

Уиглсуорс Винсент Брайан

Физиология насекомых

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 82-3
ББК 84-4
В49

В49 **Винсент Брайан У.**
Физиология насекомых / Уиглсуорс Винсент Брайан – М.: Книга по Требованию, 2023. –
148 с.

ISBN 978-5-519-78213-5

ISBN 978-5-519-78213-5

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2023
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2023

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг — не самое лучшее решение для восстановления текста в его первоизданном виде, однако, наша цель — вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания — решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

принадлежат к факторам, суживающим пределы величины насекомых. Далее, малая величина и наземный образ жизни насекомых благоприятствуют потере воды, а необходимость сохранения воды оказывает сильное влияние на дыхательную, выделительную и пищеварительную системы. Конечно, все эти системы органов претерпевают специальные изменения, когда насекомое переходит на водный образ жизни.

Итак, хотя взаимодействие перечисленных факторов и приводит к некоторому единообразию основных моментов физиологии насекомых, тем не менее крайнее разнообразие их жизни, поведения, пищи и обстановки вызывает столь бесконечные вариации в деталях, что, даже не обращая внимания на большие пробелы в этой области знания, всякое краткое изложение вопроса всегда оказывается более или менее произвольным в выборе материала, и поэтому почти все попытки к обобщению должны сопровождаться обосновывающими их примерами.

Исторический ход развития физиологии насекомых довольно своеобразен. Анатомы и микроскописты прежних веков, вроде Мальпиги, Левенхука, сделали массу наблюдений над строением насекомых и правильных умозаключений об их физиологии. Многие прибавили великие естествоиспытатели Сваммердам, Реомюр и де Геер. Но, за блестящими исключениями вроде Ньюпорта, Грабера, Лёббока, Плато и других из более близких к нам времен, большинство энтомологов вплоть до последних лет оказалось столь полно занятым морфологией и систематикой этой колоссальной группы, что достигнутые в это переходное время успехи в физиологии насекомых обычно являются скорее лишь побочным продуктом морфологического анализа. По временам в течение прошлого столетия физиологи — среди них Дютроше, Тревиранус, Маршал Холл, Кёлликер, Клод Бернар — также обращались к энтомологическим объектам для иллюстрации своих тем, но насекомые как таковые их интересовали мало.

В последние десятилетия интерес к физиологии насекомых пошел на подъем. Прикладные энтомологи, сталкиваясь с тем вредом, который насекомые наносят в области сельского хозяйства и народного здоровья, стали

предъявлять требования на знание того, как питаются насекомые, каковы законности их реакций на внешние раздражения, каково влияние на них паразитов, каковы в их сущности явления приспособляемости насекомых к разным климатическим условиям и, наконец, каков механизм действия на них отравляющих веществ, применяемых в практике борьбы с ними,— жидких, твердых и газообразных. Вместе с этими запросами на более точное знание выяснился и объем нашего современного незнания в области физиологии насекомых.

Предлагаемый в этой книжке очерк физиологии насекомых основан как на изучении автором более чем двух тысяч специальных статей и работ, так и на собственных его исследованиях. Давать здесь ссылки на все литературные источники немислимо; из них поэтому было выбрано около трехсот, преимущественно работ позднейшего времени; желающего продвигаться далее они введут и в более старую литературу. Поэтому ссылка в тексте на данного автора отнюдь не значит, что этот автор является именно первым, сделавшим данное наблюдение или вывод. Большое число ссылок сделано также и просто на учебники и обзорные статьи.

В. Уиггелсуорс

ГЛАВА I

ПОКРОВЫ

Ключем для объяснения многих сторон своеобразной физиологии насекомых является природа наружного покрова их. Как указал впервые Геккель, кутикула насекомого состоит из неживого вещества и представляет лишь продукт выделения живого слоя — „эпидермы“ или „гиподермы“, состоящей из одного слоя клеток. Наиболее известной из составных частей кутикулы является азотсодержащий полисахарид — „хитин.“ Но ни качественно, ни даже во многих случаях количественно хитин не может считаться наиболее важным элементом покрова. Прежде всего хитина редко содержится в кутикуле больше чем 50%, чаще всего в ней только 30% (53, 152¹). И самые характерные свойства кутикулы, именно ее твердость, упругость и непроницаемость, зависят вовсе не от присутствия в ней хитина. Так, например, наиболее богатые хитином части покрова — внутренние слои — являются в то же время наиболее гибкими и эластичными, а где хитин является чистым, без других ингредиентов кутикулы, как, например, в анальных подушечках личинок комаров (стр. 79) или в перитрофической оболочке кишечника (стр. 55), там эти структуры являются хорошо проницаемыми для воды и многих других веществ в растворах.

Состав кутикулы.—Кутикула является весьма сложной тканью. Она состоит из двух первичных слоев: сравнительно толстого внутреннего — „эндокутикулы“ (Hauptlage или Innerlage немецких авторов), состоящей из

¹ Цифры в скобках отсылают читателя к списку литературы в конце книги на стр. 129—141.

хитина и нерастворимого белкового вещества, и очень тонкого наружного слоя — „эпикутикулы“ (Grenzlamelle немецких авторов; 168). В этой последней нет ни хитина, ни белка; толщина ее не более одного микрона; и тем не менее, повидимому, именно ей обязан покров насекомого своим главным свойством — непроницаемостью. Для вещества, составляющего эпикутикулу, предложено название „кутикулина“ (286). Оно, повидимому, имеет то же значение для лежащего под ним хитинового слоя, каково значение тонкой кутикулы растительных тканей по отношению к клетчатке. Химически оно также очень близко к веществу кутикулы растений: оно трудно растворяется в крепких серной и соляной кислотах, растворяющих эндокутикулу, но растворяется в едких щелочах, в которых нерастворим хитин. Это вещество не белок, не углевод и не обычный жир; может быть, оно представляет сложную смесь из высокомолекулярных жиров и веществ воска (168). Очевидно, что точное химическое изучение этого замечательного и биологически важного вещества крайне желательно.

Белок эндокутикулы легко открывается обычными цветными реакциями на белок: биуретовой, миллоновой, ксантопротеиновой; все они дают положительный эффект (286). Лучшей пробой на хитин является проба Висселинга; она состоит из обращения хитина в хитозан крепким едким кали при нагревании и в обнаружении хитозана по растворимости последнего в кислотах и по фиолетовому окрашиванию иодом (53). Кутикулин оказывается далеко не столь определенным веществом; это скорее всего смесь; его наиболее характерные свойства — нерастворимость в крепких минеральных кислотах, быстрое плавление в маслянистые капли при нагревании с едким и с хлорноватокислым калием (проба на цериновую кислоту; 168).

На неокрашенных срезах эндокутикула бесцветна, эпикутикула обычно янтарного цвета. Но на многих местах, где кутикула тверда и негибка — „склеротизована“, наружная часть эндокутикулы также пропитана янтарно-желтым кутикулином, часто более или менее смешанным с меланином; получается таким образом третий слой, заключающий в себе хитин, белок,

кутикулин, а, вероятно, и другие вещества. Этот слой обуславливает твердость кутикулы и часто несет название „экзокутикулы“ (E-mailschicht или Lackschicht немецких авторов; 286).

У немногих насекомых в кутикуле содержится известь, иногда образующая в ней поверхностные отложения на шипиках (например, у водных личинок *Regisoma* из двукрылых) из воды, богатой двууглекислой известью (165); в некоторых случаях известь откладывается перед линькой в ямках на новой кутикуле в виде так называемых „известковых бугорков“, например, у мух из семейства *Stratiomyidae* (198).

Наконец, иногда наблюдается еще слой кутикулы, обыкновенно считаемый за продукт секрета, изливающегося из кожных желез во время линяния; это так называемый секреторный слой (*Sekretschicht* немецких авторов); он не всегда развит и в одних случаях является просто тонким слоем засохшего секрета, не имеющего никакого определенного значения (286); в других случаях это ясно выраженный слой. У многих ярко окрашенных жуков-скакунов (*Cicindelidae*) этот слой, повидимому, и является слоем, вызывающим металлические цвета яркой окраски этих жуков (240). Его химическая природа не известна.

Строение кутикулы.—Гистологическое строение кутикулы не менее сложно чем ее химический состав. Наичаще оно описывается по окрашенным срезам, на которых некрасящиеся эпи- и экзокутикула представляются гомогенными и бесструктурными, а на эндокутикуле видны более или менее ясные горизонтальные пластинчатые слои. На иных препаратах видна также легкая вертикальная исчерченность из так называемых „поровых канальцев“. В свое время гистологи посвятили много внимания и труда на выяснение этих образований; но на срезах, изготовленных по современной гистологической методике, эти „канальцы“ так мало заметны, что большинство новейших исследователей рассматривает их просто как выросты гиподермальных клеток, которые затем хитинизовались („псевдопоры“). Но если сделать срезы кожи некоторых насекомых (например, клопа *Rhodnius*, личинки мучного хрущака, таракана; 286, 288), замораживая ее в свежем виде и

не применяя окраски, то поровые каналцы оказываются очень резко очерченными, часто видными даже гораздо яснее чем горизонтальная исчерченность и пронизывающими эндо- и экзокутикулу, хотя и не проходящими сквозь эпикутикулу (рис. 1). Более того, эти каналцы оказываются имеющими просвет и содер-

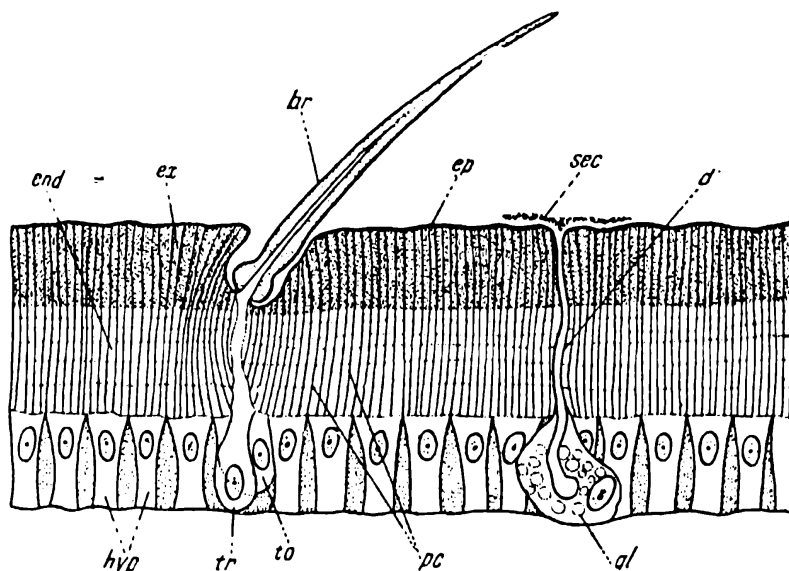


Рис. 1. — Строение кожи насекомого.

Полусхема; *br* — волосок или щетинка; *d* — проток кожной железы; *end* — эндокутикула; *ep* — эпикутикула; *ex* — экзокутикула; *gl* — кожная железа; *hvd* — эпидерма или гиподерма; *pc* — поровые каналцы; *sec* — слой выделения (Sekretschicht); *to* — „текогенная“ клетка, дающая влагалище волоска; *tr* — „трихогенная“, образующая волосок клетка.

жащими или выросты протоплазмы, или жидкость, ибо если срезы перед заключением в бальзам подсушить, то каналцы оказываются наполненными тончайшими нитями газа. Поэтому приходится сказать, что кутикула не окончательно мертва и инертна, но, подобно костному веществу и дентину позвоночных, вероятно, содержит сеть протоплазматических нитей.

В свое время предметом значительных разногласий служил вопрос, следует ли считать микроскопическую структуру вещества эндокутикулы пенообразной или волокнистой, фибриллярной (168). В настоящее время, повидимому, можно с полным правом отказаться от

обоих этих взглядов и рассматривать это вещество как эластический гел, образующийся у многих насекомых вокруг питевидных протоплазматических отростков от гиподермальных клеток (поровые каналцы) и почти всегда отлагающийся в виде последовательных пластинчатых слоев. Механизм этой слоистости совершенно неясен.

Размеры, до которых может быть растянута не пропитанная кутикулином кожа насекомого, часто удивительно велики; так, первая личиночная фаза клопа *Rhodnius* может вместить в свое брюшко объем крови, весом превышающий ее собственный вес более чем в 12 раз. Но эпикутикула, повидимому, не растяжима, и если она часто приспособляется к объему облекаемого ею тела, то это происходит лишь благодаря сглаживанию складок, обыкновенно обильных на ее поверхности (286).

Особое строение эндокутикулы наблюдается в твердом скелете жуков. Здесь каждый слой ее построен из ряда параллельных стержней (*Balkenlagen* немецких авторов) с промежуточным веществом, очевидно, иного состава, между ними. Эти стержни двух соседних рядов расположены под углом один к другому — ряд верхних и ряд нижних; такое расположение, повидимому, увеличивает нестигаемость кожи. В таких случаях поровые каналцы поднимаются кверху между этими зигзагообразными стержнями и появляются на поверхности в виде звездчатых точек (240, 238).

Поверхностные силы кутикулы. — Поверхность шарового тела, изменяется пропорционально квадрату радиуса; объем тела, или, что то же, его масса, пропорционален кубу радиуса; из этого следует, что отношение поверхности к массе становится больше по мере уменьшения величины тела. Следовательно, силы поверхности становятся при этом относительно также большими. У насекомых поверхностные силы часто достаточно велики для того, чтобы привести в движение всю массу их тела; таким образом, в жизнь насекомых, например, при соприкосновении с водой, вторгается фактор, не замечаемый более крупными животными. Необходимо поэтому рассмотреть свойства кутикулы с этой точки зрения.

Обыкновенно кутикула нелегко смачивается водой; образуется большой „угол контакта“ между поверхностью воды и кутикулой (рис. 2, А; 37). Следовательно, когда насекомое стоит на воде, поверхностное натяжение действует по направлению, обратному силе тяжести, и насекомое держится как бы на упругой перепонке. Это „гидрофобное“ свойство, наверное, принадлежит самой эпикутикуле, хотя по крайней мере в не-

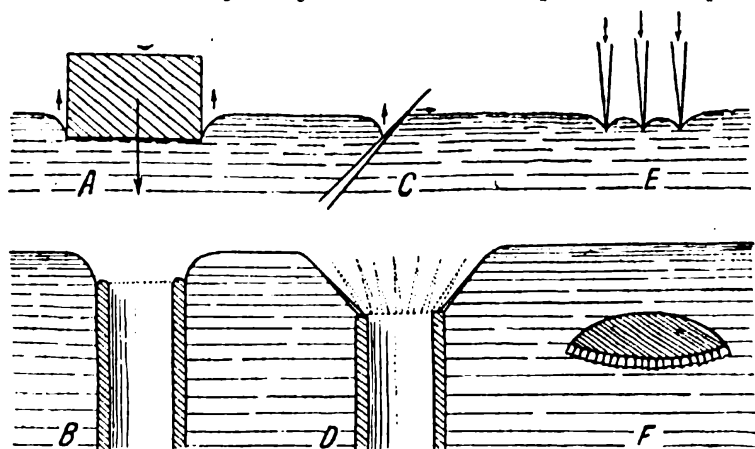


Рис. 2. — Схема, показывающая действие кутикулы насекомого при контакте с водой.

А — „гидрофобный“ предмет, поддерживаемый поверхностным натяжением воды; В — дыхательная трубка или сифон с гидрофобным отверстием, поддерживаемая таким же образом; С — поверхностные силы, действующие на гидрофобный волосок, стоящий косо к поверхности воды; D — венец из таких волосков, поддерживающий дыхательный сифон; E — гидрофобные волоски, расположенные вертикально к поверхности воды; F — тело насекомого с брюшной поверхностью, покрытой точками волосками и несущей слой воздуха.

которых случаях оно увеличивается от присутствия жировых выделений кожных желез (24). Такой случай наблюдается, например, у личинок мух, у которых вокруг дыхалец или вокруг всего дыхательного сифона, например, личинки *Eristalis*, существует жировая смазка; благодаря ей это насекомое, подобно многим другим водным личинкам, может оставаться подвешенным к поверхностной пленке воды, в то время как остальное ее тело погружено в эту последнюю (рис. 2, В; 282).

Влияние поверхностных сил особенно очевидно в тех случаях, когда тело насекомого покрыто волосками

или щетинками. Если ряд из этих гидрофобных волосков расположен вертикально к поверхности тела, то он удерживает воду на некотором значительном расстоянии от тела; поэтому насекомое, погружающееся в воду, уносит с собой пленку из воздуха (рис. 2, *E, F*). Ниже обсуждены своеобразные свойства этой пленки при дыхании водных насекомых (стр. 35—36).

Таким образом, если одиночная щетинка стоит наклонно к поверхности кутикулы под углом (для простоты предположим, под углом в 45° , причем угол контакта также равен 45°) и приведена в соприкосновение с водою снизу, как изображено на рис. 2, *C*, то поверхностное натяжение воды будет выжимать ее из воды, увеличивая угол наклона. Получится положение, как будто одна ее поверхность оказывается гидрофильной, а другая гидрофобной. Многие насекомые держатся у поверхности воды для дыхания при помощи рядов или венцов из таких щетинок (рис. 2, *D*; 37).

Наземные насекомые пользуются поверхностными силами покрова совершенно иначе, преимущественно в случаях, когда им приходится ползти по поверхностям слишком гладким для того, чтобы пустить при этом в ход коготки их ног. Механизм, при помощи которого органы лапки, например, подушечки (*pulvilli*) или им подобные, действуют в таких случаях, отнюдь не всегда ясен, хотя в одном случае, недавно подвергнутому изучению на клопе *Rhodnius* (289), доказано, что насекомое держится именно силами сцепления между поверхностью лапки и поверхностью субстрата; другими словами, поддержание веса тела зависит непосредственно от поверхностных молекулярных сил.

Сбрасывание кутикулы (линяние), ее образование и окрашивание (пигментация).—Благодаря более или менее твердому наружному панцирю, не способному увеличивать свою поверхность после своего образования, насекомое по необходимости обладает ростом прерывным. Ниже (стр. 100) рассмотрены некоторые физиологические процессы, лежащие в основе роста насекомого; но один из неперемненных результатов этого роста — именно сбрасывание старой кутикулы и образование новой, более обширной — это сбрасывание назы-

ваемое „линь ой“, удобнее рассматривать здесь, так как этот процесс проливает значительный свет на свойства кутикулы насекомых вообще.

Хитин представляет собой азотистое вещество, хотя содержание в нем азота сравнительно невелико — около 8%, то есть, в два раза меньше чем в белках; из этого часто выводили заключение, что хитин является, в сущности, продуктом отброса и что, следовательно, линька представляет собой экскреторный, выделительный процесс. Но эта мысль сталкивается с тем давно уже известным фактом, что при протекании линьки значительное количество старой кутикулы растворяется и на деле не теряется для насекомого. В одном из последних исследований над процессами линьки у клопа *Rhodnius* оказалось, что только 14% кутикулы на брюшке этого насекомого действительно сбрасываются, а остальные 86% всасываются снова и, можно предполагать, идут на построение новой кутикулы (286).

Этот процесс растворения, как бы переваривания кутикулы, поднимает много интересных вопросов. Во первых, что же растворяется? Оказывается, что растворяется только эндокутикула, то есть, хитиновый и белковый ее слои; эпикутикула остается совершенно нетронутой, а когда наружные слои эндокутикулы пропитаны кутикулином, то есть, если развита экзокутикула, то она также совершенно не затрагивается растворением (286). Во вторых, как происходит само растворение? Оказывается, что между старой кутикулой и новой высачивается тонкий слой жидкости — жидкости „линочной“ или „экзувиальной“; очевидно, она и участвует в растворении кутикулы. Но, так как линочная жидкость является более или менее нейтральной, неспособной действовать на хитин и склеропротеин просто химически и не содержащей клеточных элементов, то, следовательно, в ней должны содержаться пищеварительные ферменты — протеза и хитаза (286). Тогда, в-третьих, откуда берутся эти ферменты? У тех насекомых, у которых переваривание эндокутикулы наиболее выражено, например, у чешуекрылых (263), жуков (211), клопов (286), прекрасно развиты кожные железы, и активная деятельность их развивается