

Э. Г. Беккер

К ЭВОЛЮЦИИ НОЖКИ ТРАХЕЙНОДЫШАЩИХ (TRACHEATA) II. ЭВОЛЮЦИЯ СКЕЛЕТА СЕГМЕНТА У CHILOPODA

[E. G. B E C K E R. ON THE EVOLUTION OF THE LEG IN TRACHEATA. II. EVOLUTION OF THE SKELETON OF THE SEGMENT IN CHILOPODA]

Содержание первой части данной работы (Беккер, 1960) посвящено изложению так называемой субкоксальной теории и ее критике. В первой части сообщалось, что плевральному скелету, расположенному при основании ножки, авторами субкоксальной теории приписывается происхождение от базальной части ножки. На эту мысль навели Геймонс (Heymons, 1899) его исследования по эмбриональному развитию *Rhynchota*. Однако происхождению скелета плевры трахейнодышащих Геймонс дает еще и другое толкование со ссылкой на эмбриональное развитие сколопендры (Heymons, 1898, 1901); он утверждает, что плевра образуется за счет тергита, что она развивается из его зачатка. Таким образом, из двух областей сегмента первичен тергит, вторична и образуется за счет участка тергита плевра.

Прежде чем обратиться к обсуждению положения Геймонса «Die Pleuren leiten sich von den Tergitanlagen ab» и к проверке его эмбриологических данных и их толкования автором, ознакомимся со строением тергита, плевры и стернита взрослой особи того объекта, на эмбриональном развитии которого Геймонс пытался доказать высказанное им положение. Используя сравнительно анатомический метод, попытаемся объяснить, каким изменениям в процессе своего филогенетического развития подвергаются упомянутые участки сегмента взрослой особи объекта, онтогенез которого изучался Геймонсом.

Объектом исследования Геймонсу послужили сколопендры (*Scolopendra cingulata* Latr. и *S. dalmatica* Koch), которые относятся к группе наиболее примитивных многоножек, а именно к подклассу *Chilopoda*. Геймонс считает многоножек предками насекомых. Разделяя с ним это мнение, можно считать, что у насекомых, как потомков многоножек, тергит участвовал в построении плеврального скелета; это и предполагается авторами, в том числе и авторами субкоксальной теории; поэтому положение Геймонса ими распространяется и на плевру насекомых.

Плевра сколопендры представляет участок сегмента туловища строго бокового положения (рис. 1, 2).¹ Этот участок отчетливо обособлен от тергального и стернального щитов. Края щитов на всем своем протяжении

¹ Обозначения на рис. 1—8:

at — мелкие склериты боковой полосы тергального щита, *am* — то же медиальной полосы, *ast* — склерит боковой полосы стернального щита, *afy* — поперечный шов тергального щита, *epc* — еписоха, *is* — интерсегментальные склериты, *lp* — боковая полоса тергального щита, *ls* — продольный шов, *lst* — боковая полоса стернального щита, *md* — дорзальная перепонка зародыша, *mp* — медиальная полоса тергального щита, *mst* — медиальная полоса стернального щита, *mtc* — метасоха, *mv* — вентральная перепонка зародыша, *n* — борозда, отделяющая *ast* от *lst*, *p* — ножка, *prc* — про-

образуют ясную складку, которая по сторонам служит границей, отделяющей щит от плевры.

В отличие от сплошь склеризованных щитов плевра перепончата и несет относительно небольшого размера склериты, которые то более, то менее густо покрывают плевральную перепонку, подвижную, заметно изменяющую свою форму. Плевры трех-пяти передних сегментов туловища сколопендры всего богаче склеритами. На рис. 1 изображены правосторонние плевры трех первых сегментов туловища и частично плевра четвер-

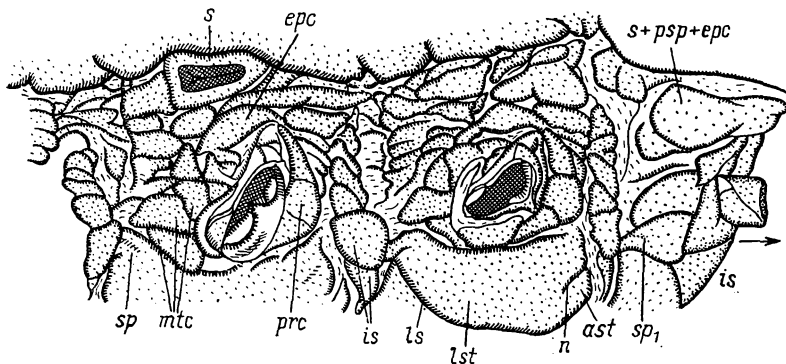


Рис. 1. *Scolopendra aralocaspica* Kessler, плевры правой стороны трех первых сегментов туловища.

того сегмента *Scolopendra aralocaspica* Kessl. Для обозрения строения плевры выберем плевру третьего сегмента, несущую у своей верхней границы стигму (*s*). В центре плевры расположено основание ножки, которое спереди ограничено комплексом склеритов, Фергёфом названным просоха (*prc*). Сверху основание ножки ограничено выпуклым и серповидно изогнутым склеритом, мной названным ерисоха (*epc*), а сзади и снизу основание ножки ограничено комплексом склеритов, Фергёфом названным метасоха (*mtc*). В связи со своей ролью опорного для основания ножки скелета каждая из перечисленных скелетных частей представляет по дугообразному склеризованному участку, все же вместе образующий в основании ножки кольцо, служащее ножке опорой. Это кольцо, соответствующее по своему положению тому, что авторы называют субкоксой, образует с основанием ножки наиболее примитивное сочленение, лишенное мышечков. Эта явно несовершенная опорная система, обслуживающая ножку, в свою очередь опирается на окружающие ее группы склеритов, а эти последние находят себе опору в краевых складках тергального и стернального щитов (Вескер, 1924). В сравнении с плеврой третьего сегмента плевры из средней области туловища *S. aralocaspica* Kessl. существенными отличиями не обладают.

Значительно беднее склеритами плевра средних сегментов туловища у *S. singulata* Latr. и *S. valida* Luc.

Тергальный скелет сколопендр представлен сплошь склеризованным щитом без перепончатых участков. На тергальном щите имеется парный продольный шов (рис. 3), делящий щит на три полосы: медиальную (*am+mp*) и парные боковые (*al+lp*). Основной причиной, вызвавшей деление щита на три продольных полосы, Геймонс считает различное происхождение медиальной и боковых полос щита; он ссылается на то, что медиальная

соха, *r* — сложный шов, *s* — стигма, *sp* — супрастеральный склерит, *sp1* — он же, слившийся с метасоха, *s+psp*, *s+psp+epc+pts*, *s+psp+epc* — комплексные щитки, *sternul* — «зачаток стернита», *t* — тергальный щит, *tergt* — «зачаток тергита».

полоса щита развивается из дорзальной перепонки зародыша, боковые же полосы щита развиваются из пары «зачатков тергита», расположенных на боковых поверхностях зародыша.

Кроме двух продольных швов, Геймонс отмечает у тергального щита сколопендры (*S. cingulata*) и поперечный шов в передней области щита. Он находит, что этот шов намечает границу, у которой оканчиваются отрезки продольной дорзальной мускулатуры и предлагает, следуя Жанэ (Janet), считать границей сегментов не перепончатые участки между щитами, а именно границы тяжей продольной дорзальной мускулатуры, следовательно, эти поперечные швы. Ближайшее ознакомление с «попереч-

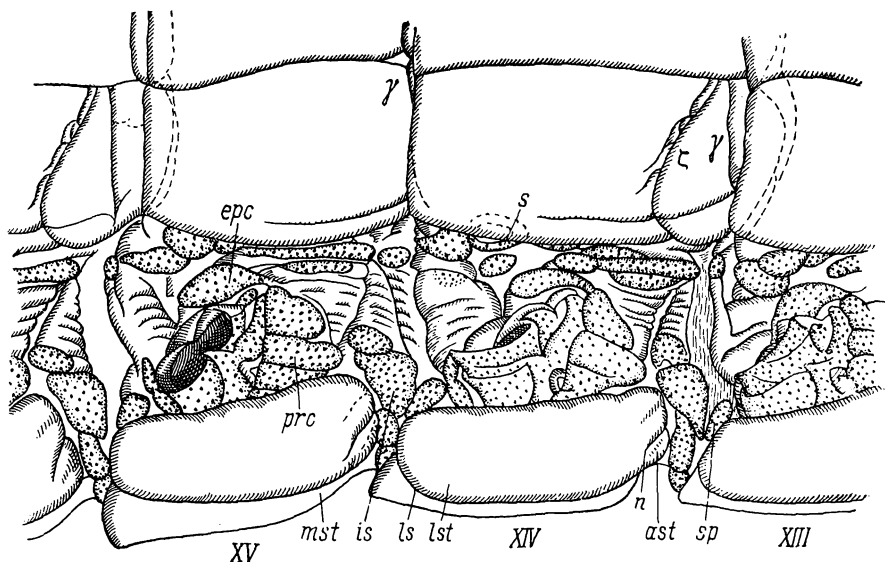


Рис. 2. *Scolopendra cingulata* Latr., плевры правой стороны сегментов из средней области туловища.

ным» швом выясняет, что в действительности он не на всем протяжении строго поперечен, а складывается из трех отрезков ($\alpha\beta\gamma$, рис. 3, А, В и С) различного направления; равным образом и продольные швы не во всех случаях следуют по прямой линии (рис. 3, С). Изучение тергальных щитов (Беккер, 1926) приводит к тому заключению, что поперечный и продольные швы щита первоначально следуют по ломанной линии и выпрямляются лишь вторично под действием мускулатуры, появление же швов, и следовательно, расчленение щита, вопреки предположению Геймонса, вызвано не воздействием мышц на щит.

На первичный сложный состав тергального щита указывает не только его расчленение продольными и поперечными швами, но и система мелких склеритов в передней области щита (рис. 3, А и В), а также неправильный и сложный шов на боковых продольных полосах (рис. 2, r) стигмоносных сегментов *S. cingulata* Latr.

Если от тергального щита *S. cingulata* Latr. обратиться к тергальному щиту *S. valida* Luc., окажется, что деление тергального щита поперечным швом имеется у данного вида лишь на первых сегментах туловища; начиная же с шестого сегмента этот шов исчезает; от него иногда сохраняются лишь следы на боковых продольных полосах. Это, очевидно, свидетельствует о вторичной утрате шва и соответствующего подразделения щита. С утратой поперечного шва совпадает появление на краевой складке щита, по бокам, особой краевой борозды (рис. 2), назначение которой заклю-

чается в придании щиту цельности и прочности. Пример тергального щита *S. valida* Luc. свидетельствует о тенденции у сколопендр к превращению тергального щита со сложным составом в щит более простого строения путем утраты швов.

Это превращение сложного щита в простой, нерасчлененный, доводится до конца у вышестоящих *Chilopoda*, а именно у *Chilopoda anamorpha*. Среди последних *Lithobiomorpha* в виде исключения могут обладать тергальным щитом, состоящим из двух частей, по положению своему — передней и задней; однако, как правило, *Lithobiomorpha* обладают нерасчлененным тергальным щитом, лишенным швов; прочность щита и у них усилена бороздой, охватывающей щит со всех сторон.

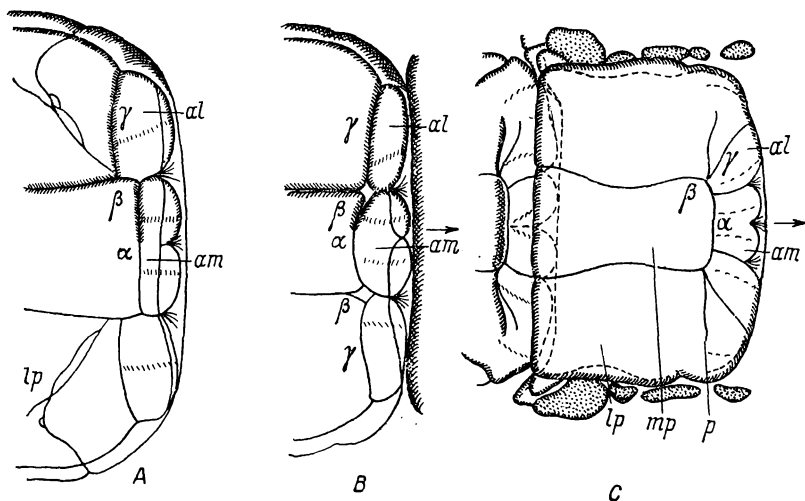


Рис. 3.

A и *B* — передняя часть тергального щита длинного (*A*) и укороченного (*B*) сегмента туловища *Scolopendra cingulata* Latr., *C* — тергальный щит четвертого сегмента туловища *Scolopendra aralocasgica* Kessler.

Итак, тергальный щит в процессе эволюции у *Chilopoda* превращается в нерасчлененный щит. Тот же процесс превращения сложного щита в щит нерасчлененный можно проследить и у стернального щита: у *Scolopendromorpha* он подобно тергальному щиту складывается из трех продольных полос; у *Chilopoda anamorpha* он представлен нерасчлененным, лишенным швов щитом. Геймонс указывает, что эти три продольные полосы стернального щита происходят из двух различных источников; медиальная продольная полоса развивается из вентральной перепонки зародыша (рис. 6, *mv*), боковые же продольные полосы — из пары зачатков стернита плеврального положения.

При своем составе из трех продольных полос стернальный щит сколопендр обладает обычно законченной формой. Однако эта законченная округлая форма щита может резко нарушаться прирастанием к щиту склеритов плевры. Такое приобщение к составу стернального щита склеритов плевры вместе с еще одним явлением, наблюдаемым у состава стернального щита, позволяет сделать определенное заключение относительно того, как в филогенезе строился стернальный щит.

Как пример приобщения склерита плевры к составу стернального щита особенно показательным прирастанием к боковой полосе стернального щита плеврального склерита, Фергёфом названного супростернальным щитком. Этот склерит характерной удлинненно-эллиптической формы с про-

дольным рядом коротких осязательных щетинок расположен над задним концом боковой полосы стернального щита. У *S. cingulata* Latr. он вполне обособлен от стернального щита (рис. 2, *sp*), но у *S. aralocaspica* Kessl. (рис. 1, *sp*) и *S. valida* Luc. (рис. 4, *sp*) он прочно сросся с задним концом боковой полосы щита. Нарушая в этих последних случаях обтекаемую форму стернального щита и образуя на нем резко выраженный выступ, супрастернальный щиток обнаруживает ясно свое вторичное вхождение в состав стернального щита, свою принадлежность плевральному скелету, что подтверждается тем случаем, когда, не сливаясь со стернальным щитом и сохраняя свою независимость от него, этот склерит сливается с другим склеритом плевры, а именно со склеритом *metasoxa*, как это происходит на плевре первого сегмента туловища у *S. aralocaspica* Kessl. (рис. 1, *sp*).

Срастание супрастернального склерита с боковой полосой стернального щита поднимает вопрос, не образовалась ли вся боковая полоса стернального щита через срастание плевральных склеритов, не плеврального ли она происхождения и не вошла ли она вторично в состав стернального щита, присоединяясь к ранее образовавшейся медиальной стернальной полосе? Такое предположение находит себе подтверждение в следующих фактах. В одной из своих статей Фергёф обращает внимание на то, что у рода *Cormocephalus* среди *Scolopendromorpha* от продольного шва, отделяющего боковую полосу стернального щита от его медиальной полосы, косо в сторону и вперед отходит шов, который теряется, не доходя до переднего края боковой полосы. Если обратить внимание на варианты в строении боковой полосы щита у *S. aralocaspica* Kessl., отмеченный Фергёфом факт получает свое разъяснение: у *S. aralocaspica* Kessl. наблюдаются два варианта в устройстве переднего конца боковой полосы стернального щита: в одном случае от переднего края боковой полосы косо назад и к продольному шву (рис. 1, *n*) отходит шов, не доходящий до продольного шва. Этот косой прерванный шов, имеющийся и у *Sc. cingulata* Latr. (рис. 2, *n*), оказывается на продолжении того косого шва, который отмечен Фергёфом у *Cormocephalus*; если соединить оба шва, от боковой полосы стернального щита окажется отрезанным передний участок треугольной формы, получится особый склерит, расположенный между остальной частью боковой полосы и группой склеритов (рис. 1, 2, *is*), которая при-мыкая сзади к супрастернальному склериту впереди лежащего сегмента, вместе с тем, выступая в сторону, тесно связана с системой плевральных склеритов своего сегмента.

Второй вариант в развитии боковой полосы стернального щита *S. aralocaspica* Kessl. (рис. 5) дает именно ту картину, которую мы себе только что представили мысленно: здесь на месте косых прерванных швов *Cormocephalus* и первого варианта *S. aralocaspica* Kessl. имеется глубокая и широкая борозда (*n*), вполне отделяющая склерит *ast* от боковой полосы щита и относящая данный склерит к группе интерсегментальных склеритов (*is*). По поводу косого шва у *Cormocephalus* Фергёф высказал предположение, что в данном случае происходит вторичное обособление части стернального щита. Нам представляется, что логичнее, учитывая все приведенное нами выше, считать изображенную на рис. 5 картину как случай сохранения первичного состояния, то же, что мы видим у первого варианта *S. aralocaspica* Kessl. и у *Cormocephalus*, объяснить как последующее явление приростания первоначально самостоятельного склерита *ast*. к остальной части боковой полосы стернального щита. Мы полагаем, что форма стернального щита у *Lithobiomorpha* позволяет предположить, что у последних в состав стернального щита вошла и группа склеритов *is*.

На происхождение стернального щита от склеритов, через срастание последних, указывает и строение стернального щита у *Trygonocryptops* (*Scolopendromorpha*), где в задней области стернального щита, между

suprasternalia той и другой стороны имеется два крупных стернальных склерита, почти сходящихся по средней линии.

В своей совокупности все приведенное выше указывает на то, что стернальный щит строился из небольших склеритов, которые пристраивались к ранее образовавшейся части стернального щита. Эти присоединявшиеся к щиту склериты первоначально принадлежали той системе небольших

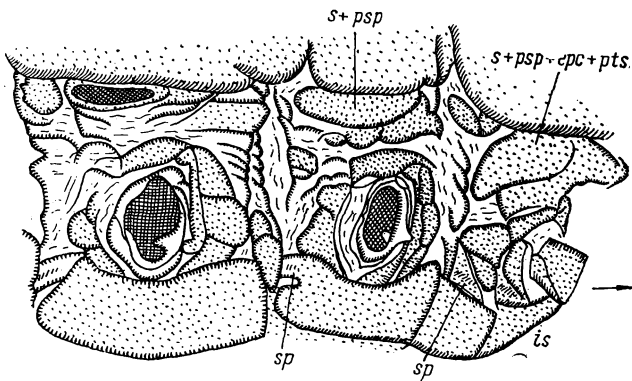


Рис. 4. *Scolopendra valida* Luc., плевры правой стороны трех первых сегментов туловища.

склеритов, которая составляла единое целое с плевральными склеритами. Таким образом, входя в состав стернального щита, эти склериты выходили из общей со склеритами плевры системы.

Этот вывод может быть распространен и на тергальный щит; сложный состав не только боковых полос тергального щита *S. cingulata* Latr., но и его медиальной полосы, указывает на то, что тергальный щит в полном своем составе произошел от срастания небольших склеритов. Что в дальнейшем в разрастании тергального щита большую роль сыграли плевриты, как и в случае стернального щита, выявляется из следующих данных. У *Geophilomorpha*, вместе со *Scolopendromorpha*, составляющих группу эпиморфных *Chilopoda*, ближайшие к тергальному щиту плевральные склериты могут входить в состав краевой складки щита. Выше, при описании общего строения плевры *Chilopoda*, упоминалось, что в состав частей субкоксы *Scolopendromorpha* входят комплексы склеритов (пример: просоха, метасоха); особенно интересны те комплексные щиты, которые появляются в верхней области плевры на передних сегментах туловища сколопендр. Если и на плевре средних сегментов туловища наблюдается срастание склеритов, расположенных по соседству с тергальным щитом (ср. рис. 2), то особенно показательно образование таких комплексов на передних сегментах сколопендр (рис. 1, $s+psp+epc$; рис. 4, $s+psp+epc+pts$). Такое пристраивание комплексного щита, ясно обнаруживающего свой состав от слияния более мелких склеритов, как например на плевре второго сегмента *S. valida* Luc. (рис. 4, $s+psp$), служит указанием на то, что боковые полосы тергального щита, как и боковые полосы стернального щита, являются результатом присоединения скелетных частей

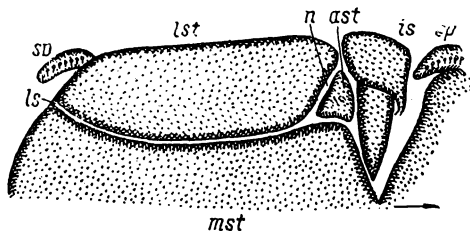


Рис. 5. *Scolopendra aralocaspica* Kessler., правая половина стернального щита.

Если и на плевре средних сегментов туловища наблюдается срастание склеритов, расположенных по соседству с тергальным щитом (ср. рис. 2), то особенно показательно образование таких комплексов на передних сегментах сколопендр (рис. 1, $s+psp+epc$; рис. 4, $s+psp+epc+pts$). Такое пристраивание комплексного щита, ясно обнаруживающего свой состав от слияния более мелких склеритов, как например на плевре второго сегмента *S. valida* Luc. (рис. 4, $s+psp$), служит указанием на то, что боковые полосы тергального щита, как и боковые полосы стернального щита, являются результатом присоединения скелетных частей

плевры к первоначальному составу тергального щита. Обобщая все полученные нами в результате исследования скелета *Chilopoda* вообще и *Scolopendromorpha* в частности данные, мы получаем следующую картину эволюции скелета сегмента *Chilopoda*. Первоначальный состав тергального и стергального щита *Chilopoda* соответствует медиальной полосе того и другого щита у *Scolopendromorpha*, образовавшейся от слияния небольших склеритов дорзальной стенки. К этой первоначальной части того и другого щита пристраивались склериты двух плевр. Пристраивание этих первоначально плевральных склеритов к медиальной полосе и их слияние привело к образованию парной боковой части того и другого щита. Полное слияние в сплошной щит медиальной полосы с парной боковой приводит к образованию нерасчлененного тергального и стергального щита. Весь изложенный процесс эволюции скелета сегмента совпадал с периодом склеротизации покрова *Tracheata*.

Представленная картина эволюции скелета трахейнодышащих диаметрально противоположна тому, как себе представляет эволюцию скелета сегмента Геймонс. Геймонс, основываясь на своих эмбриологических исследованиях по сколопендре, приходит к выводу, что «плевральные перепонки сколопендры по своему происхождению могут считаться обособившимися частями тергальных пластин (щитов)».¹

Геймонс и его последователи представляют себе этот процесс так: от тергального щита отщепляются части — склериты, которые меняют свое тергальное положение на плевральное. Но как объяснить расщепление тергального щита? Геймонс ссылался на воздействие на щит мускулатуры; однако примеры, на которые ссылается Геймонс, не подтверждают его предположения. Процесс расщепления щита на склериты и их переход в положение плевральных склеритов Геймонсом прослежен не был; он и не мог быть прослеженным, так как исследование Геймонса ограничивается эмбриональным развитием сколопендры, между тем как склеротизация покрова и перестройка склеризованного скелета происходит в период постэмбрионального развития сколопендры, и даже не на первых возрастах личиночного развития, на которых кутикулярный покров сохраняет первоначальную нежность и однослойность. В связи с этим возникает вопрос, как же это Геймонс, который ссылается лишь на эмбриональное развитие сколопендры, судит о щитах и плеврах, которых у зародышей сколопендры вообще еще нет, которые формируются лишь в последующий, постэмбриональный период развития? Объясняется это тем, что Геймонс рассматривает не склеротизованные части покрова, а те участки эктодермы зародыша, которые он принимает за зачатки щитов и плевр. Геймонс сам сообщает о том, что склеротизованный покров появляется лишь в постэмбриональный период развития сколопендры (Heumons, 1901 : 41—45, 98), и что, если в первую кутикулярную оболочку зародыш и облекается еще в яйце, то эта кутикула еще нежная, однослойная, какой она остается и на следующем возрасте, который Геймонс также называет эмбриональным, хотя он наступает уже по вылуплении личинки из яйца. Оба этих возраста лишены склеротизованного покрова, следовательно, на этих возрастах нет ни щитов, ни плевр, ни границ тех и других. Нет склеризации покрова и на следующем возрасте личинки (*fetus*), когда молодь впервые начинает передвигаться. Характерная для полно развитого покрова трехслойность кутикулы, т. е. ее состав из эпи-, экзо- и эндокутикулы, появляется лишь с наступлением возрастов *adolescens*, которые не затронуты исследованием Геймонса.

Если, таким образом, Геймонс имел дело не со щитами и перепончатыми плеврами со склеритами, а лишь с зачатками щитов и плевр, возникает

¹ Heumons [1901, 6 : 48]: «Die Pleuralhäute können somit bei Scolopendra genetisch als abgesonderte Teile der Rückenplatten betrachtet werden».

вопрос, правильно ли определял Геймонс эти зачатки как зачатки щитов и плевр, не принимал ли он за зачатки щитов зачатки иного назначения? Сомнения в правильности определения зачатков возбуждает то, что участки покрова, которые Геймонс принимает за «зачатки тергита и стернита», появляются необычайно рано и могут быть истолкованы как зачатки иного органа, как это явствует из последующего рассмотрения.

Рис. 6 воспроизводит рис. 9 табл. II статьи Геймонса (Heymons, 1901). На нем представлена зародышевая полоса сколопендры ко времени сегментации и появления зачатков конечностей. Зачатки ножек (p) в виде небольших выростов расположены на участках сегментированной парной боковой полосы зародышевой полосы. С брюшной стороны боковые полосы связаны друг с другом вентральной перепонкой (mv), которая в последующем своем развитии, как сообщает Геймонс, дает медиальную полосу стернального щита взрослой особи. Со спинной стороны боковые полосы зародышевых полос связаны друг с другом дорзальной перепонкой (*membrana dorsalis*), которая, как сообщает Геймонс, развивается в медиальную полосу тергального щита взрослой особи.

Если сопоставить сегмент зародышевой полосы с сегментом туловища взрослой особи, окажется, что участок боковой полосы зародыша по своему положению соответствует плевре взрослой особи. Этот участок подобно плевре несет конечность, которая представлена ее зачатком. Как следует из описания Геймонса, зачаток ножки появляется именно на сегментном участке боковой полосы и развивается из данного участка, на всем протяжении своего развития оставаясь тесно с ним объединенным: на генетическую связь зачатка ножки с участком указывает как первое появление зачатка ножки в виде утолщения посередине заднего

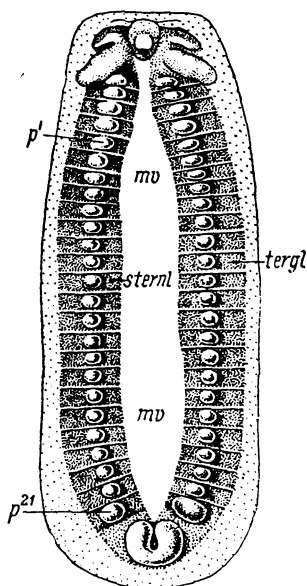


Рис. 6. *Scolopendra cingulata* Latr., зародышевая полоса на стадии сегментации (по Геймонсу с изменениями).

края участка и отрастание этого утолщения в шишкообразный вырост, так и последующее разрастание зачатка ножки в направлении вперед на поверхности участка (Heymons, 1901 : 36). Эта генетическая связь зачатка ножки с боковым участком зародышевой полосы вполне согласуется с той тесной связью базальной (коксальной) части развитой ножки с плеврой, которая наблюдается у взрослой особи. Все, таким образом, указывает на то, что боковой участок сегмента зародыша является зачатком «плевры» с ножкой.

Однако Геймонс дает иное толкование участку боковой полосы зародыша, равно и связи зачатка ножки с участком: он не отмечает сходства между участками боковой полосы зародыша и плеврой взрослой особи, не отмечает и связи зачатка ножки и бокового участка зародыша; наоборот, он толкует зачаток ножки как нечто чуждое участку боковой полосы, как пограничный знак, отделяющий друг от друга две части участка разного назначения: ту часть участка, которая расположена дорзально от зачатка ножки, Геймонс считает «зачатком тергита», а часть, расположенную вентрально от зачатка ножки, — «зачатком стернита», превращая таким образом то, что возникает в виде единого общего зачатка, в три зачатка, развивающиеся в органы, разные как по своему положению, так и по отправлениям.

Называя части бокового участка зародыша «зачатком тергита» и «зачатком стернита», Геймонс имел в виду их непосредственное превращение в тергит и стернит. Такое превращение, очевидно, связано с перемещением и развитием зачатка плеврального положения в щит тергального или стернального положения. Перемещение зачатка Геймонс объясняет его разрастанием в дорзальном или вентральном направлении, что им передано в схемах VI и VII (Heumons, 1901: 46), воспроизведенных на наших рис. 7 и 8. Схема VII (рис. 8) поясняет, что зачатки превращаются непосредственно в боковые полосы тергита и стернита (*tergl* и *sternl*), тогда как перепонки дополняют щиты, превращаясь в медиальные полосы двух щитов (рис. 8, *md* и *mv*). Однако этот процесс, как указывает Геймонс, протекает сложнее, чем это поясняет рис. 8: исчезает разница в гистологическом строении «зачатков» и перепонки, эпителий *tergl* и *md*, *sternl* и *mv* становится однообразным; лишь после этого происходит формирование боковых и медиальных полос щита, его склеротизация. Этому выравниванию гиподермы кутикулы, которая лишь после этого превращается в склеризованный щит, Геймонс не придает решающего значения; появление шва между медиальной и боковой полосой он даже истолковывает как восстановление границы между зачатком тергита (или стернита), и соответствующей перепонкой. Однако вполне ясно, что такое толкование произвольно, что вы-

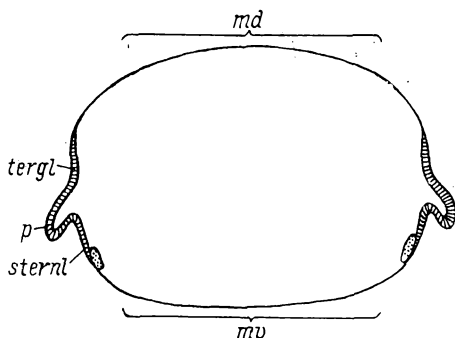


Рис. 7. Схема поперечного разреза сегмента сколопендры на стадии сегментации зародышевой полосы (по Геймонсу с изменениями).

равнивание строения гиподермы в области формирующегося в дальнейшем щита означает, что наступает новый период в эволюции покрова, который сменяет период нежного несклеротизованного покрова: наступает тот период развития склеритов и их слияния в щиты, который затронут в первой половине данной части настоящей работы; изложенное в первой половине данной части статьи рисует нам образование двух щитов как длительный исторический процесс, связанный с последовательным усилением защитной и скелетной функции покрова. Рост защитной функции, по-видимому, в первую очередь выразился в появлении тех склеритов вдоль средней спинной и брюшной линии, которые, сливаясь друг с другом в процессе дальнейшего развития покрова, дали медиальную полосу того и другого щита. Та же защитная функция привела к образованию склеритов на боковой поверхности, которая со времени формирования в щит склеритов медиальной полосы становится плеврой. Сохранность скелета плевры в виде отдельных склеритов и небольших комплексов склеритов связана с той опорной ролью, которую склериты выполняют в отношении ножки при ее движениях. Вторая фаза в развитии защитной и опорной роли покрова выразилась в превращении периферической части плеврального скелета в боковые полосы тергального и стернального щита, что одновременно с ростом защитной роли двух щитов повело к созданию мощного опорного аппарата для дорзовентральной мускулатуры и мускулатуры базальной части ножки.

Заметим, что тот порядок, в котором согласно представлениям Геймонса, основанным на эмбриональном развитии сколопендры, развиваются участки сегмента, не учитывает ни роста защитной, ни роста опорной роли скелета сегмента: первобытной формой покрова у Геймонса является сплошь склеротизованный тергальный щит, зачатком которому служит

боковой участок зародышевой полосы. С нашей точки зрения, иллюстрированное VI и VII схемами Геймонса разрастание бокового участка зародыша в филогенезе скелета сегмента означает развитие плевры, тесно связанное с развитием членистой ножки, в частности, ее базальной части. С точки зрения связи плевры с ножкой и с ее развитием становятся понятными и последующие изменения плеврального скелета, вплоть до образования за счет плеврального скелета боковых полос тергального щита, как опоры для скелета плевры, обслуживающего ножку, и опоры для мускулатуры ножки и сегмента.

По Геймонсу, развитие сегмента происходит в обратном направлении: плевра, согласно его представлениям, появляется в пределах «зачатка тергита» в виде ничтожного зачатка между стигмой и ножкой, что заставляет предполагать, что за зачаток плевры им принимался лишь небольшой тонкостенный участок, а не та часть боковой поверхности личинки, которая дает всю плевру. Если учесть неопределенное указание Геймонса на место появления «зачатка плевры» и умолчание о ее дальнейшем развитии, вывод автора «Die Pleuren leiten sich von den Tergitanlagen ab» представляется абсолютно необоснованным так же, как и указание на происхождение плевральной перепонки от щита.

Несостоятельность такого указания становится еще яснее, если учесть сохранение плеврой сколопендры таких примитивных черт, как наличие кольцевой мускулатуры, тесно связанной с гиподермой покрова.

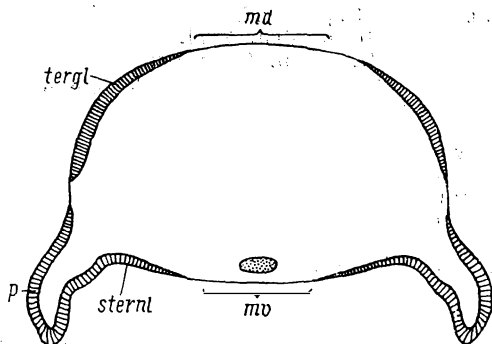


Рис. 8. Схема поперечного разреза сегмента сколопендры к концу эмбрионального развития (по Геймонсу с изменениями).

ВЫВОДЫ

Сравнительно-анатомический анализ скелета сегмента *Scolopendromorpha* обнаруживает, что тергальный и стергальный щиты сегмента образовались из небольших склеритов, сросшихся друг с другом в одно целое.

Первоначальный состав каждого щита у сколопендр соответствует медиальной полосе щита, от парной боковой полосы щита отделенной продольным швом. Боковые полосы тергального и стергального щита образовались вторично за счет склеритов, расположенных на периферии плевр, через пристраивание этих склеритов к первоначальному щиту и их слияние друг с другом. У сколопендры плевра, представленная перепонкой со склеритами, сохранила эту (относительно) первичную форму скелета.

Эволюция скелета *Chilopoda* происходит, таким образом, от состояния перепонки со склеритами к состоянию сплошного щита, полностью утрачивающего первоначальное расчленение.

По мнению Геймонса, эволюция скелета имеет направление обратное описанному выше — сплошной щит соответствует первоначальному состоянию скелета, перепончатая же плевра произошла через обособление участков сплошного тергита.

Это мнение Геймонс не обосновывает данными постэмбрионального развития, когда формируется скелет; Геймонс пытается обосновать свое мнение на явлениях эмбрионального развития сколопендры, на развитии того, что он принимает за «зачаток тергита» и «зачаток стернита». Факти-

чески, однако, за «зачаток тергита и стернита» Геймонсом принят зачаток ножки и его непосредственно окружающих частей боковой поверхности сегмента («плевры»), принимающих участие в развитии членистой ножки из нечленистого выроста (параподия).

ЛИТЕРАТУРА

- [Беккер Э.] Becker E. 1924. Zur morphologischen Bedeutung der Pleuren der Ateloceraten. Zool. Anz., LX : 169—185.
- Беккер Э. 1926. Тергальный скелет и дорзальная продольная мускулатура Chilopoda. Русский зоолог. журн., VI, 4 : 3—67.
- Беккер Э. 1960. Эволюция ножки трахейнодышащих (Tracheata) I. Субкоксовая теория и ее критика. Энтомол. обозр., 39, 3 : 521—528.
- Heymons R. 1898. Zur Entwicklungsgeschichte der Chilopoden. Sitzber. d. K. Preuss. Ak. d. Wiss. Berlin : 224—251.
- Heymons R. 1899. Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Acta Ac. German., LXXIV, 3 : 1—105.
- Heymons R. 1901. Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica, XIII, 33 : 1—224.

Кафедра энтомологии
Московского государственного университета,
Москва.
