стадиях личинки и имаго (Emden, 1942).

При огромном разнообразии и специализации личиночных форм *Holometabola* возникает вопрос, какие из типов личинок более примитивны, как шла эволюция личиночных форм в этой группе насекомых.

Признаки личинок — такие же признаки организации, как признаки взрослых форм, и представление об их развитии не менее важно для решения филогенетических вопросов и систематики, чем представление о развитии особенностей взрослых организмов, как это указывалось многими авторами. Применительно к насекомым новейшая сводка дана ван Эмденом (Emden, 1957). У нас на филогенетическом значении ювенильных признаков акцентировал внимание А.М. Сергеев (1943), литература, относящаяся к этому вопросу, приводится А.Г. Шаровым (1957). Более того, сам ход онтогенетического развития является важным филогенетическим показателем, что находит свое отражение и

в современной систематике, например, в разделении насекомых на подклассы именно по типам развития (Hemimetabola, Holometabola и т.д.).

В свете развитой мною гипотезы о первичности связи насекомых с почвой более примитивными следует признать так называемых олигоподных (камподеовидных или тизануроидных личинок), особенно характерных для представителей низших семейств жуков и сетчатокрылых (Гиляров, 1949; Шаров, 1957). Эти личинки примитивны по многим показателям. Они обладают наибольшей полнотой организации и именно для них характерны многие черты сходства с аптериготами. Кроме того, для этих личинок характерна первичная связь с почвой и более, чем для других групп Holometabola, типично сходство характера питания личинки и имаго. Среди представителей этой группы преобладают хищники и сапрофаги (фитофагия наблюдается как исключение в более специализированных группах). Такой характер питания, как справедливо отмечал еще Зимрот (Simroth, 1891), является для наземных форм показателем примитивности.

У таких личинок часто имеются церки — органы, имеющие значение при обитании в почве и в подстилке (Гиляров, 1949).

От таких форм олигоподных (шестиногих) тизануроидных личинок легко выводятся и все другие более специализированные типы личинок. Так, хорошо прослеживаются некоторые приспособления к выходу на поверхность почвы (аналогичные приспособления к выходу на поверхность у тизанур, например, у *Machilidae*) от типично камподеовидных личинок к таким личинкам, как у *Carabus*, *Silpha*, *Lampyrus*, *Drilus*, сопровождающиеся сильным уплотнением тергитов (особенно в сравнении с другими участками покровов) и разрастанием их краев с тенденцией к образованию паранотальных выростов.

Очень четкие ряды приспособлений, связанных с переходом от передвижения в скважинах почвы к активной прокладке в ней ходов, наблюдаются в таких сравнительно-морфологических рядах, как личинки *Carabidae*, *Elateridae*, *Tenebrionidae*. Соответствующие изменения организации легко проследить и в онтогенезе личинок *Carabus*, *Blaps* и др.; они сопровождаются редукцией церков и заменой их хитиновыми опорными отростками, усилением склеротизации покровов и т.д. Интересно, что вторичный переход личинок таких групп к передвижению в скважинах почвы не приводит к выработке признаков камподеовидных личинок, приспособление к движению в скважинах достигается иными путями, например дополнительной сегментацией, как у личинок *Cardiophorini* (Гиляров, 1942).

Хорошо выраженные ряды представляет последовательное приспособление личинок к жизни и к передвижению в твердом субстрате (в почве, в древесине), в котором личинки и питаются. Это ряды С-образных личинок, параллельно вырабатывающиеся в ряде семейств жуков (*Scarabaeidae*, *Chrysomelidae*-*Eumolpinae*, *Bruchidae*, *Curculionidae*, *Iridae* и др.), у некоторых сетчатокрылых (*Itonidae*), у многих *Lepidoptera* (корнеобитающие *Pyralididae*, *Satyridae*).

В ряде случаев переход от тизануроидной формы к С-образной прослеживается в течение одного онтогенеза, например при таких формах гиперметаморфоза, как у *Meloidae* из жуков, у *Mantispa* в комплексе сетчатокрылых.

Переход к обитанию в субстрате, непосредственно служащем пищей, приводит к редукции конечностей. Это хорошо можно проследить в ряде групп личинок жуков (например, на рядах личинок *Bruchidae*, *Curculionidae* и *Iridae*), в пределах семейства усачей (*Cerambycidae*). У личинок некоторых видов зерновок и усачей можно проследить редукцию конечностей на протяжении онтогенеза.

Очень интересны североамериканские *Micromalthidae*, у которых в цикле развития имеется как типичная камподеовидная личинка с развитыми ногами, расчлененными

на шесть члеников (как это свойственно личинкам жужелиц и других Aderphaga), так и другие личиночные формы: безногие, С-образные, напоминающие личинок долгоносиков, либо вытянутые, похожие на личинок усачей или длинноусых двукрылых (данные Barber, 1913, 1918; Paterson, 1931; Paulian, 1949).

Пример Micromalthidae показывает реальную возможность происхождения безногих личинок такого типа, как у Diptera, от олигоподных тизануроидных личинок, возможность, прослеживаемую в развитии особой одного вида. Тенденцию к выработке признаков личинки двукрылого у личинки жука отмечал на примере Histeridae и А.Г. Шаров (1957).

Обитание безногих личинок в субстрате, служащем пищей, при переходе к экстраинтестинальному пищеварению приводит у Diptera к редукции ротового аппарата, рудименты которого у Cyclorhapha выполняют в значительной мере функцию органов передвижения.

Среди представителей подотряда Brachycera есть и не экстраинтестинально питающиеся личинки, такие как Erinnidae и Syrphidae, имеющие развитую головную капсулу, и экстраинтестинально питающиеся формы, как Cyclorhapha, у которых в связи с питанием пищей, разжиженной и переваренной выделяемыми наружу ферментами, редуцируются ротовые части и головная капсула, всегда развивающаяся у членистоногих как место прикрепления челюстной мускулатуры.

Ротовые крючки Cyclorhapha, которые могут быть гомологизированы с мандибулами и максиллами Nematocera и Orthorrhapha (Snodgrass, 1924; Hennig, 1948), приобретают функцию не столько органов захватывания пищи, сколько органов фиксации переднего конца тела при движении личинки (Гиляров, 1949).

Переход олигоподных личинок к жизни на растениях, связанной с необходимостью лучшего удерживания на колеблющемся субстрате, приводит к формированию эруковидных личинок, таких как гусеницы чешуекрылых, ложногусеницы пилильчиков. Брюшные ложные ножки у панорпоидных личинок — явление вторичное. На это указывали О.М. Мартынова (по Шванвичу, 1949), М.С. Гиляров (1949) и особенно убедительно и всесторонне Хинтон (Hinton, 1955).

У некоторых личинок Tabanidae развиваются не только вентральные, но и дорсальные парные выросты на брюшке, несущие прикрепительные крючочки, как брюшные ноги гусениц. Вторичный характер таких выростов, конечно, не вызывает сомнений.

В сравнительно редких случаях перехода к жизни на поверхности растений личинок совершенно безногих, например, типолоидных *Cylindrotoma splendens* (Cameron, 1918) или долгоносиков родов *Cionus* и *Phytonomus*, у них на вентральной поверхности тела, как на брюшных, так и на грудных сегментах, развиваются прикрепительные бугорки — выросты стенок тела, очень напоминающие ложные ноги гусениц (Гиляров, 1949). С помощью этих бугорков безногие личинки удерживаются на листьях растений и ползают по ним, и их движения, например, личинок *Ph. variabilis*, очень похожи на движения гусениц; с последними у них, кроме локомоторных органов, много конвергентных приспособлений, определяемых сходными условиями существования (например, покровительственная зеленая окраска).

Развитие брюшных ног в местах, более или менее соответствующих местам закладки брюшных придатков эмбриона, не может служить доказательством тому, что полиподная личинка типа гусеницы отвечает более раннему этапу дифференцировки, чем олигоподные личинки. У личинок *Phytonomus*, например, сериально гомологичные локомоторные бугорки есть и на брюшных и на грудных сегментах, причем мускулатура последних даже развивается (по Perez, 1911) за счет имагинальных дисков конечностей, но тем не менее все эти бугорки представляют собою явно вторичные образования.

С переходом гусениц к жизни в растительных тканях, например, у минирующих форм, наблюдается тенденция к редукции конечностей и брюшных выростов вплоть до полной их утраты (у ряда гусениц-минеров; Герасимов, 1952).

Адаптивный, а не эмбриональный характер С-образной формы личинок (вопрос, еще недавно бывший дискуссионным: Leffroy, 1923), был мною показан ранее (Гиляров, 1949).

Сравнительно-морфологические ряды личиночных форм, построенные с учетом их систематического и филогенетического положения (на основе данных изучения имагинальных стадий), а также сравнение различных этапов онтогенеза некоторых видов с полиморфными личинками показывают, что эволюция от олигоподных (камподеовидных) личинок к другим формам, в том числе и считавшимся некоторыми исследователями примитивными (С-образным, полиподным и т.д.), легко прослеживается, тогда как допущение эволюции в обратном направлении противоречило бы всей совокупности данных.

Во всех случаях наиболее примитивными оказываются камподеовидные личинки, обитающие в условиях, характерных для Apterygota. Несомненно, что многие черты сходства таких личинок могут трактоваться и как явления параллелизма, но нельзя рассматривать это сходство только как результат конвергенции. Заведомо вторичный переход насекомых к жизни в почве (как в личиночном, так и во взрослом состоянии) никогда не приводит к выработке признаков «камподеовидности». Даже в тех случаях, когда достигается отдаленное сходство (например, личинки I возраста мух Bombyliidae), его функциональная обусловленность и вторичный характер не вызывают никаких сомнений. Подобные примеры только доказывают адаптивность камподеовидной формы.

Онтогенез Holometabola крайне осложнен дивергентными приспособлениями разных этапов развития. Однако личиночным формам нельзя отказать в значении для расшифровки путей филогенеза. Во всяком случае, на основе сравнительно-морфологического и экологического, а где возможно и физиологического, изучения личинок можно говорить о филогенезе типов онтогенетического развития у насекомых и достаточно обоснованно судить о преемственности между низшими насекомыми и Holometabola, поскольку в таком случае сравниваются морфологически и онтогенетически эквивалентные формы.

Олигоподные камподеовидные (тизануроидные) личинки характерны для низших представителей именно древнейших отрядов Holometabola, они обитают в среде, характерной и для Apterygota, они примитивны и по характеру питания. По морфологическим особенностям личинки Carabidae, характеризующиеся наибольшей полнотой организации среди личинок такого типа, вполне сравнимы, как показывают исследования Жаннеля (Jeannel, 1941) и Обенбергера (Obenberger, 1952), с тизанурами (например, по такому важному для понимания эволюции разных групп членистоногих признаку, как расчленение конечностей).

Для Holometabola характерно разделение путей эволюции личинок и имаго. Строевание личинок, их «ценогенетические» признаки ранее считались не имеющими значения для проверки филогенетических представлений. Однако несомненно, что и личиночные признаки и особенности взрослых форм равнозначны для характеристики каждого вида, что можно судить о филогенетических отношениях различных групп не только по признакам взрослых форм, но также по личиночным и даже эмбриональным при-

³ Так называемые «протоподные» личинки яйцеедов (Proctotrupidae u Chalcididae) настолько специализированы, что не может быть и речи об их примитивности.

знакам (Ежиков, 1939, 1953; Emden, 1957, и др.). Такие признаки для понимания филогении и систематики имеют важное значение. Примерами могут служить деление многоклеточных на первичноротых и вторичноротых, позвоночных на Anamnia и Amniota, деление крылатых насекомых на Hemimetabola и Holometabola и т.п.

Совершенно закономерно говорить и об эволюции личиночных форм и об эволюции онтогенезов в целом. Недостаточность знания онтогенезов членистоногих до сих пор отражается и на наших филогенетических схемах (Шпет, 1957). По личинкам можно составить представление о филогенетических связях отдельных групп и видов не менее надежное, чем по взрослым формам. В качестве примера можно привести щелкунов (Elateridae), изучение личинок которых позволяет выяснить основные направления филогенетического развития (Гиляров, 1942), соотношения между различными трибами (Hyslop, 1917) и в пределах триб (Гиляров и Курчева, 1955). Аналогичные примеры дают личинки Meloidae (Захваткин, 1931, 1932) и многие другие изученные под этим углом зрения группы насекомых.

Разумеется, для реконструкции филогенеза имагинальных форм, рекапитулятивного значения для понимания особенностей взрослых насекомых личинки Holometabola не имеют. Только истории принадлежат наивные предположения, что безногая личинка мухи «рекапитулирует» червя, а гусеница — многоножку!

Но при анализе филогенеза личиночных форм должны учитываться именно личиночные признаки, и в ходе развития личинок закономерно искать случаи рекапитуляции личиночных форм предков.

Анализ морфологических изменений в случаях, например, гиперметаморфоза показывает, что именно камподеовидная стадия у многих жуков (Carabidae, Staphylinidae, Meloidae) или сетчатокрылых (Mantispidae) более примитивна, характеризует ранние периоды развития, а С-образная форма — вторичное приспособление старших возрастов к специфическим условиям существования, возникающее на базе камподеовидной личинки.

При решении вопросов о первичности того или иного типа личинок следует учитывать и данные анализа их принадлежности к группам, филогенетическое положение которых может быть установлено по всему комплексу их особенностей, в том числе обязательно и по имагинальным признакам. В этом отношении очень показательны, что, например, С-образная форма тела личинок очень характерна для представителей высших, более специализированных групп насекомых (среди жуков — долгоносики, короеды и т.п.). Это же относится и к полиподным личинкам: Lepidoptera и Tenthredinidae — несомненно высшие группы.

Не менее доказательны и сравнительно-экологические данные. Личинки Holometabola, не имеющие камподеовидного строения, характеризуются более специализированными типами питания; например, С-образные личинки чаще всего растительноядные или же специализированные паразитоидные хищники. Растительноядны и полиподные личинки³. Анализ же особенностей питания разных групп низших наземных беспозвоночных показывает, что способность к питанию живыми высшими растениями вырабатывается только на довольно поздних ступенях эволюции, что хорошо прослеживается на нематодах (Anguillulata), изоподах (*Hemilepistus*) клещях (Tetranychoida) и др.

Заслуживает внимания и то, что среди Holometabola клейдоичные (т.е. обеспеченные влагой) яйца бывают, как правило, у тех групп насекомых, у которых личинки не камподеовидны, а яйца форм с камподеовидными личинками неклеидоичны, т.е. менее приспособлены к развитию в сухих условиях.

Сравнительно-морфологический, онтогенетический и сравнительно-экологический анализы особенностей разных форм личинок Holometabola показывают, что тизануро-

идные (камподеовидные) личинки наиболее примитивны и что от них правомочно выведение личинок *Holometabola* других типов строения.

Применение сравнительно-экологического метода позволяет понять причины изменений хода онтогенеза в течение филогенетического развития насекомых. При этом анализе важно выделять ведущие для той или иной стадии функции, так как именно разделение ведущих функций во времени определяет ход онтогенеза, его прогрессивное или регрессивное течение.

Попытка реконструкции смены условий существования в течение филогенетического развития и сравнительно-экологическая характеристика различных групп служат хорошим дополнительным критерием при проверке филогенетических схем. В частности, такой анализ показывает правомочность гипотезы о происхождении современного полного и неполного превращения насекомых от более примитивного типа развития, свойственного *Apterygota* и, по-видимому, бывшего исходным и для древних *Pterygota* (Гиляров, 1948; Захваткин, 1953; Шаров, 1953, 1957). Сравнительно-экологический анализ легко выявляет несостоятельность всех гипотез о первичной водности насекомых и о происхождении *Pterygota* от форм, развивавшихся в воде.

ЛИТЕРАТУРА

- Герасимов А.М., 1952. Гусеницы. I. Фауна СССР, Нов. сер., № 56, т. I, вып. 2.
- Гиляров М.С., 1942. О причинах дивергентной эволюции обитающих в почве личинок шелко-нов. ДАН СССР, 36, 8. — 1945. Влияние характера расселения на ход онтогенеза насекомых. Ж. общ. биол., 6, 1. — 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Гиляров М.С., Курчева Г.Ф., 1953. Личинки шелкона *Synaptus filiformis* F. и место этого рода в системе *Agrotini*. Зоол. ж., 32, 6.
- Ежиков И.И., 1929. Метаморфоз насекомых. М. — 1939. О типах развития многоклеточных из яйца. Сб. памяти акад. А.Н. Северцова, I, Изд-во АН СССР, М.—Л. — 1953. Особенности ранних эмбриональных стадий при неполном и полном превращении у насекомых. Тр. Ин-та морфологии животных, вып. 8.
- Залесский Ю.М., 1949. Происхождение крыльев и возникновение полета у насекомых. Успехи соврем. биол., 28, 3(6).
- Захваткин А.А., 1931. Паразиты кубышек вредных саранчевых Средней Азии. Изд. УзСТАЗР, Ташкент. — 1932. Beschreibung einex merkwurdiven *Meloe-Triungulinus* aus Turkestan. Z. f. Parasitenkunde, 4, 4. — 1953. Сборник научных работ, Изд-во МГУ, М.
- Зенкевич Л.А., 1951. Фауна и биологическая продуктивность морей, т. I. Изд-во «Сов. наука», М.
- Кожанчиков И.В., 1946. К физиологии и биологическому значению куколки в цикле развития метаморфных насекомых. Изд-во АН СССР, Отд. биол. наук, вып. 2-3.
- Мартынов А.В., 1937. О крыльях термитов в связи с вопросом филогении этой и соседних групп насекомых. Сб. в честь акад. Н.Д. Насонова, Изд-во АН СССР. — 1938. Очерки геологической истории отрядов насекомых. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 7, 4.
- Поярков Е., 1914. Essai d'une theorie de la nymphe des insectes holometaboles. Arch. Zool. Exper. Gen., v. 54.
- Сергеев А.М., 1943. Эволюция эмбриональных приспособлений у рептилий. Изд-во «Сов. наука», М.
- Федотов Д.М., 1945. Эволюционное значение регрессивных изменений в онтогенезе. Бюлл. МОИП, сер. биол., 50, 3-4. — 1956. Les phenomenes de regression dans le developpement de certains insectes superieurs. Proc. XIV Int. Congr. Zool., Copenhagen.
- Шаров А.Г., 1953. Развитие щетинохвосток (*Thysanura*, *Apterygota*) в связи с проблемой филогении насекомых. Тр. Ин-та морфологии животных, вып. 8. — 1957. Сравнительно-онтогенетический метод и его значение в филогении (на примере насекомых). Зоол. ж., 36, 1.
- Шванвич Б.Н., 1949. Общая энтомология. Изд-во «Сов. наука», М.

- Шпет Г.И., 1957. О связи между онтогенезом и филогенезом у членистоногих. Зоол. ж., 36, 1.
- Barber H.S., 1913. The remarkable life history of a new family (Micromalthidae) of beetles. Proc. Biol. Soc. Washington, v. 26. — 1918. Observations on the life history of *Micromalthus debilis* Lec., Proc. Entomol. Soc. Washington, v. 15.
- Barlet J., 1956. Quelques relations nouvelles entre insectes et crustacées. X Int. Congr. Entomol., Sect. 2, Morph. and Anatomy, Montreal.
- Berlese A., 1913. Intorno alio metamorfosi degli insetti. Redia, 9, 1.
- Cameron A.E., 1918. Life-history of the leaf-eating crane-fly *Cylindrotoma splendens*. Ann. Entomol. Soc. Amer., 11, 1.
- Carpenter F.M., 1948. Supposed nymphs of Palaeodictyoptera, Psyche, 55.
- Chen S.H., 1946. Evolution of insect larva. Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 97. — 1955. The origin and evolution of the class Insecta. Acta Entomol. Sinica, 5, 1.
- Crampton G.C., 1931. The Entomologist, v. 64 (no van Emden, 1957).
- Denis R., 1949. Sous-classe des Apterygotes. Traité de Zoologie, publ. par P.P. Grassé, t. 9.
- Emden van F.I., 1942. A key to the genera of larval Carabidae. Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 92, 1. — 1957. The taxonomic significance of the characters of immature insects. Ann. Rev. Entomol., 2.
- Gordon L., 1955. Importance of larval characters in classification. Nature, 176.
- Handlirsch A., 1928. In: Schroder, Handb. d. Entomologie, Bd. III, G. Fischer. Jena.
- Handschin E., 1956. On the systematic position of the Collembola. Abstr. X Int. Congr. Entomol., Sect. 2. Morph. and Anat., 12; 35; Montreal.
- Harding J.P., 1953. The evolution of terrestrial habits in an Ostracod. Symp. on Organic Evolution, Bull. 7, New-Dehli.
- Hennig W., 1948. Die Larven von Dipteren, Bd. I. Berlin.
- Henson H., 1946. The theoretical aspect of insect metamorphosis, Biol. Rev., 21, 1.
- Hinton H.E., 1953. Some adaptations of insects to environments that are alternately dry and flooded. Trans. Soc. Brit. Entomol., 2, 2. — 1955. On the structure, function and distribution of the prolegs of the Panorpoidea, with the criticism of the Berlese-Imms theory. Trans. Roy. Entomol. Soc. London., 106, 13.
- Hyslop J.A., 1917. The phylogeny of the Elateridae based on larval characters. Ann. Entomol. Soc. Amer., 10.
- Imms A.D., 1936. The ancestry of insects. Trans. Soc. Brit. Entomol., 3, 1. — 1951. A textbook of entomology. London.
- Ionescu M.A., 1955. Diplura. Fauna Rep. Pop. Rom., 7, 2.
- Jeannel R., 1941. Coleopteres carabiques. Faune de France, 39.
- Jeschikow J., 1929. Zur Frage über die Entstehung der vollkommenen Verwandlung. Zool. Jb., Abt. f. Anat., 50.
- Keler St., von, 1955. Entomologisches Wörterbuch, Deutschl. Akad. d. landw. Wiss., J Wiss. Abh., 12, Berlin.
- Lameere A., 1900. La raison d'être de metamorphoses chez les insects. Ann. Soc. Entomol. Belg., 43.
- Leffroy M., 1923. Manual of entomology. L.
- Lemche H., 1940. The origin of the winged insects. Vidensk. Medd. nat. Foren. Kobenhavn, 104.
- Mjoberg E., 1925. The mystery of the so called «Trilobite-larvae» or «Perty's larvae» definitely solved. Psyche, 32.
- Obenberger J., 1952. Entomologie, I, Praha.
- Osborn H., 1908. The habits of insects as a factor in classification. Ann. Entomol. Soc. Amer., 1, 1.
- Paterson N.F., 1931. On the external morphology of South African species of *Micromalthus* (Col.). Trans. Roy. Entomol. Soc., London, 82.
- Paulian R., 1949. Heterogastra. Traite de Zoologie, publ. par P.P. Grasse, t. 9.
- Perez J., 1911. Disques imaginaires des pattes chez le *Phytonomus*, C. R. Soc. Biol., 95.
- Simroth H., 1891. Die Entstehung der Landtiere. Leipzig.
- Snodgrass R.E., 1924 (no Hennig, 1948). 1944. Insects, their ways and means of living. The Smithsonian, Ser. V, No. 5.

- Stach J., 1955. Klucze do oznaczania owadow Polski, Cz. II, Skoczogonki. Warszawa. — 1955. Klucze do oznaczania owadow Polski, Cz. III-V. Warszawa.
- Tiegs O.W., 1940. The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of *Hanseniella*. Quart. J. Micr. Sci., 82.
- Tuxen S.L., 1956. Relationships of Protura. X Int. Congr. Entomol., Sect. 2. Morph. and Anat.
- Verhoeff K. W., 1910. Uber Felsenspringer, Machiloidea. Zool. Anz., 36.
- Vogel R., 1915. Beitrag zur Kenntniss des Baues und der Lebensweise der Larve von *Lampyris noctiluca*. Z. f. wiss. Zool., 112.
- Weber H., 1933. Lehrbuch der Entomologie. G. Fischer, Jena.
- Yonge C.M., 1948. Bottom fauna of the sea. Research, 1, 13.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ В СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНЕТИКЕ НАСЕКОМЫХ*

ОБЩИЕ ЗАДАЧИ СИСТЕМАТИКИ

Середина нашего века ознаменовалась новым подъемом интереса биологов к проблемам систематики (ср. Майр, 1973). Систематика, долгое время слывшая «устаревшей» наукой, которую многие биологи считали только подсобной отраслью знания, оказалась в центре внимания генетиков, экологов и эволюционистов. Снова приобрела актуальность проблема вида, как развивающейся системы, структуре которого были посвящены многие работы по так называемой новой систематике (Huxley, 1940; Майр, 1948; Симпсон, 1947). И попытки решения проблем «макросистематики», занимающейся иерархией и связями высших таксонов разных групп организмов, становятся все более многочисленными. По наиболее таксономически богатому классу насекомых за последние десятилетия было предложено много систем, что могут иллюстрировать и работы энтомологов нашей страны. Так, следует отметить систему А.В. Мартынова (1938), получившую вскоре широкое распространение за рубежом, по которой подкласс крылатых насекомых разделяется на «древнекрылых» и «новокрылых», причем в единый таксон Palaeoptera по этой системе объединены такие далекие друг от друга отряды, как поденки и стрекозы. Оригинальную систему деления тех же крылатых насекомых на «Anteromotoria» и «Posteromotoria» предложил Б.Н. Шванвич (1949). Но обе эти системы, несмотря на тщательность их аргументации и глубокую эрудицию их авторов, не выдержали испытания временем, так как в сущности они были искусственными, построенными по формальным признакам. Более близкие к старым распространенным системам, но с существенными модификациями применительно к низшим насекомым, принципы деления насекомых на подчиненные таксоны приняты М.С. Гиляровым (1957, 1969) и А.Г. Шаровым (1959). Родендорф (Rohdendorf, 1969) придерживается классификации, более близкой к схеме А.В. Мартынова, но с рядом изменений.

Насколько существенны и глубоки бывают изменения системы насекомых, насколько неустойчивы классификации, показывают различия системы крупных таксонов в двух изданиях руководства Г.Я. Бей-Биенко (1966 и 1971). В мировой литературе теперь трудно найти два современных руководства по энтомологии, в которых совпали бы принимаемые ими системы.

Очень неоднозначными стали в последнее время и подходы к систематике, связанные с двойственным характером задач систематических исследований. Систематика преследует, во-первых, аналитические, диагностические цели, связанные с необходимостью распознавать и классифицировать виды. Применительно к насекомым, число видов которых превышает миллион, это проблема, требующая работы многих тысяч специалистов по разным группам. Диагностические задачи систематики имеют огромное прикладное значение — очень важно умение отличать вредные виды от сходных полезных или «безразличных». Точное знание видовой принадлежности объекта необходимо также при работах по генетике, физиологии и т.п., когда необходимо использовать выравненный материал.

В качестве примеров важности тонкой дискриминационной систематики можно привести случаи неверной идентификации видов злаковых мух, что было связано с недостаточной разработанностью системы этих двукрылых. Долгое время считали, что пшенице вредит шведская мушка (*Oscinosoma frit* L.), причем к этому виду относили

* Гиляров М.С. *Журнал общей биологии* 1974, 35, 1 : 13-33

целый комплекс видов, развивающихся на разных видах злаков. Оказалось же, что шведская мушка из культурных злаков повреждает в основном овес, а пшенице вредит другой вид — *O. pusilla* Meig. (Селиванова, 1951; Нарчук, 1956, 1972). Оба вида имеют связи с разными комплексами дикорастущих и сорных злаков.

Сходна ситуация с зеленоглазкой — другим комплексом видов злаковых мух (род *Meromyza* Meig.). До последнего времени указывалось, что в нашей стране пшенице вредит *M. saltatrix* L., но Л.И. Федосеевой (1961, 1962) было показано, что под этим названием понимали ряд видов, причем зерновые и, в частности, пшеницу повреждает другой вид (*M. nigriventris* Mcq.), а *M. saltatrix* развивается на луговых злаках.

Разумеется, все рекомендации по агротехническим мерам борьбы с этими вредителями, данные о колебаниях численности их популяций и материалы по их фенологии нуждаются теперь в коренном пересмотре, хотя, к сожалению, в учебниках и справочниках до сих пор обычны неверные указания и названия видов.

Аналогичные примеры хорошо известны в практике медицинской энтомологии, неравнозначна роль близких видов комаров одного рода (*Anopheles*) в переносе малярии и других заболеваний.

В аналитическом, диагностическом аспекте задачи систематики наиболее тесно прилегают к проблеме вида, к вопросам микроэволюции, становления и дискриминации новых видов.

Синтетические задачи систематики связаны с построением естественной иерархической системы, т.е. по современным представлениям такой системы, которая отражает филогенетические связи разных групп организмов. Таким образом, «макросистематика» связана с «макроэволюцией», с вопросами происхождения и отношений таксонов более высокого ранга.

Оба круга задач систематики — аналитический и синтетический — тесно диалектически взаимосвязаны и к ним применим аморфизм Гете, вложенный им в уста Мефистофеля: «Dich im unendlichen zu finden, muss unterscheiden und dann verbinden», т.е., чтобы разобраться в бесконечном, надо сперва различать, а затем — связывать.

Построение естественной системы основано на нахождении общих признаков у разных таксонов, причем таких, которые доказывают ту или иную степень общности происхождения, а не признаков случайного сходства или сходства, возникающего при конвергенции, мимикрии и т.п.

Поэтому выбор признаков для построения естественной системы не может быть случайным, а должен основываться на глубоком сравнительном изучении с учетом оценки реальной возможности возникновения и развития данного комплекса признаков. Поэтому чисто фенетические системы, основанные на признании эквивалентности произвольно выбираемых признаков, как это рекомендуется сторонниками «нумерической таксономии» (Sokal und Sneath, 1963; Сокол, 1967), не удовлетворяют задачам построения системы, отражающей филогенез. В тех случаях, когда применение нумерической таксономии подтверждает системы и филогенетические схемы, построены на основе применения обычных сравнительно-морфологических методов, совпадение результатов объясняется тем, что для нумерической оценки привлечены не любые признаки, а признаки, квалифицированно выбранные систематиком. Для проверки же правильности той или иной системы во многих случаях привлечение метода нумерической таксономии может дать много. Перспективнее в этом отношении метод «таксономического анализа» Е.С. Смирнова (1969), при котором учитывается и с помощью математического аппарата устанавливается иерархия признаков.

Методы количественной (точной, по терминологии Е.С. Смирнова) систематики, открывая определенные перспективы в дискриминационном разделе этой науки, сами

по себе неперспективны при построении естественной системы, поскольку выбор сравниваемых признаков зависит от компетенции, индивидуальных склонностей и интуиции исследователя. Правда, фенетические системы Р.Р. Сокэла и других авторов и не претендуют на естественность, преследуя только аналитические и формально классификационные задачи.

Для построения естественной системы на филогенетических основах фундаментом остается сравнительный метод. Естественная система — отражение филогении и все те схемы, в которых одна современная группа организмов выведена из другой современной, — методологически грубо ошибочны. Система современных форм может быть рассматриваема лишь как проекция крайне запутанных и только фрагментарно познаваемых филогенетических отношений на современный органический мир. Можно говорить, что в одной группе сохранилось больше, а в другой — меньше примитивных форм и признаков, но заключения, например, о происхождении крылатых насекомых от тизанур неприемлемы; можно только считать, что птериготы произошли от каких-то тизанурообразных предков, но не от форм, обладавших всем комплексом признаков современных или даже ископаемых щетинохвосток.

Недаром, например, Хандлирш (Handlirsch, 1925), исходя из произвольного и неправдоподобного предположения о происхождении крылатых насекомых непосредственно от водных предков, которыми он полагал трилобитов, доказывал обратное филогенетическое развитие — от крылатых насекомых к тизанурам. При формальном построении сравнительных рядов, особенно по ограниченному числу признаков, оценить направление ряда бывает невозможно, и только оценка иерархического значения — филогенетической древности или новизны широкого комплекса признаков — позволяет строить систему, претендующую на натуральность.

Несмотря на интерес энтомологов к проблемам филогении и макросистематики, на усилия установить принципы построения системы, на многочисленные предложения филогенетических схем и систем таксонов, все чаще раздаются голоса критиков, исходящих, по существу, из нигилистических позиций. Например, на последнем Международном энтомологическом конгрессе Мосс (Moss, 1972) развивал мысль, что филогенетические построения должны быть исключены из области научного исследования в систематике, а Джонсон (Johnson, 1972), что филогенетический подход несовместим с задачами систематики и что классификация — это не наука, а искусство!

БИОХИМИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ В СИСТЕМАТИКЕ

Со времен Э. Геккеля для филогенетических построений используют данные морфологии (известная триада — палеонтология, сравнительная анатомия, эмбриология). Однако одних морфологических методов для выяснения филогенеза и построения системы бывает недостаточно, и все чаще делаются попытки привлечь для этих целей материалы других дисциплин, пользующихся другими методами.

Так, в классификации бактерий, например, основное значение имеют физиолого-биохимические показатели, что связано с невысокой степенью морфологического разнообразия этих организмов, выявляемого исследователями. В зоологии тоже возлагались надежды на физиологические и биохимические данные, как критерии филогенетической близости животных. Например, одно время считали, что в энергетике мышечных сокращений первичноротых участвует аргининфосфат, а у вторичноротых — креатинфосфат (Крепе, 1933); этому биохимическому признаку пытались придавать решающее филогенетическое значение (Федотов, 1960, 1966). Однако оказалось, что этот признак ненадежен: у одного организма наблюдаются оба соединения (Roche et al., 1960).

Очень зависит от условий среды и лабилен, а в филогенезе и обратим, такой признак, который иногда характеризует в общих чертах крупные таксоны, как, например, характер катаболитов азотного обмена (мочевая кислота у птиц и насекомых, гуанин у паукообразных, аммиак у низших морских многоклеточных и т.д.). Непосредственно адаптивный характер катаболитов белкового и нуклеотидного обмена (Гиляров, 1970), «возвращение» к аммиачному типу катаболизма у водных насекомых и т.п. делают использование этого признака в макросистематике ненадежным, а учитывая трудоемкость — и бесперспективным.

Явно конвергентно филогенетическое происхождение таких сложных и для отдельных крупных таксонов довольно характерных соединений, как дыхательные пигменты (гемоцианин у головоногих моллюсков и десятиногих ракообразных; гемоглобин у дождевых червей, у некоторых сидячеглазых легочных брюхоногих моллюсков, у некоторых двукрылых насекомых, у позвоночных и даже в клубеньках бобовых растений). Конечно, значение таких признаков, как признаков таксономической близости, невелико. Недаром Флоркэн (Florkin, 1963) — крупнейший авторитет в области эволюционной биохимии — пришел к заключению, что при филогенетических исследованиях биохимические данные имеют подчиненное значение и «ариадниной нитью» остаются материалы морфологических наук. Акс (Ах, 1967) справедливо расценивает биохимические показатели как не имеющие преимуществ перед морфологическими признаками при филогенетических исследованиях.

Специфичность серологических реакций справедливо расценивалась многими исследователями, как предпосылка к выявлению филогенетической близости организмов разных таксонов. Суммируя итоги применения серологии в систематике, Бойден (Boyden, 1959) подчеркивает, что серологический метод даже при четких результатах дает представление о соотносительной близости разных форм друг к другу, но не позволяет судить о направлении их возможной связи, т.е. что данные серологии недостаточны для филогенетических построений. Он утверждает, что задача «серологической систематики» — только помочь в решении таксономических вопросов, но не заменить другие методы таксономии. К тому же серологические реакции зависят от возраста или стадии развития животного, его физиологического состояния (Sibley, 1959). Рехницер (Rechnitzer, 1959) остроумно заключает, что «иммунизированный кролик — не непогрешимый арбитр в решении вопросов родства животных».

Одно из наиболее обстоятельных серологических исследований на насекомых, посвященное выявлению родственных связей пилильщиков рода *Neodiprion* (West et al., 1959), дало результаты, расцененные таким авторитетным систематиком, как Краусон (Crawson, 1970), следующим образом: «Было бы преувеличением сказать, что связи между видами *Neodiprion* стали яснее в результате этого изучения».

Но все же на некоторых насекомых показано, что серологические методы иногда дают более четкие ответы на вопрос о близости сравниваемых таксонов, чем морфологическое исследование (Leone et al., 1965). Однако авторы, приводящие эти данные, сами констатируют, что за 50 лет (1915–1965) серологическим методом было исследовано в таксономических целях во всем мире только около 150 видов насекомых. Это объективно показывает, что методы серологии, вследствие их громоздкости и трудоемкости, не могут быть широко внедрены в систематику.

Нечеткий результат дает и исследование аминокислотного состава в целях выявления таксономической близости насекомых методом бумажной хроматографии. По этому признаку, например, два вида кровососущих клопов рода *Triatoma* отличаются друг от друга сильнее, чем отличаются друг от друга виды таракановых, относящиеся к трем удаленным друг от друга родам (Micks, 1956).

Электрофоретическое исследование белков гемолимфы (Stephen, 1956) тоже недостаточно показательны; хотя и выявляется большее сходство электрофореграмм видов одного семейства, чем представителей разных отрядов, но варьирование, зависящее от возраста, ограничивает перспективы этого метода.

Интерес для макросистематики представляет исследование нуклеотидного состава ДНК (Белозерский, 1969; Медников и др., 1973). Однако получаемые данные позволяют делать только предварительные выводы о возможностях этого метода и, позволяя судить о степени близости таксонов, не дают представления ни об иерархии групп, ни о направлении филогенетических изменений. Кстати, такие исследования в принципе могут считаться морфологическими, но проводимыми на уровне макромолекул.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ МИКРОСИСТЕМАТИКИ

Для филогенетических и систематических исследований весьма перспективно привлечение данных экологии и тесно с ней связанной этологии. На начальной стадии дифференциации видов именно экологические различия, изменения отношений со средой и связанные с этим изменения поведения оказываются толчком к дивергенции форм, к видообразованию. При широком ареале и сохранении основных требований вида к условиям среды неизбежная смена местообитаний ведет к начальной дифференцировке видов (Бей-Биенко, 1959). Возникающие изменения оказываются очень стойкими; даже такие особенности, как отношение к длине светового дня и вольтинность, оказываются наследственно закрепленными в разных частях ареала, как это показано на различных видах чешуекрылых (Данилевский, 1961).

Именно с изменения экологии и поведения начинается обособление новых форм. Так, кровяная тля (*Eriosoma lanigerum* Hausm.), полноцикля в Северной Америке, где мигрирует с американского вяза на корни яблонь, будучи завезенной в Европу, стала здесь аномоциклической, не дающей поколений, развивающихся на ильмовых, на европейских видах которых она неспособна к образованию галлов. И даже в тех местах на юге Франции, где были проведены посадки американского вяза — ее основного кормового растения, — кровяная тля не восстановила свой цикл развития.

Виноградная филлоксера (*Viteus vitifolii* Fitch.), у себя на родине в Северной Америке — полноцикля, в Европе на европейских лозах утратила способность к развитию полового поколения даже на исходных кормовых растениях — на американских виноградных лозах. Мальвовая моль (*Pectinophora malvella* Hbn.) в Закавказье приспособилась к развитию на хлопчатнике, а в Средней Азии — нет, налицо дивергенция вида в разных частях ареала.

Виды-двойники («биологические виды», по терминологии Н.А. Холодковского) — морфологически неразличимые, но полностью обособившиеся, — доказательство того, что замечаемая исследователями экологическая дифференцировка видов идет быстрее, чем выявляемая ими морфологическая.

Конечно, в каких-то деталях очень тонкого строения, крайне трудно обнаруживаемых (чему свидетельство — приведенные выше примеры «хороших» видов злаковых мух), экологическая дивергенция сопровождается и морфологическими изменениями, но выявляются экологические отличия легче.

При современном популяционном подходе к пониманию вида (сменившем типологическую концепцию прежней систематики), при изучении таксономистами природных популяций видов привлечение экологических признаков для видовой диагностики желательно и плодотворно.

Известен комплекс видов «черных» тлей, очень трудно поддающихся, а часто практически и не поддающихся различению по морфологическим признакам. Это группа

видов, близких к *Aphis fabae* Scop.: *A. acanthii* Schrank, *A. evonymi* F., *A. cognatella* Jones, *A. sambuci* L., *A. rumicis* L. и др. Их отличия вскрываются при изучении и сравнении циклов развития и набора кормовых растений на разных этапах этих циклов (Iglisch, 1970, 1972). Такие сравнения позволяют и дискриминировать эти виды, и понять их эволюцию — микроэволюцию группы *Aphis fabae*.

По аналогии с «черными» тлями группы *A. fabae* правомочно говорить о начавшемся процессе видообразования, о микроэволюции под влиянием деятельности человека у таких видов, как кровавая тля и виноградная филлоксера.

Для аналитических целей практической систематики — для диагностики и дискриминации — экологические признаки все чаще используются при составлении определительных таблиц, т.е. при построении искусственных, не отражающих филогенетические связи, систем насекомых. Таковы, например, различные определительные таблицы насекомых по характеру повреждений культурных растений, широко используемые в практике нашей сельскохозяйственной и лесной энтомологии.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ КРИТЕРИЙ ОЦЕНКИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СХЕМ

При исследовании филогенетического развития и при построении естественной системы насекомых данные экологии могут служить надежным критерием, используемым при проверке схем, построенных по морфологическим признакам, а иногда могут служить и основанием для их построения.

При восстановлении возможных путей эволюции, сравнивая структуры различных организмов (поскольку морфологические данные несомненно служат основными при филогенетических построениях), необходимо учитывать и функцию этих структур. Недаром основными объектами сравнительной морфологии служат органы животных, т.е. части тела, характеризующиеся определенной функцией; понятие «орган» в равной мере понятие и морфологическое и физиологическое. Функции же органов осуществляются в определенных условиях среды и могут быть правильно поняты только при строгом учете возможных условий существования организма, в которых могут эффективно функционировать исследуемые структуры.

Как выше упоминалось, А. Хандлирш развивал и широко внедрял в умы энтомологов и палеонтологов гипотезу о происхождении крылатых насекомых непосредственно от водных предков, полагая, что ими были трилобиты. Происхождение насекомых от водных форм, формирование признаков насекомых в водной среде допускали и другие авторитетные энтомологи (Lameere, 1900; Мартынов, 1938, и др.), не задумываясь о том, как в водной среде могла сформироваться, например, такая кардинальная для понимания организации насекомых система, как трахейная. Именно экологический анализ возможных условий существования, в которых могли образоваться такие системы органов, как трахеи, непроницаемая для испарения кутикула, мальпигиевы сосуды и т.д., показал экологическую несостоятельность гипотезы Хандлирша и близких воззрений, показал, что возникновение трахей возможно только при обитании во влажной, но в воздушной среде, такой, как почва и сходные местообитания, характерные для низших наземных членистоногих или представителей тех групп водных беспозвоночных, которые переходят к жизни вне воды (Гиляров, 1949). Такой анализ показывает и что тизануры экологически связаны с условиями существования в таких средах, как подстилка и почва и что у них мы встречаемся со многими признаками, которыми могли обладать предки крылатых насекомых (Гиляров, 1949; Шаров, 1959, 1965).

Следует подчеркнуть, что гипотеза Хандлирша, получившая распространение в зоологической литературе, надолго задержала развитие филогенетического изучения насекомых и способствовала, как и другие схемы выведения насекомых от водных форм,

распространению экологически и исторически неоправданных систем крупных подразделений класса насекомых. После экологической критики взглядов Хандлирша на палеодиктиоптер, как на предковые формы всех ветвей крылатых насекомых (Гиляров, 1949), его схема была блестяще разрушена морфологическими и палеоэкологическими исследованиями А.Г. Шарова (1973).

Теперь при построении филогенетических схем все более выявляются тенденции зоологов учитывать возможные реальные пути эволюции в конкретных условиях среды. Это требует прежде всего знакомства с организацией на всех стадиях онтогенеза с учетом экологических особенностей всех стадий онтогенеза. В сущности, деление крылатых насекомых на насекомых с неполным превращением (Exopterygota) и на насекомых с полным превращением (Endopterygota), широко принимавшееся систематиками с прошлого века, основывается не только на морфологических, но и на экологических особенностях этих двух групп.

Возрастающее значение признаков личинок и других преимагинальных стадий в систематике насекомых (van Emden, 1957; Гиляров, 1957; Stammer, 1957b; Klausnitzer, 1970, и др.) неминуемо связано с возрастающим привлечением данных по экологии.

«ЭКСТРАСОМАТИЧЕСКИЕ» ОРГАНЫ И СООРУЖЕНИЯ НАСЕКОМЫХ

Нередко особенности экологии и поведения могут быть определяющими для характеристики таксона. Так, развитие личинки *Bruchidae* в зерновке гороха — признак достаточный для определения насекомого, как *Bruchus pisorum* L. Способность личинки пластинчатогоусого ползти по поверхности твердого субстрата на спине — признак ее принадлежности к трибе *Cetoniini*. Неспособность извлеченной из почвы личинки пластинчатогоусого зарыться в почву характерна для рода *Melolontha*.

Число примеров, когда экологический или этологический признак может быть ведущим при определении принадлежности насекомого к определенному таксону, неограниченно и для дискриминации видов в аналитической систематике такими признаками пользуются все чаще и чаще.

Особенно ценны те экологические и этологические признаки, которые можно подвергнуть изучению морфологическими методами, так как наши зрительные анализаторы позволяют проводить исследование и сравнение быстрее и точнее, чем другие органы чувств. Это в первую очередь те структуры, которые можно назвать экстрасоматическими (внеорганизменными) органами. «Экстрасоматическими органами» я называю (продолжая развивать терминологию А.Н. Северцова, различавшего «эндосоматические» и «экзосоматические» органы) такие образования, которые выполняют функцию органа, но не представляют неотъемлемую часть организма, а создаются им.

Границы организма со средой крайне условны. Например, несомненно, что кутикула, выделяемая гиподермальными клетками насекомого, — неотъемлемая часть его тела, выполняющая защитную покровную функцию. Однако восковой щиток, выделяемый специальными железами личинки или самки щитовки сем. *Diaspididae*, хотя и выполняет защитную покровную функцию, уже не представляет непосредственной части тела, от которого легко может быть отделен. Но и для диагностической систематики щитков, и для построения системы и филогении сем. *Diaspididae* строение щитка (представляющего продукт жизнедеятельности, а не часть организма) оказывается важнейшим структурным признаком. Но не меньшее и функциональное значение для организма, и как диагностический признак в систематике имеет строение чехликов личинок жуков-листоедов подсем. *Clythrinae* и мешочков гусениц чехлоносок *Psychidae*, не выделяемых, а активно сооружаемых насекомыми.

Особенно показательны в этом отношении сооружения личинок ручейников. Они либо делают себе паутинные чехлики, инкрустированные различными включениями (иногда строго определенного происхождения, иногда — из наиболее доступного материала), которые носят на себе, в которых постоянно скрыто их брюшко и в которые может быть втянуто все тело, либо же живут открыто, но сооружают себе из выделяемых нитей ловчие подводные тенёта, аналогичные тенётам пауков.

Типы строения чехликов или тенёт специфичны для отдельных таксонов (семейств, родов) и могут быть не менее надежными признаками при построении системы, чем морфологические особенности личинок и взрослых форм. Система, построенная на основе признаков строения «экstrasоматических органов» (чехликов или тенёт) личинок ручейников, соответствует системе, построенной на основе морфологии этих насекомых. Это показывает, что поведение личинок ручейников, определяемое экологией каждого данного таксона и находящее морфологическое выражение в конструкции их паутиновых сплетений, представляет для систематики не менее надежный комплекс признаков, чем строение тех или иных деталей их тела.

Это было давно отмечено и для пауков основателем русской школы сравнительной зоопсихологии В.А. Вагнером (1910).

Методика использования данных по структуре «экstrasоматических органов» принципиально не отличается от принятой методики сравнительной морфологии при построении системы или схемы филогении группы.

Не менее надежны в систематике и такие находящие структурное выражение признаки поведения, как строение нор и ходов. Например, по строению вырываемой в по-

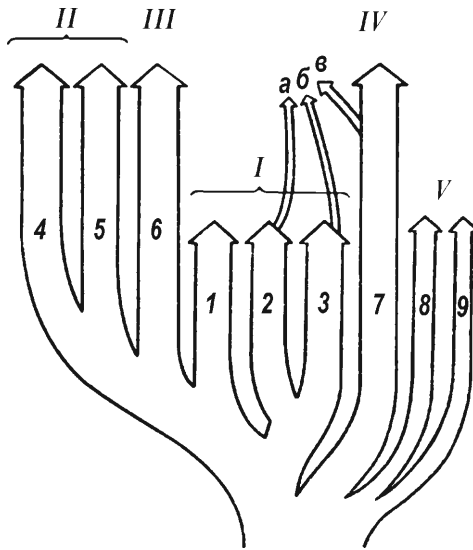


Рис. 1. Эволюционные направления гнездового поведения навозников-копрофагов подсем. Scarabaeinae, развившиеся на базе сапрофагии (по Halffter a. Matthews, 1966). I. Пищевые запасы на дне хода (1 — Onitina; 2 — Onitiellina; 3 — Onthophagina; а, б — aberrантные формы). II. Пищевые запасы в виде груши, защищенной корочкой из налипших частиц почвы (4 — Phanaenina; 5 — Dichotomina). III. Груша из навоза охраняется взрослыми жуками (5 — Coprina). IV. Пища запасается в виде обкатанных в пыли и песке шариков (7 — Scarabaeini; в — aberrантные формы). V. Формы с неизученным поведением (8 — Eurysterina; 9 — Eucraniina).

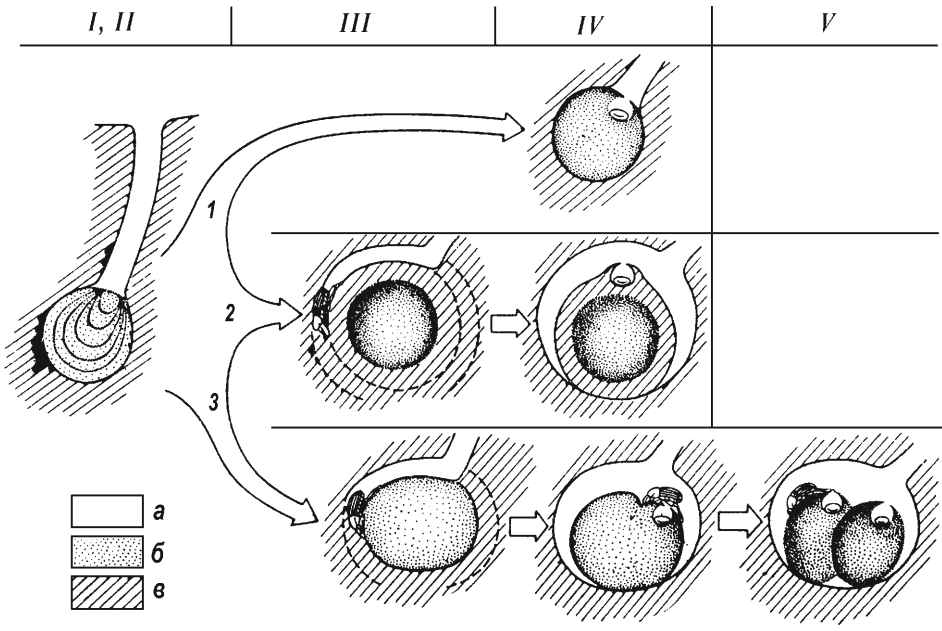


Рис. 2. Направления эволюции типов гнезд Scarabaeinae и последовательность этапов I–V их устройства (по Halfpter a. Matthews, 1966).

I. Выкапывание норы; II. Заполнение гнезда пищей. III. Разрывание воздушной прослойки между пищей и почвой. IV. Откладка яйца или яиц. V. Разделение запаса пищи на комки. 1, 2, 3 – направление эволюции; а – воздух, б – пища (навоз); в – почва.

чве норки личинкой жука-скакуна (Cicindelidae) можно определять виды и выделять роды и подроды, как это было показано одним из основателей экологии животных — Шелфордом (Shelford, 1908). По такому экологическому признаку, как обитание и прокладывание ходов в почве или в отмерших ветвях деревьев, хорошо различаются подсемейства жуков-скакунов — Cicindelinae и Collyrinae (Гиляров и Шарова, 1954).

И если личинки жуков этих подсемейств хорошо отличаются друг от друга по морфологическим признакам, то в случае личинок сетчатокрылых семейства Dilaridae — наших крымских *Dilar turcicus* Hag. и американских *Nallachus americanus* MacL., морфологически почти неразличимых, — именно экологические признаки надежнее и существеннее: первые обитают в почве, а вторые — под корой деревьев (Гиляров, 1962).

Известны широкие возможности определения видов и других таксонов жуков-короедов (Ipidae) по системам прокладываемых ими ходов.

Характер постройки нор, характер питания и откладки в норы питательного субстрата для личинок может служить хорошим критерием для понимания путей эволюции разных групп жуков-навозников подсем. Scarabaeinae (Halfpter a. Matthews, 1966), как это иллюстрируют рис. 1 и 2.

И у пчелиных характер их нор и форма комочка запасаемой пищи, и способ откладки на него яйца оказываются четкими признаками при выяснении филогенетических отношений и систематического положения. Так, пчелы Panurginae близки к Andreninae. У Andreninae ячейки с блестящей выстилкой, что свойственно и многим Panurginae. Но у панургида рода *Nomadopsis* выстилка (гигрофобная) выражена менее отчетливо, а у

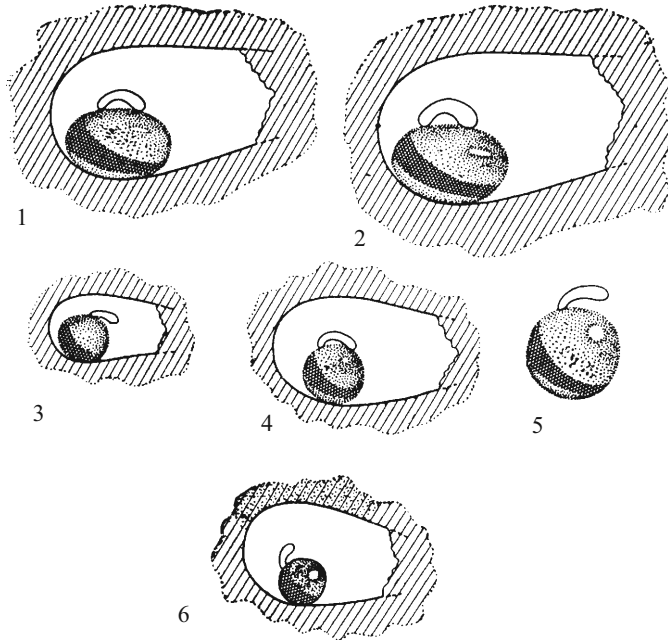


Рис. 3. Ячейки, комки пыльцы и яйца в гнездах Panurginae (по Rozen, 1967). 1 — *Psaenythia bicolor* Timb. (андреноидный тип), 2 — *Pseudopanurgus aethiops* Cresson, 3 — *Panurginus potentillae* Crawford, 4 — *Calliopsis andreniformis* Smith, 5 — *C. crypta* Smith (изображены только комок пыльцы и яйцо), 6 — *Perdita zebra* Cresson.

рода *Perdita* ее нет. У *Andreninae* и *Panurginae* запасы пищи — плоский комочек пыльцы, а у *Nomadopsis*, *Calliopsis* и *Perdita* — сферический, что несвойственно андреновым пчелам. И у названных трех родов водонепроницаемая оболочка на самом пищевом комке, чего нет у *Andreninae*.

Положение отложенного на пищевом комке яйца тоже разное. У *Andreninae* и большинства *Panurginae* вытянутое яйцо опирается на комок двумя концами, а у *Perdita* — только соприкасается с ним (Rozen, 1967). Изучение структурных результатов поведения позволяет проследить их эволюционные изменения и определить в системе панургид положение наиболее уклоняющихся родов (рис. 3).

Эмерсон (Emerson, 1937) показал, что к постройкам термитов применимы все методы сравнительного и экспериментального изучения, которыми пользуются морфологи при таксономических и филогенетических исследованиях организмов, и что на основе сравнительного изучения сооружений представителей разных таксонов *Isoptera* можно судить об их филогенетических связях. Получаемые таким путем представления совпадают с выводами, делаемыми на основе изучения организации самих насекомых.

Приведенные примеры сооружений насекомых — наиболее четкий случай морфологически фиксированного результата их деятельности.

Конечно, при сравнительном изучении «экстрасоматических органов» и сооружений животных исследователь встречается с конвергенциями, затрудняющими гомологизацию и выяснение исторической преемственности структур, как и при обычных морфологических работах. Это хорошо иллюстрируется параллельными рядами усложне-

ния тенёт в двух разных филогенетических линиях пауков — Cribellata и Ecribellata (Kallmann, 1970, 1971).

К категории эколого-этологических признаков, находящихся морфологическое выражение, относятся и те случаи, когда питание насекомого-фитофага приводит к определенным типам деформации кормового растения. Простейшим случаем может быть характерный для данного таксона насекомого тип повреждения растения. Так, в нашей фауне только клубеньковые долгоносики рода *Sitona* фестончато объедают листья однолетних бобовых, только личинки рода *Olibrus* прогрызают сквозные щелевидные отверстия в семянках Compositae–Liguliflorae и т.п.

Определение галлообразующих и мирующих насекомых наиболее легко осуществляется по тем тератологическим изменениям, которые вызваны их обитанием и питанием на кормовых растениях. В подобных случаях сравнительное исследование проводится морфологическими методами, но его объектом становятся не сами насекомые, а измененные ими органы и ткани растения.

ОБРАЗ ЖИЗНИ И ХАРАКТЕРИСТИКА КРУПНЫХ ТАКСОНОВ

Исследование филогенетической радиации экологических особенностей помогает восстановить пути эволюции насекомых. Связь низших наземных членистоногих с почвой и сходными субстратами, как средой обитания (Гиляров, 1949), и сходство адаптации к этим условиям разных групп многоножек, энтогнатных насекомых и тизаиуроидных эктогнат позволяют рассматривать скрытые трехфазные местообитания с воздухом, насыщенным водяным паром, как такие, в которых начали формироваться основные признаки организации насекомых, а переход к жизни на открытой поверхности, равно как и переход некоторых таксонов к жизни в воде (филогенетически вторичный), — как результат дальнейшей эволюции примитивных групп насекомых. Морфологические и экологические данные в таких случаях хорошо согласуются и взаимно дополняют друг друга. Так, все личинки поденок (Ephemeroptera) развиваются в воде, имеют кожное дыхание и органы водного дыхания — трахейные жабры, но наличие у них рудиментарных дыхалец подтверждает происхождение от форм с наземными личинками, напомиравшими современных тизанур. Для жуков подотряда Adephaga еще в прошлом веке Гангльбауэр указывал, что плавунцы — это те же жужелицы, приспособившиеся к жизни в воде.

В группах с личинками, приспособившимися к жизни в воде, обитание личинок на суше — явный признак вторичных изменений и новых направлений эволюционного развития (*Andiperla* среди веснянок, *Enoicyla* среди ручейников и др.). Для личинок мотылей (Chironomidae), перешедших вторично к наземному образу жизни, показано (Strenzke, 1959), что такой переход независимо совершался в разных непосредственно не связанных друг с другом группах этого семейства и привел в ряде случаев к формированию неразличимых друг от друга личиночных форм в результате конвергенции. Таковы *Bryophaenocladus* Th. и *Gymnotriocnemus* Goetgh. Насколько сложно бывает судить о первичном или вторичном образе жизни, показывает переход от наземного образа снова к жизни в воде личинки мотыля *Pseudosmittia rutneri* Str. Эта личинка приобрела вторично те адаптации к жизни в воде, которые были утрачены ее наземными предками, и стала неотличимой от хирономид с водными личинками, не переходивших к развитию вне воды в течение филогенеза. Тинеман (Thienemann, 1943) рассматривает этот случай как иллюстрацию обратимости филогенеза.

В отряде сетчатокрылых (Neuroptera) хорошо прослеживаются филогенетические ветви, отвечающие сменам сред обитания личинок. Наиболее примитивные, как Dilaridae, имеют активно передвигающихся по скважинам почвы личинок. От них

четко прослеживаются переходы к амфибиотическому образу жизни (*Osmylidae*), к жизни в воде (*Sisyridae*), в быстрых горных ручьях (*Neurothrus*). Такой ряд хорошо подтверждается и строением дыхательной и выделительной систем личинок. Переход от обитания в почве к открытому образу жизни на ее поверхности связывает дилароидных личинок с *Nemerobiidae* и *Chrysopidae*. Специализация почвенных личинок (на базе дилароидного типа) позволяет понять происхождение таких форм, как австралийские *Ithonidae*, или путь от зарывающихся в землю, но способных активно ползать, подкарауливающих добычу *Palpares*, к делающим в песке воронки, но свободно в них двигающимся взад и вперед *Myrmecoelurus*, и от них к способным двигаться только назад *Myrmeleo* (Wheeler, 1930; Гиляров, 1962). Экологические ряды сетчатокрылых хорошо позволяют понять и направления филогенетических изменений их организации.

Знаком отряда *Mecoptera* Байерс (Byers, 1971) считает, что дифференцировка семейств в этом отряде — результат адаптаций личинок к разной пище: фитофаги — *Boreidae*, *Nannochoristidae*, сапрофаги — *Panorpidae*, хищники — *Bittacidae*.

Таким образом, пищевая специализация, которая в разобранных выше случаях (раздел 3) олигофагов-фитофагов ведет к дифференцировке видов и видообразованию, может быть причиной и последующих глубоких «макроэволюционных» изменений. Например, дифференцировка семейства пластинчатоусых жуков (*Scarabaeidae*) связана с прогрессивным приспособлением к копрофагии (*Laparosticti*) или фитосапрофагии и фитофагии (*Pleurosticti*). Для более же древних тропических *Laparosticti* характерна еще сапрофагия, а не копрофагия (Halfiter a. Matthews, 1966).

Эволюция и дифференцировка семейства молей (*Tineidae*), по мнению А.К. Загуляева (1968) бесспорно монофилетического, связана с адаптацией гусениц к питанию различного типа пищей (мицетофагия у *Scardiinae* и *Nemarogoninae*, кератофагия — у *Tineinae*, детритофагия у *Myrmecozelinae*, лихенофагия и бриофагия — у *Meeziinae*), приведшей к специализации этих семейств.

А.К. Мордвилко (1929) связывал эволюцию разных групп тлей с их кормовыми растениями, прослеживая параллелизмы дифференцировки таксонов тлей с историей флоры. Для американских видов рода *Pemphigus* связи с кормовыми растениями отражают филогенез таксона (Lange, 1965). Для пилильчиков показана связь низших семейств с древесной растительностью — только представители высших развиваются на травянистых растениях (Benson, 1950), что, по мнению этого автора, связано с химизмом растений (Benson, 1965).

На семействах *Cecidomyiidae* (Мамаев, 1968), *Chloropidae* (Нарчук, 1972) и *Agromyzidae* (Spenser, 1965) также хорошо прослеживается деление на крупные таксоны, обязанное своим происхождением приспособлению к питанию разного типа на разных растениях.

Для опылителей фиг (*Agaonidae*) хорошо показана приуроченность родов или комплексов родов к определенным секциям рода *Ficus* (Wiebs, 1965).

В случае паразитических насекомых образ жизни, круг животных-хозяев и сопряженность эволюции хозяина и паразита, как показатель филогенетической близости, давно привлекали внимание зоологов и известно много «паразито-филетических правил» (сравн. Stammer, 1957а,б), сформулированных разными исследователями. Интересен анализ связи оводов с разными группами млекопитающих (Рубцов, 1939, 1940). Известна встречаемость вшей сем. *Pediculidae* только на приматах, а рода *Phthirus* только на человеке, горилле и шимпанзе, — по мнению многих систематиков наиболее близких друг к другу (кладиistically) высших приматах. Определенные таксоны пухоедов развиваются на птицах определенных таксонов и т.д. Система вшей и пухоедов хорошо

коррелирует с системой их хозяев, но на более низком таксономическом уровне — отрядам, семействам и т.д. хозяев соответствуют семейства, роды и т.д. паразитов.

Показано, что в систематике хальцид именно биологические, экологические данные не только позволяют выявлять виды-двойники, но и освещают филогенетические связи (Askew, 1965).

Не только связь разных таксонов паразитических насекомых с определенными таксонами хозяев позволяет выявить филогенетические связи паразитов друг с другом, но и самый характер паразитирования может показать сравнительную древность разных групп. Так, для сем. Braconidae близкое к хищничеству паразитирование личинок трибы *Cyclostomi* оказывается более примитивным, чем другие четыре типа паразитирования, что совпадает с системой семейства, хорошо определяемой способами заражения, характером развития личинки и возрастом хозяина, и его систематическим положением (Иарек, 1965, 1971). Эктопаразитизм в разных группах браконид предшествовал эндопаразитизму (Тобиас, 1968).

Не только пищевые связи насекомых (и паразитирование, как частный их случай), но и исследования паразитов насекомых могут давать материалы, ценные для филогенетических построений. Прекрасный пример этому — открытие Кливлендом с сотрудниками (Cleveland et al., 1934) в кишечнике таракана р. *Cryptocercus* и у термитов общих многожутиковых простейших — кишечных симбионтов р. *Trichonympha*, что указывает на филогенетические связи термитов и таракановых, блестяще подтвержденные морфологическими исследованиями современных и ископаемых форм А.В. Мартыновым (1937). Связи этих отрядов друг с другом подтверждаются и другим фактом. Характерный для таракановых эндосимбиоз с бактериями, поселяющимися в жировом теле, наблюдается и у одного из эндемичных австралийских примитивных родов термитов — *Mastotermes*, но утрачен у всех других термитов. По Эмерсону (Emerson, 1955), р. *Mastotermes* восходит к пермскому периоду.

ПОВЕДЕНИЕ КАК ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ПРИЗНАК

Признаки поведения бывают очень устойчивыми. Так, например, Эйбл-Эйблсфельд считает, что рефлекс чесания задней ногой за ухом филогенетически преемствен от амфибий, через рептилий до птиц и млекопитающих (Eibl-Eiblsfeld and Kramer, 1958).

Среди насекомых можно указать, как одну из характеристик для родов *Blaps*, *Eleodes* и др. представителей семейства чернотелок, способность принимать угрожающую позу (поднятие кверху заднего конца тела). Для многих видов р. *Cassida* характерен способ возвращаться в нормальное положение положенных на спину жуков, — переворачивание через голову без поднятия надкрылий, только с упором на передние лапки. Общеизвестна характерная для семейства щелкунов способ положенных на спину жуков переворачиваться специфическим прыжком — признак не менее таксономически ценный, чем морфологические характеристики семейства. Ряд примеров приведен в разделе 2.

Из признаков поведения таксономически наиболее ценны и показательны многие элементы, связанные с взаимной информацией при спаривании и при общественной жизни разного уровня.

Сама степень выраженности общественной жизни у насекомых например, у муравьев, служит хорошим показателем примитивности или филогенетической продвинутости — у муравьев р. *Ponera*, наиболее примитивных по многим морфологическим признакам, наименее выражена и общественная жизнь.

Очень показательными таксономическими признаками могут служить звуковые сигналы, издаваемые в период спаривания прямокрылыми (данные по сверчкам см., на-

пример у Alexander 1962; по кузнечикам — у Дубровина и Жантиева, 1970, и мн. др.). Полевые экологи и фаунисты, работающие по прямокрылым, давно используют брачное стрекотание прямокрылых и его вариации для количественного учета, изучения географического и экологического распространения и варьирования этих насекомых. Но если непосредственное восприятие звуков в пределах одного биотопа в одно и то же время позволяет опытному полевому работнику сравнивать и различать характер стрекотания отдельных видов, то для целей использования в систематике и для изучения филогенетических связей восприятие на слух — недостаточно надежный признак, даже в звукозаписи. Итог народной мудрости — «лучше один раз увидеть, чем семь раз услышать» — вполне справедлив и изучение звукового поведения целесообразно проводить, переводя звуковые сигналы в осциллограммы, что позволяет исследовать их, как кривые, морфологическим методом.

Признаки звукового поведения для классификации американских сверчков были использованы уже давно (Fulton, 1915).

Дифференцировка брачного стрекотания прямокрылых — один из основных элементов изолирующего поведения, ведущего к симпатрическому видообразованию, к расхождению видов-двойников, морфологически и экологически неразличимых, отличающихся только стрекотанием.

Дифференцировка видов в пределах ареала тоже связана с дифференцировкой стрекотания; расхождение новых видов легче выявляется по звуковым сигналам, чем по морфологическим признакам. Примерами могут служить *Chorthippus dorsatus* Zett. и *Ch. dichrous* Ev. среди саранчовых (Комарова и Дубровин, 1973), *Nemobius fasciatus* De Geer и *N. tinnulus* Fulton среди сверчков (Alexander and Thomas, 1959).

Виды одного рода могут быть легко различимы по характеру записанных сигналов. В пределах родов сверчков комплексы видов, выделяемых по хромосомным наборам, соответствуют группам, выделяемым по характеру стрекотания, а разные подсемейства сверчковых могут быть охарактеризованы типами стрекотания в сочетании с другими элементами брачного поведения (Alexander, 1962). И у близких к сверчковым и кузнечику прямокрылым по типу осеменения насекомых с полным превращением — у сетчатокрылых тоже известно стрекотание (Adams, 1962), специфичное для каждого вида.

Другие звуковые сигналы, имеющие значение в предшествующем спариванию поведении, тоже видоспецифичны, как показано для веснянок родов *Perla* и *Isoperla* барабанищих брюшком по субстрату (Ruprecht, 1969).

Для «макросистематики» и для филогении большой интерес, как важный признак, имеет положение особей при спаривании, особенно в группах насекомых с наружно-внутренним осеменением (Гиляров, 1970).

Прежний единый отряд низших эктогнатных насекомых — щетинохвосток (Thysanura), включавший бесспорно близкие по уровню организации (градологически близкие), но генеалогически разные группы первичнобескрылых, теперь обычно разделяют на два отдельных отряда, исходя из кладистических представлений — Microcoriphia (Machiloidea) и Thysanura s. str. (Lepismoidea). Хенниг (Hennig, 1953) противопоставляет махилоидных щетинохвосток (Archeognatha Hennig = Microcoriphia) не только лепизматоидным, но и всем остальным эктогнатам (Lepismoidea = (Thysanura s. str.) + Pterygota).

Специфика махилоидных и лепизматоидных настолько велика, что по морфологическим признакам их давно рассматривают как разные подотряды или отряды щетинохвосток (Remington, 1954). Вопрос о том, оставлять ли и махилоидных, и лепизматоидных в одном общем таксоне или объединить лепизматоидных и всех крылатых насекомых

(Pterygota) в общий таксон Monocondyla, противопоставив его небольшому по числу и многообразию форм таксону Archeognatha (бывший подотряд махилоидных), как этого требуют кладистические концепции (Hennig, 1953) (по которым крокодилов надо исключить из класса рептилий и объединить в общем таксоне с птицами — Brundin, 1972), решается исходя из общих принципов, которыми руководствуются те или иные систематики. Но во всяком случае морфологические черты позволяют, с одной стороны, противопоставлять махилоидных лепизматоидным, а с другой — сближать именно последних с крылатыми насекомыми.

Типичное для низших наземных членистоногих, связанных с почвой, наружно-внутреннее осеменение протекает неодинаково у махилисов и у лепизматоидных. У махилид самец откладывает капли спермы на предварительно вытягиваемую им шелковину, а затем активно переносит сперму с нити к гонопору самки хвостовыми придатками, не связанными с половым отверстием. Этот тип осеменения свойствен только махилоидным. У лепизматид самец откладывает сперматофор на субстрат, а самка затем сама его захватывает придатками полового отверстия. Последний способ осеменения позволяет понять происхождение осеменения с наружными сперматофорами как низших ортоптероидов среди Hemimetabola, так и низших Holometabola — сетчатокрылых и других нейроптероидов. При осеменении насекомых с наружными сперматофорами самец подводит гонопор снизу под половое отверстие самки, которая подхватывает выводимый самцом сперматофор сверху своими половыми придатками, как это делает и самка чешуйницы (*Lepisma*), подбирающая с субстрата отложенный самцом грушевидный сперматофор. Кстати, у низших ортоптероидов, например у тараканов, сперматофоры тоже грушевидные. Эволюция сперматофорного осеменения, в частности взаимного положения полов при копуляции и способов введения сперматофора в половые протоки самки, позволяет понять как происхождение внутреннего осеменения и его эволюцию в разных ветвях класса насекомых, так и аберрантные способы осеменения, например у стрекоз (Гиляров, 1970).

Показательно, что, по крайней мере, в двух ветвях Pterygota — у Orthopteroidea и у Neuropteroidea происходила параллельная конвергентная выработка и сходных типов осеменения, и очень сходных и сложных «экстрасоматических органов» — сперматофоров, а также сходного сложного предшествующего спариванию поведения (в том числе и акустического, обеспечивающего ускорение захватывания сперматофора самкой) и взаимного положения полов при спаривании.

В поведении насекомых и других членистоногих параллелизмы и конвергенции далеко не исключение. Они затрагивают конструкцию экстрасоматических органов, таких, как, например, тенёта пауков, и выработку у них «социального» поведения (у пауков разных групп — см. Kullmann, 1972), далеко идущие аналогии дифференцировки каст и колоний у термитов и муравьев, сходство звуковой сигнализации у сверчков разных групп (Alexander, 1962), выработку такого сложного и казалось бы неповторимого поведения при спаривании, как подношение пищевого «подарка» самке самцом у представителей разных отрядов насекомых (у мух сем. Dolichopodidae и у скорпионниц сем. Bittacidae), повадку постинсеминационного поедания самца самкой у богомолов, некоторых кузнечиков и пауков и т.п.

Конечно, такие конвергенции поведения так же затрудняют филогенетические и таксономические исследования, как и морфологические конвергенции.

Но признаки отношения к среде и поведения часто и при анализе первых этапов эволюционной дифференцировки, и при выяснении положения таксонов высшего ранга бывают более показательны, чем морфологические или физиологические. Это понятно, так как именно эти признаки непосредственно отражают связи организма со

средой и их изменения, характерные для процесса эволюции.

Но несомненно также, что изменение поведения всегда связано и с изменением каких-либо структур и их функций. Так, различия звуковых сигналов у самцов прямокрылых могут быть связаны с морфологическими особенностями их звуковых аппаратов и со структурами центральной нервной системы (Humber, 1960). Но филогенетическое и биологическое значение этого сопряженного комплекса признаков познается именно при изучении поведения, исторически определяющего начало репродуктивной изоляции и обособления видов.

Во многих случаях видовые отличия, имеющие явно физиолого-биохимическую природу, проявляются и познаются при изучении поведения. Были описаны две формы очень сходных плодовых листовертков — *Archips mortuans* Kearfott и *A. argyrospilus* Walker. Эти листовертки в гусеничной и имагинальной стадиях отличались только интенсивностью пигментации, что недостаточно для дискриминации видов, так как морфология, тип рисунка, кормовые растения и фенология этих форм идентичны. Поэтому *A. mortuans* стали рассматривать только как вариацию *A. argyrospilus*. Строение и гистология пахучих желез у обеих форм тоже одинаковы. Но экспериментальная проверка (Bronskill et al., 1971) привлечения самцов самками показала, что запах самки *A. argyrospilus* привлекает самцов только этой формы, а самки *A. mortuans* — только самцов *A. mortuans*. Это косвенно, но бесспорно показывает различия химического строения феромонов (телергонов) этих форм и определяемую этими различиями половую изоляцию. Таким образом, это — виды-двойники. Но по поведению листовертков этот вывод сделать много проще, чем на основе сложных химических анализов их феромонов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все приведенные примеры и доводы показывают необходимость привлечения данных экологии и этологии¹ для характеристики таксонов, для построения системы и для понимания начальных этапов эволюции и филогенетического развития насекомых. Эти данные не заменяют, но дополняют стандартные методы сравнительной морфологии. Для объективного исследования данные экологии и этологии должны переводиться в визуально анализируемую форму, необходимую для строгого сравнительного исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Бей-Биенко Г.Я., 1959. Ж. общ. биол., 20, 5, 351-368. — 1966. Общая энтомология. Л., «Высшая школа». — 1971. То же, изд. 2-е.
- Белозерский А.Н., 1969. Нуклеиновые кислоты и их связь с эволюцией, филогенией и систематикой организмов. Ташкент, «Фан».
- Вагнер В.А., 1910. Биологические основания сравнительной психологии. 1, СПб.
- Гиляров М.С., 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М., Изд. АН СССР. — 1957. Зоол. ж., 36, 1683-1687. — 1962. Энтомол. обозрение, 41, 402-416. — 1969. Насекомые. В кн.: «Жизнь животных», Л.А. Зенкевич (ред.), 3, 152-159. М.,

¹ После сдачи в печать текста этой статьи автор принял участие в Годичном собрании Академии естествоиспытателей «Леопольдина» в Галле, посвященном проблемам эволюции. В представленном собранию докладе К. Лоренца так же было подчеркнуто, что признаки поведения могут быть менее пластичными и таксономически более ценными, чем морфологические (K. Lorenz. Evolution des Verhaltens. In: Evolution, Kurzfassungen der Vorträge für die Jahresversammlung der Akademie der Naturforscher «Leopoldina», 11-14 Oct., 1973, Halle/Saale, S. 18-21).

- «Просвещение». — 1970. Закономерности приспособлений насекомых к жизни на суше. М., «Наука».
- Гиляров М.С., Шарова И.Х., 1954. Зоол. ж., 33, 598-615.
- Данилевский А.С., 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. М., Изд. ЛГУ.
- Дубровин Н.Н., Жантиев Р.Д., 1970. Зоол. ж., 49, 1001-1014.
- Загуляев А.К., 1968. Энтومол. обозрение, 47, 215-226.
- Комарова Г.Ф., Дубровин Н.Н., 1973. Ж. общ. биол., 34, 571-574.
- Крепс Е.М., 1933. Природа, №8-9, 65-74.
- Майр Э., 1948. Систематика и происхождение видов. М. Изд-во иностр. лит. — 1973. Ж. общ. биол., 34, 323-330.
- Мамаев Б.М., 1968. Эволюция галлообразующих насекомых — галлиц. Л., «Наука».
- Мартьянов А.В., 1937. О крыльях термитов в связи с вопросом о филогении. Сборник в честь акад. Н.В. Насонова, 83-150. М.—Л. Изд-во АН СССР, — 1938. Тр Палеонт. ин-та, АН СССР, 7, 4, 5-149.
- Медников Б.М., Попов Л.С., Антонов А.С., 1973. Ж. общ. биол., 34, 4, 516-529.
- Мордвилко А.К., 1929. Кормовые растения тлей СССР. Тр. по прикл. энтомол., 14, 1, 1-101.
- Нарчук Э.П., 1956. Энтومол. обзор., 35, 4, 856-882. — 1972. Доклады на 23-м ежегодн. чтении памяти Н.А. Холодковского, ВЭО, 3-50, Л., «Наука».
- Рубцов И.А., 1939. Зоол. ж., 18, 4, 669-684, — 1940. Природа, 6, 48-60.
- Селиванова С.Н., 1951. Зоол. ж., 30, 6, 540-544.
- Симпсон Дж.Г., 1947. Темпы и формы эволюции. М., Изд-во иностр. лит.
- Смирнов Е.С., 1969. Таксономический анализ. М. Изд. МГУ.
- Сокэл Р.Р., 1967. Ж. общ. биол., 28, 6, 658-674.
- Тобиас В.И., 1968. Система, филогения и эволюция Braconidae. Автореф. дис. Л., ЗИН АН СССР.
- Федосеева Л.И., 1961. Зоол. ж., 40, 8, 1205-1213. — 1962. Энтومол. обозрение. 41. 2, 470-474.
- Федотов Д.М., 1960. Тр. Ин-та истории естествозн. и техники. АН СССР, История биол. наук, 31, 6, 136-246. — 1966. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М., «Наука».
- Шаров А.Г., 1959. Тр. Ин-та морфол. животн. им. А.Н. Северцова АН СССР, вып. 27, 175-186. М., Изд. АН СССР, — 1965. Зоол. ж., 44, 7, 963-979, — 1973. Докл. на 24-м ежегодн. чтении памяти Н.А. Холодковского. ВЭО, 49-63. М., «Наука».
- Шванвич В.Н., 1949. Курс общей энтомологии. М., «Советская наука».
- Adams Ph.A., 1962. The Pan-Pacific Entomologist, 38, 3, 178-180.
- Alexander R.D., 1962. Systematic Zool., 11, 2, 53-72.
- Alexander R.D., Thomas E.S., 1959. Ann. Entom. Soc. America, 52, 591-605.
- Askew R.R., 1965. XII Intern. Congr. Entomol., London, 1964, Proc., 94.
- Ах Р., 1967. Zool. Anz., 179, 1/2, 98-100.
- Benson R.B., 1950. Trans. Soc. Brit. Entom., 10, 48. — 1965. XII Intern. Congr. Entom., London, 1964, Proc. 100-101.
- Boydén A., 1959. XV Intern. Congr. Zool., 1958, Proc., 120-122.
- Bronskill J.F., Roelofs W.L., Chapman P.J., Lienk S.P., 1971. XIII Intern. Entom. Congr., Moscow, 1968, 1, 115-116, Leningrad.
- Brundin L., 1972. Zoologica Scripta. (Stockholm), 1, 107-120.
- Byers G.W., 1971. XIII Intern. Congr. Entom., Moscow, 1968, Proc., 1, 468.
- Čapek M., 1965. XII Intern. Congr. Entom., Lond., 1964. Proc., 98-400.
- Čapek M., 1971. XIII Intern. Congr. Entom. Moscow, 1968, Proc., 1. 120-121.
- Cleveland I.R., Hall S.R., Sanders E.P., Collier J., 1934. Mem. Amer. Acad. Arts Sci., 17, 185-342.
- Crowson R.A., 1970. Classification and biology. Heineman E ducat. Books., Lond.
- Eibl-Eibesfeld I., Kramer S., 1958. Quart. Rev. Biol., 33, 3, 181-211.
- Emerson A.E., 1937. Ecol. Monogr., 8, 247-284.
- Emerson A.E., 1935. Fieldiana, Zoology, 37, 465-522.
- Emden F.I. van, 1957. Annual Rev. Entom., 2, 91-106.
- Florkin M., 1963. ICSU Rev. World Sci., 5, 202-209.

- Fulton B.B., 1915. New York Agric. Exper. Sta., Techn. Bull. 42, 1-47.
- Halfpiter G., Matthews E.G., 1966. Folia Entomol. Mexicana, 12-14, 1-312.
- Handlirsch A., 1925. In: Chr. Schröder, Hb. d. Entomologie, III, 117-306.
- Hennig W., 1953. Beitr. Entom., 3, Sonderheft, 1-81.
- Huber F., 1960. Zeitschr. vergl. Physiol., 44, 60-132.
- Huxley J. (ed.), 1940. The new systematics. London.
- Iglisch I., 1970. Ztschr. angew. Entom., Jg. 65, 3, 304-308.
- Iglisch I., 1972. Ztschr. angew. Zool., Jg. 59, 2, 153-160.
- Kullmann E., 1970/71. Freunde des Kùlner Zoo, Jg. 13, 4, 123-150.
- Kullmann E., 1972. Amer Z. Zoologist, 12, 419-426.
- Johnson L.A.S., 1972. XIV Intern. Congr. Entom., Canberra, 1972. Abstracts, 12-13.
- Klausnitzer B., 1970. Polskie Pismo Entomologiczne, 40, 3, 627-630.
- Lameere A., 1900. Ann. Soc. Entom. Belgique, 43, 619-636.
- Lange W.H., 1965. XII Intern. Congr. Entom., Lond., 1964. Proc. 102-104.
- Leone C.A., Butler J.E., Boyden A.A., 1965. XII Intern. Congr. Entom., Lond., 1964. Proc., 85-86.
- Micks D.W., 1956. Ann. Entomol. Soc. America, 49, 576-581.
- Moss W.W., 1972. XIV Intern. Congr. Entom., Canberra. Abstr., 12.
- Rechnitzer A.B., 1959. XVth Intern. Congr. Zool., Lond., 1958. Proc., 122-124.
- Remington Ch.L., 1954. Ann. Entom. Soc. America, 47, 2, 277-286.
- Roche J. et al., 1960. Compar. Biochem. and Physiol., 1, 44-55.
- Rohdendorf B.B., 1969. Phylogenie. In: W. Kùkenthal, Hb. d. Zool., 2. Aufl., 4(2), 1/4, 1-2, 1-28.
- Rozen J.G., Jr., 1967. Amer. Museum Novitates, 2297, 1-44.
- Ruprecht R., 1969. Oikos (Copenhagen), 20, 26-33.
- Shelford V.E., 1908. J. Linnean Soc. London (Bot.), 30, 157-184.
- Sibley C.G., 1959. XV Intern. Congr. Zool., Lond., 1958. Proc., 122.
- Sokal R.R., Sneath P.H.A., 1963. Nature (Lond.), 193, 855-860.
- Spencer K.A., 1965. XII Intern. Congr. Entom., Lond. 1964, Proc., 101-102.
- Stammer H.J., 1952. Tijdschr. voor Entomol., 95, 23-40.
- Stammer H.J., 1957a. Zool. Anz., 159, 11/12, 255-267.
- Stammer H.J., 1957b. Bericht über d. 8. Wanderversammlung Deutscher Entomologen. Tagungs-Ber. Dtsch. Akad. Landw. Wiss., Berl., 1957, 11, 151-153.
- Stephen W.P., 1956. Proc. X Intern. Congr. Entom., Montreal, 1956, 1, 395-400.
- Strenzke K., 1959. XV Intern. Congr. Zool., Lond., 1958, Proc., 351-354.
- Thienemann A., 1943. Acta Biotheoretica, 7, 117-134.
- West A.S., Horwood R.H., Bourns T.K.R., Hudson A., 1959. Report Entom. Soc. Ontario, 89, 59-65.
- Wheeler W.M., 1930. Demons of the dust. Ed. Norton. N.Y.
- Wiebs J.T., 1965. XII Intern. Congr. Entom., Lond., 1964. Proc., 95-96.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ И НАПРАВЛЕНИЯ ФИЛОГЕНЕЗА*¹

Филогенез представляет собой векторный процесс, характеризующийся определенной скоростью и направлением. В разных филогенетических ветвях прослеживаются глубокие конвергенции и параллелизмы, свидетельствующие об определенных направлениях эволюционного процесса; это указывает на то, что во многих случаях возможно лишь ограниченное число путей решения тех функциональных задач, которые возникают при приспособлении организма к среде.

Определенные направления филогенеза находят объяснение в том, что его течение регулируется по принципу сложной обратной связи на основе тех сложных коррелятивных связей организма со средой, которые реализуются в процессе естественного отбора. Таким образом, явления так называемого ортогенеза находят диалектико-материалистическое объяснение и лишаются какого-либо идеалистического содержания.

Сравнительное исследование филогенетического развития разных групп организмов и филогенетических изменений систем органов показывает, что эволюцию можно рассматривать как векторный процесс, т.е. такой процесс, который характеризуется определенной скоростью и направлением. Скорость эволюционного процесса определяется по глубине тех изменений, которые претерпевали представители тех или иных систематических групп за определенные периоды геологической истории или за определенные этапы филогенетического развития. Известна, например, бурная эволюция цветковых растений в позднем мезозое и, наоборот, крайне медленная эволюция брахиопод *Lingula*, почти не изменившихся с палеозоя до наших дней, или моноплакофор *Neopilina galatheaе*, доживших до нашей эры в состоянии, мало отличном от палеозойских форм. Известно, что такие роды двустворчатых моллюсков, как *Leda*, *Nucula*, *Ostrea*, существуют с палеозоя; мечехвосты, близкие к современным *Limulus* — с триаса и т.д. За мезозойскую эру произошла колоссальная дифференциация класса насекомых: к началу кайнозоя выделились основные крупные таксоны современных Pterygota, некоторые же группы сохранили свой архаичный облик — например, современные виды рода *Machilis* мало отличаются от рода *Triassomachilis*, описанного А. Г. Шаровым (1948) из триаса.

Неравномерность темпа эволюции, как различных филогенетических ветвей, так и этих ветвей в разные периоды геологической истории хорошо известна палеонтологам.

Сложнее вопрос о направлениях эволюционного процесса. Если схемы родственных связей организмов со времен Э. Геккеля обычно изображают в виде «филогенетического древа», то генетические представления о «потоке генов» приводят нередко к заключению о большей сравнимости дивергентной эволюции с руслами дельты реки. Обе образные трактовки восстанавливаемых путей эволюции (понятие «путь» в этом случае лучше всего отражает историческое развитие организма) приводят к заключению о том, что эволюционное развитие каждого таксона характеризуется (как и течение каждой реки, как рост каждого побега) определенным направлением.

Представления о направлениях эволюции, об ограниченности ее путей нередко подвергаются сомнениям (Шмальгаузен, 1940). Однако прав Блам (Blum, 1955), когда говорит, что явления, понимаемые под «направлением», «путем», «руслом» эволюцион-

* Гиляров М.С. Журнал общей биологии, 1970. Т. XXXI, № 2.

¹ Доложено на теоретическом семинаре Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова.

ного процесса, хотя и недостаточно определены, но представляются настолько реальными, что привлекают внимание каждого эволюциониста.

Ретроспективное изучение исторического развития разных групп организмов дает много оснований для заключения об определенном направлении эволюции каждого таксона².

Однако такое исследование показывает, что кроме тех линий развития, которые привели к современным формам, было много побочных линий, представители которых вымерли, не оставив живущих ныне дочерних форм. Иными словами, филогенетическое развитие идет дивергентно в результате дифференцировки форм путем адаптивной радиации, но в процессе этой дивергенции выделяются основные направления филогенетического развития.

Эти направления определяются немногими возможными, иногда даже единственными способами решения тех функциональных задач, которые возникают при приспособлении организма к условиям существования. Так, при активном передвижении организм находится в градиенте двух силовых воздействий: силы тяжести, определяющей различия режима спинной и брюшной стороны тела, и сопротивления среды движущемуся организму, создающего различия силовых воздействий на переднюю и заднюю поверхности тела (эти силовые воздействия коррелируют и с различными экологическими: спинная сторона открыта для врагов, брюшная защищена субстратом, передний конец тела встречается с пищей, препятствиями и т.д., а задний нет и т.п.).

Активное быстрое передвижение обязательно требует дифференцировки спинной и брюшной сторон и переднего и заднего концов тела при одинаковых контурах правой и левой сторон (различия которых нарушают правильность быстрого поступательного движения). Поэтому все активно передвигающиеся животные имеют наружную двустороннюю симметрию, как двусторонне симметричны и все наши средства транспорта (лодка, автомобиль, самолет и т.д.). Двусторонняя симметрия при утрате подвижного образа жизни может нарушаться (устрицы, морские лилии и т.д.). Вторичный переход к более подвижному образу жизни вызывает новое развитие двусторонней симметрии, причем, если движение осуществляется в иной плоскости, чем у предковых форм, вырабатывается новый тип двусторонней симметрии, например превращение «правильных» радиально симметричных морских ежей в билатерально симметричных «неправильных» (Гиляров, 1944). Удвигающихся с помощью ноги двусторчатых моллюсков тело двусторонне симметрично, плоскость наружной симметрии тела проходит сагиттально. При утрате подвижности симметрия нарушается (*Ostrea*), а при вторичном переходе к активному передвижению форм с редуцированной ногой и несимметричными створками (*Pecten*) формируется новая плоскость наружной симметрии, перпендикулярная к исходной, проходящая через середину тела трансверсально.

Во всех рядах филогенетических изменений организмов, переходящих к активному передвижению, прослеживается общее направление: выработка двусторонней симметрии, неперемного залога успешного поступательного движения. Концентрация органов ориентировки в пространстве и органов захватывания пищи на переднем отделе тела приводит к цефализации, независимо вырабатывающейся в разных типах животного мира, как предпосылка и следствие приспособления к активному передвижению. Отдел тела, именуемый «головой», придатки, называемые «ногами» у млекопитающих и у насекомых, несмотря на их совершенно различное происхождение, настоль-

² Известное эмпирическое обобщение о «необратимости эволюции» Долло (Dollo, 1893) отражает это положение. Справедливость этого обобщения для большинства филогенетических линий отмечали и такие критики Долло, как П.П. Сушкин (1915) и С.И. Огнев (1945).

ко функционально и морфологически сходны, что правомочность их сравнения не вызывает сомнения — они представляют лучшие варианты приспособлений животных к активному отыскиванию и захватыванию пищи (голова) и передвижению по поверхности твердого субстрата (ноги).

В ходе эволюции разных групп животных четко прослеживается выработка черт глубокого параллельного и конвергентного сходства многих признаков организации; это показывает, что адаптации к условиям среды в пределах крупных таксонов могут вырабатываться ограниченным числом путей.

В качестве примеров приведу некоторые общие черты адаптации к жизни на суше, независимо выработавшиеся у разных членистоногих (Гиляров, 1967). Так, липидсодержащая эпикутикула, определяющая непроницаемость покровов для испарения, развивается независимо у представителей разных групп паукообразных (скорпионы, сольпуги, пауки) и у других членистоногих (сколопендровые, насекомые). Развитие эпикутикулы происходит в группах, относящихся к разным филогенетическим ветвям, в результате однотипной дифференцировки кутикулы, представляющей оптимальное решение задачи экономии влаги за счет транспирации. Выделительные органы, обеспечивающие максимальную экономию расхода воды при экскреции — трубкообразные слепые выросты кишечника, так называемые мальпигиевы сосуды, независимо дифференцируются у разных отрядов паукообразных, у многоножек и насекомых. Дыхательная система, обеспечивающая оптимальное снабжение организма кислородом при наименьшем расходе воды (при воздушном дыхании) независимо развивается у разных групп паукообразных, у многоножек, у энто- и эктогнатных насекомых и даже у онихофор и полихет. При этом конвергентно развиваются структуры, сходные до мельчайших микроскопических подробностей и даже до электронно-микроскопических деталей. Поразительно сходны картины строения выделительных элементов почек мышей (Rhodin, 1954) и мальпигиевых сосудов насекомых (Berkaloff, 1960), показывающие, что функция выделения наилучшим образом обеспечивается при определенной дифференциации клеток, достигаемой только при определенном расположении и соотношении их органелл.

Насколько велико бывает сходство, возникающее в результате параллельного и конвергентного развития, показывает практика систематики многих крупных таксонов. Так, совсем недавно казавшийся естественным отряд грызунов был разделен на отряд собственно грызунов и отряд зайцеобразных. Л.С. Берг (1955) с достаточным основанием рассматривает рыб как совокупность классов, хотя недавно их считали единым классом. У многих сумчатых строение черепа исключительно сходно с таковым викарирующих форм плацентарных.

Э. Майр (Mayr, 1965) пишет, что «каждый, знающий палеонтологическую литературу, знает о направленных эволюционных рядах аммонитов, граптолитов и фораминифер, если ограничиться наиболее известными случаями». Описаны также направленные ряды для рыб, рептилий и млекопитающих (Rensch, 1954; Mayr, 1965). Накопленные современной биологией факты убеждают в существовании закономерных направлений эволюционного процесса.

Брундин (Brundin, 1966, цит. по Brundin, 1968) на основе исследования двукрылых приходит к выводу о том, что параллелизм филогенетического развития в сестринских систематических группах представляет обычное и постоянное явление. Он даже заключает, что среди высших животных параллелизмы теоретически ожидаемы в каждом парах сестринских групп, включающих три или более видов. Известный «закон гомологических рядов» Н.И. Вавилова (1920), несомненно, относится к числу таких же эмпирических обобщений закономерностей филогенетического развития организмов, как и другие случаи установления параллельного течения эволюции.

Возникает вопрос, как в процессе естественного отбора направляется филогенетическое развитие, каков путь реализации тех изменений, которые определяют направленные эволюции. Закономерности направлений филогенеза отмечали многие биологи; не будучи в состоянии дать этим явлениям материалистическое объяснение, они прибегали к представлениям о направляемости эволюции реакцией всех особей вида на непосредственное воздействие среды. Таковы упрощенно-механистические концепции В. Гааке, Т. Эймера, О. Абеля и целого ряда других биологов, склонявшихся к механоламаркизму. Неудовлетворительность же подобных объяснений приводила к признанию имманентных причин, направляющих эволюционный процесс, к автогенетическим идеалистическим концепциям, в которых эволюция рассматривалась как движение «к определенной цели». Это характерно для теории «ортогенеза» Эймера (Eimer, 1897), для взглядов Майварта (Mivart, 1871), для «аристогенеза» Осборна (Osborn, 1930), для «номогенеза» Л.С. Берга (1922), для «батмизма» Копа (Cope, 1877) и др. Критика этих идеалистических и в наше время кажущихся наивными представлений с достаточной полнотой дана И. И. Шмальгаузен (1940), и повторять ее здесь нет смысла.

Разбирая вопрос о тенденциях филогенеза, Кузнецов (Kuznezov, 1959) отмечает, что для их объяснения обычно привлекаются идеалистические представления, среди которых можно выделить три категории.

1. Финалистические, т.е. покоящиеся на признании «конечной цели», в частности «создания человека», т.е. откровенно фидеистические.

2. Признающие имманентную направленность эволюционного процесса, не связанную с естественным отбором, т.е. номогенетические.

3. «Аристогенетические», согласно которым филогенетическое развитие ведет к «усовершенствованию», стремление к которому заложено в самом живом.

Этим ненаучным представлениям упомянутый автор противопоставляет теорию естественного отбора.

Осуществление филогенетического развития путем естественного отбора не вызывает сомнений у современных биологов. Ни среда сама по себе, ни «имманентные» особенности организма сами по себе не определяют направления филогенетического развития. И.И. Шмальгаузен (1940) вслед за Дарвином подчеркивает, что изменение среды дает толчок к изменениям организма, но специфика этих изменений определяется особенностями самого организма.

Следует также учесть, что для разных организмов одна и та же среда оказывается неодинаковой. Это подчеркивал Икскюль (Uexkull, 1928), считавший, что у каждого вида свой окружающий мир («Umwelt»). Освобожденное от субъективно-идеалистических рассуждений Икскюля, это представление строго диалектично. Важны для направления эволюции именно те соотношения, которые складываются между организмом и средой (Шмальгаузен, 1940; Гиляров, 1942): для живущего в пруду — окуная вода в пруду, а для инфузории всего несколько литров воды в пруду представляют непосредственную среду. С этими представлениями перекликаются концепции С.А. Северцова (1941) об «индивидуальном ареале» животных. Именно диалектическое взаимодействие внешнего и внутреннего направляет эволюционный процесс (способность организма к размножению и интенсивность истребления, изменчивость и отбор наиболее приспособленных компонентов вида и т.д.).

Шмальгаузен (1940) отмечал, что направленность эволюционного процесса объясняется требованиями среды, осуществляемыми посредством отбора. Представление о творческой роли отбора развивал также Гексли; он писал: «...естественный отбор, поскольку он направляет эволюционный процесс, принимает участие в эволюционном творчестве. Ни мутации сами по себе, ни отбор как таковой не создают чего-либо ново-

го в эволюции, но во взаимодействии становятся творческими» (Huxley, 1942). Справедливо выступая против представлений об «ортогенезе» как о «неизбежном развешивании заложенной внутренней пружины», он указывал также: «Единственное, что способствует принятию ортогенетических представлений — это направленный характер эволюционных изменений, их кажущееся следование к определенной цели. Но по размышлению, если стоять на точке зрения естественного отбора, это обстоятельство не только объяснимо, но и должно ожидаться» (Huxley, 1942). Симпсон подчеркивает, что отбор — это «то, что производит систематические наследственные изменения в популяции от поколения к поколению» (Simpson, 1953).

Отбор действует только на фенотипические и реализованные генотипы, но в популяции есть и мутации, скрытые в потоке генов и потенциальные, которые могут возникнуть. К этим концепциям примыкают и взгляды Майра (Mayr, 1963). Он рассматривает эволюционный процесс в популяции от поколения к поколению, как двухступенный: на первом этапе доминируют генетические изменения (на этом уровне преобладает элемент случайности), а на втором этапе — отбор генотипов, которые дадут следующее поколение (здесь главенствует отбор, и случайность играет меньшую роль).

Творческая роль естественного отбора за последнее время подчеркивалась в нашей литературе неоднократно (Полянский, 1957; Тахтаджан, 1957; Камшилов, 1957, и др.). Однако творческая роль отбора подвергается сомнению со стороны многих биологов, вовсе не разделяющих номогенетических и прочих идеалистических концепций. Холден (Haldane, цит. по Blum, 1955) пишет, что «естественный отбор может действовать только на имеющиеся вариации, а они происходят не во всех направлениях, как думал Дарвин», т.е. признает, что направление эволюции определяется не только отбором, но и направлениями изменчивости, следовательно, ограничивает творческую роль естественного отбора.

Хаджи (Hadzi, 1957) отмечает, что «среди неodarвинистов все чаще выражается мнение, что только дарвинистических представлений недостаточно для понимания эволюции». Еще определеннее высказывается Брундин, говоря, что «творческими в эволюции являются только наследственные механизмы, действующие через мутации и рекомбинации, но они являются также и направляющими благодаря специфическим для вида каналам эволюционных потенциалов» (Brundin, 1968). По его мнению, отбор служит мощной направляющей силой (принятие или отвержение средой каждого нового признака), но не творческой.

Критика этими авторами творческой роли естественного отбора смыкается со старыми представлениями автогенетиков. Следует отметить, что эти критики не учитывают того, что и степень, и характер изменчивости — признаки, определяемые и направляемые естественным отбором (Яблоков, 1966).

Ранее И.И. Шмальгаузен (1940) четко сформулировал мысль о том, что «сведение роли естественного отбора к роли «решета» приводит к скатыванию к идеалистической мистике». Если, несмотря на постоянно возрождающиеся (и по сути сходные) возражения против творческой роли отбора в эволюции, теория естественного отбора в ее современном виде остается незыблемой основой материалистических представлений о движущих силах эволюционного процесса, необходимо вскрыть основные причины непрекращающихся нападков на нее. Эти причины нельзя объяснить только проявлениями идеологической борьбы. Например, у нас критику представлений о творческой роли отбора развивал исходя из положений диалектического материализма Г.В. Никольский (1955).

Было бы упрощением думать, что те ученые, которые, анализируя огромное число фактов, приходят к признанию определенных направлений эволюции, склоняются к

автогенетическим трактовкам исключительно в силу своей склонности к идеализму. Одна из причин недостаточности принятия только теории отбора заключается в тех далеко идущих конвергенциях и параллелизмах, которые кладутся в основу представлений об «имманентной способности к эволюции» типа «теорий» ортогенеза, номогенеза и т.п.

Шмальгаузен (1940) критике теорий ортогенеза предпослал следующий абзац. «В филогении организмов явно намечаются известные пути, по которым идет преобразование организации, в течение иногда довольно длительных периодов времени. Несомненно, что в конкретных направлениях эволюционного развития выявляются какие-то определенные закономерности. Эта закономерная направленность эволюционного процесса уже давно останавливала на себе внимание исследователей и давала повод для построения различных метафизических теорий».

В наши дни Л. Брундин пишет, что «современные эволюционисты согласны с тем, что эволюционный процесс был более или менее направленным...» (Brundin, 1968). Майр (Mayr, 1963) считает, что «открыто много путей для достижения определенного биологического конца, и от особой генетической конституции исходного вида зависит, какой путь был выбран...». «Каждая группа организмов „предрасположена” к варьированию определенных структур, будучи удивительно устойчивой в других».

Блам (Blum, 1955) пишет: «Будучи процессом, протекающим во времени по одному пути, эволюция, если мы оглядываемся на нее от современного состояния в глубь миллионов веков, представляется направленным процессом».

Для обозначения этих направленных процессов филогенетического развития удобнее всего пользоваться наиболее отвечающим им термином «ортогенез». Именно для их обозначения и был предложен этот термин Эймером. И если Эймер для объяснения фактов привлекал идеалистические построения, если его неприемлемая теория получила печальную известность под названием «теории ортогенеза», то все же нет нужды отказываться от этого термина для характеристики фактов направленной эволюции.

Правильно высказывается по этому поводу Блам: «Представление о направленности эволюции иногда ассоциируется с термином ортогенез, употребляемым несколько неопределенно. Если его употреблять для описания протекания эволюции — термин полезен. Но если привлекаются сверхматериальные факторы, от теории ортогенеза — только неясность». Львов (Lwoff, 1943) применяет термин «физиологический ортогенез», а Флоркэн (1944) — «биохимический ортогенез», не вкладывая в эти термины какого-либо идеалистического содержания.

Я предлагаю пользоваться термином «ортогенез» для характеристики определенных направлений филогенетического развития, не связывая с ним никаких идеалистических представлений изжившей себя «теории» Эймера (ср. Гиляров, 1966), как это делают Львов, Флоркэн, Майр и другие.

К пониманию диалектического единства внешнего и внутреннего в филогенетическом развитии, решаемого в процессе естественного отбора, ближе и раньше других эволюционистов подходил И.И. Шмальгаузен (1940), а позже — Симпсон, Майр, Камшилов и другие цитированные выше биологи.

Автогенетические концепции филогенетического развития идеалистичны и не могут рассматриваться как научные. Чисто эктогенетические взгляды на эволюцию приводят к признанию изначальной способности организмов к целесообразным изменениям. Кроме того, чисто эктогенетические подходы не в состоянии объяснить дивергентное развитие в единой среде (Гиляров, 1942), достигающее наиболее резкого выражения в явлениях «контрастного амфигенеза», охарактеризованного Л.А. Зенкевичем (1944). Именно конкретное соотношение между организмами и средой определяет их

выживание как вообще, так и при сменах условий среды, только изменения организмов на основе естественного отбора позволяют понять возникновение приспособлений.

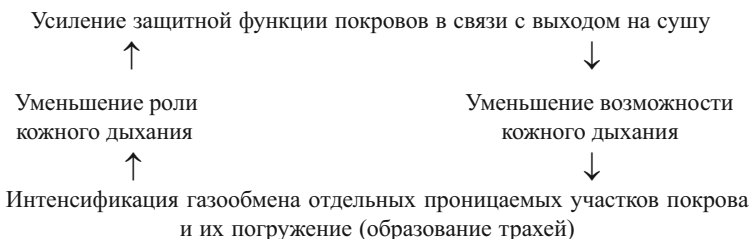
Направление филогенетического развития может быть понято только на основе его анализа как исторического самодвижения системы организм — среда. Современные представления о системах, управляемых по принципу обратной связи, позволяют понять процессы ускорения эволюции в определенных направлениях, как итог самодвижения, реализующегося на основе диалектического единства внешних и внутренних факторов.

Многую были разобраны случаи закономерного регрессивного филогенетического развития насекомых, переходящих к пассивному расселению (Гиляров, 1966). Примером того, как осуществляется направление филогенетических изменений (реализуемых путем естественного отбора), ведущих к возникновению новых систем органов, может служить трахейная система, независимо возникающая и развивающаяся в разных группах членистоногих при переходе к жизни на суше (см. выше).

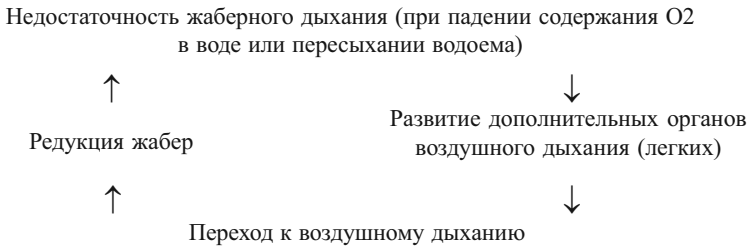
Во всех случаях, в разных ветвях типа членистоногих (у мокриц в подтипе жабродышащих, у сольпуг, ложноскорпионов, сенокосцев, пауков и клещей в подтипе хелицерных, у многоножек и насекомых в подтипе ателоцерат) трахеи развиваются в течение филогенеза на базе способных к газообмену покровов (т.е. на основе кожного дыхания) при переходе от жизни во влажной среде к обитанию в сухой атмосфере. Исходно проницаемые как для газообмена, так и для испарения, кутикулярные покровы должны в сухой атмосфере обеспечить и сохранение влаги (т.е. должны быть непроницаемыми) и газообмен (т.е. быть проницаемыми). Решение этого диалектического противоречия реализуется дифференцировкой покровов в двух направлениях. На большей части поверхности тела развиваются непроницаемые как для испарения, так и для газообмена защитные слои кутикулы (приобретающей сходную дифференцировку у представителей разных, даже далеких друг от друга групп).

Часть участков покровов, сохраняющих проницаемость для газообмена (и испарения), сохраняет и дыхательную функцию. Увеличение дыхательной поверхности, обеспечивающей газообмен, достигается путем погружения таких проницаемых участков покровов вглубь; так возникают зачаточные трахеи. В разных группах членистоногих даже дифференцировка трахей однотипна: например, у пауков и сольпуг среди паукообразных и у хилопод и насекомых среди ателоцерат (развитие тендиальной выстилки крупных стволов и т.д.).

Процесс дифференцировки покровов и развитие трахей в филогенезе можно рассматривать как процесс, регулируемый и направляемый по принципу обратной связи, рассматривать как «самодвижение», раздвоение прежде единого (проницаемые покровы) на взаимоисключающие противоположности (непроницаемые покровы и проницаемые трахеи) и определенное взаимоотношение между ними. Это можно иллюстрировать следующей схемой:



Аналогичным примером может служить и возникновение легких у предков амфибий и двоякодышащих рыб, исходно связанное с обитанием в пресных тропических водоемах с периодическим снижением содержания кислорода или пересыхающих. В данном случае коррелятивные обратные связи могут быть схематически переданы следующим образом (см. схему ниже).



Изменение, происходящее в любом звене корреляционных связей такого порядка, ведет к усилению исходного изменения. Подобного типа связями определяется как направление общего хода филогенетического процесса, так и его ускорение на определенных этапах.

Установленные закономерности направлений эволюционного процесса, течения филогенеза (явления «ортогенеза») получают диалектико-материалистическую трактовку, базирующуюся на анализе тех сложных коррелятивных связей организма со средой, которые реализуются и развиваются в процессе естественного отбора.

Поэтому понятно, что такой дарвинист, как Майр, не закрывающий глаза на наличие определенных направлений филогенетического развития организмов, заключает, что «все явления эволюции могут быть объяснены только на основе мутаций и отбора без (виталистических и телеологических сил)» (Mayr, 1965).

Разделяя взгляды Майра на то, что явления эволюции в наше время находят твердые материалистические объяснения, я полагаю, что представления о «самодвижении» дают возможность понять не только то, как могут происходить крупные эволюционные изменения, но и выявить и предсказать их направление.

Знание возможных направлений филогенетического развития позволяет предвидеть и те изменения, которые будут претерпевать те или иные группы организмов в процессе их эволюции. Применительно к культурным растениям такие прогнозы делал Н.И. Вавилов, а к насекомым — В.В. Попов (1939), взявший на себя смелость предсказать будущие изменения пчелиных сем. *Fideliidae*.

А научное предвидение — один из важнейших этапов установления объективной истины.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л.С. 1922. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Петроград.
 Берг Л.С. 1955. Система рыбообразных и рыб. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 20, 1-262.
 Вавилов Н.И. 1920. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов: Избр. труды, т. V, М.-Л., 1960.
 Гиляров М.С. 1942. Докл. АН СССР, 36, 268-270.
 Гиляров М.С. 1944. Зоол. ж., 23, 213-215.
 Гиляров М.С. 1966. Зоол. ж., 45, 3-23.
 Гиляров М.С. 1967. Изв. АН СССР. Сер. биол., № 5, 730-741.
 Зенкевич Л.А. 1944. Ж. общ. биол., 4, 129-171.

- Камшилов М.М. 1957. Зоол. ж., 31, 174-182.
- Никольский Г.В. 1955. Зоол. ж., 34, 723 -733.
- Огнев С.И. 1945. Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол., 50, 3- 16.
- Полянский В.И. 1957. Ботан. ж., 42, 513 -516.
- Попов В.В. 1939. Докл. АН СССР, 22, 645 -648.
- Северцов С.А. 1941. Динамика популяций и приспособительная эволюция животных. Изд-во АН СССР, М.
- Сушкин П.П. 1915. Сб. «Новые идеи в биологии» под ред. В. А. Вагнера сборн. восьмой, «Общие вопросы эволюции, I», 1-39, Изд-во «Образование», Пгр.
- Тахтаджян А.Л. 1957. Ботан. ж., 42, 596-609.
- Флоркэн М. 1944. Биохимическая эволюция. Изд-во иностр. лит., М.
- Шаров А. Г. 1948. Докл. АН СССР, 61, 517-519.
- Шмальгаузен И. И. 1940. Пути и закономерности эволюционного процесса. Изд-во АН СССР, М. - Л.
- Яблоков А.В. 1966. Изменчивость млекопитающих. «Наука», М.
- Berkaloff A. 1960. Ann. Sci. Nat. (Zool. et Biol. Animale), 12-me ser., 2, 4, 871-974.
- Blum H.F. 1955. Times arrow and evolution (2-d ed.). Princeton Univ. Press, Princeton, N. Jersey.
- Brundin L. 1968. Current problems of lower vertebrate phylogeny, Nobel Sympos. 4r 463-495. Almqvist et Wiksell, Stockholm.
- Cope E.D. 1877. The origin of the fittest. New York.
- Dollo L. 1893. Bull. Soc. beige Geol., 7, 164-166.
- Eimer Th. 1897. Die Entstehung der Arten, II. Leipzig.
- Hadzi J. 1957. Novi pokusaj modernizovanija lamarkizma. Matica Srpska, Novi Sad. sv. 6, ser. prirodnauka: 1-20.
- Huxley J. 1942. Exolution, the modern synthesis. Allen a. Unwin. London.
- Kusnezov N. 1959. Acta biotheoretica, 13, 2/3: 47-86.
- Lwoff A. 1943. L'evolution physiologique. Paris, Masson et Co.
- Mayr E. 1963. Animal species and evolution. Harward Univ. Press, Cambridge; -1965. Naturwissenschaften, 52, 173-180.
- Mivart St.G. 1871. On the genesis of species. New York.
- Osborn H.F. 1930. Ursprung und Entwicklung des Lebens. Stuttgart.
- Rensch B. 1954. Neuere Probleme der Abstammungslehre. F. Enke Verb, Stuttgart.
- Rhodin J. 1954. Correlation of ultrastructural organization and function in normal and experimentally changed proximal tubule cell of the mouse kidney. Aktienbolaget Godvil. Stockholm.
- Simpson G. G. 1953. The major features of evolution. Columbia University Press, N-Y.
- Uexkiill J. v. 1928. Theoretische Biologie, 2. Aufl., J. Springer Verl. Berlin.

Статья поступила в редакцию 17.11.1969.

TRENDS OF PHYLOGENESIS

M.S. CHILAROV

Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of Animals, Academy of Sciences of the USSR, Moscow

Summary

Phylogenesis is to be regarded as a vectoral process. In different phylogenetic stocks deep convergences and parallelisms are to be observed because in many cases there exists but a restricted number of ways of solution of functional problems arising in the course of adaptation to the environment.

Such definite directions of the phylogenesis found their explanation in mechanisms regulating the course of evolution on the base of the «feed-back» principle being realized by means of natural selection. These feed-backs include numerous multiplex correlations between the organism and the environment as well as intraorganismic correlations. So called «orthogenesis» finds its materialistic explanation being deprived of any idealistic concept.

НЕКОТОРЫЕ ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ЭКОЛОГИИ НАЗЕМНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ*

ЭКОЛОГИЯ И УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО

Более 100 лет назад экология была выделена в системе наук Э. Геккелем (Haeckel, 1870) как отрасль биологии, исследующая взаимоотношения организмов и среды. Девиз американского журнала «Ecology» — «все формы жизни в их отношении к среде» — в общем отражает тот широкий круг вопросов, которыми занимается современная экология.

В настоящее время биологи пришли к концепции разных уровней организации живого (см., например, Наумов, 1971), прослеживаемых от аналитических представлений о единицах жизни ниже организменного уровня (клеточный уровень для многоклеточных животных, «субклеточный», «молекулярный» и т.д.), с одной стороны, до синтетических уровней различных надорганизменных систем, в которых отдельный организм проявляет себя как элементарная единица той или иной системы — с другой.

Неправомерно говорить об экологии органических структур ниже организменного уровня; «цитозэкология» многоклеточных организмов (Ушаков, 1961, 1963), с моей точки зрения, — термин неадекватный.

Когда исследователи изучают, например, терморезистенцию плазмы клеток животных разных видов или одного вида многоклеточного животного из разных популяций, называть выявляемые при этом закономерности объектом «цитозэкологии» — неправомерно. В подобных случаях можно говорить только о физиологических отличиях терморезистенции плазмы различных объектов, признака, имеющего важное значение для понимания экологических особенностей изучаемых форм и их характеристики, но нельзя считать, что исследуется «экология клетки», так как для клетки многоклеточного животного среда — это другие клетки и полостные жидкости, т.е. «внутренняя среда», о которой писал еще Клод Бернар. Взаимоотношения между клетками в пределах организма — это объект не экологии, а физиологии (на данном этапе онтогенеза) или эмбриологии и механики развития (в ходе онтогенетического развития).

Объектом экологии могут быть только более высокие уровни организации, начиная от организма (в том числе, конечно, и одноклеточного), т.е. те живые системы, которые могут вступать во взаимоотношения со средой.

Отношения одной особи организма данного вида со средой могут быть объектом исследования экологии, того ее раздела, который носил название «аутэкологии», а ныне все чаще называется либо «экологическая физиология», либо «физиологическая экология». Характерно, что на симпозиуме по адаптациям организмов к экстремальным условиям среды (INTECOL, 1972), специально дискутировался вопрос о преимуществах применения одного из двух последних терминов, а термин «аутэкология» оказался забытым (Гиляров, 1973).

В изучении зависимости отдельной особи организма от определенного фактора или комплекса факторов среды много общего с физиологическими исследованиями и по задачам и по методам.

Например, изучение интенсивности потребления жуком кислорода в зависимости от температуры среды можно проводить таким же методом в аппарате Варбурга, как и определение связывания кислорода кровью или его потребление изолированным органом. В сущности, единственное отличие заключается в том, что объектом исследова-

* Гиляров М.С. *Журнал общей биологии*, 1973, 34, 6 : 795-807.

ния в одном случае оказывается целый организм, а в другом — его часть; на уровне изучения жизнедеятельности особи стираются различия между экологическим и физиологическим подходами. Даже если, например, измеряется в аппарате Варбурга потребление кислорода такими мелкими объектами, как клещи-орibatиды, и это определение осуществляют, помещая в аппарат 1000 особей клещей, — это исследование по существу физиологическое, так как клещи представляют суммарную совокупность особей, а не какую-либо надорганизменную биологическую систему.

Экологические исследования имеют целью выяснение взаимосвязей организмов со средой, и современная экология занимается изучением этих отношений либо на популяционном уровне (пришедшая на смену аутэкологии популяционная экология), либо на уровне того комплекса взаимосвязанных организмов, в который входит популяция данного вида (биоценоз), или, наконец, на уровне всей совокупности живого нашей планеты («живое вещество» биосферы, по терминологии В.И. Вернадского, 1926).

ЭКОЛОГИЯ И БИОГЕОЦЕНОЛОГИЯ

Экология в наши дни становится все более наукой о взаимоотношениях взаимосвязанных комплексов организмов (биоценозов) с их неорганической средой (биотопом) и выливается в ту ее отрасль, которую в противопоставление аутэкологии прежде называли синэкологией (Кашкаров, 1933). Теперь в нашей стране синэкология переросла в биогеоценологию (термин В.Н. Сукачева, 1947), за рубежом более известную как учение об экосистемах. По мере освоения и все большего изменения поверхности Земли человеком все возрастает и экологический подход к исследованию всей биосферы в целом, блестяще намеченный В.И. Вернадским (1926 и др.), находящий теперь выражение в таких международных программах, как Международная биологическая программа (I.B.P.) и Человек и биосфера (M.A.B.).

При решении экологических проблем современными методами основной подход к освещению решаемых вопросов в первую очередь — количественный. Реакция каждого вида на изменения среды проявляется в первую очередь изменением численности. Численность вида, как справедливо и метко сформулировал в свое время А.Н. Северцов (1932), — показатель биологического прогресса вида.

Структурная единица вида, на которой проявляются его экологические особенности, — это популяция, и изменения численности вида выявляются только на основе изучения изменения численности во времени и в пространстве отдельных составляющих вид популяций.

Применительно к исследованию зависимости организмов того или иного вида от условий среды, основными методами экологического исследования оказываются определения влияния тех или иных факторов среды на плотность популяций, в том числе и влияние самой плотности популяций на ее изменение. Численность вида представляет собою не простую величину, а результат сложных взаимодействий большого числа факторов (Andrewartha and Birch, 1954; Schwenke, 1953). В упрощенной форме численность вида и ее изменения могут рассматриваться как результат отношения рождаемости к смертности (С.А. Северцов, 1941).

Рождаемость зависит от наследственных особенностей составляющих популяцию особей, от их физиологического состояния, определяемого комплексом факторов среды: абиотических (температура, влажность и т.д.) и биологических (обилие и качество пищи, влияние паразитов и т.д.). Смертность зависит также как от множества абиотических факторов среды, так и от биотических — деятельность хищников, паразитов, конкурентов за пищу и др. Возрастной состав популяции, соотношение полов и т.д.

также влияют на ход дальнейшего изменения ее численности, как влияют и физиологическое состояние особей, и их генетические особенности.

Конечно, глубокое понимание изменений численности каждого вида, представляющих одну из основных проблем экологии, требует множества разносторонних исследований, но в ряде случаев выявляется роль немногих ведущих факторов в этом процессе, исследование которых позволяет понять этот сложный процесс (Викторов, 1964). Современная популяционная экология, естественно, связана непосредственно с популяционной морфологией, физиологией, этологией.

Одной из важных задач современной популяционной экологии следует признать изучение «эффекта группы», влияющего и на поведение, и на морфологическую характеристику, и на плодовитость популяции вида. Эффект совместного обитания особей одного вида друг на друга был блестяще показан на растительных объектах В.Ф. Морозовым (1949) в его «учении о лесе», а затем на насекомых Б.П. Уваровым (Uvarov, 1921), открывшим фазовую изменчивость у стадных саранчовых. Исследования фазовой изменчивости разрабатывались у нас и в дальнейшем, например на стадных саранчовых И.А. Рубцовым (Rubtsov, 1935), на ильмовом ногохвосте А.Г. Шаровым (1953) и др., а за рубежом явления фазовой изменчивости тоже привлекали внимание многих зоологов, из которых особо стоит назвать Грассе (Grassé, 1968).

ПРОДУКЦИОННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НАЗЕМНЫХ ЦЕНОЗОВ

Применительно к биоценозам, определения численности отдельных видов и ее изменений представляют показатели, достаточно хорошо характеризующие биоценозы качественно, но недостаточно удовлетворяющие требованиям, предъявляемым к количественно сравнимым показателям. Изучение влияния разных факторов на общий ход изменения численности популяций, на ее динамику в биоценозах развивалось с разработкой направления, которое сформировалось к началу 30-х годов нашего века и связано с оценкой продуктивности. Исследование продуктивности требует знания как скорости индивидуального развития в конкретных условиях, так и плодовитости и общего соотношения рождаемости и смертности, т.е. совокупности большого числа данных, добываемых в итоге и аутэкологических, и синэкологических работ.

Исследование колебаний численности (и продуктивности, выраженной как в единицах прироста биомассы, так и в энергетических единицах) связано в первую очередь с определением факторов, обеспечивающих реализацию «биотического потенциала» (кормовая база, наличие гнездовых, гидротермический режим и т.п.) с одной стороны, и факторов, ограничивающих численность, как не зависящих от плотности населения, так и зависящих от нее — с другой. Эти проблемы постоянно остаются в центре внимания экологов, особенно разрабатывающих проблемы прикладной экологии (охотничье хозяйство, защита растений от вредителей и т.д.).

Изучение продуктивности, развившееся первоначально в гидробиологии, все глубже проникает и в сферу интересов экологов, исследующих наземные ценозы. Анализ скорости развития, продолжительности генераций, соотношения рождаемости и смертности показывает, что ни численность вида, ни его биомасса сами по себе не могут служить удовлетворительными критериями его продуктивности, его значения в энергетике всего биоценоза.

В частности, для водных планктонных сообществ показано, что биомасса фитопланктона, за счет которого существуют зоопланктон и абиссальный бентос, значительно ниже, чем биомасса зоопланктона. Развитие всей совокупности водных животных в морях обеспечивается именно высоким темпом размножения фитопланктона, прирост продукции которого обеспечивает существование всех последующих звеньев пищевых цепей.

В гидробиологии изучение продуктивности последовательных звеньев пищевых цепей представляет не только теоретический, но и прикладной интерес, так как практически вся первичная продукция в олиготрофных водоемах потребляется животными, а именно вторичная продукция водоемов имеет наибольшее значение для человека. Поэтому в гидробиологии продукционный подход себя оправдывает и очень перспективен.

Иное положение в экологии наземных беспозвоночных животных, в частности насекомых, на долю которых приходится большая часть «вторичной продукции» в биогеоценозах.

В наземных сообществах отношения между отдельными компонентами гетеротрофного комплекса гораздо сложнее, чем в водоемах (Jermy, 1958) и характеристики мест отдельных компонентов в звеньях продукционно-энергетических цепей на суше бывают очень нечеткими (Гиляров, 1939).

В последние годы все чаще делаются попытки определять «продуктивность» и поток энергии для вредных насекомых, их хищников и паразитов и т.п. (Varley, 1967a, и др.). Направление это мне кажется недостаточно перспективным при теоретических исследованиях и не имеющим практического значения.

Животными фитофагами отчуждается относительно незначительная часть массы живых растений даже при высокой естественной напряженности выпаса в степях и саваннах и при массовых размножениях вредных насекомых в естественных ценозах, например, в лесах.

В наземных ценозах переработка первичной продукции в круговороте веществ осуществляется в основном не в результате деятельности фитофагов, питающихся живыми растениями, а комплексом беспозвоночных-сапрофагов, участвующих совместно с бактериями, грибами и актиномицетами в процессах минерализации и гумификации растительных остатков. Именно сапротрофы (беспозвоночные-сапрофаги, грибы и бактерии) представляют в этом круговороте основные звенья деструктивной части цикла, обеспечивающей возобновление в почве необходимого для автотрофов источника минерального питания. Хотя фитофаги тоже выделяют некоторые соли, которые могут усваиваться автотрофными растениями, роль их в процессах минерализации остатков организмов много ниже роли сапротрофов.

Поэтому для понимания типа круговорота веществ в биогеоценозе, в сущности и характеризующего каждый ценоз, важно определение роли в этом процессе суммарно и фитофагов и сапрофагов и характера воздействия фитофагов на первичную продукцию. Но определение продуктивности фитофагов и последующих звеньев их пищевой цепи совершенно недостаточно для характеристики их роли в круговороте веществ (ср. Franklin, 1970).

Например, на поле пшеницы биомасса и «вторичная продуктивность» личинок хлебного пилильщика или гессенской мушки могут быть совершенно незначительны, а количество вещества пшеницы, отчужденного ими и ускоренно вовлеченного в процессы минерализации — значительным.

Несоответствие между массой органического вещества растения, потребленного фитофагом, и растительной массы, вовлеченной им в разложение, бывает очень велико, если повреждение влечет гибель всего растения. Так бывает, например, если вредное насекомое перегрызает корни растения или в таких случаях, как объедание хвои гусеницами сибирского шелкопряда, влекущее гибель крупных деревьев кедра. Биоценотическое воздействие этого вредителя несоизмеримо больше, чем значение «вторичной продуктивности» обгрызающих хвою гусениц, которая относительно ничтожна и как таковая в лесном биогеоценозе мало показательна, а в хозяйственном плане представляет ненужную величину.

Биомасса и продуктивность сапрофагов в наземных ценозах значительно превышает вторичную продукцию и продуктивность фитофагов. Однако, конечно, и в случае сапрофагов оценка только их продуктивности не отражает их реальную роль в ценозе — важно не столько получить цифровые характеристики «потока энергии» через организмы тех или иных видов (или комплексов видов), входящих в ценоз, сколько понять и всесторонне количественно оценить общие результаты их деятельности и ее влияние на существование и общую продуктивность биоценоза в целом.

Так, если в принятых формулах оценки продуктивности, предложенных Петрусевичем и Макфэдьеном (Petrusewicz and Macfadyen, 1970) органическое вещество экскрементов животного не учитывается, то для характеристики и энергетики биогеоценоза оно оказывается необычайно существенным. Важно и количество экскрементов, например, дождевых червей, определяющих зернистую структуру почвы, и степень их гумификации и т.д. А для понимания роли в биогеоценозе важно знать размеры роющей деятельности дождевых червей и т.д.

Точно так же продукционно-биологический метод никак не позволяет охарактеризовать роль насекомых-опылителей. Биомасса пчелиных и их продуктивность, выраженная в единицах прироста их биомассы за единицу времени, могут быть ничтожными в сравнении с другими животными — компонентами данного биоценоза, и эти величины никак не отражают огромной биоценотической деятельности пчелиных, обеспечивающих репродукцию и существование многих групп высших растений.

Поэтому нет основания считать определение продуктивности отдельных компонентов биоценозов основной задачей биоценологических исследований. Полученные при его применении результаты, открывая возможности для сравнения разных ценозов и роли разных компонентов (в одном из возможных планов такого сравнения, но слишком схематизирующие сравниваемые показатели), позволяют сравнивать по сути несравнимые явления, выраженные в недостаточной адекватных показателях. Для наземных сообществ, в которых основная потребляемая человеком продукция, — первичная, как в случае более или менее естественных биогеоценозов (леса, сенокосные луга), так и в агроценозах (поля, огороды, сады), определение влияния фитофагов («вторичных продуцентов») на первичную продукцию (Varley, 19676) (в прикладной энтомологии выражаемое «оценкой вредоносности» — Щеголев и др., 1937) много важнее, чем определение продуктивности фитофагов, которую рекомендуют изучать многие авторы (Varley, 1967a; Rafes, 1967). Большое значение влияния фитофагов на растения, чем значение их участия в потоке энергии, отмечает и Функе (Funke, 1971). Для сравнения отдельных ценозов по обобщенным показателям перспективно применение принципов теории информации (Cancela da Fonseca, 1967), позволяющей максимально абстрагировать конкретные количественные характеристики сравниваемых ценозов.

ВЛИЯНИЕ ОРГАНИЗМОВ НА ИХ СРЕДУ

По своему духу и по исходному определению термина «экология» эта дисциплина должна в равной мере исследовать и зависимость организмов от среды, и влияние организмов на среду — как органическую, так и неорганическую.

Однако до последних десятилетий в экологических исследованиях по наземным организмам, в частности по животным, преобразующее среду влияние организмов исследовалось недостаточно и результаты работ в этом направлении находили отражение чаще в работах по другим дисциплинам (почвоведение, биогеохимия, геоботаника и др.). Только с развитием биогеоценологии, с переходом к изучению экосистем эта сторона экологических исследований стала привлекать все больший интерес зоологов-экологов. Появились работы и у нас; были организованы совещания по так называемой

средообразующей (правильнее бы сказать — средопреобразующей) деятельности животных («Средообразующая деятельность животных», 1970).

Влияние животных на среду, как и зависимость организмов от среды, может изучаться на разных уровнях организации живых систем — от организма до биосферы.

Биогеохимическая роль всех групп животных и растений в создании определенной «среды жизни» в биосфере нашей планеты была охарактеризована и подчеркнута основателем биогеохимии В.И. Вернадским. Вернадский (1926 и др.) показал, например, что в разные геологические эпохи менялся таксономический состав основных групп животных, населяющих нашу планету, но при всех эволюционных изменениях в фауне и флоре сохранялись соотношение и даже примерный общий уровень активности представителей различных геохимически активных групп организмов. Так, например, в ходе эволюции с палеозоя менялся комплекс не только видов, но во многих случаях и классов животных, концентрирующих кальций в своем скелете или в защитных образованиях, но общая масса калькофильных организмов и их роль в круговороте веществ оставались примерно неизменными. Это относится и к другим биогеохимически активным группам организмов, совокупная взаимосвязанная деятельность которых и поддерживает необходимый для существования и воспроизведения жизни геохимический режим. Именно деятельностью животных и других гетеротрофов в атмосфере возобновляется запас свободной углекислоты, связываемой зелеными растениями. Это относится ко всем «биогенным» элементам (Диви, 1972; Болин, 1972; и др.). Несомненно, что вся совокупность организмов непрерывно меняет биогеохимический режим, но эти изменения регулируются по принципу обратной связи и вся совокупность организмов в целом осуществляет определенный гомеостаз биосферы на поверхности нашей планеты.

Исследования по изменению животными непосредственной среды их обитания правомочны и продуктивны и на организменном уровне¹.

Наземные животные (в отличие от наземных растений) могут активно выбирать места обитания и изменять их, создавая благоприятные для себя условия окружающей среды, меняя, в частности, гидротермический режим около поверхности своего тела, что для пойкилотермов бывает особенно важно. Это может достигаться путем создания различных чехликов, коконов и т. п., которые с полным основанием можно назвать «экстрасоматическими органами».

Другой путь — сооружение нор, гнезд и других убежищ, режим которых отличен от режима окружающей среды. Известно, что, например, в пустынях Средней Азии и в Сахаре днем при огромном дефиците влажности в атмосфере относительная влажность воздуха в норах грызунов порядка 98%, а в гнездах термитов — 100% при всего 15% в приземном слое воздуха.

В гнездах таких общественных насекомых, как пчелы, поддерживается круглогодично почти постоянная температура, в результате чего в более холодных широтах в них могут существовать виды-комменсалы, которые вне таких измененных условий среды могут существовать только в более теплом климате: в гнездах общественных насекомых возникают особые мероценозы (по терминологии, принятой Тишлером, — Tischler, 1956). К норам позвоночных оказываются приуроченными многие виды пойкилотермных животных, проникающие с этими меротопами в более холодные и в более сухие местности, чем те части ареала, где они могут существовать вне укрытий. Жилища и другие постройки человека, становящиеся особыми местообитаниями синантропных видов, представляют еще более яркий пример этой тенденции.

¹ Невозможность для внутренних структур организма непосредственно влиять на среду четко показывает неприменимость экологических представлений к уровням живого ниже организма.

Те реальные изменения индивидуального климата и вообще неорганической среды, которые вызываются деятельностью животных, недостаточно исследуются экологами, как недооцениваются и в морфологии экстрасоматические органы.

Активные изменения среды, осуществляемые целыми популяциями животных в биогеоценозах, могут приводить к сукцессиям биоценозов. Так, полное объедание хвои кедр (*Pinus sibirica*) гусеницами сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus*) приводит к гибели кедр, а у лиственницы и нацело уничтоженная хвоя восстанавливается. Поэтому в Сибири массовые размножения сибирского шелкопряда приводят к гибели кедровников, к вытеснению их лиственничниками, т.е. к сукцессии, исходным фактором которой оказывается деятельность популяции одного вида (гусеницы шелкопряда). И в сложных многоярусных лиственных лесах, в которых породы первого яруса менее чувствительны к объеданию ассимилирующей поверхности, чем кедр, объедание их листвы приводит к улучшению условий роста деревьев второго яруса (Воронцов и др., 1967), что бывает причиной сукцессий.

Примером сукцессии ценоза и изменения биотопа, вызванных деятельностью животных, может служить описанный М.Р. Якушевым (1941) пример заболачивания суходольного луга. Этот процесс начался с уничтожения дерновины мягких злаков личинками в массе размножившегося садового хрущика (*Phyllopertha horticola*). Привлеченные обильной пищей кроты изрыли участок; на выброшенных ими кучках бедного негумусированного нижнего слоя почвы поселились кукушкин лен и другие мхи, что и привело к заболачиванию. Весь процесс длился лишь около 10 лет! Б.А. Тихомиров (1959) нашел, что в Чукотской тундре роющая дренирующая деятельность сусликов приводит к смене тундровой растительности — луговой. Иногда сукцессия в пределах отдельных синузий всего биоценоза, вызываемая деятельностью животных, может приводить к стабильности биогеоценоза на обширной территории. Так, В.Р. Вильямс (1939) справедливо указывал, что степь — это такая формация, которая может существовать неограниченно долго. Однако именно деятельность диких копытных животных в целинной степи способствовала поддержанию степи как таковой; прекращение выпаса приводит, как показали наблюдения и опыты И. Пачоского (1917) к забурьяниванию ковыльно-типчаковой степи.

В местностях, где нет копытных, фактором, препятствующим забурьяниванию целинной степи, может быть деятельность степных грызунов, как показали в отношении степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) А.Н. Формозов и А.Г. Воронов (1939), а в степях, где нет достаточного количества грызунов, пастьба может замениться деятельностью, например, саранчовых (Куркин и Стебаев, 1959). Копытные, грызуны, саранчовые — это очень отличные друг от друга группы фитофагов, в какой-то мере заменяющие друг друга в степных ценозах. Нарушая растительный покров, отчуждая часть фитомассы в местах питания, они поддерживают ценоз в целом.

В центральной черноземной полосе в заповеднике им. В.В. Алехина, где нет копытных, мало степных грызунов и саранчовых, в течение многих лет проводится опыт по сравнению скашиваемой и несканиваемой степи. Скашивание на сено, хотя и не равнозначно объеданию надземной части растения фитофагами, так как при нем нет возвращения в почву основных элементов минерального питания в виде экскрементов, становящихся и очагами микробиологической активности (Стебаев, 1968), оказывается все же фактором, имитирующим пастьбу — общий характер ценоза на скашиваемых участках ближе к типично степному, чем на несканиваемых, где образование мультярующей поверхности почвы войлока ведет к олуговению. Это подтверждается и данными по почвенной фауне (Arnoldi und Ghilarov, 1963). Особенно четко проявляется единство сукцессии и стабильности, связанное с деятельностью животных, в степях,

где значительную роль играют роющие грызуны. Так, в наших ковыльных степях на пороях слепыша (*Spalax microphthalmus*) из растений сперва поселяются однолетники, а лишь затем их сменяют многолетники, и именно к пороям оказываются приуроченными и те виды распространенных в степи почвенных беспозвоночных, которые могут существовать и на обрабатываемых землях — порою грызунов в степи оказываются источниками некоторых сорных растений и вредителей (Гиляров, 1951а).

Е.М. Лавренко и А.А. Юнатов (1952) выяснили, что в степях Монголии полевка Брандта (*Microtus brandti*) создает своей роющей деятельностью как бы залежный севооборот. В комплексной степи местные синузидальные сукцессии обеспечивают стабильность всего степного биогеоценоза как целого — степь «перерождается», меняется, если нет этого фактора постоянных местных изменений почвенного покрова (Лавренко, 1952). Каждый биогеоценоз суши в целом своей совокупной деятельностью вызывает такие изменения среды, которые делают невозможным неопределенно длительное сосуществование на одном и том же участке всех компонентов биоценоза при одинаковых численных соотношениях популяций разных видов. Поэтому сукцессия представляет собою совершенно обязательный экологический процесс, захватывающий иногда огромные территории, иногда же ограничивающийся ареалами отдельных синузид в пределах конкретного ценоза.

ЭКОЛОГИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Наиболее явственны и долгие сохраняются на каждом участке земной поверхности те изменения, которые затрагивают почву, т.е. тот ярус биогеоценоза, в котором осуществляется освобождение элементов минерального питания из отмирающих частей растений и из тел животных, — ту среду, из которой высшие растения черпают необходимые для себя соли и воду. Таким образом, наиболее показательным проявлением биогеоценогической активности всей совокупности организмов можно считать почвообразовательный процесс.

Конечно, на суше каждый определенный ценоз меняет и микроклимат приземного слоя воздуха, и газовый режим приземного слоя атмосферы и т.д. Известно, что под пологом леса более выровненный гидротермический режим, чем на расположенном рядом безлесном участке. Но различия в гидротермическом режиме надпочвенного яруса, в биогеоценозе несут очень быстро изменяющийся с изменением ценоза характер — например, вырубка леса сразу меняет и характер суточных изменений вертикального градиента температуры и влажности приземного слоя воздуха, и абсолютные их величины.

Основатель современного почвоведения В.В. Докучаев (1899) подчеркнул существование «генетической, вековой и всегда закономерной связи... между силами, телами и явлениями, между мертвой и живой природой, между растительным, животным и минеральным царствами». «Почва...— писал Докучаев —...есть зеркало, яркое и вполне правдивое отражение... непосредственный результат совокупного, весьма тесного векового взаимодействия между водой, воздухом, землей..., с одной стороны, растительными и животными организмами и возрастом страны — с другой». Поэтому, когда мы исследуем экологические явления на уровне биоценоза, при изучении биогеоценоза, исследованию подлежат не только популяции видов в их зависимости друг от друга и в первую очередь от биотопа, но и влияние всех организмов и динамических факторов неорганической среды на биотоп, проявляющееся в почвообразовании. Иными словами, почвоведение несомненно включается в разряд экологических дисциплин, становясь неотъемлемым звеном в цепи биогеоценологических подходов исследования взаимосвязанных явлений природы. Это подчеркивал В.Н. Сукачев, к этому выво-

ду приходит и Г. Франц (Franz, 1954), утверждая тезис о слиянии экологии и почвоведения, о необходимости увязки данных всех дисциплин, занятых изучением биосферы.

Несомненно, что биологическое направление в почвоведении, занимающееся изучением влияния организмов на свойства почвы, на ход почвообразовательного процесса, должно рассматриваться как одна из экологических дисциплин.

Рассматривая почвы как «зеркало, яркое и вполне правдивое отражение» взаимодействий между неорганической средой и организмами, Докучаев приходит к выводу, что в географическом распространении они «несут на своем общем характере явные, резкие, и неизгладимые черты мировой зональности». Исследование закономерностей зональных группировок организмов, входящих в определенные биогеоценозы, — одна из очень серьезных задач современной экологии. Наземные организмы приспособлены (разные виды — в разной степени) к определенному режиму температуры и влажности, к определенному дефициту влажности, и часто ареалы отдельных видов довольно хорошо могут быть охарактеризованы определенными показателями гидротермического режима, отвечающего «экологическому стандарту» вида, лежащему в пределах его «экологической пластичности». Для многих видов растений и животных в пределах ареала распространение ограничивается определенным почвенным режимом — известны, например, насекомые, обитающие только на песках (*Polyphylla fullo*), только на солончаках (*Bledius*) и т.п.

Но, кроме того, для многих видов характерно приспособление к жизни в определенных ценозах. Для многих беспозвоночных, в частности для многих насекомых, ведущим фактором оказывается гидротермический режим; это для видов с широким ареалом находит выражение в поселении в разных частях ареала, в таких местообитаниях, гидротермический режим в которых, их микроклимат соответствует экологическому стандарту вида.

На территориях с хорошо выраженной зональностью, например в Европейской части СССР, эта закономерность такова, что виды, широко распространенные в центре ареала, где поселяются в различных условиях рельефа и почв, — на севере поселяются на более прогреваемых и дренированных участках на легких почвах, на южных склонах, буграх и т.п., а на юге ареала обитают в более влажных местах, с близким стоянием грунтовых вод, в западинах, на северных склонах, на тяжелых почвах. Эта закономерность, отмеченная на растениях Н.А. Димо и Б.А. Келлером (1907, цит. по 1955), а позднее названная В.В. Алехиным (1936) «правилом предварения стадий», наиболее четко и наглядно была сформулирована на основе изучения поселений саранчовых в Западной Сибири Г.Я. Бей-Биенко (1930), получившая у него название «принципа смены стадий», а в позднейших работах (1966) — правила смены местообитаний. Это правило хорошо прослеживается на многих группах почвенных беспозвоночных (Гиляров, 1939, Ghilarov, 1959) и теперь широко известно. Особым случаем этой закономерности следует считать «правило смены ярусов» — переход многих беспозвоночных в сухих районах к жизни в почве, а во влажных — в надпочвенных ярусах ценозов (Гиляров, 1951б). При таких «сменах местообитаний» и «сменах ярусов» вид в разных частях ареала нередко оказывается в разных ценозах, попадает в разную биотопическую обстановку, что ведет к началу его дивергентной эволюции. Но не только отдельные виды, а и целые биоценозы (а также и результат их деятельности — почвы, как это видел В.В. Докучаев, 1883) подчиняются закономерной географической смене.

При широком ареале какого-либо ценоза, сохраняющего свое физиономическое единство, оказывается, что нередко только виды-эдификаторы распространены в пре-

делах всего ареала ценоза, а многие другие виды в тех или иных частях выклиниваются или заменяются викарирующими. Кроме того, и виды-эдификаторы генетически и физиологически оказываются различными в разных частях ареала ценоза, как это хорошо показал К. Мак-Миллан (McMillan, 1959) для растений степных формаций Северной Америки, а для насекомых с широким ареалом А.С. Данилевский (1961) показал наглядно различия фотопериодических реакций и вольтинности в разных частях ареала.

Исследования закономерностей зональных изменений популяций видов и целых ценозов — несомненно одна из важнейших задач экологии, разработка которой сближает экологию с географией, с геоморфологией и т.д.

ЭКОЛОГИЯ И ЭТОЛОГИЯ

Заселение различных местообитаний на суше животными и растениями осуществляется неодинаково. Растения расселяются только пассивно, а для большинства наземных животных характерно не только пассивное расселение, но и активные поиски местообитаний. Животные не только попадают в благоприятные для существования условия, но и активно выбирают себе эти условия в пределах более или менее обширного жизненного пространства, что может выражаться в различных вертикальных миграциях (например, суточные вертикальные миграции с поверхности почвы на растения и обратно у саранчовых), в горизонтальных миграциях (например, с открытых мест под полог деревьев и кустарников у многих видов полужесткокрылых и листоедов) и т.д. Чем выше бывает специализация в отношении пищи и других факторов среды и чем неравномернее встречаются необходимые для вида условия, тем большее значение приобретают приспособления к их нахождению, к активному передвижению, к расселению (Гиляров, 1945).

Способность к выбору конкретного местообитания в каждый данный период времени позволяет животным, сохраняя часто довольно узкий общий экологический стандарт в отношении факторов среды, в частности к условиям температуры и влажности, заселять разнообразные биотопы, а в пределах биотопов — различные их синузии и ярусы. Животные могут быть активными, в зависимости от условий среды, в разное время суток. Известно, что многие виды насекомых с широким ареалом в более влажных и прохладных районах ведут дневной образ жизни, а в более сухих и жарких — ночной.

Для многих животных характерна способность не только находить для себя благоприятную непосредственную среду на фоне общих неблагоприятных условий (например, для более влаголюбивых насекомых — уход в почву на жаркое сухое время дня или на сухой летний сезон), но и активно создавать себе благоприятную непосредственную среду (рытье нор, создание земляных колыбелек, завивание коконов у насекомых и т.п.). Поэтому для понимания экологических особенностей животных необходимо знание особенностей их поведения: экологические исследования должны дополняться этологическими. Этология, будучи тесно связана с экологией (поведение животных определяется условиями среды, а выбор конкретных условий среды зависит от поведения), связана и с физиологией, так как поведение определяется физиологическим состоянием организма (голод — насыщение, состояние эндокринной системы и т.д.).

Этология может рассматриваться и как раздел экологии и как самостоятельная дисциплина, тесно с экологией связанная, частично призванная к решению тех же задач, что и экология, но частично — преследующая собственные задачи. Следует отметить, что этология в нашей стране долго была в небрежении и лишь в последние годы стала у нас развиваться применительно к разным группам животных.

Способность к активному выбору или изменению своей среды обитания у животных создает предпосылки, с одной стороны, для сохранения экологической валентности в отношении ведущих факторов среды (консервативное значение поведения для эволюции вида), а с другой, — развитие в новых условиях, что ведет к эволюции вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Алехин В.В., 1936. Основы ботанической географии. М.-Л., Биомедгиз.
- Бей-Биенко Г.Я., 1930. Тр. по защите растений, сер. I. Энтомология, 1, 1: 51.
- Бей-Биенко Г.Я., 1966. Ж. общ. биол., 27, 5-21.
- Болин Б., 1972. Биосфера, под ред. М.С. Гилярова, М., «Мир», с. 91-104.
- Вернадский В.И., 1926. Биосфера, очерки первый и второй. 1. Л., Научно-техн. изд-во.
- Викторов Г.А., 1964. Проблемы динамики численности вида на примере вредной черепашки. М., «Наука».
- Вильямс В.Р., 1939. Почвоведение, М., Сельхозгиз.
- Воронцов А.И., Иерусалимов Е.Н., Мозолевская Е.Г., 1907. Ж. общ. биол., 28, 172-187.
- Гиляров М.С., 1939. Почвоведение, 3, 3-17.
- Гиляров М.С., 1945. Ж. общ. биол., 6, 26-36.
- Гиляров М.С., 1951а. Докл. АН СССР, 79, 669-671.
- Гиляров М.С., 1951б. Успехи соврем. биол., 31, 346-351.
- Гиляров М.С., 1973. Экология, 3, 109-112.
- Данилевский А.С., 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л., Изд. ЛГУ.
- Диви Э., 1972. Биосфера, под ред. М.С. Гилярова, М., «Мир», стр. 120-139.
- Димо Н.А., 1955. Наблюдения и исследования по фауне почв. Изд. 2, Кишинев.
- Докучаев В.В., 1883. Русский чернозем. СПб.
- Докучаев В.В., 1899. К учению о зонах природы. Избр. соч. III, М.
- Кашкаров Д.Н., 1933. Среда и сообщество. Основы синэкологии. М.-Л., ОГИЗ.
- Куркин К.А., Стебаев И.В., 1959. Бюл. МОИП, отд. биол., 64, 51-60.
- Лавренко Е.М., 1952. Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова, сер. III. Геоботаника, вып. 8, 40-70.
- Лавренко Е.М., Юнатов А.А., 1952. Ботан. ж., 37, 2, 128-139.
- Морозов Г.Ф., 1949. Учение о лесе. Изд. 7, М.-Л., Гослесбуиздат.
- Наумов Н.П., 1971. Ж. общ. биол., 32, 651-666.
- Пачоский И., 1917. Описание растительности Херсонской губернии. II. Степи. Херсон.
- Северцов А.И., 1932. Главные направления эволюционного процесса. М., Биомедгиз.
- Северцов С.А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.-Л., Изд-во АН СССР.
- Средообразующая деятельность животных. 1970. Тезисы докл. совещания МОИП, М.
- Стебаев И.В., 1968. Зоол. ж., 47, 661-675.
- Сукачев В.Н., 1947. Основы теории биогеоценологии. В кн.: Юбилейный сборник, посвященный 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции, М., Изд-во АН СССР.
- Тихомиров Б.А., 1959. Взаимосвязи мира и растительного покрова тундры. М.-Л., Изд-во АН СССР.
- Формозов А.Н., Воропов А.Г., 1939. Уч. зап. Моск. гос. ун-та, вып. 20. Зоология.
- Ушаков Б.П., 1961. Цитология, 3, 4, 455-466.
- Ушаков Б.П., 1963. Проблемы цитозологии животных, М.-Л., Изд-во АН СССР.
- Шаров А.Г., 1953. Зоол. ж., 32, 594-607.
- Щеголев В.Н., Знаменский А.В., Бей-Биенко Г.Я., 1937. Насекомые, вредящие полевым культурам. М.-Л., Сельхозгиз.
- Якушев М.Р., 1941. Почвоведение, 5, 81-92.
- Andrewartha H.G., Birch L.C., 1954. The Distribution and Abundance of Animals. Chicago, Illinois, University Press.
- Arnoldi K.V., Ghilarov M.S., 1963. Pedobiologia, 2, 183-222.

- Cancela da Fonseca J.P., 1967. In: Z. Petrusiewicz (ed.). Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems, Warszawa-Krakow, II, 631-648.
- Franklin R.T., 1970. In: D.E. Reichle (ed.). Analysis of Temperate Forest Ecosystems. Springer Verlag, Berl., Heidelberg, N.Y., 86-99.
- Franz H., 1954. Angew. Pflanzenzoologie (Klagenfurt), Festschrift Aichinger, 1, 256-273.
- Funke W., 1971. In: H. Ellenberg (ed.). Ecological Studies. Analysis and Synthesis. Springer-Verl., 2, 81-93.
- Ghilarov M.S., 1959. Verhandl. IV. Intern. Planzenschutzkongr., Hamburg, 1957, 1, 831-836.
- Grasse P.P. (ed.), 1968. L'effet de groups chez les animaux. Colloq. Intern. du C.N.R.S., No.173, Paris.
- Haeckel E., 1870. J. Z. Naturwiss., 5, 363-370.
- Jermey T., 1968. Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae, 4, 1/2, 135-155.
- McMillan C., 1959. Ecol. Monogr., 29, 286-308.
- Petrusiewicz Z., Macfadyen A., 1970. Productivity of terrestrial animals. IBP Handbook N 13. Blackwell Sci. Publ., Oxford-Edinburgh.
- Rafes P.M., 1967. In: K. Petrusiewicz (ed.) Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems, Warszawa-Krakow, 2, 589-611.
- Rubtzov I.A., 1935. Bull. Entomol. Res., 25, 339-348.
- Schwenke W., 1953. Bericht 7. Wandervers. Dtsch. Entomologen, Berlin, 62-80.
- Tischler W., 1956. Synökologie der Landtiere. Stuttgart, g. Fischer Verl.
- Uvarov B.P., 1921. Bull. Entom. Res., 12, 135-163.
- Varley G.C., 1967a. In: K Petrusiewicz, Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems, Warszawa-Krakow, II, 447-458. — 1967b. Ibid. 773-778.

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПАРТЕНОГЕНЕЗА*

ВЕДЕНИЕ

Возникновение полового процесса у протистов (вероятно, независимое в разных группах — Полянский, 1972), а с развитием многоклеточности и полового размножения — основное направление эволюции жизненных циклов, прослеживаемое во всех группах эукариотов.

В современных определениях биологического вида в качестве основного критерия приводится его характеристика как скрещивающейся популяции; именно амфимиксис обеспечивает единство вида как развивающейся системы (Мауг, 1965, 1972). Преимущества полового размножения перед агамным (бесполом) хорошо известны (повышение многообразия сочетаний признаков, увеличивающее вероятность появления фенотипа, благоприятного в данных условиях, гетерозис, возможность нейтрализации вредных мутаций, накопление разнообразия генофонда под защитой доминантных генов и т.д.). И, несмотря на несомненные, казалось бы, преимущества полового размножения, характерного для большинства эукариотов, в разных ветвях органического мира прослеживается появление постоянного партеногенеза в пределах отдельных таксонов, часто на уровне видов, реже на уровне более высоких единиц, но не выше отряда (единственный пример — отряд *Vdelloidea* среди коловраток), что указывает на наличие определенной выгоды этого типа размножения во многих случаях.

АСПЕКТЫ ПРОБЛЕМЫ ПАРТЕНОГЕНЕЗА¹

Явления партеногенеза можно рассматривать в разных аспектах. В отношении наследования пола различают три основные формы: телитокию (все партеногенетическое потомство — самки), амфитокию (в потомстве партеногенетической самки встречаются оба пола) и аррентокию (партеногенетическое потомство самки состоит только из самцов). Цитогенетическому аспекту явления посвящена обширная литература (см. обзоры White, 1973; Васецкий, 1977) и здесь эти вопросы будут лишь затронуты. При амфимиктическом половом размножении дробление яйца происходит после слияния гаплоидных пронуклеусов гамет. При телитокии часто не наблюдается мейоза; сохраняется лишь одно эквационное деление или оба деления созревания ооцита — эквационные, как у *Daphnia pulex* (Schrader, 1926). При таком типе телитокии, т.е. при апомиктическом партеногенезе, нет кроссинговера хромосом и потомство полностью сохраняет материнский генофонд. В этом случае гетерозиготность популяции возрастает по мере появления мутаций (доминантных); мутации сразу проявляются и отбираются по фенотипу, потомство диплоидное.

Другой тип телитокии — аутомиксис. Яйцеклетка развивается с мейозом, ведущим к образованию гаплоидного яйца; восстановление диплоидности идет за счет слияния пронуклеуса яйца с гаплоидным ядром второго полярного тельца. При аутомиксисе этого типа возможен кроссинговер, и, если ядерный аппарат второго полярного тельца отличен от пронуклеуса яйцеклетки, получается гетерозиготное потомство. Если первое деление ооцита редукционное или если восстановление диплоидности гаплоидного ядра яйцеклетки происходит за счет слияния гаплоидных ядер первого деления дроб-

* Гиляров М.С. Успехи современной биологии 1982, 93, 1 : 10-22.

¹ В этой статье рассматривается партеногенез только у животных, в основном многоклеточных беспозвоночных. Агамное размножение протистов разобрано Полянским [1976].

ления, потомство гомозиготно, как и при апомиксисе. Апомиксису способствует и часто сопутствует полиплоидия, особенно нечетная плоидность, препятствующая мейозу и дальнейшему гамогенезу.

Амфитокия, для которой характерно чередование партеногенетического и обоеполого размножения, рассматривается ниже (циклический партеногенез).

Аррентокия бывает только при гаплоидном партеногенезе; гаплоидны самцы, у которых гаплоидны и соматические клетки (White, 1973), как это давно известно для домашней пчелы. В сущности, аррентокный партеногенез — механизм регуляции пола, аналогичный такому механизму определения пола, когда у самца отсутствует одна половая хромосома. В последнем случае у самок две X-хромосомы (XX), а у самцов одна отсутствует (X0). При аррентокии у самок диплоидный набор хромосом ($2n = 2n$), а у самцов гаплоидный ($n_0 = 1n$). Таким образом, гаплоидный набор в аппарате наследования пола играет роль X-хромосомы. Размножение с аррентокией в жизни популяции — частный вариант гамогенеза. Потомство девственной самки как при облигатной аррентокии (например, у многих перепончатокрылых — White, 1973), так и при факультативной (например, у коллемболы *Cyphoderus javanus* (Kurup, Prabhuo, 1977)), не может дать начало новой популяции.

В экологическом аспекте интерес представляет партеногенез, обеспечивающий длительную преемственность популяции, т.е. телитокия; в дальнейшем изложении под термином партеногенез подразумевается телитокия. Такой партеногенез может быть спорадическим (факультативным), циклическим или постоянным.

СПОРАДИЧЕСКИЙ ПАРТЕНОГЕНЕЗ (ТАХИТЕЛИТОКИЯ)

Спорадический партеногенез, в норме не свойственный виду, может быть спонтанным (если причина активации ядра яйцеклетки не известна) или искусственным, экспериментально вызываемым действием определенного фактора.

Партеногенетическое развитие яйца можно вызвать нагреванием (Астауров, 1940, 1956), охлаждением (Andre, 1963; Терская и Струнников, 1975), разными химическими (соляная кислота, слюна человека, колхицин и др. — Lieder, 1964) или механическими (см. пионерские опыты Тихомирова [Tichomiroff, 1886] и Батайона [Bataillon, 1913]) воздействиями и т.д. У видов с наружным оплодотворением (рыбы) известно партеногенетическое развитие яйца при его активации сперматозоидом самца того же вида, не участвующим в формировании ядерного аппарата развивающегося зародыша (гиногенез), или даже совсем другого вида. Партеногенез может закрепиться в итоге полиплоидизации, связанной со спариванием апомиктической самки с амфимиктическим самцом (образование триплоида), последующим формированием тетраплоидов (триплоидная самка, нормальный диплоидный амфимиктический самец) и т.д. (Астауров, 1956, 1969; Даревский, 1974).

Многообразие естественных факторов внешней среды, способных вызвать телитокию, частота и регулярность появления партеногенетических форм у многих видов, наличие партеногенетических видов показывают, что у партеногенеза есть ряд преимуществ перед амфимиктическим размножением. Несомненное преимущество партеногенетических форм перед амфимиктическими заключается в том, что одна особь, попавшая в новые условия, которые отвечают требованиям вида, может стать родоначальницей популяции, причем ее потомство, генетически ей подобное, обладает такой же степенью адаптации к этим условиям. При этом у апомиктических видов рост популяции осуществляется быстрее, так как у них каждая особь непосредственно оставляет потомство, тогда как у раздельнополых — половина потомства самцы, не дающие непосредственного увеличения популяции следующего поколения. Обычно считается, что

скорость роста численности потомства апомиктической особи вдвое выше, чем в раздельнополой популяции (Мэйнард Смит, 1981, Vepsäläinen, Järvinen, 1979); при этом допускается, что каждая самка раздельнополой популяции способна оставить потомство. Однако фактически эта разница более чем в 2 раза, поскольку амфимиктическое размножение предусматривает и встречу полов, не обязательно осуществляющуюся (особенно у слабоподвижных видов). Это одна из причин того, что партеногенез бывает более эффективным, чем амфимиктическое размножение даже у гермафродитов (например, у дождевых червей).

Рассчитано также, что появляющиеся мутации быстрее проявляются и закрепляются в апомиктических популяциях, чем амфимиктических (Crow, Kimura, 1965; Kimura, Ohta, 1971). Поэтому благоприятные в данных условиях мутации в апомиктических популяциях быстрее дают адаптивный эффект. Высокая степень гетерозиготности апомиктов, определяющая гетерозис и их высокую жизнеспособность (Templeton, 1977), повышает выживаемость особей в переменных условиях среды; известна также большая устойчивость самок по сравнению с самцами. Начальные стадии сукцессии (открытые экологические ниши) благоприятнее для апомиктов, чем для амфимиктов (Мэйнард Смит, 1981).

Таковы основные выигрыши партеногенеза, компенсирующие кардинальные преимущества полового размножения, которые определяют ведущую роль последнего в мире многоклеточных организмов, возможность появления и проявления широкой гаммы сочетаний признаков, определяющей вероятность появления комбинаций, благоприятных для разных условий при амфимиксисе.

Поскольку у видов, сохраняющих нормальное половое размножение, может возникать либо факультативный, либо циклический партеногенез, постоянная телитокия развивается на основе обоих этих типов.

ЦИКЛИЧЕСКИЙ ПАРТЕНОГЕНЕЗ

Адаптивное значение многих сторон партеногенеза хорошо выявляется в случаях циклического партеногенеза, типичного для многих групп беспозвоночных, характеризующихся мелкими размерами, коротким онтогенезом, поливольтициностью, для разных поколений которых в течение года условия жизни различны. В благоприятные отрезки сезона многие мелкие многоклеточные (например, коловратки и ветвистоусые в пресных водоемах, тли на наземных растениях) переходят к партеногенезу, давая таким способом ряд поколений, в результате чего биомасса вида и численность его особей резко возрастают.

У дафний диплоидные телитокные поколения могут непрерывно следовать друг за другом, но при снижении доступа пищи появляются самки с нуждающимися в оплодотворении гаплоидными яйцами и самцы (амфитокия). Наличие полового поколения при циклическом партеногенезе делает его в принципе сходным с амфимиктическим размножением; партеногенез становится только средством повышения численности вида за благоприятный сезон. Аналогичная ситуация у тлей², у которых уже по старым данным (Мордвилко, 1929 а,б) при благоприятных условиях телитокные самки могут непрерывно образовываться несколько лет подряд. Как правило, при циклическом партеногенезе ведущий способ размножения — телитокия, а половой процесс разгружает популяцию от груза вредных мутаций.

² Много примеров циклического партеногенеза дают также кокциды, перепончатокрылые и некоторые другие группы насекомых.

Развитие двух типов размножения при циклическом партеногенезе приводит к выработке специальных функций телитокного и полового поколений. Телитокное обеспечивает размножение (а у тлей и расселение) популяции, а половое — откладку зимующих защищенных яиц, играющих роль диаспор во времени (Ghilarov, 1969); у ветвистоусых оплодотворенные яйца представляют диаспоры, служащие и для перенесения неблагоприятных условий, и для расселения.

Циклический партеногенез позволяет виду шире использовать возможности среды. У форм с циклическим партеногенезом телитокния представляет такое же приспособление к быстрому увеличению числа особей вида, как и бесполое размножение многих низших беспозвоночных. Например, у турбеллярий *Stenostomum sthenum* весной из перезимовавших яиц выходят особи, которые дают в течение 4 мес. ряд поколений, образующихся путем паратомического деления, а у осеннего поколения развиваются гонады, и эти турбеллярии откладывают зимующие яйца (Borkott — цит. по: Иванова-Казас, 1977).

В экологическом и эволюционном планах метагенез и циклический партеногенез — сходные адаптации, и при экологической характеристике жизненных циклов объединение апомиксиса и вегетативного размножения в общую категорию агамного размножения вполне логично, хотя они и возникают на разной основе, т.е. это явления аналогичные, но не гомологичные.

На основе циклического партеногенеза может возникать и постоянный партеногенез при утрате амфитокнии и исчезновении самцов. Например, среди тлей в трибе *Fordina* (Мордвилко, 1929б) в более теплых районах со средиземноморским климатом цикл включает развитие зимующих оплодотворенных яиц на видах рода *Pistacia*, а затем ряда партеногенетических поколений на корнях травянистых растений. В европейской части СССР, где фисташка исчезла при оледенении, виды этой группы тлей развиваются только как партеногенетические (аноциклические) формы на корнях травянистых растений. Классический пример в роде *Chermes*: *Ch. viridis* Ratz. развивается со сменой поколений — оба пола на ели, партеногенетическое поколение на лиственнице; *Ch. abietis* L. известен только как партеногенетический вид на ели и распространен в тех местностях, где в ледниковый период исчезла лиственница. Морфологически оба вида почти не отличимы. В упомянутых случаях на периферии ареала вида дополнительный способ размножения (партеногенез) при исчезновении предпосылки к существованию обоюпого поколения (отсутствие основного кормового растения) становится единственным.

У тлей р. *Trama* (Lachnini), живущих только на корнях травянистых растений, ни основные кормовые растения (вероятно, вымершие в ледниковый период), ни половые особи не известны во всем ареале тлей этого рода (Мордвилко, 1929а). Есть в СССР и открыто живущие, известные только как телитокные, виды — *Aphis laburni* Koch, *Megoura viciae* Kalt. В США, например, *Sitobion avenae* F. на севере дает яйцекладущее обоюпое поколение, а на юге распространена только партеногенетическая форма (Мордвилко, 1929а). Наша злаковая тля *Toxoptera graminum* Rond. откладывает зимующие оплодотворенные яйца, но в местностях с мягким климатом зимуют и партеногенетические самки. В теплицах агамна тля *Myzus circumflexus* Buckt. и т.д. У видов тлей, все поколения которых проходят развитие на надземных частях растений, существование облигатно партеногенетических форм возможно только в благоприятных условиях мягкого климата. А при развитии партеногенетических форм на корнях растений (как в случаях с *Trifidaphis phaseoli* и *Trama* spp.) в почве, где условия, в частности температурные, сглажены (Гиляров, 1949), возможно, наоборот, сохранение вида (как бесполоый вид — *agamospecies*) при ухудшении климатических условий и даже расширение

ареала вида, завоевание телитокными популяциями территорий с более жесткими климатическими условиями.

Кровяная тля *Schizoneura lanigerum* Hausm., завезенная из Северной Америки в Европу, где нет ее основного кормового растения (*Ulmus americanus*), на котором развиваются оплодотворенные яйца, представлена в новых для вида районах только партеногенетическими популяциями, круглогодично живущими на корнях яблонь. Аналогичный пример — виноградная филлоксера. Таким образом, при изменении условий на окраинах ареала и во вновь формирующихся антропогенных ареалах виды с циклическим партеногенезом могут стать облигатно телитокными. У многих облигатно партеногенетических видов сохраняются рудиментарные признаки обоеполюности, например семяприемники у телитокных видов кокцидов.

Переход от смены поколений к постоянному партеногенезу характерен и для многих ветвистоусых ракообразных; он обычно сопровождается полиплоидностью.

Таким образом, партеногенез из средства дополнительного повышения численности популяции исходно и потенциально амфимиктического вида может стать единственным способом размножения, что превращает биологический вид в агамный (McDunnough, 1931).

СЛУЧАЙНЫЙ ПАРТЕНОГЕНЕЗ И ЕГО ПЕРЕХОД В ПОСТОЯННЫЙ

Случайный партеногенез также может быть предпосылкой к формированию агамных популяций, а затем и к обособлению партеногенетических видов. Именно на границах ареала (вида или его популяции) где численность популяции вида низкая (что уменьшает вероятность оплодотворения и оставления потомства амфимиктическими видами, особенно слабоподвижными), партеногенетические формы имеют особое преимущество, так как одна единственная особь способна оставить потомство без встречи с партнером. Отличия условий существования у границ ареала вида, иной, чем на основной территории, режим среды способствуют повышению вероятности спонтанного появления партеногенетических форм, особенно если учесть, что в эксперименте именно такими факторами, как повышение или понижение температуры, достигается партеногенетическое развитие. Относительно высокий процент партеногенетических форм известен и для островов. Майр (Mayr, 1965) отмечает, что на периферии ареала вида резче и быстрее идут генетические перестройки, так как там популяции защищены от притока генов из других частей ареала. Изоляции периферийной популяции способствуют: отличие от основных популяций генной среды (возникают разные мутации); бедность генофонда, облегчающая частоту проявления редких мутаций; тот факт, что периферийные изоляты в новых для вида условиях (при любом направлении пульсаций ареала) находят новые для себя экологические ниши.

Партеногенез, обеспечивающий генетическую изоляцию потомства, быстрое размножение и быстрый отбор мутантов (независимо от доминантности признаков, в противоположность амфимиксису), способствует перестройке генофонда, характерной для периферийных изолятов. Кроме того, потомство телитокных самок в изолированных популяциях быстро вытесняет амфимиктическую форму (Stalker — цит. по: Engelmann, 1970). Это объясняется и упомянутой потенциально более высокой геометрической прогрессией размножения партеногенетических форм (при практически тех же экологических требованиях, что и у бисексуальных форм того же вида). Партеногенетические формы часто бывают полиплоидами, для которых установлено, что они растут быстрее и становятся крупнее, чем диплоиды. Такой случай разобран для триплоида мокрицы *Trichoniscus pusillus pusillus* Brandt в сравнении с диплоидом *T. p. provisorius* Rakovitz (Vandel, 1928, 1934, 1940; Frankel, 1979). Поэтому постоянная телитокция у форм с

исходным циклическим партеногенезом развивается именно у границ ареала вида в тех случаях, когда комплекс условий среды, отвечая потребностям партеногенетического поколения, не отвечает экологическим требованиям бисексуального (например, у тлей трибы *Fordina*). У *Daphnia pulex* популяции в северных озерах партеногенетичны, например в Гренландии и на Шпицбергене (Oloffson, 1918), на нашем севере (Ялынская, 1956), но изредка и в более мягких условиях (White, 1973). Партеногенетическая форма откладывает и яйца в эфиппиях, аналогичных зимующим кладкам у имеющих гамогенез популяций. Партеногенетическая форма *D. pulex* — гексаплоид ($6n = 24$) при 8 хромосомах у диплоидов (Schrader, 1926). Родственный северный вид *D. arctica* обычно партеногенетичен (самцы очень редки).

На ветвистоусых показано, что пол потомства самок зависит от состава пищи. У *Moina rectirostris* из неоплодотворенных яиц при кормлении жиром получается 30% самцов, а при обезжиренной пище — почти исключительно самки (возможна избирательная эмбриогенная смертность самцов).

У типично лимнических дафний (*D. longispina*, *D. cucullata*, *Bosmina longirostris*), обычно моноциклических, половое поколение может выпадать и эфипгий не образуется. Подо льдом зимуют немногие телитокные самки, обеспечивающие восстановление популяции весной. Аналогичным примером могут служить коловратки.

В приведенных случаях (в эволюционно-экологическом аспекте аналогичных явлениям принципа фиксации фаз в эволюционной морфологии) распространяться (или сохраняться) оказались способными те формы из цикла развития, которые в новых (или изменившихся) местообитаниях находят для себя благоприятные условия (при циклическом партеногенезе последний может исходно рассматриваться как приспособление амфимиктического вида к повышению числа особей в благоприятный отрезок сезона — Гиляров, 1945).

Среди наземных животных партеногенез особенно часто встречается у медленно передвигающихся (особенно связанных с почвой) беспозвоночных. При этом прослеживается приуроченность партеногенетических особей в пределах популяций к местностям у периферии ареала вида, а партеногенетических видов — у границ ареала рода.

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ПАРТЕНОГЕНЕЗ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Представление о географическом партеногенезе было выдвинуто Ванделем (Vandel, 1928, 1934). На примере мокриц *Trichoniscus elisabethae* Herold (= *T. pusillus* Brandt) Вандель показал, что этот вид как раздельнополая форма встречается лишь в горах юга Франции. В Прибалтике, южной Швеции и Финляндии он представлен только партеногенетическим триплоидом (см. выше); партеногенетичен он и в равнинной Франции, в менее благоприятных для него условиях (Vandel, 1940)³. Интересно отметить, что триплоид этого вида (*T. pusillus pusillus*) иногда дает самцов, которые могут спариваться с самками исходной диплоидной формы, но не способны к их оплодотворению. Тенденция к выработке телитокки отмечена и для *Ligidium hypnorum* (во Франции до 30% самцов, а в средней Европе только самки) (Vandel, 1928).

Много известно и о партеногенезе диплопод. Кистехвост *Polyxenus lagurus* L. на острове Силт в Северном море амфимиктичен (Schizmann und Schaller, 1954), на юге Франции 33% самцов, в Дании 9%, в южной Швеции 4%, а в Финляндии встречаются только партеногенетические особи. На юге Швеции сосуществуют амфимиктические и телитокные популяции (Vandel, 1928; Palmйн, 1949; Enghoff, 1976). *Gervaisia costata* Wage —

³ Для случаев исчезновения (или крайней редкости) самцов ранее был предложен термин «спанандрия», не получивший распространения (Vandel, 1928).

вид на Балканах амфимиктический, а в Средней и Восточной Европе — партеногенетический. *Proteroiulus fuscus* am Stein в средней Европе амфимиктичен, в Исландии — партеногенетичен; в Англии самцы редки (1 : 1000 [Rantala, 1970]), в Финляндии тоже, причем там у самцов нет сперматозоидов (Palmiñ, 1949), а у самок экспериментально доказан партеногенез (Rantala, 1974). У *Nemasoma (Isobates) varicorne* (C. L. Koch) на Балканах, северо-западе ФРГ, в северной Италии, Румынии, Польше, Литве встречаются оба пола и партеногенез не отмечен, а в северной Дании и южной Финляндии найдены только самки (Palmiñ, 1949; Brooks, 1974). Есть предположение (Enghoff, 1976), что этот вид отделился от *N. caucasicum* в районе Кавказа в период плейстоценового оледенения. У *Archiboreoiulus pallidus* Br.-B. на юге Швеции встречаются самцы, а на юге Финляндии вид только партеногенетичен.

Изучен партеногенез и у хилопод. На европейском континенте и в Исландии *Lamyctes fulvicornis* Mein. только партеногенетичен, а на Канарских и Азорских островах встречены амфимиктические популяции (Залеская, 1978). *Geophilus proximus* C. L. Koch у нас в стране — вид с редкими самцами (Sograff, 1882), а в Финляндии он представлен только самками (Palmen, 1949). *Pachymerium ferrugineum* (C. L. Koch) на севере ареала имеет телитокных самок (Palmen and Rantala, 1954).

Зарегистрирована телитокция у хелицеровых. Южноамериканские скорпионы *Tityus serrulatus* Lutz et Mello облигатно телитокны, а другие виды этого рода на этом континенте раздельнополы. Среди клещей есть виды, для которых отмечена телитокция, например некоторые виды орибатид родов *Platynothrus* и *Thrypochthonius*, а среди хейлетид *Cheiletus eruditus* только партеногенетичен, но географические закономерности партеногенеза хелицеровых не изучены.

Из типично связанных с почвой древнейших шестиногих спорадическое партеногенетическое размножение известно для ряда коллембол (Agunkumar, 1978), но географические его закономерности, как и для клещей, не выяснены.

Закономерная приуроченность телитокных форм к периферии ареала вида хорошо известна для многих высших насекомых; она обычна для форм с редукцией крыльев и утратой способности к активному расселению. Таракан *Pycnoscelus surinamensis* амфимиктичен только в Индо-Малайской области, а в других частях ареала — партеногенетичен (Matthey, 1945). Известен партеногенез у богомолов *Miomantis savignyi* (Adair) в Европе и *Brunneria borealis* Scudd. в Северной Америке.

У бескрылых палочников распространена телитокция, сопровождаемая полиплоидией. Так, партеногенетичен вид *Carausius theiseni* (42 хромосомы), хотя имеющий столько же хромосом *C. juvenilis* амфимиктичен. Вид *C. morosus* в лабораториях размножается партеногенетически (самцы появляются в одном случае из 1000). *Clonopsis gallica* в Алжире — обоеполый вид (50% самцов), а во Франции встречаются только самки. *Phasma rossica* на Балканах амфимиктичен, а при воспитании в лабораториях в средней Европе партеногенетичен. *Vacillus rossii* в Алжире амфимиктичен, в Италии самцов мало, но они активны, а на юге Франции вид только партеногенетичен (White, 1973).

У сверчка *Myrmecophila acervorum*, партеногенетичного на севере ареала, южнее встречаются и самцы — в Италии 20%, а в Алжире более 50%.

Среди кузнечиков хорошо изучен партеногенетический бескрылый род *Saga*. В Африке представлены этого и близких к нему родов обоеполы и диплоидны ($2n=31$ или 33). Распространенный в Европе вид *Saga pedo* (от юга Испании до южных отрогов Урала) — партеногенетический тетраплоид ($2n=68$) (Matthey, 1946). Хорошо прослежен партеногенез у кузнечика *Poecilimon intermedius* Fieb.: под Курском обитает форма с равным числом самцов и самок; в Горьковской области на правом берегу Волги сам-

цы редки, на левом — отсутствуют, в Новосибирске встречается только партеногенетическая форма (Лукина, 1978).

Среди саранчовых хорошо изучен австралийский партеногенетический вид *Warramaba (Moraba) virgo*, происходящий от двух бисексуальных форм, характеризующийся премейотическим удвоением числа хромосом в ооците (от $2n=15$ до $2n=30$) и выходящий за пределы местообитаний и ареала амфимиктических видов рода (White, 1980). У границ ареала вида отмечена телитокция и у пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* (Hamilton, 1955).

Бескрылая эмбия *Haploembia solieri* Ramb. обоепола на Апеннинском полуострове и на юге Крыма, но партеногенетична на Сардинии, на Корсике и на Канарских островах (Stefani, 1954, 1955).

Одна из наиболее изученных групп партеногенетических жуков — долгоносики рода *Otiorrhynchus* (см. обзоры: (Suomalainen, 1947, 1950, 1953, 1969). Именно на видах этого рода впервые был описан постоянный партеногенез для *O. turca* Boh. (Силантьев, 1905) и для *O. ligustici* L. (Васильев, 1909). Ареалы этих партеногенетических видов на юге смыкаются с ареалами исходных обоеполюх форм (у *O. turca* партеногенез описан на северном Кавказе, а самцы встречаются в Малой Азии, у *O. ligustici* партеногенез отмечен у нас в лесостепной и степной зонах, а обоеполая форма распространена на Кавказе и на Балканах (Szykessy, 1936; Арнольди, 1952). У вида *O. dubius* Strom в горах Средней Европы известны обоеполые популяции, а на севере СССР, в Фенноскандии, Гренландии — партеногенетические. Вид *O. singularis* в Пиренеях двуполой, а в остальной Европе — партеногенетичный. Широко распространенный в лесостепной и лесной зонах *O. tristis* Scop., партеногенетичен в северных частях ареала, к югу нарастает участие в популяции самцов (Szekessy, 1936). *O. salicis* Sturm в Альпах амфимиктичен, а в Фенноскандии, в Судетах и Карпатах — партеногенетичен. *O. prolixus* двупол в ЧССР, но партеногенетичен на Балканах (Obenberger, 1952). Сравнительное распространение в Восточных Альпах и морфологические особенности долгоносиков-скосарей Холдхауз и Линдрот (Holdhaus und Lindroth, 1939) установили, что обоеполюй вид *O. squamosus* Myll, отвечает партеногенетическому виду *O. salicis*, а *O. brucei* Germ. — *O. dubius*.

По мнению Суомалайна (Suomalainen, 1953), долгоносики этого рода пережили оледенение в горах Центральной Европы, откуда после отступления ледника расселились за счет именно партеногенетических популяций. Он подсчитал, что из изученных видов этих телитокных долгоносиков два диплоида, около 30 триплоидов, 14 тетраплоидов, шесть пентаплоидов, два гексаплоида. Партеногенетические полиплоиды захватывают значительно большие ареалы, чем их амфимиктические родичи.

Партеногенез известен и у других бескрылых долгоносиков (роды *Barynotus*, *Phyllobius* и др.), а также у листогрызов (*Adoxus obscurus* в Северной Америке — амфимиктичный диплоид, в Европе — партеногенетический триплоид) и в других семействах жуков (стафилиниды, птиниды, короеды и др.) и связан с бескрылостью и утратой способности к полету.

Сходные географические закономерности отмечены и для многих чешуекрылых, в частности для чехлоносок (Psychidae). Особенно хорошо исследована *Solenobia triquetrella* F.R. Бисексуальная форма встречается в горах Швейцарии и близ Нюрнберга, диплоидный партеногенетик — в узкой зоне вокруг ареала бисексуальной формы, а тетраплоид — в равнинной Европе к северу до Дании включительно (Seiler, 1961). Известно, что и чехлоноска *Apterona helix*, амфимиктическая в Средиземноморье, стала в южной и средней Европе партеногенетическим диплоидом.

Подобных примеров современная энтомология знает много: обзор групп, для которых известна телитокция, дан Энгхоффом (Enghoff, 1976). Можно согласиться с Суома-

лайненом (Suomalainen, 1950), что факультативный партеногенез предшествует постоянному. В пользу такого предположения говорят следующие факты. Постоянный партеногенез возникает за пределами ареала бисексуальной формы, у которой может возникнуть факультативный партеногенез. Примером могут служить долгоносик *O. ligustici* и указанные выше виды диплопод, у которых процент самцов к северу от ареала амфимиктической формы падает и на обширной периферии ареала вида наблюдается только партеногенез. И действие таких факторов, как изменение температурного режима, прослеживаемое в пределах ареала, может вызывать исходно случайный партеногенез. Келлар (Cuellar, 1974) подчеркивает, что возникновению партеногенеза на периферии ареала способствуют: 1) уменьшение возможности гибридизации партеногенетиков с амфимиктическими самцами; 2) отсутствие конкуренции (т.е. свободные экологические ниши — М.Г.); 3) различия местообитаний партеногенетических и амфимиктических форм. В частности, имеют значение для закрепления партеногенетиков нарушенные местообитания, ценозы на первых этапах сукцессии (например, гари для *Warramaba virgo*, берега рек для ящерицы *Cnemidophorus tigris* в Южной Америке [White, 1980] и т.д.).

Свободными территориями для заселения были территории, освобожденные после вюрмского оледенения вокруг рефугиумов (Suomalainen, 1950; Seiler, 1961).

Многие исследователи часто подчеркивают высокую гетерозиготность партеногенетических форм и широко известную большую устойчивость самок по сравнению с самцами к неблагоприятным условиям. И очень важна при заселении новых условий большая приспособляемость партеногенетических популяций. В определенных условиях преимущества партеногенеза в сравнении с амфимиксией особенно хорошо проявляются на таких мало подвижных гермафродитах, как дождевые черви (Lumbricidae). У многих видов амфимиктические популяции встречаются в центре ареала, а на периферии (иногда огромной, включая космополитное распространение) — партеногенетические, часто полиплоидные. Например, повсеместно распространены партеногенетические формы *Nicodrilus roseus* (Sav.) (полиплоиды), но в Италии встречаются формы с четным числом хромосом (*N. roseus dendrobaenoides* Omodeo), размножающиеся амфимиктически (Andre, 1963). В Исландии (Lindroth, 1973) обнаружены партеногенетические формы *N. caliginosus* (Sav.) — вида в Европе амфигонического.

Для ряда видов дождевых червей известен облигатный партеногенез: *N. caliginosus trapezoides* (Sav.), *Eiseniella tetraedra* (Sav.). *Bimastos* spp. И, наоборот, для типично амфимиктических видов (например, *Lumbricus castaneus* Sav.) известны случаи получения фертильных неоплодотворенных коконов (Evans, 1947). Наблюдался партеногенез и у *Eisenia foetida* Sav. (Gavrillov, 1939) — вида в норме амфимиктического (Jaenike J. and Selander, 1979). Как правило, у партеногенетических форм Lumbricidae часто наблюдается нечетная полиплоидия (Andre, 1963). Распространен партеногенез и у мелких почвенных червей энхитреид.

Сходная географическая закономерность ареалов партеногенетических форм прослеживается и на обитателях мелких стоячих водоемов. Так, среди листоногих ракообразных щитки представлены в Африке амфимиктическими видами и популяциями; у *Lepidurus apus* L. во Франции близ Руана самцов почти столько же, сколько и самок, близ Тулузы — в 2–3 раза меньше, в Швеции встречены только самки, а в СССР — единичные самцы (Brauer, 1877). Циркумполярный вид *L. arcticus* Pallas партеногенетичен. У *Artemia salina* партеногенетическая полиплоидная форма известна не в северной части ареала, а на юго-востоке в Палестине (Haas and Goldschmidt, 1946). Это показывает, что снижение <уровня> теплового режима не обязательно играет роль в распространении партеногенетических клонов. Например, для таких насекомых, как

Reuterella helvimaculatus End. и *Cerobasis guestifalicus* K., отмечена инверсия географического партеногенеза — партеногенетические формы распространены в Европе южнее, чем амфимиктические.

ПАРТЕНОГЕНЕЗ И СМЕНА СРЕД ОБИТАНИЯ

Не только распространение за пределы ареала, но и смена сред обитания способствуют проявлению партеногенеза. Именно партеногенетические формы, быстрее размножающиеся и наследственно идентичные материнским особям, имеют преимущества перед амфимиктическими при заселении новых сред в пределах ареала вида.

В ряде групп хорошо прослеживается преобладание партеногенетических форм в таксонах, завоевавших новую среду. Так, среди *Gastrotricha* все *Macrodasoidea*, размножающиеся половым путем, гермафродиты. У *Chaetonotoidea*, в основном пресноводных, мужские гонады не развиваются и популяции представлены партеногенетическими особями (Pilato, 1979). Характерна телитокия и для наземных *Chaetonotus murrayi*, обитающих во влажной почве и во мху по берегам водоемов (White, 1973).

Очень показательны коловратки. У морских *Seisonidea* нет партеногенеза, самцы хорошо развиты. У пресноводных *Monogodonta* наблюдается либо циклический партеногенез, причем самцы карликовые и упрощенные, либо полная телитокия. А в отряде неводных *Bdelloidea*, населяющих почву, лесной опад, подушки мхов и сходные места обитания, все представители партеногенетичны.

Тихоходки (*Tardigrada*) исходно раздельнополы (у четырех видов отмечен гермафродитизм — Bertolani, 1978). Но среди исследованных наземных видов и даже родов самцы либо не известны, либо крайне редки. Наиболее детально изученные (Bertolani, 1972; Мауг, 1972) виды показали распространение у них партеногенеза с различной плоидностью хромосомного аппарата (2n, 3n, 4n).

У некоторых исходно размножающихся обычным половым путем видов прослежен переход к партеногенезу тех популяций, которые завоевывают новую среду. Так, обладающий слабой способностью к расселению, не имеющий плавающей личинки исходно морской солоноватоводный переднежаберный моллюск *Paludestrina jenkinsi* проник в Англии в пресные воды, где представлен партеногенетическим тетраплоидом [Robson, 1923; Purchon, 1968]. Аналогичный пример: поденки *Ephemerella funeralis* M.D. — мелкий вид с двухлетней генерацией, т.е. менее эффективно расселяющийся, чем другие виды этого рода с однолетним циклом развития. В верховьях Белых гор распространены самцы и самки, ниже по течению количество самцов уменьшается (12% популяции), самки откладывают развивающиеся без оплодотворения яйца (даже яйца, извлеченные из субимаго, способны к развитию) (Fiance, 1979). А в озере Онтарио встречаются только самки (McDunnough, 1931). Это показывает, что вид, связанный с текущей водой горных потоков, завоевал новую среду (стоячие воды), в которой обосновались партеногенетические популяции.

ПАРТЕНОГЕНЕЗ И ЗАСЕЛЕНИЕ ОСТРОВОВ

При попадании на удаленные от ареала вида, не заселенные данным видом острова, партеногенетические формы имеют больше шансов их освоить и оставить потомство, чем бисексуальные и даже гермафродитные. Интересный пример: заселение острова Суртсей близ Исландии, на котором органический мир был уничтожен извержением вулкана в 1963 г. Исследование <...> заселения этого острова показало (Lindroth, 1973), что среди вновь осваивающих остров видов много партеногенетических: многоножки *Lamyctes fulvicornis* Mein. и *Proteroiulus fuscus* am Stein, жуки *Amischa analis* Gr.,

Tropidophorus obtusus Bonds., *Ceuthorrhynchus insularis* (Dieckm.), *Barinotus squamosus* Germ., *Strophosomus melanogramus* Fst., *Sciaphilus asperatus* Bonds., *Otiorrhynchus rugifrons* Gyll., *O. dubius* Ström, *Maltodes pumilis* Вгйб. Большинство этих форм полиплоидные и многие из жуков бескрылы. Они партеногенетичны и в Исландии, куда проникли также в результате пассивного (антропохорного или гидрохорного) заноса.

ЭКОЛОГО-ЭВОЛЮЦИОННАЯ РОЛЬ ПАРТЕНОГЕНЕЗА

В последнее время часто подчеркивается связь между насыщенностью ценоза видами и частотой партеногенеза. В крупных масштабах это иллюстрируется более редкими случаями партеногенеза в тропических лесах, чем в умеренных широтах. Было рассчитано, что мутанты быстрее закрепляются в агамных популяциях, чем в амфимиктических, и что половое размножение ускоряет выработку адаптаций, эволюцию только при крупных популяциях (Kimura, Ohta, 1971, Templeton, 1978).

Среди насекомых, связанных с тонкодисперсной средой, большинство хорошо летает, а малоподвижные виды привязаны к конкретным узким биотопам и местообитаниям. Особенно подчеркивается приуроченность апомиктов к ранним стадиям сукцессии, когда бывает еще мало конкурирующих и взаимосвязанных видов (Vepsäläinen, Jarvinen, 1979).

Возникновение партеногенетических форм расценивается разными авторами по-разному. Исследователи беспозвоночных (Vandel, 1928; Suomalainen, 1950) считали случайный партеногенез предпосылкой к выработке постоянного (выше показано, что и циклический партеногенез может быть такой предпосылкой). Известно, что во многих популяциях в зоне между ареалом бисексуальной и агамной форм в потомстве апомиктических форм появляются и оба пола (как и при циклическом партеногенезе), например у мокриц и у большинства чешуекрылых (Vandel, 1934).

Установлено, что партеногенетические триплоиды (и вообще нечетноплоиды) возникают в результате гибридизации партеногенетического диплоида (самки) с самцом амфимиктического диплоида (Астауров, 1969; Даревский, 1974, и др.). Некоторые авторы (Wright, Lowe, 1968; Cole, 1978) считают основным путем происхождения партеногенетических форм межвидовую гибридизацию, с чем нельзя согласиться, хотя этот путь известен и возможен.

Партеногенез обычно рассматривают как тупик эволюции (Maug, 1972). Правильнее расценивать его как стратегический шаг в эволюции видов, обеспечивающий завоевание новых сред и расширение ареалов, но в принципе не исключающий возможность возвращения к половому размножению и даже так называемому сетчатому видообразованию (Боркин и Даревский, 1980) на основе четной полиплоидии.

Представление о виде применительно к партеногенетическим видам недостаточно четко. В тех случаях, когда, например, выделившийся триплоид описывается как отдельный вид, реципрокное скрещивание с самцом исходного диплоида, ведущее к формированию нового бисексуального вида, рассматривается как аллоплоидия (Даревский, 1974). Но в сущности нет грани между партеногенетическим видом и партеногенетической формой в пределах вида (как их рассматривают обычно энтомологи).

Полиплоидизация и дальнейшее видообразование на этой основе позволяет считать партеногенетическое размножение, временно (в масштабах эволюционного процесса) стабилизирующее генотип и фенотип, одним из путей дальнейшего дифференцирования и дивергенции форм, вторично становящихся бисексуальными.

Партеногенез чрезвычайно распространен в животном мире и легко провоцируется воздействиями среды. Он широко известен для амфибий и рептилий (Даревский, 1974; Cole, 1978), а также (как аррентокия) у птиц.

Изменения условий среды, провоцирующие факультативный партеногенез в природе (температура, соленость, pH и т.п.), приводят к реализации потенции яйцеклетки к развитию без оплодотворения. Под защитой таких повторяющихся индуцированных средой проявлений способности к партеногенезу закрепляются стойкие мутации, определяющие ход онтогенеза, ведущий к постоянной телитокмии. Она бывает особенно выражена в новых частях ареала, в новых средах и может быть названа географическим (Vandel, 1928), или экологическим, партеногенезом (как в случае перехода тихоходок от жизни в воде к жизни в почве). Часто постоянная телитокмия бывает следствием оплодотворения факультативно партеногенетической диплоидной самки самцом бисексуальной диплоидной формы, в результате чего образуются постоянно партеногенетические триплоиды и в дальнейшем другие полиплоиды.

Как видно из приведенных выше фактов, связь телитокмии с ослабленной способностью к активному расселению (короткокрылость и бескрылость многих партеногенетических насекомых), со способностью к анабиозу и другими экологически важными особенностями вызывает необходимость широкого изучения партеногенеза не только в цитологическом, но и в эколого-географическом аспекте.

ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди Л.В., 1952. В кн.: V чтения памяти Н.А. Холодковского. Л., с. 3.
- Астауров Б.Л., 1940. Искусственный партеногенез у тутового шелкопряда. М–Л. Изд АН СССР, 240 с.
- Астауров Б.Л., 1956. Бюл. МОИП, сер. биол., 61, 2, с. 45.
- Астауров Б.Л., 1969. Генетика, 5, 7, с. 129.
- Боркин Л.Я., Даревский И.С., 1980. Ж. общ. биол., 41, 4, с. 481.
- Васецкий С.Г., 1977. В кн.: Современные проблемы оогенеза. М.: Наука, с. 145.
- Васильев И.В., 1909. Тр. бюро по энтомол., СПб., 8, 2, с. 35.
- Гиляров М.С., 1945. Ж. общ. биол., 6, 1, с. 26.
- Гиляров М.С., 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.: Изд. АН СССР, 279 с.
- Даревский И.С., 1974. Тр. зоол. ин-та АН СССР, 53, с. 335.
- Залеская Н.М., 1978. Определитель многоножек-костянок СССР. М.: Наука.
- Иванова-Казас О.М., 1977. Бесполое размножение животных. Изд. ЛГУ, 240 с.
- Лукина Л.А., 1978. В сб.: Апомиксис у растений и животных. Новосибирск: Наука, с. 169.
- Мордвилко А.К., 1929. В кн.: Н. А. Холодковский. Курс энтомологии. Т. 2. М.–Л., с. 132.
- Мордвилко А.К., 1929. Тр. бюро по прикл. энтомол. гос. ин-та опытно-агрон. Т. 14. Л., 1, с. 100.
- Мэйнард Смит Дж., 1981. Эволюция полового размножения. М.: Мир, 269 с.
- Полянский Ю.И., 1972. В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л.: Наука, с. 286.
- Полянский Ю.И., 1976. В кн.: Протозоология. Т. 1. Л., с. 5.
- Силантьев А., 1905. Изв. Мин. землед. и гос. имений за 1905 г., СПб., с. 13.
- Терская Е.Р., Струнников В.А., 1975. Генетика, 11, 3, с. 54.
- Яльнская Н.С., 1956. Науч.-техн. бюл. гос. НИИ озерного и рыбн. хоз-ва, 34, с. 71.
- Andre F., 1963. Bull. biol. France et Belgique, 97, 1, p. 3.
- Arunkumar, 1978. In: Soil biology of India. Eds C.A. Edwards, G.K. Veeresh, Bangalore, p. 156.
- Bataillon E., 1913. Compt. rend. Acad. sci. D, 156, p. 612.
- Bertolani R., 1972. Boll. zool., 39, 4, p. 577.
- Bertolani R., 1978. Boll. zool., 45, suppl. 8, p. 1.
- Brauer Fr., 1877. Sitzungsber. Oster. Ak. Wiss. Math.-natur. Kl. Abt. I, 75, S. 1.
- Brooks Ch.H., 1974. Sympos. Zool. Soc. London, 32, p. 485.
- Cole Ch.J., 1978. Natural History, 87, 1, p. 56.
- Crow J.F., Kimura M., 1965. Amer. Naturalist, 99, p. 439.
- Cuellar O., 1974. Amer. Naturalist, 108, p. 625.

- Cuellar O., 1977. *Science*, 197, p. 837.
- Engelmann F., 1970. *Insect reproduction*. Oxford: Pergamon Press, p. 307.
- Enghoff H., 1976. *Vid. medd. Dansk naturhistor. foren. København*, 139, p. 21.
- Enghoff H., 1976. *Entomol. medd.*, 44, p. 31.
- Evans A.C., 1947. *Ann. and Mag. Natur. History*, 14, p. 654.
- Fiance S.B., 1979. *Oikos*, 31, p. 332.
- Frankel B., 1979. *Pedobiologia*, 19, S. 293.
- Gavrilov A., 1939. *Acta zool.*, 20, p. 439.
- Ghilarov M.S., 1969. *Z. zool. Systematik und Evolutionsforsch.*, 7, 1, S. 1.
- Haas G., Goldschmidt E., 1946. *Nature*, 153, p. 385.
- Hamilton J.C., 1955. *Proc. Roy. Entomol. Soc. London A*, 30, p. 103.
- Holdhaus K., Lindroth C., 1939. *Ann. naturhistor. Museums Wien*, 50, S. 123.
- Jaenike J., Selander R.K., 1979. *Amer. Zool.*, 19, p. 729.
- Kimura AI, Ohta T., 1971. *Theoretical aspects of population genetics*. V. 5. Princeton Univ. Press, p. 256.
- Kurup N.C., Prabhoo N.R., 1977. *Current Sci.*, 46, 5, p. 168.
- Lieder U., 1964. *Z. Fischerei*, 12, S. 247.
- Lindroth C.H. et al., 1973. *Entomol. scand., suppl.* 5, p. 280.
- Matthey R., 1945. *Rev. Suisse zool.*, 25, suppl. 1, p. 1.
- Matthey R., 1946. *Experientia*, 2, p. 260.
- Main E., 1965. In: *Ideas in modern biology*. Ed. J.A. Moor. Proc. XVI Intl. Congr. Zool. V. 6. N.Y., p. 313.
- Mayr E., 1972. *Populations, species and evolution*. Cambridge (Mass): Harvard Univ. Press, p. 432.
- McDunnough J., 1931. *Canad. Entomol.*, 63, 1, p. 30.
- Obenberger J., 1952. *Entomologie*. T. 1. Praha, 869 s.
- Oloffson O., 1918. *Zool. bidrag*, Uppsala, 6, p. 183.
- Palmen E., 1946. *Ann. zool. Soc. «Vanamo»*, 11, p. 1.
- Palmen E., 1949. *Ann. zool. Soc. «Vanamo»*, 13, 6, p. 1.
- Palmen E., Rantala M., 1954. *Ann. zool. Soc. «Vanamo»*, 16, 3, p. 1.
- Pilato G., 1979. *Boll. zool.*, 46, 4, p. 319.
- Purchon R.D., 1968. *The biology of the Mollusca*. Oxford: Pergamon Press, 560 p.
- Rantala M., 1970. *Bull. Museum nat. histoire natur., Paris*, 41, suppl. 2, p. 122.
- Rantala M., 1974. *Sympos. Zool. Soc. London*, 32, p. 463.
- Robson G.C., 1923. *Brit. J. Exptl Biol.*, 1, p. 61.
- Schomann K., Schaller F., 1954. *Verhandl. dtsch. zool. Ges. Tubingen*, S. 342.
- Schrader F., 1926. *Z. induct. Abstammungs- und Vererbungsichre*, 40, S. 1.
- Seiler J., 1961. *Z. induct. Abstammungs- und Vererbungsichre*, 92, S. 261.
- Sograff N., 1882. *Zool. Anz.*, 5, S. 582.
- Stefani R., 1954. *Boll. zool.*, 21, 2, p. 121.
- Stefani R., 1955. *Boll. Soc. entomol. ital.*, 85, 7/8, p. 110.
- Suomalainen E., 1947. *Hereditas*, 33, p. 425.
- Suomalainen E., 1950. *Advances Genet.*, 3, p. 193.
- Suomalainen E., 1953. *Zool. Anz.*, 17, Suppl., S. 280.
- Suomalainen E., 1969. *Evolut. Biol.*, 3, p. 261.
- Szekessy W., 1936. *Biol., Gen.*, 12, S. 577.
- Templeton A.R., 1977. *Amer. Naturalist*, 111, p. 951.
- Templeton A.R., Rothman E.D., 1978. In: *Foundations and applications of decision theory*. V.2, p. 131.
- Tichomiroff A.A., 1886. *Arch. Anat. und Physiol., Physiol. Abt., Suppl. B*, S. 35.
- Tomlison J., 1966. *J. Theor. Biol.*, 11, p. 54.
- Vandel A., 1928. *Bull. biol. France et Belgique*, 62, p. 164.
- Vandel A., 1934. *Bull. biol. France et Belgique*, 68, p. 419.
- Vandel A., 1940. *Bull. biol. France et Belgique*, 74, p. 94.

Vepsalainen K., Jarvinen O., 1979. *Amer. Zool.*, 19, p. 739.

White M.J.D., 1973. *Animal cytology and evolution*. Cambridge Univ. Press, p. 961.

White M.J.D., 1980. In: *Animal genetics and evolution*. Eds N.N. Vorontsov and J.M. van Brink. Hague: Junk Publ. Co., p. 379.

Wright J.W., Lowe C.H., 1968. *Copeia*, 1, p. 128.

ЭВОЛЮЦИЯ НАСЕКОМЫХ ПРИ ПЕРЕХОДЕ К ПАССИВНОМУ РАССЕЛЕНИЮ И ПРИНЦИП ОБРАТНОЙ СВЯЗИ В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ*

Историческое развитие организмов характеризуется в каждом конкретном случае определенными направлением и скоростью, т.е. представляет векторную величину. Одно из следствий направленности эволюционного процесса — эмпирически установленное на палеонтологическом материале обобщение о необратимости эволюции («закон Долло»).

Закономерности направления филогенетического развития, определяемые отношениями организмов со всеми факторами среды, можно выяснить при изучении конвергенции, значение которых для понимания закономерностей эволюции до последнего времени недооценивалось. После Дарвина внимание эволюционистов было приковано к вопросам филогенетических связей, генеалогии организмов, а конвергенции рассматривались как примеры поверхностного сходства, не имеющего значения для понимания исторического развития организмов (Гиляров, 1960, 1964).

Длительное время не находил правильного решения и вопрос о направленности филогенеза. Либо направленность эволюции считали проявлением имманентной способности организмов к развитию, либо же любые представления об ортогенезе трактовались как идеалистические. На некоторых примерах анализа конвергентных изменений хода онтогенеза я постараюсь осветить причины определенной направленности хода эволюции у насекомых.

РОЛЬ ФУНКЦИИ РАССЕЛЕНИЯ В ЖИЗНИ ВИДА И ТИПЫ РАССЕЛЕНИЯ

Все виды существуют в биоценозах, а деятельность каждого биоценоза, слагающаяся из совокупной активности входящих в него популяций взаимосвязанных видов, приводит к изменениям среды, к перестройке биогеоценоза. Изменения как соотношений отдельных видов, так и неорганических компонентов биогеоценозов приводят к тому, что для популяции каждого конкретного вида в данном конкретном местообитании условия существования становятся неблагоприятными. Это приводит к одному из перечисленных ниже последствий для популяции вида: 1. Вид приспосабливается к изменяющимся условиям. В этом случае меняется генетическая структура популяции, вырабатывается новый комплекс приспособлений. Так бывает, когда изменения среды не превышают возможностей приспособления к ним вида в рамках нормы реакции хотя бы части популяции. 2. Особи вида, составляющие популяцию, входящую в изменяющийся биоценоз, не могут приспособиться к происходящим изменениям среды. В этом случае популяция либо погибает, и ее представители не участвуют в дальнейшей эволюции вида, либо часть ее компонентов должна расселиться, попасть в новые, но отвечающие требованиям вида местообитания. Поэтому расселение, как и размножение является важнейшей функцией жизни вида. Под расселением (*dispersal, Ausbreitung*) я понимаю передвижение особи через те участки ареала, на которых невозможно дальнейшее существование данного вида, в места, где оно возможно (Гиляров, 1945).

Значение расселения тем больше, чем выше специализация животного в отношении тех или иных факторов среды, в частности, пищи. Поскольку условия, в которых может существовать вид, в пределах ареала (и популяции и вида) распространены неравномерно, расселение имеет кардинальное значение для сохранения вида.

* Гиляров М. С. Зоологический журнал, 1966. Т. XLV, В. 1.

Расселение бывает активным и пассивным. Оба способа иногда сочетаются, но можно наметить общие принципы преимущественного приспособления организма к каждому из них. При активном расселении организм собственными движениями преодолевает пространства, в которых нет условий для дальнейшего существования вида, находя места, благоприятные для дальнейшего существования. Вероятность попадания расселяющейся особи в места, где возможно дальнейшее существование вида, тем выше, чем совершеннее органы движения, органы чувств, способность выделять энергию и т.д. Активное расселение всегда связано с прогрессивным развитием локомоторных органов, коррелятивным развитием органов чувств и центральной нервной системы, обеспечивающих ориентировку в пространстве и координацию движений, а также систем органов, обеспечивающих выделение большого количества энергии. Следовательно, активное расселение связано с далеко идущей дифференцировкой и разделением функций. Поэтому активное расселение осуществляется у животных тогда, когда закончена дифференцировка соматических органов, т.е., как правило, дефинитивной стадией. Это не означает, что в расселительный период должно закончиться и созревание половых продуктов — расселение и размножение могут быть очень тесно сближены в онтогенезе, но не обязательно совпадать: функция расселения в онтогенезе всегда осуществляется хотя бы несколько ранее, чем размножение. Активное расселение характерно для нектонных рыб, для головоногих моллюсков, для наземных позвоночных, для крылатых насекомых, т.е. для «прогрессивных» групп животных.

Иные закономерности пассивного расселения. При пассивном расселении перемещение через участки земной поверхности, где существование данного вида невозможно, осуществляется не собственными усилиями расселяющейся особи, а, либо силами неживой природы (ветер, течение воды), либо путем переноса другими активно двигающимися организмами (форезия). При пассивном расселении вероятность попадания расселяющейся особи в условия, благоприятные для дальнейшего развития особи или ее потомства, подчиняется закономерностям случайного распределения.

Поэтому для организмов, расселяющихся пассивно, выгодно, чтобы количество расселяющихся особей было максимальным, а масса каждой расселяющейся особи — минимальной (что облегчает ее перенос). Поэтому, как правило, пассивное расселение осуществляется ранними, еще мало дифференцированными стадиями онтогенеза. При пассивном расселении для организма важно повышение плодовитости. Поэтому у пассивно расселяющихся форм наблюдается повышение половой продуктивности, связанное с прогрессивным развитием половой системы и обычно сопровождаемое более или менее значительной редуцией локомоторных органов и связанных с ними систем.

Таким образом, для пассивно расселяющихся форм характерны черты регресса, дегенерации взрослой стадии. Так, черты регресса характерны для таких пассивно расселяющихся животных, как сидячие и малоподвижные бентические морские животные, имеющие планктонных личинок, для эндопаразитов, расселение которых осуществляется ранними стадиями онтогенеза и т.п.

РАССЕЛЕНИЕ У НАСЕКОМЫХ

В пределах класса насекомых встречаются оба типа расселения, но основным способом расселения, определившим все направление эволюции крылатых насекомых (Pterygota), является активное расселение путем полета. Весь облик имагинальной стадии Pterygota — облик активно расселяющейся стадии (Гиляров, 1945, 1949).

Чем уже экологический стандарт вида, чем жестче требования к условиям существования, в частности, чем выше пищевая специализация, тем большее значение для существования вида имеет функция расселения. Для насекомых характерно разделение веду-

щих функций видовой жизни в онтогенезе. Наиболее типично следующее чередование функций:

- яйцо — формообразование;
- личинка — питание, рост (увеличение массы);
- имаго — расселение и размножение.

Такое разделение функций привело к различиям организации ранних этапов постэмбрионального развития (личинка) и взрослой стадии (имаго). Развитие личинки в субстрате, служащем пищей, исключает необходимость в миграциях для поисков пищи, приводит к особенно резким различиям в строении личинки и имаго, требующим коренной перестройки организации (стадии куколки) у насекомых с полным превращением (Snodgrass, 1944).

В этом случае имеет место следующая смена ведущих функций в онтогенезе, характерная для Holometabola:

- яйцо — первичное формообразование;
- личинка — питание, рост (увеличение массы);
- куколка — вторичное формообразование (дефинитивное);
- имаго — расселение и размножение.

Именно в тех случаях, когда имагинальная стадия специализируется в направлении приспособления к активному расселению, у насекомых и с полным и с неполным превращением особенно велики различия между взрослой и ранними стадиями. В тех случаях, когда условия питания личинок и имаго однотипны, обитание всех постэмбриональных стадий протекает в сходных условиях, и имаго осуществляет расселение не в большей степени, чем личинки, развитие Hemimetabola (s.l.) приближается к прямому, свойственному первичнобескрылым (Apterygota). Таковы гриллоблаттиды (Grylloblattoidea), бескрылые самки таракановых, эмбий, бескрылых наземных веснянок рода *Megandipera* (рис. 1), таковы эктопаразиты высших позвоночных, например, Anoplura и Mallophaga.

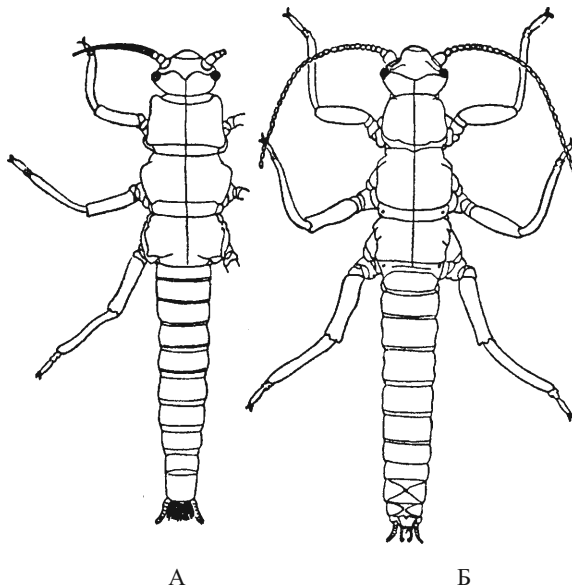


Рис. 1. Наземная веснянка *Megandipera*. А — личинка (нимфа), Б — имаго (по Illies, 1960).

Утрата имагинальной стадией функции активного расселения, отличного от активного расселения личинок, при общем сходстве образа жизни всех подвижных постэмбриональных стадий, приводит у самок и *Holometabola* к сходству с личинками (например, у *Lampruidae* и *Drilidae* из жесткокрылых).

То, что именно расселительная функция обуславливает происхождение прогрессивных черт имаго *Pterygota*, хорошо прослеживается при анализе тех изменений, которые происходят на протяжении имагинальной стадии многих активно расселяющихся насекомых.

Так, муравьи по окончании расселительного лёта отгрызают себе крылья, и в дальнейшем у самок редуцируется и гистолозируется крыловая мускулатура, и развивается физиогастрия.

Еще резче дегенеративные изменения у самок термитов, у которых после расселительного лёта крылья сами обламываются, после чего у самки дегенерирует крыловая мускулатура, а с переходом на питание пищей, доставляемой рабочими особями, с утратой подвижности, у самок дегенерирует и подвергается гистолузу мускулатура ног и челюстей, что сопровождается редким у насекомых постметаморфическим ростом брюшка, заполняемого большим количеством яиц. В таком же направлении, хотя без утраты крыльев и вообще слабее, идут изменения самок совок (например, *Euxoa segetum*) и ряда других насекомых, у которых после периода лёта и дополнительного питания снижается подвижность, что вызывается развитием большого количества яиц и коррелятивной редукцией лётной мускулатуры. Так, у сверчка *Acheta domestica* после периода активного лёта наступает сначала прекращение способности крыловой мускулатуры к сокращениям, а затем ее быстрый гистолуз и использование организмом самки для образования яиц (Чудакова, Бочарова-Месснер, 1965). Расселительному периоду отвечает и недоразвитие яичников в начале имагинальной жизни у таких чешуекрылых, которые для размножения нуждаются в дополнительном питании, как например, луговой мотылек (*Loxostege sticticalis*).

Разобранные примеры показывают, что утрата имагинальной стадией расселительной функции в течение онтогенеза у самок сопровождается явлениями регресса, который тем глубже, чем длительнее жизнь самки и чем четче разграничены во времени расселительный и репродуктивный периоды. У насекомых, выходящих из куколки (или окрыляющихся, в случае *Nemimetabola*), с уже созревшими для откладки яйцами, у которых яйцекладка растягивается на всю имагинальную жизнь, а расселительный и репродуктивный периоды сближены (или чередуются, как у *Anopheles maculipennis*), резко выраженных изменений облика самок в разные периоды имагинальной жизни может и не быть.

Если даже на протяжении одного возраста, морфологически единой имагинальной стадии утрата функции расселения приводит к глубоким внутренним изменениям (например, у сверчка) и даже к изменениям общего облика (у самки термитов), то переход расселительной функции к личинке вызывает еще более глубокие дегенеративные изменения имаго. Способность к активному передвижению у личинок насекомых, не имеющих крыльев, например, у щетинохвосток, не выше, чем у взрослых, а несколько ниже, и если активное расселение осуществляется без полета, развитие более или менее прямое. А.Г. Шаров (1953), изучавший развитие *Lepisma saccharina*, считает возможным выделить его в тип «протометаболия». К такому же типу приближается и развитие бескрылых *Nemimetabola*.

КОРРЕКТИРОВКА РАССЕЛЕНИЯ ЛИЧИНКАМИ

Следует учесть, что и при активном расселении крылатых насекомых только у наиболее высокоорганизованных и специализированных групп расселительные передвижения имаго целиком обеспечивают попадание потомства в такие условия, в которых

полностью обеспечено его дальнейшее развитие. Это относится к таким фитофагам, как долгоносики-ринхиты, откладывающие яйца в пищевой субстрат будущей личинки (например, *Rhynchites bacchus* — в завязавшиеся плоды яблони), к таким скастофагам, как скарабей *Scarabaeus sacer*, откладывающий яйца в защищенные от высыхания запасы корма к общественным насекомым, которые выкармливают личинок, как муравьи и пчелы; к паразитическим насекомым, особенно к яйцеедам, откладывающим яйца в тело хозяина или в его яйцо. В этом случае личинка не нуждается в передвижениях в поисках пищи, и для таких личинок Holometabola характерно чрезвычайное упрощение организации. В большинстве же случаев личинка по появлении на свет должна активно отыскивать себе пищу. Так, у личинок короткохоботных долгоносиков и Cleonini самки откладывают яйца в землю на участке, где растут кормовые растения личинки, но личинка должна их найти. Саранча откладывает яйца на участках, где условия, в общем, отвечают требованиям личинок, но личинки (саранчуки), выйдя из яиц, сами добираются до кормовых растений. Стрекозы-лютки *Lestes* откладывают яйца в надрезы на коре прибрежных кустарников, но вышедшие из яиц личинки сами попадают в водоем, где идет их дальнейшее развитие. Подобных примеров можно привести огромное число. Нередко личинки I возраста не питаются даже в таких случаях (как у черепашки *Eurygaster integriceps*), когда яйца откладываются на кормовое растение: при этом личинка I возраста на кормовом растении отыскивает наиболее подходящее для питания место и, только перелиняв, начинает питаться. Личинок Holometabola I возраста (L1) называют не личинкой (larva), а «личиночкой» (larvula), подчеркивая отличие I возраста от остальных. И действительно, личинки I возраста у Holometabola, как правило, характеризуются морфологическими признаками, не свойственными старшим возрастам, особенностями, связанными с биологической функцией отыскания пищевого субстрата, места для дальнейшего развития. Таким образом, расселение, осу-

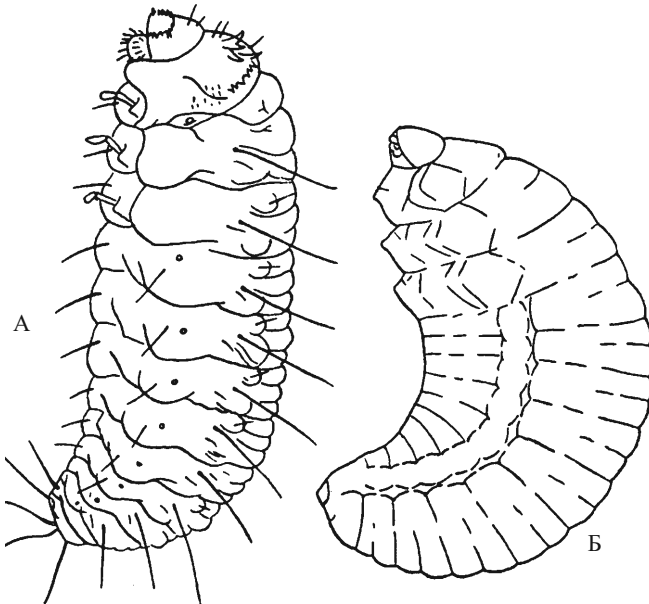


Рис. 2. Личинка *Bruchus pisorum*. А — L₁; Б — личинка старшего возраста (масштабы различные)

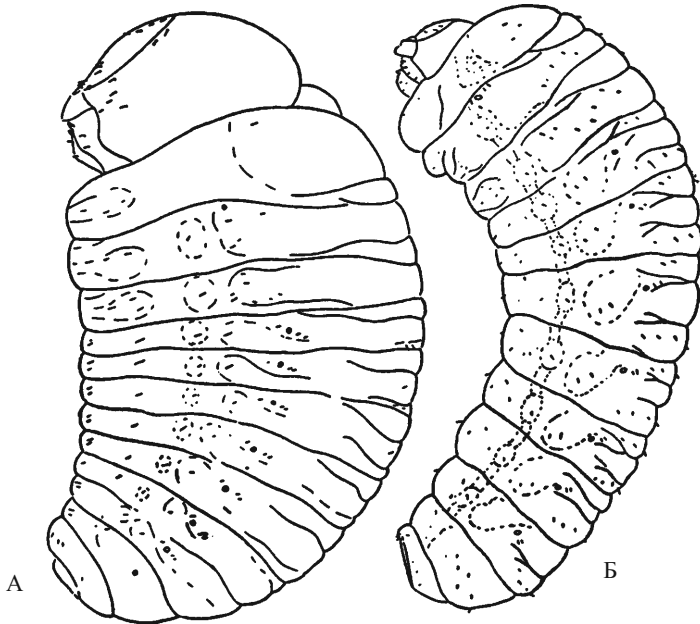


Рис. 3. Личинка короеда *Phloeosinus* (по Zocchi, 1956). А — L_1 ; Б — личинка старшего возраста (масштабы различные).

шествляемое **крылатой имагинатной стадией**, как бы **корректируется движениями личинки** I возраста, перемещающейся в пределах того биотопа, где возможно существование вида.

Такое активное передвижение личинок I возраста в поисках ближайшего подходящего места для дальнейшего развития можно назвать корректировочным, в отличие от основного, осуществляемого имагинальной стадией.

Если такое корректировочное перемещение личинки I возраста требуется для нахождения субстрата, в котором будет протекать все дальнейшее личиночное развитие, последующие возрасты личинок могут претерпевать регрессивные изменения, как это можно проследить на личинках-эндофагах, например Bruchidae (рис. 2), на примере личинок нарывников (*Mylabris*) и шпанок (*Epicauta*), развивающихся в кубышках саранчовых, и т. п. Но, если личинка при дальнейшем развитии постоянно должна отыскивать себе пищу (различные личинки-хищники, фитофаги, переходящие с растения на растение, как гусеницы лугового мотылька и др.), личинка в своем развитии не претерпевает регресса. В случае же откладки яиц самкой в субстрат, служащий пищей, отпадает необходимость в корректировочном перемещении личинки I возраста; различия личинок разного возраста сглажены, выходящая из яйца личинка не подвижнее, чем старшие возрасты, общий облик $L1$ более дегенеративный, чем у $L1$, осуществляющих корректировочные передвижения (у длинноноготных долгоносиков, откладывающих яйца в ткани растения, у мух, откладывающих яйца в пищевой субстрат, и др.). В таких случаях строение личинок старших возрастов сложнее, чем $L1$ например, у короеда *Phloeosinus* (рис. 3) (Zocchi, 1956).

С этим, по-видимому, связано и сокращение числа личиночных возрастов у Diptera-Cyclorrhapha и др. Так бывает, если не только основное, но и корректировочное рассе-

ление выполняется на стадии имаго. Чем полнее осуществление не только активного расселения, но и корректировочного, чем меньше от личинки требуется усилий для попадания в обеспеченные пищей благоприятные условия, тем глубже черты регресса личинки. С разделением в онтогенезе функций питания и расселения и было, по-моему, связано возникновение метаморфоза у насекомых (Гиляров, 1949, 1957).

ПАССИВНОЕ РАССЕЛЕНИЕ НАСЕКОМЫХ ВО ВЗРОСЛОЙ СТАДИИ

Пассивное расселение как основной способ распространения у насекомых встречается реже, чем активное. Оно может происходить либо путем переноса ветром и водой (анемохорное и гидрохорное расселение), либо активно двигающимися животными других видов (форезия). На ход индивидуального развития того или иного вида накладывает отпечаток не случайно происшедший пассивный перенос той или иной стадии, а такие типы пассивного расселения, которые становятся обязательными звеньями комплекса условий в цикле развития. Для изменения же ареала вида (как зоогеографический фактор) анемо-гидрохорное, даже единичное, занесение вида имеет огромное значение, как показал Пальмен (Palmen, 1944). Но для хода эволюции циклов развития в филогенезе насекомых важны такие случаи пассивного расселения, которые регулярно повторяются из поколения в поколение и становятся необходимым условием существования вида.

Расселение ветром взрослых форм и личинок принципиально отлично. Пассивное расселение взрослых насекомых не связано с их регрессивным развитием. Даже активно расселяющиеся виды (азиатская саранча, луговой мотылек и др.) легко подхватываются сильным ветром, способствующим расселению. Но наиболее типично пассивное расселение ветром таких «аэропланктонных» насекомых, которые активно могут перелетать только на небольшие расстояния, активный полет которых по отношению к пассивному переносу ветром играет роль корректировочных перемещений. Таковы тли и трипсы из *Nemimetabola*, агромизиды, галлицы и другие мелкие мухи из *Holometabola*. У таких пассивно расселяющихся групп постэмбриональное развитие идет прогрессивно, так как пассивный их перенос сочетается с активным полетом. Но поскольку у пассивно расселяющихся крылатых насекомых очень велика гибель взрослых особей, у таких групп часто вырабатываются дополнительные способы размножения — партеногенез, педогенез, полиэмбриония. В случае тлей, например, значение колоний бескрылых партеногенетических особей для жизни вида аналогично значению неподвижного бентического организма, а отдельные крылатые самки-расселительницы, аналоги подвижных планктонных личинок. У стадных саранчовых одиночная фаза (*phasa solitaria*), обитающая в типичных для вида условиях, играет роль в жизни вида, аналогичную роли бентического организма, накапливающего «биомассу вида», а стадная фаза (*phasa gregaria*), осуществляющая расселительные перелеты — аналог расселительной стадии, т.е. разные функции видовой жизни в разной степени выполняются разными поколениями.

АНЕМОХОРНОЕ РАССЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК НАСЕКОМЫХ

Пассивное расселение с помощью ветра, осуществляемое на стадии личинки, наблюдается чаще у насекомых, открыто развивающихся на деревьях. Именно при сносе ветром с деревьев и кустарников, возвышающихся над поверхностью почвы и над травянистым покровом, анемохорное пассивное расселение может быть особенно эффективным. У многих бабочек, гусеницы которых развиваются на деревьях, основная расселительная функция переходит к разносимым ветром L1. На примере широко распро-

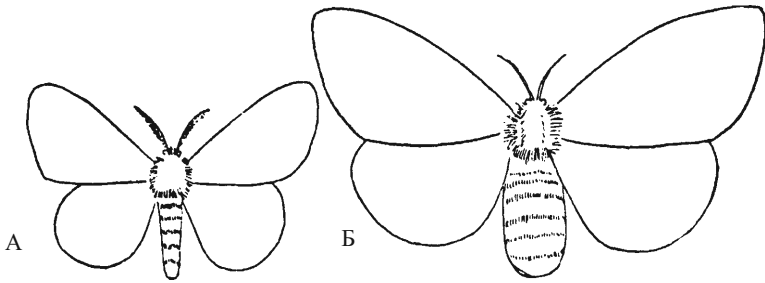


Рис. 4. Непарный шелкопряд (*Lymantria dispar*). А — самец, Б — самка (в одинаковом масштабе).

страненных вредителей древесных пород легко проследить эколого-морфологические ряды последовательного снижения роли активного расселения имаго и перехода к пассивному расселению L1.

Повышение плодовитости, имеющее большое значение для процветания вида, коррелятивно ведет к повышению веса самки, к снижению ее способности к полету и активному расселению, а следовательно, повышает роль пассивного расселения личинок, что в свою очередь требует повышения плодовитости.

Так, в семействе волнянок (*Lymantriidae*) даже у тех представителей, у которых самки хорошо летают, например, у монашенки (*Lyimintria monacha*), летающей в июле, гусеницы, вышедшие весной из перезимовавших яиц, разносятся ветром, что способствует расселению вида. Пассивное расселение у *L. monacha* облегчается тем, что тело гусеницы покрыто длинными волосками, увеличивающими парусность, а также так называемыми анемофорами — волосками с булавовидными расширениями; кроме того, потревоженные гусеницы I возраста падают с веток, выпуская паутинку, что тоже способствует подхватыванию их ветром, тогда как гусеницы старших возрастов неспособны к выпусканию паутинки.

Тем не менее, пассивное расселение этого вида не вытесняет активного путем перелетов самок. Последнее, вероятно, связано с тем, что этот вид распространен в лесах с преобладанием хвойных пород, кроны которых значительно снижают силу ветра в древостое.

У вредящего в основном листовым породам непарного шелкопряда *Lymantria dispar* самки имеют более или менее нормально развитые крылья, но летают плохо из-за тяжелого, перегруженного яйцами брюшка (рис. 4). Основную роль в расселении непарного шелкопряда играют гусеницы L1, выходящие из перезимовавших яиц и взбирающиеся на кроны еще голых листовых деревьев, откуда они легко сносятся и переносятся ветром, чему способствуют данные волоски и анемофоры (Щербаков, 1914). Однако у непарного шелкопряда значение имаго в расселении еще не полностью утрачено; в начале массовых размножений, когда у самок брюшко не сильно переполнено яйцами, ветром их заносит за сотни километров (Воронцов, 1958). Большее значение пассивного расселения для *L. dispar* в сравнении с *L. monacha* видно из сопоставления яйцепродукции этих видов; у *L. dispar* — более 1000 яиц, у *L. monacha* 100–200 (Schwerdtfeger, 1957).

Еще далее редукция самок в связи с полным переходом к пассивному расселению гусеницами прослеживается в роде *Orgyia*, например, *O. antiqua* (рис. 5). У самки *O. antiqua* крылья представляют собой небольшие выросты (у других видов этого рода полностью редуцированы), и самка все время держится в коконе, сплетенном гусеницей перед окукливанием. Только для откладки яиц на поверхность этого же кокона сам-

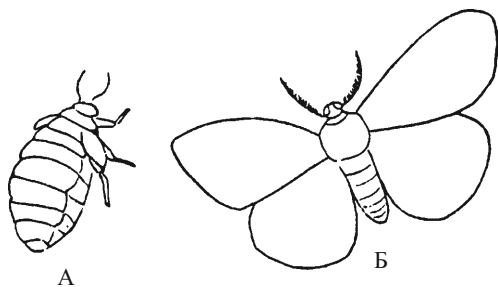


Рис. 5. *Orjyia antiqua* А — самка, В — самец (в одинаковом масштабе).

Зимняя пяденица *Operophtera brumata*, исследованная Д.М. Федотовым (1940, 1945), характеризуется самками с редуцированными крыльями (рис. 6); они откладывают яйца поздней осенью. Расселение осуществляется выходящими ранней весной гусеницами L1, разносимыми ветром.

Самки пяденицы-обдирала (*Erannis defoliaria*) совершенно бескрылые. Они взбираются поздней осенью на концы ветвей деревьев, откладывая яйца на почках. Расселение осуществляется весной вышедшими из яиц гусеницами, легко повисающими на выделяемой ими паутилке, вместе с которой их срывает и разносит ветер. Участие в расселении бескрылых самок *E. defoliaria* ничтожно, их переползание имеет характер скорее корректировочных перемещений, так как они обеспечивают этим развитие части потомства на распускающихся листьях тех почек, куда были отложены яйца.

Еще дальше процесс редукции заходит у чехлоносок (Psychidae), у некоторых из которых самки червеобразны и совершенно бескрылы, как например, у *Pachytelia unicolor* (рис. 7), метаморфоз которой тоже изучен Д. М. Федотовым (1945, 1955). Расселение этого вида целиком осуществляется гусеницами; самка, претерпевающая частичный метаморфоз, остается в том месте, где находилась в своем защитном чехлике гусеница. У таких чехлоносок, самки которых полностью утратили способность к передвижению и остаются в чехлике под защитой кукольного и гусеничного экзuvia, наблюдается облигатный партеногенез (*Solenobia fumosella*, *Luffia ferchaultella*, *Cochliotheca*

ка из него выползает. Самки *O. gonostigma* вообще не выходят из кокона. Следовательно, самки *Orgyia* в имагинальной стадии вовсе не выполняют функцию расселения, целиком переходящую к пассивно разносимым ветром длинноволосым гусеницам L1, выходящим из яиц весной, когда деревья еще голые. Сходные ряды можно выявить в роде *Biston* (пяденицы). У самок *B. hirlaria* и *B. strataria* развиты крылья, а у таких видов, как *B. hispidaria* и *B. pomonaria* самки имеют зачаточные крылья.

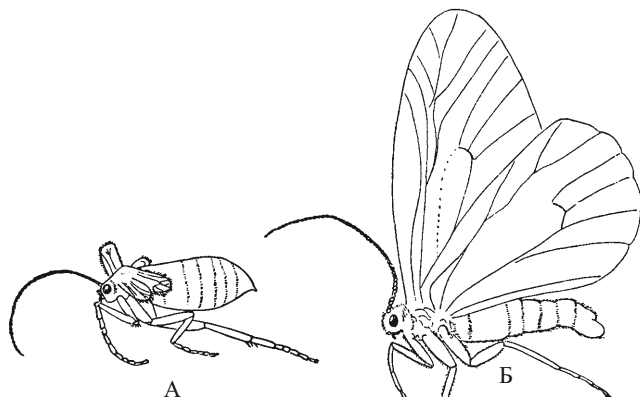


Рис. 6. Зимняя пяденица (*Operophtera brumata*). А — самка. Б — самец (по Д.М. Федотову, 1955).

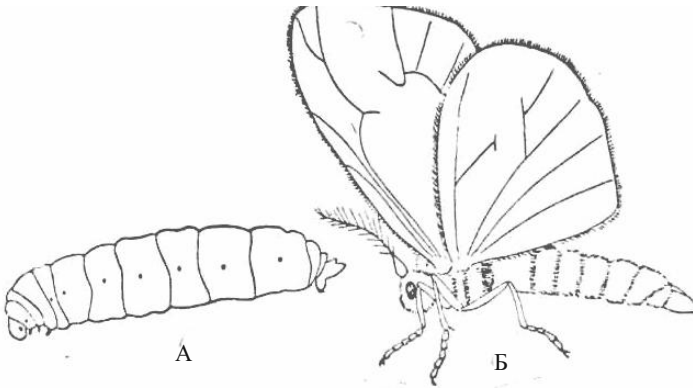


Рис. 7. Чехлоноска *Pachytelia unicol* А — самка, Б — самец (по Д. М. Федотову, 1955).

crenulella и др.), что повышает плодовитость вида. У *Solenobia triquatrella* бывает и обоеполая форма с крылатыми самцами и тетраплоидная партеногенетическая (Bourgogne, 1951). Своеобразна редукция самок Fumeinae (например, *Fumea casta*), сохраняющих глаза и зачатки крыльев в виде бугорков (Ежиков, 1953).

Параллельные изменения в направлении, сходном с регрессивно развивающимися самками чешуекрылых, можно проследить и в других отрядах (например, у жесткокрылых).

Основное направление эволюции онтогенеза усачей (Cerambycidae) - типичное для Holometabola разделение функций в постэмбриональный период: взрослые жуки выполняют расселительную функцию, откладывая яйца в субстрат, в котором личинки легко находят пищу или который им служит пищей, а развивающаяся в твердом субстрате личинка (обычно безногая или лишь с рудиментами ног) только питается и растет, но не принимает участия в расселении.

Иные и своеобразные отношения у средиземноморских усачей рода *Vesperus*, в частности, *V. xatartri* (рис. 8), у которого нелетающая самка имеет редуцированные крылья и короткие надкрылья при вздутом тяжелом брюшке, в котором бывает до 2000 яиц.

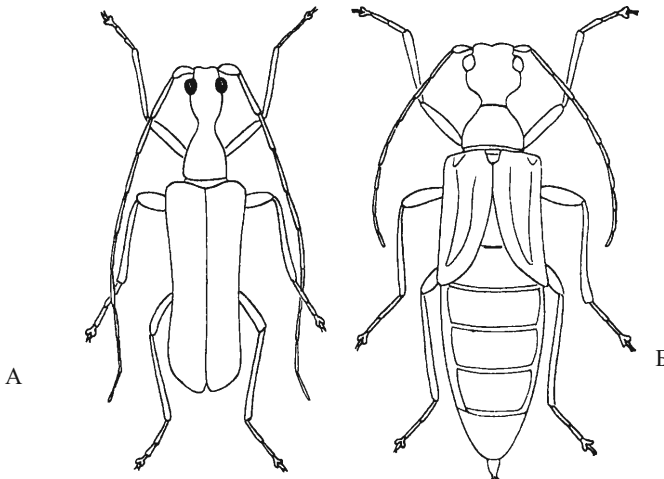


Рис. 8 Усач *Vesperus xatartri* А — самец, Б — самка (по Castro, 1947).

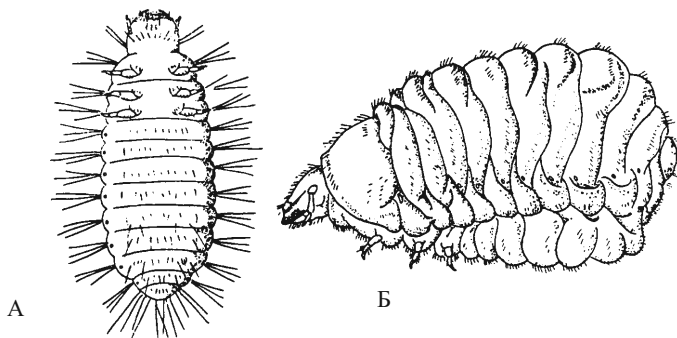


Рис. 9. Личинка *Vesperus xatartr* А — (вид с брюшной поверхности), Б — личинка старшего возраста (по Castro, 1947).

Жуки встречаются зимой и весной, в декабре – марте, когда самки вылезают из земли и взбираются на стволы деревьев, под отставшей корой которых откладывают комочки яиц. Вышедшие из яиц личинки (рис. 9) очень мелкие, с длинными волосками. Они ползают некоторое время по коре еще голых деревьев, после чего падают на землю. Часть таких «воздушных личинок» — «larva aegea», по терминологии Кастро (Castro, 1947), срывает ветер и разносит их. Так осуществляется функция пассивного расселения. Упав на землю, личинка быстро зарывается и по трещинам в почве пробирается к корням. Дальнейшее развитие личинок протекает на корнях, причем личинка имеет несвойственную усачам С-образную форму и развитые ноги. Окукливание происходит в почве, а самки, характеризующиеся чертами деградации, во время размножения вылезают из почвы на деревья вблизи места развития личинок (Balachowsky, 1962). Таким образом, и у жуков переход к анемохорному расселению личинок связан с регрессивными изменениями взрослых самок, как это отмечено для дендробионтных чешуекрылых.

Переход к пассивному разнесу ветром чаще бывает у таких насекомых-дендробионтов, у которых личинки выходят из яиц вне укрытий и появляются в ранневесенний период, когда деревья голы, что облегчает разнос их ветром. Общая тенденция эволюции групп, переходящих к пассивному расселению личинками — повышение плодовитости, требующее увеличения веса самки; это ведет к снижению ее подвижности, уменьшению способности к активному расселению, что должно, в свою очередь, компенсироваться пассивным расселением.

Еще более яркие ряды закономерных изменений организации, связанных с переходом расселительной функции к личинкам, прослеживаются у кокцид (Coccoidea), в частности у тех, историческое и индивидуальное развитие которых связано с обитанием на стволах и ветвях деревьев.

Обитание на неподвижных частях древесных растений и питание с помощью длинного хоботка постоянно поступающими к нему соками — единственный вариант открытого существования на поверхности суши, позволяющий животному перейти к совершенно неподвижному образу жизни. Эктопаразиты животных и сосущие насекомые, обитающие на надземных частях травянистых растений и на листьях деревьев, колеблющихся при ветре, должны сохранять хотя бы некоторую подвижность для сохранения и регуляции требуемого положения на подвижном субстрате. Самки кокцид, обитающие на стеблях и листьях травянистых растений, подвижны, имеют развитые ноги (например, *Orthezia urticae* — рис. 10, А).

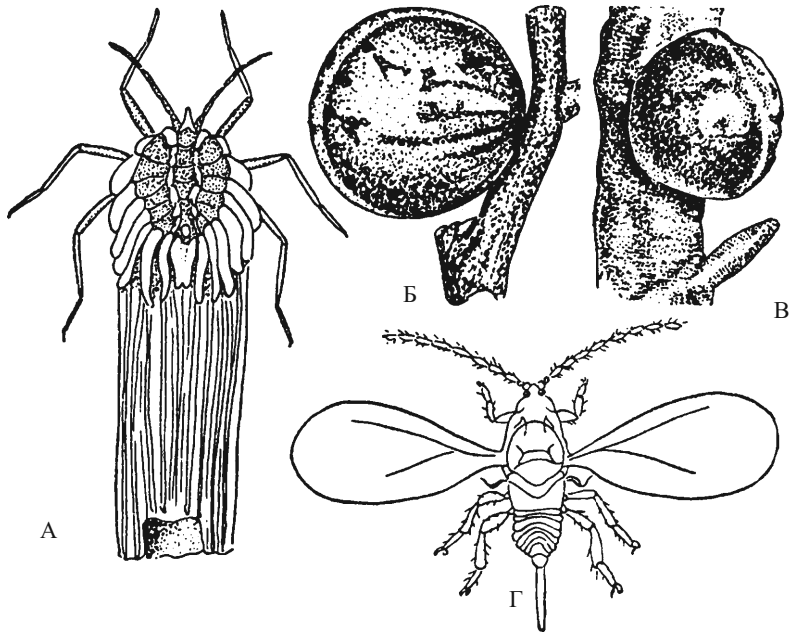


Рис. 10. Самка кокцид А — *Orthesia urticis*, Б — *Kermes variegatus* (на ветке), В — *Eulecanium turanum* (на ветке), Г — самец щитовки (по разным авторам)

Но обитание на неподвижных частях стволов этого не требует. Самки кокцид, относящихся к группам, историческое развитие которых связано с осевыми надземными органами деревьев (*Diaspinae*, *Kermococcidae*, *Lecaniinae*), переходят к совершенно неподвижному образу жизни, причем это приводит к изменениям организации, характерным для донных прикрепленных организмов.

Так, тело самки у наиболее специализированных кокцид утрачивает сегментацию и следы деления тела на отделы, причем наблюдается переход от свойственной насекомым билатеральной симметрии к радиальной симметрии контуров тела (роды *Kermococcus*, *Sphaerolecanium* и др. — рис. 10, Б, В). У самок *Diaspinae* полностью редуцируются двигательные конечности и органы ориентировки в пространстве (глаза, усики); из придатков развит только хоботок, становящийся не только органом захвата жидкой пищи, но и органом прикрепления. Как это часто бывает при утрате подвижности, у кокцид возрастает роль пассивных приспособлений к защите от врагов: у самок перечисленных групп вырабатывается покровительственная окраска и форма-самок легко принять за чешуйку почки листа, вырост коры и т.п.

Вырабатываются и средства механической защиты - либо тело самки превращается в прочный щиток (*Kermococcinae*, *Lecaniinae*), под защитой которого развиваются яйца, либо шаровидная самка развивается под защитой выделяемого ею воскового щитка (*Diaspinae*). Утрата самками этих групп способности к активному движению во взрослом состоянии делает необходимым переход функции расселения к личинке и связана высокой плодовитостью. Действительно, у *Lecaniinae* и *Kermococcinae* практически все ткани самки используются для образования яиц; после смерти самки ее высохшие покровы служат щитком, прикрывающим яйцекладку, насчитывающие по несколько сот яиц. Расселительные личинки L1, так называемые бродяжки (рис. 11), выйдя из яиц, расплозаются и легко разносятся ветром. Плоская форма тела, малый вес и иногда хво-

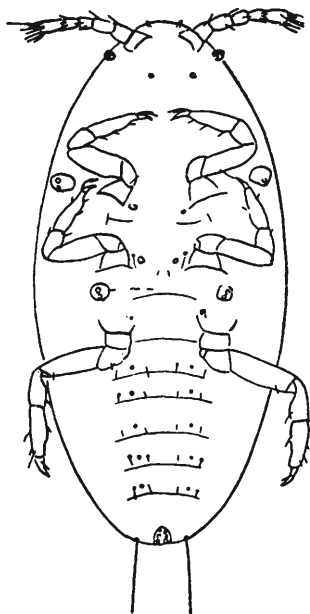


Рис. 11. Бродяжка (L_1) кокциды. Хоботок не изображен.

стовые нити способствуют подъему L , нисходящими токами воздуха и переносу воздушными течениями. Большая часть «гонимых ветром» личинок отгибает, оседая в непригодных для развития местах, а немногие, оседающие на кормовых растениях или вблизи них, совершают корректировочные переползания к местам прикрепления на растении, где и остаются на всю жизнь. Естественно, что все дальнейшее развитие неподвижных самок-щитовок и ложнощитовок связано с прогрессивной редукцией органов активной жизни и усиленным развитием яйцевых трубочек и продукцией яиц.

Именно пассивное расселение (а не развитие щитков и панциря, как полагал Н.С. Борхсениус, 1956) было причиной регрессивного хода онтогенеза кокцид — тенденция к нему наблюдается и в тех группах кокцид, в которых самки не имеют щитка или панциря.

ПАССИВНОЕ РАССЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК ПУТЕМ ФОРЕЗИИ

Переход к пассивному расселению личинок путем форезии также приводит к регрессивному развитию самок, что особенно легко проследить на примере семейства *Meloidae*. В этом семействе трибы *Epicautini* и *Mylabrini* характеризуются, как правило, нормально развитыми взрослыми крылатыми особями, способными совершать перелеты. Такова, например, красноголовая шпанка (*Epicauta erythrocephala*) (рис. 12). Развитие нарывников (*Mylabris*) и шпанок, протекающее в кубышках саранчовых, хорошо изучено (Захваткин, 1931). Вышедшие из яиц личинки, так называемые триунгулины (L_1), не питаются, а совершают корректировочные передвижения от места выхода из яйца к кубышке, проникают в нее и линяют. Дальнейшее развитие личинки протекает в кубышке, где личинки нарывников и шпанок, питаясь яйцами саранчового, претерпевают сложное регрессивное развитие. Выход из кубыш-

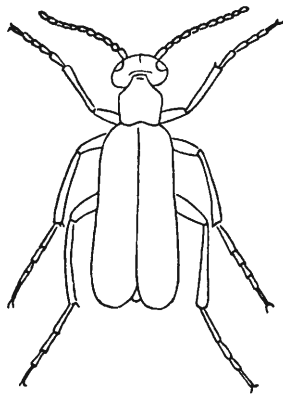


Рис. 12. *Epicauta erythrocephala*, самка

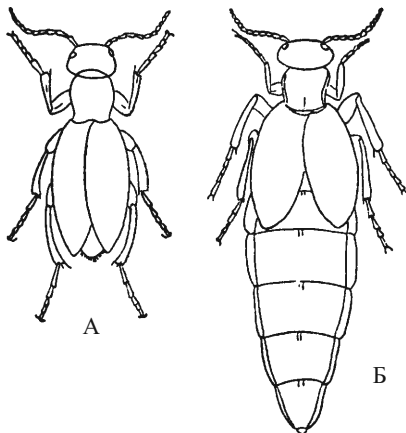


Рис. 13. *Meloe* sp. А — самец, Б — самка

ки и изготовление куколочной колыбельки осуществляются препупальной непитающейся личинкой, приобретающей снова более сложное строение, в связи с чем паразитирующие личинки претерпевают предварительное превращение, проходя стадию "ложной куколки" (Гиляров, 1949). Поскольку личинки *Mylabris* и *E. erythrocephala* ни в одном возрасте не выполняют расселительной функции (движения триунгулинов и тем более препупальной личинки имеют только корректировочный характер), расселение у указанных мелоид активное и осуществляется взрослыми жуками, не претерпевающими регрессивных изменений. Иная картина у большинства представителей трибы *Meloini*, развивающихся в гнездах пчелиных (род *Meloe*).

Для маек (*Meloe* — рис. 13) характерна полная редукция крыльев и утрата имагинальной стадией способности к активному расселению. Редукция крыльев у имаго *Meloe* коррелятивно связана с другими чертами регресса, с сильной физиогастрией и огромной репродукционной способностью: в брюшке у самок до 10 000 яиц! Регресс самок *Meloe* связан с переходом функции расселения к форетическим личинкам L1 (триунгулинам). Расселение личинок *Meloe* (за редкими исключениями, как, например, *M. majalis* и *Trichomeloe* spp.) протекает следующим образом. Триунгулипы взбираются на цветы, где подкарауливают тех пчел, в гнездах которых происходит их дальнейшее развитие. Триунгулин прикрепляется к пчеле, которая и переносит его в гнездо, в котором идет дальнейшее развитие личинки. Таким образом, расселительный полет за *Meloe* совершает насекомое-хозяин (пчела), за счет яйца и запасов пищи которого развиваются личинки майки. Расселение триунгулинов майки — типично — пассивное (форезия), и огромное число их погибает, не дождавшись насекомого-хозяина или прикрепившись к насекомым, не обеспечивающим дальнейшее развитие, например, к сирфидам.

Попадание личинки к источнику пищи у расселяющихся путем форезии триунгулинов *Meloe* подчинено случайности, и потому понятно, что у так расселяющихся видов резко увеличивается число яиц. Бескрылость самок *Meloe* может рассматриваться только как косвенное следствие приспособления к пассивному расселению, но не как прямое приспособление к среде.

В пределах семейства *Meloidae* утрата крыльев и сходные с *Meloe* изменения типа развития и расселения прослеживаются и в других подсемействах. Например, это наблюдается у *Meloetyphlus* (*Horiinae*) и у *Hornia* (*Zonitinae*), у которых самки не оставляют гнезда той пчелы, за счет яйца и запасов которой развились личинки. В этом случае регрессивные изменения самок еще глубже — у *Meloetyphlus* самки слепые (Kaszab, 1963). Сходно бывает направление эволюции и в других трибах мелоид. Так, в пределах рода *Epicauta* большинство представителей нормально крылатые, но есть и совершенно бескрылые. Это — *E. kovacsi* в Эфиопии, *E. meloidea* — в Южной Африке, *E. brevipennis* — в Северной Америке и др. Таковы же *Meloidae*, у которых бескрылые только самки (*Gynaecomeloe*). Многие утратившие крылья *Meloidae* стали до мельчайших подробностей сходны с *Meloe*. Так, за представителей рода *Meloe* можно принять *E. kovacsi*, *E. brevipennis*, и только по структуре ног выявляется, что они относятся к другой трибе (Kaszab, 1963). Конвергенции распространяются на большинство органов и частей тела не только жуков, но и личинок. Так, конвергентно сходны ноги таких форетических личинок, как *Meloe*, *Stenoria* (рис. 14), *Croscherichia circumflexa*, имеющих загнутые внутрь голени и при движении по субстрату опирающихся на наружную поверхность коготков.

Форезия и связанные с нею изменения организации у разных триб выработались независимо и имеют различную филогенетическую давность. Так, у *Lytta vesicatoria*, развивающейся в гнездах одиночных пчел, личинки расселяются форетически, но и самки не утратили способности к расселительному полету (Escherich, 1923); поэтому у

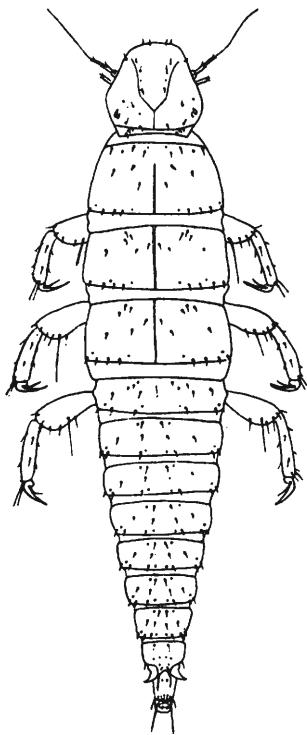


Рис. 14. Триунгулин *Stenoria* sp.

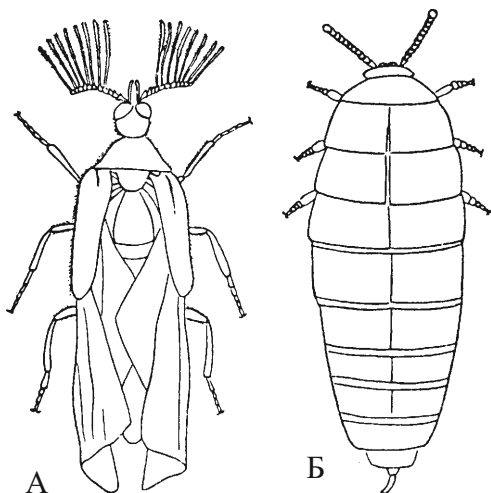


Рис. 15. *Rhipidius quadriceps* (по С. Besuchet, 1956) А — самец, Б — самка.

L. vesicatoria продукция яиц гораздо меньше, чем у *Meloe* (всего до 200 яиц), и триунгулины, хотя и переносятся пчелами, похожи на нефоретических триунгулинов *Epicauta*, т.е. имеют примитивный характер.

Еще дальше зашли регрессивные изменения у самок близкого к *Meloidae* семейства *Rhipiphoridae*, личинки которых развиваются на личинках пчелиных (*Megosiagon*, *Metocetus*), а наивысшая степень редукции — у *Rhipidius* (рис. 15).

Цикл развития *Rh. quadriceps* был недавно изучен Безюше (Besuchet, 1956). Бескрылые самки этого вида не питаются и живут не более 4 дней, откладывая после оплодотворения более тысячи яиц. Вышедшие своеобразные личинки (часто тоже называемые «триунгулинами») подстерегают тараканов *Ectobius*, взбираются на них и прикрепляются челюстями к межсегментной мембране груди. Затем личинка внедряется в таракана и в течение дальнейшего развития ведет эндопаразитический образ жизни. Выросшая личинка прорывает покровы брюшка хозяина и выпадает. Окукливание происходит под растительным мусором на поверхности почвы. Старые указания (Шарп, 1910) на то, что самка остается в теле таракана, откуда рассеивает яйца, не подтвердились наблюдениями Безюше.

Пример *Rh. quadriceps* показывает, что расселение паразитических личинок старших возрастов сохраняющими подвижность насекомыми-хозяевами приводит к регрессивному развитию самок, утрачивающих способность к расселению и выполняющих только функцию размножения.

Аналогичен путь эволюции *Strepsiptera*. Конвергенция строения «триунгулинов» (рис. 16) и сходство циклов развития веерокрылых с форетически расселяющимися *Meloidae* и *Rhipiphoridae* дало повод к сближению этой группы с жуками (Imms, 1951) и даже к включению в отряд жуков (Шарп, 1910), но многие считают их ближе к перепончатокрылым (Jeannel, 1951).

Триунгулины *Strepsiptera-Stylopidae*, взбираясь на цветы, подкарауливают ос (*Xenos*) или пчел (*Stylops*), прикрепляются к ним, заносятся в гнездо, проникают в тело личинки хозяина и развиваются в ней, оставаясь и в куколке и в имаго. Стилопиды не вызывают гибели хозяина, а лишь кастрируют его («стилопизация»). Окукливание стилопид происходит в теле хозяина, после чего самцы вылетают, а самки остаются в теле перепончатокрылого на всю жизнь. Самки стилопид характеризуются крайней степенью редукции (рис. 16, 1); яйца их выводятся наружу через разрывы покровов тела хозяина.

Исключительная степень дегенерации самок стилопид объясняется, конечно, не эндопаразитизмом личинок, хотя такие объяснения обычны в литературе. Можно вспомнить, что мухи-фазии, развивающиеся в клопах-черепашках, нередко тоже не вызывают гибели хозяина, а только его кастрацию (Федотов, 1947), но самки фазий развиты нормально. Причина дегенерации самок стилопид — утрата функции активного расселения.

Во всех разобранных случаях дегенерация самок вызывается тем, что имагинальная стадия у крылатых насекомых, для которой обычно характерно выполнение функции активного расселения, утрачивает эту функцию, и расселительная функция переходит к личинке. Ни в одной группе, где имагинальная стадия выполняет функцию активного расселения, не наблюдается дегенерации взрослых самок. Если расселительная способность самок не выше, чем у личинок, наблюдается тенденция к регрессивным изменениям самок (например, у бескрылого наземного ручейника *Enoicyla pusilla*, самки которого несколько физиогастричны, Kelner-Pillault, 1960).

МЕХАНИЗМ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПАССИВНО РАССЕЛЯЮЩИХСЯ НАСЕКОМЫХ

Эволюция в направлении дегенерации имагинальной стадии у насекомых, расселение которых осуществляется личинкой, представляет автоматически направляемый и ре-

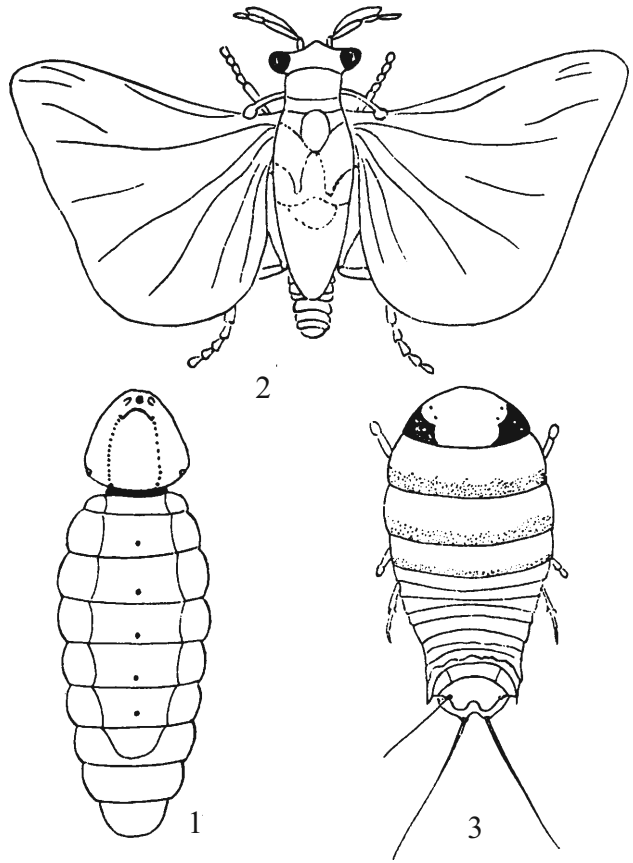


Рис. 16. *Stylopidae* 1 — самка *Stylops*; 2 — самец *Stylops*; 3 — триунгулин *Pseudoxenos*.

гулируемый процесс. Течение его таково. Повышение роли пассивного расселения личинок, связанное с уменьшением шансов выживания, требует повышения числа расселяющихся особей, т.е. увеличения плодовитости взрослой самки. Повышение плодовитости самки связано с прогрессивным развитием яичников и, соответственно, с увеличением общего веса тела размножающейся особи, что делает ее менее подвижной. Снижение же подвижности размножающейся стадии снижает или исключает эффективность ее расселительных активных передвижений и неизбежно вызывает повышение роли пассивного расселения, требующего повышения плодовитости. При этом на продуцирование яиц тратятся те пластические вещества, которые шли на формирование локомоторных органов, или рассасываются закладки этих органов (Naumann, 1937), т.е. организм самки подвергается регрессу. Таким образом, переход к пассивному расселению вызывает ряд закономерных изменений развития и организации насекомых, что приводит к далеко идущим параллелизмам и конвергенциям. Вырабатывающееся сходство иногда столь глубоко, что маскирует филогенетические связи. Отсюда — неверные заключения систематиков о принадлежности бескрылых *Epicauta* sp. к Meloe, стилопид — к жукам и т.п.

Направление эволюции благодаря многообразным коррелятивным связям, приобретает характер автоматически регулируемого процесса, отдельные этапы которого связаны по принципу сложной положительной обратной связи, если пользоваться кибернетической терминологией.

Схематически автоматическую регуляцию направления эволюции можно представить следующим образом (рис. 17).

Изменение в указанном на схеме направлении любого из выделенных звеньев неизбежно влечет строго направленные коррелятивные изменения других процессов, в конечном итоге усиливающих начавшуюся тенденцию изменения. Такая автоматическая регуляция филогенетических изменений объясняет, во-первых, необратимость филогенетических изменений организации («закон Долло»), а во-вторых — ускорение эволюционного процесса, поскольку

изменение любого звена в цепи регулируемых обратной связью явлений ведет к дальнейшему, усилению и того исходного звена, где впервые возникает изменение. Эти закономерности эволюционного процесса были установлены эмпирически, но не находили объяснения. Автоматическая регуляция процессов, связанных по принципу обратной связи в цепях морфогенетических и экологических корреляций, позволяет понять эти закономерности.

Приведенный разбор направленной регуляции филогенетических изменений, осуществляемой взаимодействиями по принципу обратной связи, показывает, что такая автоматическая регулировка характерна не только для процессов индивидуального развития и «микроразволюции», как это было показано И.И. Шмальгаузен (1958, 1964), но и в процессе «макроразволюции», в филогенезе.



Рис. 17. Схема регуляции направления эволюции, осуществляемой по принципу сложной обратной связи. Изменение любого звена вызывает цепь коррелятивных изменений, приводящих к усилению исходного изменения.

Регуляция, осуществляемая по принципу обратной связи, позволяет понять причину той строгости направления дегенерационных изменений взрослых самок, которые происходят при переходе функции расселения к личинкам. Ранее предлагавшиеся объяснения нельзя признать удовлетворительными.

И.И. Ежиков (1953) считал, что редукция самок-чехлоносок рода *Fumea* объясняется тем, что самка выходит из куколки с уже готовыми к откладке яйцами. Однако у многих чешуекрылых самки, хотя и без признаков редукции крыльев, не нуждаются в дополнительном питании и выходят из куколок с созревшими яйцами. И.И. Ежиков и сам видел неудовлетворительность такого объяснения.

Правильно уловил существующую обратную зависимость между развитием яичников, с одной стороны, и крыльев и других локомоторных органов — с другой, Эггерс (Eggers, 1938). Однако этот автор пришел к неверным выводам о том, что направление эволюции при редукции крыльев объясняется «филетическими эндогенно управляемыми корреляционными системами». Критикуя Эггерса, И.И. Ежиков справедливо отметил, что, принимая такое допущение, пришлось бы допустить и то, что у самки и самца одного вида корреляционные условия различны.

Несостоятельно и объяснение Д.М. Федотова (1940), считающего, что редукция крыльев зимней пяденицы связана с тем, что переход имагинальной стадии к жизни в позднеосенний период сделал крылья вредными для самок, «так как бабочки, теряющие от холода обычную подвижность, легко заносятся ветром далеко от кормовых растений». Если вспомнить, что самцы у зимней пяденицы нормально крылаты, летают в это же время и благодаря развитым крыльям не только не «заносятся ветром далеко от кормовых растений», но даже, наоборот, прилетают к находящимся на них самкам для спаривания, объяснение, данное Д.М. Федотовым, теряет всякую убедительность.

Не простым приспособлением к условиям обитания данной стадии, как полагал Д.М. Федотов, и не неизвестно какими «внутренними факторами», ведающими перераспределением пластического материала в ходе онтогенеза, как думал Эггерс, вызывается редукция крыльев у самок пассивно расселяющихся форм.

Регрессивное направление эволюции постэмбрионального развития самок связано не с утратой крыльев, а с утратой функции активного расселения. Это обстоятельство следует особенно подчеркнуть, так как бескрылость сама по себе, не связанная с утратой расселительной функции имагинальной стадией, не приводит к регрессивным изменениям.

Адаптивная к условиям жизни имаго бескрылость наблюдается во многих группах насекомых при сохранении прогрессивного течения онтогенеза. Это происходит, например, в связи с приспособлением к жизни в аридных условиях (степные и пустынные чернотелки, например, *Pimelia*, земляные усачи *Dorcadion*, хлебные жужелицы *Zabrus*, кравчики *Lethrus*, долгоносики *Brachycerus* и т. д.).

Такие бескрылые насекомые, как долгоножка *Chionea*, ледничники *Boreus* активны в периоды, когда значительная часть поверхности почвы бывает под снегом, и действительно есть опасность их сноса ветром в места, где насекомые могут погибнуть. Несомненна адаптивность утраты крыльев у антарктических хирономид *Belgica antarctica* (Gressitt and al., 1963), многих жуков нивальной зоны Гималаев (Mani, 1962). Но в таких случаях «адаптивной бескрылости» самки не утрачивают высокой подвижности; кроме того, самцы обычно тоже бескрылы.

В случае же всех ранее разобранных насекомых утрата самками функции расселения ведет к бескрылости, которую можно назвать «оотрофной», так как она связана не с приспособлениями этой стадии к неблагоприятным условиям среды, а с использованием пластического материала локомоторных органов для продукции яиц.

РАССЕЛЕНИЕ, «РАССЕЛЕНИЕ ПРИЗНАКОВ» И ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ

Тенденция к некоторому регрессу самок по сравнению с самцами характерна для многих видов насекомых, активно расселяющихся в имагинальной стадии. Эта тенденция выражается в меньшей подвижности самок, в большей их тяжеловесности, в более слабом развитии органов чувств (особенно усиков, глаз) и т.д. Эта общая тенденция к регрессу самок связана с особенностями полового диморфизма насекомых и с различиями функций видовой жизни обоих полов.

Выше было показано, что активное расселение обеспечивает попадание особей в условия, отвечающие требованиям вида, определяет возможности развития следующего поколения вида. Расселение, т.е. функция сохранения вида, всегда обеспечивается самкой. В подавляющем большинстве разобранных случаев, даже у видов с наиболее дегенерировавшими самками, самцы сохраняют подвижность, в их развитии не происходит редукции локомоторных органов и органов чувств, которые прогрессивно развиваются (рис. 4–8, 10, 13, 15, 16).

Половой диморфизм имагинальной стадии у насекомых с тенденцией к редукции органов активного движения самок связан с половым диморфизмом гамет и имеет кардинальное значение для эволюции видов. Известно, что все группы амфимиктических видов эволюционируют быстрее и в большем числе направлений, чем близкие группы апомиктических. Половой процесс имеет много общего с расселением. Если расселение обеспечивает попадание особей в благоприятные условия, способствующее дальнейшему сохранению вида, то амфимиксис имеет аналогичное значение для сохранения и дальнейшего развития наследственных зачатков и признаков. Всякий признак и определяющая его наследственная основа (ген, группа генов) сохраняется в процессе отбора только в том случае, если вступает выгодную для дальнейшего развития и сохранения вида комбинацию с другими признаками, с другими генами. Чем больше возможность комбинаций при копуляции гамет, тем больше вероятность получения выгодных для вида комбинаций. Конечно, при ненаправленном скрещивании, при неопределенной рекомбинации признаков соответственно возрастает и вероятность отрицательных нежизнеспособных комбинаций.

Однако на ходе эволюции отрицательные комбинации мало отражаются, элиминируясь как детали или как ненормальности развития («аппаратный отбор») в понимании М.М. Воскобойникова (Woskoboïnikoff, 1932)]. При равной величине и подвижности обеих гамет обеспечивается высокая степень комбинаторики наследственных признаков, но зигота не может быть обеспечена большим количеством пластических веществ, так как подвижность клетки (гаметы) исключает обременение запасными веществами (Каммерер, 1924). Поэтому даже у протистов преобладает анизогамия, становящаяся всеобщим правилом у многоклеточных. Подвижные микрогаметы обеспечивают возможность встречи половых клеток, комбинацию наследственных признаков, а богатая желтком макрогамета обеспечивает развитие зиготы, ее дробление и дифференцировку, т.е. условия, обеспечивающие **реализацию** признака.

У многоклеточных с наружным оплодотворением, особенно у прикрепленных форм, размножающихся без спаривания, половой диморфизм выражен слабо, «расселение» генов, «расселение» признаков осуществляется гаметами. Так как основная масса зиготы – это масса макрогаметы, расселительная функция амфимиктических видов всегда выполняется самкой: следующее поколение начинает жизнь в местах, где отложены яйца или родились детеныши.

Поскольку дальнейшее выживание потомства **зависит** и от числа потомков, и от обеспеченности желтком (при яйцеродности) или от степени развития зародыша (при живородности), т.е. в том или ином случае от массы воспроизводимого потомства, сам-

ки в период размножения становятся менее подвижными. Незначительная же общая масса даже астрономически большого числа сперматозоидов не утяжеляет организм самца. Поэтому самцы в процессе эволюции могут закреплять и повышать подвижность, способствующую встрече полов.

При внутреннем оплодотворении у спаривающихся многоклеточных животных ведущее значение для осуществления перекрестного оплодотворения имеет подвижность спаривающихся особей, а не гамет. Это доказывается существованием неподвижных сперматозоидов у ракообразных.

Активное движение половозрелых особей навстречу друг другу для сохранения в потомстве наследственного зачатка имеет такое же значение, какое для вида при активном расселении имеет передвижение самки, а собственно движения сперматозоида аналогичны коррективным движениям личинки I возраста при активном расселении имаго.

В общем, для насекомых, имеющих внутреннее оплодотворение, характерно то, что у них фенотипические половые отличия признаков половозрелых особей, как правило (есть и исключения, например, фиговые опылители!), отражают фенотипические различия гамет.

Для большинства амфимиктических видов характерно то, что один самец может оплодотворить много самок, обеспечивая «расселение» наследственных признаков.

Для самок характерна большая степень развития средств пассивной защиты (покровительственная форма и окраска, щитки и чехлики, скрытый образ жизни и т.д.). Подвижные же самцы в этом случае становятся объектами более интенсивного отбора — они бывают ярко окрашены, подвижны вне укрытий и т.д., что ведет к более интенсивной борьбе за существование среди самцов.

Таким образом, для сохранения вида большее значение имеют самки, а для сохранения наследственных зачатков, для изменчивости вида и для его эволюции — самцы.

Метко сказано не биологом, а замечательным писателем Анатолем Франсом, что «представление о виде обязательно включает и представление о его эволюции» (Anatole France, «Sur la pierre blanche»).

ЛИТЕРАТУРА

- Борхсениус Н.С., 1956. К вопросу о путях эволюции Coccoidea, Зоол. ж., т. XXXV, вып. 4: 546-553.
- Воронцов А.И., 1958. Массовое появление непарного шелкопряда в Московской области, I Межвузовск. копф. по защ. леса, Тезисы докл., II: 19-20,
- Гиляров М.С., 1945. Влияние характера расселения на ход онтогенеза насекомых, Ж. общ. биол., т. 6, № 1: 26-36.
- Гиляров М.С., 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых, Изд-во АН СССР, М.-Л.
- Гиляров М.С., 1957. Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых, Зоол. ж., т. XXXVI, вып. 11: 1687-1697.
- Гиляров М.С., 1960. Некоторые общие задачи эволюционной морфологии беспозвоночных, Усп. совр. биол., т. 49, вып. 2: 215-224.
- Гиляров М.С., 1964. Современные представления о гомологии, Усп. совр. биол., т. 57, вып. 2: 300-316.
- Ежиков И.И., 1953. К организации чехлоносок рода *Fumea* (Lepidoptera, Psychidae), Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 8: 154-168.
- Захваткин А.А., 1931. Паразиты кубышек саранчевых, 1. Ташкент.
- Каммерер П., 1924. Общая биология, М.

- Федотов Д.М. 1940. Явление редукции органов в онтогенезе зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.), Сб. статей пам. акад. А. Н. Северцова, Изд-во АН СССР, II: 123-208, М.- Л.
- Федотов Д.М. 1945. Постэмбриональное развитие и регресс чехлоноски *Pachytelia unicolor* Hufn. (Lepid., Psychidae), Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 6: 623-653.
- Федотов Д.М. 1947. Состояние вредной черепашки в период депрессии численности, Сб. "Вредная черепашка", II: 3-18, Изд-во АН СССР, М.
- Федотов Д. М. 1955. Критический разбор основных и некоторых частных обобщений А. Н. Северцова, Зоол. ж., т. XXXIV, вып. 1: 216-232.
- Шарп Д., 1910. Насекомые, Изд. Брокгауз-Ефрон.
- Чудакова И В., Бочарова-Месснер О. М., 1965. Изменение функциональных и структурных особенностей крыловых мышц домового сверчка (*Acheta domestica* L.) в онтогенезе, Докл. АН СССР, 164, 2: 467-472.
- Шаров А.Г., 1953. Развитие щетинохвосток (Thysanura, Apterygota) в связи с проблемой филогении насекомых, Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 8: 63-127.
- Шмальгаузен И.И., 1958. Регулирующие механизмы эволюции, Зоол. ж., т. XXXVII, вып. 9: 1291-1306-1964. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии, Изд-во "Наука".
- Щербаков Ф.С., 1914. Заметка о непарном шелкопряде *Lymantria dipar* L., Тр. Естеств.-истор. муз. Таврич. губ. земства, III.
- Balachowsky A.S. (red.), 1962. Entomologie appliques a l'agriculture. I. Coleopteres, Masson et Co, Paris.
- Besuchet C. 1956. Biologie, Morphologie et Systematique des Rhipidus, Mitt. Schweiz. Entomol. Ges., 29, 2: 73-144.
- Bourgogne J., 1951. Ordre des Lepidopteres. Traite de Zoologie, ed. par P.-P. Grasse, X, 2: 174-428.
- Castro A. R., 1947. Fauna entomologica de la vid en Espana. IV. Coleoptera, Trab. Inst. Espan. Entomol. Madrid: 1-133.
- Eggers F., 1938. Das Prinzip der phyletischen endogen geleiteten Korrelationssysteme, Zool. Anz., 122, 7/8.
- Escherich K., 1923. Forstinsekten Mitteleuropas. Bd. II, Toil I., Yerl. P. Parey, Berlin. Gressitt J. L., Leech R. E., Wise K.A.J., 1963. Entomological Investigations in Antarctica, Pacif. Insects, 5, 1: 287-304.
- Illies J., 1960. Die erste auch im Larvenstadium terrestrische Plecoptera, Mitt. Schweiz. Entomol. Ges., 33, 3: 161-168.
- Imms A. D., 1951. A Textbook of Entomology, Methuen and Go, London.
- Jeannel R. 1949. Ordre des Coleopteres, Traite de Zool., 6d. par P. P. Grasse, IX: 771-1077.
- Kaszab Z., 1963. Merkmale der Adaptation, Spezialisati0n, u. s. w. bei den Meloiden (Coleoptera), Acta Zool. Acad. Sci. Hung., 9, 1/2: 135-175.
- Kelner-Pillaut S., 1960. Biologie, ecologie d'Enoicyla pusilla Burm. (Trichopteres) Ann. Biol., 36, 1/2: 51-96.
- Mani M.S., 1962. Introduction to High Altitude Entomology, London. Methuen and Co.
- Naumann F., 1937. Zur Reduktion des Saugriissels bei Lepidopteren und deren Beziehung zur Flugelreduktion, Zool. Jb., Abt. Syst., 70.
- Palmen E., 1944. Die anemohydrochore Ausbreitung der Insekten als Zoogeographischer Faktor, Ann. Zool. Soc. Bot. Fennicae "Vanamo", 10. 1: 1-262.
- Schwerdtfeger F., 1957. Die Waldinsekten, Verl. P. Parey, Flamburg und Berlin
- Snodgrass R. E., 1944. Insects, their Ways and Means of Living, Smithsonian Inst. Ser. V, 5: 1-366.
- Woskoboinikoff M. M., 1932. Der Apparat der Kiemenatmung bei Fischen, Zool. Jb. Anat., 55.

**THE EVOLUTION OF INSECTS TRANSITING TO PASSIVE DISPERSAL,
AND THE FEED-BACK PRINCIPLE IN RELATION TO PHYLOGENETIC
DEVELOPMENT**

M.S. GHILAROV

S u m m a r y

Dispersal that can be realized actively or passively is one of the most important functions in the life-cycle of each species. The success of active dispersal depends upon the capacity of the organism for locomotion, the development of locomotory and sense organs being realized, as a rule, by the definitive ontogenetic stage of progressively developing animals. Passive dispersal is the more effective the greater is the number of the individuals dispersing and the smaller their biomass; it is realized by juvenile stages and requires a fecundity increase, this latter being associated with regressive features in adult females in the period of reproduction. The evolution of Pterygota has been directed towards the adaptation to the active dispersal of the imaginal stage. At the active dispersal of adult insects the movements of hatched larvae themselves play the role of corrective movements only. In cases when the dispersal function transits to passively dispersing insect larvae a trend to female degeneration in adult stage is observed (in anemochorous and phoretic species).

The transition to passive dispersal requires an increase in the fecundity of females which results in an increase in their weight, which, in its turn, leads to a decrease in their motility, this latter increasing the role of passive dispersal. Thus, these changes are related by the principle of the complex positive feed-back: a change in any link causes changes in all other ones, and indirectly an increase in the initial change. Morpho- genetic and ecological correlations connected by means of feed-back direct the course of phylogenetic changes and accelerate the tempo of the evolution; this fact explains far- reaching parallelisms in passively dispersing forms. Even in insect species whose females are characterized by the features of far-reaching regressive changes due to their loss of the function of active dispersal, the males are characterized by a high capacity for locomotion (including flight and orientation in space), i. e. they retain the progressive course of the postembryonic development.

The dispersal of females provides offspring individuals getting into the conditions favorable for their further development while the active locomotion of males (when females lose motility) provides favorable combination of genes which contributes to the acceleration of the evolution of amphimictic species.

ОБЩИЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ НАСЕКОМЫХ И ВЫСШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ *¹

Представители двух наиболее прогрессивных ветвей животного мира — высшие насекомые и высшие позвоночные, перешедшие к наземному образу жизни, завоевали воздушную среду, приспособившись к дефициту влаги в атмосфере. Приспособление к жизни на суше требовало развития сходных адаптаций и у амниот-зауропод и у насекомых-птеригот. Эти приспособления следующие: относительно непроницаемые покровы (вместо проницаемых, свойственных низшим группам обитателей водоемов и почвы); урикотелия вместо аммонотелии и уротелии, свойственной низшим водным группам; вывод мочевой жидкости в заднюю кишку вместо непосредственного выведения во внешнюю среду, что характерно для водных групп; развитие погруженных дыхательных поверхностей вместо жабер или кожного дыхания; внутреннее осеменение, развившееся на базе наружного через наружно-внутреннее; клейдоскпичные яйца вместо неклеядопчных свойственных водным и низшим почвенным формам; образование амниотелической полости, отсутствующей у представителей водных и примитивных наземных групп, у которых яйца развиваются во влажной почве.

НАПРАВЛЕНИЕ ФИЛОГЕНЕЗА

Филогенетическое развитие организмов можно рассматривать как векторный процесс, так как эволюция каждого таксона характеризуется определенной скоростью и определенным направлением.

Направление эволюционного процесса определяется сложной цепью коррелятивных отношений организма со средой и отдельных частей организма друг с другом, осуществляемых по принципу обратных связей (Гиляров, 1966, 1970, 1970а). Такая регуляция приводит и к ускорению филогенеза в разных ветвях органического мира. Направленность филогенетических рядов широко известна. Таковы направленные ряды аммонитов, граптолитов и фораминифер среди беспозвоночных, рептилий и млекопитающих, лучше прослеженные на позвоночных (Renseh, 1954; Mayr, 1965). Вообще «современные эволюционисты согласны с тем, что эволюционный процесс был более или менее направленным» (Brundin, 1968). Шмальгаузен (1940) также отмечал, что «в филогении организмов явно намечаются известные пути, по которым идет преобразование организации, иногда в течение довольно длительных периодов времени. Несомненно, что в конкретных направлениях эволюции выявляются какие-то определенные закономерности. Эта закономерная направленность эволюционного процесса уже давно останавливала на себе внимание исследователей и давала повод для построения различных метафизических теорий». Позднее Блум (Blum, 1955) писал, что «эволюция, будучи процессом, протекающим во времени по одному пути, если мы оглядываемся на нее от современного состояния вглубь миллионов веков, представляется направленным процессом».

Шмальгаузен (1940) дал развернутую критику различным идеалистическим взглядам на направленность эволюции (Майварта, Эймера, Копа, Берга, Соболева и др.). Он подчеркнул, что ни автогенетические, ни эктогенетические концепции не позволяют объяснить направление эволюции, что только «организм и среда совместно определяют эволюционный процесс». Идеалистический ненаучный характер автогенетических

* Гиляров М.С. Зоологический журнал, 1975. Т. LIV, вып. 6

¹ Доклад на VII съезде Всесоюзного энтомологического общества (Ленинград, 5 февраля 1974 г.).

представлений об имманентных способностях организма к эволюционному прогрессу не требует дополнительной критики. А эктогенетические концепции, признающие только за внешней средой роль фактора, направляющего филогенез, тоже приводят к принятию изначальной способности организмов к целесообразным изменениям. Кроме того, только эктогенетические подходы не могут объяснить факты дивергентной эволюции в одной среде (Гиляров, 1942), находящие свое выражение в явлениях «контрастного амфигенеза» (Зенкевич, 1944).

Закономерная направленность филогенетических изменений объясняется тем, что число направлений эволюции по пути приспособления организма с данной организацией к конкретным условиям среды бывает невелико, а иногда возможен лишь единственный путь. Пэнтин (Pantin, 1951) показал, что протоплазма способна вырабатывать ограниченное число типов структур. Известно, например, что сократительные белки и из жгутиков и из гладких и поперечнополосатых мышц одинаковы (Prosser, Brown, 1962).

КОНВЕРГЕНТНЫЕ СХОДСТВА СТРУКТУР

Строение органов и их систем определяется принципами их функционирования и особенностями структуры. Поэтому в строении многих систем органов у представителей удаленных таксонов можно встретить черты глубочайшего сходства, возникающего по принципу конвергенции. Таково сходство половой системы орибатид и коллембол, имеющих сходный тип сперматофорного наружно-внутреннего осеменения (Schliwa, 1965), метанефридиев ланцетника и полихеты *Phyllodoce*, глаза позвоночных и двужаберных головоногих. Одинаковы и конвергентны вырабатываемые у моллюсков, членистоногих и позвоночных зрительные пигменты — родопсины (Prosser, Brown, 1962).

Параллелизмы гистологических структур отмечены Заварзиным (Zawarzin, 1925). Сходно до мельчайших подробностей строение клеток, выполняющих сходную функцию. Исследование выделительных клеток мальпигиевых сосудов насекомых и почечных клубочков позвоночных (Berkaloff, 1960) показало, что их внутренняя поверхность имеет специфически исчерченный щетковидный или сотообразный край. Это сходство прослеживается и при электронномикроскопическом исследовании (Rhodin, 1954; Beams et al. 1955). Сходство функциональных задач, решаемых клетками аналогичных органов, приводит и к их одинаковой дифференцировке, к конвергенции структур.

Не только такие частные, но и общие функциональные задачи, возникающие при существовании в одинаковых условиях, в филогенетически далеких группах, разрешаются немногими, принципиально сходными путями. Например, при активном передвижении по поверхности субстрата животное находится в градиентах двух взаимно перпендикулярных силовых воздействий. Сила тяжести определяет различия условий для спинной и брюшной сторон тела. Соппротивление среды движущемуся организму создает различия воздействий на передний и задний концы тела. Это и коррелирует и с экологическими воздействиями — спинная сторона открыта врагам, брюшная защищена субстратом, передний конец тела встречается с препятствиями, пищей, врагами и т.д., а задний — нет. Активное поступательное движение требует дифференцировки спинной и брюшной сторон, переднего и заднего концов тела при зеркально равных очертаниях (и массе) правой и левой сторон, нарушение чего приводит к нарушению правильного поступательного движения (Гиляров, 1944). Поэтому все активно передвигающиеся животные, равно как и наши транспортные средства (лодка, автомобиль, самолет и т.п.), билатерально симметричны. Во всех филогенетических рядах живот-

ных, для которых характерна активная локомоция, прослеживается выработка двусторонней наружной симметрии — неперменного залога эффективного поступательного движения. Концентрация органов ориентировки в пространстве и органов захватывания пищи на переднем конце тела (или на том участке тела, который становится передним) приводит к цефализации, независимо вырабатывающейся и как предпосылка, и как следствие приспособления к активному передвижению.

И у насекомых и у млекопитающих, несмотря на совершенно различное происхождение и на различные морфологические особенности, передний отдел тела, называемый «головой», и проморфологически и функционально чрезвычайно сходен. Удивительно сходно расположены на голове ротовое отверстие, глаза, осязательные щупики и вибриссы и т.д. По видимому, это лучшие варианты приспособлений к активному отыскыванию и захватыванию пищи. Только в двух типах животных — у членистоногих среди Protostomia и у позвоночных среди Deuterostomia высшие представители завоевали воздушную среду, перешли к наземному образу жизни, приспособившись к активности в условиях дефицита влажности воздуха. Наиболее адаптированные к жизни на суше Pterygota среди насекомых и птицы среди позвоночных перешли к наиболее совершенному способу передвижения — к машущему полету, развившемуся на совершенно различных структурных и организационных основах.

Рассмотрение путей приспособления представителей удаленных друг от друга таксонов к сходным условиям позволяет выявить общие направления их филогенеза. В этом отношении показательно сравнение тех адаптаций, которые параллельно (в морфологическом понимании - конвергентно) вырабатываются у позвоночных и насекомых при переходе от водного к наземному образу жизни. Наиболее принципиальные изменения, связанные с различиями водного режима и условий дыхания.

ИЗМЕНЕНИЕ ПОКРОВОВ

У водных и у переходящих к жизни в почве или во влажных укрытиях членистоногих покровы проницаемы для диффузии воды, ионов и газов; для мелких представителей типично кожное дыхание; степень дифференцировки покровов сравнительно невелика (развита проницаемая прокутикула, нет непроницаемой эпикутикулы, Гиляров, 1970). У скорпионов, пауков, сольпуг, хилопод, насекомых в связи с приспособлением к жизни в воздухе, не насыщенном водяным паром, произошла конвергентная дифференцировка кутикулы с образованием наружного, относительно непроницаемого для транспирации слоя — эпикутикулы. У водных позвоночных (Ichthyopsida), включая амфибий, как связанных с водой, так и переходящих к жизни вне воды (во влажных средах) тонкий эпителий недифференцирован, проницаем для испарения и газообмена. Для амфибий характерно кожное дыхание; у некоторых (безлегочные саламандры) это — единственный способ газообмена. Для освобождающихся от связи с водой позвоночных (Sauropsida) характерна дифференцировка ороговевшего многослойного эпителия, наружные роговые пластинки которого становятся аналогом эпикутикулярного слоя кутикулы наземных позвоночных.

У высших наземных членистоногих и у Sauropsida развивается одинаковое приспособление к сохранению воды в теле - более плотные покровы с водонепроницаемым наружным слоем.

ПОГРУЖЕННЫЕ ДЫХАТЕЛЬНЫЕ ПОВЕРХНОСТИ

Непроницаемость покровов определяет невозможность кожного дыхания для животных, обитающих в сухой атмосфере. Газообмен у наземных форм осуществляется с

помощью внутренних полостей, воздух в которых всегда насыщен водяным паром за счет стенок дыхательных полостей. Но потери воды при этом невелики благодаря небольшому сечению частей дыхательных полостей в местах их соединения с окружающей атмосферой. В трубчатых путях между поверхностью газообмена и атмосферным воздухом (трахейные стволы насекомых и других членистоногих с трахейным дыханием, бронхи и трахеи позвоночных) создается градиент влажности воздуха, уменьшающий интенсивность испарения с дыхательной поверхности.

У более мелких, чем позвоночные, членистоногих дыхательная система типа «легких» (развивающаяся у скорпионов и пауков, конечно, на иной основе, чем у позвоночных) недостаточно обеспечивает предохранение от потери воды дыхательных поверхностей. Поэтому членистоногие с легочным дыханием (скорпионы) привязаны к среде с влажностью воздуха, близкой к полному насыщению. В смысле снижения потери влаги при дыхании наиболее совершенна трахейная система. Но и у наземных членистоногих и у позвоночных снижение транспирации с дыхательной поверхности достигается одним путем - ее погружением (в отличие от органов водного дыхания - жабр, всегда развивающихся, как более или менее листовидные выросты).

АЗОТНЫЕ КАТАБОЛИТЫ И ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ОРГАНЫ

Экономия расхода влаги при выделении продуктов обмена достигается у наземных насекомых и у *Sauropsida* тоже сходными путями. Для большинства водных животных характерно выведение продуктов азотного обмена в виде ядовитого для плазмы аммиака (аммонотелия). Аммиак легко растворим в воде и может выводиться из клеток, соприкасающихся с омывающей их водой, путем диффузии или специальными выделительными органами — с большим количеством воды.

Другой распространенный азотный катаболит водных беспозвоночных — мочевины, значительно менее токсична, но тоже требует для выведения большого расхода воды (уреотелия). Для наиболее приспособившихся к наземному образу жизни высших насекомых и *Sauropsida* характерно образование практически нерастворимого продукта азотного катаболизма — мочевой кислоты (урикотелия), что позволяет максимально сокращать расход воды при ее экскреции. Образование мочевой кислоты происходит в организме позвоночных и насекомых разными путями (Gilmour, 1961), но конечный продукт катаболизма и его биологическое значение при освоении суши однотипны.

Как и многие другие биохимические характеристики, азотный катаболизм может претерпевать вторичные изменения. У рептилий, вторично перешедших к жизни в воде (аллигатор, водные черепахи), организм которых постоянно беспрепятственно снабжается водой, в составе выводимых продуктов белкового обмена снова в значительных количествах появляется аммиак (Needham, 1931). Аммонотелия известна и у вторичноводных насекомых (личинки поденок, стрекоз, ручейников, плавунцов и др. (Гиляров, 1970)). У водных животных экскреты выводятся непосредственно во внешнюю среду, если через специальные выделительные органы, то с большим количеством воды. При этом экскреторные органы выполняют и осморегуляторную функцию — через них выводится избыток воды.

У высших насекомых (*Ectognatha*, особенно *Pterygota*) и у многих других групп наземных членистоногих (скорпионы, сольпуги, пауки, многоножки) продукты обмена выводятся не непосредственно во внешнюю среду, а в заднюю кишку, где нерастворимые продукты обмена обезвоживаются вследствие реабсорбции воды из мочевой жидкости (смешиваемой с непереваренными остатками пищи). Типичные выделительные органы наземных членистоногих — мальпигиевы сосуды открываются в кишечный тракт на границе средней и задней кишки. У птиц мочеточники тоже открываются в заднюю

кишку (в клоаку), где происходит энергичная реабсорбция воды из мочевой жидкости (Коштыянец, 1950). И у многих высших насекомых, и у некоторых птиц реабсорбция воды осуществляется частично уже в выделительных органах (во впадающих в кишечник участках мальпигиевых сосудов — у насекомых, в петлях Генле — у птиц).

Открытие выводных протоков выделительной системы в заднюю кишку, служащее одной из предпосылок к экономии влаги при переходе к жизни на суше, наблюдается во многих группах, представители которых переходят к существованию вне воды (например, у почвенных клещей, у *Dipnoi*, из которых *Protopterus* способен к выживанию в илу пересыхающих водоемов)².

РАЗВИТИЕ ВНУТРЕННЕГО ОСЕМЕНЕНИЯ

Удивительны параллелизмы исторического развития внутреннего осеменения в рядах наземных членистоногих и позвоночных.

Для водных групп членистоногих (как и многих других водных беспозвоночных) характерно наружное осеменение (мечехвосты, декаподы). Эффективность наружного осеменения повышается при контакте полов. У декапод сперматофор прикрепляется у полового отверстия самки, но оплодотворение наружное. Для низших наземных членистоногих (скорпионы, уропиги, амблипиги, многие почвенные клещи, хилоподы, кистевики среди диплопод, энтогнатные насекомые, чешуйницы) характерно наружно-внутреннее осеменение (Гиляров, 1958, 1970). При этом способе самец откладывает сперматофор (или каплю спермы) на субстрат, а самка подхватывает его генитальным отверстием (в отсутствие самцов - у мелких более многочисленных почвенных форм, в присутствии самца - у более крупных). Особые формы поведения при наружно-внутреннем осеменении обеспечивают максимальную синхронизацию откладки сперматофора самцом и его подхватывания гонопором самки. На базе такого типа осеменения развились и многообразные способы внутреннего осеменения путем переноса спермы (сперматофора) к половому отверстию самки различными придатками, непосредственно не связанными с половым отверстием: хелицерами у сольпуг, педипальпами у пауков, III парой ног у ризинулей, видоизмененными ногами переднего отдела тела у высших диплопод, хвостовыми нитями у махилид, особым копулятивным органом у стрекоз.

У ортоптероидных и нейроптероидных насекомых при спаривании самка подхватывает выводимый самцом сперматофор придатками, связанными с половым отверстием (у самцов *Osmylus*, например, нет никакого совокупительного органа). Только у самцов высших крылатых насекомых развиваются связанные с гонопором совокупительные органы, состоящие у представителей разных отрядов из негомологичных частей (Тухен, 1970). Таким образом, у высших насекомых и других наземных членистоногих внутреннее осеменение, необходимое условие и предпосылка перехода к жизни на суше, развилось на базе наружно-внутреннего, сперматофорного (Гиляров, 1958, 1970).

У большинства рыб, у бесхвостых амфибий осеменение наружное, у всех наземных позвоночных (Amniota) — внутреннее. Но у хвостатых амфибий, наиболее близких среди земноводных к предкам наземных позвоночных (Шмальгаузен, 1964), можно проследить все этапы перехода от наружного оплодотворения к внутреннему через наружно-внутреннее. Такие ряды (конечно, сравнительные, а не филогенетические) позволяют понять происхождение внутреннего осеменения у Amniota. У углозубов

² У *Protopterus* известна и смена катаболитов — аммиак выделяется в активном состоянии, мочевины — при летовке в сухом илу.

(*Iinyobius*) самка в воде выметывает икранные мешки, а самец затем прикрепляет к вершине мешка расплывающиеся пакеты спермы (типичное наружное осеменение). У семиреченского лягушко-зуба (*Ranodon sibiricus*) тоже наружное осеменение — самцы откладывают тяжи со спермой, а самки прикрепляют к ним икранные мешки.

Типично наружное осеменение и у скрытножаберников - *Cryptobranchus* (Remane et al., 1974). У амблистом, саламандр и тритонов, размножающихся в воде, самец откладывает па грунт сперматофор, а самка захватывает его клоакой, в сперматеке которой сохраняется сперма. Процесс их наружно-внутреннего осеменения в принципе очень сходен с тем, что наблюдается у скорпионов, сколопендр, чешуйниц. Сложное поведение при спаривании сокращает время пребывания сперматофора во внешней среде. *Salamandra salamandra* размножается в воде и на суше. При размножении в воде самец откладывает сперматофор на дно, и самка его захватывает клоакой. На суше спаривающиеся особи сближаются клоаками, и самка подхватывает клоакой выводимый самцом сперматофор (аналогия со сверчками, кузнечиками, сетчатокрыльями). У лесных саламандр (*Plalodon*), размножающихся на суше, самец всегда подводит сперматофор к клоаке самки.

Из Amniota только у самцов гаттерии *Sphenodon* (*Hatteria*) нет совокупительных органов. Очевидно, у этих низших рептилий внутреннее осеменение сходно с тем, что наблюдается у размножающихся на суше хвостатых амфибий (аналогия с *Osmylus*). У всех остальных Amniota введение спермы в половые протоки самки осуществляется совокупительным органом, связанным с семяизвергательным каналом самца (аналогия с жесткокрыльями и другими высшими Pterygota).

Таким образом, у членистоногих и у позвоночных эволюция внутреннего оплодотворения в связи с переходом к наземному образу жизни осуществлялась по сходному пути в экологическом, морфо-физиологическом и этологическом планах.

Конечно, в отдельных ветвях водных беспозвоночных (брюхоногие моллюски, из ракообразных — усоногие, равноногие и др.) и позвоночных (селяхия, зубастые карповые и др.) вырабатывались адаптации к внутреннему осеменению. При этом выработавшееся у некоторых водных групп внутреннее оплодотворение облегчало их представителям выход из водной среды (брюхоногие моллюски, мокрицы).

ФОРМИРОВАНИЕ КЛЕЙДОИЧНЫХ ЯИЦ

Далеко идущие аналогии изменения типов откладываемых яиц прослеживаются при филогенетическом переходе к жизни на суше у позвоночных и членистоногих.

Яйца, развивающиеся в воде или в среде, богатой водой (почва, ткани растений), обычно неклеядоичны, по терминологии Нидхема (Needham, 1931). Неклеядоичные яйца требуют для своего развития поступления из внешней среды воды, а у морских животных - и солей. Это — тип яиц водных организмов, у которых яйца снабжены только пластическими и энергетическими веществами. У многоножек, энтогнат (коллемболы и др.), многих эктогнат, откладывающих яйца в почву (хрущи, жужелицы, саранчовые и др.), яйца также неклеядоичны. После откладки они увеличиваются в объеме, набухая за счет всасываемой из почвы воды.

Яйца многих насекомых, более приспособленных на этой стадии к развитию вне влажного субстрата, обеспечивают развитие зародыша при различной влажности. Так, яйца бабочки *Platysamia* (*Cynthia*) *cercopia* развиваются в широкой амплитуде относительной влажности воздуха (от 0 до 100%), но при насыщенности атмосферы водяным паром из яиц гусеницы выходят в 84% случаев, а в абсолютно сухой атмосфере — лишь из 7% яиц, причем, интенсивность падения веса яиц (и вылупляющихся

гусениц) пропорциональна снижению влажности воздуха (Ludwig, Anderson, 1942). Такие яйца в сущности переходного типа от неклеidoичных к клеidoичным.

Клеidoичными яйцами называются те, которые обеспечивают развивающийся зародыш всем, кроме кислорода, т.е. содержат не только необходимый запас пластических и энергетических веществ и солей, но и потребное для зародыша количество воды. Клеidoичны яйца многих жуков, например, божьих коровок, клопов (*Nysius*), палочников *Carausius morosus* (Гиляров, 1949). Ошибочно указание Нидхема (Needham, 1931), что у всех насекомых яйца неклеidoичны.

Икра рыб и яйца амфибий, развивающиеся в воде или в почве, неклеidoична. Таковы же яйца гаттерий, чешуйчатых рептилий и многих черепах, откладывающих яйца во влажную землю. У них яйца, развиваясь, увеличиваются в весе во время инкубации за счет адсорбируемой из почвы воды. Только у некоторых черепах (например, у пустынной *Testudo horsfieldi*), у крокодилов (например, у *Alligator sinensis*) и у птиц яйца клеidoичны и могут развиваться в атмосфере с дефицитом влаги.

Таким образом, и у яйцекладущих насекомых и у яйцекладущих позвоночных, по мере приспособления к развитию яиц на суше в условиях дефицита влаги, наблюдаются параллельные филогенетические изменения экологической физиологии развивающихся яиц от неклеidoичных к клеidoичным. Образно говоря, у насекомых и близких наземных членистоногих можно проследить все те же переходы постепенного освоения развивающихся яиц от внешних источников влаги, что и у позвоночных - от набухающих и требующих влаги в окружающей среде, как Squamata, к развивающимся в почве, но клеidoичным, как у крокодилов, до развивающихся вне субстрата, как у птиц.

В неклеidoичных яйцах амфибий белковый метаболизм составляет 71% в энергетическом балансе, а жировой — всего 20%, тогда как в яйцах птиц на долю белков падает лишь 6%, а на долю жиров — 80% (Сергеев, 1943). Смена белкового энергетического метаболизма жировым при переходе к наземному образу жизни связана с тем, что развитие на суше клеidoичных яиц требует обеспечения зародыша водой за счет внутренних резервов. Таким источником воды, кроме воды белковой оболочки, у высших Saugopsida следует считать метаболическую воду, образующуюся при окислении жиров как наиболее гидрогенизированных резервных веществ (Гиляров, 1948). В клеidoичных яйцах насекомых также высоко содержание жиров в сравнении с неклеidoичными.

РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫШЕВЫХ ОБОЛОЧЕК

В процессе приспособления к среде, не обеспечивающей поступление воды к зародышу, нуждающемуся в доступе кислорода, развиваются плотные яйцевые и зародышевые оболочки. При развитии яиц во влажной почве у амфибий размеры желтка относительно велики. Желток в таком случае остается длительное время вне тела эмбриона, что особенно выражено у гимнофион. Обилие желтка обеспечивает переход к прямому развитию. В таких случаях зародыш оказывается погруженным в массу желтка, который защищает его от соприкосновения с наружными яйцевыми оболочками. При развитии яиц в почве, влажность которой сильно колеблется, соприкосновение нежных зародышевых тканей с более или менее твердыми яйцевыми оболочками, через которые может происходить (при дефиците влажности воздуха в окружающей среде) частичное подсыхание содержимого яйца, может быть губительным для зародыша.

У всех наземных позвоночных зародыш развивается под защитой собственных оболочек (амнион и сероза), образующих амниотическую полость, постоянно заполненную амниотической жидкостью. Развитие зародышевых оболочек обеспечивает

постоянное пребывание эмбриона в водной среде, даже если яйцо развивается в сухой атмосфере. Развитие амниотической полости справедливо рассматривается как одна из основных предпосылок к наземному образу жизни яйцекладущих *Sauropsida* (Северцов, 1939; Сергеев, 1943).

Аналогично шло приспособление к развитию зародыша в защищенных скорлупой клейдоических яйцах насекомых (Гиляров, 1949, 1970; Jura, 1972; Anderson, 1972). У низших ателоцерат (многоножки) и энтогнат (коллемболы, вилухостки), у которых развитие неклеидочных яиц происходит во влажном субстрате, зародыш в ходе развития погружается в желток (аналогично тому, что бывает в откладываемых в почву яйцах амфибий). Но у эктогнатных насекомых, у щетинохвосток и *Pterygota* вокруг тела зародыша развивается настоящая амниотическая полость. Зародышевые оболочки предохраняют ткани эмбриона от контакта со скорлупой и от возможного деформирующего подсыхания. Итак, проблема развития яиц на суше — в почве с колеблющейся влажностью или в атмосфере у позвоночных *Amniota* и у насекомых, т.е. в двух разных типах из разных филогенетических стволов целомических многоклеточных — решается сходным способом, по-видимому, наиболее удачным применительно к нежным зародышевым тканям.

У высших позвоночных и у насекомых можно отметить ряд приспособлений, которые возникают не как адаптации непосредственно к жизни на суше, но способствующих освоению воздушной среды. К таковым можно отнести развитие живорождения у млекопитающих и у ряда двукрылых (*Hippoboscidae*, *Glossina*). Живорождение защищает ранние стадии развития от неблагоприятного влияния иссушения, как и от других неблагоприятных воздействий. Поэтому оно, хотя и способствует освоению воздушной среды, но не является обязательной его предпосылкой. Настоящее живорождение (с формированием образований, аналогичных плаценте млекопитающих) можно встретить и у морских форм (селяхия среди позвоночных) и у примитивных наземных форм, нуждающихся в высокой влажности воздуха (близкие к членистоногим онихофоры).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные сравнения не исчерпывают признаков параллельного развития организации высших позвоночных и насекомых. Можно еще разобрать роль передвижения с помощью членистых конечностей — признак настолько существенный, что Фоксон (Foxon, 1935) считал его достаточным для заключения о происхождении ракообразных от наземных форм. Но и приведенные выше примеры достаточно иллюстративны.

Завоевание суши насекомыми было связано с переходом к фитофагии, к питанию высшими растениями, которые для них стали источником не только пищи, но и влаги. Расцвет высших позвоночных также связан с использованием высших растений, с «зерноядностью» для многих групп птиц, с зерноядностью и особенно «травоядностью» для млекопитающих.

Приведенные факты показывают, что филогенетическое развитие направляется общими принципами функционирования организма, общими потенциями его плазмы, клеток и тканей, а также условиями среды, к существованию в которых приспособляется данная группа.

Возможности функционирования организма на всех стадиях онтогенеза в конкретных условиях среды ограничивают число возможных реальных путей и направлений филогенеза. Анализ параллелизмов, примеров решения физиологических задач сходными путями на базе негомологичных структур при переходе к новой среде позволяет глубже понять общие направления и закономерности эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

- Гиляров М.С., 1942. О причинах дивергентной эволюции обитающих в почве личинок щелкунов, Докл. АН СССР, 36, 8: 268-270.
- Гиляров М.С., 1944. О функциональном значении симметрии организмов, Зоол. ж., 23, 5: 213-215.
- Гиляров М.С., 1948. Значение почвы как среды и филогенезе наземных позвоночных, Докл. АН СССР, 60, 2: 293-296.
- Гиляров М.С., 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых: Изд-во АН СССР, М. 273 с.
- Гиляров М.С., 1958. Эволюция способов оплодотворения наземных членистоногих, Зоол. ж., 37, 5: 707-737.
- Гиляров М.С., 1966. Эволюция насекомых при переходе к пассивному расселению и принцип обратной связи в филогенетическом развитии, Зоол. ж., 43, 1: 3-23.
- Гиляров М.С., 1970. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше: Изд-во «Наука», М.
- Гиляров М.С., 1970а. 276 с. Закономерности и направления филогенеза, Ж. общ. биол., 21: 171-188.
- Зенкевич Л. А., 1944. Очерки по эволюции двигательного аппарата животных, Ж. общ. биол., 4, 3: 129-171.
- Коштоянц Х. С. 1950. Основы сравнительной физиологии. I: 523, Изд-во АН СССР, М.- Л.
- Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции: Изд-во АН СССР. М. 610 с.
- Сергеев А. М., 1943. Эволюция эмбриональных приспособлений рептилий. Изд-во «Сов. наука», М.
- Шмальгаузен И.И., 1940. Пути и закономерности эволюционного процесса: Изд-во АН СССР, М. 272 с.
- Шмальгаузен И.И., 1964. Происхождение наземных позвоночных, Изд-во «Наука» М.
- Anderson D.T., 1972. The development of Hemimetabola. Ibidem. Holometabola: In: S., I. Counce, C. H. Waddington (Eds.) «Developmental Systems, Insects», Acad. Press, I: 95-241, London- New York.
- Beams H. A., Tahmisian T. N., Devine R. I. 1955. I. Biophvs. Biochem. Cytol : I: 147-211. (cited after W. Rockstein, ed). Physiol, of Insects. III: 189-258, Acad. Press, New York-London.
- Berkaloff A., 1960. Contribution a l'etude des tubes de Maipighi et de l'excretion chez les insectes. Ann. Sci. Nat., 12-me serie. 2: 871 -947.
- Blum H. F., 1955. Times arrow and evolution (2^d ed.): 1-256. Princeton Univ Press, Princeton, N. Jersey.
- Brundin L., 1968. Application of phylogenetic principles in systematics and evolutionary theory. Current problems of lower vertebrate phylogeny, Nobel Symp., 4: 473-495, Stockholm.
- Foxon G.E.H. 1935. Some functional considerations in the origin and evolution of Arthropoda, Biologia Generalis, 11, 2: 107-121.
- Gilmour D., 1961. The biochemistry of insects: 1- 343, Acad. Press. New York.
- Jura Cz., 1972. Development of Apterygota insects. In: S.J. Counce, C.H. Waddington (Eds.) «Developmental Svstems, Insects», I: 49-94, Acad. Press, London New York.
- Ludwig D., Anderson J. M., 1942. Effect of different humidities at various temperatures on the early development of four Saturniid moths, Ecology, 23: 250-274.
- Mayr E., 1965. Selektion und die gerichtete Evolution. Die Naturwissenschaften, Jg. 52, H. 8: 173-180.
- Needham J., 1931. Chemical embryology, 1-3, Univ. Press, Cambridge.
- Pantin C. F. A., 1951. Organic design. Advancement of Science, 8: 138-150.
- Prosser L., Brown Fr.A., 1962. Comparative animal phvsiology, 2^d ed., London. Remane A., Storch V., Welsch U., 1974. Kurzcs Lehrbuch der Zoologie. 2. Aufl. VEB G. Fischer: 1-492, Jena.
- Rensch B., 1954. Neuere Probleme der Abstammungslehre: 1-417, 2. Aufl. Stuttgart, Ferd. Enke Verl.
- Rhodin J., 1954. Correlation of ultrastructure organization and function in normal and experimentally changed proximal cell of the mouse kidney: 1-62, Stockholm.
- Schliwa W., 1965. Vergleichende anatomisch-histologische Untersuchungen uber die Spermatophoren-Bildung bei Collembolen, Zool. Jr., Anat., 82: 445- 520.
- Tuxen S. L. (ed.), 1970. Taxonomist's glossary of genitalia of insects: 1- 359, 2-d ed., Copenhagen.
- Zawarzin A. A., 1925. Der Parallelismus der Strukturen als ein Grundprinzip der Morphologie, Z. Wiss. Zool., 124.

GENERAL TRENDS OF EVOLUTION COMMON BOTH TO INSECTS AND HIGHER VERTEBRATES**M.S. GHILAROV**

Institute of Animal Evolutionary Morphology and Ecology, USSR Academy of Sciences (Moscow)

S u m m a r y

Representatives of the two most progressive phyla of animal kingdom, higher insects and higher vertebrates, after the transition to the terrestrial mode of life have conquered the air environment adjusting themselves to the deficiency of moisture in the atmosphere. As a result of this adjustment, similar adaptations developed both in Amniota-Sauropsida and in Insecta-Pterygota. These adaptations are as follows: relatively impermeable tegument (instead of the permeable one of water and soil dwelling inferior groups); uricotelv instead of ammonotelv and ureotelv of lower aquatic groups; opening of excretory ducts into the hind gut instead of outside in aquatic forms; development of respiratory cavities immersed under the body surface instead of gills or skin respiration; internal insemination developed from the external one through the external-internal spermatophore insemination; cleidoic eggs instead of uncleidoic ones of aquatic and lower soil dwelling groups; formation of amniotic cavity absent in aquatic and primitive groups in which eggs develop in the moist soil. Parallelisms in adaptations solving in similar ways physiological problems on the basis of non-homologous structures in both the phyla due to the transition to a new environment allow to comprehend the general trends of their evolution.

О ФУНКЦИОНАЛЬНОМ ЗНАЧЕНИИ СИММЕТРИИ ОРГАНИЗМОВ*

Симметрия — один из характернейших признаков подавляющего большинства организмов. Симметрично обычно наружное строение организмов, например, у позвоночных билатерально симметричны общие очертания тела, скелет и система локомоторных органов, но симметрия не охватывает полностью всей висцеральной системы. Особенности же наружного строения имеют обычно адаптивное по отношению к среде значение. Именно по характеру общих очертаний тела, коррелирующих с условиями обитания, экологи классифицируют «жизненные формы».

Для познания основных принципов строения организмов интересно провести функциональный анализ основных морфологических признаков живых существ, одним из которых является симметрия. Имеет ли симметрия функциональное, адаптивное значение?

Каждый организм нуждается в определенных условиях среды и должен противостоять силам среды, выводящим его из выгодного для него положения и месторождения, т.е. организм должен находиться в определенном равновесии с силовыми воздействиями среды. Наиболее универсальным силовым воздействием, которому подвергаются организмы, является действие силы тяжести.

Лишь в отношении более мелких, обитающих в морской воде (с удельным весом больше единицы) организмов, находящихся в ней во взвешенном состоянии, сила тяжести вполне уравнивается весом вытесненной воды. Поэтому среди планктонных Protozoa, практически лишенных способности к самостоятельным активным передвижениям, могли возникнуть формы с полиаксонным шарообразным строением, находящиеся в состоянии безразличного равновесия (Radiolaria, Heliozoa).

В отношении всех более крупных организмов действие силы тяжести создает резко различные статические и динамические условия для сторон, обращенных к поверхности земли, и для сторон, обращенных вверх. Создается различие силовых соотношений для различных частей организма в направлении вертикальной оси. В случае обитания в более или менее неподвижной среде и отсутствия способности к активному передвижению, силовые воздействия в плоскостях, перпендикулярных к вертикальной оси, одинаковы со всех сторон. Поэтому для поддержания равновесия, необходимой для организма устойчивости, в том случае, если неподвижный организм обитает на горизонтальной поверхности¹, наиболее выгодной формой является радиально-симметричная.

Радиальная симметрия в условиях покоящейся среды (или среды с равновероятными со всех сторон изменениями давления) при наименьшем развитии опорных приспособлений обеспечивает наибольшую устойчивость, наиболее прочное равновесие. Поэтому радиальная симметрия выработывалась у животных, ведущих прикрепленный образ жизни (Coelenterata), и даже у вторично неподвижных форм (Pelmatozoa — Crinoidea)². Радиально симметричны плодовые тела высших грибов (Agaricaceae, Boletaceae), апотеции Sclerotinia и т.д.; также радиально симметричны и общие контуры свободно растущих укореняющихся растений: сечение ствола и проекция кроны

* Гиляров М.С. Зоологический журнал, 1944. Т. XXIII. Вып. 5.

¹ Поверхность суши, или дно моря в среднем можно принять за горизонтальные поверхности.

² Тенденция к образованию форм с наружной радиальной симметрией наблюдается при переходе к неподвижному образу жизни даже у таких типичных Bilateria, как насекомые (Coccidae).

деревьев — круг, сечение соломин средним можно принять за горизонтальные поверхности, проекция на горизонтальную плоскость куста злака — круг и т.д.

Изменение силовых соотношений в каком-либо из направлений, перпендикулярных к вертикальной оси, создает различие условий в этом направлении, в зависимости от того, обращены ли части организма в сторону действия этого фактора, или в противоположную. Под воздействием таких факторов радиальная симметрия заменяется билатеральной, обеспечивающей наибольшую устойчивость при совокупном действии силы тяжести и силы, перпендикулярной к ней.

В простейших случаях билатеральная симметрия может быть обусловлена прямым воздействием среды (у генотипически радиально-симметричных организмов), возникающая под непосредственно формирующим воздействием внешних сил («механоморфозы» по терминологии Sachs и Herbst)³. Так, например, билатерально-симметричны кроны открыто растущих деревьев в местностях с постоянным, преобладанием определенно-го направления ветра — плоскость симметрии проходит в этом направлении.

Активное поступательное движение организмов создает неодинаковые условия сопротивления среды (части, обращенные в направлении движения, испытывают большее сопротивление). Вследствие этого у всех активно передвигающихся животных развивается билатеральная симметрия, в некоторых случаях даже вторично, как, например, у Echinozoa (Regularia — Irregularia). Отсутствие билатеральной наружной симметрии приводило бы к затруднению фиксации положения тела при остановках и изменениях направления движения, а также при быстром передвижении, что делало бы животных менее жизнеспособными⁴.

Билатеральная симметрия развивается также у неподвижных организмов, обитающих на негоризонтальных субстратах.

Так, например, фенотипически билатерально-симметричны растущие на наклонных субстратах плодовые тела Agaricaceae, билатерально-симметричны стволы деревьев, растущих на крутых склонах, и т.д.

Неодинаковые силовые воздействия, обусловленные прикреплением проксимальных частей к поверхности, наклонной к горизонтальной плоскости, приводят к образованию генотипически закрепленных билатерально-симметричных структур (например, листья высших растений). Билатерально-симметричны радиальные органы радиально-симметричных организмов (лепестки правильных цветов Angiospermae, лучи Coelenterata и Crinoidea и т.д.)⁵. В этом случае билатеральная симметрия возникает вследствие неодинаковых условий сопротивления силе тяжести проксимальной (укрепленной) и дистальной (свободной) частей. Отсутствие билатеральной симметрии радиальных органов потребовало бы развития дополнительных опорных образований для поддержания их в определенном положении, т.е. было бы невыгодно для организма.

Таким образом, симметрия (радиальная у прикрепленных к горизонтальному субстрату, билатеральная у активно движущихся организмов или у прикрепленных к наклонному субстрату) является полезным признаком с ярко выраженным адаптивным характером. Наружная симметрия — один из характернейших общих признаков организации живых существ — признак, экологически обусловленный. Поэтому сходные

³ По Ю. А. Филипченко — «морфозы».

⁴ Асимметричны только немногие неподвижные или малоподвижные животные

⁵ Интересно, что в большинстве случаев «правильные» (актиноморфные радиально-симметричные) цветы и соцветия у Angiospermae возникают на вершинах вертикальных побегов, а «неправильные» (зигоморфные билатерально-симметричные) — на боковых, наклонных или горизонтальных.

типы симметрии⁶ возникают независимо в самых разнообразных ветвях органического мира, возникают по принципу конвергенции.

ON THE FUNCTIONAL SIGNIFICANCE OF THE SYMMETRY OF ORGANISMS

M. GHILAROV

Entomological Laboratory Rubber Plants Institute Moscow

Summary

Each organism needs certain conditions of the environment and must resist the forces, which bring it out of beneficial for it position and location.

The most universal influence upon the organism is that of gravity.

Only among the minute microscopical suspended in water organisms, which are in the indifferent equilibrium, there are those with polyaxonal symmetry (Radiolaria, Heliozoa).

The differences between the upper and under sides in larger organisms in the cases of the fixed life-habits in immobile medium on the horizontal substrate leads to the formation of radial symmetry.

The changes in the acting of forces of medium in one of directions, perpendicular to the vertical axis, leads to the bilateral symmetry – modificationary (f. i., the form of trees in localities with the certain direction of wind) or hereditary fixed (f. i., the most part of actively removing animals). The inhabiting on the non-horizontal substrates also leads to the formation of bilateral structures of modificationary character in radially symmetrical forms (f. i., the stems of trees growing on the stony slopes). The radial organs of Radiates and such structures as the leaves of Dicotyledones are also of bilateral symmetry, but hereditary fixed.

The external symmetry is the adaptive peculiarity of organisms, the peculiarity ecologically determined and therefore the similar types of the symmetry emerge in different branches of the organic life following to the principle of convergentation.

⁶ Разобранная функциональная обусловленность симметрии — необходимое следствие дифференциации частей организма.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ГОМОЛОГИИ*

Проблема гомологии за последние 20 лет снова приобрела актуальность и стала широко дискутироваться в зоологической литературе. Этот интерес вызван, в основном, новыми тенденциями в развитии систематики, получившей теперь за рубежом известность под названием «new systematics (новая систематика)». Современная «новая систематика» строится на основе синтеза данных морфологического изучения и представлений генетики, экологии, биохимии, эволюционных идей и т.д.

Возрождение интереса к проблемам систематики и лежащей в ее основе филогенетики совершенно понятно, так как классификация явлений представляет собой основу не только биологического, но и всякого научного исследования вообще. Классификация — это и самый начальный этап исследования, позволяющий разграничивать изучаемые явления, и его завершающий этап, дающий возможность видеть связи между явлениями, оценивать степень их общности.

На начальном этапе исследования, когда требуется как-то разграничивать изучаемые объекты или явления, часто довольствуются системой, построенной на произвольно выбранных признаках. Этот этап исследований, столь характерный для всей зоологической науки периода массового накопления эмпирических данных, нашел выражение в известной формулировке Ж. Кювье, считавшего, что задача естествоиспытателя — называть, описывать, классифицировать.

Если на аналитическом этапе исследования бывает плодотворно применение даже искусственной системы, то на том этапе, когда возникает необходимость синтеза знаний, искусственные системы перестают удовлетворять (они могут даже тормозить синтез), возникает необходимость построения естественной системы, объективно отражающей закономерности процессов, протекающих в природе.

Отношения между группами животных пытались установить в своих классификациях Линней, Бюффон, Бонне, Кювье. Но только со времени формирования представления о преемственности исторического развития организмов, высказанного Ламарком и окончательно укрепившегося в умах зоологов после трудов Дарвина, зоологи получили возможность разрабатывать систему отношений между группами животных, отражающую специфику их исторического развития.

Индивидуальное развитие организмов исследователь или несколько поколений исследователей могут непосредственно проследить. Историческое же развитие организмов, их филогенез можно только гипотетически восстанавливать, пользуясь косвенными методами. Основной метод восстановления возможных филогенетических изменений — прослеживание у сравниваемых организмов закономерных изменений структур и органов, установление их гомологии.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОНЯТИЯ ГОМОЛОГИИ

Представление о гомологичных органах возникло ранее, чем оформилось представление об историческом развитии организмов, еще в идеалистический период развития морфологии.

Оуэн (Owen, 1838) называл гомологичными «одинаковые органы у разных животных при любом варьировании формы и функций». Применяя другой термин, этим понятием пользовался и Жоффруа Сент-Илер. В таком «классическом» (по сути геомет-

* Гиляров М.С. *Успехи современной биологии*, 1964. Т. 57, в. 2.

рическом) понимании, исходящем из представлений о «плане строения», гомология — это соответствие положения данной структуры по отношению к другим структурам у сравниваемых организмов. За такое понимание гомологии» ратовал Бойден (Boyden, 1943), а у нас на близких к нему позициях стоял Беклемишев (1959), отмечавший, что в понятие гомологии входят, помимо гомотипии (построения по одному общему плану), и одинаковые связи с остальными частями организма — топографические и онтогенетические.

Подобное определение гомологии в таком же геометрическом понимании сформулировал еще ранее Нэф (Naef, 1927). По Нэфу «гомология в систематической биологии — это идеальные отношения между определенными частями многих сходных организмов, которые проистекают из того, что эти части сходным образом сопряжены естественными связями с другими частями сравниваемого целого, а поскольку эта сопряженность закономерна, могут быть обозначены определенным единым понятием».

Таким образом, и сравнительные анатомы прошлого, и многие современные исследователи ограничивают понятие гомологии топографическим сходством структур, применяя этот термин только к морфологическим явлениям (хотя, например, формулировку Нэфа можно трактовать и шире).

Представление об эволюции органического мира, ставшее общепризнанным после работ Ч. Дарвина, позволило по-новому подойти к вопросу о гомологии. Сходство гомологичных органов, которое морфологи идеалисты рассматривали лишь как выражение единства «плана строения» (т.е. отражение «идеи творца»), получило материалистическое объяснение, стало трактоваться как результат общности, единства происхождения организмов. Это представление о единстве происхождения организмов находит отражение в большинстве последарвиновских определений, начиная с Гегенбаура (Gegenbaur, 1898), который писал, что «гомологией (в тесном смысле слова) обозначают отношение между двумя органами одинакового происхождения, которые, следовательно, развились из одного зачатка и обнаруживают одинаковое морфологическое строение»¹. В наше время именно общность происхождения становится основным критерием понятия гомологии. Так, в «Словаре филоософских понятий» (Eisler, 1925) отмечается, что в биологии гомология обозначает морфологическую равноценность или родство. В «Webster's New International Dictionary» дается следующее определение: «...гомология — сходство типа строения между частями или органами у разных организмов, обязанное происхождением от общего предка». Четкое высказывание по этому поводу мы находим у де Бира, утверждавшего, что единственный критерий, которому должен удовлетворять орган, чтобы быть признанным гомологичным, состоит в том чтобы он происходил от одного и того же образования у общего предка (de Beer, 1928). Предельно ясно эта концепция гомологии сформулирована недавно Симпсоном (Simpson, 1958, 1961): «...гомология — сходство, обусловленное происхождением от общего предка». Хотя такое представление для современных сравнительных морфологов кажется бесспорным и само собой разумеющимся, оно представляет собой грубейшую логическую ошибку. При таком определении в качестве критерия гомологии принимается представление о филогенетическом родстве, тогда как филогенетическое родство, в свою очередь, устанавливается на основе нахождения гомологии, т.е. получается типичный случай порочного круга доказательств. Логическую несостоятельность определения гомологии на основе общего происхождения отмечали многие авторы (Woodger, 1945; Remane, 1961; Kalin, 1962). Справедливо замечание Гримстона (Grimstone, 1959) о том, что, хотя сходства, открытые сравнительными анатомами (го-

¹ Перевод дан по цитате у И.И. Шмальгаузена (1935).

мологии), и могут быть объяснены в терминах эволюционного учения, но это не метод их установления.

Филогенетические отношения, особенно в многочисленных типах беспозвоночных, постоянно подвергаются пересмотру, и в отношении большинства групп до сих пор нет ни единого мнения, ни безусловных критериев оценки филогенетических отношений. Так, не ясно, какую группу турбеллярий — Acoela или Polyclada следует считать более примитивной и, соответственно с какой группой кишечноротовых можно сближать различных червей. В.Н. Беклемишев склонен рассматривать Acoela, как более примитивную группу, по гипотезе же Ланга (Lang, 1912), вошедшей и в руководство Догеля (1947), примитивнее Polyclada, выводимые от ползающих гребневиков. Ливанов (1955) выводит и турбеллярий, и кишечноротовых, как сестринские группы от гипотетических гастрейд, а по гипотезе Хаджи (Hadzi, 1951, 1953, 1956), принятой де Биром (de Beer, 1954), наоборот, лучистые происходят от плоских червей. Таким образом, представления о связях этих двух типов в интерпретации разных исследователей выглядят очень по-разному, и вряд ли филогенетические представления могут служить надежным критерием для установления гомологии у представителей этих типов.

Вопрос о гомологии сложных глаз у членистоногих имеет большую историю и важное значение для решения филогенетических отношений в пределах типа. Однако существующие схемы филогенетических отношений между членистоногими настолько не установившиеся, что вопрос этот может оказаться диаметрально противоположно трактуемым в зависимости от взгляда исследователя, если в качестве критерия гомологии принять филогенетические отношения. Так, по Хандлиршу (Handlirsch, 1925) и ракообразные, и насекомые происходят от Trilobita, а фасеточные глаза у представителей всех классов — гомологичные образования. Если же стать на точку зрения Федотова (1924), Снодграсса (Snodgrass, 1938) и других авторов, то хелицеровые, ракообразные и трахеаты представляют разные ветви филогенетического развития. В таком случае, исходя из филогенетического критерия гомологии, черты сходства фасеточных глаз высших представителей этих групп следует рассматривать как вторично сходные (конвергентные), а не гомологичные структуры (Tiegs, Manton, 1958).

Нет единой точки зрения на Onychiuridae среди Collembola: считать ли их более примитивной или же специализированной уклонившейся группой. Их то помещают в основу системы ногохвосток (Stach, 1954) то завершают ими эту систему (Gisin, 1960).

Насекомых на протяжении XX в. то сближали с губоногими многоножками (Wagner, 1909), то выводили от трилобитов (Handlirsch, 1925), или ракообразных (Stampton, 1928), или от симфилов (Imms, 1936) и т.д.² Поэтому, например, при гомологизации разных систем органов апеллирование к филогенетическим рядам может приводить к ошибкам. Наоборот, уточнение филогенетических рядов настоятельно требует расширения круга надежно гомологизируемых структур. Установление гомологии необходимо не только для филогенетических исследований, но и для разработки проблем систематики (Simpson, 1961). Поэтому очень важно установить границы применимости этого понятия, найти надежные критерии гомологии и научиться отличать гомологии от других случаев сходства между организмами.

КРИТЕРИИ ГОМОЛОГИИ

Пытаясь очертить методы установления гомологии структур, Ремане (Remane, 1955, 1961) выделяет следующие критерии.

² Недавно нами указан целый ряд таких до сих пор не определенных филогенетических связей (Гиляров, 1960).

1. Критерий положения. Гомология выявляется на основе сходства положения структур в сравнимых системах органов. Например, мандибулы разных насекомых гомологичны.

2. Критерий специального качества. Структуры могут быть гомологизированы, даже если они занимают разное положение, но если они сходны по многим признакам, как, например, ктеноидные чешуи разных групп костистых рыб.

3. Критерий непрерывности. Несходные между собой структуры могут быть гомологизированы, если между ними имеются в сравнительном ряду образования, отвечающие первым двум критериям, например плакоидные чешуи и зубы позвоночных. Первый критерий — классический, выделенный еще Оуэном, а второй и третий представляют развитие взглядов Вестенберга (Westenberg, 1938).

Надежность гомологизации возрастает по мере увеличения числа других гомологизируемых структур в сравниваемом ряду организмов. Отсюда можно сделать также вывод, что, чем больше гомологичных признаков встречается у сравниваемых форм, тем ближе друг к другу эти формы в филогенетическом отношении. Наоборот, наличие сходства в какой-либо структуре у заведомо далеких друг от друга форм, между которыми нельзя установить филогенетических связей, у которых нет других гомологичных структур, делает сомнительной гомологизацию сходных структур.

ГОМОЛОГИЯ И ДРУГИЕ ТИПЫ НЕСЛУЧАЙНОГО СХОДСТВА

Гомологические сходства, основанные на родстве, на единстве плана строения, противопоставляют сходствам, возникающим у разных форм, как приспособление к сходным условиям существования. Применительно к последним случаям Симпсон (Simpson, 1961) применяет термин «гомоплазия». Впрочем, этот термин уже давно был предложен Ланкестером (Lankester, 1870), называвшим гомопластическими сходные в результате сходной функции структуры, о чем Симпсон не упоминает.

Разделяя эти случаи сходства на параллелизмы, конвергенции и аналогии, Симпсон делает ошибку, так как он ставит на одну ступень понятия разного ранга.

Конвергенция — понятие более общее. Это — тенденция исторического развития в сходном направлении различных форм в результате приспособления к сходным условиям, обычно при выработке сходных приспособлений. В результате конвергентного развития гомологичных структур возникают параллелизмы, а конвергенция в развитии неомологичных структур у далеких форм ведет к выработке аналогичного сходства.

Шмальгаузен (1940), подчеркивая необходимость разграничения понятий «конвергенция» и «параллелизм», пользуется термином, «конвергенция» в том смысле, которому в сравнительной морфологии со времен Р. Оуэна соответствует термин «аналогия».

Границы применения терминов «аналогия» и «параллелизм» бывают условны, особенно три принятия монофилетического происхождения животного мира. Аналогии, как правило, характеризуются поверхностным сходством. Очень часто аналогичные структуры у представителей разных типов животных носят сходное название именно по такому поверхностному, но в функциональном отношении решающему сходству (крыло птицы и крыло насекомого; плавник рыбы и плавник кальмара и т.п.).

Однако в случае параллелизмов, т.е. конвергентного сходства гомологичных структур, установить границы черт сходства, основанного на исходной гомологии, и черт сходства, базирующегося на сходстве функций, бывает очень трудно. При установлении гомологии в рядах параллельного развития бывает необходимо привлекать для сравнения такие формы, развитие которых по эколого-функциональным условиям шло иным путем. Для определения сходства функционально однотипных и исходно гомологичных, т.е. параллельных, структур Плате (Plate, 1922) применил термин «гомойология».

Для того чтобы различать случаи гомологии и гомойологин у систематически (филогенетически) более или менее близких форм, необходимо устанавливать первичные и вторичные черты в сравниваемых однотипных структурах. Универсальных критериев примитивности и вторичности нет, всегда вопрос этот должен решаться индивидуально, применительно к исследуемой группе организмов. При привлечении достаточного палеонтологического материала показателем примитивности часто может служить более раннее появление структуры в процессе исторического развития, а при сравнительном изучении рецентных форм — наличие признака у большого числа входящих в данную группу таксонов. Нередко в пределах определенной группы можно выделить общий комплекс более примитивных структур. Так, для насекомых, как и для других Arthropoda, примитивнее симметричное строение антимерных структур, чем асимметричное, гомономность, чем гетерономность; грызущий ротовой аппарат, чем другие его модификации, и т.д.

СТЕПЕНИ ГОМОЛОГИИ

Понятие гомологии было применено Р. Оуэном к органам, на основе сравнения которых и развивалось представление о гомологиях. Орган - понятие не только морфологическое, но и функциональное. Отсюда вытекают неизбежные логические трудности, которые необходимо преодолевать при установлении гомологии. Когда сравнивают такие структурные единицы, как органы, к одному и тому же образованию мы легко можем подходить с диаметрально противоположных, казалось бы, позиций — и как к гомологичным, и как к аналогичным образованиям. Например, крылья первой пары у жуков, клопов и ухверток, несомненно, гомологичны как крылья, но они же аналогичны как надкрылья.

Субэлитральная полость всех жуков гомологична. Однако как замкнутая вестибулярная камера трахейных дыхалец, защищенных сросшимися надкрыльями у обитающих в аридных зонах чернотелок *Pimelia*, жужелиц *Zabrus*, долгоносиков *Liparus* и т. п., эта камера должна считаться параллельно возникшей гомологичной структурой, развившейся, как приспособление к уменьшению потери влаги.

Хаббс (Hubbs, 1944) отмечает, что зубы всех позвоночных как производные кожного покрова могут быть гомологизированы с чешуями сельхий³, но как зубы — только с зубами других позвоночных. Банальным примером могут служить плавники китов и рыб — образования гомологичные, как локомоторные конечности, но аналогичные, как плавники. Осборн (Osborn, 1907) высказал даже мысль, что, когда мы говорим о гомологиях, в сущности всегда имеем дело с чем-то промежуточным между гомологиями и аналогиями. Часто гомологизировать можно структуры в целом, но невозможно провести гомологизацию в деталях. Например, конечности Tetrapoda можно гомологизировать с парными плавниками рыб, но нельзя найти гомологии между фалангами пятипалой конечности и частями лучей плавников. Антенны всех крылатых насекомых можно гомологизировать в целом, но нельзя провести какую-либо гомологизацию отдельных члеников пластинчато-булавовидных усиков майского хруща и перистых усиков шелкопряда. В то же время сравнение отдельных члеников булавки усиков как гомологичных образований в пределах семейства пластинчатоусых вполне закономерно, т.е. можно говорить о разных иерархических ступенях гомологии (Hubbs, 1944; Смирнов, 1959). Как правило, чем систематически ближе сравниваемые формы, чем ниже таксономическая единица, в которую они объединяются, тем больше степеней гомологии, позволяющих выявлять эту близость.

³ Гомологизация чешуи сельхий с зубами, доказывавшаяся в свое время О. Гертвигом, в последующее время критиковалась рядом исследователей (Jakobi, 1939).

При сравнении далеких форм возможности гомологизации очень ограничены; имеется немного структур, по которым в этом плане можно проводить сравнение, число степеней возможной гомологии бывает невелико, и решение вопроса о том, гомологичны или аналогичны образования, решить трудно. Например, зародышевые листки — эктодерму и энтодерму, принято считать соответственно гомологичными образованиями у многоклеточных животных разных типов. Однако их можно рассматривать и как конвергентные образования, поскольку сами пути образования многоклеточного организма из одной клетки ограничены, и положение клеток относительно внешней среды и друг друга может определять (в филогенезе) их становление эктодермой или энтодермой⁴.

В пользу отрицания гомологии зародышевых листков у представителей разных типов может свидетельствовать и то, что, например, эктодерма и энтодерма могут возникать в результате разных способов гастрюляции (иммиграция, деламинация, инвагинация и т.д.), мезодерма — энтероцельным или телобластическим путем и т.д., т.е. сходство вырабатывается в онтогенезе конвергентно, на базе разных предшествующих структурных комбинаций комплекса клеток.

Следует также учесть, как это отмечают Пантин (Pantin, 1951) и Гримстон (Grimstone, 1959), что «на низких уровнях организации (органеллы клеток, клеточные мембраны) структуры характеризуются сходством, не обязательно определенной общностью происхождения, и их нельзя надежно гомологизировать».

Поэтому, например, в строении ресничных инфузорий и бескишечных тубеллярий нет основания рассматривать черты сходства, как гомологии, вследствие чего на основе сходства таких структур, как ресничный аппарат, нельзя делать вывода о происхождении многоклеточных от инфузорий (Hadzi, 1957; Hanson, 1958).

Вообще же и гомологизация друг другу целых организмов неправомерна, на какой бы стадии развития организмы ни сравнивались, так как по самому определению гомологии, гомологичны только части, выявляемые по отношению к целому. Нельзя гастрюлу одного организма считать гомологичной гастрюле другого организма: можно говорить о гомологии или отсутствии гомологии эктодермы сравниваемых гаструл, т.е. частей гастрюлы, но нелогична и даже неправомерна постановка вопроса о том, гомологичны ли друг другу эмбриональные стадии разных многоклеточных, как это делал Гримстон.

Если ставить так вопрос, то можно прийти к абсурдным выводам. Логическим выражением представления о гомологии является следствие, что если А гомологично В, а В гомологично С, то А гомологично С (Naef, 1926). Если же гомологизировать целые организмы, то окажется, что если тело простейшего гомологично (как клетка) клетке многоклеточного, а как целое простейшее гомологично многоклеточному, то логическое следствие — клетка многоклеточного гомологична целому многоклеточному, т.е. часть гомологична целому, что представляет собой логический абсурд. Впрочем, если говорить о типе сходства целых организмов, особенно столь разных, как одноклеточное простейшее и многоклеточный организм, это сходство скорее приходится трактовать как аналогию, чем как гомологию, так как оно заключается, прежде всего, в функциональных проявлениях.

Разные подходы, разные уровни сравнения, объединенные только общим обозначением «гомологичен», без учета степени гомологии (особенно если пользоваться условным знаком гомологии, введенным Нэфом), приводят к ложным гомологизациям, и отсюда — к неверным филогенетическим обобщениям. Поэтому всегда при установле-

⁴ Гомологизация зародышевых листков животных разных типов была декларирована Геккелем (Haeckel, 1872). А.О. Ковалевский (1869), наблюдения которого были использованы Геккелем, гораздо осторожнее говорил об аналогии зародышевых листков червей, членистоногих и позвоночных.

нии гомологии следует установить степень гомологии, ее уровень и, главное, избегать подведения под понятие гомологии других типов сходства.

УРОВНИ ГОМОЛОГИИ

Особенно важно бывает определить уровень гомологии при гомологизации множественных структур, когда следует учитывать число и порядок степеней гомологии.

Несомненно, что сходства однотипных структур в пределах одной особи организма могут быть очень велики. Примеры — случаи сериальной гомологии (гомодинамии по Э. Геккелю, гомонии по Р. Гертвигу), т.е. сходства частей метамерного животного (например, сходство ног VII и VIII пар у сколопендры или дыхалец IV и V пар у личинки майского жука), или диффузных структур, например волос («гомонимия» по Шпеманну, 1915). Применяя к таким структурам понятия и критерии гомологии, можно полагать, что данный волос кошки гомологичен волосу тигра, а волос тигра в свою очередь гомологичен любому другому волосу кошки. Следовательно, и все волосы одной особи гомологичны. Однако, хотя вибриссы и гомологичны другим волосам как волосы, они как вибриссы гомологичны только вибриссам или тем волосам, на месте которых образуются. В данном примере гомологизация проводится на разных уровнях, исходя из разных критериев, что не может быть безразлично при сравнении.

Сравнение локализованных и специализированных волос — вибрисс, осуществляется по критерию положения, а сравнение волос вообще между собой — по критерию специфического сходства структуры. Подходя к волосам вообще с тем же критерием гомологизации, что и к вибриссам, следует говорить не о гомологизации отдельных волос, а всего волосяного покрова в целом. Точно так же, например, сравнивая кутикулу разных членистоногих, правомочно проводить ее гомологизацию в целом, но не отдельных ее слоев (Гиляров, Семенова, 1963).

Поэтому неправомерен вывод Хаббса (Hubbs, 1944) о том, что между гомологией органов разных видов, с одной стороны, и гомодинамией и гомонимией — с другой, нет различий: он не учитывал того, что для строгой гомологизации сравнение следует проводить по одинаковым иерархическим уровням. Но не следует считать, как Геймонс (Heymons, 1896), что гомологизировать у насекомых можно только структуры сходных по счету сегментов. Гомологичны структуры по отношению к другим структурам независимо от счета сегментов. Так, грудные плавники рыб можно гомологизировать независимо от того, в каких сегментах они закладываются; тазовый пояс разных позвоночных гомологичен независимо от того, с каким по счету позвонками он связан (Северцов, 1937); церки насекомых гомологичны независимо от числа сегментов в брюшке (Гиляров, 1949), мандибулы можно гомологизировать с максиллами (Смирнов, 1959). Но, конечно, степень гомологии повышается, если гомологичные образования развиваются из одних и тех же сегментов.

ГОМОЛОГИЗАЦИЯ ФУНКЦИИ И ПОВЕДЕНИЯ

По-видимому, гомологизировать можно не только структуры, но иногда и сложные функции, а также более или менее сложные формы поведения. Но в этих случаях еще труднее разграничить явления гомологии и конвергенции.

Результатом сложного поведения животных являются структуры, гомологизация строения которых столь же правомочна, как и гомологизация органов. Так, коконы шелкопрядов можно рассматривать как гомологичные образования. Чехлики личинок ручейников могут служить целям таксономии и филогенетическим исследованиям, как и детали строения самих насекомых. Для пауков изготовление или отсутствие тенет — важный таксономический критерий, и гомологизация типов строения тенет ряда групп пауков вполне воз-

можно. Такие действия, как сооружение норок, например, личинками Cicindelidae, муравьиными львами или жуками-кравчиками (*Lethrus* spp.), а также способ запастись пищу в виде навозных шариков или подобных образований (*Scarabaeus* и близкие роды) позволяет и по структуре этих образований и способу их изготовления устанавливать их гомологии.

Способы осеменения низших крылатых насекомых, способы откладки сперматофора самцом и взятия их самкой могут быть также гомологизированы (Гиляров, 1958, 1962; Brinck, 1958, 1961).

Поведение рыб семейства Cichlidae во время размножения тоже легко подвергается анализу с выделением гомологичных элементов поведения (Baerens, Baerens van Rooop, 1950)⁵. Эмерсон (Emerson, 1938) показал возможность филогенетического исследования термитов на основе изучения их строительной деятельности и гомологизации типов сооружений. Таких примеров можно привести много. Даже более простые действия могут быть гомологизированы. Хейнрот⁶ показывает, что чесательные движения задней ногой, представляющие наследственную координацию (по Лоренцу), свойственны всем Amniota и филогенетически более консервативны (т.е. гомологичны), чем многие структуры. Подобные примеры показывают возможность расширения изучения гомологии для целей установления филогении за пределы чисто морфологического изучения.

Это понятно, если учесть единство формы и функции, лежащее в основе представления об органах, применительно к которым и было выработано представление о гомологии. Упомянутое чесательное движение задней ногой есть следствие сходства функций гомологичной конечности амниот.

Но если о гомологии функций можно говорить с известным основанием, то ошибочно называть гомологичными отдельные вырабатываемые в организмах вещества. В этом случае применение термина «гомология» вызывает путаницу в понятиях. Например, Флоркен (1947), разбирая дыхательные пигменты крови, отмечает, что гемоглобины, не будучи идентичными друг другу веществами, «гомологичны»; «гомологичны» им и эритрокруорин и хлорокруорин, тогда как гемизитрин и гемоцианин только «аналогичны» гемоглобину. Такие данные Флоркен и Коржуев (1949) используют и для установления филогенетических связей. Но, если учесть, например, что гемоглобин имеется у позвоночных, боконервных моллюсков, насекомых и в клубеньках на корнях бобовых, а гемоцианин распространен у головоногих моллюсков, десятиногих раков и мечехвостов, т.е. у представителей групп, явно не имеющих прямой связи, становится ясным, что ни одно из этих веществ не может считаться объектом гомологизации в понимании, принятом в морфологии. Кроме того, для биохимических показателей характерна частичная «обратимость эволюции». Так, для многих групп водных беспозвоночных характерно образование в качестве конечного продукта обмена аммиака: у насекомых адаптацией к экономии расхода влаги служит урикогелический обмен — образование в качестве конечного продукта обмена мочевой кислоты; для личинок же ряда мух, обитающих в жидкой среде, характерно выделение аммиака. Поэтому биохимические показатели не могут быть объектами установления гомологии.

ГОМОЛОГИЯ И ДИФФЕРЕНЦИРОВКА

В качестве критерия гомологии структур нередко выдвигают требование онтогенетического развития из одинаковых зачатков; еще Оуэн (Owen, 1848) выдвигал критерий «тесного общего сходства способа развития».

⁵ Приводим по Eibl-Eiblsfeldt, Kramer, 1958.

⁶ Цитируем по тому же источнику.

Часто в гомологичных органах это наблюдается, но нередко происходит смена зачатков (меторизис по В.М. Шимкевичу), что делает этот критерий ненадежным. Так, мальпигиевы сосуды у насекомых бывают дериватами и задней и средней кишки, хотя обычно их гомологизируют, причем это не вызывает возражений.

Граница между эктодермой и мезодермой в мюллеровых и вольфовых каналах у разных позвоночных меняется (пример В.М. Шимкевича), однако их гомологизируют независимо от характера зачатка и т.д. (Светлов, 1959).

Поэтому развитие из одного зачатка не может быть надежным критерием гомологии — архаллакисы и гетерохронии увеличивают вариабельность зачатков, из которых развиваются гомологичные структуры у разных организмов.

Кроме того, если довести этот принцип до логического завершения, можно прийти к заключению о гомологичности всех органов многоклеточных животных, так как все органы в конечном итоге развиваются из яйцеклетки, т.е. из одного источника.

Таким образом, эмбриологический критерий, выделенный многими исследователями, неадекватен решаемой проблеме гомологии (Spremann, 1915). Особенно ярко несостоятельность эмбриологического критерия выявляется в тех случаях, когда после хирургического вмешательства орган регенерирует из другого зачатка. Например, медулярная пластинка амфибий нормально развивается из презумптивной эктодермы, а при ее повреждении восстанавливается из презумптивной мезодермы (Bruns, 1935).

Возникающие при регенерациях гетероморфозы нередко осложняют вопросы гомологии, вызывая потребность в пересмотре представлений, установившихся на основе сравнительных данных. Так, антенны насекомых обычно не рассматривают как гомологи конечностей, однако при ампутации антенн у палочника *Dixippus morosus* вместо усика регенерирует дистальная часть конечности (Borhardt, 1927). Известна также мутация дрозофилы, так называемая *aristopedia*, при которой вместо аристы усика развивается лапка конечности. По мнению Штейнберга (1960), это заставляет пересмотреть вопрос о происхождении усиков у насекомых, об их гомологизации. Такие случаи, как регенерация антенны на месте экстирпированного сложного глаза у речного рака — пример еще большего осложнения вопроса о гомологии при исследованиях регенераций.

В некоторых случаях гомологизируемые образования, несомненно, не могут трактоваться как унаследованные от общего предка, например соски млечных желез самцов млекопитающих, гомологичные таковым самок. Нет никаких оснований полагать, что у предков млекопитающих самцы выкармливали своим молоком детенышей. Возникновение таких гомологов, как соски самцов млекопитающих, — результат проявления общих закономерностей регулятивного морфогенеза, определяемого гормональной активностью. Известно, что, искусственно меняя гормональный режим (например, при кастрации и последующей пересадке гонад другого пола у позвоночных), можно добиться полного уподобления вторичных половых признаков. Штейнер (Steiner, 1938), разбирая помологии наружных половых органов млекопитающих, правильно заключает о необходимости пересмотра представлений о рудиментарных органах, но приходит к необоснованным выводам о том, что морфология должна стать идеалистической, а гомология, следовательно, — только типологической.

ГОМОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

Перенос понятия гомологии от функционирующих систем организма на наследственные зачатки порочен даже с позиций формальной генетики, если учесть «плейотропизм генов», определяющих разные свойства, множественность генов. Поэтому представления Херре (Herre, 1961) о том, что параллельные образования определяются гомологичными генами и, следовательно, параллельно возникающие признаки можно

рассматривать как гомологичные, нельзя принять: термин «гомология» Херре применяется в другом, не отвечающем принятому в морфологии пониманию, а значит, он рассматривает совершенно иные закономерности. Использование термина с установившимся иным определением вносит путаницу. Следует отметить, что «закон гомологических рядов» Вавилова (1920) относится к закономерностям изменения гомологичных структур у близких форм, но не подменяет определения гомологии.

Гомологизация генов, определяющих основные процессы жизни у разных групп организмов (насекомые, грибы, бактерии), предлагаемая Андерсом (Anders, 1961), также не имеет ничего общего с принятым в морфологии понятием гомологии, тем более, что, как отмечает сам автор, разные гены в различной среде вызывают и разные, и сходные фенотипические изменения, т.е. по фенотипу нельзя гомологизировать гены. Следовательно, выпадает и объективный критерий их гомологизации. Прав Келин (Kalin, 1961), говоря, что применение термина «гомология» генетиками усиливает неясность его понимания.

ГОМОЛОГИИ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЯДЫ

Подводя итоги современным представлениям о гомологии, следует подчеркнуть, что гомология — понятие, в основном относимое к морфологическим категориям, но в некоторых случаях применимое и к сравнимым функциям и поведению.

Критериями гомологии структур служат критерии положения, специфического строения и непрерывности в ряду сравнений. Поскольку именно установление гомологии является основой для филогенетических построений, общность происхождения нельзя считать критерием гомологии. Однако проверка правильности гомологизации должна проверяться по филогенетическим рядам и по естественным систематическим группам: в тех случаях, когда не только исследуемая структура в определенном ряду форм, но и многие другие структуры отвечают критериям гомологии, гомологизация становится более надежной. Так, правомочность гомологизации грудных конечностей представителей разных отрядов крылатых насекомых подтверждается тем, что в пределах этой группы определяются как гомологичные и ротовые аппараты, и крылья, и выделительные органы, и сердце, и другие органы и части тела.

Сравнительные ряды отдельных гомологических структур, и органов неправильно называть филогенетическими рядами, хотя это делают такие крупные морфологи, как Северцов (1936). Северцов, например, дает схему «филогенетического» развития грудных плавников, сравнивая разные формы плавников у рыб из разных систематических групп. В новых работах тоже можно встретить такие неверные выражения, как «филогенез посттубиальных шпор у цикадок» (Wagner, 1962). Построенный по другим органам, такой «филогенез» дает другой ряд форм, в иной последовательности, что и видно, например, из данной Северцовым (1936) схемы филогенетического развития брюшных плавников у рыб.

Филогенеза органов не существует: существует филогенез организмов, а располагаемые в последовательные ряды изменения гомологичных органов этих организмов лишь в большей или меньшей степени соответствуют общему направлению филогенетического развития группы.

Но, во всяком случае, если в пределах таксона, особенно более крупного, можно проследить много гомологичных структур, есть основания черты глубокого сходства каждой новой исследуемой структуры рассматривать как возможную гомологию.

Поэтому, с одной стороны, установление гомологии служит предпосылкой к восстановлению филогенетических связей и установлению границ таксонов; с другой — прослеживание строения структур в пределах установленной по другим гомологиям филогенетической ветви или в пределах таксона позволяет проверять надежность гомологизации.

Последнее время в СССР и за рубежом развиваются математические направления в таксономии, привлекаются объективные методы оценки систематической ценности признаков (Смирнов, 1959; Sokal, 1961; Alberti, 1962, и др.). Количественное исследование большого числа сравниваемых признаков при таком подходе сглаживает субъективность их выбора и дает возможность нахождения степени различия разных форм по избраным признакам.

Однако такие исследования, как нам кажется, имеют пока ценность для диагностической системы, т.е. для анализа, но мало дают для представления о путях развития исследуемой группы, для установления или проверки филогенетических представлений, т.е. для синтеза знаний о возможных связях между организмами. Количественные сходства, выявленные при этом методе, имеют мало общего с установлением гомологии. Количественной обработке поддаются признаки, различаемые по принципу наличия или отсутствия, тогда как гомологичны целые структуры, оцениваемые по отношению к другим частям организма и по деталям строения. Установление гомологии «признаков» и выявление гомологии структур основываются на сравнениях, проводимых на принципиально разных уровнях, и «признаки», имеющие важное значение для диагностики, могут быть совершенно несущественными для установления гомологии тех структур, на основе которых возможно построение филогенетических связей.

Ремане (Remane, 1955) справедливо указывает, что, например, по числу признаков сходства устрица и брахиопода при сравнении могут оказаться ближе друг к другу, чем устрица и осьминог; для установления же общности требуется качественная оценка сходства.

ОТНОСИТЕЛЬНОСТЬ ГОМОЛОГИИ, УСТАНОВЛЕННОЙ ПО ДЕТАЛЯМ СТРОЕНИЯ

Признаваемый современными морфологами критерий специфичного строения при установлении гомологии позволяет проводить в этом аспекте сравнение таких структур, которые по существу должны рассматриваться как аналогичные.

Так, наряду с парными «мозговыми» глазами головоногих и брюхоногих моллюсков, которые безусловно можно гомологизировать, в типе мягкотелых имеются и глаза, возникающие иным путем, например мантийные глаза морского гребешка и другие вторичные глаза, утративших головной отдел тела пластинчатожаберных. У *Gastropoda*, наряду с примитивными бокаловидными глазами *Prosobranchia*, бывают пузыревидные с дифференцированным хрусталиком глаза *Pulmonata-Stylommatophora*. У головоногих тоже встречаются и бокаловидные (у *Nautilus*), и очень сложно дифференцированные глаза (у *Dibranchia*). В принципе таковы же вариации в строении и мантийных глаз *Lamellibranchia*: бокаловидные у *Area*, с хрусталиком у *Pecten*. В соответствии с классическим определением гомологии, по положению глаза *Pecten* негомологичны глазам кальмара или улитки. Сравнивая же строение глаза морского гребешка и улитки, легко гомологизировать отдельные их части, несмотря на различия в происхождении. Это сходство нельзя трактовать как общность происхождения от одинакового зачатка у общего предка. Общность происхождения в этом случае ограничивается только принципиальным сходством клеточного субстрата — в обоих случаях производным эктодермы моллюсков. Следовательно, в пределах структур, по существу конвергентных, аналогичных, оказывается возможным выделять части, к которым до известной степени применимы термины гомологии. Единство исходного материала и ограниченность числа возможных принципов действия органов, выполняющих определенную функцию, может приводить к глубоким сходствам, к исключительной полноте конвергенции. Таково сходство глаз моллюсков разных классов; в сущности таково же явно аналогичное, но довольно глубокое сходство глаз *Cephalopola-Dibranchia* и позвоночных.

Другой возможный принцип эффективно действующих глаз — фасеточные глаза членистоногих, которые конвергентно вырабатываются у высших ракообразных (Decapoda) и у высших трахеат (Insecta), причем в этом случае сходство распространяется на все детали структуры. В последнем случае тип сходства — гомология, так как глаза высших раков и насекомых, как глаза — гомологичны, но как сложные глаза — аналогичны (иначе пришлось бы признать первичным сложное строение.) Все это показывает относительность второго принципа гомологии Ремане и Симпсона.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ГОМОЛОГИИ И КОНВЕРГЕНЦИИ

Исследования конвергенции, аналогий и параллелизмов имеют важное значение для установления закономерностей эволюции, для выявления направляющей роли взаимоотношений организма со средой. Именно исследования конвергенции позволяют понять морфологические закономерности развития органов, без знания которых нельзя активно овладеть процессами формообразования животных.

Но при этом надо помнить, что только правильно восстановленные филогенетические изменения могут служить критерием для проверки заключений о закономерностях эволюционного процесса, так как исторические закономерности эволюционного процесса познаются только на сравнительных филогенетических рядах и поэтому именно правильное, а не произвольное расположение отдельных форм в филогенетических рядах служит залогом решения проблемы. Неправильное расположение объектов приводит к неверным заключениям о закономерностях эволюции, именно так Штейнман вывел происхождение китов от ихтиозавров.

Для установления общих тенденций эволюционного процесса итоги исследования конкретных филогенезов, построенных на выявлении гомологии, служат и материалом, и критерием проверки. Например, для подтверждения или ниспровержения «теории олигомеризации» Догеля (1954) не безразлично, являются ли среди хилопод такие многосегментные формы, как геофилиды, более примитивными, исходными (Гиляров, 1948; Беклемишев, 1953; Manton, 1953) или же, наоборот, они вторично происходят от менее расчлененных форм (Snodgrass, 1952).

При решении филогенетических проблем очень важным критерием, наряду с морфологическими данными (сравнительная анатомия, эмбриология и особенно палеонтология), следует считать и сравнительно-экологические данные. Например, гипотеза Хандлирша о происхождении крылатых насекомых от трилобитов наиболее убедительно опровергается данными сравнительно экологического изучения (Гиляров, 1949). Не зная филогенетических отношений организмов (не выясненных для огромного числа групп организмов), нельзя говорить и о познании закономерностей эволюционного процесса. Выяснение филогенезов в свою очередь требует установления гомологии, поэтому заключение Шаррера (Scharrer, 1946) о том, что морфологические и филогенетические аспекты исследования структур перестали быть плодотворными, что эвристическое значение понятия гомологии уже почти исчерпано, неверно.

Однако на современном этапе развития сравнительно-морфологических исследований по-новому выступает исследование тех категорий сходства, которые еще недавно игнорировали. Так, Новиков (Nowikof, 1935) рассматривал аналогии, как подчиненное понятие, не имеющее значения для сравнительных исследований. Вместе с тем, именно исследование аналогий открывает возможности выявления основных принципов ориентировки в пространстве, передвижения, водного и солевого обмена, выведения продуктов обмена и т. д., т. е. дает широкую базу для тех исследований, которые в настоящее время приобретают столь важное значение для биологического моделирования, для бионики.

Исследование конвергентных образований позволяет выявить те решения определенных физических и химических задач, которые могут реализоваться органическими структурами (Гиляров, 1960; Hubbs, 1944).

ГОМОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА

Установление гомологии важно в первую очередь для установления филогенетических связей организмов, для реконструкции путей исторического развития отдельных групп.

Систему современных форм можно рассматривать в следующем аспекте. Представляя себе филогенетические изменения в виде древовидного роста в 3-мерной системе координат, где вертикальная ось соответствует времени, современные формы можно рассматривать как поперечный срез через такое дерево или как проекцию конечных участков ветвей на горизонтальную плоскость.

Расположение точек в такой плоскости хотя и отражает ход филогенетического процесса, упрощает и искажает филогенетические отношения: неизбежно в одинаковые систематические категории попадают качественно различные формы, относящиеся к разным ветвям. Поэтому система отражает, но не исчерпывает филогенетические связи. Хотя систематика, как и филогения, использует материалы, базирующиеся на установлении гомологии (Смирнов, 1959), она пользуется в основном иерархией гомологируемых признаков, а не анализом возможного развития и смены структур.

При филогенетическом исследовании, как и при изучении онтогенеза, прослеживается переход от простого к сложному, от первичного ко вторичному, т.е. восстанавливается динамика явления. В систематике же при статическом изучении не утрачивает своего значения представление об «архетипе», так как каждая таксономическая категория включает представителей, обладающих тем набором признаков, по которым мыслимо абстрактное построение обобщенной формы, «архетипа».

Аспекты филогенетического и систематического исследований лежат в разных плоскостях.

Для эволюциониста систематические категории в течение эволюционного развития группы меняют свой ранг; филогенетики рассматривают таксоны как континуумы, в их развитии. Для систематика же таксономический ранг четко очерчивается, и задачу составляет нахождение гиатусов между группами, объединенными таксонами одного ранга.

Поэтому часто считают, что при рассмотрении системы нельзя рассматривать как равноценные величины современные и ископаемые группы. Действительно, если ископаемая группа представляет непосредственного родоначальника современных, такое объединение беспринципно и искусственно. Но большинство ископаемых групп — специализированные слепые ветви филогенетического развития животного мира. Поэтому сравнение в единой системе, обзор тех вершин, которых достигло эволюционное развитие, шедшее в разных направлениях, вполне возможно.

Пользуясь тем же представлением о филогенетическом развитии, как о дереве или кусте, вертикальная ось которого символизирует время, можно считать побеги, достигшие вершинной плоскости, современными формами, а ниже расположенные ветки — ископаемыми. При таком представлении сравнение концевых побегов (независимо от их высоты от основания) методически правильно и оправданно. В такой системе можно считать эквивалентными по рангу группами класс трилобитов и класс паукообразных, поскольку несомненно, что известные в ископаемом состоянии формы трилобитов никак не могут рассматриваться как непосредственные предки паукообразных.

Анализу взаимоотношений филогенетических связей и системы посвящено много новых исследований (Hennig, 1957; Alberti, 1962, и др.).

Ни установление филогенетических взаимоотношений, ни построение естественной системы немислимо без выявления гомологии.

Выше показано, что отличать гомологичные образования от негомологичных бывает крайне затруднительно. Конвергенции и параллелизмы, аналогии и гомойологии, мимикрия и случайное сходство могут затушевывать гомологические соотношения. Но, кроме объективных трудностей, при гомологизации много трудностей и субъективного порядка, проистекающих из неясностей представлений о гомологии.

Ограничение понятия гомологии классическим представлением при сохранении в качестве решающего только «первого критерия» Ремане и использование других критериев лишь как вспомогательных, установление «настоящих» гомологий ограничит число сходств, привлекаемых для решения филогенетических отношений, но зато избавит филогенетическую морфологию от того произвола и хаоса, который позволил Геккелю в письме к Гексли сравнить морфологию с авгиевыми конюшнями.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В.Н. 1952. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Изд. 2. «Сов. наука».
- Вавилов Н.И. 1920. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов.
- Гиляров М.С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.-Л. Изд. АН СССР.— 1948. Смена условий обитания в эволюции губоногих многоножек. Докл. АН СССР, 49, 9: 1681-1684.
- Гиляров М.С. 1958. Эволюция характера оплодотворения наземных членистоногих. Зоол. ж., XXXVII, 5.
- Гиляров М.С. 1960. Некоторые общие задачи эволюционной морфологии беспозвоночных. Успехи соврем. биол., т. XLIX, 2: 215-224.
- Гиляров М.С. 1962. Сравнительный эволюционный анализ способов осеменения у членистоногих. Чтения памяти Н.А. Холодковского, 1958–1961: 37-76. М.-Л. Изд. АН СССР.
- Гиляров М.С., Семенова Л.М. 1963. Эволюция кутикулы насекомых. Успехи соврем. биол., 56, 2(5): 208-227.
- Догель В.А. 1947. Зоология беспозвоночных. М.-Л. «Сов. наука».
- Догель В.А. 1954. Олигомеризация гомологичных органов. Л.
- Ковалевский А.О. 1869. Эмбриологические исследования червей и членистоногих. Избр. раб. М.-Л. Изд. АН СССР, 1951.
- Коржуев П.А. 1949. Эволюция дыхательной функции крови. М.-Л. Изд. АН СССР, 182 с.
- Ливанов Н.А. 1955. Пути эволюции животного мира. «Сов. наука».
- Махотин А.А. 1959. О принципах составления филогенетических схем. Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 27: 52-67.
- Светлов П.Г. 1959. Субституции при образовании зародышевых листков. Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 27: 26-40.
- Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. Изд-во АН СССР.
- Смирнов Е.С. 1959. Гомология и таксономия. Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 27: 68-78.
- Федотов Д.М. 1924 (1925). Об отношениях между Crustacea, Trilobita, Merostomata и Arachnida. Изв. Росс. Акад. Наук: 383-1031.
- Флоркен М. 1947. Биохимическая эволюция. ИЛ.
- Шмальгаузен И.И. 1935. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. Гос. изд. биол. и мед. лит., 924 с.
- Шмальгаузен И.И. 1940. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л. Изд. АН СССР.
- Штейнберг Д. М. 1960. Потенции тканей насекомых в онтогенезе. The Ontogeny of Insects. Sympos. Praha.
- Alberti B. 1962. Natürliches System, typologisch-morphologisches System und phylogenetisches System. Ber. über die 9. Wanderversammlung. Dtsch. Entomologen. Berl., Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Tagungsber., 45: 63-76.

- Anders F. 1961. Diskussion. Zool. Anz., 166, 9/12: 433-434.
- Bürner C. 1909. Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden. Zool. Anz., 34, 100.
- Boy den A. 1943. Homology and Analogy. Quart. Rev. Biol., 18: 228-241.
- Brinck P. 1958. Parningens uppkomst och betydelse hos insekter och narstaende diurgrupper. Entomol. Tidskr., 78: 246-264.
- Brinck P. 1961. Die Entwicklung der Spermaübertragung der Odonaten. XI. Internat. Kongress Entomol. Wien, 1: 715-718.
- Bruns E. 1931. Experimente über das Regulationsvermögen der Blastula von *Triton taeniatus* und *Bombinator pachypus*. W. Roux' Arch. Entwicklungsmech., 123: 682-718.
- Crampton G. C. 1928. The Evolution of Insects, Chilopods, Diplopods and other Arthropods. Canad. Entomologist, 6: 129-141.
- De Beer G. 1928. Vertebrate Zoology. Sedgwick and Jackson. L., 505 стр.
- De Beer G. 1954. Evolution of Metazoa. Evolution as a Process. Ed. by J. Huxley. L.
- Eibl-Eibesfeldt I., Kramer S. 1958. Ethology, the Comparative Study of Animal Behavior. Quart. Rev. Biol., 33, 3: 181-211.
- Eisler R. 1925. Homologie. Wörterbuch phylos. Begriffe, 1, 638 S.
- Emerson A. E. 1938. Termite Nests. A Study of the Phylogeny of Behavior. Ecol. Monogr., 8: 247-678.
- Gegenbaur K. 1898. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 1. Leipzig.
- Gisin H. 1960. Collembolenfauna Europas. Geneve.
- Grimstone A. V. 1959. Cytology, homology and phylogeny – a note on «Organic Design». Amer. Naturalist, v. XVIII, 872: 273-282.
- Hadzi J. 1951. Izvajanje knidarijev iz turbelarijev in nekatere posledice tago izvajanja. Razpr. Slov. akad. znan. in umetn. Razpr. prirodosl. Vede: 83-106.
- Hadzi J. 1953. An Attempt to Reconstruct the System of Animal Classification. System. Zool., 2, 4: 145-154.
- Hadzi J. 1956. Das Kleinsein und Kleinwerden im Tierreiche. Proc. XIV Internat. Congr. Zool. Copenhagen.
- Haeckel E. 1872. Die Kalkschwamme. Berl.
- Handlirsch A. 1926. Phylogenie. Chr. Schroder, Handb. Entomol., III/
- Hanson E.-D. 1958. On the Origin of the Eumetazoa., System, Zool., 7: 16-47.
- Hennig W. 1957. Systematik und Phylogenese. Hundertjahrleier Dtsch. Entomol. Ges. Berl. (1956): 50-71.
- Herre W. 1961. Zur Problematik der Parallelbildungen bei Tieren. Zool. Anz., 166, 9/12: 309-333.
- Heymons R. 1896. Zur Morphologie der Abdominalanhänge der Insekten. Morphol. Jahrb., 24.
- Hubbs C. L. 1944. Concepts of Homology and Analogy. Amer. Naturalist, LXXVIII, 777: 289-307.
- Imms A. D. 1936. The Ancestry of Insects. Trans. Soc. Brit. Entomol., 3, 1.
- Jakobi K. 1939. Kiefergebiss und Zähne der Rochen und Haie. N., G. Elwert-Verl. Marburg, 64 S.
- Kalin J. 1961. Votum zum Homologie-Begriff. Zool. Anz., 166, 9/12: 435-436.
- Lang A. 1912. Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. G. Fischer-Verl. Jena.
- Lankester E. R. 1870. Ann. and Mag Natur. History, (4), VI: 35-43.
- Manton S. M. 1953. Locomotory Habits and the Evolution of the Larger Arthropodan Groups. Sympos. Soc. Exptl Biol., 7, 339.
- Naef A. 1926. Zur Diskussion, des Homologie-Begriffes und seiner Anwendung in der Morphologie. Biol. Zbl., 46.
- Naef A. 1927. Die Definition des Homologie-Begriffes Biol. Zbl., 47, 3: 187-190.
- Nowikoff M. 1935. Anat. Anz., 80: 388-392.
- Osborn H. F. 1907. Evolution of Mammalian Molar Teeth to and from the Triangular Type. McMillan, N. Y.-L.
- Owen R. 1848. Report on the Archetype and Homologies of Vertebrate Skeleton. Rep. 16-th Meeting Brit. Assoc. Advances Sci.: 169-340.
- Pantin C. F. A. 1951. Organic Design. Advances Sci., 30: 138-150.
- Plate L. 1922. Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. T. I. G. Fischer-Verl. Jena, 629 S.

- Remane A. 1955. Morphologie und Homologienforschung. Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. (1954), Suppl. Bd, 18: 159-183.
- Remane A. 1961. Gedanken zum Problem: Homologie und Analogie Praeadaptation und Parallelitat. Zool. Anz., 166, 9/12: 477-485.
- Scharrer E. 1946. Anatomy and the Concept of Analogy. Science, 103, 2680: 578-579.
- Simpson G.G. 1958. Behaviour and Evolution. Ed. by A. Roe and G. G. Simpson. Yale Univ. Press. 577 pp.
- Simpson G.G. 1961. Principles of Animal Taxonomy. Columbia Univ. Press. N. Y., 247 pp.
- Snodgrass R.E. 1938. Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. Smithsonian Misc. Coll., 97: 1-159.
- Snodgrass R.E. 1952. A Textbook of Arthropod Anatomy. Cornstock Publ. Ass. Ithaca. N. Y., 361 pp.
- Sokal R. R. 1961. Die Grundlagen der numerischen Taxonomie. Verhandl. XI Internat. Kongr. Entomol. Wien, 1, 7/12.
- Spemann H. 1915. Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. Die Kultur der Gegenwart, T. 3, Abt. IV, Bd. 1: 63-86.
- Stach J. 1955. Klucze do oznaczania owadów Polski. II. Skoczogonki- Collembola: 3-214. Warszawa.
- Steiner B. 1938. Über das biogenetische Grundgesetz (idealistische Morphogenese). Acta biotheoretica. Ser. A, v. IV, Pars 1: 65-75.
- Steinmann G. 1908. Die Geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. Leipzig, 284 S.
- Tiegs O. W., Manton S. M. 1958. The Evolution of the Arthropoda. Biol. Rev., 33: 255-337.
- Wagner W. 1962. Dynamische Taxonomie. Ber. Ober die 9. Wanderversamml. Dtsch. Entomologen. Berl. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Tagungsber., 45: 43-61.
- Westenberg J. 1938. Parallelism and Nonparallelism in Homology. Acta biotheoretica. Ser. A, v. IV, Part 1: 33-50.
- Woodger J. H. 1945. On Biological Transformations. Essays on Growth and Form. Ed. by W. E. le Gros Clark. Clarendon Press. Oxford, 408 p.

БИОГЕОЦЕНОЛОГИЯ И ТЕОРИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА (К столетию со дня рождения В. Н. Сукачева)*

В этом году исполняется 100 лет со дня рождения одного из замечательных биологов нашего века — Владимира Николаевича Сукачева и сорокалетие со времени введения им в 1940 г. в науку термина «биогеоценоз» (см. Сукачев, 1950).

Выдающийся геоботаник, фитоценолог, лесовед и болотовед В.Н. Сукачев известен биологам самых разных специальностей как основатель комплексной науки — биогеоценологии, страстным поборником которой он оставался до конца своей кипучей деятельности, до последних дней своей богатой свершениями жизни.

Представление о биогеоценозе тесно связывает экологические биологические дисциплины с географией, почвоведением, биогеохимией.

К определению понятия «биогеоценоз» логически можно прийти двумя путями: по восходящему пути от особи и вида — основных объектов исследований биологов и по нисходящему — от представлений о биосфере, развитых В.И. Вернадским.

Хотя представления о биогеоценозе применимы и к водоемам (Зенкевич, 1967), здесь будут рассмотрены только наземные местообитания, применительно к которым и было разработано представление о биогеоценозе (Сукачев, 1947).

Особь каждого вида встречается на поверхности суши не повсеместно и распределены в пределах ареала вида далеко не равномерно, образуя популяции, т.е. большие или меньшие скопления особей данного вида, в которых (в случае амфимиكتических видов) скрещивание вероятнее и легче осуществляется, чем с особями, принадлежащими к другим популяциям (Гиляров, 1945б).

Конкретные местообитания, занимаемые отдельными популяциями каждого вида, где комплекс условий среды (и абиотических и биотических) в общем отвечает потребностям составляющих популяцию особей, обычно более или менее удалены друг от друга и разделены участками территорий, на которых данный вид длительно существовать, оставлять выживающее потомство не может.

Поскольку в местах, обитаемых популяцией одного вида, условия благоприятны и для ряда других видов, в таких местах слагаются определенные комплексы приспособленных к данным условиям и могущих сосуществовать видов. Такие популяции разных видов бывают взаимосвязаны и влияют друг на друга, формируется приуроченный к определенному участку поверхности суши комплекс взаимообусловленных своей деятельностью взаимодействующих видов, со времен Мебиуса (Möbius, 1877) называемый биоценозом.

Таким образом, обобщенно можно сказать, что вид состоит из своих популяций, входящих в разные конкретные биоценозы, а биоценоз слагается из популяций разных видов, т.е. что популяция — это элементарная форма существования и вида и каждого конкретного биоценоза (Работнов, 1950; Гиляров, 1954).

Разумеется, в природе нет абсолютных границ между популяциями, и бывает, что популяции более эврибионтных видов (не эдификаторов) входят в состав биоценозов разных типов или что вид-эдификатор в ценозе¹ одного типа занимает подчиненное положение в другом.

Всегда происходит и в ряде случаев хорошо проявляется преобразующее среду (и биотическую и абиотическую) влияние особей и популяций отдельных видов. Так, известно

* Гиляров М.С. *Журнал общей биологии*, 1980, т. XLI, №3 : 325-331.

¹ Биоценоз можно сокращенно называть «ценоз».

влияние на почвы и на растительность роющей деятельности грызунов, влияние на смену пород в лесах поврежденных листогрызущими насекомыми, зависимость насекомых-фитофагов от флористического состава растительного покрова, зависимость многих видов энтомофильных растений от определенных видов насекомых-опылителей и т.п.

Исключительно велико влияние всего биогеоценоза в целом, особенно растительного покрова, на другие компоненты биогеоценоза — на эоклимат, гидротермический режим почвы, на все пространство, занятое биоценозом, обозначаемое как биотоп. В свою очередь биоценоз зависит от свойств биотопа, т.е. от той неорганической среды, на которой и в которой он развивается.

После Мебиуса (уже в первой половине нашего века) стала четко осознаваться неразрывность биоценоза и биотопа. Концепция единства биоценоза и биотопа была выказана энтомологом Фридериксом (Friederichs, 1930), предложившим для обозначения этого единства термин «голоцен». Этот термин в биологической литературе не привился в большой степени потому, что он (в немецкой транскрипции «Holocoen») имеет сходное звучание с термином «голоцен» (в немецком написании «Holocaen»), ранее общепринятым для обозначения геологического периода, что приводит к нежелательной путанице.

Ботаник Тэнсли (Tansley, 1935) для единства закономерно слагающегося комплекса организмов и среды их обитания ввел термин «экосистема», широко вошедший сперва в американскую и английскую литературу, а теперь применяемый во всем мире.

В 40-х годах В.Н. Сукачев (1945, 1947) охарактеризовал диалектическую взаимосвязь и взаимопроникающее единство биоценоза и занятого им, находящегося под его воздействием участка территории, предложив для его обозначения довольно громоздкий термин «биогеоценоз» и обосновав задачи биогеоценологии — науки, изучающей биогеоценозы.

Хотя термин «экосистема» нередко и применяется в литературе в таком же понимании, как и биогеоценоз, но может иметь и более широкий смысл. Так, например, экосистемой может быть назван разлагающийся компост (Чернова, 1977) или гниющее бревно, в которых закономерно развиваются комплексы дейтеротрофных организмов.

Для таких дробных, но закономерно слагающихся комплексов организмов (в пределах биоценоза в нашей литературе обычно объединяемых термином «синюзия») в строгой экологической литературе предложены специальные термины «мероценоз» (Tischler, 1955) и соответственно «меротоп» (Balogh, 1958). Но термин «биогеоценоз» может применяться только к тому или иному определенному участку земной поверхности (биотоп), на котором закономерно слагается биоценоз, например, сльник-кисличник, сосняк-черничник, дубрава волосисто-осоковая, ковыльно-типчаковая степь и т.д. К ним приложим и термин «экосистема». Однако нельзя сказать «биогеоценоз гнилого пня», хотя можно говорить о пне как экосистеме.

Хорологически, биогеоценоз — понятие более четкое, как это подчеркивал, разбирая оба термина, и сам В.Н. Сукачев (Sukachev, 1960).

В каждом конкретном биогеоценозе протекает определенного типа круговорот материи при определенном типе преобразовании потока энергии.

Такая характеристика биогеоценоза позволяет вывести его определение и из представления о биосфере. Если рассматривать биосферу как пронизанную «живым веществом» оболочку Земли, изменяемую жизнью, мощнейшим геологическим фактором (Вернадский, 1926), то биогеоценоз — элементарная единица многообразной и в конечном итоге единой биосферы нашей планеты.

Поэтому термин «биогеоценоз», предложенный В.Н. Сукачевым, несмотря на некоторую его громоздкость, укоренился в нашей литературе и стал находить признание

и за рубежом. Модификация этого термина, предложенная И.И. Шмальгаузенем (1948) — «геобиоценоз» — не нашла признания, как и «биоценопот» (Йогансен, 1962) и «гео-экобиота» (Герасимов, 1973).

Братья Арнольди (1963), исходя из того, что термин «биогеоценоз» громоздок и всем ясно, что термин «биоценоз» подразумевает и существование биотопа, приходят к выводу, что можно пользоваться термином «биоценоз», подразумевая под ним весь биогеоценоз. Это, однако, неудобно, так как в пределах «биоценоза» существуют отношения между организмами (хищники — жертвы, насекомые-опылители — энтомофильные растения и т.п.), которые позволяют рассматривать только биотические связи компонентов биогеоценоза, для которых принят устоявшийся термин «биоценоз». Точно так же, изучая взаимоотношения различных растений в биогеоценозе друг с другом без учета других компонентов, можно говорить о фитоценотических связях, о фитоценозе, но при этом следует помнить, что «фитоценоз» — совокупность растительных элементов (обычно высших растений) биогеоценоза — представляет только автотрофный (в основном) компонент биогеоценоза.

Границы биогеоценозов на суше В.Н. Сукачев предложил определять по границам соответствующих комплексов растений («фитоценозов»). С таким практическим предложением следует согласиться, так как, во-первых, зеленые высшие растения доставляют всем гетеротрофам почти всю необходимую им материю и энергию и служат исходными звеньями в цепях питания, а, во-вторых, по границам растительных сообществ методически легче всего определяются границы биогеоценоза в целом. Эти границы, как и все границы в природе, не бывают абсолютными, постоянными и резкими. Так, между двумя биогеоценозами выделяют зоны перехода (экотоны, по современной терминологии), которые в свою очередь можно рассматривать как особые экосистемы, свойства которых зависят от соседних более четко характеризующих биогеоценозов.

Границы биогеоценозов, конечно, можно определять не только по растительному покрову, но и по комплексам любых достаточно репрезентативных таксономических групп организмов. Это положение, развитое Тишлером (Tischler, 1955; Тишлер, 1971), хорошо иллюстрируется примерами характеристик ценозов по комплексам жуужелиц (Гиляров, 1962; Thiele, 1977), удачным опытом привлечения данных исследования комплексов почвенных беспозвоночных для установления типов леса и их границ (Перель, Уткин, 1972) и др. Это связано с тем, что характерный признак типа биогеоценоза — его повторяемость на участках, где условия соответствуют потребностям видов-эдификаторов.

Формирование биоценозов происходит под влиянием тех же факторов (Гиляров, 1959), которые, по Дарвину (Darwin, 1859, см. Дарвин, 1935), определяют эволюционный процесс. Это способность организмов к геометрической прогрессии размножения, борьба за существование, выживание наиболее приспособленных форм, т.е. естественный отбор. Поэтому биогеоценологические данные очень важны при исследовании так называемых микроэволюционных процессов, при работах по изучению естественной дифференцировки видов, по видообразованию, особенно симпатрическому.

Структура биоценоза, таксономический состав, набор жизненных форм, соотношение численности отдельных его компонентов дают представление об итоге взаимных отношений видов на данном участке территории и на данный отрезок времени, о результате борьбы за существование в понимании Дарвина. В третьей главе «Происхождения видов» Дарвин иллюстрирует борьбу за существование на примерах изменений биоценозов, не применяя, конечно, этого термина, введенного 18 годами позже.

Виды в ценозе, будучи тесно, хотя нередко и не непосредственно связанными сложными взаимоотношениями, влияют друг на друга, и изменения численности отдельных

видов изменяют роль других видов ценоза. Известно, например, что в Сибири массовое размножение сибирского шелкопряда в кедровниках приводит к вытеснению кедра лиственницей, а это влечет за собой изменение всего комплекса специализированных фитофагов (тлей и др.), связанных с кедром. Практика лесной энтомологии знает много подобных примеров. Прекращение массового потребления надземных частей растений в степи копытными (Пачоский, 1917), грызунами (Формозов и Воронов, 1939) или саранчовыми (Куркин и Стебаев, 1959) ведет к «забурьяниванию» степи и т.п.

Весь биоценоз как целое непрерывно изменяет неживые компоненты биотопа, что в свою очередь влечет дальнейшие изменения, в результате которых происходит смена видового состава и соотношения численности отдельных организмов — компонентов биогеоценоза, происходит так называемая экологическая сукцессия, направление которой отражает направление отбора в ценозах. Уместно вспомнить, что В.Н. Сукачевым в ранние годы были исследованы изменения типов леса в Брянских лесах, приведенные Г.Ф. Морозовым в «Учении о лесе» (1949).

В результате изменений условий существования, вызываемых самой деятельностью организмов, входящих в биогеоценоз, каждый биогеоценоз на данной территории ограничен в своем существовании во времени. Сукцессионные изменения в биогеоценозе на разные виды оказывают разное влияние, общий облик биогеоценоза сохраняется, пока не происходит смена видов-эдификаторов, т.е. видов, численно доминирующих и имеющих основное значение в круговороте веществ и потоке энергии. Показательны для сукцессии бывают и смены видов-индикаторов, численность и роль которых в ценозе может быть невелика, но которые характерны именно для данного типа биогеоценоза.

В процессе сукцессии быстрее протекает смена видов с узкой экологической пластичностью, зависящих от строго определенных условий среды. Экологически пластичные (в отношении разных факторов среды) виды могут существовать на разных этапах развития биогеоценоза и даже в разных типах биогеоценозов (эврибионтные виды). Но популяции видов с жесткими рамками переносимых ими колебаний условий существования (стенобионтных), не выносящих сукцессионных изменений среды, либо должны вымереть в изменяющемся местообитании, либо их представители должны расселиться, попасть в другой, аналогичный подвергшемуся изменению биогеоценоз, находящийся на этапе развития, отвечающем потребностям данной популяции (Гиляров, 1945а,б). Например, представители популяции болотного вида при высыхании болота должны через участки, где болот нет, попасть в другое болото, чтобы выжить. Наряду с этим консервативным для эволюции значением функции расселения в жизни вида, обеспечивающего стабилизирующее направление естественного отбора, расселение обеспечивает и дифференцировку вида, прогрессивный отбор. Часть представителей популяции может попадать в биогеоценозы, отличные от исходного, где основные потребности особей вида могут быть удовлетворены — в этих случаях направление отбора меняется и расселение выступает как прогрессивный фактор эволюции. Кроме того, расселение, обеспечивая обмен генофондом между популяциями, поддерживает целостность вида как биологической системы.

Но наиболее постоянно направление изменяющего вид отбора определяется в ходе сукцессии биогеоценоза. Поскольку однотипные более или менее изолированные биогеоценозы в своем развитии претерпевают сходные сукцессии, в каждой популяции идет отбор в направлении приспособления к наступающему сукцессионному изменению. Сходные сукцессии сходных биогеоценозов повторяются и в пространстве, и во времени, становясь постоянно действующим фактором направляющего по определенному пути естественного отбора. Это приводит, например, в случае многих раститель-

ноядных насекомых к смене кормовых растений, к изменению отношения к освещенности и т.п., к отбору в направлении сукцессии, к направленному изменению генетической структуры популяции. Интересный пример таких изменений — сохранение в почве, образовавшейся после высыхания оз. Федерзее, популяции малощетинкового червя-трубочника (Harms, 1934). Таково же, вероятно, происхождение наземных личинок хирономид и т.п.

Изучение популяций видов в биогеоценозах на разных этапах сукцессии позволяет понять направление микроэволюции.

Синтез биогеоценологических, генетических и фенетико-эволюционных исследований обещает стать очень перспективным.

Известно принимавшееся и В.Н. Сукачевым деление сукцессии на эндогенные, определяемые саморазвитием ценоза, и экзогенные, определяемые внешними по отношению к ценозу воздействиями (извержения вулканов, лесные пожары, наводнения, селевые потоки и т.п.). Изучение заселения и развития ценозов (с учетом роли случайного заселения) также представляет интерес для познания сукцессионных процессов. В этом плане интересно и изучение таких процессов, как восстановление биогеоценозов на антропогенно нарушенных участках поверхности суши (выборка торфа, песка, глины, терриконы, отвалы горных пород и т.п.).

Исключительно ценные модели биогеоценологических процессов, сукцессий дает сельскохозяйственная практика человека. Применение биогеоценологических методов и подходов к обрабатываемым землям, изучение хода естественного отбора популяций разных видов на площадях сельскохозяйственного пользования представляют особый раздел биогеоценологии — агроценологию. Внимание к обрабатываемым землям и полям, как к специфическим моделям ценозов, привлекали многие исследователи (Friederichs, 1930; Бей-Биенко, 1939; Гиляров, 1945а, 1955; Тишлер, 1971, и др.). Агроценозы можно рассматривать как экспериментальные биогеоценозы (Гиляров, 1977), особенно пригодные для изучения направлений естественного отбора (Гиляров, 1945а). Конечно, как модели исследования биогеоценологических смен могут рассматриваться и пастбищные угодья, на которых смены фитоценоза под влиянием выпаса известны под названием «дигрессия» (Высоцкий, 1915). Примером сукцессии, происходящей под влиянием перевыпаса, может служить превращение разнотравно-ковыльно-типчаковой степи в полынно-грудницевую ассоциацию (Горшкова, 1954).

Изменения комплексов «вторичных продуцентов» — насекомых-фитофагов — под влиянием смены растительного покрова и микроклимата при перевыпасе в сухой степи иллюстрируются примерами массовых размножений саранчовых и лугового мотылька (Щеголев с соавт., 1937).

Сходно протекающие в разных частях ареала изменения численности многих фитофагов на посевах культурных растений, например пшеницы (Бей-Биенко с соавт., 1937), и формирование аналогичных комплексов вредителей на посевах этой культуры на разных континентах (Гиляров, 1943) показывают несомненное общее направление сукцессии и естественного отбора при освоении земель под эту культуру.

Сельскохозяйственная деятельность — один из древнейших путей воздействия человека на биосферу — будет все усиливаться с переходом биосферы в ноосферу, неизбежным по научному предвидению В.И. Вернадского (1944).

Для правильной организации нашего воздействия на биосферу необходимо знание закономерностей развития агроценозов и других антропогенно возникающих вторичных ценозов. Основой для познания этих закономерностей должно быть исследование различных естественных биогеоценозов, которому отдал большую часть своей жизни В.Н. Сукачев.

ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди К.В., Арнольди Л.В., 1963. Зоол. ж., 42, 2: 161-183.
- Бей-Биенко Г.Я., 1939. *Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, нов. изд., вып. 3.*
- Бей-Биенко Г.Я., Григорьева Т.Г., Четыркина И.И., 1937. Итоги н.-и. работ ВИЗР за 1936 г. Л., 78-82.
- Вернадский В.И., 1926. Биосфера. Л. — 1944. Успехи соврем. биол., 18, 2: 113-120.
- Высоцкий Г.Н., 1915. Тр. по прикл. ботанике, вып. 8. Петроград, 1113-1443.
- Герасимов И.П., 1973. Ж. общ. биол., 34, 5: 635-645.
- Гиляров М.С., 1943. Докл. АН СССР, 33, 1: 49-51.
- Гиляров М.С., 1945а. Докл. АН СССР, 47, 3 —1945б. Ж. общ. биол., 6, 1: 26-36.
- Гиляров М.С., 1954. Зоол. ж., 33, 4: 769-777.
- Гиляров М.С., 1955. Ж. общ. биол., 16, 6: 444-457.
- Гиляров М.С., 1959. Успехи соврем. биол., 48, 3: 267-278.
- Гиляров М.С., 1962. Проблемы ботаники, т. 6. М.—Л., Изд-во АН СССР, 246-253.
- Гиляров М.С., 1977. С.-х. биол., 12, 5, 670-676.
- Горшкова А.А., 1954. Тр. Бот. ин-та им. В.Л. Комарова, сер. III, вып. 9: 442-541.
- Зенкевич Л.А., 1967. Ж. общ. биол., 28, 5, 523-537.
- Иоганзен Б.Г., 1962. Сб.: Проблемы зоол. исследований в Сибири. Горно-Алтайск.
- Куркин К.А., Стебаев И.В., 1959. Бюл. МОИП. Отд. биол., 64, 1: 51-60.
- Морозов Г.Ф., 1949. Учение о лесе. М.—Л., Гослесбумиздат.
- Пачоский И., 1917. Описание растительности Херсонской губ., II. Степи. Херсон.
- Перель Т.С., Уткин А.И., 1972. Лесоведение, 2: 29-43.
- Работнов Т.А., 1950. Тр. Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР, сер. III, вып. 6: 7-204.
- Сукачев В.Н., 1945. Докл. АН СССР, 47, 6: 447-449.
- Сукачев В.Н., 1947. Основы теории биогеоценологии. Юбилейный сборник, посвящ. 30-летию Великой Октябрьской Революции, т. 2. М., Изд-во АН СССР.
- Сукачев В.Н., 1950. Биогеоценоз. БСЭ, 2-е изд., т. 6.
- Тишлер В., 1971. Сельскохозяйственная экология. М., «Колос».
- Формозов А.Н., Воронов А.Г., 1939. Уч. зап. Московск. гос. ун-та, вып. 20. Зоология.
- Чернова Н.М., 1977. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М., «Наука».
- Шмальгаузен И.И., 1948. Бюл. МОИП. Отд. биол., 33, вып. 5: 93-122.
- Щеголев В.Н., Знаменский А.В., Бей-Биенко Г.Я., 1937. Насекомые, вредящие полевым культурам. М.—Л., Сельхозгиз.
- Balogh J., 1958. Lebensgemeinschaften der Landtiere. Budapest—Berlin, Akad. Verlag.
- Darwin Ch., 1859. The origin of the species. London (цит. по Ч. Дарвин. 1935. Происхождение видов. М.—Л., Сельхозгиз).
- Friederichs K., 1930. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie. 1. P. Parey, Berlin.
- Harms W., 1934. Die Wandlungen des Artgefüges. Leipzig.
- Mobius K., 1877. Die Auster und Austerwirtschaft. Berlin.
- Sukachev V.N., 1960. Silva Fennica, 105: 94-97.
- Tansley A.G., 1935. Ecology, 16: 284-287.
- Thiele H.-U., 1977. Carabid beetles in their environments, Springer-Verlag, Berlin et al.
- Tischler W., 1955. Synökologie der Landtiere. G. Fischer Verlag, Stuttgart.

ЭКОЛОГИЧЕСКИ АВТОТРОФНЫЕ ЖИВОТНЫЕ И ИХ ОСОБЕННОСТИ*

ЖИВОТНЫЕ В ПИЩЕВЫХ ЦЕПЯХ БИОЦЕНОЗОВ

Пищевые связи, цепи питания — важнейшая категория экологических отношений, определяющих место каждого организма в потоке энергии и круговороте веществ в биогеоценозе, в биосфере. Экологические классификации, делящие организмы на продуцентов и консументов разного порядка и редуцентов, соответствуют основным их физиологическим характеристикам. Первичные продуценты — это автотрофные организмы, способные к синтезу органических веществ с использованием энергии света (зеленые растения, сине-зеленые водоросли, теперь часто называемые цианобактериями, некоторые настоящие бактерии) или, реже, энергии, выделяемой при окислении неорганических химических соединений (сульфобактерии, нитробактерии и др.). Все остальные организмы — консументы и редуценты (животные, грибы, большинство микроорганизмов, бесхлорофильные высшие растения). Это гетеротрофы, существующие за счет энергии органических соединений, созданных автотрофами, в основном фототрофными зелеными растениями.

Для гетеротрофов характерны два типа питания — анимальный и сапрофитный. При анимальном типе питания, характерном для подавляющего большинства многоклеточных животных, необходимые для существования органические соединения (пища) — это растения и растительные продукты всех типов, другие животные, разлагающиеся остатки животных и растений и микроорганизмы — бактерии, грибы (Jennings, 1972). При анимальном питании животные обычно заглатывают твердые органические пищевые частицы. Классификация механизмов питания, предложенная Йонджем (Yonge, 1936) и принятая в новых сводках (Jennings, 1972), включает разные способы захватывания животными крупных и мелких пищевых объектов и поглощение жидкостей или сочных тканей растений или животных. К последней категории питания относятся как разные способы заглатывания соков других организмов животными со специализированным ротовым аппаратом, так и всасывание растворенных органических веществ всей поверхностью тела. Именно последний тип питания, свойственный грибам, называется сапрофитным. Но характерно, что в упомянутой сводке (Jennings, 1972) для многоклеточных животных всасывание органических веществ всей поверхностью тела отмечено только для паразитов (лентецы, саккулины), но не упомянуто для свободноживущих. В современной же литературе накоплено много данных о всасывании растворимых органических веществ и свободноживущими морскими многоклеточными животными (Stephens, Schinske, 1961; Jorgensen, 1976, 1979; Сорокин, 1977; Хлебович и др., 1982), хотя, по-видимому, этот способ питания может быть только дополнительным к другим способам (Siebers, Bulnheim, 1977; Хлебович и др., 1982).

Экологически особенно интересны такие случаи, когда животные выступают в биоценозе как организмы, фотосинтетически и хемосинтетически питающиеся, что происходит за счет симбиоза с развивающимися в их тканях водорослями или бактериями. Известно, насколько сложна трактовка лишайников как организмов и неясна оценка их систематического положения. Двойственность их природы — образование автотрофных и очень специфических комбинированных организмов за счет симбиоза грибов и водорослей — не позволяет в строгих филогенетических классификациях рассматривать лишайники как организмы. Лишайник — это комплексная система, хотя в боль-

* Гиляров М.С. *Успехи современной биологии*, 1983, т. 96, вып.1 (4), с. 3-12.

шинстве случаев оба компонента порознь не существуют. Во всяком случае, ни типичная (определяемая грибом) структура лишайника, ни тем более его экологические и физиологические особенности при изолировании партнеров и искусственном разведении в отдельности каждого из них не сохраняются. Если исходить из формально принятых морфологических определений, то лишайник не организм, а система типа консорции. Но по существу это организм, занимающий определенное положение в ценозе и выступающий как автотроф, как продуцент.

АВТОТРОФНОСТЬ ЖИВОТНЫХ НА ОСНОВЕ СИМБИОЗА С ФОТОТРОФНЫМИ ВОДОРΟΣЛЯМИ

Отношения, аналогичные трофическим связям лишайников, хорошо известны для 150 родов беспозвоночных восьми типов с автотрофными эндосимбиотическими водорослями (Droop, 1963). Так, на основе сравнения с близкими несимбиотическими формами такие организмы, как зеленая гидра, многие рифообразующие кораллы, бескишечные турбеллярии *Convoluta roscoffensis* и др., зоологи, без всякого сомнения, относят к животным. Однако в биоценозах, в экосистемах они функционируют как первичные продуценты, будучи в сущности автотрофными (хотя и симбиотическими) организмами. Известно, что термиты переваривают клетчатку, используя ферментативную деятельность кишечных симбиотических жгутиковых *Trichonympha* и некоторых других родов, а многие питающиеся соками растений сосущие насекомые получают необходимый для себя азот за счет симбиотических азотфиксаторов, развивающихся в особых органах — так называемых мицетомах. Но это не мешает относить как тех, так и других к анимально питающимся формам: потребителям клетчатки (термиты) и соков растений (например, тли). Так и животное, у которого водоросли-симбионты имеют хлорофилл (зоохлореллы и зооксантеллы), использует продукты их фотосинтеза. Если такое животное с симбионтами рассматривать как целое, то оно оказывается автотрофным организмом, а в цепях питания — первичным продуцентом. Симбионты для хозяина в таком случае становятся его необходимой составной частью. Это подчеркивает условность понятия «организм», отсутствие резкой грани между организмом и системой организмов. Животное в совокупности с водорослью становится саморегулирующейся системой, обеспечивающей круговорот в ней углерода и азота при минимальном поступлении этих элементов из внешней среды.

Физиология такой системы хорошо изучена у **ресничной бескишечной турбеллярии** *Convoluta roscoffensis* Graff, встречающейся огромными скоплениями у песчаных берегов западной Франции. У взрослых червей этого вида под эпителием обнаружены многочисленные симбиотические зеленые водоросли Prasinophyceae, определяющие темно-зеленую окраску червя, — *Platymonas convolutae* Parke et Manton. Для взрослой особи *C. roscoffensis* характерно то, что она перестает заглатывать твердые частицы, т.е. не питается анимально, с момента появления в ней симбионтов. Элементы минерального питания и CO_2 поступают в тело турбеллярии из воды, а за счет фотосинтетической активности симбионтов она получает необходимые для роста, движения и размножения энергию и органические соединения (Dorey, 1965).

Уже более 100 лет тому назад было установлено (Geddes — цит. Holligan and Gooday, 1975), что эти турбеллярии содержат хлорофилл, на свету выделяют кислород и накапливают крахмал в зеленых клетках (симбиотические водоросли даже принимали за хлоропласты животного — Haberlandt, 1891). То, что это не хлоропласты, а водоросли, было выяснено в начале нашего века (Keeble, Gamble, 1907). Позднее (Provasoli et al., 1968) была показана возможность «ресинтеза» зеленой турбеллярии *Convoluta* из обоих компонентов с использованием разных видов автотрофных жгутиковых.

Кибл и Гамбл (Keeble, Gamble, 1907) и позднейшие исследователи выяснили, что черви положительно фототаксичны, активны в толще воды днем, а ночью зарываются в песок, т.е. их поведение обеспечивает фотосинтетическую деятельность эндосимбионтов. Вышедшие весной из яйца турбеллярии *C. roscoffensis* питаются диатомовыми и другими водорослями, но хотя эта пища и переваривается, рост и созревание червей происходят только после заглатывания и поселения в их теле водоросли *P. convolutae*. Передачи симбионта через яйцеклетку от материнского организма не происходит, но плавающие жгутиковые этого вида (и некоторых других) активно оседают на поверхности яйцевых коконов червя (Gooday, 1970). Это способствует заглатыванию симбионтов конволютой. Заглоченная водоросль *P. convolutae* утрачивает жгутик и состоящую из пектиноподобного вещества, галактозы и галактурановой кислоты оболочку, которая подвергается энзиматическому растворению. Водоросль попадает сперва в вакуолю клетки пищеварительной паренхиматозной ткани, а затем перемещается под эктодерму. За 5 дней после заглатывания апосимбионтные черви заполняются *P. convolutae* и через месяц увеличиваются в длину в 6 раз, тогда как лишенные водорослей особи в тех же условиях не растут. Хотя большинство клеток водорослей в теле червя живет и способно к делению, часть из них переваривается. Некоторые клетки *P. convolutae* выбрасываются сквозь промежутки между эпидермальными клетками червя; такие водоросли, как и искусственно извлеченные из тела червя, сохраняют жизнеспособность в морской воде (Gooday, 1970). Выделение червями слизи и пузырьков кислорода, вырабатываемого зелеными симбионтами, максимально при ярком освещении (Holligan, Gooday, 1975). Скорость фотосинтеза *C. roscoffensis* при pH 5,5 почти вдвое выше, чем при pH 7,8 при равном освещении (20% полного солнечного) (Boyle, Smith, 1975). Интересно отметить, что слабое потребление CO₂ происходит и в темноте (<5% потребления на свету), причем не только водорослями, но и не имеющими симбионтов турбелляриями (Hammen, Lum, 1962).

Основные продукты фотосинтеза *P. convolutae* (как и у близких видов свободноживущих водорослей) — маннит и крахмал — накапливаются и в теле *C. roscoffensis*, в тканях которых содержится ~1% маннита и 4,5% крахмала (в пересчете па воздушно-сухую массу).

При выдерживании в течение 4 ч зеленых конволютов в морской воде, содержащей бикарбонат натрия, меченный ¹⁴C, на свету >30% усвоенного углерода оказалось в виде маннита, а 10% — в составе аминокислот и органических кислот. Количество радиоактивного крахмала на свету было постоянным, а в темноте постепенно снижалось. В последующем повышалась радиоактивность липидов, водно-растворимых и водно-нерастворимых фракций, а радиоактивность крахмала и маннита снижалась, что показывает их утилизацию конволютой при биосинтезе других соединений (Hammen, Lum, 1962).

В результате фотосинтеза меченой углекислоты радиоактивными становятся слизь и яйца червя, что свидетельствует об усвоении червем продуктов, вырабатываемых симбионтами. Поскольку *C. roscoffensis* можно культивировать в среде, содержащей как источник азота только нитраты, несомненно, что белки и нуклеиновые кислоты червя строятся за счет синтезированных симбионтами аминокислот, так как из всех организмов лишь бактерии и растения вырабатывают нитрат-редуктазу. Но в естественных условиях возможно проникновение в организм червя свободных растворимых аминокислот и через покровы, как это известно для многих морских беспозвоночных (Stephens, Schinske, 1957, 1961; Stephens, 1962), т.е. снабжение азотом может обеспечиваться обоими компонентами, составляющими функционирующую систему *C. roscoffensis*.

Вне всякого сомнения, особенности *C. roscoffensis* как комплексного организма развились на основе взаимоотношений типа хищник — жертва, и это определяется способностью червя по выходе из яйца захватывать водоросли в пищеварительные клетки, с одной стороны, и способностью водоросли противостоять пищеварительным энзи-

мам червя — с другой. Кроме *P. convolutae* симбионтами *C. roscoffensis* могут становиться и другие виды водорослей (Provasoli et al., 1968).

По современным данным (Holligan, Gooday, 1975), заглоченная конволютой водоросль претерпевает следующие изменения. Сначала утрачивается оболочка, вследствие чего протопласт водоросли становится многолопастным, его выросты располагаются между субэктодермальными клетками червя, что обеспечивает большую поверхность контакта между плазмой водоросли и окружающими клетками животного. Органеллы водоросли располагаются так, что хлоропласты обращены к поверхности тела червя, а базальное тельце и ядро — внутрь. Затем утрачиваются четыре жгутика и стигма. Аппарат Гольджи, активный у свободноживущей *P. convolutae*, становится мельче и неактивным. Митохондрии водоросли функционируют слабее, а митохондрии прилежащих клеток червя — интенсивнее. Клетки турбеллярии зависят от симбионтов и потребляют синтезированные зоохлореллами маннит, глюкозу, фруктозу, молочную кислоту. Около половины общей массы продуктов фотосинтеза симбионтов (в основном это аминокислоты) включается в ткани червя (Boyle, Smith, 1975). Интересно отметить, что в чистых культурах водоросли выделяют во внешнюю среду очень мало продуктов (сотые доли процента — Taylor, 1971), что связано, по-видимому, с малой проницаемостью их оболочки, разрушающейся в тканях *Convoluta*.

Клетки червя не способны к синтезу жирных кислот и стероидов и получают эти соединения от водорослей. Мочевая кислота, образующаяся в результате распада пуринов и (как катаболит) белкового обмена червя, остается в теле молодых апосимбионтных особей *Convoluta* в виде кристалликов. *P. convolutae* выделяет уриказу и может существовать, используя мочевую кислоту червя как единственный источник азота (Gooday, 1970).

Таким образом, отношения, складывающиеся в комплексном организме симбиотрофных *C. roscoffensis*, делают эту систему весьма устойчивой. В результате первичная продукция фотосинтеза популяций *C. roscoffensis* в условиях умеренного климата сравнима с таковой одной из наиболее продуктивных тропических экосистем — с коралловыми рифами. При численности конволют $9 \cdot 10^5$ на 1 м^2 и массе хлорофилла a 320 мг/м^2 первичная продукция этих червей составляла в местах их скопления 873 г/м^2 (Doonan and Gooday, 1982). Во всяком случае, годовая первичная продукция *C. roscoffensis* выше, чем продукция свободноживущего фитопланктона (см. Raven et al., 1979).

По-видимому, тесный контакт водорослей с животными клетками обеспечивает более интенсивный рост и тех и других.

Можно вспомнить старые опыты Бухсбаума (Buchsbaum, 1937), создававшего смешанные культуры эмбриональной соединительной ткани цыпленка и водоросли *Chlorella pyrenoidosa*. Выращиваемые совместно на свету водоросли и ткани росли интенсивнее и были жизнеспособнее, чем выращиваемые раздельно. В темноте же рост ткани цыпленка проходил лучше без хлореллы. Это указывает на то, что именно фотосинтез в смешанной культуре и, возможно, лучшее снабжение кислородом, а также потребление хлореллой продуктов азотного катаболизма оказываются выгодными для животных клеток, тогда как водоросль в свою очередь использует продукты обмена животной клетки. Таковы же взаимоотношения тканей животных с эндосимбионтными фотосинтетиками (Yong, 1964).

Зеленые гидры (*Hydra viridis*, *Chlorohydra viridissima*), у которых симбионты — зеленые водоросли *Chlorella*, в отличие от *C. roscoffensis* характеризуются сохранением способности к анимальному питанию, свойственному и гидрам, не имеющим симбионтов. Интересно отметить, что симбиотические хлореллы (зоохлореллы) в тканях гидры образуют мальтозу, а те же штаммы, разводимые в культуре вне тканей гидры, мальтозу

не образуют. Клетками гидр с симбионтами вырабатывается гораздо больше мальтазы и гликогена, чем клетками апосимбионтных особей. Общее количество продуктов фотосинтеза, выделяемых во внешнюю среду свободноживущими водорослями, не превышает 5%, а зоохлореллами, живущими в тканях гидры, — более 85%. Формирование легко-растворимых продуктов фотосинтеза у симбионтов гидры — это их адаптация к симбиозу, возможно, связанная с изменениями оболочки зоохлорелл в клетках хозяина.

В опытах с инокуляцией разных видов и популяций гидр штаммами разных культур хлореллы (в том числе выделенных из полипов этого рода и инфузорий *Paramecium bursaria*) было найдено, что и разные виды гидр и разные штаммы хлореллы в неодинаковой степени способны к симбиозу. Так, попытки инокуляции бурых гидр из Англии девятью штаммами хлореллы показали невосприимчивость гидр к предложенным культурам (Jolley, Smith, 1980). Апосимбионтных *Chlorohydra viridissima* из Флориды лишь редко удавалось инокулировать, а английские популяции этого вида оказались восприимчивыми к пяти штаммам из девяти испытанных (Jolley, Smith, 1980). В клетках гидр наблюдалось и размножение хлорелл (McAuley, 1981). Между тканями зеленой гидры и симбиотическими водорослями устанавливаются сложные метаболические связи. Например, кормление гидр науплиусами *Artemia salina* с мечеными ^3H предшественниками белков показало, что и в темноте, и на свету не только клетки гидры, но и живущие в них водоросли (после кормления) содержат меченые соединения (Thorington, Margulis, 1981). Таким образом, не только гидра потребляет метаболиты хлореллы, но и хлорелла использует метаболиты гидры.

В темноте при исключении фотосинтеза зоохлореллы конкурируют за метаболиты не только друг с другом, но и с тканями гидры, в результате чего темп роста гидры падает на 20%, а водорослей — еще более (Pardy, 1974). На конкурентные отношения между симбиотическими водорослями в пищеварительных клетках гидры косвенно указывают и наблюдения, что в этих клетках бывает либо много мелких, либо немного, но крупных зоохлорелл (McAuley, 1981).

Коралловые полипы. Фактическая автотрофность рифообразующих коралловых полипов известна давно. Они живут в водах, исключительно бедных планктоном, который мог бы служить источником пищи при нормальном голозойном питании этих кишечнополостных. Зооксантеллы (Peridineae, Dinophyceae), живущие в их энтодерме, обеспечивают полипов продуктами фотосинтеза и способствуют их азотному обмену, переводя выделяемый животными клетками аммиак в аминокислоты. Как и у *Convoluta*, у полипа в теле создается почти замкнутый цикл основных биогенных элементов. Именно симбиотическим характером питания, определяемым способностью зооксантелл к фотосинтезу, объясняется приуроченность рифообразующих кораллов к относительно поверхностным слоям воды.

Такие коралловые полипы, как *Xenia hicksoni*, *Clavularia hembra*, *Zoanthus socialis*, и ряд других существуют только за счет фотосинтезирующих живущих в их тканях зооксантелл (Fretter, Graham, 1976). Сорокин (1980), изучивший энергетический баланс *Pocillopora damicornis* и *P. caespitosa*, отметил, что расходы на обмен у этих кораллов обеспечиваются фотосинтезом зооксантелл и что усваиваемые полипами растворенные органические вещества и питание бактериопланктоном важны как источник биогенных элементов для системы полип — зооксантеллы¹.

¹ *Heteroxenia fuscescens* — рифовый коралловый полип, живущий у берегов Восточной Африки и питающийся с помощью как зооксантелл, так и активного всасывания через эктодерму растворенных в воде органических веществ. Потенциально полипы могут поглощать этих веществ гораздо больше, чем это наблюдается при существующей в природе концентрации. Особенно активно всасываются аминокислоты (лейцин, лизин), тогда как глюкоза поглощается медленно (см. Schliechter, Amer. Zool., 1982, 22, 3, p. 659).

Исследование питания актиний *Anemonia sulcata* показало, что эти актинии при отсутствии оформленной пищи могут существовать только используя продукты фотосинтеза эндосимбионтных водорослей, в их клетках можно обнаружить разные стадии переваривания зооксантелл. В воде, не содержащей органических веществ, но с достаточным количеством элементов минерального питания, актинии на свету увеличиваются в весе за счет продуктов фотосинтеза симбионтов, вообще играющих важную роль в поддержании энергетического баланса полипов (Janssen, Müller, 1981).

Актиния *Astrangia danae* может содержать зооксантеллы, но может существовать и без них. В последнем случае она питается, захватывая обычную для кораллов пищу. Этой актинии зооксантеллы помогают выносить голодание; при этом наблюдается увеличение относительного содержания липидов в составе резервных соединений (Szmant-Froelich, Pilon, 1980).

Опыты с фотосинтетическим усвоением ^{14}C актиниями *Anthropleura elegantissima* показали, что 50% продуктов фотосинтеза симбиотических водорослей за 24 ч поступает в лишённые симбионтов ткани актинии, включаясь в липиды и белки (Trench, 1971).

Однако в некоторых случаях зооксантеллы становятся не кормильцами полипов, а их паразитами. Так, отмечено, что они могут встречаться у полипов на больших глубинах, где фотосинтез исключен (в Антарктике в теле актиний на глубине 380 м, у берегов Флориды на глубине 200 м). Но те зооксантеллы, которые сожительствуют с полипами, обитающими в световой зоне, дольше 2–2,5 мес. в темноте не выживают (Smith et al., 1969). Это показывает, насколько глубокими становятся симбиотические связи зооксантелл и морских кишечнорастных (у пресноводных животных зооксантелл не бывает).

Двустворчатые Tridacnidae. Фотосинтез симбиотических зооксантелл обеспечивает энергетические потребности и таких крупнейших двустворчатых моллюсков, как Tridacnidae — обычных спутников рифообразующих кораллов в морях Индийского и Тихого океанов. Зооксантеллы размножаются у тридакн в растущих в дорсальной направлении краях мантии (прикрепляются тридакны к субстрату вентральной стороной). Это обеспечивает освещенность симбионтов. Зооксантеллы у тридакн переносятся фагоцитами и приурочены к кровеносным полостям, где они размещаются преимущественно вокруг концентрирующих световые лучи гиалиновых органов. У этих зооксантелл в фагоцитах моллюска маленький пиреноид, а стенки водорослей не содержат клетчатки, что облегчает их переваривание. В фагоцитах можно проследить все стадии переваривания симбионтов. В мантийной области симбионты непереважены, а по мере продвижения фагоцитов к дивертикулам пищеварительного тракта обнаруживаются разные стадии их гидролиза. Хотя тридакны, по-видимому, сохраняют способность к фильтрационному питанию (Yonge, 1974), типичную для пластинчатожаберных, основной источник их пищи — продукты фотосинтеза зооксантелл и сами зооксантеллы; экологически эти моллюски выступают как первичные продуценты (Yonge, 1936, Purchon, 1968).

Интересно отметить, что гомогенаты тканей как тридакны, так и кораллов *Pocillopora* в 16 раз ускоряют выделение продуктов фотосинтеза зооксантеллами по сравнению с количеством этих продуктов, выделяемых в морской воде водорослями, культивируемыми вне тканей хозяина, независимо от того, из какого вида животного они были выделены (Smith et al., 1969).

АВТОТРОФНОСТЬ ЖИВОТНЫХ НА ОСНОВЕ СИМБИОЗА С ХЕМОТРОФНЫМИ БАКТЕРИЯМИ

За последние годы накоплены данные о синтезе органических веществ в теле животных за счет эндосимбиотических хемоавтотрофных бактерий, в результате чего и эти животные могут рассматриваться в экосистемах как первичные продуценты. Наи-

более показательны в этом отношении группы животных, не имеющих пищеварительного тракта, для которых ранее принималось, что они питаются, поглощая из воды растворенные органические вещества. Такой «сапрофитный» тип питания свободноживущих животных в сводке Дженнингса (Jennings, 1972), например, даже не упоминается. Однако известно, что многие группы морских животных от губок до моллюсков, иглокожих и оболочников способны поглощать из морской воды аминокислоты, в частности глицин (Stephens, Schinske, 1961; Anderson, 1975; Southward, Southward, 1980). Было установлено, что для поглощения растворенных органических веществ важны слизистые выделения на поверхности тела животного, так как членистоногие (различные ракообразные и мечехвост) не могут воспринимать эти вещества из окружающей воды через покровы (Stephens, Schinske, 1961).

Слизь способствует поглощению- и многих ионов (Sr^{2+} , Ca^{2+} , V^{5+}) моллюсками, полихетами, оболочниками (Fretter, 1953, Goldberg et al., 1951). Скорость абсорбции животными глицина и L-валина пропорциональна солености среды, в частности содержанию растворенного натрия, оставаясь неизменной при солености $>40\%$ (Siebers, Bulnheim, 1977). Абсорбция аминокислот в пресной воде практически не происходит, но причины этой зависимости от солености не выяснены; установлено только, что важна концентрация Na^+ (Bamford, McCrea, 1975). Что поступление глюкозы идет именно через покровы («сапрофитно»), а не через кишечный тракт, было показано опытами с лигатурой переднего и заднего концов тела полихеты *Nereis diversicolor*. Перетяжка тела у головного и анального концов тела не повлияла на интенсивность поступления глюкозы из 5 мкМ раствора (Ahearn, Gomme, 1975). Вряд ли получение пищи через покровы — основной способ питания (Sepers, 1977). Видимо, он может иметь значение, например, для донных полихет, живущих в иле, если концентрация растворенных аминокислот >50 мкМ.

Питание путем абсорбции через покровы кажется неизбежным для животных, не имеющих пищеварительных органов. Давно известны не имеющие системы органов пищеварения **погонофоры**, выделенные Ивановым (1955) в особый тип животных. Кроме тех погонофор, которые были известны ранее, недавно открыты крупные бескишечные организмы — *Vestimentifera* pp. *Riftia* и *Lamellibrachia* — глубоководные формы, обитающие в местах выхода богатых сероводородом термальных вод. Эти формы отнесены к погонофорам, которых Джонс (цит. по Франзйн, 1982) предложил разделить на два подтипа: *Perivata*, к которому относится большинство погонофор, и *Obturata*, включающий глубоководных *Riftia* и *Lamellibrachia*, т.е. *Vestimentifera*. У рифтий передний отдел тела сильно васкуляризован, в нем много серы, заключающейся в симбиотических сульфобактериях (Cavanaugh et al., 1981). Гигантские вестиментиферы *Riftia pachyptilia* живут у выходов горячих, богатых сероводородом вод на дне восточной части Тихого океана, в частности вблизи Галапагосских островов на глубине ~2500 м. Джонс (Jones, 1981) также отмечает обилие симбиотических бактерий в вестиментальной мускулатуре рифтий и в трофосоме (Франзйн, 1982). В тканях трофосомы выявлено два энзима кальвиновского цикла и три энзима, связанных с окислением H_2S , что также дает основание считать эти бактерии сульфобактериями-хемоавтотрофами, получающими энергию для фиксации CO_2 в органические соединения за счет энергии окисления H_2S (Felbeck, 1981; Felbeck et al., 1981).

Изучая питание мелких погонофор, обитающих в европейских морях (*Siboglinum atlanticum* — в Бискайском заливе, *S. ekmani* и *S. fiordicum* — у берегов Норвегии), Саутварды (Southward, Southward, 1980) отметили их способность поглощать через покровы растворенные органические соединения. Но они считают, что поступающей таким способом пищи недостаточно для поддержания жизни погонофор, допуская значение такого типа питания только для *S. ekmani* (Southward, Southward, 1981).

Исследование нового вида *Siboglinum* из Скагеррака и более крупного *Oligobrachia gracilis* из Бискайского залива выявило в заповязочной части их тела много бактерий; бактерий больше у самок и молоди, меньше — у самцов (Southward and Southward, 1980). Эти бактерии сходны с бактериями, потребляющими метан. В более поздней работе Саутварда и др. (Southward et al., 1981) подчеркивается, что и мелкие европейские погонофоры *Siboglinum* spp. характеризуются энзимами кальвиновского цикла, не свойственными животным. Этот цикл определяется наличием в их тканях (в трофосоме) большого количества хемоавтотрофных бактерий, возможно, метанотрофных или окисляющих H_2S . Трофосомные участки *Siboglinum* и других видов Pogonophora-Perivata эти авторы считают гомологичными органам с включениями серобактерий у рифтий.

Морские олигохеты Phallodrilidae. В последние годы описаны бескишечные олигохеты р. Phallodrilus (Ersjys, 1981, Giere, 1981), обитающие у Бермудских островов на дне с коралловым песком в местах, где много гниющих водорослей и высокое содержание H_2S . Другой вид (*P. albidus*) найден у Барьерного рифа Австралии. Эти черви, относимые к тубифицидам и выделяемые в особое семейство, отличаются мощно развитой кровеносной системой, проходящей через целом, обеспечивающей транспорт кислорода в аноксибиотической среде. У Phallodrilus под кутикулой много грамотрицательных бактерий, характеризующихся выработкой энзимов кальвиновского цикла. Гире и др. (Giere et al., 1982) считают, что абсорбционное питание за счет органических веществ, растворенных в интерстициальной воде, может, вероятно, иногда обеспечивать жизнь этих червей, но что для них, как и для погонофор, важно постоянное присутствие большого количества субкутикулярных бактерий, имеющих существенное значение при обитании в аноксибиотической среде, богатой сероводородом. Сходные отношения с микроорганизмами складываются, по-видимому, у бескишечного двустворчатого моллюска *Solenomyia togata* (Reid, Bernard, 1980). Известна и архианнелида без кишечника (Jouin, 1979).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Симбиотрофное питание, превращающее животное в автотрофную фотосинтезирующую систему, не позволяет однозначно характеризовать разные формы с таким типом питания. Источником питания совокупности клеток организма животного, унаследованных от материнской особи, служат вещества, синтезированные включенными в его ткани и клетки симбионтами, т.е. комплекс собственных унаследованных элементов тела животного гетеротрофен. Организм симбиотрофного животного при детальном морфологическом исследовании представляет комплекс организмов; физиологически каждое симбиотрофное животное в сущности не животное, а система, в которой обеспечивается относительно замкнутый круговорот биогенных элементов. Экологически в биоценозе такое животное с автотрофными внутренними симбионтами выступает как автотрофный организм, первичный продуцент, причем продукция таких форм (*Convoluta*, рифообразующие кораллы) бывает выше, чем автотрофных водорослей в таких же условиях.

Для формальной филогенетической типологической систематики симбиотрофные экологически автотрофные животные не представляют особой сложности — их морфологическая характеристика легко позволяет относить их к определенным зоологическим таксонам. В этом заключается отличие симбиотрофных животных от лишайников, классификация которых по гетеротрофному (грибному) компоненту не соответствует типологической характеристике этих «комбинированных» организмов. Характеризуя биологические критерии понятия «вид», Майр (Mayr, 1976) подчеркивает двойственность подхода к определению этой таксономической категории. Один подход

— рассмотрение вида как авторепродуцирующейся общности — в сущности, не применим к рассмотренным категориям животных. Другой подход — принятие того, что каждый вид занимает определенное место в природе, определенную нишу, что каждый вид играет определенную роль в экосистеме. Ниша симбиотрофных животных коренным образом отличается от ниш, занимаемых систематически близкими гетеротрофными формами, они оказываются представителями принципиально иной (экологически автотрофной) группы организмов. Симбиотрофные организмы могут также рассматриваться и как своеобразные элементарные экосистемы. На их примере видно, насколько условны представления об организме, насколько сложно дать определение этого понятия и его границ.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванов А.В., 1955. Докл. АН СССР, 100, 3, с. 595.
Сорокин Ю.И., 1977. Ж. общ. биол., 38, 2, с. 185.
Сорокин Ю.И., 1980. Ж. общ. биол., 41, 4, с. 547.
Хлебович В.В., Комендантов А.Ю., Яковишина Л.А., 1982. Зоол. ж., 61, 5, с. 783.
Ahearn G.A., Gomme J.J., 1975. Exptl. Biol., 62, p. 243.
Anderson J.W., 1975. In: Physiological ecology of estuarine organisms. Ed. Vernberg F.J. Columbia: Univ. Press, p. 239.
Bamford D.R., McCrea R., 1975. Compar. Biochem. and Physiol., 50, p. 811.
Boyle J.E., Smith D.C., 1975. Proc. Roy. Soc. B, 189, p. 121.
Buchsbaum R., 1937. Physiol. Zool., 10, p. 373.
Cavanaugh C.M., Gardiner S.L., Jones M.L., Janasch H.W., Waterbury J.B., 1981. Science, 213, 4505, p. 340.
Doonan S.A., Gooday G.W., 1982. Marine Ecol., Progr. Ser., 8, 1, p. 69.
Dorey E.A., 1965. Quart. J. Microsc. Sci., 106, p. 147.
Droop M., 1963. Sympos. Soc. Gener. Microbiol., 13, p. 171.
Erseus Chr., 1981. Zool. scripta, 10, 1, p. 15.
Felbeck H., 1981. Science, 213, 4505, p. 336.
Felbeck H., Childress J.J., Somero G.H., 1981. Nature, 993, p. 291.
Franzen A., 1982. Fauna och flora, 77, p. 137.
Fretter V.J., 1953. Marine Biol. Assoc. U. K., 32, p. 367.
Fretter V., Graham A., 1976. A functional anatomy of Invertebrates. London-San Francisco: Acad. Press, 589 p.
Giere O., 1981. Marine Ecol. Progr. Ser., 5, 3, p. 353.
Giere O., Lieberzeit L., Rodger R.K., 1982. Marine Ecol. Progr. Ser., 8, 3, p. 291.
Goldberg E.D., McBlair W., Taylor K.M., 1951. Biol. Bull., 101, p. 84.
Gooday G.W.J., 1970. Marine Ecol. Assoc. U. K., 50, p. 199.
Haberlandt G., 1891. In: Die Organisation der Turbellaria Acoela. Leipzig, S. 75.
Hammen C.S., Lum S.C.J., 1962. Biol. Chem., 237, p. 2419.
Holligan P.M., Gooday G.W., 1975. Sympos. Soc. Exptl. Biol. Cambridge, 29, p. 205.
Janssen H.H., Müller H., 1981. Zool. Anz., B, 206, 3-4, S. 161.
Jennings J.B., 1972. Feeding, digestion and assimilation in animals. 2nd ed. London-Basingstoke: Macmillan, 244 p.
Jolley E., Smith D.C., 1980. Proc. Roy. Soc. B, 207, 1168, p. 311.
Jones M.L., 1981. Science, v. 213, 4505, p. 333.
Jorgensen K.B., 1976. Biol. Rev., 51, 3, p. 291.
Jorgensen K.B., 1979. Marine Biol., 52, 1, p. 45.
Jouin C., 1979. Canad. J. Zool., 57, p. 2448.
Keeble F., Gamble F.W., 1907. Quart. J. Microsc. Sci., 51, 1, p. 167.

- Mayr E., 1976. Evolution and the diversity of life. Selected essays. Cambridge–London: Harvard Univ. Press, 720 p.
- McAuley P.J., 1981. *Experientia*, 37, 4, p. 346.
- Muscatine L., 1961. In: *Biology of Hydra*/Eds Lenhoff H., Loomis W. Univ. Miami Press, p. 255.
- Oschman J.L., 1966. *J. Phycol.*, 2, p. 105.
- Pardy R., 1974. *Biol. Bull*, 147, p. 105.
- Provasoli L., Yamasu T., Manton I.J., 1968. *Marine Biol. Assoc. U.K.*, 48, p. 465.
- Purchon R.D., 1968. *The biology of Mollusca*. Oxford et al.: Pergamon Press, 560 p.
- Raven J., Smith F.A., Glidewells S.M., 1979. *New Phytol.*, 83, p. 299.
- Reid R.G., Bernard F.R., 1980. *Science*, 208, p. 609.
- Sepers A.B.J., 1977. *Hydrobiologia*, 52, 1, p. 39.
- Siebers D., Bulnheim H.-P., 1977. *Helgolander wiss. Meeresuntersuch.* 29, 4, S. 472.
- Smith D., Muscatine L., Lewis D., 1969. *Biol. Rev.*, 44, 1, p. 17.
- Southward A.J., Southward E.C., 1980. *J. Marine Biol. Assoc. U.K.*, 60, p. 1005.
- Southward A.J., Southward E.C., 1981. *Kieler Meeresforsch., Sonderheft* 5, S. 445.
- Southward A.J. Southward E.C., Dando P.R., Rau G.H., Felbeck H., Фльгел H., 1981. *Nature*, 293, 5834. p. 616.
- Stephens G.C., 1962. *Biol. Bull.*, 123, p. 648.
- Stephens G.C., Schinske R.A., 1957. *Biol. Bull.*, 113, 2, p. 356.
- Stephens G.S., Schinske R.A., 1961. *Limnol. and Oceanogr.*, 6, 2, p. 175.
- Szmant-Froelich A., Pilson M.E., 1980. *Q. J. Exptl. Marine Biol., and Ecol.* 48, 1, p. 85.
- Taylor D.L., 1971. *Proc. internat. seaweed sympos.* Tokyo, p. 590.
- Thorington G., Margulis L., 1981. *Biol. Bull*, 160, p. 175.
- Trench R.K., 1971. *Proc. Roy. Soc. B*, 177, p. 225.
- Yonge K.M., 1936. *Biol. Rev.*, 12, 1/2, p. 87.
- Yonge K.M., 1964. *Advances Marine Biol*, 1, p. 209.
- Yonge K.M., 1974. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 69, 7, p. 166.