

Экспериментальныя изслѣдованія дыха- нія у насѣкомыхъ

А. Нагорнаго.

Общія замѣчанія и планъ работы.

Процессы дыханія, являясь у всѣхъ животныхъ принципиально сходными, въ частностяхъ представляютъ большія различія соотвѣтственно различіямъ въ наружномъ и внутреннемъ строеніи и въ зависимости отъ тѣхъ біологическихъ условій, въ которыуъ живутъ разные представители животнаго царства.

Чрезвычайно своеобразными являются эти процессы у насѣкомыхъ, которыя и въ другихъ отношеніяхъ представляютъ большой интересъ.

Всякій организмъ при жизни тратитъ энергію, которая, для того чтобы процессы жизненные шли безостановочно должна постоянно возобновляться,—что и достигается принятіемъ пищевыхъ веществъ. Въ послѣднихъ, однако, эта энергія заложена въ потенціальномъ видѣ, и нужны чрезвычайно сложные процессы, чтобы она перешла въ энергію кинетическую.

Наиболѣе крупную роль въ этомъ освобожденіи энергіи играютъ процессы окисленія, сгоранія, почему животныя и поглощаютъ постоянно O_2 , продуцируя вмѣсто него CO_2 и $H_2 O$.

Для того чтобы эти процессы поглощенія O_2 и удаленія CO_2 и $H_2 O$ могли совершаться непрерывно и въ достаточномъ объемѣ, необходима, съ одной стороны, наличность специальныхъ проводящихъ путей, съ другой—наличность опредѣленныхъ,

планомѣрныхъ движеній, которыя заставляли бы воздухъ передвигаться по дыхательной системѣ въ ту или другую сторону. Эти движенія, конечно, обусловливаются строеніемъ тѣла и затѣмъ характеромъ соотвѣтствующей мускулатуры.

Движенія дыхательныя должны совершаться планомѣрно и цѣлесообразно, что достигается благодаря постоянному контролю со стороны центральной нервной системы.

Результатомъ дыхательныхъ движеній будетъ вхождение воздуха въ дыхательную систему и затѣмъ отдача заключающагося во вдохнутомъ воздухѣ O_2 тканямъ, которыя въ свою очередь, поглощая O_2 , отдаютъ CO_2 и H_2O , являющихся результатомъ сложныхъ физико-химическихъ процессовъ.

Соотвѣтственно вышесказанному вопросъ о дыханіи насекомыхъ въ дальнѣйшемъ будетъ трактоваться въ слѣдующемъ порядкѣ:

Въ главѣ I будутъ изложены анатомическія данныя, поскольку они необходимы для пониманія физиологіи дыханія.

Въ главѣ II будетъ разобранъ внѣшній механизмъ дыханія.

Въ главѣ III Иннервация дыхательныхъ движеній.

Глава IV будетъ посвящена внутреннему механизму дыханія и асфиксии.

Въ главѣ V, наконецъ, будутъ изложены данныя, касающіяся химіи дыханія.

ГЛАВА I.

Анатомическія данныя.

А. Трахейная система.

Первыя указанія относительно дыханія насѣкомыхъ мы находимъ у Аристотеля, (384—322 г.г.) который полагалъ, что Insecta не дышатъ вовсе—*Τα δὲ τὸν αἶρα μὲν οὐ δέχεται, ζῆ δὲ καὶ τὴν τροφήν ἔχει ἐν τῇ γῆ ὅσον σφῆξ καὶ μέλιττα καὶ τὰ ἄλλα ἐν τοῖς.* Однако, ему было извѣстно, что насѣкомыя быстро погибали, если ихъ обмазать масломъ.

Это положеніе было подвергнуто сомнѣнію Плиніемъ (23—79 г.г.), хотя онъ и держался представленій Аристотеля о прирожденномъ насѣкомымъ воздуху. И только почти черезъ 2000 лѣтъ было доказано вполне, что насѣкомыя въ отношеніи дыханія ведутъ себя такъ же, какъ и другія животныя, и что у нихъ, подобно другимъ представителямъ животнаго царства, существуютъ особые дыхательные органы—трахеи, присутствіе которыхъ впервые доказалъ *Malpighi* въ 1669 г., а затѣмъ особенно *Swammerdam* (1752 г.), который удивительно точно и правильно описалъ строеніе пчелъ, поденокъ и др., а у личинокъ комаровъ наблюдалъ и дыхательныя движенія. Но только благодаря работамъ *Spallanzani*, *Vauquelin*'а, *Hausman*'а, *Graber*'а, *Girard*'а, *Plateau* и многихъ другихъ, процессы дыханія насѣкомыхъ были изучены болѣе точно и подробно и было выяснено, что своеобразие дыханія этихъ животныхъ обуславливается въ значительной степени особенностями анатоміи ихъ дыхательныхъ органовъ.

Твердые хитиновые покровы насѣкомыхъ дѣлаютъ невозможнымъ у нихъ дыханіе кожное, а потому у нихъ развились особые органы—трахеи, которыя, начинаясь на поверхности тѣла, идутъ затѣмъ вглубь ко всѣмъ органамъ. Начинаются онѣ на поверхности тѣла особыми отверстіями различной величины и формы у разныхъ насѣкомыхъ, такъ-называемыми стигмами,

которыя впервые описалъ *Swammerdam*. Затѣмъ *Reaumur*, *de Geer*, *Curt Sprengel*, *Burmeister* и др. дали цѣлый рядъ очень точныхъ описаній грудныхъ стигмъ, но честь подробнаго изученія стигмъ, какъ въ отношеніи формы, такъ и числа и расположенія ихъ принадлежитъ *Krancher'y* (1881 г.), который изучилъ стигмы у *Rhynchota*, *Diptera*, *Lepidoptera*, *Orthoptera*, *Neuroptera*, *Coleoptera* и *Hymenoptera*, при чемъ какъ у формъ взрослыхъ, такъ и у личинокъ и куколокъ.

Располагаются стигмы главнымъ образомъ на абдоменѣ, на груди же, если онѣ и встрѣчаются, то большей частью въ числѣ одной пары, отсутствуя обыкновенно на *pro-* и *meso-torax'*ѣ, и только у *Pulicidae* онѣ встрѣчаются на всѣхъ грудныхъ сегментахъ.

Число абдоминальныхъ стигмъ различно. Наименьшее оно у личинки *Erysalis*, гдѣ равно 2-мъ, наибольшее же обыкновенно не превосходитъ 9 паръ. Помѣщаются онѣ или на плеврахъ, или же на тергальныхъ полукольцахъ, при чемъ въ послѣднемъ случаѣ онѣ сидятъ или между двумя тергитами, на мягкой соединительной мембранѣ или же лежатъ по срединѣ края тергальнаго полукольца. Болѣе или менѣе скрытое положеніе стигмъ связывается по *Krancher'y* съ образомъ жизни насѣкомыхъ.

Такія насѣкомыя, которыя держатся въ пыльномъ воздухѣ или живутъ въ землѣ, несутъ скрытыя стигмы (большинство *Coleoptera* и почти всѣ *Hymenoptera*, у первыхъ стигмы лежатъ на тонкой соединительной кожицѣ между 2-мя сосѣдними тергитами, у вторыхъ на переднемъ краю тергита, такъ-что при движеніи сегментовъ въ томъ и другомъ случаѣ стигмы прикрываются безъ того, однако, чтобы доступъ воздуха прекращался. У жуковъ помимо этого стигмы прикрыты еще и элитрами. У насѣкомыхъ же, живущихъ въ чистой атмосферѣ, какъ у *Pulicidae* и др.; стигмы лежатъ свободно на поверхности тѣла. Но зато тутъ для удержанія постороннихъ тѣлъ имѣются другія приспособленія. Такъ, напр., у большихъ *Diptera*, *Neuroptera* и многихъ *Lepidoptera* все тѣло густо покрыто волосами. У *Orthoptera* сами стигмы снабжены волосками, которые иногда располагаются такъ густо, что образуютъ родъ фильтра, какъ это и бываетъ у большинства насѣкомыхъ.

Что касается формы и строенія стигмъ, то *Krancher* различаетъ два главныхъ типа: 1) стигмы безъ губъ и 2) стигмы съ губами. Какъ простѣйшія можно разсматривать такія стигмы, которыя представляютъ круглое или эллиптическое отверстіе кожи,

окруженное большей частью хитиновымъ кольцомъ, предохраняющимъ это отверстіе отъ спаденія. Такими стигмами владѣютъ клопы и *Diptera*; у *Pulicidae*, кромѣ того, изъ этихъ отверстій выставляются волоски или щетинки, служащія для удаленія инородныхъ тѣлъ. Болѣе сложны стигмы съ губами, простѣйшую форму которыхъ, какъ это указалъ *Burmeister*, мы находимъ у *Orthoptera* (*Grylotalpa*), у которыхъ эти губы представляютъ скудно усаженные волосками валики, изъ которыхъ одинъ можетъ слегка нависать надъ другимъ, наподобіе крыши и, надвигаясь на него, благодаря дѣйствию особыхъ мускуловъ, можетъ совершенно закрывать стигму. Болѣе сложными являются стигмы у маленькихъ *Coleoptera*, у которыхъ волосковъ уже очень много, у личинокъ *Lepidoptera* эти волоски даже вѣтвятся и переплетаются, а у крупныхъ *Coleoptera* (*Dytiscus marginalis*) образуютъ родъ сита. Еще болѣе сложными являются стигмы у *Hymenoptera*, у которыхъ стигмы чашкообразно углублены. У *Rhynchota*, наконецъ, онѣ воронкообразны и наружу открываются маленькимъ отверстіемъ.

Каково бы ни было строеніе стигмъ, всегда за ихъ внѣшнимъ отверстіемъ располагается короткая, невѣтвящаяся трахея, на которой располагается чрезвычайно своеобразный аппаратъ, такъ-называемый запираТЕЛЬный аппаратъ (*Tracheenverschlussapparat Landois* и *Thelen'a*, *Quetschapparat Krancher'a*), существованіе котораго еще предполагалъ *Rengger*, а впервые описанный *Burmeister'омъ* (у *Oryctes nasicornis*). *Kirby* и *Spence* сравнивали этотъ аппаратъ со ртомъ, могущимъ по желанію открываться и закрываться при помощи особыхъ мускуловъ, *Graber* сравнивалъ стигму съ дверью, а запираТЕЛЬный аппаратъ съ замкомъ, который животное по желанію можетъ отпирать и запирать и тѣмъ регулировать вхожденіе и выходеніе воздуха, какъ это указывалось еще *Leuckart'омъ*. Но подробно и точно, какъ въ отношеніи его строенія, такъ и въ отношеніи значенія фیزیологическаго, этотъ аппаратъ былъ изученъ *Landois* и *Thelen* въ 1867 г., а затѣмъ въ 1881 г. *Krancher'омъ*.

Аппаратъ этотъ свойственъ, согласно наблюденіямъ названныхъ авторовъ, всѣмъ насѣкомымъ безъ исключенія, хотя у нѣкоторыхъ формъ онъ и сильно редуцированъ. По происхожденію своему запираТЕЛЬный аппаратъ представляетъ дериватъ кольца трахеи, мѣстное ея утолщеніе, что ясно видно у личинокъ *Diptera* и мучного червя, гдѣ трахея, непосредственно подъ стигмой, окружается равномернымъ кольцомъ, ничѣмъ не отли-

чающимся отъ сильно утолщеннаго спиральнаго волокна, свойственнаго трахеямъ. И даже такъ-назыв. запирающее кольцо ясно еще показываетъ свое происхождение изъ отдѣльныхъ, склеенныхъ между собой, трахейныхъ спиральныхъ нитей. При дальнѣйшемъ своемъ развитіи это кольцо дифференцируется, въ немъ вырисовываются различныя части и, наконецъ, во вполне развитомъ аппаратѣ можно различать, согласно *Landois* и *Thelen*, слѣдующія 4 части: 1) запирающую дугу (*Verschlussbügel*), 2) запираемый рычагъ или конусъ (послѣднихъ часто бываетъ два), 3) запирающую ленту (*Verschlussband*) и, наконецъ, 4) запирающій мускулъ.

Первыя три части представляютъ твердыя хитиновыя части аппарата и кольцеобразно обхватываютъ начало трахейной трубки, соединяясь шарнирообразно другъ съ другомъ. На рисункѣ первомъ представлены разнообразныя формы запирающаго

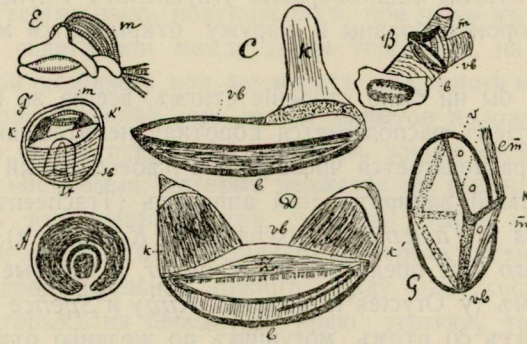


Рис. 1 (изъ *Landois* и *Packard*'a).

аппарата; А— стигма личинки *Melolontha*; В— стигма, стволъ трахеи и на немъ запирающій аппаратъ; С— запирающій аппаратъ *Lucanus cervus*; D— тоже *Lamia textor*; Е— тоже *Periplaneta orientalis* и F— *Bombus terrestris*. b— запирающая дуга; vb— запирающая лента; k, k'— запирающіе конусы; m— запирающій мускулъ; z— звуковая перепонка; sb— голосовыя звязки; st— стигма; s— отверстие, куда впадаетъ трахейная трубка. G— схема запирающаго аппарата по *Berlese*—, o— мембрана; em— отпиратель стигмы.

Запирающая дуга б. ч. имѣетъ полулунную форму и представляетъ, какъ бы ложе всего аппарата, обхватывая трахейную трубку наполовину (b). Противуположную половину трахейной трубки обхватываетъ б. ч. тонкая запирающая

лента, которая при помощи особыхъ образованій можетъ приближаться къ дугѣ и удаляться отъ нея. Такимъ образованіемъ иногда бываетъ хитиновая палочка, сросшаяся съ лентой и могущая приводить въ движеніе послѣднюю, болѣе же часто прямоугольно-согнутый рычагъ.

У жуковъ и *Hymenoptera* на запирающей лентѣ располагается своими широкими основаніями одна или двѣ кегли (k , k') или конуса.

Эти три хитиновые части тѣсно связаны другъ съ другомъ и устроены такимъ образомъ, что въ состояніи недѣятельности запирающая лента въ силу своей упругости удалена отъ запирающей дуги, благодаря чему трахея широко открыта и воздухъ безпрепятственно можетъ входить и выходить черезъ стигмы. Когда же необходимо имѣть трахею закрытой, на сцену выступаетъ четвертый компонентъ запирающаго аппарата—запирающий мускулъ.

Въ каждомъ запирающемъ аппаратѣ большинства *Insecta* существуетъ только одинъ мускулъ, состоящій, смотря по виду насѣкомаго, изъ большого или меньшаго количества фибриллей и по строенію ничѣмъ не отличающійся отъ прочихъ поперечно-полосатыхъ мускуловъ животнаго.

Прикрѣпляется мускулъ къ хитиновымъ частямъ запирающаго аппарата при помощи сухожилій. Одна мускульная головка располагается всегда на верхушкѣ или запирающаго рычага, или запирающей кегли. Другая же, смотря по строенію аппарата, прикрѣпляется въ различныхъ мѣстахъ.

Такъ, если существуетъ одна кегля, или одинъ рычагъ, то эта вторая головка прикрѣпляется къ запирающей дугѣ, или же, что бываетъ рѣдко, къ гиподермѣ вблизи стигмы. Если же существуютъ двѣ кегли, или два рычага, то вторая головка прикрѣпляется къ второй кеглѣ, такъ-что брюшко мускула лежитъ между кеглями.

Изъ сказаннаго ясно, что какъ только этотъ мускулъ сократится, тотчасъ же кегля или рычагъ упрется въ запирающую ленту, благодаря чему послѣдняя приблизится къ запирающей дугѣ и входъ въ трахею закроется.

Что касается раскрытія аппарата, то у большинства насѣкомыхъ это происходитъ совершенно пассивно при расслабленіи мускула, благодаря эластичности хитиновыхъ частей запирающаго аппарата—и лишь у сравнительно небольшого числа насѣ-

комыхъ въ раскрытіи запирающаго аппарата принимаетъ участіе специальный мускулъ.

У личинокъ *Cossus* и *Bombyx*, напр., существуетъ два мускула—антагониста: одинъ—длинный, идущій отъ гиподермы сегмента къ запирающей дугѣ, является отпирателемъ, другой,—располагающійся между плечомъ рычага и нижней частью дуги, служитъ запирающимъ

Meinert у нѣкоторыхъ *Coleoptera* нашелъ 2 отпирателя и 1—2 запирающихъ. *Jane* описалъ антагониста запирающихъ въ абдоминальныхъ стигмахъ пчелъ, тогда какъ въ торокальныхъ стигмахъ эти антагонисты отсутствуютъ. Три мускула, затѣмъ, по описанію *Соловьева* находится въ запирающемъ аппаратѣ *Cossus cossus*. Одинъ изъ нихъ служитъ для открыванія системы—*Mus. tendinosus*, другой—служитъ запирающимъ—*M. constrictor* и третій, наконецъ, имѣетъ двоякое значеніе—въ покойномъ состояніи онъ способствуетъ фиксированію хитинового скелета запирающаго аппарата въ опредѣленномъ положеніи, при сокращеніи же онъ суживаетъ трахейное отверстіе.

Всѣ эти составныя части запирающаго аппарата могутъ сильно варьировать у различныхъ насѣкомыхъ, какъ въ отношеніи формы и величины, такъ и въ отношеніи способа дѣйствія. У *Sirex*, напр., запирающіе рычаги являются клапанами, закрывающими отверстіе стигмъ, у *Pulex* запирающій аппаратъ имѣетъ видъ пинцета, у личинокъ *Diptera*, наконецъ, весь аппаратъ состоитъ изъ хитинового кольца съ расположеннымъ на немъ мускульнымъ кольцомъ.

Запирающіе мускулы снабжаются специальными нервными вѣтвями, выходящими изъ особаго, близъ стигмы лежащаго ганглія, какъ это впервые показалъ *Landois* на гусеницахъ *Cossus*.

Значеніе этого аппарата для акта дыханія будетъ разобрано дальше, а теперь перейдемъ къ другимъ частямъ дыхательной системы насѣкомыхъ—къ трахеямъ.

Трахеи, по *Bütschli*, представляютъ сегментально расположенныя впячиванія эктодерма со всѣми его атрибутами: гиподермисъ наружныхъ покрововъ въ трахеяхъ образуетъ «перитонеальную мембрану» или «ectotrachea», хитинъ наружныхъ покрововъ—«хитиновую интиму», «endotrachea», съ хитиновыми выростами, утолщеніями—спиральной нитью (*Chun, Minot*)—«taenidia».

У предковъ *Tracheata-Peripatidae* впервые находятъ трахеи, въ видѣ очень тонкихъ, простыхъ, неразвѣтвленныхъ хити-

новыхъ трубочекъ, начинающихся цѣлыми пучками отъ одной общей стигмы. Въ каждомъ сегментѣ находится множество такихъ трахейныхъ пучковъ. *Kennel* и *Gegenbaur* производятъ трахеи отъ дермальныхъ железъ *Annelidae* (у тропическихъ пиявокъ Америки имѣются, напр., длинная частью хитинизированныя железы). Другіе авторы производятъ ихъ отъ гидростатическихъ аппаратовъ и т. п.

Громадное значеніе для дыханія насѣкомыхъ имѣютъ хитиновые выросты, спиральныя пружинки—«тенидіи». Какъ показали изслѣдованія *Minot*, *Packard*'а и др., въ противоположность прежнему мнѣнію, онѣ не представляютъ одной спиральной нити, идущей отъ одного конца трахеи до другого, но состоятъ изъ нѣсколькихъ, параллельно идущихъ и оканчивающихся послѣ немногихъ оборотовъ (*Minot*) участковъ. *Packard* показалъ, что каждая новая трахейная вѣтвь имѣетъ свои пружинки и онѣ у мѣста отхожденія трахейныхъ вѣтвей обыкновенно очень коротки. Такъ, у *Dytiscus marginalis* въ трахеяхъ наблюдаются короткія спиральныя пружинки, клинообразныя, расщепленныя уже на протяженіи полуоборота окружности трахеи и другія болѣе длинныя, дѣлающія отъ одного до пяти оборотовъ.

Форма пружинокъ въ поперечномъ сѣченіи очень разнообразна. Такъ, у *Lepidoptera* (*Packard*), онѣ болѣе плоскія, слегка вогнуто-выпуклыя (вогнутость направляется внутрь трахеи). У *Hydrophilus* онѣ цилиндрическія, толстыя (*Minot*), у *Stratiomys* и *Eristalis*—круглыя (*Chun*), у *Aeschna*—четыреугольныя у *Zaitha fluminea* (*Hemiptera*) пружинки представляютъ полныя расщепленныя трубочки—складки интимы съ выпуклостью внутрь трахей (*Stokes*).

Встрѣчаются тенидіи не во всѣхъ отдѣлахъ трахейной системы и не у всѣхъ *Insecta*. Ихъ совершенно нѣтъ, напр., въ тонкихъ развѣтвленіяхъ трахей (трахейныхъ капиллярахъ). Нѣтъ ихъ, затѣмъ, въ нѣкоторыхъ трахеяхъ глаза у мухи (*Hickson*). Воздушные мѣшки также совершенно лишены тенидій. По *Miall* и *Denny* совершенно нѣтъ ихъ въ стѣнкахъ трахей у *Periplaneta orientalis*.

Что касается формы и расположенія трахей, то *Marcel de Serres* (1819 г.) различалъ три группы ихъ:

1) Артеріальныя трахеи, которыя отходятъ непосредственно отъ каждой стигмы однимъ короткимъ стволомъ и затѣмъ разбиваются на множество вторичныхъ вѣтвей, заходящихъ во всѣ органы. Эти трахеи имѣютъ главнымъ образомъ поперечное протяженіе.

2) Трубнообразныя трахеи—подъ ними *Marcel de Serres* подразумѣвалъ такіе трахейныя стволы, которые идутъ не прерываясь отъ одного конца тѣла животнаго до другого и при этомъ или совсѣмъ не даютъ вѣтвей, или даютъ вѣтви очень небольшія и не многочисленныя. Идутъ онѣ исключительно въ продольномъ направленіи.

3) Третью группу образуютъ мѣшкообразныя трахеи, которыя представляютъ или мѣстныя расширенія трубчатыхъ трахей или же расширенія концовъ короткихъ боковыхъ вѣтокъ.

Первыя обыкновенно крупны и лежатъ въ полости абдомена ввидѣ болѣе или менѣе вытянутыхъ вдоль и, имѣющихъ обычно форму абдомена, мѣшковъ, отъ которыхъ отходятъ многочисленныя боковыя вѣточки. Встрѣчаются онѣ у *Neuroptera*, *Diptera*, *Libellulidae* и въ нѣсколько измѣненной формѣ у *Gryllidae*.

Вторая форма мѣшкообразныхъ трахей встрѣчается у *Coleoptera* (*Lamelicornia*), у ночныхъ бабочекъ (особенно у самцовъ). Здѣсь каждая мелкая артеріальная вѣточка расширяется передъ своимъ наиболѣе тонкимъ вѣтвленіемъ въ грушевидный или овальный прозрачный пузырекъ. Число такихъ пузырьковъ можетъ быть очень большимъ, тогда какъ воздушныхъ мѣшковъ обыкновенно два. Между этими тремя группами существуетъ цѣлый рядъ переходовъ.

Что касается болѣе мелкаго, болѣе детальнаго распредѣленія трахей, то оно зависитъ прежде всего отъ формы органа и его размѣровъ (*Lubbock* и *Minot*). Вокругъ крупныхъ полыхъ органовъ (кишечный каналъ, половыя железы) трахеи вѣтвятся во всѣхъ направленіяхъ, отдавая вѣтви подъ большимъ угломъ. Въ органахъ съ мышечными стѣнками, какъ яйцеводъ, трахеи идутъ перпендикулярно при растянутыхъ стѣнкахъ органа, а при сокращенныхъ, укороченныхъ стѣнкахъ идутъ извилисто (*Minot*). Въ мышцахъ трахеи протягиваются вдоль. Обыкновенно короткій толстый стволъ трахеи, подходя къ мышечному пучку, быстро дѣлится, разбиваясь на большое число тонкихъ трубочекъ, проникающихъ между мышечными волокнами; подъ конецъ онѣ переходятъ въ тончайшія трубочки, образующія какъ бы сѣть «*rete mirabile*», но на самомъ дѣлѣ это цѣлая система переплетающихся волоконъ.

Въ Мальпигіевыхъ сосудахъ толстая трахея обвивается вокругъ трубочекъ длинною спиралью, отдавая короткія, мелкія вѣточки на поверхность сосудистыхъ трубочекъ. По *Minot* каждая трубочка имѣетъ свою трахею.

Относительно трахейной системы формъ взрослыхъ и еще не вполне развившихся извѣстно, что у Orthoptera и у личинокъ и у куколокъ трахеи, по расположенію трахей во многомъ отличается отъ таковаго же у imago. Именно: личиночное расположение болѣе просто, примитивно (Lubbock). У насѣкомыхъ, у которыхъ существуетъ нѣсколько, идущихъ другъ за другомъ, личиночныхъ формъ, можно видѣть, какъ это первоначально очень простое расположение все болѣе и болѣе усложняется по мѣрѣ повышенія ступени развитія, какъ это видно изъ наблюдений Karel'я Sulc'a (1911 г.) надъ цикадами *Philaenus lineatus*.

Толщина трахей у различныхъ насѣкомыхъ и въ различныхъ отдѣлахъ, какъ само собою понятно, очень различна. Такъ, напр., толщина продольныхъ стволовъ у молодыхъ личинокъ *Corethra plumicornus* по Weismann'у (1864 г.) около 0.0017 mm., у шелковичнаго червя въ шелковичныхъ железахъ von Wistinghausen (1890 г.) нашель для тончайшихъ развѣтвленій трахей величину эту, равной 0.0016 mm.

Относительно хода болѣе крупныхъ трахейныхъ стволовъ, покамѣстъ извѣстно сравнительно мало. Точно такъ же не существуетъ и опредѣленной номенклатуры отдѣльныхъ трахей, что, конечно, въ значительной степени обусловливается необычайнымъ разнообразіемъ въ распредѣленіи и вѣтвленіи трахей. Kolbe, напр., нашель, что каждая изъ главныхъ трахей отдаетъ каждому сегменту 3 вѣтви:

- 1) Верхнюю или спинную, снабжающую мышцы спинной стороны.
- 2) Среднюю, висцеральную, части которой проходятъ въ кишечный каналъ и къ органамъ воспроизведенія, и
- 3) Нижнюю или брюшную, вѣтви которой распредѣляются въ гангліяхъ и мышцахъ брюшной, вентральной области.

Болѣе подробно изучилъ этотъ вопросъ Sulc (1911 г.) у *Philaenus lineatus*, у которой существуетъ 10 паръ стигмъ по одной на meso- и meta-torax'ѣ и 8 на абдоменѣ. Отъ первой стигмы по Sulc'у идутъ слѣдующія вѣтви:

- 1) trachea pleuralis, маленькая слабо вѣтвящаяся трахея, идущая впередъ, параллельно краю mesotorax'a.
- 2) tr. cephalica externa, болѣе длинная, тонкая идетъ тоже впередъ и даетъ вѣтвь къ глазу.
- 3) tr. cephalica interna dorsalis, самая сильная вѣтвь всего тѣла, отъ которой отходятъ вѣтви къ мозгу, къ антеннамъ, лбу, глазамъ и мускуламъ головы.

4) tr. cephalica interna ventralis, идущая косо вперед и дающая вѣточки къ мандибуламъ, максилламъ, губамъ и слюннымъ железамъ. Наконецъ поперекъ идутъ:

5) tr. anastomostica transversa ventralis stigmalis I anterior, отъ которой идутъ вѣтви къ первой парѣ ногъ и

6) tr. anastomostica transversa ventralis stigmalis I posterior.

Отъ остальныхъ стигмъ идутъ въ общемъ такія же трахеи за исключеніемъ, конечно, трахей глазныхъ и спеціально головныхъ.

Трахейная система, разсмотрѣніе которой было сдѣлано выше, касается главнымъ образомъ животныхъ наземныхъ, но такой же характеръ она имѣетъ и у насѣкомыхъ водныхъ, съ той только разницей, что у послѣднихъ, соответственно ихъ образу жизни, развиваются особые образованія. Такъ, у личинокъ Ephemerae существуютъ, такъ-назв. трахейныя жаберы, которыя представляютъ выросты внѣшнихъ покрововъ—жаберныя пластинки съ развѣтвленными въ нихъ трахеями. У личинокъ Libellulidae и др. развиваются особые, продольные выросты прямой кишки—ректальныя жаберы и т. д.

Заканчивая теперь описаніе трахейной системы, необходимо для полноты картины, а также и для пониманія внутренняго обмѣна газовъ, коснуться чрезвычайно интереснаго, но вмѣстѣ съ тѣмъ и очень мало разработаннаго вопроса объ окончаніяхъ трахей.

До сихъ поръ еще не выяснено, оканчиваются ли конечныя трахеи слѣпо, или открыто, анастомозируютъ ли онѣ между собой или нѣтъ, проникаютъ ли въ самыя клѣтки, или только между ними.

Burmeister и старые авторы думали, что трахеи, все болѣе и болѣе истончаясь, сбиваются органы животнаго и подобно кровеноснымъ капиллярамъ анастомозируютъ между собой.

Platner (1844 г.) напротивъ утверждаетъ (на шелковичномъ червѣ), что трахеи всегда оканчиваются слѣпо.

Leuckart (1847 г.) вовсе отказался дать тотъ или другой отвѣтъ, несмотря на большое количество опытовъ въ этомъ направленіи.

Leydig (съ 1851—1885 гг.) первоначально думалъ, что окончаніе трахей происходитъ по типу кровеносныхъ сосудовъ позвоночныхъ, при чемъ трахейныя окончанія образуютъ сѣть (у *Eristalis tenax*). Въ болѣе же позднихъ работахъ, онъ пришелъ къ выводу, что концы трахей проникаютъ въ самыя клѣтки, въ

ихъ гіалоплазму (у *Corethra plum*). Такого же мнѣнія былъ и *Kupffer* (1873 г.), который нашелъ, что вѣтви трахей уже лишенныя спирали, пробиваютъ tunica propria железистыхъ клѣтокъ, входятъ въ самыя клѣтки и заканчиваются вблизи ядра. *Kölliker* (1888 г.) пришелъ къ иному выводу; онъ нашелъ, что въ свѣтящихся органахъ насѣкомыхъ концевыя трахеи идутъ между клѣтками, гдѣ вѣтвятся и анастомозируютъ между собой, что категорически отрицалъ *M. Schultze* (1865 г.). Онъ говоритъ, что трахеи воздухоносны только пока имѣютъ спираль. Когда же онѣ теряютъ спиральныя утолщенія, то перестаютъ быть полыми и быстро утолщаясь переходятъ въ звѣздообразныя тѣльца, которыя *M. Schultze* назвалъ «Tracheenendzellen», считая ихъ настоящими звѣздообразными клѣтками. Къ этому мнѣнію примыкаетъ и *Holmgren*. Этотъ взглядъ долгое время считавшійся правильнымъ былъ опровергнутъ *Wielowiejski* (1882 г.), который показалъ, что эти «трахейныя концевыя клѣтки» вовсе не клѣтки, а пленкообразно распростертая перитонеальная мембрана трахей. Самыя же трахеи передъ окончаніемъ разбиваются кистеобразно на большое число очень тонкихъ, лишенныхъ спирали вѣточекъ (капилляровъ), которыя очень рѣдко оканчиваются слѣпо, б. ч. же анастомозируютъ другъ съ другомъ, образуя родъ неправильной сѣти и въ клѣтки ни въ какомъ случаѣ не заходятъ. *Emery* (1884 г.) согласно съ *Kölliker*'омъ нашелъ, что концы трахей оканчиваются свободно и въ клѣтки не заходятъ, что подтвердилъ и *R. у Cajal* (1890 г.) изучившій окончанія трахей въ мускулахъ насѣкомыхъ, пользуясь окраской по методу Golgi.

Heinemann (1872 и 1886 гг.) въ свѣтящихся органахъ американскихъ *Cusujos*. нашелъ, что паренхимныя клѣтки этихъ органовъ пронизываются трахейными капиллярами и на нихъ (на капиллярахъ) «wie Perlen auf Schnur aufgereiht». *Lubbock* (1860 г.), изслѣдовавъ распространеніе трахей у очень многихъ насѣкомыхъ, подобно *Leuckart*'у совсѣмъ не могъ найти окончаній трахей.

Lidth de Jeude и *Gilson* (1893 г.) утверждаютъ, что трахейныя вѣточки проникаютъ глубоко въ эпителиальныя клѣтки (*Gilson* въ шелковичныхъ железахъ личинокъ *Trichoptera*).

Von Wistinghausen (1890 г.) въ паутинныхъ железахъ гусеницъ нашелъ правильно образованная сѣти между терминальными вѣточками двухъ или нѣсколькихъ трахеальныхъ группъ. Сѣть такая (трахейная капиллярная сѣть) состоитъ изъ мелкихъ

трубочекъ и лежитъ подъ мембрана propria между ней и слюнными клѣтками, но въ протоплазму клѣтокъ не заходитъ, отдѣляясь отъ нея тонкой оболочкой.

Такое разнообразіе и даже противорѣчивость во взглядахъ на характеръ окончаній трахей, имѣетъ главнымъ образомъ двѣ причины: съ одной стороны, несовершенство методовъ, а съ другой—то, что различные авторы изслѣдовали окончаніе трахей у различныхъ насѣкомыхъ и въ различныхъ органахъ. И можетъ быть всѣ авторы правы, и въ характерѣ окончаній трахей разнообразія не существуетъ. Правдоподобность этого мнѣнія отчасти подтверждается тѣмъ, что такой наблюдатель какъ *Leydig*, изслѣдуя сначала трахейныя окончанія у *Eristalis tenax*, а потомъ у *Corethra plumicornis*, пришелъ къ противоположнымъ взглядамъ.

Во всякомъ случаѣ родъ окончанія трахей — вопросъ открытый.

В. Внѣшнее строеніе тѣла насѣкомыхъ и дыхательная мускулатура.

Послѣ вышеданнаго описанія дыхательной системы, перейдемъ къ разсмотрѣнію условій, способствующихъ обмѣну газовъ у насѣкомыхъ. Какъ уже говорилось, насѣкомыя, для того чтобы ихъ жизненные процессы совершались непрерывно и нормально, должны постоянно возобновлять воздухъ, заключающійся въ ихъ дыхательныхъ путяхъ. Путемъ простой диффузіи этотъ обмѣнъ, это обновленіе можетъ протекать только съ чрезвычайной медленностью, подчиняясь закону *Graham*'а и для насѣкомыхъ, жизненные процессы которыхъ совершаются чрезвычайно энергично, эта диффузія, очевидно, существенной роли имѣть не можетъ (особенно, если принять во вниманіе характеръ ихъ дыхательныхъ путей).

Поэтому должны существовать особаго рода условія, которыя облегчали-бы это передвиженіе воздуха по трахеямъ. Такого рода условіями явились бы самостоятельныя движенія трахей, ихъ попеременное расширеніе и сжатіе, какъ это и предполагалъ *Comparetti* (1800 г.) и старые энтомологи. Но затѣмъ было доказано, что сами трахеи къ какимъ бы то ни было движеніямъ не способны въ силу своего строенія, именно: стѣнки ихъ лишены всякой мускулатуры и въ движенія онѣ могутъ вовлекаться только пассивно, движеніями другихъ частей организма

и, главнымъ образомъ, спеціальными дыхательными движеніями, реализующимися благодаря особенностямъ строенія тѣла насѣкомыхъ и спеціальной дыхательной мускулатуры.

Уже *Rengger* (1817 г.) на гусеницахъ, погруженныхъ подъ воду, а *Roesel* на *Aeschna grandis* и *Libellula* наблюдали, что у этихъ животныхъ брюшко попеременно вздувается и сжимается и высказали мнѣніе, что эти движенія имѣютъ отношеніе къ дыханію. Тоже наблюдалъ *Carus* (1818 г.) на *Locusta verrucivora*, довольно удачно сравнилъ эти движенія съ движеніями реберъ у позвоночныхъ. Дальнѣйшія изслѣдованія показали, что эти движенія у различныхъ насѣкомыхъ очень различны, смотря по характеру стѣнокъ тѣла, какъ это болѣе подробно впервые выяснилъ *Rathke* (1860 г.), являясь возможными, во-первыхъ, потому, что эпидермисъ абдомена не представляетъ собой сплошного покрова одинаковой толщины, а дифференцируется на болѣе толстыя и твердыя кольца и находящіеся между ними утонченные и нѣжные участки, и, во-вторыхъ потому, что на внутренней поверхности *Cutis* прикрѣпляются особые мускулы.

Тѣло *Insecta*, какъ и всѣхъ *Arthropoda*, членисто, что сдѣлалось у нихъ необходимымъ въ виду развитія твердаго хитинового панцыря, который дѣлалъ бы немислимымъ всякое движеніе животнаго, если бы не разбивался на отдѣльные участки—сегменты, которые, собственно, только и одѣты хитиновымъ покровомъ, тогда какъ границы между ними превращены въ тонкую, нѣжную кожу, которая спрятана внутрь, благодаря тому, что начало каждаго сегмента задвинуто подъ задній край передняго. Въ тѣлѣ насѣкомыхъ различаютъ три отдѣла: 1) голову, 2) грудь (состоящую изъ трехъ сегментовъ—*pro-*, *meso-* и *meta-*torax) и 3) абдомень, состоящій изъ различнаго у различныхъ представителей числа сегментовъ: отъ 11 у *Orthoptera* до 5 у нѣкоторыхъ *Muscidae*.

Сегменты эти одѣты спинною и брюшною хитиновыми пластинками—тергитомъ и стернитомъ, соединенными между собою мягкими боковыми пластинками (*pleurae*).

Благодаря такому сочлененію хитиновыя пластинки очень подвижны и абдомень въ высокой степени растяжимъ.

Уже изъ этого краткаго описанія видно, что главную роль въ дыхательныхъ движеніяхъ можетъ играть только абдомень, такъ-что *Graber* (1877 г.) съ полнымъ правомъ могъ сказать, что насѣкомыя «ont la poitrine placée a la partie posterieure du corps», хотя какъ дальше будетъ видно, и грудь во многихъ случаяхъ

не остается безучастной къ дыхательнымъ движеніямъ. Что касается относительной величины и формы составныхъ частей каждаго абдоминальнаго кольца, то онѣ являются очень различными, какъ это видно изъ рис. 3-го, заимствованнаго у *Plateau* и представляющаго поперечныя сѣченія абдомена у различныхъ животныхъ.

Теперь, прежде чѣмъ перейти къ разсмотрѣнію дыхательной мускулатуры необходимо сказать нѣсколько словъ о характерѣ дыханія.

Дыхательный актъ состоитъ изъ двухъ фазъ:

- 1) выдыханіе, экспирація.
- 2) вдыханіе, инспирація.

Первое сопровождается уменьшеніемъ внутренней полости, каковое возможно теоретически въ трехъ діаметрахъ: а) вертикальномъ, б) продольномъ и с) поперечномъ и влечетъ за собой изгнаніе воздуха изъ трахей наружу. При второй фазѣ, наоборотъ, внутренняя полость тѣла увеличивается, давленіе въ дыхательныхъ путяхъ падаетъ и воздухъ извнѣ устремляется въ трахеи.

На основаніи этого можно было бы ожидать и наличность двоякаго рода мускулатуры: 1) экспираторной и 2) инспираторной. Но на самомъ дѣлѣ для насѣкомыхъ необходима и у громаднаго большинства и существуетъ только экспираторная мускулатура, такъ какъ упругость колець хитиновыхъ и трахей дѣлаетъ излишними мускулы инспираторные.

Именно расширеніе трахей при инспираціи возможно благодаря присутствію спиральныхъ пружинокъ, которыя обуславливаютъ неспадаемость трахей. *Mac-Leod* (1880 г.) говоритъ, что эти пружинки (*taenidia*) осуществляютъ механическій принципъ «наибольшаго сопротивленія» въ живыхъ объектахъ. *Rathke* (1860 г.) наблюдалъ, что даже у мертвыхъ насѣкомыхъ трахеи, будучи чѣмъ-либо сдавлены, послѣ удаленія этого давленія тотчасъ же расширяются.

Что касается воздушныхъ мѣшковъ лишенныхъ пружинокъ, то они расширяются, по всей вѣроятности, благодаря разницѣ давленій атмосфернаго и внутри-брюшнаго воздуха. Хитиновыя же кольца, какъ это само собой понятно, въ силу своей эластичности, тотчасъ же принимаютъ первоначальную форму на основаніи законовъ упругости, какъ только прекратится дѣйствіе выдыхательныхъ мускуловъ.

Мускулатура дыхательная была изучена цѣлымъ рядомъ ученыхъ, какъ-то: *Straus-Durckheim*'омъ, *Treviranus*'омъ, *Newport*'омъ, *Liebe*, *Grabner*'омъ и другими, но наиболѣе цѣнные результаты, какъ въ смыслѣ точности, такъ и въ смыслѣ большаго объема изслѣдованій, принадлежать *Rathke* (1860 г.) и *Plateau* (1884 г.).

И тотъ и другой экспериментировали надъ представителями различныхъ порядковъ насѣкомыхъ и пришли къ одинаковымъ выводамъ. На основаніи ихъ наблюденій всѣхъ насѣкомыхъ можно раздѣлить на двѣ неравныя группы: одни насѣкомыя, которыхъ громадное большинство, владѣютъ только экспираторной мускулатурой, другія, которыхъ сравнительно немного, имѣютъ и экспираторныя и инспираторныя мышцы. Обѣ эти группы дыхательныхъ мускуловъ представляютъ большія различія, какъ по своей формѣ, такъ и по расположенію, представляя всѣ переходы отъ наиболѣе простаго къ очень сложному.

Уменьшеніе внутренней полости живота можетъ происходить или благодаря сближенію полуколець стернальныхъ и тергальныхъ въ вертикальномъ діаметрѣ, или-же, благодаря вхожденію колець другъ въ друга, въ продольномъ діаметрѣ, или, наконецъ, благодаря и тому и другому. Соотвѣтственно этому у насѣкомыхъ находятъ и два рода мышцъ: 1) продольныя, раздѣляющіяся на тергальныя (идуція отъ одного тергита къ другому—А) и стернальныя (идуція отъ стернита къ стерниту—а); 2) вертикальныя, идущія отъ тергита къ стерниту— α , какъ это видно на рисункѣ второмъ, гдѣ А—мускулы продольные дорзальные, а—продольные стернальные, D, d, Е—мускулы косые, 1 и 2—инспираторныя мышцы;

α и β —экспираторы вертикальные; 3—инспираторы вертикальные.

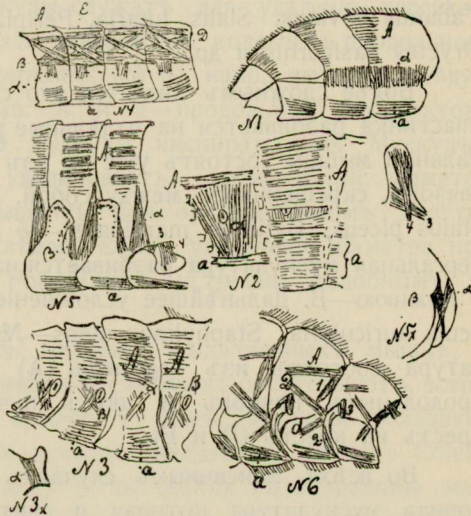


Рис. 2. Мускулатура по Plateau.

- № 1—лѣвая половина абдомена *Erystalis tenax*;
 № 2—правая половина (3 и 4 сегменты) *Pygaera bucephala*;
 № 3—лѣвая половина *Dytiscus marginalis* ♂
 № 4—лѣвая половина—*Staphylinus olens*;
 № 5—правая половина—*Stethophyma grossum* и
 № 6—правая половина *Bombus terrestris*. ♀.

Вертикальные экспираторы при дыханіи играютъ наибольшую роль, такъ какъ при нормальныхъ условіяхъ большинство насѣкомыхъ измѣняетъ діаметръ абдомена въ вертикальномъ направленіи, между тѣмъ, какъ продольные мускулы обуславливаютъ главнымъ образомъ обычныя движенія брюшка и только при раздраженіи насѣкомаго въ дыхательныхъ движеніяхъ начинаютъ принимать участіе и они.

Располагаются вертикальные мускулы по краямъ сегмента недалеко отъ стигмъ, какъ это видно на рис. 2-мъ № 3х и № 5х. Продольные же мускулы идутъ на протяженіи всего полукольца тергального или стернального и имѣютъ видъ пластинки («парре» Plateau) въ простѣйшемъ случаѣ. Такое строеніе имѣетъ мѣсто, напр., у *Diptera* (*Calliphora vomitoria*, *Eristalis tenax* № 1), у *Lepidoptera* (*Pygaera bucephala* № 2), далѣе у *Smerinthus tiliae*, *Tabanus bovinus*, *Sialis lutaria*, *Periplaneta*, *Melolontha vulgaris*, *Oryctes nasicornis* и др.

Болѣе сложнымъ является это строеніе, когда продольная пластинка разбивается на отдѣльные участки, при чемъ и вертикальныя мышцы состоятъ уже не изъ одной, а, напр., изъ двухъ связокъ, скрещенныхъ между собой. Это наблюдается у *Hydrophilus piceus*, *Dytiscus marginalis*—№ 3α и β, гдѣ продольная тергальная мускулатура разбивается на двѣ группы: верхнюю—А и нижнюю—В. Дальнѣйшее усложненіе мы имѣемъ, напр., у *Forficula auricularia*, *Staphylinus olens*—№ 4, гдѣ тергальная мускулатура состоитъ изъ верхнихъ (А) и нижнихъ (В) прямыхъ продольныхъ пучковъ и двухъ пучковъ косыхъ, идущихъ крестъ на крестъ (D и E).

Во всѣхъ описанныхъ случаяхъ имѣется только экспираторная мускулатура, которая и считалась долгое время единственной для насѣкомыхъ, но затѣмъ *Rathke* (1860 г.) нашелъ инспираторные мускулы у *Hymenoptera*, *Graber* (1877 г.) у *Acrididae*, а *Plateau* (1884 г.) у *Phryganidae*.

Вполнѣ возможно, что они будутъ найдены и у другихъ насѣкомыхъ.

Инспираторные мускулы имѣютъ обыкновенно вертикальное направленіе и ихъ присутствіе сильно усложняетъ абдоминальную мускулатуру, напр., у *Acrididae* (*Stethophyma grossum* № 5) мускулы продольные тергитовъ и стернитовъ (А и а) очень просты. Мускуловъ экспираторныхъ вертикальныхъ два: α —главный и β —прибавочный и тутъ же находятся и два инспиратора: 4—главный, представляющій собой антогониста главному экспиратору и 3—прибавочный. Главный инспираторъ однимъ своимъ концомъ прикрѣпляется къ тергиту въ мѣстѣ его перехода въ плевры, другимъ же къ верхнему концу стернита. При его сокращеніи, какъ это видно изъ № 5х, полукольца должны разойтись и увеличить этимъ полость брюшка, т. е., другими словами, должна произойти инспирація. Дѣйствіе добавочнаго инспиратора сомнительно (*Plateau*) благодаря его наклонному положенію.

Болѣе сложно строеніе этихъ мускуловъ у *Hymenoptera-Aculeata*, у которыхъ экспирація всегда сопровождается укороченіемъ брюшка, такъ-что здѣсь въ этомъ актѣ играютъ роль продольныя мышцы, тогда какъ вертикальные экспираторы у нихъ отсутствуютъ. Инспираторная же мускулатура у *Aculeata* двоякаго рода: одни мускулы служатъ для удаленія тергитовъ отъ стернитовъ, другіе—для раздвиженія колецъ въ продольномъ направленіи. У *Bombus terrestris* (№ 6), напр., имѣются слѣдующіе мускулы дыхательные: А и а—продольные экспираторы, D и d—косые, 1, 2 и 3 мускулы инспираторные. Мускуль 3 раздвигаетъ кольца и увеличиваетъ вертикальный діаметръ. Мускулы же 1 и 2 вызываютъ при одновременномъ дѣйствіи отступаніе сомитовъ и, слѣдовательно, увеличеніе діаметра продольнаго. Инспираторы *Phryganidae* устроены подобнымъ же образомъ.

Что касается теперь грудныхъ дыхательныхъ мышцъ, то онѣ у громаднаго большинства насѣкомыхъ отсутствуютъ, встрѣчаясь болѣею частью только у тѣхъ, которыя обладаютъ грудными стигмами. Такіе мускулы найдены у многихъ *Coleoptera* (*Hydrophilus*, *Melolontha*) и по своему расположенію мало чѣмъ отличаются отъ соотвѣтственныхъ мускуловъ абдомена. У многихъ летающихъ насѣкомыхъ дыхательную функцію берутъ на себя мускулы, приводящіе въ движеніе крылья, какъ это впервые указалъ *Treviranus* (1831 г.).

У пчелы, напр., подъ верхней стѣнкой грудной полости находится двѣ пары мышцъ: 1, средняя пара и 2, крайняя—

наружная. Оба мускула первой пары простираются сверху и спереди, назадъ и внизъ, и лежатъ параллельными волокнами близко другъ около друга въ срединѣ грудной полости. Вторая пара подымается косо снизу и спереди, назадъ и вверхъ, и лежитъ въ промежуткѣ между средней мускульной парой и боковой стѣнкой грудной полости.

Черезъ одновременное сокращеніе обѣихъ паръ грудная полость суживается сзади на передъ и сверху внизъ,—слѣдствіемъ чего является выдыханіе и въ то же время поднятіе крыльевъ.

Разслабленіе же этой мускулатуры, конечно, вызываетъ расширеніе грудной полости и выдыханіе, а крылья опускаются. При полетѣ происходитъ постоянная смѣна опусканія и поднятія крыльевъ, а слѣдовательно, и попеременныя вдыханіе и выдыханіе. Само собой разумѣется, что при прекращеніи полета прекращается и грудное дыханіе.

Все раньше сказанное о дыхательной мускулатурѣ относится къ формамъ взрослымъ (imago), но въ общемъ сохраняетъ силу и для личинокъ, съ той только разницей, что специальная дыхательная мускулатура здѣсь, повидимому, встрѣчается рѣже и не столь необходима, какъ для imago.

Согласно *Rathke* специальной мускулатурой владѣютъ лишь немногія личинки. Такъ, напр., у личинокъ *Melolontha vulgaris* находятся вертикальные экспираторы. Въ громадномъ же большинствѣ случаевъ дыхательныя движенія личинокъ обусловливаются общими движеніями всего тѣла, которое у нихъ отличается необычайной подвижностью во всевозможныхъ направленіяхъ. При этомъ, однако, наибольшимъ значеніемъ для дыханія обладаютъ движенія продольныя, происходящія при передвиженіи животного, когда оно попеременно то укорачиваетъ свое тѣло, то удлиняетъ его, благодаря дѣйствію продольной мускулатуры—тергальной и стеральной, уже описанной для imago. Дальнѣйшія изслѣдованія, однако, показываютъ, что специальная дыхательная мускулатура у личинокъ встрѣчается чаще, чѣмъ это думалъ *Rathke*, какъ это видно изъ работъ *Matula* (1911 г.) и особенно *B. Dürken'a* (1907 г.). *Dürken* очень подробно описалъ мускулатуру у личинокъ *Ephemeridae* и находитъ у нихъ слѣдующіе роды мускуловъ: 1) дорзовентральные, связывающіе стерниты съ тергитами; 2) плевральные—прикрѣпляющіеся однимъ концомъ къ плевральнымъ скелетнымъ участкамъ, а другимъ или къ стерниту, или къ тергиту, и 3) продольные,—идушіе

вдоль живота, при чемъ какъ вентрально, такъ и дорзально. Изъ этихъ трехъ группъ, только первая является чисто дыхательной мускулатурой—экспираторной. Остальныя двѣ группы суть мускулы локомоторныя, лишь косвенно способствующія дыханію.

Очень сложную мускулатуру нашелъ *Matula* у личинки *Aeschna*. У нея имѣются слѣдующія мышцы: 1) вентральныя, продольныя внутреннія, 2) вентральныя, продольныя наружныя, 3) прямая продольная дорзальная и 4) косая дорзальная. Всѣ эти мускулы суть локомоторныя. Далѣе идутъ специально дыхательныя: 5) прямые боковыя (дорзовентральныя)—вертикальныя экспираторы, 6) боковыя косые экспираторы (и тѣ и другіе сходны по формѣ и мѣсту прикрѣпленія съ таковыми же у *Ephemera* и, наконецъ, 7) трансверсальный мускулъ, идущій поперекъ тѣла надъ кишкой и прикрѣпляющійся къ противоположнымъ концамъ одного и того же тергита,—это мускулъ инспираторный, у другихъ личинокъ, повидимому, не встрѣчающійся.

Литература къ первой главѣ.

- 1669 г. *Malpighi*. Dissertatio epistolica de Bombice. Цит. по *Treviranus*'y.
 1747—1748 » *Reaumur*. Memoires pour servir à l'histoire des insectes. Amsterdam. Цит. по *Treviranus*'y.
 1752 » *Swammerdam*. Biblia naturae. Цит. по *Treviranus*'y.
 1817 » *Rengger*. Physiologische Untersuchungen über die tierische Haushaltung der Insecten. Цит. по *Burmeister*'y и *Treviranus*'y.
 1818 » *Carus*. Lehrbuch der Zootomie. Цит. по *Newpotr*'y.
 1819 » *Marcel de Serres*. Memoires du Mus. d'hist. natur. t. 4. Цит. по *Burmeister*'y.
 1828 » *Hercule StrausDürkheim*. Considerations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés, auxquelles on a joint l'anatomie des criptives du *Melolontha vulgaris* (hanneton), comme exemple de l'organisation des *Coleopteres*. Paris. Цит. по *Burmeister*'y.
 1832—1835 » *Burmeister*. Handbuch der Entomologie. Berlin Bd. I.
 1833 » *Kirby und Spence*. Einleitung in die Entomologie, oder Elemente der Naturgeschichte der Insecten. Цит. по *Treviranus*'y.
 1860 » *Lubbock*. Distribution of tracheae in insects. Transactions of the Linnean Society. V. 23. Цит. по *Packard*'y.
 1860 » *Rathke*. Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Atmungsprozess der Insecten. Schriften der kgl. physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg. Jahrg. I.

- 1862—1863 г. *Hagen*. Bibliotheca entomologica Bd. I и II. Сводка литературы о насекомых до 1862 г.
- 1864 » *Weismann*. Über die Entwicklung der Dipteren. Zeitschr. f. wissensch. Zool.
- 1867 » *Landois* und *Thelen*. Der Tracheenverschluss bei den Insecten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 17.
- 1875 » *Chun*. Über den Bau, die Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen bei den Insecten. Цит. по Packard'y и Wistinghausen'y.
- 1877 » *Palmén*. Zur Morphologie des Tracheensystems.
- 1880 » *Mac-Leod*. La structure des trachées et la circulation peritrachéene. Bruxelles. Цит. по Packard'y.
- 1882 » *Wielowiejski*. Studien über die Lampyriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bb. 37.
- 1881 » *Krancher*. O. Der Bau der Stigmen bei den Insecten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35.
- 1884 » *Plateau*. Recherches experimentales sur les mouvements respiratoires des Insectes. Memoir. Acad. Belg. t. 45.
- 1890 » *Wistinghausen*. Über Tracheenendigungen in den Sericarien der Raupen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 49.
- 1890 » *Dewitz*. Einige Betrachtungen betreffend das geschlossene tracheensystem der lusectenlarven. Zool. Anzeig. Jahrg. 13.
- 1890 » *R. y Cajal*. Coloration par la méthode de Golgi des terminaisons des trachées et des nerfs dans les muscles des ailes des insectes. Zeitschr. f. wiss. Microsc. Bd. VII. Hf. 3.
- 1891 » *Dewitz*. Haben die Jugendstadien der Libellen und Ephemeriden ein geschlossenes Tracheensystem oder nicht? Leopoldina Hf. 26.
- 1891 » *Miall*. Some difficulties in the life of aquatic insects. Nature 44. London. Цит. по Packard'y.
- 1893 » *Stokes*. The structure of insects tracheae. Science. Цит. по Packard'y.
- 1895 » *Miall*. Natural History of aquatic insects. Цит. по Packard'y.
- 1903 » *Al. Packard*. A text-book of entomology. Newjork.
- 1907 » *Dürken*. B. Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden. unter Berücksichtigung der Morphologie des Insectenflügels. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 87.
- 1911 » *Sulc. K.* Über Respiration, Tracheensystem und Schaumproduction der Schaumcicadenlarven (Aphrophorinae-Homoptera). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 99.

ГЛАВА II.

Дыхательныя движенія.

А. Историческій очеркъ.

Первыя указанія на дыхательныя движенія насѣкомыхъ относятся, повидимому, къ 1645 году, когда *Severinus* замѣтилъ у *Libellulida*, *Gryllida* и нѣкоторыхъ большихъ жуковъ и бабочекъ поднятія и опусканія колець тѣла и сравнилъ ихъ съ движеніями груди и брюха у млекопитающихъ и птицъ.

То же наблюдалъ и *Malpighi* (1669 г.), указавшій на ихъ громадное значеніе для дыханія насѣкомыхъ, а затѣмъ и цѣлый рядъ другихъ изслѣдователей: *Vauquelin* (1792 г.), *Comparetti* (1800 г.), *Hausmann* (1803 г.), *Spallanzani* (1803 г.), *Sorg* (1805 г.), *Reimarus* (1812 г.), *Treviranus* (1814—1831 г.), *Rengger* (1817 г.), *Burmeister* (1832 г.), *Dutrochet* (1833—38 г.г.), *Newport* (1836 г.), *Milne-Edwards* (1855 г.), *Barlow* (1855 г.), *Rathke* (1860 г.), *Lambrecht* (1871 г.), *Liebe* (1872 г.) и многіе другіе.

Результаты, полученные этими авторами, однако, совершенно не соотвѣтствуютъ по своему значенію тѣмъ результатамъ, которыхъ можно бы было ожидать на основаніи вышеданнаго перечня авторовъ.

Это обуславливалось отчасти тѣмъ, что лишь немногіе изъ названныхъ ученыхъ ставили себѣ спеціальной цѣлью изученіе дыхательныхъ движеній, въ большинствѣ же случаевъ наблюденія эти производились между прочимъ и имъ не придавалось особеннаго значенія; отчасти же причиной неудовлетворительности являлись методы изслѣдованія, весьма примитивные, именно: наблюденія производились или простымъ глазомъ или, въ крайнемъ случаѣ, при помощи лупы. А такой способъ наблюденія, принимая во вниманіе быстроту дыхательныхъ движеній и большое число сегментовъ тѣла, участвовавшихъ въ движеніи, конечно, не могъ дать сколько-нибудь существенныхъ результатовъ, такъ

какъ глазъ, съ одной стороны, совершенно не въ состояніи отмѣтить различныя детали этого процесса, а съ другой стороны, быстро утомляясь, могъ правильно наблюдать только короткое время. Этимъ и объясняется тотъ фактъ, что на основаніи всѣхъ указанныхъ наблюденій, можно было сказать только, что при дыханіи у насѣкомыхъ происходитъ движеніе сегментовъ или въ вертикальномъ направленіи, или въ продольномъ.

Изъ этого затрудненія попытался выйти еще въ 1803 г. *Hausmann*, но не совсѣмъ удачно. Онъ бралъ градуированную стеклянную трубку, запаянную съ одного конца, наполнялъ ее до половины водой и открытымъ концомъ ставилъ въ воду. Вода въ трубкѣ останавливалась на опредѣленномъ уровнѣ и въ воздушное пространство надъ водой сажалось насѣкомое. Наблюдая теперь за столбикомъ воды, можно было видѣть, какъ онъ колебался въ ту и другую сторону, благодаря попеременному вдыханію и выдыханію. Способъ этотъ, какъ это ясно видно, существенныхъ результатовъ дать не могъ.

Дѣйствительно, на основаніи колебаній столбика воды можно прійти только къ тому выводу, что объемъ насѣкомаго попеременно мѣняется, но какъ, въ какомъ діаметрѣ, какіе сомиты тутъ участвуютъ, рѣшить совершенно нельзя; нельзя даже сказать на какую величину измѣняется самый объемъ, такъ какъ при экспираціи, напр., когда брюшко уменьшается, часть воздуха выходитъ въ трубку, а при инспираціи обратно. Далѣе самъ *Hausmann* показалъ, что его приборъ годится только для крупныхъ насѣкомыхъ, тогда какъ при наблюденіи животныхъ мелкихъ, колебанія столбика становятся столь незначительными, что глазомъ ихъ замѣтить совершенно нельзя.

Исключеніемъ изъ всѣхъ названныхъ наблюденій является трудъ *Rathke* (1860 г.), который можетъ считаться образцовымъ для всѣхъ тѣхъ изслѣдованій въ этой области, которыя производились при помощи глаза и лупы. Благодаря большому матеріалу, надъ которымъ онъ экспериментировалъ, добросовѣстности и удивительной наблюдательности *Rathke* сумѣлъ еще въ 1833 году (наблюденія его были сдѣланы лѣтомъ 1832 г., но работа опубликована была только черезъ 27 лѣтъ, послѣ его смерти), пользуясь только глазомъ и лупой, прійти къ тѣмъ же, въ общемъ, выводамъ, къ которымъ, спустя 50 лѣтъ, пришелъ *Plateau*, производившій свои наблюденія методомъ графическимъ.

Rathke сдѣлалъ для выясненія характера дыхательныхъ движеній у насѣкомыхъ все, что можно было сдѣлать при помощи

тѣхъ несовершенныхъ методовъ изслѣдованія, которыми онъ пользовался. Если въ нѣкоторыхъ отношеніяхъ онъ былъ не правъ, если многія стороны этого процесса остались неизвѣстными, то это не его вина. Нужны были другіе, болѣе точные методы, которые и были введены въ фізіологію *Ludwig*'омъ, который для измѣренія давленія крови въ 1847 г. ввелъ въ дальнѣйшемъ столь плодотворный графическій методъ.

Для изученія дыхательныхъ движеній у насѣкомыхъ этотъ методъ впервые примѣнилъ *Moritz Girard* въ 1873 г., послѣ того, какъ *P. Bert* съ такимъ успѣхомъ воспользовался имъ для изученія дыханія у различныхъ *Vertebrata*.

Girard для изученія дыхательныхъ движеній заключалъ брюшко крупныхъ *Insecta* въ тонкій каучуковый мѣшочекъ, а мѣшочекъ приводилъ въ соединеніе съ записывающимъ рычажкомъ, который, слѣдуя движеніямъ брюшка, чертилъ соотвѣтствующую кривую на закопченномъ барабанѣ.

Способъ заключенія насѣкомаго въ мѣшочекъ, однако, мало удовлетворителенъ, такъ какъ онъ можетъ быть примѣненъ только къ крупнымъ животнымъ, и затѣмъ, какъ и у *Hausmann*'а, совершенно оставляетъ въ сторонѣ детали изучаемаго процесса, такъ-что въ нѣкоторыхъ отношеніяхъ методъ *Girard*'а даже уступаетъ методамъ простаго наблюденія глазомъ и лупой.

Болѣе цѣнной является работа *Graber*'а (1877 г.), который регистрировалъ дыхательныя движенія также путемъ графическимъ и пришелъ даже къ многимъ правильнымъ выводамъ, но, оперируя почти исключительно надъ *Coleoptera* и притомъ надъ немногими ихъ родами, какихъ-либо общихъ заключеній сдѣлать не могъ. И только въ 1884 году, когда появился капитальный трудъ *Plateau*: «*Recherches experimentales sur les mouvements respiratoires des insectes*», явилась возможность создать цѣльную и стройную картину этихъ процессовъ.

Матеріалъ, надъ которымъ производилъ *Plateau* свои наблюденія былъ громаденъ и изслѣдованію были подвергнуты различные представители *Coleoptera*, *Neuroptera*, *Lepidoptera*, *Hymenoptera*, *Diptera*, *Orthoptera* и *Rhynchota*. При изученіи дыхательныхъ движеній *Plateau* пользовался двумя методами: графическимъ и методомъ проэкціи. Въ первомъ случаѣ наблюденія производились такимъ образомъ, что насѣкомое фиксировалось на неподвижной подставкѣ и къ опредѣленному хитиновому кольцу при помощи канадскаго бальзама прикрѣплялся тонкій

рычажокъ изъ бристольскаго картона, вѣсомъ около 1.5 дециграмма. Рычагъ былъ 3-го рода и вращался вокругъ горизонтальной оси, помѣщенной на одномъ изъ его концовъ. Въ точкѣ, близкой къ оси, этотъ рычажокъ свободно, путемъ собственнаго вѣса, лежалъ на скелетной части животнаго, а свободный конецъ его приводился въ соприкосновеніе съ вращающимся, закопченнымъ барабаномъ. Такимъ путемъ изслѣдовались дыхательныя движенія насѣкомыхъ болѣе крупныхъ съ большой амплитудой дыхательныхъ движеній.

Къ насѣкомымъ же небольшимъ *Plateau* примѣнилъ второй методъ—методъ проэкціи, который онъ заимствовалъ у проф. физики Gent'скаго университета *Valerius'a*, пользовавшагося имъ въ 1865 году для наблюденія колебаній нити, находившейся въ соединеніи съ вибрирующимъ аппаратомъ.

Насѣкомое укрѣплялось на маленькомъ столикѣ такъ, чтобы движенія не были особенно стѣснены и вводилось въ волшебный фонарь съ керосиновой лампой, гдѣ и помѣщалось между источникомъ свѣта и наборомъ чечевицъ.

Затѣмъ изображеніе отбрасывалось на экранъ, гдѣ и получался обратный увеличенный (обыкновенно въ 12 разъ) силуэтъ животнаго. Послѣ установки на экранѣ укрѣплялся листъ бѣлой бумаги и карандашомъ обводились контуры силуэта—при чемъ дѣлалось два контура: одинъ въ фазѣ инспираціи, другой въ фазѣ экспираціи.

Смотря по желанію, насѣкомое или поворачивалось такъ, чтобы получался его оптический поперечный срѣзъ, или же ставилось въ продольномъ направленіи и иногда для ясности на изучаемыя части прикрѣплялись маленькіе кусочки бумаги.

Способъ этотъ имѣетъ много положительныхъ сторонъ—такъ, онъ даетъ возможность изучать дыхательныя движенія самыхъ мелкихъ животныхъ (мухъ, божьихъ коровокъ и пр.), затѣмъ даетъ возможность изучать дыхательныя движенія сразу во всѣхъ сегментахъ, чего графическій способъ дать не можетъ, но имѣетъ также и много невыгодныхъ сторонъ. Близость яркаго источника свѣта, повышеніе температуры, благодаря горѣнью лампы,—все это, конечно, дѣйствуетъ на животное опредѣленнымъ образомъ и дыханіе не представляется уже нормальнымъ. Съ другой стороны, способъ этотъ во всей полнотѣ можетъ быть примѣненъ только къ насѣкомымъ съ медленнымъ дыхательнымъ ритмомъ, такъ какъ при быстрыхъ дыхательныхъ движеніяхъ фазы экспираціи и инспираціи слѣдуютъ другъ за

другомъ столь быстро, что объ обведеніи контуровъ карандашомъ не можетъ быть и рѣчи, какъ въ этомъ я могъ убѣдиться на основаніи собственнаго опыта.

Капитальный трудъ *Plateau* въ значительной степени исчерпалъ интересующій насъ вопросъ, чѣмъ и объясняется тотъ фактъ, что послѣ *Plateau* почти совершенно не производилось наблюденій, касающихся дыхательныхъ движеній насѣкомыхъ и только въ 1910 г. *J. Regen* сдѣлалъ нѣкоторые опыты въ этомъ направленіи, для чего конструировалъ собственный приборъ, который въ общихъ чертахъ былъ устроенъ слѣдующимъ образомъ: бралась пробирка съ круглымъ отверстіемъ въ днѣ и укрѣплялась горизонтально и на сторонѣ, теперь обращенной книзу, продѣлывалось щелевидное отверстіе непосредственно вблизи дна. Въ эту пробирку сажалось животное такимъ образомъ, чтобы голова приходилась возлѣ круглаго отверстія, куда выставлялись усики насѣкомаго, а нижняя сторона брюшка противъ щелевиднаго отверстія, въ которое былъ вставленъ вертикальный стерженекъ, нижнимъ концомъ упиравшійся въ пищущій рычагъ между его точкой опоры и заднимъ плечомъ, тогда какъ конецъ передняго плеча приводился въ соприкосновеніе съ вращающимся, закопченнымъ цилиндромъ.

Такъ какъ верхній конецъ вертикальнаго стержня соприкасался съ нижней поверхностью брюшка, то всякое движеніе сегментовъ черезъ вертикальный стержень передавалось пишущему стержню, который и давалъ соотвѣтствующую кривую на барабанѣ.

Благодаря тому, что насѣкомое не укрѣплялось насильственнымъ путемъ, оно, конечно, чувствовало себя нестѣсненнымъ и являлось въ условіяхъ болѣе близкихъ къ нормальнымъ, чѣмъ въ условіяхъ насильственной фиксаціи, какъ у *Girard'a*, *Graber'a* и *Plateau*, но, съ другой стороны, благодаря этому же насѣкомое получаетъ полную возможность производить всевозможныя движенія, къ дыхательнымъ отношенія не имѣющія, что, конечно, принимая во вниманіе подвижность насѣкомыхъ, очень сильно можетъ отражаться на характерѣ кривой. Затѣмъ, благодаря движеніямъ животнаго назадъ и впередъ, вертикальный рычажокъ не можетъ все время касаться одного и того же сегмента, а между тѣмъ дыхательныя движенія различныхъ сегментовъ могутъ имѣть различный характеръ (въ отношеніи амплитуды, напр.). Такъ-что, пожалуй, методу насильственной фиксаціи нужно отдать предпочтеніе, такъ какъ хотя животное въ послѣднемъ

случаѣ и является стѣсненнымъ, но кривая получается уже несомнѣнно только въ результатѣ дыхательныхъ движеній и притомъ отъ совершенно опредѣленнаго сегмента. Нужно замѣтить еще, что приборъ *Regen*'а въ неизмѣненномъ видѣ пригоденъ только для насѣкомыхъ со стернитнымъ типомъ дыханія, надъ которымъ *Regen* и производилъ свои опыты. Именно: онъ оперировалъ подъ *Gryllus campestris*, *Decticus verrucivorus*, *Acyptera fusca*, и *Gryllotalpa vulgaris*. Выводы *Regen*'а мало отличаются отъ выводовъ *Plateau*, работа котораго ему осталась неизвѣстной, несмотря на ея громадное значеніе и вообще въ его работѣ совершенно нѣтъ указаній на прежнія работы по разбираемому вопросу, такъ какъ онъ почему то вообразилъ, что «die Atmung der Insecten mit Hilfe registrierender Apparate bisher noch nicht untersucht worden war». (!?)

Послѣ этого историческаго очерка, сдѣлаемъ краткое резюме всѣхъ выводовъ, полученныхъ на основаніи твердо установленныхъ фактовъ и касающихся дыхательныхъ движеній у насѣкомыхъ.

Форма дыхательныхъ движеній обуславливается строеніемъ сегментовъ тѣла и расположеніемъ мускулатуры, а и то и другое чрезвычайно разнообразно, при чемъ въ одномъ и томъ же порядкѣ различные роды могутъ имѣть очень различное строеніе. Отсюда вполне понятно заключеніе *Plateau*, что «не существуетъ никакой закономерности между формой дыхательныхъ движеній и положеніемъ животнаго въ зоологической лѣстницѣ. И дыхательныя движенія *Phryganidae*, напр., непохожи на дыхательныя движенія близкихъ къ нимъ *Neuroptera* (какъ *Sialis*), а похожи на дыхательныя движенія *Hymenoptera* (*Aculeata*)».

Далѣе изъ трехъ частей тѣла насѣкомыхъ головы, груди и абдомена—голова совершенно не принимаетъ участія въ дыхательныхъ движеніяхъ, а главную роль играетъ абдоменъ, тогда какъ грудь, не имѣя въ большинствѣ случаевъ спеціальныхъ дыхательныхъ мышцъ, принимаетъ участіе въ этихъ движеніяхъ сравнительно рѣдко, какъ это показали *Rathke*, *Graber* и *Plateau*. Дыхательныя движенія послѣдняго грудного сегмента *Rathke* нашелъ только у *Staphyllinus* и *Carabus*, у которыхъ наиболѣе крупныя трахеи расположены въ задней части груди. *Plateau*, затѣмъ нашелъ эти движенія и у многихъ другихъ *Coleoptera* (*Hydrophilus*, *Melolontha*, *Corymbites*, *Chlorophanus* и *Chrysomella*), у которыхъ *Plateau* нашелъ также и спеціальныя грудныя мышцы.

Если оставить въ сторонѣ эти немногія формы, то можно съ полнымъ правомъ относительно насѣкомыхъ повторить парадоксъ *Graber*'а, что *Insecta* «ont la poitrine placée à la partie postérieure du corps». *Graber* же первый установилъ, что дыхательныя движенія груди одновременны и однофазны съ движеніями абдомена, и только у *Periplaneta orientalis* *Plateau* нашелъ, что дыхательныя движенія meso- и meta-torax'а, съ одной стороны, и абдомена—съ другой не совпадаютъ, а идутъ противоположно другъ другу, такъ-что инспираціи абдомена соотвѣтствуетъ экспирація груди и наоборотъ.

Какъ уже было сказано при дыханіи постоянно мѣняется объемъ абдомена и тѣмъ самымъ объемъ дыхательныхъ органовъ. При экспираціи объемъ тѣла насѣкомаго уменьшается, при инспираціи, наоборотъ, увеличивается. Такія измѣненія теоретически возможны въ 3-хъ діаметрахъ: продольномъ, поперечномъ и вертикальномъ. Продольныя дыхательныя движенія, которыя старыми авторами считались очень распространенными и при которыхъ происходитъ измѣненіе брюшка въ длину, вслѣдствіе надвиганія сегментовъ другъ на друга, при нормальныхъ условіяхъ, какъ показалъ *Plateau*, встрѣчаются рѣдко, именно въ полной совокупности только у *Hymenoptera-Aculeata*, и только какъ исключеніе у отдѣльныхъ представителей другихъ порядковъ. Величина измѣненій длины брюшка у различныхъ формъ очень различна и колеблется по даннымъ *Plateau* въ предѣлахъ отъ $\frac{1}{80}$ —у *Oryctes nasicornis* до $\frac{1}{8}$ первоначальной длины брюшка у *Apis mellifica*. Измѣненія поперечнаго діаметра самостоятельно не встрѣчаются и когда существуютъ, то всегда связаны съ измѣненіями діаметра вертикальнаго. Такой типъ дыханія встрѣчается у *Libellulidae*, *Chrysopidae* и нѣкоторыхъ *Coleoptera*. Здѣсь во время экспираціи оба діаметра уменьшаются, во время инспираціи—обратно. Вообще же поперечныя дыхательныя движенія въ большинствѣ случаевъ выражены очень слабо и легко ускользаютъ отъ наблюденія.

Наиболѣе же распространеннымъ типомъ дыханія является дыханіе, такъ сказать, вертикальное, происходящее благодаря сближенію стернитовъ и тергитовъ. Последнее можетъ происходить троякимъ образомъ, соотвѣтственно чему *Plateau* различаетъ три главныхъ типа дыханія (см. рис. 3-й, на которомъ изображены поперечныя срѣзы абдомена различныхъ насѣкомыхъ),

А. Стернальныя полукольца б. ч. коротки, ясно выпуклы и неподвижны. Тергиты же, наоборотъ, велики, замѣтно уплощены

и очень подвижны. Измѣненіе діаметра брюшка происходитъ благодаря движеніямъ тергитовъ. Такой типъ дыханія наблюдается у Coleoptera (a, d—*Coccinella*), Hemiptera-heteroptera (c—*Nepa cinerea*, b—*Telephorus*), и Orthoptera-Blattidae (d—*Periplaneta orientalis*). При чемъ изъ Blattidae-*Periplaneta* отличается тѣмъ, что у нихъ слегка движутся и стерниты, приподнимаясь во время экспираціи.

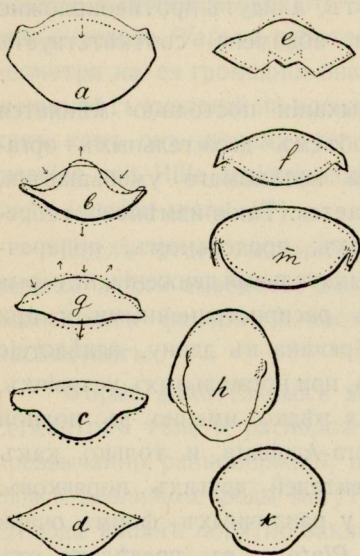


Рис. 3. Поперечные сѣззы черезъ абдомень.

В. Тергиты хорошо развиты и прикрываютъ стерниты по краямъ тѣла, скрывая обыкновенно плевры, и образуютъ углубленную складку. Движутся и тергиты и стерниты, при чемъ, однако, стерниты наиболѣе подвижны. Такой типъ дыханія наблюдается у Odonata (e—*Libellula quadrimaculata*), Diptera (f—*Eristalis tenax*), Hymenoptera, Orthoptera (Forficulidae), Trichoptera —m и Acrididae, h—*Stethophyma grossum*) и Aculeata.

С. Плевральная мембрана, соединяющая тергиты и стерниты, хорошо развита и открыта по бокамъ тѣла. Въ дыхательныхъ движеніяхъ участвуютъ и стерниты, и тергиты, и pleurae.

Когда полукольца сближаются, плевральная зона вдавливается, при обратномъ движеніи она принимаетъ первоначальное положеніе и форму. Такого рода дыхательныя движенія свойственны Locustidae, Lepidoptera (k) и Neuroptera, за исключеніемъ Trichoptera.

Конечно, въ каждомъ типѣ возможны дальнѣйшія подраздѣленія, такъ какъ дыхательныя движенія различныхъ представителей каждаго типа очень отличаются другъ отъ друга, что и видно на рис. 3, гдѣ черной линіей обозначены границы брюшковыхъ сегментовъ въ фазѣ инспираціи, а прерывистой линіей границы въ фазѣ экспираціи.

Rathke и болѣе старые авторы предполагали, что у большинства насѣкомыхъ дыхательныя движенія являются прогрес-

сивными и распространяются волнообразно или отъ основанія брюшка къ его вершинѣ, или рѣже отъ середины къ обоимъ концамъ. *Plateau*, однако, показалъ, что такой типъ дыханія встрѣчается очень рѣдко. Его, напр., совершенно нѣтъ у Coleoptera, Acrididae, Libellulidae, Hymenoptera-Aculeata, Muscidae и у части Lepidoptera. Изъ 63-хъ видовъ, изслѣдованныхъ *Plateau*, такой характеръ дыхательныхъ движеній онъ нашелъ только у 9-ти видовъ: *Tenebrio molitor*, *Decticus verrucivorus*, *Nepa cinerea*, *Tipula gigantea*, *Asilis*, *Sialis lutaria*, *Chrysopa vulgaris*, *Pieris napi* и *Sesia apiformis*.

Уже въ первой главѣ было указано, что лишь немногія насѣкомыя обладаютъ инспираторной мускулатурой (Hymenoptera, Acrididae, Phryganidae и Trichoptera). Въ связи съ этимъ и находится тотъ фактъ, что у насѣкомыхъ, какъ это было извѣстно уже *Straus-Dürckheim*'у, *Treviranus*'у, *Liebe*, *Rathke* и *Graber*'у только экспирація активна, инспирація же, въ громадномъ большинствѣ случаевъ, пассивна и совершается благодаря эластичности хитиновыхъ колецъ и трахейныхъ тѣнидѣй.

Наблюденія *Blanchard*'а надъ скорпіонами и *Куторги* надъ *Scolopendra* показали, что и у остальныхъ Tracheata дѣло обстоитъ также. Въ этомъ заключается рѣзкое отличіе дыханія Tracheata отъ дыханія Vertebrata, у которыхъ дѣло обстоитъ какъ-разъ наоборотъ. (Въ настоящее время, однако, пассивность экспираціи у Vertebrata подвергается сомнѣнію—*Luciani*, 1905 г., *Adusso* 1887 г. и др.). Соотвѣтственно этому дыханіе насѣкомыхъ начинается съ фазы выдыханія, дыханіе Vertebrata—съ фазы вдыханія. Экспирація у насѣкомыхъ обыкновенно очень постепенно переходитъ въ инспирацію (*Plateau*, *Regen*) и фазы дыхательныя безъ перерыва идутъ другъ за другомъ. Въ сравнительно рѣдкихъ случаяхъ только бываютъ паузы, обозначающія конецъ или экспираціи или инспираціи, соотвѣтственно чему различаютъ экспираторныя и инспираторныя паузы. Паузы эти (очень короткія остановки) повторяются обыкновенно закономѣрно, черезъ равныя промежутки времени, но у нѣкоторыхъ насѣкомыхъ при совершенно нормальныхъ условіяхъ серія регулярныхъ движеній прерывается равномѣрными или измѣнчивыми интервалами, которые *Plateau* въ отличіе отъ паузъ называлъ остановками (*arrêts*—длительныя остановки). Инспираторную паузу *Plateau* нашелъ у *Hydrophilus*, *Melolontha* въ состояніи утомленія, *Decticus*, *Periplaneta*, *Libellula quadrimaculata*, *Aeschna grandis*. и немногихъ другихъ. Инспираторныя же (длительныя)

остановки (arrêts) у *Dytiscus*, *Melolontha*, *Geotrupes silvaticus*, *Tenebrio molitor*, *Corymbites* и *Decticus*.

Интересно, что такія же остановки *P. Bert* наблюдалъ у *Reptilia*.

Что касается теперь характера и относительной продолжительности этихъ фазъ, то еще *Sorge*'у (1805 г.) было извѣстно, что инспирація болѣе медленна, чѣмъ экспирація и что послѣдняя бываетъ обыкновенно порывистой, такъ сказать, крутой въ противоположность позвоночнымъ, у которыхъ наблюдается какъ-разъ обратное.

P. Bert, напр., на уткахъ нашелъ, что время экспираціи относится къ времени инспираціи, какъ 12: 9, у насѣкомыхъ же, по опытамъ *J. Regen*'а это отношеніе колеблется въ предѣлахъ отъ $\frac{5}{18}$ до $\frac{9}{28}$.

Дыхательныя движенія для каждого даннаго вида являются б. ч. очень характерными, такъ-что во многихъ случаяхъ по формѣ кривой можно даже опредѣлить видъ насѣкомаго, давашаго эту кривую, но изъ этого не нужно, однако, дѣлать заключенія, что дыхательныя движенія представляютъ собой нѣчто неизмѣнное. Наоборотъ, какъ это видно въ особенности изъ работы *Regen*'а, дыхательныя движенія чрезвычайно измѣнчивы, какъ въ отношеніи силы, такъ и въ отношеніи формы, являясь чрезвычайно чувствительными къ самымъ незначительнымъ измѣненіямъ внѣшней среды, но объ этомъ подробно будетъ сказано ниже, а здѣсь замѣтимъ только, что даже при совершенно одинаковыхъ внѣшнихъ условіяхъ дыхательныя движенія одного и того же насѣкомаго могутъ видоизмѣняться въ широкихъ предѣлахъ.

J. Regen, напр., различаетъ слѣдующіе виды дыхательныхъ движеній: 1) и 2) толчкообразныя (*Stossweise*), если фазы дыхательныя идутъ другъ за другомъ быстро, какъ бы толчками, и спокойныя, если фазы эти переходятъ другъ въ друга медленно, постепенно; 3) и 4) глубокія и поверхностныя; 5) и 6) съ паузами и безъ паузъ; 7) и 8) правильныя, если одинаковыя фазы идутъ черезъ равныя промежутки времени и неправильныя, если такой закономерности нѣтъ. И по его наблюденіямъ (надъ *Gryllus campestris*, *Decticus verrucivorus*, *Arcyptera fusca*, *Gryllotalpa vulgaris*) каждое насѣкомое при совершенно одинаковыхъ внѣшнихъ условіяхъ можетъ дышать, какимъ угодно изъ указанныхъ типовъ, такъ-что названіе нормальнаго дыханія какому-нибудь одному типу дыханія дать нельзя. Всѣ они нормальны.

Изъ всего вышесказаннаго видно, что дыхательныя движенія насѣкомыхъ, благодаря многочисленнымъ наблюденіямъ, особенно *Rathke* и *Plateau*, изучены сравнительно очень точно и подъ вопросомъ остались только нѣкоторыя детали, для созданія общей картины особеннаго значенія не имѣющія.

В. Собственныя наблюденія

мои и затрагиваютъ нѣкоторыя такія детали.

Къ сожалѣнію, эти опыты были произведены еще тогда, когда я не былъ знакомъ съ литературой по этому вопросу во всей полнотѣ, а потому главное вниманіе и было обращено на наиболѣе важныя стороны этого процесса, которыя, однако, и оказались наиболѣе изученными. Детали же этого процесса остались нѣсколько въ сторонѣ.

Наблюденія мои были произведены надъ *Lucanus cervus*, *Cetonia aurata*, *Hydrophilus piceus*, *Oryctes nasicornis* и *Amphimalus*. Для изученій дыхательныхъ движеній я поступалъ слѣдующимъ образомъ. Насѣкомое укрѣплялось неподвижно при помощи узенькихъ замшевыхъ полосокъ на подвижномъ столикѣ и изучаемый сегментъ по срединѣ зацеплялся маленькимъ пинцетикомъ, который при помощи нити соединялся съ пишущимъ рычажкомъ, отношеніе пишущаго плеча къ воспринимающему дыхательныя движенія было равно 7.5:1 и первое плечо было чуть тяжелѣе второго.

Конецъ пишущаго плеча, затѣмъ, приводился въ соприкосновеніе съ закопченнымъ вращающимся цилиндромъ. Для точнаго отсчитыванія времени подъ кривой дыханія наносилась хронограмма, каждое дѣленіе которой соотвѣствуетъ 0.5". Такимъ путемъ и были получены нижеприведенныя кривыя.

Если взять какую-либо кривую, то въ ней мы можемъ различать слѣдующія части: часть кривой а b, соотвѣтствующую экспираціи, а—начало ея, b—конецъ. Восходящее колѣно b c соотвѣтствуетъ инспираціи съ началомъ въ b и концомъ въ c. Если въ фазѣ экспираціи, или въ фазѣ инспираціи получается горизонтальная кривая, то она соотвѣтствуетъ паузѣ—вдыхательной или выдыхательной. Для анализа кривой на оси абсциссъ xx наносятся отъ а дѣленія, которыя наглядно опредѣляютъ

отдѣльные моменты времени. Отрѣзки ординатъ получаются вслѣдствіе колебаній брюшка и очевидно они суть функціи отрѣзка абсциссы x , т. е. времени. Они опредѣляютъ форму кривой. Наибольшій отрѣзокъ ординаты при b , онъ показываетъ maximum сжатія брюшка, при a и c —онъ наименьшій равенъ 0—minimum сжатія абдомена. Скорость вдыханія или выдыханія, очевидно, тѣмъ больше, чѣмъ быстрее происходитъ нарастаніе отрѣзковъ ординаты. Продолжительность дыхательнаго движенія опредѣляется длиной отрѣзка абсциссы, глубина—величиной ординаты.

Послѣ этихъ общихъ замѣчаній перейдемъ къ разсмотрѣнію дыхательныхъ движеній у *Lucanus cervus*. У этихъ насѣкомыхъ,

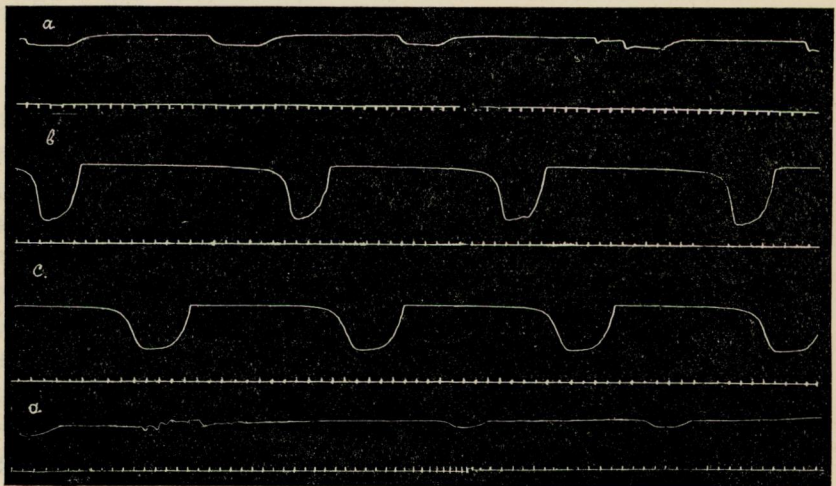


Рис. 4¹⁾.

какъ и у остальныхъ Coleoptera, въ дыхательныхъ движеніяхъ участвуютъ только тергиты абдомена и meta-thorax'a.

Въ покойномъ состояніи абдоменъ въ цѣломъ совершенно не движется. При дыханіи въ движеніе приходятъ всѣ сегменты одновременно, при чемъ во время экспираціи тергиты уплощаются и приближаются къ стернитамъ, во время инспираціи происходитъ обратное. Въ громадномъ большинствѣ случаевъ дыханіе представляется правильнымъ съ періодическимъ повтореніемъ одноименныхъ фазъ.

Начинается дыханіе съ круто, порывисто идущей экспираціи, которая, однако, къ концу теряетъ свой начальный харак-

¹⁾ Всѣ кривыя нужно читать справа налѣво.

теръ. Какъ видно на рисункѣ 4 экспираторная часть кривой, достигнувъ извѣстнаго maximum'a, затѣмъ плавно загибается и идетъ нѣкоторое время почти горизонтально, послѣ чего рѣзко переходитъ въ инспираторную часть кривой, которая, подобно выдыхательному колѣну, сначала идетъ очень круто, затѣмъ закругляется и плавно переходитъ въ инспираторную паузу, продолжающуюся отъ 6 до 7".

Что касается продолжительности отдѣльныхъ фазъ, то для экспираціи мы имѣемъ въ среднемъ 1.5", для инспираціи—4.5". Отношеніе— $\frac{1}{3}$.

Какъ уже можно ожидать а priori, принимая во вниманіе различную длину сегментовъ и различное ихъ положеніе, амплитуда дыхательныхъ движеній на разныхъ сегментахъ не можетъ быть одинаковой, что въ дѣйствительности и имѣетъ мѣсто. На рис. 4 даны дыхательныя движенія слѣдующихъ сегментовъ: а—перваго отъ основанія брюшка абдоминальнаго сегмента;

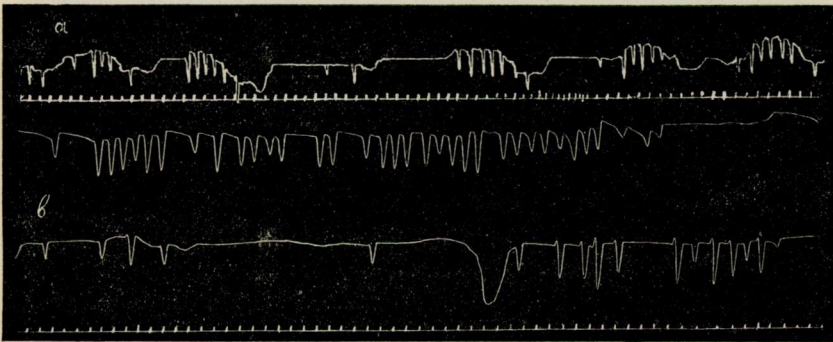


Рис. 5.

б—третьяго; с—четвертаго и d—шестого. Какъ видно изъ этихъ кривыхъ движенія разныхъ сегментовъ далеко не одинаковы. Наиболѣе сильными, глубокими являются движенія 3-го и 4-го сегментовъ, а затѣмъ глубина ихъ падаетъ въ обѣ стороны, дѣлаясь очень поверхностными на 1-мъ сегментѣ и достигая minimum'a у 6-го сегмента.

Описанный выше характеръ дыхательныхъ движеній, однако, ни въ коемъ случаѣ не можетъ считаться единственнымъ. При совершенно съ виду одинаковыхъ внѣшнихъ условіяхъ у одного и того же насѣкомаго дыхательныя движенія могутъ въ широкихъ предѣлахъ варьировать. Такъ, напр., инспираторная пауза можетъ удлиниться, достигая 10" и болѣе секундъ. Затѣмъ въ

нѣкоторыхъ случаяхъ, она можетъ или посрединѣ или въ концѣ прерываться одиночными или групповыми толчкообразными дыхательными движеніями. Иногда помимо нормальной инспираторной паузы ясно бываетъ выражена и пауза экспираторная и т. д.

Совершенно особый характеръ получаютъ дыхательныя движенія, если насѣкомое чѣмъ-нибудь возбуждено. На рис. 5, напр., даны дыхательныя движенія *Lucanus*'а тотчасъ послѣ отрѣзки элитры (а) и при щипаніи пинцетомъ послѣдняго сегмента (b). Въ случаѣ а дыхательныя движенія идутъ группами, при чемъ, что очень интересно, въ каждой группѣ почти всегда имѣется пять дыхательныхъ движеній. Промежутки между группами далеко не одинаковы и также заключаютъ то или другое число дыхательныхъ движеній. Кривая b совсѣмъ лишена какой бы то ни было правильности. Въ обоихъ случаяхъ дыханіе становится менѣе глубокимъ, амплитуда мѣняется съ каждымъ дыхательнымъ движеніемъ, продолжительность экспираціи и инспираціи дѣлается крайне незначительной (на обѣ эти фазы приходится отъ 0.25—0.30"), выдыхательное колѣно переходитъ въ дыхательное очень рѣзко, образуя острый уголъ. Паузы то имѣются, то отсутствуютъ совершенно.

Однимъ словомъ, дыхательныя движенія насѣкомаго возбужденнаго теряютъ всякое сходство съ такими же движеніями животнаго покойнаго.

Такія явленія, въ общемъ, наблюдаются и у *Oryctes nasicornis*, у котораго въ дыхательныхъ движеніяхъ также участвуютъ только тергиты, но движенія эти въ отличіе отъ движеній *Lucanus*'а идутъ въ двухъ діаметрахъ: въ вертикальномъ и продольномъ (телескопическія дыхательныя движенія, твердо установленныя у этого жука *Plateau*). При экспираціи тергалыя полукольца уплощаются и вмѣстѣ съ тѣмъ заходятъ другъ въ друга, при инспираціи же происходитъ обратное. Какъ и у другихъ насѣкомыхъ дыхательныя движенія *Oryctes* не представляются чѣмъ то неизмѣннымъ, а наоборотъ, при совершенно, повидимому, сходныхъ «нормальныхъ» условіяхъ могутъ постоянно мѣняться какъ въ отношеніи частоты, такъ и въ отношеніи глубины. На рис. 6 а и b даны движенія 3-го абдоминальнаго сегмента одного и того же жука и при однихъ и тѣхъ же вѣншихъ условіяхъ и тѣмъ не менѣе, какъ видно изъ кривыхъ, они очень отличаются другъ отъ друга, являясь сходными только въ томъ, что и въ случаѣ а и въ случаѣ b дыханіе представляется правильнымъ съ ясно выраженными инспиратор-

ными паузами. Продолжительность послѣднихъ, однако, въ обоихъ случаяхъ очень не одинакова, въ случаѣ а равняясь 7.5", а въ случаѣ б почти въ два раза меньше, именно 3.5". Далѣе совершенно различнымъ представляется переходъ паузы въ экспирацію и инспираціи въ паузу. Тогда какъ въ первомъ случаѣ этотъ переходъ совершается очень медленно и постепенно, такъ-что

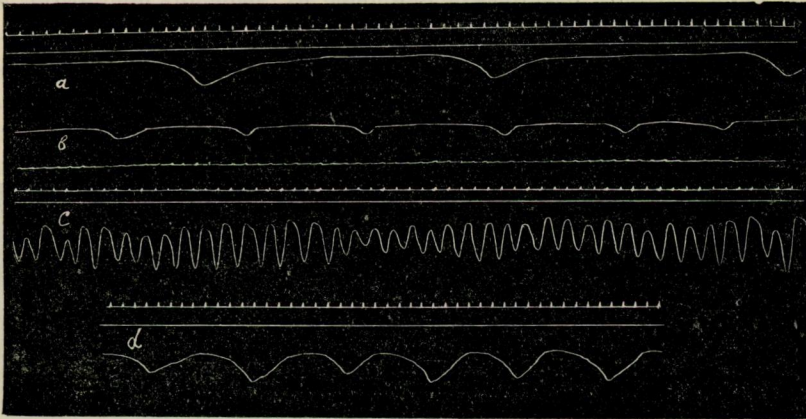


Рис. 6.

даже трудно уловить границы отдѣльныхъ фазъ, во второмъ случаѣ экспирація и инспирація въ паузы переходятъ сразу, рѣзко отъ нихъ отграничиваясь. Затѣмъ также различна и глубина дыханія: въ одномъ случаѣ она равна (въ дѣйствительности) 0.53 mm. въ другомъ только 0.16 mm., т. е. въ три раза меньше. Въ связи со всѣмъ этимъ и продолжительность выдыхательной и вдыхательной фазъ также не одинакова. Въ первомъ случаѣ экспирація продолжается въ среднемъ . . . 2" Инспирація также . . . 2" во второмъ случаѣ имѣемъ соотвѣтственно . . . 0.5" и 0.6". Интересно, что у этого жука болѣе крутой является инспираторная часть кривой.

Совершенно инымъ дѣлается дыханіе у насѣкомаго возбужденнаго. Кривая с—даетъ, напр., кривую дыханія у животного тотчасъ послѣ отрѣзки элитръ, а кривыя d показываетъ дыхательныя движенія жука, раздражаемаго щипаніемъ.

Какъ видно изъ этихъ кривыхъ, паузы совершенно исчезаютъ, глубина дыхательныхъ движеній сильно увеличивается,

доходя иногда до 1.13 mm., Въ связи съ отсутствіемъ паузъ дыханіе становится учащеннымъ. Кривая С показываетъ постоянныя колебанія амплитуды и т. д.

Болѣе сложнымъ характеромъ отличаются дыхательныя движенія *Hydrophilus piceus*.

Здѣсь, какъ и въ предыдущихъ случаяхъ, при дыханіи главную роль играютъ тергиты, уплощающіеся при выдыханіи. Вмѣстѣ съ тѣмъ брюшко удлиняется, при чемъ въ движеніе приходятъ и три послѣднихъ стернита. При вдыханіи обратно тергиты вздуваются и кольца входятъ другъ въ друга (т. е. происходитъ обратное тому, что наблюдается у *Oryctes*). «Нормальныя» дыхательныя движенія водолюба, какъ видно изъ кривыхъ рис. 7,

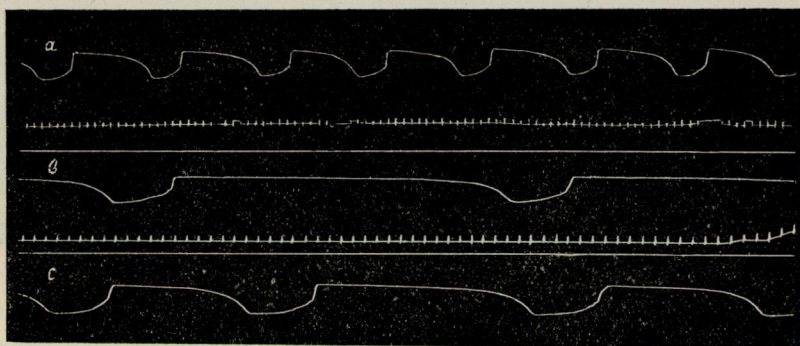


Рис. 7.

являются правильными, съ ясно выраженными инспираторными паузами.

Экспираторное колѣно въ началѣ идетъ почти отвѣсно, затѣмъ какъ бы переламывается и спускается медленно и постепенно, чтобы далѣе рѣзко перейти въ очень полого поднимающееся инспираторное колѣно, которое такъ постепенно переходитъ въ паузу, что границы между этими 2-мя фазами установить почти невозможно. Кривыя а, б и с показываютъ, какъ одно и то же животное при одинаковыхъ условіяхъ можетъ варьировать свои дыхательныя движенія, которыя, сохраняя въ общемъ одну и ту же характерную для *Hydrophilus*'а форму, могутъ отличаться и въ отношеніи частоты и въ отношеніи продолжительности отдѣльныхъ фазъ.

Продолжительность паузъ, напр., колеблется отъ 0 (а) до 8.5'' (б), продолжительность экспираціи отъ 2.5'' (б) до 3' (а и с), продолжительность инспираціи отъ 5' (с) до 5.75'' (б).

Что касается глубины дыхательныхъ движеній, то она остается почти неизмѣнной и равна въ среднемъ 0.8 mm.

Интересно, что у *Hydrophilus*'а иногда дыхательныя движенія принимаютъ ясно волнообразный характеръ, именно: при вдыханіи сначала поднимается 2-й и 3-й сегменты, а 4-й и 5-й понижаются, потомъ поднимаются послѣдніе при одновременномъ опусканіи 6-го и 7-го сегментовъ и т. д. Явленіе, категорически отрицавшееся *Plateau* у всѣхъ *Coleoptera*.

Еще *Rathke* наблюдалъ, что у совершенно здоровыхъ насѣкомыхъ дыханіе могло останавливаться на неопредѣленное время. *Plateau* подтвердилъ эти наблюденія и назвалъ такіе перерывы остановками (*arrêts*). Тоже наблюдалъ я у *Lucanus*, но особенно распространено это явленіе у *Hydrophilus*. Такъ, у одного Н. число дыхательныхъ движеній было равно одному въ 4—5 мин., а у трехъ другихъ жуковъ я наблюдалъ полное отсутствіе дыха-

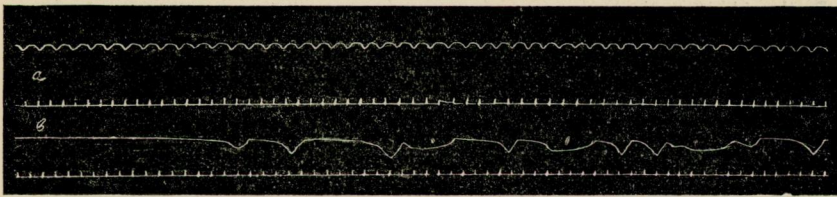


Рис. 8.

тельныхъ движеній въ теченіе 50—130 минутъ! Особенно часто такія остановки наблюдаются у насѣкомыхъ тотчасъ послѣ вытаскиванія ихъ изъ воды на воздухъ. Чрезвычайно замедленное дыханіе наблюдалъ и *Babák* у *Dytiscus*.

Въ противоположность всему вышеизложенному у *Cetonia aurata* я могъ наблюдать только одинъ видъ дыхательныхъ движеній, представляемый на рис. 8—а. Въ дыхательныхъ движеніяхъ участвуютъ только тергиты. Дыхательныя движенія правильныя, очень частыя, съ ясно выраженными инспираторными паузами, продолжительность которыхъ въ среднемъ равна 0.4. Экспирація происходитъ болѣе быстро, чѣмъ инспирація и на долю обѣихъ этихъ фазъ приходится также около 0.4". Глубина все время одинакова и въ среднемъ равна 0.15 mm.

Наоборотъ, у *Amphimalus* я совершенно не могъ получить болѣе или менѣе правильныхъ дыхательныхъ движеній. Какъ видно изъ кривой рис. 8—b, послѣднія лишены всякой законо-

мѣрности и постоянно мѣняются какъ въ отношеніи формы, такъ и въ отношеніи частоты. Иногда могутъ наступать продолжительныя остановки дыханія (*arrêts Plateau*).

Резюмируя все сказанное, мы такимъ образомъ можемъ прійти къ слѣдующимъ выводамъ:

1) Отдѣльные сегменты живота принимаютъ далеко не одинаковое участіе въ дыхательныхъ движеніяхъ. Наибольшей амплитудой колебанія обладаютъ средніе сегменты, а затѣмъ къ обоимъ концамъ глубина уменьшается.

2) Не существуетъ какого-либо одного «нормальнаго» типа дыханія для даннаго насѣкомаго, такъ какъ послѣднее при совершенно сходныхъ «нормальныхъ» внѣшнихъ условіяхъ можетъ дышать очень различно, при чемъ могутъ происходить сильныя измѣненія дыхательныхъ движеній въ отношеніи частоты, глубины и формы, какъ это уже указалъ *Regen* и какъ это подтверждаютъ только-что появившіяся наблюденія *Babák'a* надъ *Dytiscus*.

3) Насѣкомыя (по крайней мѣрѣ нѣкоторыя) самопроизвольно могутъ совершенно прекращать дыхательныя движенія на болѣе или менѣе продолжительное время (*Hydrophilus* до 130 м.) и при этомъ не наблюдается никакихъ явленій удушенія—животное остается вполне нормальнымъ.

4) Насѣкомыя, подобно позвоночнымъ, въ спокойномъ состояніи никогда не производятъ максимальнаго сокращенія дыхательной мускулатуры, а пользуются нѣкоторой средней величиной сокращенія. *Lucanus*, напр., обычно довольствуется глубиной дыханія въ 1.2 mm, но въ нѣкоторыхъ случаяхъ эта глубина можетъ доходить до 2 mm. и болѣе. Еще болѣе видно это у *Oryctes*, глубина дыханія котораго обычно колеблется отъ 0.16 mm. до 0.53, но при возбужденіи эта глубина доходитъ до 1.13 mm., т. е. въ 2—8 разъ больше!

Заканчивая теперь эту главу слѣдуетъ отмѣтить, что при разсмотрѣніи результатовъ касающихся дыхательныхъ движеній всегда нужно имѣть въ виду, что эти наблюденія по существу никогда не являются наблюденіями надъ животными въ нормальныхъ условіяхъ.

Фиксированіе насѣкомаго, удаленіе или отведеніе элитръ, соединеніе того или другого сегмента съ пиущимъ рычажкомъ (помощью-ли простаго накладыванія этого рычажка на тергиты, какъ у *Plateau*, или при помощи вертикальной иглы, касающейся

брюшка, какъ у *Regen'a*, или при помощи пинцетика, какъ у меня)—все это факторы насѣкомому чуждые и безусловно ска-
зывающіеся на дыхательныхъ движеніяхъ. Далѣе нужно имѣть
въ виду, что какъ бы не былъ рычажокъ легокъ, онъ все-таки
представляетъ нѣкоторое сопротивленіе, которое приходится
преодолѣть дыхательнымъ мышцамъ. Наболѣе точнымъ былъ бы,
конечно, способъ фотографическаго записыванія дыхательныхъ
движеній, но онъ очень сложенъ и дорогъ.

С. Дыханіе нѣкоторыхъ водяныхъ насѣкомыхъ и дыханіе во время полета.

Вопросъ о томъ, какимъ образомъ насѣкомыя, живущія
въ водѣ, но дышашія трахеями, получаютъ необходимый для
нихъ воздухъ и затѣмъ вопросъ о дыханіи насѣкомыхъ во время
полета до сихъ поръ представляются мало изученными, благо-
даря большимъ трудностямъ, которыя приходится преодолевать
при ихъ разрѣшеніи. Особенно это относится къ дыханію леща-
го насѣкомаго.

Производятъ ли насѣкомыя дыхательныя движенія во время
лѣта, или нѣтъ? Если дышутъ, то такъ же, какъ и насѣкомое
не летящее, или наблюдаются какія-либо особенности? Вотъ
вопросы, которые еще требуютъ разрѣшенія.

Касательно способа полученія воздуха водяными насѣко-
мыми, лишенными жабръ и другихъ специальныхъ приспособленій,
въ общемъ извѣстно слѣдующее.

Hydrophilus. Еще въ 1811 г. *Nitzsch*'емъ былъ описанъ
способъ полученія воздуха этимъ жукомъ. По его наблюденіямъ,
подтвержденнымъ затѣмъ многими другими авторами, это захва-
тываніе воздуха происходитъ слѣдующимъ образомъ. Когда насѣ-
комое ощутитъ необходимость въ чистомъ воздухѣ, оно поды-
мается на поверхность воды и выставляетъ на воздухъ голову
и булавообразные, густо покрытые волосками, усики. Воздухъ
по этимъ волоскамъ, благодаря движеніямъ усиковъ въ ту и
другую сторону, по чисто физическимъ законамъ, передается
груді, которая, какъ и вся нижняя часть тѣла, густо покрыта
волосками. Въ этихъ то волоскахъ и держится запасный воздухъ,
который подъ водой имѣетъ видъ серебрянно-бѣлаго покрова.
Отсюда, по мѣрѣ надобности, воздухъ поступаетъ подъ крылья

и втягивается через стигмы благодаря уже вышеописаннымъ дыхательнымъ движеніямъ. Элитры, повидимому, играютъ громадную роль въ актѣ дыханія этого насѣкомаго. Я наблюдалъ, что при отрѣзкѣ элитръ жукъ совершенно не въ состояніи жить подѣ водой, все время онъ стремится на поверхность и даже взлѣзаетъ на стѣнку сосуда и, наконецъ, черезъ 6—10 часовъ является мертвымъ (*Lucanus* при отрѣзкѣ элитръ можетъ жить неограниченно долгое время).

Нѣсколько иначе захватываетъ воздухъ *Dytiscus*. По описаніямъ *Nitzsch*'а (1811 г.), *Treviranus*'а (1831 г.), *Burmeister*'а (1832 г.), *Favre*'а (1860 г.), *Plateau* (1884 г.), *du Bois Reymond*'а (1898 г.), *Babák*'а (1912 г.) полученіе воздуха этимъ насѣкомымъ происходитъ слѣдующимъ образомъ. Жукъ, лежащій на днѣ сосуда, первое время лежитъ совершенно спокойно, не обнаруживая никакихъ движеній (*Babák*), затѣмъ мало-по-малу насѣкомое становится все безпокойнѣе, чувствуя необходимость провентилировать свою трахейную систему и, наконецъ, подымается на поверхность воды, гдѣ и выставляетъ на воздухъ заднюю часть абдомена. При этомъ элитры поднимаются и такимъ образомъ открывается входъ во вмѣстилище между абдоменомъ и элитрами. Въ то же время тергиты экспираторно понижаются, старый воздухъ выходитъ наружу, а въ увеличившееся благодаря этому подэлитральное пространство входитъ свѣжій воздухъ, благодаря развитію здѣсь отрицательнаго давленія. Послѣ этого элитры опускаются и жукъ съ возобновленнымъ запасомъ воздуха ныряетъ подѣ воду. Если же у *Dytiscus* отрѣзать элитры, то животное теряетъ способность жить подѣ водой и погибаетъ по прошествіи немногихъ часовъ, какъ это показалъ *du Bois Reymond* (1898 г.).

Въ высшей степени удобно устраивается по наблюденіямъ *Taschenberg*'а (1868 г.) *Argyroneta aquatica*, дышашій одновременно и легкими (въ передней части тѣла) и трахеями (въ задней части). Весь абдоменъ этихъ животныхъ опоясанъ серебристымъ воздушнымъ покровомъ. Но помимо этого они дѣлаютъ еще особые запасы воздуха, захватывая послѣдній изъ атмосферы и приклеивая его къ стеблямъ подводныхъ растений. Еще болѣе интереснымъ являются личинки *Donatia*, которыя по наблюденіямъ *Siebold*'а (1858 г.), надгрызаютъ корни воздушныхъ растений, въ рану вставляютъ особые серповидныя отростки абдомена и такимъ образомъ сосутъ воздухъ изъ воздушныхъ каналовъ растений.

Также за счет O_2 растений живет и *Macropoda*, которая, согласно наблюдениям *Deibel*'я (1911 г.), схватывает O_2 , выдыхаемый растениями на свету, при помощи антенн и задерживает его в своем густом волосаном покрове; так как у этих животных нет ни жабр, ни кишечного дыхания, то *Deibel* думает, что органами дыхания у них являются сами антенны.

Что касается дыхания насекомых во время полета, то тут известно еще меньше и различные авторы, занимавшиеся этим вопросом, приходили к различным выводам.

Treviranus (1831 г.), наблюдая пчел, пришел к тому заключению, что во время полета дыхательные движения сохраняются, но меняют свое место. Именно: с abdomena они переходят на грудь, где они осуществляются благодаря движению крыльев, мускулатура которых, служащая для поднятия и опускания их, вместе с тем благодаря своему положению попеременно расширяет и уменьшает грудную полость (более подробно об этом см. страницу 196), т. е. вызывает экспирацию и инспирацию, при чем первая соответствует поднятию крыльев, вторая — их опусканию. При полете, конечно, крылья непрерывно и очень быстро движутся и обуславливают непрерывную вентиляцию трахейной системы.

Что касается abdomena, то его дыхательные движения во время полета совершенно прекращаются. При прекращении полета наступает обратное: дыхательные движения груди исчезают и на смену им приходят обычные абдоминальные движения.

Newport (1836 г.) исследовал *Bombus*, *Vespa*, *Vanessa* и некоторых других и пришел к тому заключению, что при полете у насекомых существует такой же прием, как и у птиц. Когда насекомое готовится к полету, стигмы широко открыты для акта вдыхания, и воздух, врываясь в них, движется по трахеям всего тела, расширяя воздушные мешки и делая тело насекомого удельно «более легким». В момент отлета стигмы закрываются, дыхательные движения исчезают и насекомое совершает сильный и продолжительный полет «без большого напряжения мышц».

Burmeister (1832 г.) думал, что перед полетом abdomen сжимается и остается таким во все время полета, так что последний совершается в фазе экспирации. Над майским жуком он наблюдал, что перед полетом животное начинает все более и более учащать свои дыхательные движения и перед самым полетом все тело приходит в

лихорадочное движеніе, тоже наблюдалъ *Newport* у насѣкомыхъ послѣ полета. Въ томъ и другомъ случаѣ животное старается возможно лучше провентилировать свое тѣло, запастись какъ можно болѣе чистымъ воздухомъ. Эти явленія въ связи съ существованіемъ у летающихъ насѣкомыхъ дыхательныхъ мѣшковъ косвенно подтверждаютъ предположеніе *Newport'a* и *Burmeister'a* (послѣдній допускаетъ, однако, возможность дыханія черезъ грудныя стигмы), что при летѣ насѣкомыя вообще не производятъ дыхательныя движенія. Но нельзя, конечно, отрицать и того, что можетъ имѣть мѣсто и способъ дыханія, описанный *Treviranus'омъ* у пчелы.

Вѣроятно же всего, что у насѣкомыхъ въ этомъ отношеніи не существуетъ единообразія, что теоретически вполне возможно, принимая во вниманіе анатомическія различія отдѣльныхъ порядковъ Insecta.

Что касается воздушныхъ мѣшковъ (Luftsäcke), то они несомнѣнно имѣютъ отношеніе къ полету, что уже видно изъ того, что они существуютъ только у формъ летающихъ. Ихъ, напр., по *Berlese* нѣтъ ни у одной личинки. По *Newport'у* очень большими мѣшками обладаютъ Libellulidae; плохолетающія Orthoptera, Hymenoptera, Diptera и Lepidoptera по *Milne-Edwards'у* имѣютъ только трубчатые трахеи (tubulöse Tracheen). Изъ Coleoptera, по *Dufour'у*, воздушные мѣшки существуютъ только у Lamellicornia, Buprestida и Dytiscida; у видовъ, у которыхъ только самцы крылаты только они и имѣютъ воздушныя мѣшки, тогда какъ безкрылыя самки не имѣютъ и мѣшковъ. Каково ихъ, однако, физиологическое значеніе выяснено мало. *Hunter* и *Newport*, *Krancher* и *Milne-Edwards* думали, напр., что при раздуваніи этихъ мѣшковъ уменьшается удѣльный вѣсъ насѣкомыхъ—положеніе явно несостоятельное.

Болѣе правдоподобно мнѣніе *Landois*, что мѣшки служатъ просто резервуарами воздуха, которымъ снабжаются ткани насѣкомаго при усиленной работѣ во время полета, *Winterstein*, однако, указываетъ, что этого воздуха можетъ хватить только на очень короткое время.

D. Дыхательныя движенія куколокъ и личинокъ.

Насколько дыхательныя движенія взрослыхъ формъ сравнительно хорошо изучены, настолько же мало извѣстны дыхательныя движенія личинокъ и куколокъ. Причины этого, какъ

мнѣ кажется, лежать въ томъ, что у личинокъ дыхательныя движенія трудно отдѣлить отъ общихъ движеній тѣла, которыя очень оживлены и разнообразны. У куколокъ же дыхательныя движенія мало доступны изученію благодаря своей незначительной, едва уловимой глубинѣ.

Благодаря этимъ причинамъ литературныя данныя касающіяся этого вопроса очень скудны. Первые болѣе или менѣе точныя указанія далъ *Newport* (1836 г.), который нашелъ, что частота дыхательныхъ движеній у личинокъ меньше, чѣмъ у imago, и достигаетъ minimum'a у куколокъ.

Болѣе точныя наблюденія произвелъ *Rathke* (1860 г.) надъ личинками *Vespa Crabro*, *V. Vulgaris* и др. и нашелъ, что у личинокъ дыхательныя движенія тѣсно связаны съ общими движеніями всего тѣла, благодаря которымъ личинка постоянно укорачивается, удлиняется, искривляется то въ ту, то въ другую сторону. Вслѣдствіе этихъ движеній происходитъ постоянное сжатіе и растяженіе трахей. При искривленіи сжатіе или растяженіе бываетъ, конечно, одностороннимъ: Помимо этого у многихъ (а можетъ быть даже у всѣхъ) личинокъ находятся спеціальныя дыхательныя мускулы, идущіе въ дорзовентральномъ направленіи (см. стр. 196), благодаря чему возможны вертикальныя дыхательныя движенія. Такъ, *Matula* (1911 г.) нашелъ, что у личинки *Aeschna* собственно дыхательныя движенія состоятъ въ попеременномъ сокращеніи и расширеніи абдомена въ вертикальномъ діаметрѣ. То же нашли *Babák* и *Foustka* у личинокъ *Libellulidae* и *Ephemerae*.

Въ подтвержденіе мнѣнія о значеніи общихъ движеній для дыханія *Rathke* приводитъ наблюденія *Bonnet* (1768 г.) надъ личинками, погруженными въ воду, у которыхъ пузырьки воздуха изъ стигмъ выходили тѣмъ чаще и крупнѣе, чѣмъ оживленнѣе были движенія личинки.

Что касается куколокъ, то у нихъ *Rathke* не могъ обнаружить никакихъ движеній, которыя бы указывали на актъ дыханія. По крайней мѣрѣ, онъ не нашелъ ихъ у куколокъ бабочекъ, жуковъ и *Hymenoptera*, надъ которыми экспериментировалъ. Далѣе онъ, основываясь на ложной теоріи *Comparetti*, вскрывалъ куколокъ и возбуждалъ трахеи различнымъ образомъ и также не могъ получить какихъ-либо расширеній и сокращеній трахейныхъ сосудовъ, что должно было бы наблюдаться согласно теоріи *Comparetti*, что трахеи способны къ самостоятельнымъ движеніямъ.

На основаніи этого *Rathke* первоначально заключилъ, что у коколокъ трахейное дыханіе совсѣмъ отсутствуетъ и обмѣнъ газовъ происходитъ черезъ наружные покровы (какъ въ яйцахъ птицъ).

Но старыя наблюденія *Reaumur'a* (1737 г.) и *Martinet* подтвержденныя позднѣйшими авторами, что куколки съ замазанными масломъ стигмами умирали, указываютъ на то, что дыханіе происходитъ черезъ стигмы. Поэтому *Rathke* выставилъ другое предположеніе, а именно, что обмѣнъ газовъ у куколокъ происходитъ путемъ диффузіи, которой по его мнѣнію способствуетъ разница температуры воздуха трахейнаго (болѣе теплаго) и внѣшняго (болѣе холоднаго). Но объ этомъ болѣе подробно будетъ сказано въ главѣ IV-й.

Литература ко второй главѣ.

- 1665 г. *Severinus*. Zootomia Democritaeae { Цитиров.
1669 » *Malpighi*. Dissertatio epistolica de Bombice { по Treviranus'y.
1721 » *Frisch*. Beschreibung von allerley Insecten in Teutschland.
Bd 2. Цит. по Treviranus'y и Plateau.
1792 » *Vauquelin*. Observations chimiques et physiologiques sur la
réspiration des insectes et des vers. Annales de Chimie Bd 12.
Цит. по Treviranus'y.
1800 » *Comparetti*. Dinamica animale degli Insetti. t. 2. Цит. по
Treviranus'y и Plateau.
1803 » *Spallanzani*. Memoires sur la réspiration. Цит. по Treviranus'y
и Plateau.
1803 » *Hausmann*. De animalium exsanguineum respiratione commen-
tatio. t. 6. Цит. по Plateau и Newport'y.
1805 » *Sorg*. Disquisitiones physiologicae circa respirationem insecto-
rum et vermium, etc. Rudolstadt, p. II. Цит. по Plateau.
1808 » *Nitzsch*. Commentatio de respiratione animalium. Reil's Arch.
für Physiol. Bd 8.
1811 » *Онъ же*. Über das Atmen der Hydrophilien. Ibid Bd. 10. Цит.
по Treviranus'y, Burmeister'y и Plateau.
1812 » *Reimar*. Über das Atmen besonders über das Atmen der
Vogel und Insecten. Reil's Arch. f. Physiol. Bd. 11. Цит. по
Treviranus'y.
1814 » *Treviranus*. Biologie, oder philosophie der lebenden Natur.
Bd. 4.
1821 » *Dufour*. Anatomie de la Ranatre linéaire et de la Nêpe cendrée.
Annal. génér. Scienn. physiolog. v. 7. Цит. по Treviranus'y.

- 1827 г. *Dufour*. Memoires pour servir à l'histoire du genre acyptera. Ann. Scienc. natur. v. 10.
- 1831 » *Treviranus*. Die Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens. Bd. 1.
- 1832 » *Burmeister*. Handbuch der Entomologie. Bd. 1.
- 1833 » *Dutrochet*. Du Mécanisme de la respiration des Insectes. Ann. Sc. natur. v. 28.
- 1836 » *Newport*. On the respiration of insects. Phylosophical Transactions of the Royal society. v. 2. 126.
- 1836—1837 » *Dufour*. Recherches sur quelques entozoaires et larves parasites des insectes Orthoptères et Hymenoptères. Ann. Sc. nat. zool. v. 6 и 7.
- 1851 » *Davy*. On the effects of certain agents on insects. Transact. Ent. Soc. London. Цит. по Packard'y.
- 1855 » *Barlow*. Observations of the respiratory movements of insects. Phyllos. Transact. Roy. Soc. v. 145. Цит. по Plateau.
- 1868 » *Taschenberg* und *Schmidt*. Brehm's Tierleben Bd IV. s. 587.
- 1870 » *Boyle*. New pneumatical experiments about respiration. Phyl. Transact. v. 5. Цит. по Packard'y.
- 1873 » *M. Girard*. Traité élémentaire d'entomologie. v. 1 и 2 Цит. по Plateau.
- 1877 » *Graber*. Die Insecten.
- 1883 » *Macloskie*. Pneumatic functions of insects. Psyche 3. Цит. по Packard'y.
- 1884 » *Plateau*. Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des insectes. Mémoires Acad. Belg. v. 45.
- 1887 » *Fricken*. Über Entwicklung, Atmung und Lebensweise der Gattung Hydrophilus. Tagebl. 60. Versamm. deutscher Naturforsch. u. Aerzte.
- 1877 » *Schmidt*. Über Atmung der Larven und Puppen von Donacia crassipes. Berlin. Ent. Zeitschr. Bd 31.
- 1888 » *Dewitz*. Entnehmen die Larven der Donatien vermittelst stigmen oder Atemrohren den Luftraumen der Pflanzen die Sauerstoffhaltige Luft? Jbid. Bd 32.
- 1893 » *Camerano*. Observations sur les mouvements et sur les muscles respiratoires du thorax des Coléopterès. Arch. Ital. de Biologie. v. 19.
- 1898 » *du Bois Reymond*. Über die Atmung von Dytiscus marginalis. Arch. f. Physiol. p. 378.
- 1905 » *Luigi Luciani*. Physiologie des Menschen. Bd I. Kap. XII. S. 348.
- 1910 » *J. Regen*. Untersuchungen über die Atmung von Insecten unter Anwendung der graphischen Methode. Pflüger's Arch. Bd. 138.
- 1912 » *Babák*. Zur Physiologie der Atmung bei Culex. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiolog. n. Hydrograph. Bd. 5.