

И. В. Кожанчиков

## О ГОМОЛОГИЯХ В ХЕТОТАКСИИ ЛИЧИНОК РУЧЕЙНИКОВ И ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

### I

Изучение личиночных структур у насекомых представляет значительный сравнительно-морфологический интерес и дает важные факты для понимания филогенетических отношений изучаемых групп. Степень изученности сравнительной морфологии личинок насекомых с полным превращением еще далека от полноты, вследствие чего использование морфологических данных по личинкам для понимания филогенетических отношений отрядов Holometabola ничтожно. Точнее сказать — личинки насекомых в этом отношении еще почти не использованы.

В пределах отряда чешуекрылых хетотаксия личиночных покровов изучена достаточно полно [Дайэр (Dyar, 1894); Пакард (Packard, 1895, 1905, 1914); Фрэкер (Fracker, 1915, 1937); Райли (Riley, 1924); Герасимов (Gerasimov, 1935)]. С несомненностью доказана филогенетическая ценность хетотаксии и, в частности, так называемых первичных хет, т. е. присутствующих всегда в первой личиночной стадии. Конечно, не все факты, добытые изучением хетотаксии гусениц, использованы для понимания филогении отряда и общепризнаны в систематических работах. Тем не менее большинство из признанных дало ряд важнейших указаний на филогенетические отношения семейств и их групп в отряде чешуекрылых.

Но личиночная хетотаксия других голометабольных личинок изучена еще очень слабо, а сравнительное ее изучение почти не начато. Ширбек (Schierbeek, 1916—1917, 1918) сделал попытку сравнения хетотаксии чешуекрылых и ручейников, но ему не удалось найти гомологий и хетотаксии тех и других. Неудача Ширбека возможно объясняется недостаточностью изучения личинок ручейников и, может быть, случайностью подбора объектов. Точно так же Тилльярд (Tillyard, 1922), изучавший гусениц *Sabatinca* из *Micropterygidae*, указывает на отсутствие сходства в хетотаксии личинок этого вида и личинок ручейников. Но Тилльярд специально не занимался хетотаксией гусениц *Sabatinca*, и указание его носит попутный характер. Наряду с этим он отмечает, что строение гусеницы и куколки *Sabatinca* имеет много общего с Mecoptera, с которыми, по его мнению, дает сходство и хетотаксия.

В настоящей работе я делаю попытку отыскания гомологий в хетотаксии личинок ручейников и чешуекрылых. Как видно из изложенного ниже, расположение первичных щетинок у изученных представителей ручейников сходно с тем, что известно для гусениц чешуекрылых. Сравнитель-

ное изучение морфологии личинок обоих отрядов может дать полезные сведения для понимания их филогенетических отношений.

Важность признаков личиночной хетотаксии для понимания филогенетических отношений насекомых с полным превращением я склонен видеть в связи со следующим. Личинки этих насекомых почти слепы, так как присутствие простых глазков допускает лишь различие яркости света и длины волны. Существенно, что и у слепых личинок, например короткоусых двукрылых, реакция на яркость света является достаточно полной. Дифференциация же формы объектов и оценка расстояния до них личинками насекомых с полным превращением очень несовершены и отмечены лишь для некоторых гусениц чешуекрылых [Хундертмарк (Hundertmark, 1936а, 1936в, 1937)]. Ориентировка личинок насекомых с полным превращением в сложной и меняющейся среде обитания в основном осуществляется двумя системами органов чувств: в отношении пищи и химизма среды — органами химического чувства, в отношении индифферентной среды и физических свойств субстрата — органами осознания. Несмотря на слабость органов зрения или даже на их отсутствие, ориентировка личинок с полным превращением в отношении характера субстрата и в пространстве весьма совершенна и даже изощрена. Это можно видеть, например, в поведении личинок мух-журчалок (*Syrphidae*). В отношении физических свойств кормовых растений (опущение, характер кутикулы) или движения среды личинки насекомых с полным превращением обнаруживают необычайную специализацию поведения. Присутствие слабо дифференцированной хетотаксии вместе с хорошо развитыми органами зрения (фасеточными глазами) у личинок низших Holometabola, например Mecoptera, говорит в пользу высказанного положения.

Для насекомых вообще показана значительная сложность эволюции кожных органов чувств, причем в пределах класса насекомых в целом описано развитие осознательного аппарата, через *sensillae campanuliformes*, в специфичные хордотональные и джонстоновы органы и, наконец, в слуховой аппарат [Снодграсс (Snodgrass, 1935); Уигглсворс (Wigglesworth, 1939)]. Таким образом роль осознательного аппарата, а следовательно щетинок, или хет, биологически очень велика. Можно ожидать преемственности их развития не только в пределах отрядов, но и для насекомых с полным превращением в целом. Это обстоятельство дает надежду обнаружить общность элементов хетотаксии в разных отрядах насекомых. Конечно, следует быть готовым иметь дело с большой сложностью эволюции осознательного аппарата. Очень вероятно, что в разных отрядах или их группах эволюция осознательного аппарата и хетотаксии шла своими путями, но тогда есть надежда найти общие черты у исходных, архаичных или близких к ним представителей.

## II

Для личинок чешуекрылых принимается (Дайэр, 1894; Фрэкер, 1915, 1930) присутствие пяти основных сегментарных групп щетинок (по Фрэкеру). Первая — субдорзальная группа, или группа «бета» ( $\beta$ ), состоит из двух щетинок; менее устойчивой «альфа» ( $\alpha$ ) и более постоянной «бета» ( $\beta$ ). Последняя щетинка располагается обычно сзади и вентрально относительно первой (рис. 1). Вторая — надстигмальная, или группа «ро» ( $\rho$ ), также нередко двойная, кроме более постоянной «ро» ( $\rho$ ), присутствующей всегда, может иметь также щетинку «эпсилон» ( $\epsilon$ ), более слабую и часто неразвитую. Третья — пристигмальная группа хет, или группа «kappa» ( $\kappa$ ), может состоять из трех хет: более постоянной, вентральной

«эта» ( $\eta$ ) и двух менее постоянных — «каппа» ( $\kappa$ ) и «тэта» ( $\theta$ ), расположенных дорзально. Четвертая — субцентральная группа, или группа «пи» ( $\pi$ ), состоит из двух щетинок: «ни» ( $\nu$ ), часто неразвитой, и «пи» ( $\pi$ ), всегда присутствующей. На брюшных сегментах эта группа значительно сближается с пятой, так как она сдвинута вентрально. Пятая — группа экстраподальных щетинок, или группа «тау» ( $\tau$ ), расположена в приоксимальной области и состоит из трех щетинок: более постоянной «тау» ( $\tau$ ) и нередко недоразвитых «фи» ( $\phi$ ) и «омега» ( $\omega$ ).

К схеме Фрэйка следует добавить шестую, или вентральную группу, в которую входит хета «сигма» ( $\sigma$ ). Эта щетинка также очень характерна

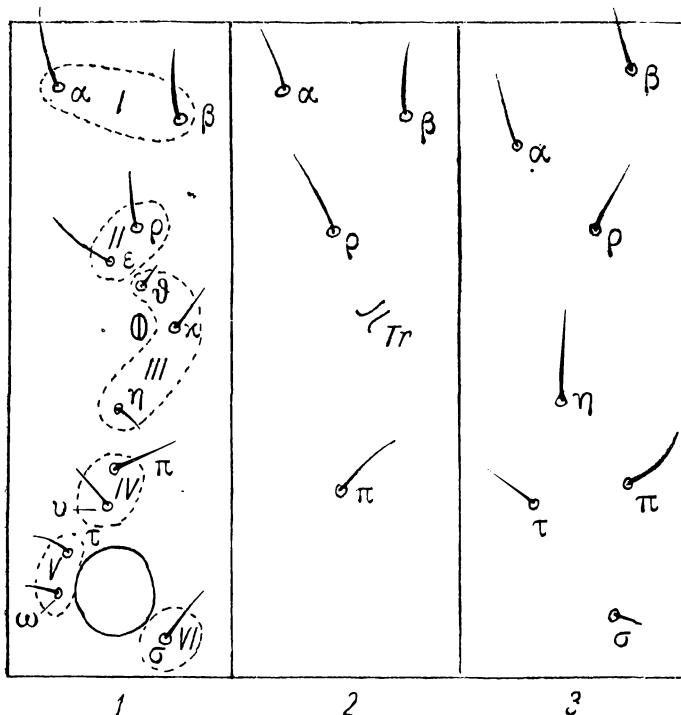


Рис. 1. Обобщенная схема хетотаксии гусениц чешуекрылых (1) и возможная трактовка хет на II—VII сегментах брюшка ручейников *Rhyacophila* (2) и *Phryganea* (3).

*Tr* — трахейная жабра.

для гусениц чешуекрылых. Повидимому, к этой же группе принадлежат и некоторые мелкие хеты на вентральной стороне тела, обычно не обозначаемые вообще.

Расположение этих групп хет на разных сегментах и у разных представителей чешуекрылых обосновывает многочисленные признаки для семейств и иногда родов, но присутствие их обнаружено у всех представителей отряда. Лишь хетотаксия слабо изученных *Micropterygidae* и *Eriocraniidae* пока еще не понята с точки зрения этой схемы [Бэск и Бёвинг (Busk a. Böving, 1914)], но у лучше изученных *Jugata* — *Hepialidae* — эта схема вполне выдержанна.

Наибольшую устойчивость хетотаксии у чешуекрылых обнаруживают первые брюшные сегменты. Тем не менее в приведенную схему укладывается хетотаксия всех сегментов тела, даже наиболее специализированных

первого грудного и анального, имеющих дополнительные хеты. Необходимо подчеркнуть, что приведенная схема хетотаксии гусениц чешуекрылых остается в принципе одинаковой для всех видов самой различной биологии: почвенных совок (*Noctuidae*), древоточцев (*Cossidae*, *Aegeridae*), живущих в плодах (*Tortricidae*), водных гусениц (*Hydrocampinae*) и всех свободноживущих. Более чем вероятно, что функции хет во всех этих случаях различны, но филогенетическая основа видимо столь сильна, что основной тип хетотаксии в пределах всего отряда чешуекрылых удерживается при смене функций.

Для исследования хетотаксии ручейников использованы два представителя (рис. 1—3)—*Rhyacophila nubila* Zett. и *Phryganea striata* L. Эти два объекта избраны потому, что личинки первого вида являются примитивными, камподеавидными, напоминающими габитуально личинок жуков, тогда как личинки *Phryganea* специализированные, гусеницеобразные (эруковидные). Виды *Rhyacophila*, по Мартынову (1934), принадлежат к первому подотряду ручейников *Appulipalpia*, сохраняющему и в имагинальных структурах архаичные черты. Виды *Phryganea* и по признакам имагинальной фазы принадлежат к специализированным *Integripalpia*, представителям второго подотряда, по Мартынову (1934).

Наибольшую простоту хетотаксии у ручейников (рис. 1, 1, 2, 3) обнаруживают, как и у чешуекрылых, II—VII сегменты брюшка. Сравнение хетотаксии обоих отрядов удобнее начать именно с них. Хетотаксия дорзальной половины брюшных сегментов у ручейников вполне соответствует таковой гусениц чешуекрылых. Она несет как у *Rhyacophila*, так и у *Phryganea* три щетинки. Две дорзальных принадлежат к субдорзальной группе и могут определяться как хеты  $\alpha$  и  $\beta$ . У обоих представителей они отличаются только расположением; у *Rhyacophila* положение их вполне соответствует тому, что дает схема для чешуекрылых, у *Phryganea* расположение их отлично, —  $\alpha$  сдвинута вентрально. Такое расположение субдорзальных хет типично из чешуекрылых лишь для *Psychidae*. Вероятно, в обоих отрядах смещение хеты  $\alpha$  вентрально связано с жизнью в чехликах. Ниже субдорзальной группы хет расположена группа  $\rho$  в виде одиночной хеты, вполне соответствующая по расположению хете  $\rho$  чешуекрылых.

Понимание хетотаксии вентральной половины сегмента трудней. У *Rhyacophila* ниже основания жабры расположена только одна хета, которая может быть трактуема наиболее вероятно как хета  $\pi$  чешуекрылых. У *Phryganea* вентральная половина сегмента имеет четыре хеты, расположение которых более определено. Они могут быть понимаемы как хеты  $\eta$ ,  $\pi$ ,  $\tau$  и  $\sigma$ . Таким образом у примитивных ручейников хеты вентральной половины первых брюшных сегментов не вполне развиты, и из них представлена, повидимому, наиболее постоянная у чешуекрылых хета  $\pi$ . У высших ручейников налицо все шесть групп хет, типичные для чешуекрылых, хотя и здесь они развиты значительно менее полно.

Хетотаксия специализированных сегментов *Rhyacophila nubila* Zett. (рис. 2), исходя из схемы для чешуекрылых, может быть рассматриваема следующим образом. Щиток переднегруди несет на дорзальной стороне хеты  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\delta$  гусениц чешуекрылых. Близ вентрального и переднего угла щитка расположены три сближенные друг с другом хеты, которые могут быть определены как  $\gamma$ ,  $\rho$  и  $\kappa$  переднегруди чешуекрылых. На заднем и вентральном углах щитка переднегруди расположены две щетинки, которые можно понимать как хеты  $\eta$  и  $\vartheta$  чешуекрылых. В вентральной половине сегмента дорзально от основания ноги расположен небольшой щиток, несущий одну сильную щетинку, которая может быть трактуема как хета  $\pi$ . Сравнение груди *Rhyacophila* показывает большее сходство с *He-*

*pialidae*, но не *Psychidae* из низших чешуекрылых. У последних довольно сильно отличается расположение дорзальных щетинок щитка. Переднегрудь *Rhyacophila*, как и брюшные сегменты, имеет лишь основные щетинки из тех, что типичны для чешуекрылых, между тем как даже у самых примитивных чешуекрылых группы  $\rho$  и  $\pi$  обычно двойные, а вентральная часть сегмента даже у *Hepialidae* вполне развиты хеты  $\tau$  и  $\sigma$ . Среднегрудь *Rhyacophila* в отношении хетотаксии можно рассматривать следующим образом. Субдорзальная группа типична и состоит из двух хет —  $\alpha$  и  $\beta$ . Но хета  $\rho$  сильно сближена с хетой  $\delta$  и несколько смещена вентрально. Над основанием ноги на особом щитке, как и на переднегруди расположена хета  $\pi$ . И на среднегруди у *Rhyacophila* развиты лишь основные группы хет. Вентральная половина сегмента имеет только хету  $\pi$ . Среди чешуекрылых лишь немногие семейства, например *Noctuidae* или

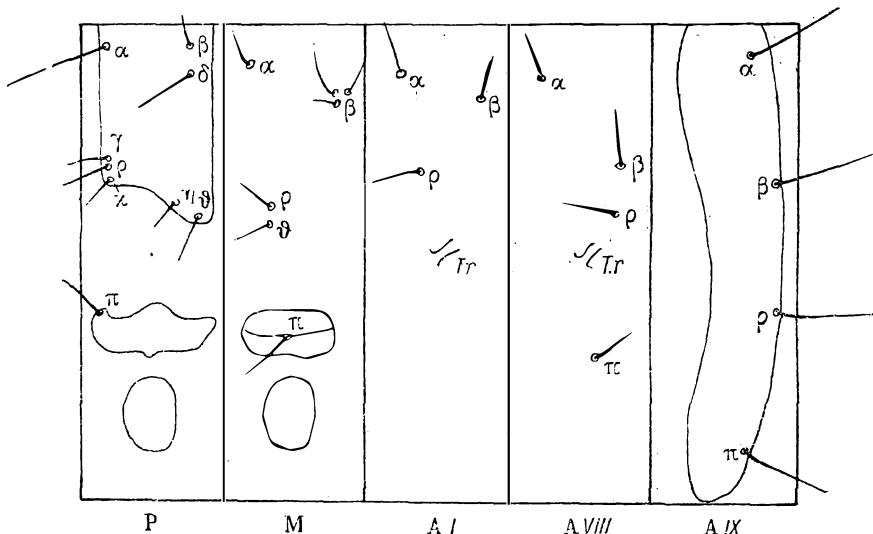


Рис. 2. Возможная трактовка хет специализированных сегментов (передне- и среднегруди и I, VIII и IX брюшных) личинки *Rhyacophila nubila* Zett.  
Tr — трахейная жабра.

*Orgyidae*, имеют столь простую хетотаксию среднегруди. Обращает на себя внимание факт, что у Trichoptera, как и у чешуекрылых, средне- и заднегрудь имеют одинаковую хетотаксию, почему на приведенной схеме заднегрудь не изображена.

У *Rhyacophila*, как и у чешуекрылых, наибольшую простоту обнаруживают брюшные сегменты, и у этого вида особенно проста хетотаксия I сегмента. Здесь хеты присутствуют лишь в дорзальной половине и развиты в числе трех. Их можно определить как хеты  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\rho$ . Другие сегменты брюшка, включая I, VIII, IX, кроме этих трех хет в дорзальной половине, несут также еще одну щетинку в вентральной половине, которую я рассматриваю как  $\pi$ .

Хетотаксия личинки *Phryganea striata* L. близка к описанной для *Rhyacophila*, но богаче, и именно за счет вентральных групп щетинок, почему еще более напоминает чешуекрылых. На щитке переднегруди расположение хет  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\delta$  такое же, как у *Rhyacophila*, но хеты  $\gamma$  и  $\rho$  расположены более дорзально (подобно тому как у *Hepialidae*). Кроме того, переднегрудной щиток имеет мелкие вторичные щетинки. По вентральному краю щитка, подобно тому, что найдено для *Rhyacophila*, расположены

три щетинки, которые я понимаю как хеты  $\chi$ ,  $\eta$  и  $\vartheta$ . Хета  $\pi$  также одиночная, но расположена несколько назад и не имеет щитка. На среднегруди расположение хет  $\alpha$  и  $\beta$  обычно, но хета  $\rho$  очень сильно смещена дорзально и сближена с  $\beta$ . Среднегрудь несет сильную бородавку, которая может быть понимаема как  $\eta$ ,  $\chi$  и  $\vartheta$ . Субцентральная группа на среднегруди слагается из двух щетинок  $\pi$  и  $\psi$ .

Расположение хет на I брюшном сегменте *Phryganaea*, вероятно в связи с прикосновением его к краям чехлика, сильно изменено по сравнению с остальными брюшными сегментами. Субдорзальная группа такова же, как и на последующих сегментах брюшка (см. выше). Существенной особенностью хетотаксии I брюшного сегмента *Phryganaea* является сильное смещение вентрально хеты  $\rho$  и объединение ее с хетой  $\eta$  пристигмальной группы на общем щитке, образующем вырост. Кроме этих хет, на I сегменте брюшка расположены вентрально две. Их можно рассматривать как хеты  $\pi$  и  $\sigma$ . Сегменты брюшка однообразны и описаны выше (рис. 1). VIII сегмент не имеет хет  $\tau$  и  $\sigma$ , присутствующих на предыдущих; IX сегмент имеет лишь хету  $\sigma$  из этих двух, на нем развит щиток и расположение хет отлично от того, что описано для предыдущих сегментов брюшка. Они располагаются, как и у *Rhyacophila*, в виде вертикального ряда.

Характерным моментом хетотаксии изученных видов ручейников я считаю отсутствие на брюшных сегментах типичной хеты  $\chi$ , хотя хета  $\eta$  из пристигмальных хет развита. Хета  $\chi$  не принадлежит и у чешуекрылых к числу устойчивых хет, и очень многие группы их не имеют этой щетинки.

### III

На близость строения чешуекрылых и ручейников давно уже обращалось внимание [Дайэр, 1894; Кузнецов, 1910; Крэмптон (Crampton, 1920)]. Комсток (Comstock, 1918) предложил даже объединить представителей *Micropterygidae* с ручейниками, в связи с наличием у тех и другихrudиментов югальной области на крыльях. Но объединение это не правильно, как то давно уже отметил Тилльяд (1922). Филогенетические отношения чешуекрылых и ручейников весьма сложны и далеко не ясны.

В структурах имагинальной фазы следующие признаки сближают отряды чешуекрылых и ручейников в целом. Для жилкования тех и других типичен радиус, имеющий всегда один ствол, и радиальный сектор, имеющий как максимум четыре ветви. Различия обоих отрядов лишь в том, что у ручейников радиальный сектор отходит от радиуса в базальной трети крыла, а у чешуекрылых в дистальной половине, т. е. имеет короткий стебель. В связи с этим обычно принимается, что у чешуекрылых нет радиального сектора, но есть ветвистый радиус, что в действительности не так. У чешуекрылых отчетливо выражена тенденцияrudimentации радиального сектора не только в заднем крыле, но и в переднем (например у *Pieridae*). Наличие чешуйчатого и волосяного покрова типично как для чешуекрылых, так и для ручейников, но у чешуекрылых чешуя, как правило, имеет более характерное строение широких и плоских образований. Волосковидные чешуи и у чешуекрылых имеют широкое распространение и в некоторых семействах (*Orgyidae*, *Psychidae*) даже преобладают. В обоих отрядах грудные сегменты несут *tegulae* и *patagia*, но у чешуекрылых эти структуры выражены полно, тогда как у ручейников они зачаточны. Половая система в обоих отрядах обнаруживает значительное сходство, причем не только в копулятивных органах,

яо также и в строении гонад [Холодковский (Cholodkovsky, 1911)]. Тем не менее гонапофизы самцов у ручейников членистые, тогда как у чешуекрылых они целостные (видимо утратили членистость). Точно так же гонады ручейников обнаруживают первичные черты. Фолликулы семенников у ручейников не объединены общей обкладкой и не образуют целостных органов. У чешуекрылых, исключая *Micropterygidae*, они не только образуют парные целостные органы, но у большинства видов оба семенника объединены в непарный орган [Питерсен (Petersen, 1900)].

Для личиночных структур обоих отрядов никаких указаний нет. Обращает внимание сходство строения головы куколки *Eriocraniidae*, имеющей громадные челюсти, с куколками Mecoptera, Planipennia и некоторых ручейников, также типичных большими челюстями (жвалами). Этот при-

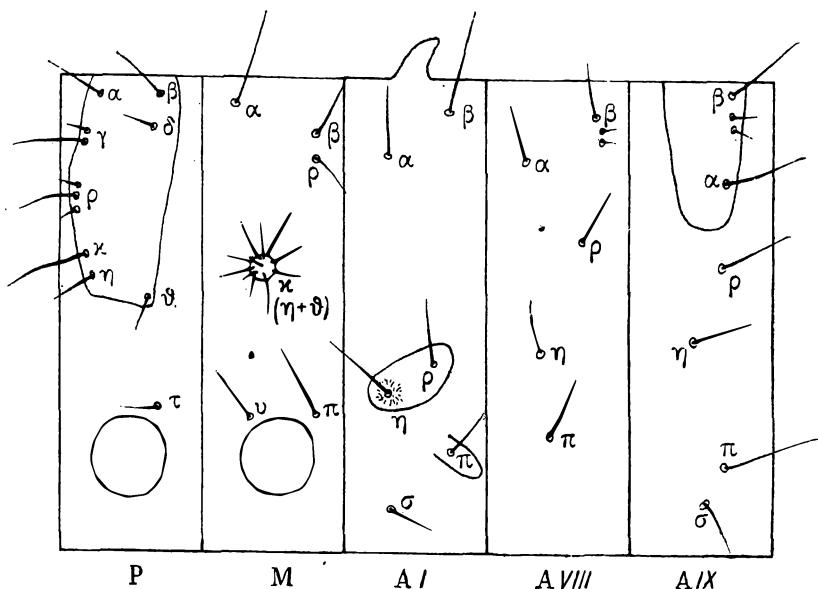


Рис. 3. Возможная трактовка четырех специализированных сегментов (передне- и среднегруди и I, VIII и IX брюшных) личинки *Phryganea striata* L.

знак тем не менее не характерен ни для ручейников, ни тем более — для чешуекрылых и лишь указывает на общность генезиса всего этого комплекса отрядов.

Структуры имагинальной фазы говорят как будто о большем морфологическом прогрессе (специализации) чешуекрылых по сравнению с ручейниками. На этом основании часто делается вывод, что ручейники более близки к архаичным, исходным формам для обоих отрядов. Однако большинство авторов придерживается мнения, что ручейники, будучи биологически специализированными к жизни в водоемах, может быть представляют ветвь, более уклоняющуюся от исходных форм, чем первичные чешуекрылые. Караджа и Мейрик (Caradja u. Meyrick, 1937) высказывают соображение, что архаичные формы (*Micropterygidae* и *Eriocraniidae*) сохранились именно в отряде чешуекрылых, но не ручейников. Это мнение может быть поставлено в связь с более ранним указанием Тильльяд (1922), который, изучая личиночные фазы *Sabatinca* из *Micropterygidae*, нашел их значительно более архаичными, чем личинки ручейников. В частности, например, он описывает членистые брюшные

ноги гусениц первой стадии *Sabatinca*, вполне сходные с таковыми личинок Mecoptera (*Panorpa*, *Chorista*). Тилльярд (1922) тогда еще указывал, что едва ли правильно связывать ручейников непосредственно с чешуекрылыми. Он полагает, что к чешуекрылым и одновременно к ручейникам наиболее близки палеозойские *Belmontia* из Mecoptera (верхняя пермь). В связи с этим может быть отмечено, что примитивность строения имагинальной фазы ручейников возможно является следствием упрощения и недоразвития структур у имагинальной фазы ручейников, так как они живут не долго и почти не пытаются.

Приведенные положения в последнее время оставались вне обсуждения. Мартынов (1938), например, в своей схеме исторического развития отрядов насекомых непосредственно связывает отряды Trichoptera и Lepidoptera, причем полагает происхождение чешуекрылых за счет двух источников: он принимает, что подотряд Jugata филогенетически связан с низшими ручейниками (*Annulipalpia*), тогда как основная масса чешуекрылых, подотряд Frenata, является дериватом *Integripalpia*. Никакими морфологическими данными это положение Мартынова не подкрепляется.

Хетотаксия гусениц, включая и виды Jugata, во всяком случае *Hepialidae*, в принципе однообразна, хотя в отряде Trichoptera полнота развития хет в пределах подотрядов различна. То, что типично для чешуекрылых, обнаруживают лишь эруковидные личинки *Iningripalpia*. Это во всяком случае не согласуется с бифилитическим происхождением отряда чешуекрылых. Тем не менее нельзя безоговорочно присоединяться и к мнению Тилльярда и относить архаичные формы за пределы обоих отрядов, так как в пределах отряда ручейников (изученные *Rhyacophila*) в отношении хетотаксии несомненно налицо значительно более примитивный тип, чем то дают чешуекрылые. Очевидно, выяснить противоречие с мнением Тилльярда будет возможно лишь после тщательного изучения гусениц *Micropterygidae*, пока изученных совсем недостаточно. Во всяком случае на рисунках (тотальных) Тилльярда можно видеть, что хетотаксия *Sabatinca* более сложна, чем у *Rhyacophila*.

В связи с изложенным может быть отмечено следующее наблюдение. Группа субдорзальных хет ( $\alpha$  и  $\beta$ ) и надстигмальная группа ( $\rho$ ) должны быть приняты как у ручейников, так и у чешуекрылых древнейшими. За это говорит не только обязательное присутствие их в обоих отрядах, но также, повидимому, и у низших Coleoptera. Эти хеты можно, например, видеть на достаточно точных рисунках личинок *Zabrus* в работе Знойко (1929). При просмотре личинок я обнаружил наличие этих хет у многих Carabidae. В то же время изучение высших Coleoptera, например *Chrysomelidae*, показало совершенно иные черты хетотаксии. По всей вероятности в пределах отряда жестокрылых имеют место свои пути эволюции хетотаксии, отличные от того, что дают ручейники и чешуекрылые.

### Выводы

1. Исследование произведено с целью отыскания гомологий в хетотаксии личинок чешуекрылых и ручейников. Для работы служили представители обоих подотрядов Trichoptera. Теоретически возможно ожидать значительного сходства хетотаксии тех и других. Литературные данные ограничены немногими работами. Авторы их приходят к выводу об отсутствии гомологий в хетотаксии личинок обоих отрядов.

2. Схема хетотаксии, установленная для гусениц чешуекрылых, в принципе действительна и для хетотаксии личинок ручейников. Но хето-

таксия последних обнаруживает меньшую полноту развития хет, а у *Rhyacophila* отсутствие некоторых групп их.

3. Хетотаксия *Rhyacophila pubila* Zett. обнаруживает тождество с хетотаксией чешуекрылых лишь в дорзальной половине сегментов. Вентральная сторона сегментов тела имеет одну хету (вероятно хету π чешуекрылых) или вообще лишена хет.

4. Хетотаксия личинок *Phryganæa striata* L. полнее, чем у первого вида. Не только дорзальная, но и вентральная половина сегментов (во всяком случае II—VII сегментов брюшка) обнаруживает присутствие всех групп хет, типичных для чешуекрылых. Но у *Phryganæa* полнота развития хет в отношении числа их в каждой группе меньшая, чем у чешуекрылых.

5. Изучение хетотаксии личинок ручейников показывает большую примитивность ее по сравнению с чешуекрылыми. У *Rhyacophila* хетотаксия обнаруживает общие черты с таковой низших жесткокрылых (*Carabidae*).

## ЛИТЕРАТУРА

- Энгель Д. 1929. Опыт краткого определителя личинок родов жужелиц, встречающихся в СССР. Зап. раст., (3/4): 335—350. — Кузнецова Н. 1910. Отряды ручейников и чешуекрылых. (В книге: Д. Шарп, Насекомые). — Мартынов А. 1934. Ручейники. Определит. по Фауне СССР, 13:1—32. — Мартынов А. 1938. Очерк геологической истории и филогении отряда насекомых (Pterygota). Труды Палеонт. инст., 7 (1): 1—150. — Busk A. and Böving. 1914. On *Mnemona auricyanea* Walsg. Proc. Ent. Soc. Washington: 151—163. — Caradja A. und E. Meyrick. 1937. Materialien zu einer Mikrolepidopterenfauna des Julingshanmassivs (Prov. Yun-nan). Iris, 57: 137—182. — Cholodkovsky N. 1911. Zur Kenntnis des männlichen Geschlechtsapparates der Trichopteren. Ztschr. wiss. Insektenbiol., 7, (12): 384—385. — Comstock J. 1918. The wings of insects. Ithaca. — Crampton G. 1920. A comparison of the external anatomy of the lower Lepidoptera and Trichoptera. Psyche, 27, (2/3). — Dyer H. 1894. A classification of Lepidopterous larvae. Ann. New York Acad. Sci., 8: 194—232. — Fraecker S. 1915, Second Edit. 1930. The classification of the lepidopterous larvae. Illin. Biol. Monogr., 2, (1): 1—161. — Gerasimov A. 1935. Zur Frage der Homodynamie der Borsten von Schmetterlingsraupen. Zool. Anz., 112, (7/8): 177—194. — Gerasimov A. 1937. Beitrag zur Systematik der Psychiden auf Grund der Erforschung der Raupen. Ibid., 120, (1/2): 7—17. — Hundertmark A. 1936a. Die Orientierung der Eiraupen der Nonne, *Lymantria monacha* L. Arbeiten physiol. angew. Entomol., 3: 221—226. — Hundertmark A. 1936b. Helligkeits- und Farbenunterscheidungsvermögen der Eiraupen der Nonne (*Lymantria monacha* L.). Ztschr. vergl. Physiol., 24: 42—57. — Hundertmark A. 1937. Das Formenunterscheidungsvermögen der Eiraupen der Nonne (*Lymantria monacha* L.). Ztschr. vergl. Physiol., 24: 563—582. — Martynov A. 1925. Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution. Ztschr. Morphol. Oekol. Tiere, 4(3): 495—501. — Packard A. 1895. Monographs of bombycine moths. Notodontidae. Mem. Nat. Acad. Sci. Washington, 7. — Packard A. 1905. Monographs of bombycine moths. Ceratocampidae. Mem. Nat. Acad. Sci. Washington, 9. — Packard A. 1914. Monographs of bombycine moths. Saturniidae, Hemileucidae. Mem. Nat. Acad. Sci. Washington, 12. — Petersen W. 1903. Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren. Зап. Акад. Hayk, 9, (6): 1—144. — Riley L. 1924. The external morphology and postembryology of Noctuid larvae. Ill. Biol. Monogr., 8, (4) (1923): 243—344. — Schierbeek A. 1916—1917. On the setal pattern of caterpillars and pupae. Tijdskr. Nederl. Dierk. Ver., 15, (2): 261—410. — Schierbeek A. 1918. De betekenis van het setale patroon der rupsen voor de phylogenie. Handl. Ned. Nat. Genesk. Congr., 16: 286—294. — Snodgrass R. 1935. Principles of insect morphology. New York—London. — Tillyard R. 1922. On the larva and pupa of the genus *Sabatinca* (Lepidoptera, Micropterygidae). Trans. Ent. Soc. London: 437—453. — Wigglesworth W. 1939. Principles of insect physiology. London.