

Э. Г. Беккер

## К ЭВОЛЮЦИИ НОЖКИ ТРАХЕЙНОДЫШАЩИХ (TRACHEATA)

## Часть I. СУБКОКСАЛЬНАЯ ТЕОРИЯ И ЕЕ КРИТИКА

[E. G. BECKER. ON THE EVOLUTION OF THE LEG IN TRACHEATA.  
PART I. SUBCOXAL THEORY AND ITS CRITICISM]

Современные представления о становлении ножек членистоногих, вообще, и насекомых, в частности, отражены в так называемой «субкок-сальной теории». Как явствует из названия теории, формирование ножки насекомых связано с той частью скелета сегмента туловища, которая Геймонсом (Heumons, 1899 : 440) названа субкоксой (subcoxa), т. е. с той частью плеврального скелета, которая у трахейнодышащих расположена при основании ножки.

Происхождение склеритов плевры Геймонсом и другими авторами субкоксальной теории приписывается частью тергальному и стернальному щитам, частью тазiku (соха) ножки. Приписывая субкоксе происхождение от базальной части коксального отдела ножки, субкоксальная теория ссылается на данные эмбриологических исследований Геймонса (1899), согласно которым у зародыша представителя *Rhynchota* от тазика отщепляется базальная часть, превращаясь в склериты плевры. В согласии с другими эмбриологическими данными Геймонса субкоксальная теория предполагает, что плевральный скелет вообще образовался вторично между двумя первичными участками скелета сегмента, а именно между тергальным и стернальным щитами.

Разработка субкоксальной теории в основном принадлежит Бёрнеру (Börner) Со стороны Бёрнера (Börner, 1905) и Фергёфа (Verhoeff) делались попытки уточнить происхождение плеврального скелета, исходя из толкований Геймонсом эмбриологических данных.

Как на доказательство того, что субкоксальные склериты произошли от тазика, Бёрнер ссылается на то, что эти склериты участвуют в образовании базального сочленения тазика. Исходя из такого соображения, Бёрнер к составу субкоксы относит episternum и epimerum, образующие верхнее сочленение тазика, и trochantinus, образующий его переднее (по Бёрнеру нижнее) сочленение (Börner, 1913 : 655—656). Представляя себе первоначальную субкоксу в виде цельного скелетного элемента, кольцом охватывающего основание тазика, Бёрнер делает оговорку, что в таком виде субкоксы встречается лишь у *Pantopoda* и членистогрудых раков (*Arthrostraca*); вообще же субкоксы как у ракообразных, так и у трахейнодышащих представлена отдельными плевритами, каковыми у насекомых, по мнению Бёрнера, и являются эпистернум, эпимерум, трохантин и продукты их расщепления. Для случаев сочленения тазика со стернальным щитом Бёрнер предполагает слияние трохантина со стернальным щитом. Слияние субкоксы с тазиком Бёрнер считает явлением редким, как бы несущественным исключением. Придерживаясь взгляда Геймонса на происхождение склеритов плевры, Бёрнер все же высказывает и иные пред-

положения о происхождении субкоксы и остальных склеритов плевры. То, что склериты субкоксы аккуратно пристраиваются к стернальному скелету, вызывает у Бёрнера предположение, что эти склериты являются продуктами отщепления (*Schnürstücke*) от стернального скелета (Börner, 1903 : 299).<sup>1</sup> Для части склеритов плевры, как например для стигмальных склеритов *Chilopoda*, Бёрнер предполагает самостоятельное, независимое от тергального и стернального щита и ножки происхождение, а именно: как результат местной склеротизации плевральной перепонки между тергальным и стернальным щитами; сам же Геймонс считает «паратергиты» продуктами отщепления от тергита. Из всего сказанного следует, что Бёрнер не был вполне убежден в правильности взглядов Геймонса, хотя в основном и придерживался их.

Прямым следствием толкования Геймонса, касающегося происхождения субкоксы, является вывод, что с момента образования субкоксы соотношение ножки и сегмента изменяется; ножка в своем формировании становится независимой от сегмента. Вопрос о дальнейшем, независимом от сегмента развитии ножки и служит основной темой в ряде статей авторов субкоккальной теории — Бёрнера и Фергёфа. Перед авторами субкоккальной теории встает вопрос: каков первоначальный состав членистой ножки и как ножка развивается в дальнейшем?

Как предполагает Бёрнер, наиболее древними являются те сочленения ножки, которые обладают наиболее широким распространением. Это именно те сочленения, при участии которых выполняются самые существенные движения ножки. Таким сочленением является сочленение ножки с субкоксой, т. е. базальное сочленение, с помощью которого ножка поворачивается вперед и назад, следовательно выполняет движение в горизонтальной плоскости. Вторым основным движением ножки, которое выполняется с помощью сочленения тазика (*soxa*) и вертлуга (*trochanter*), является поднятие и опускание ее, т. е. движение в вертикальной плоскости. В этом колебании вверх и вниз участвует, таким образом, дистальная часть ножки, начиная с вертлуга, т. е. та часть ножки, которую, следуя Фергёфу, принято называть «телоподитом», противопоставляя ее «кокситу», т. е. коксальному отделу (Verhoeff, 1903a).<sup>2</sup> Третье основное движение ножки, происходящее также в вертикальной плоскости, выполняется в сочленении бедра (*femur*) и голени (*tibia*), т. е. в коленном сочленении.

Три указанные главные сочленения ножки связывают друг с другом три части ножки — коксальный, трохантеро-феморальный и тибιο-тарзальный отделы, которым, как и трем их сочленениям, авторы субкоккальной теории приписывают значение первичных отделов и сочленений ножки, причем остальные сочленения Бёрнер считает образовавшимися во вторую и третью очередь в результате вторичного подразделения трохантеро-феморального и тибιο-тарзального отделов.

Значение первичных приписывается Бёрнером трем указанным отделам ножки на том основании, что их сочленения у нормально расчлененных ножек всех «настоящих» членистоногих отличаются в своем строе-

<sup>1</sup> Представления о «*Schnürstücke*» заимствованы Бёрнером у Геймонса, который в названных им «паратергитах» плевральных склеритах видит продукт отщепления от тергита (Heymons, 1899 : 372—374).

<sup>2</sup> Заметим, что это деление ножки на два отдела недостаточно обосновано; в самом деле, «биологическое» значение данного сочленения, а именно отпадение дистальной части ножки («телоподита»), сопряженное с разрывом ножки в коксо-трохантерном сочленении, для *Tracheata* совсем не постоянно: во многих случаях отделение дистальной части ножки происходит не в данном сочленении, а в дистальном сочленении вертлуга, т. е. в сочленении вертлуга с бедром (*femur*), что свидетельствует не в пользу указанного деления конечности. Такое деление ножки, как будет видно из дальнейшего, не оправдывается и происхождением двух базальных отделов ножки: их происхождение противоречит такому делению.

нии большим постоянством, тогда как строение прочих сочленений обладает большим разнообразием, что затрудняет их гомологизацию. По Бёрнеру, эти первичные отделы ножки характеризуются не только направлением колебательного движения, но и вполне определенным типом строения сочленений отделов, а также тем порядком, в котором эти три сочленения располагаются.

Первичным типом строения сочленения Бёрнер считает дикондильное шарнирное сочленение. Этот тип строения характеризуется тем, что на концах двух отделов ножки, сообща образующих сочленение, имеется по две противолежащих друг другу точки опоры, через которые проходит ось вращения. Эти две друг другу противолежащие точки опоры сочленения расположены либо в верхней и нижней части сочленения, как это имеет место в базальном сочленении ножки, либо в передней и задней части сочленения, как это имеет место в коксо-трохантерном сочленении. Таким образом, оба указанные сочленения обладают строго определенным расположением обеих точек опоры, через которые проходит ось вращения, что и определяет колебание коксального отдела в горизонтальной плоскости и колебание «телоподита» в вертикальной плоскости. Также третье первичное сочленение, а именно сочленение коленное (феморо-тибиальное), обладает характерным для него строением: это сочленение монокондильное, в котором бедро и голень имеют лишь одну общую точку опоры вместо двух точек опоры дикондильного сочленения; точка опоры коленного сочленения расположена в его верхней части. Бёрнер указывает на то, что коленное монокондильное сочленение развилось из дикондильного с передним и задним положением двух точек опоры; эти две точки опоры сблизились на верхней стороне коленного сочленения и объединились здесь в единую общую точку опоры. Образование монокондильного сочленения из дикондильного Бёрнер представляет себе и иным способом, а именно — через утрату дикондильным сочленением одной из двух точек опоры; в этом случае строение точки опоры проще. Монокондильное сочленение такого происхождения способствует не только сгибанию ножки в разных направлениях, но и вращению дистальной части ножки при наличии соответствующей мышцы. Кроме перечисленных типов сочленений, Бёрнер различает еще и синдетическое шарнирное сочленение, в котором на одной стороне сочленения края двух отделов, образующих сочленение, упираются при разгибании друг в друга на некотором протяжении, ставя этим предел разгибанию. Таким по своему строению является сочленение вертлуга и бедра насекомых. Итак, все типы сочленений, по мнению Бёрнера, произошли от дикондильного, которое он считает первичной формой сочленения.

Дикондильное сочленение в свою очередь развилось, по мнению Бёрнера, из акондильного, т. е. такого соединения концов двух отделов ножки, которое лишено специально устроенных точек опоры; при соответствующем распределении мышц такое акондильное соединение двух отделов ножки должно допускать сгибание в любую сторону.

Итак, Бёрнер считает, что приведенные выше типы сочленений и их закономерное распределение вдоль ножки позволяют проводить точную гомологизацию отделов ножки. Этих отделов, по мнению автора, первоначально было всего три, а именно: *soxa*, *trochanterofemur* и *tibiotarsus*, из которых последние два отдела представляли еще цельные, неразделенные на *trochanter* и *femur*, *tibia* и *tarsus* части. Каждое из трех первичных сочленений обладало вышеописанным строением. Заметим, что, в соответствии с описанными особенностями примитивной ножки, этот прототип ножки членистоногих Бёрнер видит осуществленным у насекомых со слившимися *tibia* и *tarsus*, как это имеет место у *Collembola*, и слившимися *trochanter* и *femur*; таким образом, вторичные изменения в виде слияния

отделов ножки получают какую-то генетическую связь с первобытным состоянием ножки (Böhrer, 1913 : 659). Меньшее значение для гомологизации отделов ножки, как полагает Бёрнер, имеет мускулатура ножки. Он считает, что «первичный мышечный сегмент» ножки складывается из мышцы-сгибателя (*m. flexor*) и из мышцы-разгибателя (*m. extensor*), которая противопоставляется сгибателю. Такому «мышечному сегменту», очевидно, и соответствует diconдильное сочленение.

В то время как Бёрнер стремится обосновать гомологию отделов ножки строением сочленений, Фергёф с той же целью пытается использовать мускулатуру ножки (Verhoeff, 1903б). Фергёф различает три группы мышц ножки: 1) группу «прямых» мышц ножки — это те ее мышцы, которые распространяются лишь на один ее отдел; подвижной конец (*insertio*) такой мышцы находится на дистальном сочленении этого отдела; 2) группу «перекидных» мышц; перекидная мышца распространяется на два отдела ножки или более чем на два отдела; таким образом, мышца перекинута через одно или более чем одно сочленение; 3) мышцу-сгибатель коготкового членика (*m. flexor praetarsi*), состоящую из нескольких мышечных головок, распределенных на два или более отдела ножки и связанных общим сухожилием, *insertio* которого находится на претарзусе. Фергёф исходит из предвзятого мнения, что мышца, разрастаясь своим неподвижным концом (*origo*) в направлении к основанию ножки, не может на своем пути преодолеть сочленений: по его мнению, сочленение ставит таким образом предел перемещению *origo* мышцы. Поэтому Фергёф считает сгибатель коготкового членика наиболее древней мышцей ножки, сократимые головки которой могут распределяться на целый ряд отделов ножки. Основываясь на мнении, будто *origo* не может перемещаться через сочленение на ближе лежащий к основанию ножки ее отдел, Фергёф делал вывод, что эта мышца должна была существовать до образования всех тех сочленений, через которые перекинута ее сухожилие. На том же основании самой молодой мышцей Фергёф считает «прямую» мышцу, «перекидной» же мышце он приписывает средний возраст: первоначально она была «прямой», а затем стала «перекидной» после образования сочленения, через которое она перекинута. Используя главным образом группировку перекидных мышц, Фергёф пытается установить гомологию отделов ножки и их возраст у *Opisthogoneata*. Подобно Бёрнеру, Фергёф представляет себе прототип членистой ножки состоящим из ограниченного числа отделов, а именно — из *soxa*, *trochanteropraefemur*, *femur* и *tibia* (+*tarsus*).<sup>1</sup> Таким образом, и Фергёф считает более богатый отделами состав ножки вторичным.

Выше в основных чертах нами изложена субкоккальная теория. Коснемся в дальнейшем изложении тех вопросов, которые, как мы думаем, авторами этой теории решены неверно.

Субкоккальная теория, как указывалось, исходит из эмбриологических данных, получивших свое толкование со стороны эмбриолога Геймонса. Можно поставить вопрос, правильно ли истолковал Геймонс эмбриологические данные?

Одно из данных наблюдения было истолковано Геймонсом в том смысле, что от коккального отдела ножки обособляется его часть, которая становится частью плевры; эта часть по своему положению при основании коккального отдела названа Геймонсом *subsoxa*. Сомнение в правильном толковании Геймонсом явления возникает в связи с тем, что такое толкование

<sup>1</sup> Фергёф давал и несколько иные варианты первичного состава ножки; так, он указывает на *soxa*, *femur*, *tibia* и *tarsus* как на самые древние отделы, считая при этом второй тарзус отделом среднего возраста, а *trochanter* наиболее молодым отделом. О возрасте автор судит по развитию сочленованной перепонки и по наличию или отсутствию обслуживающих сочленение мышц (Verhoeff, 1902).

противоречит всему процессу становления ножки с момента ее первого возникновения. В самом деле, предшественник членистой ножки — пароподий кольчатых червей — возник как вырост плевральной части сегмента. Дальнейшее развитие пароподия в связи с переходом к наземной жизни дает ножку *Protracheata*, строение которой подтверждает то, что ее увеличение представляет дальнейший ее рост за счет сегмента; именно на это указывает положение отверстия сегментального органа, которое с сегмента перемещается на основание ножки, а на 4-м и 5-м сегментах (иногда также на 6-м и 7-м) это отверстие смещается и далее к дистальной части конечности. Можно предполагать, что как это перемещение свидетельствует о переходе части сегмента в состав ножки, так и в дальнейшем процессе развития ножки сегмент будет выполнять ту же роль. Между тем, по толкованию Геймонса, у *Rhynchota* происходит процесс обратный, а именно — часть коксального отдела ножки переходит в состав плевры. Таким образом, формально происходит укорочение ножки, разрастание плевральной части сегмента за счет последней, что стоит в противоречии как со всем процессом ее развития, так, в частности, и с предшествующей историей ее развития. Можно было бы ожидать, что Геймонс, учтя данное противоречие, разработает этот вопрос на более обширном материале и выскажет свои соображения, которые делали бы его толкование эмбриологического наблюдения более понятным и приемлемым. Этого, однако, мы не видим: на одном наблюдении, произвольно истолкованном, строится вся «субкоксальная теория». Между тем наблюдавшееся Геймонсом явление могло бы найти себе вполне приемлемое объяснение как процесс обратный тому, как его себе представлял Геймонс и другие сторонники «субкоксальной теории». Итак, наблюденное эмбриологическое явление может быть истолковано не как отделение части существующего коксального отдела ножки и ее поступление в состав плевры (что стоит в противоречии с предшествующей историей становления ножки), а как процесс образования коксального отдела ножки за счет плевральной части сегмента, что и согласуется с предшествующей историей образования ножки. Доказательство тому, что это происходит именно так, мы приведем в дальнейшем, теперь же обратимся к попытке Бёрнера подтвердить правильность толкования Геймонса. Бёрнер находит, что образование «склеритами субкоксы» (эпистернумом, эпимерумом и трохантином) сочленений с коксальным отделом доказывает, что они были раньше частями этого отдела. Можно ли с этим согласиться? В сочленение друг с другом входят не части единого целого, а именно: две независимые и подвижные друг относительно друга части скелета. Таким образом, с большим правом можно было бы защищать противоположное тому, что хотел доказать Бёрнер, ссылаясь на сочленение коксального отдела с частями субкоксы.

На эмбриологическом материале Геймонс пытался доказать, что не только субкокса является собранием склеритов плевры, образовавшимся вторично за счет скелета неплеврального состава, но что вообще вся плевра с ее склеритами — образование вторичное, вклинившееся между двумя исконными щитами: щитом тергальным и щитом стернальным. По его мнению, склериты плевры, если исключить склериты субкоксы, откололись от тергита. В одной из своих эмбриологических работ он сообщает, что «плевры сколопендры образуются за счет зачатков тергита» (Heumons, 1898 : 246). Заметим, что данное положение Геймонса многими авторами относится не только к плеврам *Chilopoda*, но и к плеврам насекомых. Имел ли Геймонс право утверждать это на основании своих эмбриологических данных, притом в столь категорической форме? Во избежание каких-либо могущих возникнуть сомнений, я в дальнейшем использую тот самый объект, которым пользовался Геймонс, т. е. губоногих многоножек вообще и сколопендру (*Scolopendromorpha*) в частности, придерживаясь

того взгляда, что *Chilopoda* являются родоначальниками той линии, которая в конечном счете привела к насекомым. Того же мнения о происхождении насекомых от многоножек, как известно, придерживались Геймонс и Фергёф в противоположность Бёрнеру.

Геймонс (Heymons, 1901 : 33—36) указывает на то, что ко времени наступления сегментации зародышевая полоса сколопендры складывается из непарной средней полоски, которая в дальнейшем развивается в непарную среднюю продольную полосу стернального щита взрослой особи, и из парной боковой полоски. Латеральные края боковых полосок связаны друг с другом эктодермальной спинной перепонкой зародыша, которая у взрослой особи дает среднюю продольную полосу тергального щита. Обратим внимание именно на то, что средняя брюшная полоска и спинная перепонка непосредственно превращаются в среднюю полосу стернального и среднюю полосу тергального щита, следовательно являются зачатками этих частей стернального и тергального щита. На парной боковой полоске зародыша, как сообщает далее Геймонс, намечается сегментация в виде выпуклостей, на которых возникает по зачатку ножки. С появлением зачатка ножки, посегментно на каждой боковой полоске, согласно Геймонсу, намечаются три участка: 1) зачаток конечности; 2) участок, примыкающий к конечности сбоку; этот боковой участок Геймонс называет «зачатком тергита», хотя этот зачаток развивается не только в боковые продольные полосы тергита, но и в верхнюю часть плевры, где расположен стигмальный склерит и склериты плевры, его опоясывающие; 3) участок боковой полоски зародыша, примыкающий к зачатку ножки с медиальной стороны и развивающийся в боковые продольные полосы стернального щита взрослой особи. Этот участок боковой полоски зародыша Геймонс называет «зачатком стернита». Заметим, что как «зачаток тергита», так и «зачаток стернита» Геймонса, развиваясь, лишь дополняют тергит, представленный у зародыша спинной перепонкой, равно как и стернит, представленный у зародыша медиальной полоской зародышевой полосы, строя их боковые отделы.

Отметим и упоминание Геймонса о том, что на ранних стадиях развития боковая полоска зародыша обладает утолщенным эпителием, тогда как непарные стернальная и тергальная полоски обладают плоским эпителием. Таким образом, отмечая в составе боковой полоски «зачаток тергита» и «зачаток стернита», Геймонс совсем забывает о двух непарных полосках, которые уже с самого появления зародышевой полосы намечают тергит и стернит скелета сегмента: он называет зачатками тергита и стернита части, первоначально ясно обособленные от непарных полосок, обладающих иного рода эпителием, и дающие плевру с находящейся на ней конечностью. Очевидно, эту боковую полосу, в отличие от непарных полосок, сохраняющих, как отмечает Геймонс, нежную кутикулу, с полным правом можно назвать зачатком плевры с ножкой, который вторично отделяет участки в сторону зачатка тергита и зачатка стернита — части, превращающиеся в боковые полосы тергита и стернита взрослой особи. Не следует ли признать, что толкование Геймонса нелогично, предвзято? Нелогично также и то мнение Геймонса, будто плевра произошла от «зачатка тергита». Выводы Геймонса обратны тому, что дают его же собственные эмбриологические наблюдения, явно указывающие на то, что зачаток плевры в процессе своего развития дает парные боковые участки тергита и стернита.<sup>1</sup>

Обратимся теперь к представлениям авторов субкоккальной теории о первоначальном строении членистой ножки и ее дальнейших изменениях.

<sup>1</sup> К обоснованию данного положения мы еще вернемся в дальнейшем.

Трудно себе представить, чтобы прототип членистой ножки обладал тем совершенством как в построении своих сочленений, так и в общем своем расчленении, как это рисует нам Бёрнер. Можно ли согласиться с тем, что дикондильное сочленение по времени своего образования у членистоногих было первоначальным сочленением? Ведь дикондильное сочленение представляет у членистоногих наиболее совершенный образец сочленения как по точности воспроизводимых им движений, так и по целесообразному расположению его мускулатуры, экономному использованию мышечной силы. Бёрнер предполагает, что дикондильному сочленению непосредственно предшествовало акондильное соединение отделов ножки, у которого отсутствовали точки опоры специализированного строения, т. е. точки опоры, представляющие сочетание головки и чашечки (мышцелок). Законно предполагать, что акондильное соединение отделов ножки, являющееся низшей ступенью в формировании сочленения, не сразу сменилось наиболее высокой формой сочленения, каковым является дикондильное сочленение, а что между ними была по меньшей мере одна промежуточная ступень, каковой является монокондильное сочленение, которое может в свою очередь представлять варианты в своем строении, варианты различного назначения и устройства. Естественным было бы, если бы из монокондильного сочленения, дающего неточные движения, в свою очередь выработалось дикондильное сочленение. Но Бёрнер полагает, что процесс смены сочленений был как раз обратный, что из дикондильного сочленения вырабатывалось монокондильное, менее совершенное. Бёрнер ссылается на то, что дикондильное сочленение является особенно широко распространенным, — по его мнению, широкое распространение дикондильного сочленения является свидетельством древности этого типа сочленения. Можно, однако, предполагать, что широкое распространение дикондильного сочленения является не следствием относительного возраста сочленения, а следствием целесообразности, высококачественности данного сочленения, сменившего благодаря этому другие типы сочленений. Странно было бы, если бы менее совершенное монокондильное сочленение сменяло дикондильное.

Следуя тому же принципу, что менее совершенный аппарат должен уступать место более совершенному, трудно допустить, чтобы первобытная членистая ножка была построена так экономно и целесообразно, как ее изображает Бёрнер, т. е. состояла всего из трех отделов, обслуживаемых столь совершенными сочленениями. Можно предполагать, что не только строение сочленений было проще, менее совершенно, но что и самих сочленений и отделов ножки было больше, что имелись сочленения и отделы, выполнявшие сходное движение и непосредственно следовавшие друг за другом. Назначение сходного устройства заключалось бы в последовательном корректировании движения, выполняемого другим сочленением при еще несовершенной форме сочленения. Сказанное соответствовало бы тому, что действительно наблюдается у нижестоящих групп членистоногих, как например у *Arthrostraca* среди ракообразных или многих *Myriopoda* среди трахейнодышащих. На такие случаи сходно устроенных и сходно функционирующих отделов ножки, следующих друг за другом, указывает и Бёрнер, объясняя такие случаи вторичным подразделением первоначально одного отдела, но оставляя без объяснения механизм такого подразделения. Нетрудно себе представить исчезновение лишних сочленений и слияние одинаково функционирующих отделов друг с другом по мере усовершенствования сочленений, что, однако, может происходить в результате упрощения функции ножки, как это имеет место, например, у *Collembola*. Странной кажется попытка Бёрнера ссылаться на такие явные случаи упрощения в строении ножки, как на доказательства первоначально простого строения ножки всего из трех

отделов: нельзя же ссылаться на вторичное слияние *tibia* и *tarsus* у *Collembola* как на развитие *tibia* и *tarsus* из единого тибiotарзального отдела!

Попытки авторов субкоккальной теории применить распределение мускулатуры в ножке для выяснения возраста ее отделов практически не дали результатов и не могли их дать, так как принцип, на котором строил свои соображения Фергёф, будто *origo* ножной мышцы, перемещаясь к основанию ножки, не может на своем пути преодолевать сочленений, как это отмечено и Бёрнером, неверен. В одной из последующих частей нашей работы мы покажем случаи, когда *origo* мышц переходит с одной скелетной части на другую.

Подводя итоги рассмотренному выше вопросу, следует признать, что как субкоккальная теория, так и имеющие к ней отношение представления авторов этой теории о становлении первичной членистой ножки ошибочны, так как выводы, к которым приходят авторы этой теории, не согласуются ни с фактами онтогенеза, ни с данными сравнительной анатомии.

Изложив и подвергнув критике господствующие в науке представления о происхождении плевры и формировании членистой ножки, мы в следующих частях настоящей работы изложим наше мнение по данным вопросам, основанное на сравнительно анатомическом исследовании трахейнодышащих.

#### ЛИТЕРАТУРА

- B ö r n e r C. 1903. Kritische Bemerkungen über einige vergleichend-morphologische Untersuchungen K. W. Verhoeffs. Zool. Anz., 26 : 290—315.  
 B ö r n e r C. 1905. Sammelreferat über die Arbeiten von 1902—1905. Biol. Centralbl., 12.  
 B ö r n e r C. 1913. Die Gliedmassen der Arthropoden. In: L a n g. Handbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Arthropoda.  
 H e y m o n s R. 1898. Zur Entwicklungsgeschichte der Chilopoden. Sitz.-ber. Preuss. Akad. Wiss. : 244—251.  
 H e y m o n s R. 1899. Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Nova Acta. Abh. K. K. Leop. Carol. Akad. Naturf., 74 : 1—105.  
 H e y m o n s R. 1901. Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica, 13, 33 : 1—244.  
 V e r h o e f f K. 1902. Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Thorax der Insekten mit Berücksichtigung der Chilopoden. Nova Acta. Abh. K. K. Leop. Carol. Akad. Naturf., 81 : 63—110.  
 V e r h o e f f K. 1903a. Über Tracheaten-Beine. 2 Aufsatz. Trochanter und Praefemur. Zool. Anz., 26 : 205—214.  
 V e r h o e f f K. 1903b. Über Tracheaten-Beine. 4 und 5 Aufsatz. Chilopoda und Hexapoda. Nova Acta. Abh. K. K. Leop. Carol. Akad. Naturf., 81, 4 : 211—249.